

## DRITTER THEIL.

# CHEMISCHE VORGÄNGE IN DER NETZHAUT

VON

PROF. DR. W. KÜHNE IN HEIDELBERG.

---

So lange man die Netzhaut kennt, weiss man wie ausserordentlich veränderlich sie ist: im Leben als höchst durchsichtiger Ueberzug dem Augengrunde glatt und spiegelnd angeschmiegt, wird sie im Tode schnell weisslich trübe, hebt sich faltig ab und zeigt ihre Elemente im Zerfalle begriffen. Die Untersuchung frischer unveränderter Thieraugen hat darum gewöhnlich mehr zur Erkenntniss der Netzhaut beigetragen als die der selten brauchbaren vom Menschen, und erst als man wusste, worauf bei letzteren besonders zu achten und welche Eigenthümlichkeiten an der menschlichen Netzhaut voraussetzen seien, ist das in wenigen Ausnahmefällen zugängliche, kostbare Material lebensfrischer, menschlicher Augen mit Vortheil verwendet worden. Da die Physiologie der Sinne sich aus guten Gründen mit Vorliebe an die menschlichen Sinnesorgane, deren Leistungen uns allein vollkommen bekannt werden können, wendet, ist unser lückenhaftes Wissen vom Baue und von der Zusammensetzung der menschlichen Netzhaut ausdrücklich hervorzuheben.

Die ersten cadaverösen Veränderungen der Retina bestehen in Trübungen der vorderen, aus marklosen Nerven und Ganglienzellen bestehenden Schichten, weniger der äusseren Körnerschicht, ferner in dem von MAX SCHULTZE besonders genau verfolgten Zerfalle der Stäbchen- und Zapfenaussenglieder zu Säulen dünner Plättchen, welches auch die Durchsichtigkeit dieser hinteren Schicht vermindert. Postmortale Lockerung der Stäbchenschicht vom retinalen Epithel findet nicht statt, sondern umgekehrt, trotz der Faltenbildung, eine festere Verbindung; ist die letztere im Momente des Todes schon vorhanden, so wird sie erst spät durch echte Fäulniss und Zerfliessen der betheiligten Gewebe gehoben. Das Auftreten eines Atlasglanzes

an der Stäbchenschicht, welches BOLL<sup>1</sup> für die erste Leichenveränderung genommen, ist unabhängig von der Plättchensonderung, und lebensfrischen, durch Licht noch erregbaren Netzhäuten ebenfalls eigenthümlich: es rührt von Schrägstellung und Verschiebungen der glänzenden Stäbchen gegen einander her und ist durch Zug und Druck sowohl hervorzurufen, wie stellenweise zu beseitigen. Längere Zeit nach dem Auftreten der deutlicheren, von der Plättchensonderung bedingten Querstreifung in den Stäbchen beginnt die Lockerung der Aussenglieder von den Innengliedern, wobei sich die ersteren oft als zusammenhängendes Häutchen, welches dem Epithel anhaften kann, abheben. Später krümmen sich die Stäbchen hirtensstabförmig und gestalten sich zu vollkommenen Ringen um.

Alle diese Veränderungen deuten auf einen hohen Grad chemischer Zersetzlichkeit der Retinaelemente, denn dieselben sind nicht bedingt von der allgemeinen, auch resistenteren Gewebe bedrohenden Bakterienfäulniss, die sich freilich in der Netzhaut früh und ausnahmslos intensiv geltend macht, sondern fallen in die Zeit, wo wir nur in den zarteren nervösen Gebilden ähnliche, mit dem Aufhören des Zusammenwirkens einiger Lebensbedingungen verbundene, chemische Zersetzungen eintreten sehen; bei den Säugern und den Vögeln stellen sie sich schnell ein, bei den Amphibien sehr langsam, erst nach vielen Stunden, wenn die Temperatur nicht über 15<sup>o</sup> C. steigt und keine Flüssigkeiten zugesetzt werden. Einflüsse des Lichtes auf den Ablauf dieser Vorgänge sind nicht bekannt.

