

# Mitteilungen

## Spitzenleistungen tierischer Sinnesorgane und ihre biologische Bedeutung

Von

K. v. FRISCH (München)

(Referat des am 4. Juni 1951 in der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich gehaltenen Vortrages)

Bei der Wahl des Themas war nicht so sehr an Sinnesorgane von überragender Empfindlichkeit gedacht, als vielmehr an solche, die durch Besonderheiten in ihrer Anordnung und ihrem Gebrauch die menschlichen Leistungen übertreffen und für ihre Träger eine spezielle biologische Bedeutung gewinnen.

Die Geruchssinnesorgane der Insekten sind fast ausschliesslich auf ihre Antennen beschränkt. Schon A. FOREL hat erkannt, dass die Fühler als bewegliche Geruchsorgane die Möglichkeit bieten, Düfte scharf lokalisiert und in räumlicher Gestalt wahrzunehmen («topochemischer Geruchssinn»). Es war naheliegend, diesem Umstände auch beim Blütenbesuch eine Bedeutung beizumessen.

CHR. K. SPRENGEL erkannte als erster die farbigen Saftmale der Blumen als Wegweiser zur Futterquelle. Nun liess sich nachweisen<sup>1)</sup>, dass ein farbiges Saftmal in der Regel zugleich ein Duftmal ist. Der farbig abgehobene Teil der Blüte riecht oft intensiver als der übrige Teil der Blütenblätter (z. B. *Dianthus*-Arten, oder Schneeglöckchen, *Galanthus nivalis*). In vielen Fällen riecht er auch qualitativ anders (z. B. Narzissus-Arten, *Iris germanica*). Bei manchen Blüten ist der Zugang zum Nektar nur geruchlich ausgezeichnet, ohne farbiges Saftmal. Der Nachweis wurde durch Versuchspersonen erbracht, welche die getrennten Teile der Blütenblätter in unwissentlichen Versuchen geruchlich zu beurteilen hatten, aber bei einer Reihe von Blüten auch durch die Bienen selbst, die in Dressurversuchen daraufhin geprüft wurden, ob die getrennten Blütenteile für sie gleich, oder verschiedenen intensiv, oder qualitativ verschieden dufteten.

Geruchliche Saftmale sind an Blüten allgemein verbreitet. Die mit vorgestreckten Fühlern anfliegenden Bienen und andere Insekten müssen durch sie sehr eindrucksvoll auf den Zugang zum Nektar hingewiesen werden.

Das Geruchsorgan der Wirbeltiere ist in die Nasenhöhle zurückgezogen und daher zu solchen Leistungen nicht befähigt. Wir staunen über seine grosse Empfindlichkeit bei den meisten Säugetieren (Makrosmaten). Es ist weniger bekannt, dass man auch bei den Fischen Makrosmaten und Mikrosmaten unterscheiden kann und dass die Geruchsleistungen der ersteren jenen der makrosomatischen Säugetiere nicht nachstehen. Ellritzen gehören keineswegs zu den extremen Makrosmaten. Trotzdem können sie, ähnlich wie Hunde, ihre Artgenossen mit der Nase erkennen und die einzelnen Individuen geruchlich unterscheiden.

Bei schwarmbildenden Friedfischen hat der Geruchssinn darüber hinaus eine soziale Funktion von origineller Art gewonnen. Ein zutraulicher Ellritzenschwarm wird binnen weniger Sekunden völlig verschreckt und ergreift die Flucht, wenn eines der Tiere eine kleine Hautverletzung erleidet. Aus der verletzten Haut wird ein «Schreckstoff» frei, der durch das Geruchsorgan wahrgenommen wird und eine radikale psychologische Umstimmung des ganzen Schwarmes bewirkt. Nicht nur, dass die Fische für den Augenblick verschreckt sind und die Flucht ergreifen, sie bleiben auch Stunden, ja Tage lang auf der Hut und nehmen aus dem geringsten Anlass Reissaus. Wenn ein Hecht eine Ellritze packt, genügen nachweislich einige kleine Hautverletzungen durch die Zähne, um den ganzen Schwarm davonzujagen. In dieser Sicherung der Schwarmgenossen vor weiteren Überfällen des Räubers liegt die biologische Bedeutung der Einrichtung, die ähnlich auch

<sup>1)</sup> Noch unveröffentlichte Versuche von Frl. M. HUBER und Frl. Dr. TH. LEX.

