

LEDDJURENS SYNFORMÅGA.

FÖREDRAG I ZOOLOGI VID K. VETENSKAPSAKADEMIENS
HÖGTIDSDAG DEN 31 MARS 1892.

AF

CHR. AURIVILLIUS.

Ehuru leddjuren i artantal uppgå till mer än fem sjättedelar af hela djurriket och i flera fall med afseende på artvanor och samhällslif nått en utveckling, som ställer dem högt öfver alla andra ryggradslösa djur och i jämbredd med många af ryggradsdjuren, äga vi dock ännu en högst ofullständig och bristfällig kunskap om deras sinnesorgan och det sätt, hvarpå de uppfatta den yttre världen. Att så är förhållandet beror i främsta rummet därpå, att leddjuren i allt äro byggda efter en plan, som så helt och hållet skiljer sig från ryggradsdjurens, att nästan hvarje verklig jämförelsepunkt mellan dessa afdelningar af djurriket saknas. Så länge vi sysselsätta oss med ryggradsdjuren, kunna vi i allmänhet ganska lätt komma till rätta med de olika organens byggnad och förrättningar, emedan vi alltid kunna gå tillbaka till oss själfva och från likheten i byggnad mellan våra egna kroppsorgan och ryggradsdjurens sluta till likhet med afseende på organens funktioner. Men då vi hafva att göra med leddjuren blir detta tillvägagående omöjligt eller vilseledande. Försöket att hos leddjuren återfinna samma eller likartade bildningar som hos människan och ryggradsdjuren har i själfva verket oftast varit mera till skada än till gagn och under långa tider stått hindrande i vägen för en riktig uppfattning af leddjurens sinnesförmögenheter.

Ehuru således inga af leddjurens sinnesorgan äro byggda på samma sätt som ryggradsdjurens, och många hafva en så af-

vikande byggnad, att det ej ens är möjligt för oss att säga, hvilka slags förnimmelser som af dem förmedlas, finnas dock å andra sidan några, om hvilkas uppgift man svårigen kan hysa mer än en mening, äfven om man ej fullt förstår det sätt, hvarpå de äro verksamma.

Bland dessa senare organ intaga de sammansatta ögonen, de s. k. facettögonen, ett framstående rum. Ingen betviflar, att dessa organ äro synorgan, men frågan om deras finare byggnad och det sätt, på hvilket de uppfatta den yttre världen, har gifvit anledning till många olika och mot hvarandra stridande åsikter. Redan för nio år sedan framlade jag för k. Vetenskapsakademien de resultat, till hvilka man då hufvudsakligen genom professor GRENACHERS undersökningar kommit med afseende på facettögonens anatomiska byggnad och redogjorde äfven för samme mans åsikt om dessa ögons synförmåga.

Under det sista årtiondet har man ifrigt fortsatt att studera dessa organ. Med afseende på deras anatomiska byggnad har man emellertid haft föga eller intet att tillägga till det, som förut var känt. Men *tolkningen* af de olika delarnas betydelse och uppgift har däremot i väsentlig mån förändrats, och vår kunskap om facettögonens synförmåga därigenom förts ett stort steg framåt. Förtjänsten att först hafva riktat uppmärksamheten på några för facettögon egendomliga, högst viktiga förhållanden tillkommer SIGM. EXNER, professor i fysiologi vid universitetet i Wien.

För att fullt förstå betydelsen af hans upptäckter är det nödvändigt, att vi först erinra oss det viktigaste af facettögonens byggnad och huru de olika delarnas betydelse tolkats af GRENACHER och hans efterföljare.