Da die ersten postmortalen Aenderungen an Geweben im Allgemeinen vom Aufhören der Blut- und Saftspeisung und von dem Erlöschen der Gewebeatmung abgeleitet werden, so sollte man die Retina wegen der Geschwindigkeit ihrer Veränderungen im exstirpirten oder absterbenden Auge für besonders reichlich mit Blutgefässen versorgt halten. Bekanntlich trifft dies im anatomischen Sinne nicht zu, denn es giebt sogar bei einzelnen Säugethieren (Pferd, Kaninchen) Netzhäute, welche genau genommen gar kein Blut empfangen, da bei ihnen nur die erste Ausstrahlung des Opticus gefässhaltig ist, und es kommen überhaupt keine Netzhäute vor mit anderen als grobmaschigen Capillarnetzen, welche sich niemals weiter nach hinten, als bis an die äussere Körnerschicht erstrecken, so dass die Stäbchen-Zapfenschicht überall gefässlos bleibt. Um so wichtiger würde hiernach die Kenntniss anderer Saftbahnen der Netzhaut sein; doch weiss man von ihren Lymphgefässen bekanntlich kaum mehr, als dass sie vom Opticus her

<sup>1</sup> FR. BOLL, Zur Anatomie und Physiologie der Netzhaut. Monatsber. d. Berliner Acad. 12. Nov. 1876.

durch Einstich theilweise injicirbar sind und ausser Netzen, Hohlräume um die Ganglienzellen der vorderen Schichten bilden.

Aus den rein anatomischen Verhältnissen der Gefässarmuth des Netzhautgewebes auf geringen Stoffverkehr ihrer Elemente mit der den übrigen Organismus versorgenden Speise bewegter Säfte und weiter auf einen entsprechend schwachen Stoffwandel oder auf besonders untergeordnete chemische Processe in der lebenden und sehenden Retina zu schliessen, würde eben so unberechtigt sein, wie wenn man die viel massigeren Läppchen einer Drüse, die im besten Falle nur äusserlich von Gefässen eng umspinnen werden, für chemisch träge Organe halten wollte. Eine mehr physiologische Betrachtung lehrt, dass die Netzhaut besonders mit dem ihr eigenthümlichen specifischen Sinnesepithel in ganz ungewöhnlicher Weise dem Blute zugänglich ist und von dem reichsten und engmaschigsten Capillarnetze versorgt wird, das wir überhaupt kennen. Gehört auch die Chorioidea dem Sinnesepithel weder anatomisch noch genetisch an, so kann der übermächtige Blutgehalt dieser Aderhaut doch kaum andern Sinn haben, als den die davor liegende Retina mit reichlichem Materiale zu versehen. Die Sclera und das Chorioidealgewebe bedürfen einer so ausserordentlichen Ernährung nicht und dass das erstaunlich entwickelte Gefässnetz überall im Augengrunde als transsudirende Einrichtung zur Erhaltung des intraocularen Druckes nöthig sei, ist kaum anzunehmen, wo die Vascularisation des Ciliarkörpers dazu genügt. Man kommt daher zu dem Schlusse, dass das Sehepithel vor jedem andern Epithelium und vor sämtlichen Sinnesepithelien bevorzugt sei durch ein ihm äusserlich angelegtes, feinstes bluterfülltes Röhrenwerk, das fast eine continuirliche Schicht flach ausgebreiteten und bewegten Blutes darstellt. Von dieser muss transsudirendes Material in reichlichem Flusse zum Epithel der Netzhaut und zur Stäbchenzapfenschicht nach vorn dringen, während es dort an Wegen zur Abgabe des im Leben und beim Sehen Verbrauchten gewiss nicht gebricht.

Chemische Vorgänge in der Netzhaut von höchster Wichtigkeit, als wesentlich zum Sehen, ja als den Anfang des Sehactes anzunehmen, gab es seit langer Zeit zahlreiche Gründe. Die immer mehr sich befestigende Lehre von den specifischen Sinnesenergien schliesst jede Annahme einer der Bewegung des Lichtäthers auch nur entfernt entsprechenden Schwingungsweise in der davon erregten Retina oder in den zum Hirn leitenden Opticusfasern aus. Nirgends kann weniger als beim Auge an einen dem sog. adäquaten Reize ähnlichen Vor-

