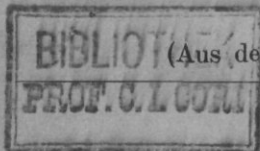


39 *Dub...*
G. GILSON

143803

10-



(Aus der zoologischen Station in Neapel.)

Untersuchungen über den Lichtsinn bei Echinodermen.

Echinodermen

Von

Prof. C. Hess
in München.

(Mit 6 Textfiguren.)

Bonn, 1914.

Separat-Abdruck aus dem Archiv für die ges. Physiologie Bd. 160.

Verlag von Martin Hager.

(Aus der zoologischen Station in Neapel.)

Untersuchungen über den Lichtsinn bei Echinodermen.

Von

Prof. **C. Hess** in München.

(Mit 6 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Eine bisher nicht bekannte Lichtreaktion bei Seesternen	1
II. Über den Lichtsinn bei Holothurien	9
III. Eine neue Lichtreaktion bei Seeigeln	10
IV. Zusammenfassung.	25

I. Eine bisher nicht bekannte Lichtreaktion bei Seesternen.

Die bisher vorliegenden Angaben über den Lichtsinn bei Seesternen zeigen sowohl hinsichtlich des Verhaltens der Tiere zum Lichte, wie auch hinsichtlich des vermuteten Sitzes bzw. der vermutlichen Organe ihrer Lichtempfindung so viele Unklarheiten und Widersprüche, dass eine ausführlichere Wiedergabe der einschlägigen Literatur uns nicht fördern könnte. Ich beschränke mich daher auf eine kurze Darstellung des augenblicklichen Standes der Frage und verweise im übrigen auf die Arbeit von Plessner¹⁾ (1913), in der man die wichtigsten einschlägigen Angaben zusammengestellt findet.

Ehrenberg hat zuerst (1834) auf Grund anatomischer Befunde sowie des Umstandes, dass die Seesterne ihre Armspitzen beim Kriechen oft etwas emporheben, die bekannten, meist roten Punkte an den Spitzen der Seesternarme als „Augenpunkte“ gedeutet. Romanes und Ewart (1881), Preyer (1886/1887) und Pfeffer²⁾ (1901) versuchten diese Annahme durch Abschneiden der Armspitzen experimentell zu begründen; sie gaben an, die Seesterne, die normalerweise stets

1) Plessner, Untersuchungen über die Physiologie der Seesterne. I. Mitt. Der Lichtsinn, in Zool. Jahrb. Physiol. Bd. 33.

2) Pfeffer, Die Seeorgane der Seesterne. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 14. Pflüger's Archiv für Physiologie. Bd. 160.

zum Lichte oder ins Dunkle kröchen¹⁾, täten solches nicht mehr nach Abschneiden der die Augenpunkte tragenden Armspitzen.

Zu entgegengesetztem Ergebnisse kam Mangold²⁾ (1909). Er fand bei allen Tieren mit abgeschnittenen Armspitzen die gleichen Lichtreaktionen wie bei den normalen und schloss daraus, dass die „Augenpunkte“ nichts mit Photorezeption zu tun hätten, sondern einem anderen, unbekanntem Sinne dienten. Graber (1885) hatte eine Vorliebe der Seesterne für Ultraviolett auch nach Entfernung ihrer „Augen“ finden wollen.

Plessner wendet sich nachdrücklich gegen die Darstellung Mangold's; er sieht (für *Asterias rubens* und *Solaster papposus*) die Funktion der „Augen“ darin, jede ferne Helligkeit, „Lichter wie Schatten“ zu perzipieren. Ausserdem sollen diese Arten einen zweiten Lichtsinn in der Funktion der Haut besitzen; letztere vermöge nur auf direkte Belichtung wie Beschattung zu reagieren, dagegen nicht auf ferne Helligkeiten.

Systematische Untersuchungen über Lichtreaktionen an zahlreichen verschiedenen Seesternarten führten mich zu der überraschenden Entdeckung, dass bei den *Astropectiniden* die Füsschen einen hohen Grad von Lichtempfindlichkeit zeigen. Da hiermit ein neuer Weg zur Lösung der Frage nach den Lichtreaktionen der Seesterne eröffnet ist, seien die einschlägigen interessanten Erscheinungen an einem Beispiele etwas eingehender geschildert.

Astropecten aurantiacus ist eine im Neapler Golf häufige Art von ansehnlicher Grösse; die von mir untersuchten Exemplare hatten vielfach eine Armlänge von 15 cm. Legt man ein solches Tier im Halbdunkel auf den Rücken, so streckt es bald seine sämtlichen Füsschen — ich zählte deren etwa 800, ca. 160 an jedem Arme — durchschnittlich ungefähr 1 cm weit hervor. Sie stellen sich als schmale, kegelförmige, weissliche oder mehr oder weniger rotgelbe Gebilde mit weisser Spitze dar (s. Fig. 1 und 2), die langsame Bewegungen ausführen und von Zeit zu Zeit langsam „spontan“ eingezogen werden. Die rotgelbe Farbe, die die Füsschen mancher

1) Für *Asterina gibbosa* gibt Preyer an, das Tier gehe zum Lichte, während Driesch (1890) und Pfeffer es als „dunkelhold“ bezeichnen. Ich habe bei 23 Exemplaren dieses Seesternes eine grössere Reihe von Versuchen in zur Hälfte belichteten, zur Hälfte verdunkelten Gefässen angestellt, aber auch bei den normalen Tieren eine konstante deutliche Neigung, die helle oder die dunkle Hälfte ihres Behälters aufzusuchen, nicht nachweisen können.

2) Mangold, Sinnesphysiol. Studien an Echinodermen. Ihre Reaktionen auf Licht und Schatten. Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 9.

Exemplare zeigen, ist lichtbeständig, die weissen Füsschen bei anderen Exemplaren zeigen auch nach längerem Dunkelaufenthalte keine etwa auf Sehpurpur zu beziehende Rotfärbung.

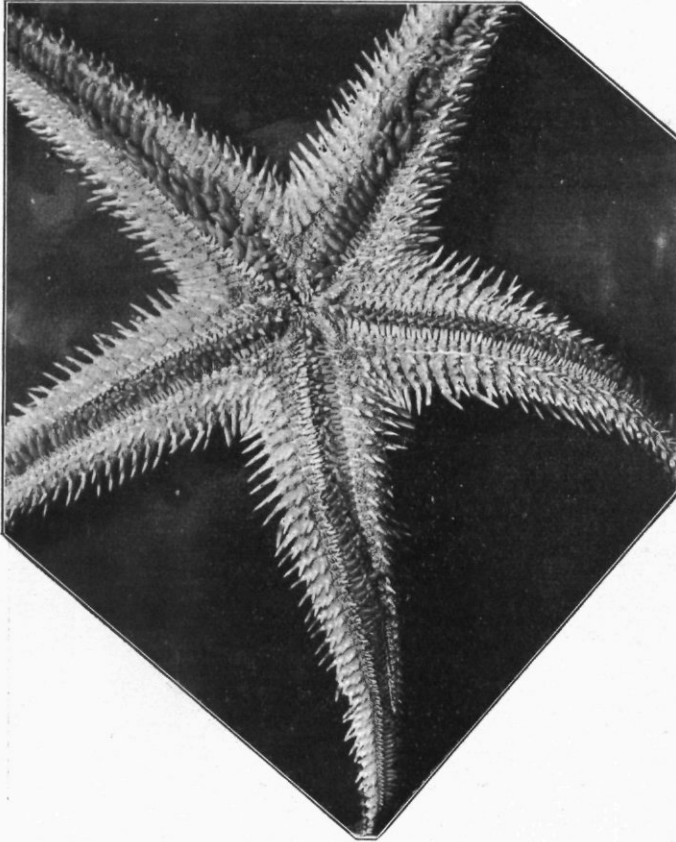


Fig. 1.