bei Kaulquappen und Wasserschnecken nachgewiesen wurde.<sup>2)</sup>

Auf dem Gebiete des mechanischen Sinnes hat neuerdings die schon lange bekannte Fähigkeit der Fledermäuse, selbst in gebendetem Zustande Hindernissen geschickt auszuweichen, eine überraschende Klärung gefunden. GRIFFIN und GALAMBOS, und unabhängig S. DIJKGRAAF haben gefunden<sup>3)</sup>, dass sie vor dem Abflug und während des Fluges Schreie ausstossen, wobei sie feste Gegenstände vor sich durch die zurückgeworfenen Schallwellen bemerken. Diese Tatsache blieb so lange unbekannt, weil die ausgesandten Töne im Ultraschallbereich liegen (30 000—70 000 Hz.). Die Leistungsfähigkeit der Methode ist erstaunlich. Die Fledermäuse erkennen an der Art der Schallreflexion sogar kleine Unregelmäßigkeiten der Oberfläche, etwa einen geringfügigen Riss in der Mauer, der ihnen gestattet, sich anzuhängen.

Die eigenartige Nasenbildung der Hufeisennasen findet ihre Erklärung darin, dass diese Tiere die Rufe nicht durch das Maul, sondern durch die Nase ausstossen. Deren Muschelform bedingt eine geringere Streuung des ausgesandten Ultraschalles und hat zur Folge, dass das Lokalisierungsvermögen in grössere Entfernung reicht (etwa 5—8 m gegenüber etwa  $\frac{1}{2}$  m).<sup>4)</sup>

Ein schönes Beispiel für ausserordentliche Leistungen des Sehorganes bietet das Facettenauge. Dieses entwirft bekanntlich ein aufrechtes Bild von der Umgebung, das sich mosaikartig aus den von den Einzelaugen gelieferten Bildpunkten zusam-

men setzt (S. EXNER). In den letzten Jahren haben wir hinzulernt, dass Bienen mit ihren Facettenaugen auch die Schwingungsrichtung polarisierten Lichtes analysieren können. Das ist für ihre Orientierung von Wichtigkeit. Denn sie benützen bei ihren Flügen die Sonne als Kompass. Da die Schwingungsrichtung des polarisierten blauen Himmelslichtes in bestimmter Beziehung zum Sonnenstande steht, können sie diesen an jedem Flecken blauen Himmels ablesen.<sup>5)</sup>

Diese Leistung des Facettenauges lässt sich durch die Annahme erklären, dass die radiär angeordneten Sinneszellen eines jeden Einzelauges das Licht in einer ihrer Stellung entsprechenden Richtung polarisieren, so dass das Ommatidium als Radiärnikol wirkt. Diese Annahme wurde von AUTRUM und STUMPF<sup>6)</sup> durch elektrophysiologische Versuche am Bienen- und Fliegenauge gestützt. Wir haben versucht, herauszubringen, ob und wo im Facettenauge die optischen Voraussetzungen für diese Theorie erfüllt sind. Mein Schüler STOCKHAMMER konnte zeigen, dass die Hornhautlinsen und die Kristallkegel als Analysatoren nicht in Frage kommen. Dagegen erwiesen sich die Sehstäbchen (Rhabdome) der Sinneszellen als doppelbrechend. Ein wesentlicher Fortschritt in der Untersuchung dieser ausserordentlich kleinen Elemente gelang durch die Mitwirkung unseres Münchner Kristallographen G. MENZER. Im Fliegenauge sind die sieben, von den einzelnen Sinneszellen gebildeten Abschnitte des Rhabdoms (die Rhabdomeren) deutlich voneinander ge-

<sup>2)</sup> K. v. FRISCH: Die Bedeutung des Geruchssinnes im Leben der Fische, Die Naturwissenschaften 29, 1941, S. 321—333; ders. Über einen Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung, Z. f. vgl. Physiol. 29, 1942, S. 46—145. — H. GÖZ: Über den Art- und Individualgeruch bei Fischen, Z. f. vgl. Physiol. 29, 1942, S. 1—45. — R. HÜTTEL: Die chemische Untersuchung des Schreckstoffes aus Ellritzenhaut, Naturwissenschaften 29, 1941, S. 333. — EIBL-EIBESFELDT: Über das Vorkommen von Schreckstoffen bei Erdkrötenquappen, Experientia 5, 1949, S. 236. — KEMPENDORFF: Fluchtphänomen und Chemorezeption von Helisoma, Archiv f. Molluskenkunde 74, 1942.