gang in der Sinnessubstanz gedacht werden, da es schlechthin unmöglich ist, dass der nervöse Apparat mit so vielen oder ähnlichen eigenen Schwingungen reagire, als ihm mit den nach Billionen in der Secunde zählenden Schwingungen des Lichtes zugehen. Die Aetherbewegung muss in der Netzhaut umgewandelt werden, entweder in moleculare Bewegung, indem die Sehzellen erwärmt werden, oder zu chemischen Processen<sup>1</sup>, deren die verschiedensten denkbar sind, verbraucht werden, in beiden Fällen unter Absorption von Licht. Ohne Zweifel ist die Mehrzahl der Physiologen seit langer Zeit der letzteren Ansicht besonders zugethan und zwar deshalb, weil dieselbe die durch Ausschluss allein übrig bleibende Hypothese ist, nachdem eine thermische Hypothese schon im Keime an der Erfahrung erstickte, dass die thermisch wirksamsten Strahlen grösster Wellenlänge, trotzdem sie den Augengrund genügend erreichen, die Netzhaut gar nicht afficiren. Ausserdem sind es die bekannten ungemein langen Nachwirkungen des Lichtes im Auge, welche der chemischen Auffassung von jeher besondere Gunst erworben haben.

Auffallender Weise ist die photochemische Hypothese des Sehens<sup>2</sup> bis vor wenigen Jahren in der physiologischen Literatur kaum anders, als beiläufig geäussert worden; es würde daher in keiner Hinsicht förderlich sein, die darauf bezüglichen sehr zerstreuten Aeusserungen vollständig zusammen zu tragen. Zum Beweise, wie vollkommen und einstimmig die Zeitgenossen von der Berechtigung der photochemischen Hypothese überzeugt sind, genügt es der sehr eingehend begründeten, viel umstrittenen Theorie des Sehens<sup>3</sup> von E. HERING zu erwähnen, nach welcher das Licht im Sehorgane eine Reihe abwech-

1 Die Entdeckung der chemischen Wirkung des Lichtes selbst veranlasste MOSER, wenige Jahre, nachdem NIÉPCE und DAGUERRE die Fixirung photochemisch entstandener Bilder erfunden hatten (1839), die Reaction der Retina für übereinstimmend mit den eigenthümlichen Veränderungen an der Oberfläche zahlreicher nicht organisirter Stoffe durch das Licht zu erklären. Freilich hielt MOSER diese Vorgänge nicht für chemische (womit er nur bezüglich eines Theiles derselben im Rechte war), es gebührt ihm aber das Verdienst so zahlreiche und rapide Effecte jeder Art sichtbaren Lichtes erkannt und damit die Vergleichung mit solchen auf der Retina eröffnet zu haben, dass der erste Schritt auf dem Wege von JOH. MÜLLER's damals schon mächtiger Lehre der specifischen Sinnesenergieen bis zur jetzigen Vorstellung über den Sehact geschehen konnte. MOSER war es auch, der den zeitlichen Verlauf der Netzhauterregung und besonders die lange Nachwirkung zuerst im Sinne materieller Veränderungen des Endorganes am Sehnerven verwerthete. Vgl. L. MOSER, Ueber den Process des Sehens und die Wirkung des Lichtes auf alle Körper. Ann. d. Physik CVI. S. 177. 1842.

2 Am präzisesten spricht sich J. BERNSTEIN (Unters. über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsystem S. 133 f. Heidelberg 1871) sowohl über die Hypothese selbst, wie über die aus den angegebenen Gründen folgende Nothwendigkeit derselben aus.

3 E. HERING, Zur Lehre vom Lichtsinne. 6 Abhandl. Sitzgsber. d. Wiener Acad. 1872 u. 1873. 2. Aufl. Wien 1878.

selnder und gegensätzlicher Prozesse auslöst, wobei die chemische Angriffsweise des Lichtes in der Netzhaut vorausgesetzt wurde, ohne jemals auf Widerspruch zu stossen.

## ERSTES CAPITEL.

# Chemie der Netzhaut.

### I. Allgemeines chemisches Verhalten.

Die winzige Masse der Netzhaut verweist chemische Untersuchungen ihrer Gewebe auf das mikrochemische Gebiet und auf dessen im Entstehen begriffene Methoden der Gewebsanalyse, welchen die Verwerthung größerer Befunde an Organen gemischten Baues erst zufällt. Da die Netzhaut aus Sinnesepithel und grauer Nervenmasse besteht, muss ihre chemische Zusammensetzung eine sehr verwickelte sein, deren Verständniss nicht zu hoffen ist, ohne sorgfältige Scheidung des anatomischen Substrates. Alles, was im Hirn vorkommt, ist in der Retina zu erwarten, während darin ausserdem spezifische Bestandtheile des Sehepithels zu berücksichtigen sein werden. Die Histochemie hat im gröberen und im feineren Sinne unter den Geweben zu unterscheiden, welche den Bau der Netzhaut eingehen; in der grauen Substanz: Fasern, Zellen und Verwandtes (Körner), sowie Bindegewebe und Stützapparate; im Epithelium: das eigentliche Epithel und die Sehzellen (Stäbchen und Zapfen).