Facettögats sferiskt konvexa yta täckes af en mer eller mindre tjock, men glasklar öfverhud, den s. k. hornhinnan. Denna är oftast på ytan tydligt uppdelad i små, sexkantiga rutor eller facetter, hvilkas antal hos olika djur kan växla från endast några tiotal till flera tiotusenden. Hvarje ruta å hornhinnan motsvaras af en afdelning i ögats inre, och dessa afdelningar äro alla riktade radiärt mot ögats medelpunkt och blifva naturligtvis därigenom smalare i sin inre del. De nå dock ej ända fram till ögonklotets medelpunkt, utan begränsas dessförinnan

allesammans af en hinna, som vanligen har samma böjning som hornhinnan och följaktligen öfverallt ligger på samma afstånd från denna. — Denna hinna bildar ögats inre eller bakre begränsning och är genomborrad af en mängd små hål, genom hvilka grepar af synnerven samt andrör kunna inkomma i hvar och en af ögats afdelningar. Man kan således i största korthet föreställa sig facettögat såsom ett halfklot, hvarur ett annat halfklot med långt mindre radie, men samma medelpunkt blifvit borttaget. Vidare är att märka, att alla afdelningarna i samma öga alltid innehålla samma beståndsdelar, så att hvad man finner i en alltid återfinnes i alla de andra, huru många tusende de än må vara. Däremot har den jämförande anatomiska undersökningen visat, att formen och beskaffenheten af dessa beståndsdelar kan växla betydligt hos olika djur, hvarigenom äfven i facettögats byggnad uppkommer en långt större omväxling, än man förr trott vara möjlig. I hvarje afdelning påträffas först närmast hornhinnan en starkt ljusbrytande, glasklar, kägelformig kropp, den s. k. *kristallkäglan*, hvilken vänder sin bas mot hornhinnan och sin spets mot ögats medelpunkt. Kristallkäglan är på sidorna omgifven af ett svart ogenomskinligt färgämne, som af EXNER kallas *irispigment* och, som vi snart skola se, i vissa fall har en alldeles särskild betydelse. I botten af hvarje afdelning ligger tätt bredvid hvarandra 4--8 mycket långsträckta celler, hvilka i sin nedre ända stå i förbindelse med de nervtrådar, som genomtränga ögats inre gränshinna. Dessa celler bilda en ihålig cylinder, hvars midt upptages af en glasklar stafformig bildning, som i allmänhet har samma längd som själfva cellerna. Denna staf anses på goda grunder vara analog med stafvarna i människans näthinna och således vara det organ, som måste träffas af ljuset för att någon ljusförmimelse skall kunna uppstå. De stafven inneslutande cellerna äro omgifna af svart pigment. Slutligen må anmärkas, att denna synstaf i vissa ögon når ända ut till kristallkägglans spets, men i andra är skild från densamma genom ett längre eller kortare mellanrum, som kan jämföras med glaskroppen i vårt öga.

Redan LEEUWENHOEK hade visat, att ljusstrålarna, då de gå genom en af hornhinnans facetter, strax bakom den sammanbrytas till en upp- och nedvänd bild af det föremål, hvarifrån de

utgå. Då emellertid denna bild låg helt nära hornhinnan och således föll inuti kristallkäglan, samt ingen kunnat visa, att denna kunde uppfatta bilden, och det dessutom var mycket svårt att förstå, huru insekten kunde få någon föreställning om den yttre världen, då den i ögat var sönderdelad i en mängd upp- och nedvända bilder, kommo först J. MÜLLER och sedermera GRE-NACHER till den åsikt, att denna bild ej hade någon betydelse för insektens syn, utan att hvarje afdelning af ögat endast uppfattade de strålar, som parallelt med afdelningens axel hunno in till synstafven. Alla de olika intrycken från de skilda afdelningarna bilda tillsammans insektens uppfattning af synfältet.