Wenn ich mit einer geeigneten Lichtquelle ¹⁾ einen Teil eines solchen Armes bestrahle, ziehen sich nach durchschnittlich etwa 1 Sekunde die bestrahlten sowie einige der unmittelbar angrenzenden Füsschen lebhaft ein, gleichzeitig verengt sich die Ambulacralrinne,

1) Bei meinen Versuchen leistete mir wieder die früher von mir angegebene, von der Firma C. Zeiss hergestellte „Hammerlampe“ vorzügliche Dienste, indem sie gestattet, ein kreisförmiges Feld von gewünschtem Durchmesser stark und gleichmässig zu beleuchten, während die an dieses Feld grenzenden Teile nur von verhältnismässig sehr geringen Lichtmengen getroffen werden.

indem die ihr zunächst anliegenden, schmal rechteckigen Stacheln über den eingezogenen Füßchen zusammenschlagen. Eine entsprechende Bewegung in der Richtung nach der Ambulacralrinne

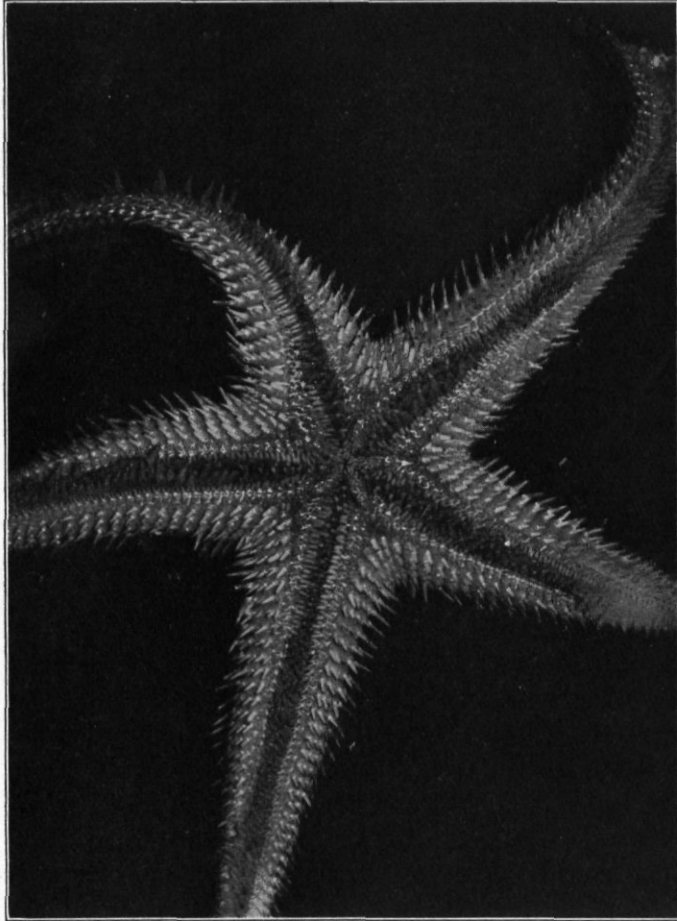


Fig. 2.

machen nicht nur die unmittelbar angrenzenden, sondern auch die von ihr weiter entfernten Stachelreihen; selbst an den gerade nach aussen stehenden, angenähert horizontalen Stacheln ist bei jeder Belichtung eine deutliche, wenn auch weniger ausgiebige Einwärtsbewegung nach der Rinne hin wahrzunehmen.

Unter sonst gleichen Verhältnissen erfolgt das Einziehen der Füßchen nach um so kürzerer Latenzzeit und um so lebhafter, je

grösser die Lichtstärke des Reizlichtes ist. Durch geeignete Belichtung der Füsschen allein, während die Ambulacralrinne selbst verdunkelt bleibt (z. B. durch Belichtung von der Seite her, nach passendem Verschieben eines schwarzen Kartons) überzeugt man sich leicht, dass wirklich die Füsschen selbst die lichtempfindlichen Organe sind; ob nur die weisse Kuppe oder das ganze Füsschen, war mir bisher nicht möglich, sicher zu entscheiden. Auch die Frage, ob es sich bei solcher Bestrahlung nicht etwa um eine vom Rücken her ausgelöste Reaktion handle, konnte ich unschwer beantworten, indem ich im Dunkelzimmer bei einem frei aufgehängten *Astropecten* die Rückenseite mit starkem auffallendem Lichte bestrahlte und dabei die Bauchseite beobachtete. Das Tier erschien im durchfallenden Lichte rötlich durchscheinend; dieses rötliche Licht war ohne Einfluss auf die Stellung der Füsschen; sowie ich aber von der Bauchseite her bestrahlte, wurden sie rasch eingezogen.

Die nebenstehenden, etwa 2 Sekunden nach kurzdauernder Belichtung eines vorher dunkelgehaltenen Tieres aufgenommenen Blitzlichtaufnahmen (etwa $\frac{1}{2}$ der natürlichen Grösse) mögen wenigstens eine schwache Vorstellung von den einschlägigen schönen Erscheinungen geben.

In Fig. 1 waren die beiden nach oben gerichteten Arme dunkel gelassen, die Füsschen sind entsprechend weit vorgestreckt; an den drei unteren Armen waren die proximalen Abschnitte auf einer Strecke von etwa 3 cm kurze Zeit belichtet worden. Man sieht, besonders schön an dem gerade nach unten gerichteten Arme, in dem belichtet gewesenen Gebiete die Füsschen völlig eingezogen und die Ambulacralrinne durch Zusammenschlagen der adambulacralen Stachelreihe fast geschlossen.

In Fig. 2 ist am rechten oberen Arm der mittlere Teil infolge der Belichtung fast ganz geschlossen, während proximal und distal davon die hier nicht bestrahlt gewesene Rinne offen geblieben ist und die Füsschen weit vorstehen; ähnliches zeigt in geringerem Umfange der linke obere Arm, während der untere in mehr proximal gelegenen Teilen belichtet worden war.

Wird die Belichtung ausgesetzt, so beginnen nach etwa 2—3 Sekunden die Stacheln sich wieder nach aussen zu drehen, und kurz danach werden die Füsschen langsam wieder hervorgestreckt. Wird nur einen Bruchteil einer Sekunde belichtet, z. B. das Licht der Lampe nur einmal rasch über einen Arm hinweggeführt, so erfolgt doch

nach 1—2 Sekunden (also jetzt im Dunklen) die Einziehung der Füsschen, die aber diesmal bald wieder hervorgestreckt werden.

Berührt man ein Füsschen leicht mit der Spitze einer Nadel, so erfolgt nach viel kürzerer Latenzzeit ein viel plötzlicheres Einziehen des berührten und der nach beiden Seiten benachbarten Füsschen. Der optische Reiz löst also eine weniger rasch einsetzende und weniger rasch verlaufende Reaktion aus als der mechanische, wie solches v. Uexküll auch bei Echiniden beobachtete. Ein gleiches fand ich bei entsprechenden Versuchen an den Siphonen der Muschel *Psammobia vespertina*.

Für das Eintreten der Lichtreaktionen ist die Armspitze ohne Belang. Sie erfolgen in gleicher Weise, wenn die Armspitze dauernd belichtet, wie wenn sie verdunkelt ist, an Armen mit abgeschnittener Spitze, also fehlendem „Augenpunkt“ in der gleichen Weise wie an normalen.

Schnitt ich einen ganzen Arm an der Wurzel ab, so fand ich seine Ambulacralrinne in den nächsten Tagen etwas enger als bei normalen Armen, und die Füsschen wurden nicht sehr weit hervorgestreckt. Aber auch an solchen abgeschnittenen Armen konnte ich noch nach mehr als 8 Tagen die charakteristischen Belichtungsreaktionen der Füsschen wie auch der Stacheln mit aller Deutlichkeit hervorrufen, nur in geringerem Umfange als beim unverletzten Tiere. Selbst an einem nur 2—3 cm langen, aus den mittleren Armteilen herausgeschnittenen Stücke kann man noch tagelang das Einziehen der Füsschen bei Belichtung wahrnehmen. Präpariert man die Füsschen von ihrer Unterlage, so sind sie durch den Reiz maximal kontrahiert und zeigen jetzt bei Belichtung keine Reaktion. —

Die hier zum ersten Male geschilderten Lichtreaktionen sind genügend ausgesprochen, um über die Art ihrer Abhängigkeit von der Wellenlänge des Reizlichtes wenigstens einigermaßen Aufschluss zu bekommen. Ich benützte dazu farbige Gläser, unter anderem auch die bekannten Zeiss'schen gefärbten Glaskeile, die, je nachdem man das zur Bestrahlung dienende Licht durch die der Basis oder der Kante näher gelegenen Partien der Keile gehen lässt, ein dunkleres bzw. helleres Rot, Blau, Grün usw. zu verwenden gestattet.

Es ergab sich regelmässig, dass ein rotes Licht auf die Seesternfüsschen auch dann ohne Wirkung ist, wenn es uns leuchtend hell erscheint. Wirkt nach diesem Rot ein für unser normales Auge beträchtlich dunkleres Blau, so erfolgt Einziehen der Füsschen, im

allgemeinen um so rascher und lebhafter, je heller das benützte Blau ist. Hatten sich in dem blauen Lichte die Füsschen eingezogen, und liess ich unmittelbar danach ein für mich viel helleres Rot wirken, so streckten die Tiere die Füsschen bald wieder heraus, so, wie sie es sonst bei Verdunklung tun. Ähnlich wie Blau wirkte Grün; hier konnte ich schon mit einem verhältnismässig sehr dunklen Grün lebhaftere Reaktion auslösen. Wenngleich genauere Messungen vor derhand nicht möglich waren, so folgt doch aus diesen und zahlreichen ähnlichen Versuchen, die ich anstellte, dass die Art der Abhängigkeit der Reaktionen von der Wellenlänge eine ähnliche oder die gleiche ist wie bei allen bisher von mir untersuchten Wirbellosen und beim total farbenblinden Menschen.