<sup>3)</sup> S. DIJKGRAAF: Die Sinneswelt der Fle-

dermäuse, Experientia 2, 1946, Heft 11. (Dasselbst weitere Literatur.) — Ders. Spallanzani und die Fledermäuse, Experientia 5, 1949, H. 2.

<sup>4)</sup> F. P. MÖHRES: Zur Funktion der Nasenaufsätze bei Fledermäusen. Die Naturwissenschaften 37, 1950, S. 526, und mündliche Mitteilung.

<sup>5)</sup> K. v. FRISCH: Die Sonne als Kompass im Leben der Bienen, Experientia 6, 1950, S. 210—221. — Orientierungsvermögen und Sprache der Bienen, Naturwissenschaften 38, 1951, S. 105—112 (in diesen Mitteilungen weitere Literatur).

<sup>6)</sup> H. AUTRUM und STUMPF: Das Bienenauge als Analysator für polarisiertes Licht, Z. f. Naturforschung 5 b, 1950, S. 116—122.

trennt. MENZER und STOCKHAMMER konnten zeigen<sup>7)</sup>, dass die Schwingungsrichtungen des Lichtes in den Rhabdomeren eines Ommas in gesetzmässiger Weise und, ihrer radiären Anordnung entsprechend, verschieden orientiert sind. In benachbarten Ommatidien zeigen sie dieselben oder ganz ähnliche Lagen. Die Befunde, die hier im Einzelnen nicht besprochen werden können, lassen darauf schliessen, dass die bei der Doppelbrechung entstehenden, senkrecht zueinander schwingenden Wellen innerhalb eines jeden Rhabdomeres voneinander getrennt werden, ähnlich wie in einem Nicolschen Prisma.

Es erhebt sich die reizvolle Frage, wie das Auge seiner Doppelaufgabe gerecht wird. Nach der klassischen Theorie liefert jedes Omma einen Bildpunkt, wirkt also als Einheit. Die Analyse des polarisierten Lichtes aber ergibt sich aus der unterschiedlichen Erregung der verschieden orientierten Sinneszellen innerhalb des Einzelauges, erfordert also eine getrennte Verwertung der innerhalb eines Ommas gegebenen Reize, wobei in benachbarten Ommatidien einander entsprechende Verhältnisse herrschen und eine Zusammenfassung der gleich orientierten Sinneszellen aus benachbarten Ommen sinnvoll wäre. Man könnte die seit CAJAL und SANCHEZ bekannte, von HANSTRÖM bestätigte doppelte Innervation der Einzelaugen hiermit in Verbindung bringen. Im Ommatidium meist zentral gelegene Sehzellen werden durch «lange Fasern» direkt

zu einem entfernteren Ganglion abgeleitet, während die peripheren, radiär angeordneten Sinneszellen durch «kurze Fasern» mit der unmittelbar benachbarten Lamina ganglionaris in Verbindung stehen; auf dem Wege dahin erfahren die kurzen Fasern (und nur sie) einen Faseraustausch, Überkreuzungen zwischen benachbarten Ommatidien, und hernach eine Zusammenfassung und gemeinsame Ableitung der neu gruppierten Fasern in den «Neurommatidien». SANCHEZ betrachtet die kurzen Fasern, HANSTRÖM die langen als die Elemente des Farbensehens, und die anderen als jene des Helligkeitssinnes.<sup>8)</sup> Es kommt mir viel wahrscheinlicher vor, dass die langen Fasern der Bildwahrnehmung, die kurzen der Analyse des polarisierten Lichtes dienen. Bei letzterer wären die Neurommatidien der Ort, wo die zusammengehörigen Elemente im oben ange deuteten Sinne morphologisch zusammengefasst und der gemeinsamen Auswertung zugeführt werden. Doch ist dies zunächst nur eine Hypothese.

Die wenigen Beispiele, die ich herausgegriffen habe, liessen sich leicht vermehren. Sie sind geeignet, dem Menschen zu Bewusstsein zu bringen, dass er in der grossen Gemeinschaft alles Lebendigen ein bescheidenes Glied darstellt, das nicht in jeder Hinsicht am vollkommensten ist.

(Autoreferat)

<sup>7)</sup> G. MENZER und H. STOCKHAMMER: Zur Polarisationsoptik der Facettenaugen von Insekten, Die Naturwissenschaften 38, 1951, S. 190.

<sup>8)</sup> B. HANSTRÖM: Über die Frage, ob funktionell verschiedene zapfen- und stäbchenartige Sehzellen im Komplexauge der Arthropoden vorkommen. Z. f. vgl. Physiologie 6, 1927, S. 566—597 (dasselbst weitere Literatur).