Då nu EXNER, som till en början anslöt sig till denna teori, företog sig, att i ett gifvet fall, med kännedom om bildens afstånd från facetten samt dennas böjning å främre och bakre sidan beräkna facetternas brytningsindex, fann han ett tal så stort, att han genast insåg, det vara omöjligt, att hornhinnan i och för sig skulle äga en sådan brytningsförmåga, och då han slutligen fann, att hornhinnan äfven då den afskars så, att dess båda ändytor blefve fullkomligt plana, gaf upphof till en bild, så var det klart, att denna bild ej uppkom på det vanliga sättet, utan att här förelåg ett nytt, förut ej känt sätt för ljusstrålars hopbrytning till en bild. Orsaken till bildens uppkomst befanns vid närmare undersökning ligga däruti, att den af hornhinnan bildade cylindern, genom hvilken ljusstrålarna gå, består af lager, som hafva olika brytningsförmåga så, att brytningsförmågan är störst längs cylinderns axel, men sedan jämnt aftager mot omkretsen. En cylinder af denna byggnad ger på samma sätt som en lins upphof till en bild enligt optiska lagar, för hvilka här ej är lämpligt att närmare redogöra. Vid därefter företagen undersökning af kristallkägglorna fann EXNER, att äfven dessa äro byggda enligt samma lag och således kunna inverka på ljusstrålarnas gång, oberoende af ändytornas beskaffenhet. För att vidare öfvertyga sig om riktigheten af sin åsikt sökte EXNER att å mikroskopiska preparat se den bild, som uppkom bakom kristallkägglornas spetsar. Svårigheten därvid ligger hufvudsakligen däruti, att kristallkägglorna hos de flesta leddjur ej äro fast förenade med hornhinnan, utan ligga så löst, att det vid preparatets förfärdigande ej är möjligt att bibehålla dem i deras naturliga läge,

Till all lycka finnas dock några former, hos hvilka kristallkäg-lorna äro fast sammanväxta hvar och en med sin hornhinne-facett. Detta är bland annat förhållandet hos de skalbaggar, som fått namn af »lysmaskar» och »eldflugor». EXNER utskar ett stycke af ett sådant öga så, att hornhinnan och de vid den-samma fästa kristallkäg-lorna blefvo oskadade, samt betraktade detta preparat i mikroskopet så, att käglornas spetsar voro vända mot mikroskopets objektiv d. v. s. mot iakttagarens öga, men hornhinnefacetterna mot det föremål, som skulle betraktas genom facettögat. Han fann då, att en ganska tydlig, *upprät* bild af de yttre föremålen uppstod bakom kristallkäg-lornas spetsar. Så-som ett prof på en dylik bild har han i sitt arbete lämnat en fotografisk afbildning af ett bågfönster och en genom fönstret synlig kyrka, sådana dessa afteekna sig i det nämnda insektögat. Denna bild är visserligen ej synnerligen skarp, men dock vida bättre, än man förr trott sig böra antaga. Det är dessutom så godt som säkert, att bilden inuti insektögat är vida skarpare än den visar sig i mikroskopet och i det fotografiska aftrycket, när det är nästan omöjligt att hindra, att en eller annan omständig-het vid preparatets förfärdigande störande inverkar på bildens skärpa.

I lysbaggens ögon äro käglornas spetsar och synstafvarna åtskilda af ett ganska betydligt glasklart mellanrum, och häri-genom blir det möjligt för ljusstrålar, som gått genom olika fa-cetter att mötas i en punkt. Den bild, som synes bakom ett visst antal kristallkäg-lor är således i själfva verket sammansatt af ett stort antal småbilder, som bildas en af hvarje afdelning och som delvis täcka hvarandra, hvarigenom totalbilden blir långt ljusstarkare än hvar och en af dess delar. Med anledning häraf kallas en sådan bild af EXNER en *superpositionsbild*.

Om däremot synstafvarna nå ända fram till kristallkäg-lornas spetsar, finnes intet dylikt mellanrum, och ljusstrålar, som ingå genom en facett, kunna ej inkomma i en bredvidliggande afdel-ning af ögat, när det pigment som omgifver synstafvarnas cel-ler i så fall möter irispigmentet, hvarigenom ögats afdelningar utefter hela sin längd blifva fullständigt afstängda från hvarandra. En sådan byggnad har ögat hos de flesta daginsekter, t. ex. hos dagfjärilar, trollsländor och flugor. I dylika ögon hafva kristall-käg-lorna mycket fina spetsar och äfven, om bakom dessa spet-