Dass auch umfangreiche adaptative Änderungen in den Füsschen vor sich gehen, konnte ich durch Belichtung von Tieren zeigen, die verschieden lange hell bzw. dunkel gehalten waren: Lichtstärken, die bei lange hell gehaltenen Tieren kein oder nur geringes Einziehen der Füsschen hervorriefen, lösten bei dunkel gehaltenen Reaktionen aus, die um so rascher und lebhafter vor sich gingen, je weiter die Dunkeladaptation vorgeschritten war.

Um eine Vorstellung von dem Umfange dieser adaptativen Empfindlichkeitsänderungen zu erhalten, ging ich in der Weise vor, dass ich die verschieden lange hell bzw. dunkel gehaltenen Tiere mit einer in ihrer Stärke messbar variablen Lichtquelle bestrahlte und jedesmal die geringsten Lichtstärken bestimmte, die eben noch deutliches Einziehen der Füsschen hervorriefen. Es ergab sich unter anderem folgendes: Hatte ich die kleinste Lichtstärke ermittelt, die bei einem längere Zeit dunkel gehaltenen Tiere noch eben deutliches Einziehen veranlasste, und brachte ich dann den Seestern 3—4 Minuten ans Helle, so rief nunmehr, wenn ich das Tier rasch wieder im Dunkeln untersuchte, selbst eine 100fach grössere Lichtstärke keine Reaktion hervor; ja, die hell adaptierten Füsschen wurden bei Bestrahlung mit der so viel grösseren Lichtstärke wieder hervorgestreckt, wie sonst beim Verdunkeln. Der Versuch zeigt, dass bei mässiger Belichtung vorher längere Zeit dunkel gehaltener Tiere die Lichtempfindlichkeit der Seesternfüsschen schon nach 3 bis 4 Minuten weniger als den hundertsten Teil so gross ist als jene bei dunkel adaptierten Tieren.

Ich habe bisher nur bei Astropectiniden die fraglichen Reaktionen gefunden. *Astropecten bispinosus* und *Astropecten pentacanthus* zeigten der Hauptsache nach ähnliche, aber nicht so lebhafte Reaktionen wie *Astropecten aurantiacus*; diese beiden kleineren Arten hielten für gewöhnlich die Armspitzen etwas nach oben gerichtet; bei Bestrahlung pflegten sie sie etwas nach unten zu senken, doch war dies vielleicht nur Folge der Einziehung der Füsschen und des Schliessens der Ambulacralrinne.

Die mitgeteilten neuen Befunde müssen, wie ich meine, nach verschiedenen Richtungen unser Interesse beanspruchen. Einmal ist allgemein biologisch höchst merkwürdig, dass an einem Organ, das nach der herrschenden Meinung ausschliesslich der Fortbewegung dient und an dem bisher keinerlei lichtempfindliche Elemente nachgewiesen sind, wir den gleichen Eigentümlichkeiten der Lichtempfindung begegnen, wie sie die höchst entwickelten Augen unter den Wirbellosen sowie auch jene der bisher untersuchten Fische und des total farbenblinden Menschen zeigen. Zweitens ist es bisher ohne Beispiel in der Tierreihe, dass ein verhältnismässig so grosser Teil der Körperoberfläche eines Tieres, wie ihn die ca. 800 Füsschen der Seesterne darstellen, gleichmässig in so hohem Maasse lichtempfindlich gefunden wird. Die durchschnittlich 1 cm langen Füsschen geben, aneinandergereiht, einen 8 m langen Streifen lichtempfindlicher Substanz bei jedem Tiere! Drittens muss die Frage interessieren, wie es kommt, dass unter den einander anscheinend so nahe stehenden verschiedenen Gattungen der Seesterne nur die Astropectiniden diese Lichtreaktionen zeigen¹⁾, nicht aber die anderen, und welche Bedeutung im Lebenshaushalte der Tiere diese merkwürdige Lokalisation der Lichtempfindung in den Ambulacralfüsschen haben mag.

Die Frage liegt nahe, ob wir nunmehr auch für die sogenannten phototropischen Bewegungen der Seesterne die Füsschen als die optischen Empfangsorgane anzusehen haben. Der Umstand, dass die Füsschen bei anderen Gattungen keine sichtbaren Lichtreaktionen

1) Ich habe auf Grund der neuen Befunde alle mir in Neapel zur Verfügung stehenden Seesterne eingehend auf etwaige Lichtreaktionen ihrer Füsschen untersucht, ohne etwas dem Verhalten der Astropectiniden ähnliches zu finden.

zeigen, schliesst natürlich nicht aus, dass sie lichtempfindlich sein können und es mag die Vermutung manches für sich haben, dass, wie bei *Astropecten*, so auch bei anderen Seesternen die Füsschen die optischen Empfänger sind¹⁾.

Für die heute noch fast allgemein herrschende Annahme, dass die „Augenpunkte“ Lichtempfindungen zu vermitteln vermöchten, haben meine Untersuchungen keine Anhaltspunkte ergeben.

II. Über den Lichtsinn bei Holothurien.

Über Lichtreaktionen bei Holothurien ist bisher nur wenig bekannt. Quatrefages machte (1842) die Angabe, dass durch Glaslinsen konzentriertes Licht auf *Synapta* einen schwachen Eindruck hervorrufe; doch wurde die Richtigkeit dieser Angabe von Semon (1883) bestritten. Pearse (1908)²⁾ gab für *Thyone Briareus* an, dass die Tiere, die vielfach so im Sande stecken, dass nur das hintere Körperende hervorsieht, bei Beschattung des letzteren sich zurückziehen, oft so, dass sie ganz im Sande verschwinden; in gleicher Weise zögen sie sich zurück, wenn das Vorderende oder wenn nur die Tentakeln beschattet würden; sie reagierten nie auf Lichtstärkenvermehrung, sondern nur auf Beschattung, in einseitig belichteten Behältern gingen sie vom Lichte weg.

Ich fand unter verschiedenen von mir untersuchten Arten bisher *Holothuria poli* deutlich lichtempfindlich. Wenn die Tiere im Aquarium einige Zeit ungestört sind, öffnen sie den Mund und strecken ihre Tentakeln mehr oder weniger weit hervor. Bestrahlung

1) Die Frage, ob bei anderen Gattungen, die keine Lichtreaktionen der Füsschen zeigen, doch diese letzteren als optische Empfänger fungieren, könnte möglicherweise auf folgendem Wege beantwortet werden. Wenn bei mikroskopischer Untersuchung der *Astropecten*füsschen Gebilde gefunden werden, die sich mit Wahrscheinlichkeit als „Sehzellen“ auffassen lassen, und wenn man dann ähnliche oder die gleichen Gebilde auch bei anderen Arten nachweisen kann, so wird dies die Vermutung stützen, dass es sich auch hier um lichtempfindliche Organe in den Füsschen handeln kann. Wenn aber die *Astropecten*füsschen an ihrer ganzen Oberfläche gleichmässig lichtempfindlich sind, ohne eigentliche Lichtsinnesorgane zu zeigen, dann ist dieser Weg zur Beantwortung der uns beschäftigenden Frage nicht gangbar. Aus solchen Gesichtspunkten habe ich zunächst damit begonnen, bei *Astropecten* die Füsse mikroskopisch zu untersuchen.

2) Pearse, Observation on the behavior of the holothurian *Thyone Briareus* (Lesueur). Biol. Bulletin vol. 15 no. 6.

derselben mit der Hammer-Lampe (s. o.) oder auch nur mit einer gewöhnlichen kleinen Taschenlampe hat nach ca. 1—2 Sekunden Einziehen der Tentakeln und Schliessen des Mundes zur Folge; dies geschieht nicht nur bei dauernder Bestrahlung, sondern es genügt, dass das Licht der Lampe nur einen Bruchteil einer Sekunde die Mundgegend trifft: es ziehen sich danach auch im Dunkeln die Tentakeln nach 1—2 Sekunden ein, und der Mund wird geschlossen. Nach $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Minute öffnet er sich meist wieder, erneute Bestrahlung hat jetzt erst etwas späteres Schliessen des Mundes zur Folge, und es sind dazu nunmehr im allgemeinen etwas grössere Lichtstärken erforderlich; bei einer dritten Wiederholung werden noch höhere Lichtstärken nötig. Dass es sich hier um adaptative Empfindlichkeitsabnahme handelt, kann man durch vergleichende Versuche an lange hell und lange dunkel gehaltenen Tieren zeigen: bei letzteren genügen unter sonst gleichen Verhältnissen viel geringere Lichtstärken, um Einziehen der Tentakeln hervorzurufen, als bei den hell adaptierten.