sar (i synstafven) uppstår en bild, så är densamma ytterst liten och torde af djuret uppfattas som ett enkelt intryck, men alla de intryck, som uppfattas i de olika afdelningarna af ögat, åstadkomma då tillsammans en bild. EXNER kallar en sådan bild en *appositionsbild*. Det är hos leddjur med dylika ögon, som man träffar de minsta och talrikaste facetterna. Frågan om appositionsbildernas beskaffenhet är ännu den minst utredda, och det kräfvades ytterligare undersökningar, innan man kan sägas hafva full klarhet med afseende på dessa bilders uppkomst. Det vill synas, som om den bild af synfältet, hvilken uppkommer i ett dylikt öga, skulle blifva ofullkomlig, därigenom, att delar af synfältet ej deltog i bildens daning. Genom EXNERS upptäckt af hornhinnans och käglornas egenskap af linscyllindrar hafva emellertid de områden af synfältet, från hvilka måhända inga ljustrålar kunna komma fram till synstafven, betydligt reducerats. Men äfven om man i vissa fall skulle nödgas antaga, att de särskilda facetternas synfält ej fullt beröra hvarandra, så torde detta dock ej behöfva menligt inverka på djurets synförmåga, enär den allra obetydligaste rörelse, vare sig af föremålet eller facettögat, måste omflytta dessa synfält så, att de punkter, som förut ej eller obetydligt inverkade på näthinna, nu framträda fullt skarpt, och man har därför allt skäl antaga, att leddjuren af denna omständighet ej hafva större olägenhet än vi af den blinda fläcken å vår näthinna. Däremot är det tydligt och bekräftas af erfarenheten, att facettögonen måste vara mycket känsliga för intryck af föremål i rörelse och detta i högre grad ju större antalet af ögats facetter äro. Detta stämmer äfven väl öfverens med det kända förhållandet, att rofinsekter, som jaga och fånga sitt byte, under det att detta är i rörelse, hafva mycket små och talrika facetter.

En annan upptäckt, som gjorts af EXNER, är den, att såväl irispigmentet kring kristallkägloarna, som ock näthinnepigmentet kring synstafvens celler företaga vandringar, som äro af betydelse för ögats verksamhet. Irispigmentet omgifver enligt regeln kristallkägloarnas sidor, men lämnar naturligtvis själfva spetsen fri. Denna ställning intager pigmentet alltid och oföränderligt i ögon med appositionsbild, men i ögon med superpositionsbild kan man hos djur, som äro i rörelse både om dagen och om

natten lätteligen finna, att irispigmentet, endast då ljuset är helt svagt, bibehåller sin plats kring käglorna, hvaremot största delen af pigmentet, då ögat utsättes för fullt dagsljus, vandrar inåt så, att det som en ihålig och ogenomskinlig cylinder omsluter den del af hvarje afdelning i ögat, som ligger omedelbart innanför kristallkäglan. Följden af denna irispigmentets vandring blir naturligtvis den, att en stor del af de snedt gående ljusstrålarna hindras att komma fram till det ställe där bilden uppstår. Antalet af de hvarandra täckande småbilderna blir härigenom mindre, och bilden i dess helhet betydligt ljussvagare. Irispigmentets vandring i ögat hos nattfjärilar, lysbaggar och många kräftdjur, har således samma betydelse, som pupillens utvidgning och sammandragning i ryggradsdjurens ögon, och gör det möjligt för en mängd leddjur att se lika bra om dagen som om natten. De leddjur, som hafva ögon med appositionsbild, kunna däremot ej förändra ljusstyrkan i ögats inre, utan hafva ögon, som endast äro byggda för att se vid fullt dagsljus. Då skymningen inträder, ja, ofta redan då solen går bakom ett moln, sätta de sig genast alldeles stilla och se då antagligen lika litet som ett ryggradsdjur, hvilket sluter sina ögonlock.

Det andra pigmentet, som finnes i facettögat, omsluter, såsom redan är nämnt, synstafvens celler så väl på sidorna som i själfva botten af ögat. Förutom det svarta pigmentet finnes hos många insekter kring dessa celler äfven ett lager af fina andrör. Hos natt- och skymningsinsekter lägger sig pigmentet, så länge det är skumt, utanför andrören, hvarigenom dessa komma att ligga omedelbart intill synstafvens celler. Andrörs-lagret verkar då alldeles så som det s. k. *tapetum* i vissa däggdjurs ögon, d. v. s. det reflekterar ljuset så, att detta två gånger kommer att gå längs genom synstafven samt ger djurets ögon, då de ses i mörker, en grannt lysande färg. När däremot en sådan insekts ögon utsätts för dagsljuset, vandrar pigmentet in emellan synstafcellerna och andrörs-lagret och förhindrar därigenom all reflexion. Ögonen förlora då sin lysande glans. Hos kräftdjuren, som sakna andrör, finnes ett egendomligt finkornigt lager, hvilket gör samma tjänst som andrörs-lagret i insekternas ögon.

Hos några kräftdjur finnas ögon af en så egendomlig och afvikande byggnad, att de förtjäna att särskildt omtalas. *Phro-*

nima är en amfipod, som tillhör gruppen HYPERIDÆ, hvars egendomliga former oftast träffas såsom inhysingar eller halfparasiter hos fritt kringsimmande, mer eller mindre glasklara hafsdjur såsom maneter och salpor. *Phronima* har ett i förhållande till kroppen jättestort hufvud, som uppbär fyra stycken sammansatta ögon, af hvilka två äro riktade åt sidorna och två uppåt. Hufvudet liksom kroppen i öfrigt är nästan genomskinligt, och man kan därför utan svårighet se, att de kristallkäglor, som finnas i de öfre ögonen, äro inåt utdragna i mycket fina trådar, som nå en längd af ända till femton gånger kägslans egen längd. Med sin inre spets stöta dessa trådar intill näthinnans synstafvar. Såväl på grund af dessa trådars oerhörda längd och finhet, som på grund däraf, att de ej alltid äro fullkomligt raka, är det tydligt, att ljuset ej på vanligt sätt kan komma fram genom dem. Enligt EXNERS undersökningar är kägslan äfven här byggd såsom en linscylinder och förstärker därigenom i hög grad antalet af de ljusstrålar, som kunna inkomma i tråden. Det ljus, som inkommit i denna, fortplantar sig sedan ända in till synstafven medels total reflexion. Enär trådarnas inre spetsar alltid intaga samma relativa läge som facetterna, låter det ganska väl tänka sig, att äfven med denna egendomliga apparat en, om ock ofullkomlig appositionsbild kan uppstå på näthinnan.

Hos *Copilia*, en liten glasklar hinnkrafta af klyffotingarnas (Copepodernas) grupp, som lever fritt i världshafven och ej blir större än några få millimeter, finnes ett öga, som är så egendomligt byggt, att det saknar motsvarighet inom djurriket och hittills varit en fullständig optisk gåta. Hos detta lilla djur ser man på hvardera sidan af hufvudet en jättestor, utmärkt vackert formad lins, som tydligen är starkt ljusbrytande. Närmast bakom linsen kan man dock ej upptäcka några bildningar, som kunna tolkas såsom synorgan. Först då man kommit så långt bak som till midten af djurets kropp upptäcker man midt bakom hvardera linsen en kort kägelformig kropp, som med sin bakre, spetsigare ände är fäst vid ett litet pigmentbeklädt organ, hvilket till sin inre byggnad fullständigt öfverensstämmer med en synstaf.

Det är lätt att öfvertyga sig om, att linsen ger upphof till en stor och vacker bild, som ligger lika långt bakom linsen som den nyss omtalade kägslan. Men hvad skall djuret hafva för

nytta af den vackra bilden, då näthinnan endast består af en enda synstaf? Hvilken brist på öfverensstämmelse mellan ögats ljusbrytande och ljusuppfattande del, den ena i hög grad fullkomnad, den andra reducerad till ett minimum! På denna fråga har EXNER gifvit ett likaså enkelt som tillfredsställande svar. Då han betraktade det lefvande djuret, fann han till sin förvåning, att kägla och synstafven ej voro stilla, utan i ständig rörelse, dock alltid så, att de höllo sig på samma afstånd från linsen och rörde sig i bildens plan. Vid närmare granskning finner man lätteligen, att kristallkägla är upphängd i fina trådar, som gå från linsens kanter, och att en från sidan kommande muskeltråd fäster sig vid synstafvens hölje. Med tillhjälp af denna muskel flyttar sig den af endast en synstaf bestående näthinnan fram och åter öfver bilden och uppfattar således bilden successivt i stället för att uppfatta den på en gång. Ett sådant sätt att se företer visserligen någon likhet med vårt förfaringssätt, då vi närmare granska olika delar af synfältet, i det vi låta dess bilder efter hvarandra falla å näthinnans känsligaste del, den »gula fläcken», men skilnaden är dock så till vida mycket stor, som gula fläcken innehåller en stor mängd näthinneelement, men *Copilian* däremot endast har ett enda element i sin näthinna, och således får sammansätta en bild af flere successiva enkla ljustryck.