Bei Bestrahlung mit farbigen Glaslichtern zeigt sich, dass Rot, auch wenn es uns sehr hell erscheint, ganz oder fast ganz ohne Wirkung auf die Tiere ist, während ein für uns viel dunkleres Blau stets Schliessen des Mundes zur Folge hat. Lässt man nun unmittelbar nach diesem dunklen Blau wieder ein helles Rot auf die Tiere wirken, so öffnet sich der Mund, der sich im Blau geschlossen hatte, im Rot, ähnlich so, wie es im Dunkeln der Fall zu sein pflegt. Zu genaueren messenden Untersuchungen waren die bisher von mir gefundenen neuen Reaktionen nicht genügend geeignet.

III. Eine neue Lichtreaktion bei Seeigeln.

Aus Beobachtungen der Saraşin (1887) an *Diadema setosum* sowie aus den bekannten Untersuchungen v. Üxküll's an *Centrostephanus longispinus* (1896) wusste man, dass verschiedene Arten von Seeigeln die Eigentümlichkeit zeigen, bei Beschattung ihre Stacheln ein wenig zu heben; doch war bisher nicht versucht worden, mit Hilfe solcher Reaktionen Aufschluss über die Sehqualitäten dieser Echinodermen zu erhalten. Im folgenden lernen wir eine neue, höchst eigenartige Lichtreaktion bei *Centrostephanus* kennen, die sich zudem zu genaueren, messenden Lichtsinnuntersuchungen in besonderem Maasse eignet.

Centrostephanus gilt als eine im Neapeler Golf seltene Art; nur in der Nähe von Positano war er gelegentlich gefangen worden.

Herr Kollege Dohrn hatte die grosse Freundlichkeit, auf meine Bitte dort fischen zu lassen; schon beim ersten Zuge wurden aus einer Tiefe von 50 m 16 schöne Exemplare erbeutet, die mir zu den im folgenden geschilderten Versuchen zur Verfügung standen.

Meine ersten Beobachtungen galten der von v. Uexküll eingehend beschriebenen Bewegung der grossen, zum Teil 10—12 cm langen Stacheln bei Beschattung. Bald aber wurde meine Aufmerksamkeit auf eine andere, bisher nicht bekannte Lichtreaktion gelenkt, die viel eindringlicher und lebhafter ist als jene Stachel-

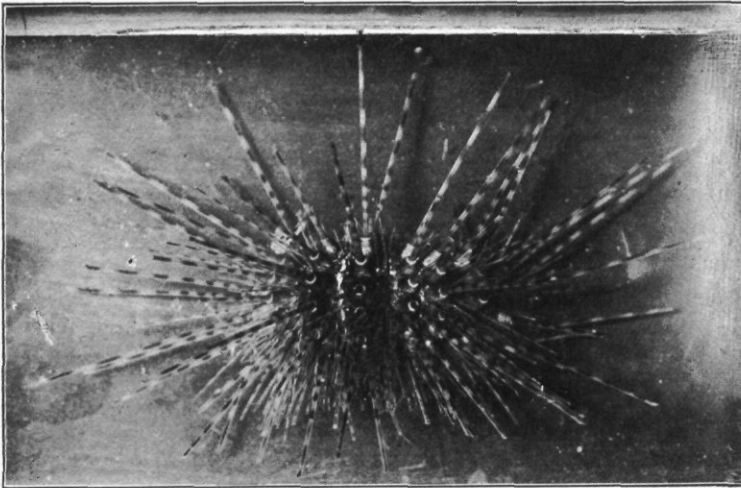


Fig. 3.

bewegung und, da sie auch schon bei verhältnismässig sehr geringen Lichtstärkenabnahmen in auffälligster Weise sichtbar wird, sich zu den von mir geplanten Messungen wesentlich geeigneter erwies.

In der Umgebung der Analöffnung finden sich bei *Centrostephanus* eigentümliche, schön hellviolette Gebilde, die man merkwürdigerweise als „Stacheln“ bezeichnet¹⁾, obschon sie weder in ihrer Erscheinung an Stacheln erinnern, noch nach ihrer Funktion diesen zugesellt werden können. Wir wollen sie im folgenden nach ihrem charakteristischen Aussehen als „Kölbchen“ bezeichnen. Es handelt sich um etwa 25—35 feine, ca. 2—3 mm lange und kaum

1) Ich finde sie zuerst bei Hamann beschrieben in „Beiträge zur Histologie der Echinodermen. 3. Anatomie und Histologie der Echiniden und Spatangiden.“ 1887.

1 mm dicke weissliche Röhrcchen mit einer kolbenförmigen, schön hellvioletten Verdickung an ihrem freien Ende. Sie sind zu je drei bis vier teils auf den ambulacralen, teils auf den interambulacralen Platten¹⁾ in einem Abstände von 1—2 cm vom aboralen Pole auf kleinen flachen Erhebungen so lose befestigt, dass sie schon bei zartem Anfassen mit einer feinen Pinzette sich von der Unterlage lösen. In ihrer Umgebung finden sich in grosser Zahl etwa 1—2 cm lange, harte, spitze, weisse Stacheln, die bei jedem Versuche, die Kölbchen mit der Pinzette zu fassen, von allen Seiten wie zum Schutze über ihnen zusammenschlagen.

Diese violetten Kölbchen sieht man häufig lebhaft rotierende Bewegungen ausführen; die dabei von ihnen beschriebene Fläche entspricht etwa einem Kegelmantel mit einem Winkel von ca. 30°. Hamann gab an, sie bewegten sich fortwährend, ob der Seeigel in Ruhe sei oder sich langsam oder schnell vom Orte bewege, und auch bei v. Uexküll finde ich nur die Angabe, dass diese Gebilde, „sobald der Seeigel aus seiner Ruhe gestört wird, lebhaft zu rotieren anfangen“.

Ich fand nun die überraschende Tatsache, dass diese rotierenden Kölbchenbewegungen in erster Linie und in besonders auffälliger Weise bei Belichtungsabnahme auftreten. Da, wie das Folgende zeigt, schon erstaunlich geringe Lichtstärkenverminderungen lebhaft Rotationsbewegungen auslösen können, war hier ein zu genaueren Messungen über den relativen Helligkeitswert verschieden farbiger Lichter für den Seeigel besonders geeignetes Objekt gefunden.

Die biologische Bedeutung dieser merkwürdigen Reaktion erscheint vorderhand noch unklar; während das Aufrichten der langen Stacheln bei Beschattung wohl als eine Schutzvorrichtung gegen nahende Feinde aufgefasst werden kann, lässt sich ein gleiches für die Rotation der kleinen violetten Kölbchen nicht annehmen. Die mikroskopische Untersuchung der letzteren zeigt (Hamann) auf der Fläche der Kölbchen kleine „Sinneshügel“, auf welchen Sinneszellen gruppenweise zusammengetreten seien. Welcher Art letztere sind, lässt sich noch nicht sagen; dass sie nicht etwa den optischen Empfänger für jene Rotierbewegungen darstellen, konnte ich durch

1) Hamann's Angabe, sie fänden sich nur auf den interambulacralen Platten, ist nicht zutreffend.

folgenden Versuch zeigen. Ich schnitt die violetten Kölbchen selbst mit einem Teile ihres Stieles ab, so dass nur noch ein kaum 1 mm langer Rest des letzteren stehen blieb: Bei Beschattung fingen auch diese kurzen Stümpfe regelmässig an, lebhaft zu rotieren. Es muss Aufgabe neuer histologischer Untersuchung sein, den optischen Empfangsapparat für diese merkwürdigen Bewegungen aufzudecken.

Die wesentlichen bei Beschattung wahrzunehmenden Erscheinungen sind folgende: Bringt man einen möglichst frischen *Centrostephanus* in einem geeigneten Glasgefässe ans helle Fenster, so zeigen die Kölbchen in der Regel zunächst lebhafte Rotation, die aber allmählich träger wird und im allgemeinen nach etwa einer Minute aufhört, so dass die Kölbchen nunmehr völlig ruhig stehen. Führt man nun die Hand einmal rasch an der Fensterseite des Gefässes so vorüber, dass das Tier für einen Bruchteil einer Sekunde leicht beschattet wird, so beginnen nach einer mittleren Latenzzeit von etwa $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ Sekunden die meisten Kölbchen lebhaft zu rotieren; bleibt die Belichtung jetzt unverändert, so wird die Rotierbewegung bald langsamer und hört schon nach ca. 10—30 Sekunden auf. Wiederholt man die Beschattung öfter in kleinen Pausen, so erfolgt stets aufs neue die Rotation, doch ist es zweckmässig, nach einer Reihe von Versuchen eine längere Pause eintreten zu lassen.

Zu den im folgenden zu schildernden Untersuchungen ist nicht erforderlich, jedesmal zu warten, bis die Kölbchen wieder zur völligen Ruhe gekommen sind: Wenn man ein Tier, dessen Kölbchen in einem bestimmten Tempo rotieren, beschattet, so wird nach $\frac{1}{2}$ bis $\frac{3}{4}$ Sekunde das Tempo dieser Bewegungen plötzlich ein viel rascheres, um so rascher, je grösser und je plötzlicher die Lichtstärkenabnahme ist.

Lichtstärkenvermehrung löst niemals Bewegung der violetten Kölbchen aus; selbst wenn ich längere Zeit dunkel gehaltene Tiere plötzlich mit dem starken Lichte der Hammerlampe (s. o.) bestrahlte, bewegten die ruhenden Kölbchen sich nicht; bei den in Bewegung befindlichen Kölbchen wird das Tempo der Bewegungen bei stärkerer Belichtungszunahme in der Regel deutlich verlangsamt. Hatte ich z. B. ruhende Kölbchen durch Beschattung zu lebhaftem Rotieren gebracht und erhöhte dann die Lichtstärke durch Wegziehen der beschattenden Hand oder durch Bestrahlung mit einer lichtstarken Lampe, so wurden die Bewegungen auffallend langsamer und die Kölbchen kamen früher zur Ruhe, als es unter

sonst gleichen Umständen bei geringeren Lichtstärken der Fall zu sein pflegte.

Die Auffälligkeit der Erscheinung sowie ihr regelmässiges Eintreten bei sehr geringen Lichtstärkenabnahmen ermöglichen überraschend genaue messende Untersuchungen über die relativen Reizwerte, die verschieden helle und verschieden farbige Lichter für unseren Seeigel haben. Ich bediente mich dazu im wesentlichen zweier Methoden: Die erste lässt sich mit verhältnismässig einfachen

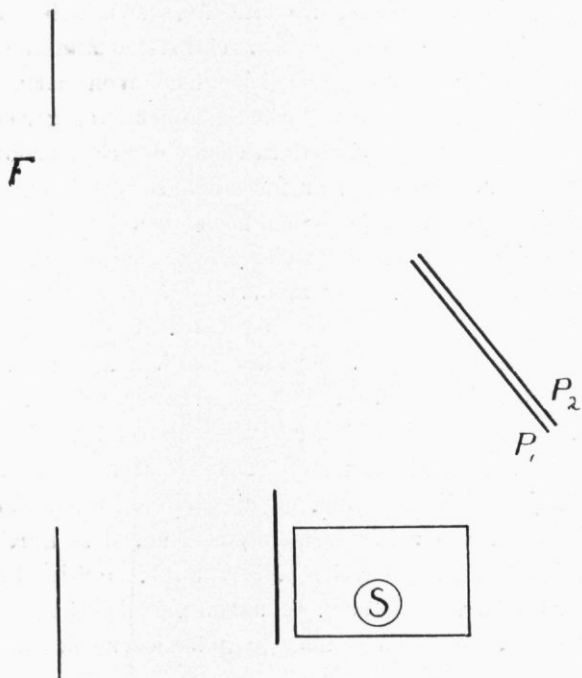


Fig. 4.

Mitteln und ohne besondere Apparate leicht anwenden, und auch der Ungeübte kann sich mit Hilfe dieses auch zur Demonstration geeigneten Verfahrens leicht einen Überblick über die wichtigsten einschlägigen Erscheinungen verschaffen.

Der Seeigel S wird in seinem Glasbehälter dem Fenster F gegenüber so aufgestellt, wie es Schema Fig. 4 zeigt, und durch einen vor dem Behälter befindlichen mattschwarzen Karton gegen direkt einfallendes Tageslicht geschützt. Zur Belichtung des Tieres dienen matt farbige und graue Papiere, die auf quadratische Kartons von 40 cm Seitenlänge eben aufgespannt sind. Die zwei in ihrer Wir-

kung auf den Seeigel zu prüfenden Papiere P_1 und P_2 werden nun dicht hintereinander so, wie es Fig. 4 zeigt, etwa 10—20 Sekunden über den Behälter gehalten, danach wird rasch das vordere Papier P_1 nach unten weggezogen, so dass nunmehr die von dem zweiten zurückgeworfenen Strahlen das Tier treffen.

Wirkte z. B. erst ein weisses oder hellgraues, danach ein schwarzes oder dunkelgraues Papier, so trat sofort lebhaftere Kölbchenbewegung ein, nie im umgekehrten Falle. Da die Meinung verbreitet ist, bei vielen Tieren sei insbesondere die Fähigkeit der Wahrnehmung von Bewegungen ausgebildet und daher auch die Frage aufgeworfen werden könnte, ob hier nicht etwa die Bewegungen der vorgeschobenen Hand (s. o.) bzw. des vorgeschobenen Kartons von wesentlichem Einflusse auf die Erscheinung seien, stellte ich Versuche auch in der folgenden Weise an (vgl. Fig. 5):

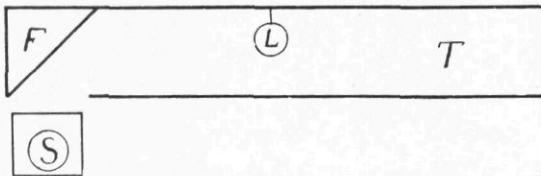


Fig. 5.

In einem langen, innen geschwärzten Tunnel T ist eine elektrische Lampe L leicht verschieblich, welche die unter einem Winkel von 45° zur Achse des Tunnels stehende mattweisse Fläche F bestrahlt. Das von dieser zurückgeworfene Licht kommt zum Behälter mit dem Seeigel S . Wieder zeigt sich, dass geringfügiges Abrücken der Lampe von der Fläche F genügt, um Kölbchenbewegungen auszulösen bzw. vorhandene zu beschleunigen; hierbei ist natürlich jede Bewegungswahrnehmung für die Tiere ausgeschlossen, es mindert sich lediglich die Lichtstärke der Fläche beim Zurückschieben der Lampe. (Auch dieses Verfahren eignet sich gut zu messenden Versuchen.) Man überzeugt sich hier besonders leicht, dass nur plötzliche Lichtstärkenabnahme die fragliche Wirkung auf die Kölbchen hat, während allmähliches Zurückschieben der Lampe viel weniger wirksam oder ganz unwirksam ist.

Auch das einfache Verfahren der Bestrahlung mit verschiedenen grauen Kartons kann innerhalb gewisser Grenzen zu messenden Versuchen über die kleinsten Lichtstärkenabnahmen dienen, die eben

noch Kölbchenbewegungen hervorrufen. Ich hatte dazu von einer grösseren Serie von grauen Papieren den „Kreiselwert“ ermittelt, d. h. am Farbkreisel diejenigen Sektorengrössen einer weissen und einer schwarzen Kreiselscheibe ermittelt, die erforderlich waren, damit beim Rotieren ein dem jeweils benutzten grauen Papiere möglichst ähnliches Grau entstand.

Die beiden Flächen P_1 und P_2 müssen genau parallel zu einander gehalten werden, denn schon eine Neigungsänderung um wenige Grade kann eine zur Auslösung von Kölbchenbewegungen genügende Lichtstärkenabnahme bedingen.

Ich bezeichne im folgenden die betreffenden grauen und farbigen Scheiben kurz nach ihren „Kreiselwerten“. Ein Grau vom Kreiselwerte 100, im folgenden kurz Grau₁₀₀ geschrieben, bedeutet also ein solches Grau, das am Kreisel durch Rotieren eines Sektors von 100° Weiss mit einem Sektor von 260° Schwarz zustande kommt usw.¹⁾ Es genügte im allgemeinen, dass ich an Stelle des zuerst wirkenden Grau ein für uns nur wenig dunkleres wirken liess, um Bewegungen der Kölbchen hervorzurufen. Hielt ich erst Grau₄₃ vor den Seestern und ersetzte dieses rasch durch das etwas dunklere Grau₂₂, so erfolgten lebhaftere Kölbchenbewegungen, ebenso bei Ersetzen von Grau₆₈ durch Grau₃₁, von Grau₁₀₇ durch Grau₇₀, von Grau₅₆ durch Grau₃₅, von Grau₉₁ durch Grau₆₇ usw.

In weiteren Versuchsreihen ermittelte ich die Wirkung abwechselnder Belichtung mit zwei verschiedenen farbigen, sowie mit einer farbigen und einer grauen Fläche auf die Seeigelkölbchen. Auch für die farbigen Flächen hatte ich den farblosen Helligkeitswert nach den von E. Hering entwickelten Methoden bestimmt, indem ich sie mit dunkeladaptiertem Auge bei so weit herabgesetzter Beleuchtung betrachtete, dass sie mir farblos grau erschienen, und nun am Kreisel die Sektorengrössen der weissen und schwarzen Scheibe ermittelte, die zur Herstellung eines gleich hellen Grau erforderlich waren.