Man har på senare tid äfven pröfvat andra metoder för att undersöka leddjurens synförmåga. Belgiern PLATEAU har experimenterat med lefvande djur och af deras beteenden och rörelser under vissa gifna förhållanden sökt draga slutsatser med afseende på deras uppfattning af omgifningen*. De fleste af hans slutsatser synas dock oakadt all den omsorg, han nedlagt på själfva försöken, mycket tvifvelaktiga, och detta väsentligen därför, att man vid sådana försök äfven måste räkna med andra faktorer, som kunna inverka på djurets uppförande. Bland dessa faktorer må i främsta rummet framhållas djurets egen urskilnings- eller omdömesförmåga, som i väsentlig grad synes vara beroende af djurets instinkter. Om man t. ex. vid ett sådant försök finner, att djuret under vissa förhållanden ej låtsar om ett gifvet föremål, så är man ingalunda berättigad att däraf draga den slutsatsen,

* Ett referat af PLATEAU'S undersökningar finnes infördt i Ent. Tidskr. Årg. 10, p. 224.

att djuret ej ser detta föremål eller ej af detsamma har en tydlig bild i sitt öga.

FABRE'S märkvärdiga försök med en del insekter visa nämligen på det tydligaste, att insekterna under vissa förhållanden, då de uteslutande ledas af artvanor, kunna vara så fullständigt omedvetna om allt annat, som försiggår omkring dem, att man på grund däraf skulle kunna påstå, att de ej såge något alls. Bland dylika af FABRE gjorda försök vill jag här endast omnämna ett enda.

Pelopæus är en tämligen stor getinglik stekel, som i Medelhafstrakterna bygger sina bon af lera på murar, helst inuti boningsrum. Boet består af flera, tätt intill hvarandra liggande, små kammare och i hvar och en af dessa inlägger stekeln ett ägg samt ett större eller mindre antal förslutna spindlar, som skola tjäna till föda åt den ur ägget kläckta larven. Sedan kammaren på detta sätt blifvit fylld, tillstänges den med ett lock af lera och till sist, då alla kamrarna äro färdiga, öfvertäckas de med ett gemensamt lager af lera, så att ojämheterna dem emellan försvinna och det hela ser ut som en oregelbunden upphöjning på murbrukets yta. Om man nu passar på och borttager den första i en kammare inlagda spindeln, vid hvilken ägget alltid är fäst, bryr stekeln sig ej därom, utan fortfar att lägga in spindlar i kammaren, och om äfven dessa undan för undan borttagas, fortfar han dock att föra hem ett visst antal spindlar och tillstänger slutligen på vanligt sätt den alldeles tomma kammaren med ett lerlock. Ja, hvad mer är: om man passar på, då alla kamrarna äre färdiga och stekeln just börjat att täcka öfver dem med det för dem alla gemensamma lagret af lera, kan man borttaga alla kamrarna från muren och ändock få se, huru djuret, såsom om intet händt, med den största omsorg täcker öfver den nu tomma och jämna ytan med ett lager af lera.

Talrika sådana af FABRE anställda försök, som kasta ett skarpt ljus öfver egendomligheterna i insekternas själslif, mana till den största försiktighet, då man från insekternas beteende vill sluta sig till beskaffenheten af deras sinnesförmögenheter. Insekterna synas nämligen, huru än deras sinnen i öfrigt må vara beskaffade, oftast ej kunna fasthålla mer än ett intryck i sänder och ledas då, oberörda af allt annat, ensamt af detta.