Wir sahen, dass bei Benutzung zweier verschieden heller Grau die Kölbchen sich immer nur dann bewegen, wenn ein für uns

1) Das zu meinen Versuchen benutzte Wollschwarz entsprach einem Kreiselwerte von 6°, d. h. es erschien gleich hell mit einem weissen Sektor von 6°, der vor lichtlosem Grunde rotierte; bei den im folgenden als Kreiselwerte aufgeführten Zahlen sind die betreffenden Werte für den schwarzen Sektor entsprechend eingerechnet.

helleres durch ein für uns dunkleres Grau ersetzt wird; bei Benutzung farbiger Flächen aber zeigt sich, dass Ersetzen eines für uns ziemlich dunklen Blau durch ein für uns deutlich helleres Rot lebhaftere KÖlbchenbewegungen auslöst. Bestimmen wir aber den farblosen Helligkeitswert der beiden Flächen, d. h. also die Helligkeit, die die beiden Flächen für den total farbenblinden Menschen haben, so zeigt sich, dass das Rot einen verhältnismässig kleinen, das Blau einen viel grösseren Helligkeitswert hat, mit anderen Worten, einem solchen Auge erscheint jenes Blau hell grau, das Rot dagegen viel dunkler grau, obwohl es dem normalen farbentüchtigen Auge heller erscheint.

Von einer annähernden Gleichung zwischen zwei verschieden farbigen oder einer farbigen und einer grauen Fläche können wir dann sprechen, wenn weder bei Ersetzen der ersten Fläche durch die zweite, noch bei Ersetzen der zweiten durch die erste eine merkliche Bewegung der KÖlbchen eintritt. (Vgl. z. B. die folgenden Beispiele für ein bestimmtes Gelb und Blau, ein bestimmtes Rot und Dunkelgrau usw.)

Ich setze nur einige wenige der von mir mit verschieden farbigen und mit farbigen und grauen Flächen angestellten Versuche zur Erläuterung des Gesagten her:

Bei Ersetzen von Rot ₁₅	durch Gelb ₁₂₀	erfolgt keine KÖlbchenbewegung,
" " " Gelb ₁₂₀	" Rot ₁₅	lebhaftere Bewegung der KÖlbchen,
" " " Rot ₁₅	" Grau ₁₂₂	nichts,
" " " Grau ₁₂₂	" Rot ₁₅	lebhaftere Bewegung,
" " " Grau ₁₂₂	" Gelb ₁₂₀	nichts,
" " " Gelb ₁₂₀	" Grau ₁₂₂	nichts,
" " " Weiss ₃₆₀	" Gelb ₁₂₀	lebhaftere Bewegung,
" " " Gelb ₁₂₀	" Weiss ₃₆₀	nichts,
" " " Hellblau ₁₂₂	" Rot ₁₅	lebhaftere Bewegung,
" " " Hellblau ₁₂₂	" Gelb ₁₂₀	nichts,
" " " Gelb ₁₂₀	" Hellblau ₁₂₂	nichts,
" " " Grün ₁₄₁	" Orange ₃₇	lebhaftere Bewegung,
" " " Gelbgrün ₁₈₄	" Grün ₁₄₁	deutliche, aber nicht sehr starke Bewegung,
" " " Gelbgrün ₁₈₄	" Violett ₅₁	starke Bewegung,

Bei Ersetzen von	Violett ₅₁	durch	Rot ₁₅ : starke Bewegung,
"	"	"	Grau ₁₀₂ " Violett ₅₁ : starke Bewegung,
"	"	"	Grün ₁₈₄ " Grau ₁₀₂ : lebhafte Bewegung,
"	"	"	Grau ₁₀₂ " Grün ₁₈₄ : nichts,
"	"	"	Grün ₁₈₄ " Bläulichrot ₄₅ ; sehr starke Bewegung,
"	"	"	Bläulichrot ₄₅ " Rot ₁₅ : lebhafte Bewegung,
"	"	"	Rot ₃₀ " Rot ₁₅ : deutliche, aber nicht sehr lebhafte Bewegung,
"	"	"	Gelbgrün ₁₉₀ " Gelbrot ₃₇ : starke Bewegung,
"	"	"	Gelbgrün ₁₉₀ " Grün ₁₄₁ : deutliche, aber schwache Bewegung,
"	"	"	Grün ₁₄₁ " Gelbgrün ₁₉₀ : nichts,
"	"	"	Blau ₁₀₃ " Orange ₃₇ : starke Bewegung; (das Blau ist für unser Auge viel dunkler als das Orange),
"	"	"	Rot ₁₅ " Grau ₁₅ : nichts; (das Rot ist für uns leuchtend hell und viel heller als das Grau),
"	"	"	Grau ₁₅ " Rot ₁₅ : nichts.

Aus allen diesen oft wiederholten Versuchen ergibt sich folgendes: Zwei farbige Flächen, die auf Centrostephanus wie verschieden helle Flächen wirken, sind in dem gleichen Sinne für den total farbenblinden Menschen verschieden; zwei farbige Flächen, die auf Centrostephanus wie zwei untereinander angenähert gleich helle Flächen wirken, sind für den total farbenblinden Menschen in der Helligkeit einander sehr ähnlich oder gleich. Mit anderen Worten, die verschieden farbigen Flächen wirken auf die Kölbchen dieses Seeigels durchweg ähnlich oder ganz so, wie auf das Auge eines total farbenblinden Menschen, gleichgültig, wie die farbigen Flächen normalen oder partiell farbenblinden Menschengenossen erscheinen.

Schon diese einfachen und auch ohne eingehendere Kenntnis der Farbenlehre unschwer zu wiederholenden Versuche genügen, um zu zeigen, dass auch bei Centrostephanus die Sehqualitäten jenen des total farbenblinden und des dunkeladaptierten normalen Menschen sehr ähnlich oder gleich sind. Bei der Empfindlichkeit der fraglichen Tiere für kleine Lichtstärkenunterschiede schien der Versuch

von grossem Interesse, mit Hilfe eines weiteren neuen, von mir ausgearbeiteten Verfahrens noch genauere Bestimmungen vorzunehmen. Ich bediente mich dazu eines neuen Apparates, der sich mir auch zu vielen anderen Lichtsinn-Untersuchungen gut geeignet erwies. Über seine Einzelheiten werde ich in anderem Zusammenhange ein-

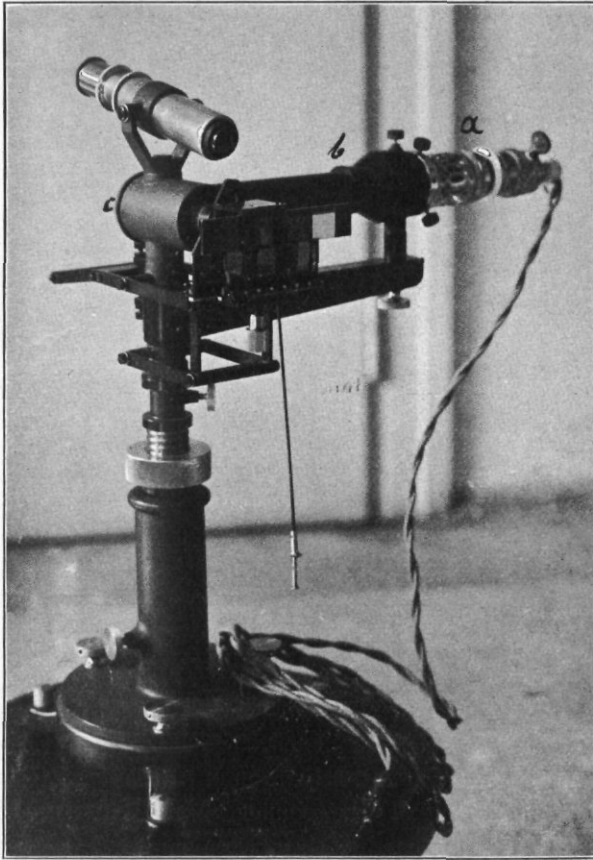


Fig. 6.

gehender berichten; im folgenden schildere ich ihn nur so weit, als zum Verständnisse unserer Seeigelmessungen erforderlich erscheint. Von einer bei *a* (Fig. 6) befindlichen Nernstlampe wird mit Hilfe eines in der Röhre *b* angebrachten Linsensystems und einer bei *c* unter einem Winkel von 45° stehenden Spiegelvorrichtung vor dem Apparate eine kreisförmige Fläche in allen ihren Teilen gleichmässig

und ziemlich stark beleuchtet. Der Durchmesser dieser leuchtenden Fläche beträgt in einem Abstände von etwa 20 cm von der Frontlinse des Apparates ca. 1,5 cm. Dicht vor der Frontlinse ist leicht beweglich ein Doppelrahmen angebracht; seine obere Hälfte dient zur Aufnahme eines Schiebers mit je einem roten, gelben, grünen und blauen Glase; die Durchlässigkeitswerte sind für jedes dieser Gläser genau bestimmt. Die untere Hälfte des Rahmens trägt zwei spitzwinklige, farblos graue Keile, die mittels einer Schraube so gegeneinander verschieblich sind, dass die Menge des von ihnen durchgelassenen Lichtes innerhalb weiter Grenzen messbar variiert werden kann. Die jeweilige Stellung der beiden Keile wird an einer Skala abgelesen, die entsprechende Menge des durchgelassenen Lichtes ergibt sich aus einem beigegebenen Diagramm.

Eine einfache Hebelbewegung gestattet nun, das zu untersuchende Objekt abwechselnd mit einem gesättigt farbigen Lichte und unmittelbar anschliessend, ohne Zwischenbelichtung, mit dem angenähert farblosen Lichte zu bestrahlen. Ein mit dem Apparate verbundenes Fernrohr auf kleinen Abstand ermöglicht die Beobachtung des jeweils untersuchten Objektes bei einer zirka achtmaligen Vergrösserung¹⁾.

In einer ersten Versuchsreihe wurden bei Centrostephanus, um ein Urteil über die Grenzen zu erhalten, innerhalb derer hier noch genaue Messungen möglich sind, die kleinsten Lichtstärkenvermindierungen bestimmt, bei welchen noch regelmässig Kölbchenbewegungen auftraten; zu dem Zwecke wurde in der oberen Rahmenhälfte der Schieber mit den farbigen Gläsern durch einen solchen mit verschiedenen farblos grauen ersetzt, und nun für ein mittleres Grau durch Beobachtung bei verschiedenen Stellungen der Graukeile ermittelt, wann bei Belichtungswechsel durch Hebelverstellung in beiden Richtungen keine Kölbchenbewegungen erfolgten. Begannen die Kölbchen bei Übergang von den Graukeilen zum Grauglase zu rotieren, so zeigte dies an, dass die von den Graukeilen durchgelassene Lichtmenge zu gross war; begannen die Kölbchen bei Übergang von dem Grauglase zu den Keilen zu rotieren, so war die von letzteren durchgelassene Lichtmenge zu klein. Diese Versuche wurden in einem mässig verdunkelten Zimmer vorgenommen. Jedes Reizlicht

1) Der Apparat wird von C. Zeiss, Jena, unter dem Namen Differential-Pupilloskop in Handel gebracht.

liess ich vor dem Belichtungswechsel etwa 10—15 Sekunden lang auf die Tiere wirken, nach je 3—4 Versuchen wurde eine Pause von mehreren Minuten gemacht. Die Verstellung der Keile zwischen je zwei Versuchen und die Ablesungen wurden von einem Mitarbeiter mit Hilfe eines Taschenlämpchens mit rotem Lichte vorgenommen.

Bei allen folgenden Angaben ist die Menge des von den Graukeilen durchgelassenen Lichtes in Prozenten der Gesamtlichtstärke des auffallenden Lichtes ausgedrückt. Ich führe nur ein Beispiel von vielen solchen Versuchsreihen an.

Bei Belichtungswechsel erfolgte für ein bestimmtes Grau keine deutliche Kölbchenbewegung, wenn die von den Keilen durchgelassene Lichtmenge zwischen 8,3 % und 11,8 % wechselte; betrug die durchgelassene Lichtmenge mehr als 11,8 %, so erfolgte bei Übergang von den Keilen zum Grauglase regelmässig Kölbchenbewegung, betrug die von den Keilen durchgelassene Lichtmenge weniger als 8,3 %, so erfolgte bei Übergang von dem Grauglase zu den Keilen regelmässig Kölbchenbewegung¹⁾; einmal erfolgten auch bei 8,3 % schon Bewegungen der Kölbchen.

Zur Beurteilung dieser Werte vergleichen wir dieselben mit der Unterschiedsempfindlichkeit²⁾ des normalen Menschauges für Helligkeiten unter gleichen Bedingungen. Ich ging dabei in der Weise vor, dass ich an die Stelle der Tiere eine mattweisse Fläche brachte, auf welcher also jetzt eine scharf umschriebene hell beleuchtete kreisförmige Fläche erschien. Es wurden für das gleiche Grauglas jene Stellungen der Graukeile aufgesucht, wo bei Belichtungswechsel die Fläche für unser Auge nicht merklich heller oder dunkler wurde.

In einer solchen Versuchsreihe ergab sich, dass bei einem Durchlässigkeitswerte der Graukeile von 11,8 % und von 10,4 %

1) In Versuchen, die diesen Grenzwerten nahe liegen, fangen bei Belichtungswechsel in der Regel nicht alle, sondern nur einige wenige Kölbchen an zu rotieren; ihre Bewegungen sind dann nicht sehr lebhaft und kommen bald wieder zur Ruhe. Je grösser die Lichtstärkenunterschiede sind, um so mehr Kölbchen bewegen sich, und um so lebhafter und länger andauernd sind ihre Bewegungen.

2) Die bei den Tieren erhaltenen Werte dürfen wir noch nicht als Maass ihrer Unterschiedsempfindlichkeit ansehen; denn die kleinsten Werte auf welche die Tiere sichtbar reagieren, brauchen nicht auch die kleinsten von ihnen eben noch empfundenen zu sein; ihre Unterschiedsempfindlichkeit wird also mindestens ebenso gross, im allgemeinen aber noch grösser sein, als den auf dem angegebenen Wege erhaltenen Werten für die kleinsten eben noch zu Reaktionen führenden Lichtstärkenunterschieden entspricht.

die Fläche bei Belichtungswechsel ihre Helligkeit für mich nicht merklich änderte; auch bei einem Durchlässigkeitswerte von 9,3 % konnte ich noch keinen deutlichen Helligkeitsunterschied wahrnehmen. Bei einem Durchlässigkeitswerte von 8,3 % wurde die Fläche bei Übergang zur Keilbelichtung eben merklich dunkler (das Grau des Grauglases hatte nicht genau die gleiche Färbung, wie das von den Keilen durchgelassene Grau, doch verursacht dies keinen für die vorliegenden Versuche nennenswert in Betracht kommenden Fehler).

Diese Messungen lehren uns die höchst interessante Tatsache, dass nahezu die kleinsten Lichtstärkenunterschiede, die von einem normalen Menschenauge noch eben als Helligkeitsverschiedenheiten wahrgenommen werden, auch genügen, um bei unseren Seeigeln noch regelmässig Kölbchenbewegungen hervorzurufen. —

Die messenden Versuche mit farbigen Glaslichtern nahm ich in entsprechender Weise vor und kam dabei zu folgenden Ergebnissen:

Es wirkte das Grau der Graukeile für *Centrostephanus* gleich mit dem von mir benutzten Rot bei einer mittleren Durchlässigkeit der Keile = $< 0,8 \%$, mit dem von mir benutzten Blau bei einer solchen von $11,1-14,8 \%$ ¹⁾.

Bei meinen bisherigen Untersuchungen über die Sehqualitäten der Tiere hatte ich die bei letzteren gefundenen Lichtreaktionen grossenteils zu den Helligkeitsempfindungen des Menschen in Beziehung gebracht. Man glaubte, hierin einen Einwand gegen meine Untersuchungen finden zu können; für den mit der wissenschaftlichen Farbenlehre Vertrauten erledigt sich ein solches Bedenken leicht, aber es schien mir in anderer Hinsicht von Interesse, zu zeigen, dass jene Bezugnahme auf unsere Helligkeitsempfindungen durchaus nicht unumgänglich ist, um den Nachweis der totalen Farbenblindheit für alle bisher untersuchten Wirbel-

1) Alle an den violetten Kölbchen vorgenommenen Messungen, über die ich hier kurz berichtet habe, wiederholte ich auch an den langen Stacheln von *Centrostephanus*, durchweg mit wesentlich gleichen Ergebnissen; ich berichte hierüber nicht im einzelnen, da diese Reaktionen infolge der verhältnismässig trägen Bewegungen der Stacheln weniger eindringlich und daher insbesondere bei kleineren Lichtstärkenunterschieden nicht so leicht zu beobachten sind, auch vielfach schon nach zwei- bis dreimaliger Wiederholung der Versuche undeutlich bzw. ganz unmerklich werden.

losen zu erbringen. Ich nahm daher die Frage wiederum von einer neuen Seite in Angriff, indem ich jene „objektiven Lichtreaktionen“ bei Tieren nicht zu „subjektiven Helligkeitsempfindungen“, sondern zu „objektiven Lichtreaktionen“ beim Menschen, und zwar zum Pupillenspiele in Beziehung brachte.

Wir wissen aus Untersuchungen von Sachs (1893), dass für den Grad der Verengung unserer Pupille bei Bestrahlung mit farbigen Lichtern die Helligkeit massgebend ist, in welcher uns letztere erscheinen; es fehlte aber bisher die Möglichkeit, die fraglichen „pupillomotorischen Reizwerte“ farbiger Lichter für den Menschen zu den Reizwerten der gleichen Lichter für verschiedene Tiere in Beziehung zu bringen und beide messend zu verfolgen. Auch diese Aufgabe konnte ich mit unserem neuen Apparate mit Erfolg in Angriff nehmen. Ich komme darauf in anderem Zusammenhange ausführlicher zurück und beschränke mich hier auf die für die Frage nach den Sehqualitäten unseres Seeigels wichtigsten Punkte.

In nebenstehender Tabelle habe ich in aller Kürze einen kleinen Teil der Ergebnisse zahlreicher Messungen bei verschiedenen Menschen und Tieren zusammengestellt. Ich bespreche zunächst nur die Reizwerte der roten und blauen Lichter.

Motorische Reizwerte der farbigen Glaslichter.

Die Zahlen geben die zu den motorischen Gleichungen erforderlichen Mengen des von den Graukeilen durchgelassenen Vergleichslichtes in Prozenten des auffallenden Lichtes.

	Normaler Mensch	Relativ Blansichtiger Rotgrünblinder („Rotblinder“)	Total Farbenblinder	Taube	Nachtvogel	Sepia	Bienen	Centrostephanus	Psammobia
Rot	9-11	1,5-2,2	< 0,6	7,3-9,3	0,9-1,1	< 0,6	< 0,6	< 0,8	< 1,0
Blau	1,5-2,5	2-3	9,9-11,8	0,8-0,9	7,4-8,8	9,3-11,1	8,3-11,1	11,1-14,8	8,3-14,8

Untersuchen wir am Pupilloskop normale und farbenblinde Menschen auf ihr Pupillenspiel bei Bestrahlung mit farbigen Lichtern, so lassen sich, wie die ersten drei Stäbe der Tabelle zeigen, im allgemeinen (auf Einzelheiten ist hier nicht einzugehen) drei voneinander gesonderte Gruppen unterscheiden.

In dem ersten Stabe sind die durchschnittlichen pupillomotorischen Reizwerte für eine Reihe von normalen, farbentüchtigen Menschen

verzeichnet. Die relativ blausichtigen Rotgrünblinden (sogenannten „Rotblinden“ oder „Protanopen“) unterscheiden sich, wie der zweite Stab zeigt, vom Normalen durch einen verhältnismässig kleinen motorischen Reizwert des Rot, während jener für Blau von dem für den Normalen nicht wesentlich verschieden ist¹⁾. Für den total Farbenblinden (dritter Stab) ist der motorische Reizwert des Rot noch beträchtlich kleiner, als für den „Rotblinden“, der motorische Reizwert des Blau dagegen viel grösser als beim Normalen und beim Rotblinden. Diese drei Gruppen von Reizwerten sind durchaus charakteristisch für die betreffende Art von Farbensinn bzw. Farbenblindheit und es ist also ausgeschlossen, dass Jemand, bei dem die verschiedenen farbigen Lichter die für den total Farbenblinden charakteristischen motorischen Reizwerte zeigen, dennoch Farbensinn haben könnte. Ich hebe diese für den Fachmann selbstverständliche Tatsache nur deshalb besonders hervor, weil Laien in der Farbenlehre wiederholt die Meinung vertreten haben, es könne ein Wesen, trotzdem es die für den total Farbenblinden charakteristischen Reaktionen zeige, doch auch Farbensinn haben.

Ich habe nun eine Reihe von Wirbellosen in der eben angedeuteten Weise untersucht und bei allen eine ähnliche oder die gleiche Abhängigkeit ihrer Reaktionen von der Farbe des Reizlichtes gefunden, wie sie das Pupillenspiel des total farbenblinden Menschen zeigt. (In der Tabelle sind nur einige wenige der von mir untersuchten Tiere verzeichnet.) —

Durch die neuen Untersuchungen mit dem Pupilloskop werden wir nach zwei Richtungen gefördert: Einmal sind wir jetzt in der Lage, so verschiedene Arten von Lichtreaktionen bei Tieren, wie das Pupillenspiel der Vögel und Cephalopoden, die Bewegungen der Bienen, Krebse usw. zum Hellen (bzw. zum Dunkeln), die Retraktionsbewegungen bei *Psammobia* und *Serpula*, die Kölbchenbewegungen bei *Centrostephanus* u. a. m., alle mit den gleichen, physikalisch genau bestimmten farbigen Glaslichtern zu untersuchen und die Reizwerte der letzteren jedesmal durch ein

1) Für die relativ gelbsichtigen Rotgrünblinden (sogenannten „Grünblinden“ oder „Deuteranopen“) sind die Helligkeitswerte der verschiedenen farbigen Lichter jenen beim Normalen ähnlich oder gleich, daher auch die motorischen Reizwerte hier anscheinend keine wesentlich anderen als beim Normalen. Ich komme darauf in anderem Zusammenhange zurück.

und dasselbe kontinuierlich variable Vergleichslicht messend zu bestimmen. Ferner brauchen wir die so erhaltenen Werte nicht mehr zu unseren Helligkeitsempfindungen in Beziehung zu bringen, sondern können sie auf die in gleicher Weise bestimmten pupillomotorischen Reizwerte der gleichen farbigen Lichter für das normale bzw. farbenblinde Menschaugen beziehen.

In Tausenden von Einzelversuchen bei monatelangen Untersuchungen an einer grossen Reihe verschiedener Tierarten konnte ich mich immer aufs neue davon überzeugen, wie überraschend genaue Messungen mit der hier geschilderten Methode möglich werden¹⁾. Dass die auf dem neuen Wege gewonnenen Ergebnisse mit den früher von mir auf anderen Wegen erhaltenen weitgehende Übereinstimmung zeigen, ist eine erfreuliche Gewähr für die Zuverlässigkeit dessen, was ich bisher über die Sehqualitäten der Tiere habe mitteilen können.

IV. Zusammenfassung.

1. Unter den Seesternen wird für die Astropectiniden der Nachweis erbracht, dass ihre Füsschen hochgradig lichtempfindlich sind. Diese werden bei Belichtung nach kurzer Latenzzeit eingezogen und es schliesst sich die Ambulacralrinne über ihnen.

Rote Reizlichter haben hier, wie bei allen Wirbellosen, verhältnismässig geringe, grüne und blaue Lichter eine viel grössere Wirkung, auch dann, wenn sie unserem normalen Auge dunkler erscheinen als das Rot. Bei Dunkelaufenthalt zeigen die Füsschen eine adaptative Empfindlichkeitssteigerung von beträchtlichem Umfange.

2. Für manche Holothurienarten liess sich eine bisher nicht bekannte ausgesprochene Lichtempfindlichkeit der Mundtentakeln nachweisen, die bei Belichtung eingezogen werden. Auch hier konnte eine deutliche adaptative Änderung der Lichtempfindlichkeit nachgewiesen und dargetan werden, dass roten Reizlichtern gegenüber grünen und blauen ein relativ sehr geringer Reizwert zukommt.

3. Unter den Echiniden liess sich bei *Centrostephanus longispinus* eine bisher nicht gekannte Lichtreaktion nachweisen und zeigen, dass die violetten Kölbchen in der Umgebung des aboralen

1) Ausführlicheres hierüber werden einige demnächst erscheinende Abhandlungen bringen.

Poles schon bei sehr geringer Lichtstärkenverminderung nach einer Latenzzeit von $\frac{1}{2}$ —1 Sekunde anfangen, lebhaft zu rotieren.

4. Es werden neue Methoden entwickelt, um diese Lichtreaktionen genauer, auch messend, zu verfolgen und es wird so zum ersten Male der Nachweis erbracht, dass fast die kleinsten von einem normalen Menschenauge noch eben als Helligkeitsverschiedenheiten wahrgenommenen Lichtstärkenunterschiede genügen, um bei *Centrostephanus* Bewegungen der violetten Kölbchen hervorzurufen.

5. Es wird bei den neuen Untersuchungen von einer direkten Bezugnahme auf die Helligkeitsempfindungen des Menschen abgesehen und zum ersten Male durch vergleichende Messungen der Nachweis erbracht, dass die durch Reizung mit farbigen Lichtern hervorgerufenen Reaktionen bei *Centrostephanus* und bei anderen Wirbellosen eine ähnliche oder die gleiche Art der Abhängigkeit von der Wellenlänge zeigen, wie die Pupillenreaktionen des total farbenblinden Menschen bei Untersuchung mit den gleichen farbigen Lichtern.

6. Damit ist auf einem neuen Wege dargetan, dass auch bei *Centrostephanus* die Sehqualitäten weitgehende Übereinstimmung mit jenen bei anderen Wirbellosen und beim total farbenblinden Menschen zeigen und von jenen des normalen, farbentüchtigen und des partiell farbenblinden Menschen in ganz charakteristischer Weise verschieden sind.