Die Netzhaut als Ganzes ist zuerst von C. SCHMIDT<sup>1</sup> untersucht. Er erhielt daraus neben Albumin eine weder mit dem Glutin noch mit Mucin oder sog. Chondrin übereinstimmende Materie, aus dem Alkoholextrakte einen mit Platinchlorid krystallisirenden, stark nach Trimethylamin riechenden Körper; letzteres ist ein jetzt verständlicher Befund, da alles nervöse Gewebe Lecithin enthält, aus welchem durch Zersetzung Cholin entsteht, das bei der Zersetzung durch Fäulniss und andere Einflüsse Trimethylamin liefert.

Auf ROLLETT's Veranlassung untersuchte CHODIN<sup>2</sup> die Reaction der Netzhaut und des N. opticus. Er fand den frischen Opticusquer-

<sup>1</sup> C. SCHMIDT, mitgetheilt bei R. BLESSIG, De retinae textur. disquis. microsc. Dissert. inaug. Dorpat 1855.

<sup>2</sup> A. CHODIN, Ueber die chemische Reaction der Netzhaut und des Sehnerven. Sitzsber. d. Wiener Acad. 1877. 19. Juli.

schnitt von Fröschen und Kaninchen deutlich sauer, nach mindestens 24—48 stündigem Dunkelaufenthalte der Thiere neutral oder alkalisch. Ebenfalls saure Reaction auf Lackmustäfelchen, die hier allen andern Reagentien vorzuziehen sind, erhielt CHODIN in der Regel von frischen Netzhäuten, um so deutlicher, je vollkommener der Glaskörper mit Fliesspapier abgesogen oder mit Salzwasser abgespült worden, oder nachdem die anfänglich alkalisch reagirende Membran zerquetscht worden, besonders wenn zugleich Licht darauf wirkte. Die Netzhaut lange im Dunkeln gehaltener Thiere schien schwächer sauer zu reagiren oder nach dem Zerquetschen nicht so leicht sauer zu werden. Froschnetzhäute, die ich nach dem Abspülen des Glaskörpers bei Dunkelfröschen immer alkalisch und weder beim Zerquetschen noch nach Belichtung sauer gefunden<sup>1</sup>, zeigen nach CHODIN am wenigsten constante Reaction, neigten jedoch nach Einwirkung von Licht oder nach der Zerstörung mehr zu saurer, als alkalischer Beschaffenheit. Da GSCHIEDLEN<sup>2</sup> die graue Substanz des Gehirns und des Rückenmarkes immer sauer reagiren sah und CHODIN das Gleiche an der weissen Substanz beim Hunde, obschon weniger ausgeprägt bemerkte, so liegen hier z. Th. den nervösen Leitapparat und die graue Substanz der Netzhaut betreffende Reactionen vor.

Da sich die Netzhaut im Tode auffallend trübt und das weisslich opake Ansehen sich mit steigender Temperatur schneller entwickelt, beim Frosche plötzlich, wenn die Retina in 45° C. warmes Salzwasser geworfen wird<sup>3</sup>, so sind nach Art des Myosins gerinnende Substanzen in ihren Geweben wahrscheinlich enthalten. Die plötzliche Trübung betrifft besonders die vorderen Schichten.

Die Chemie der grauen Retinasubstanz fällt mit der der nervösen Centralorgane zusammen und hat hier kein specielleres Interesse, weil sie für das Sehen nur in soweit Beachtung beanspruchen würde, als dabei überhaupt chemische Vorgänge in dem leitenden Apparate in Frage kommen, wie in jedem andern Sinnesorgane oder in nervösen Einrichtungen, welche ausser Nervenfasern auch gangliöse Elemente enthalten. Nur wegen der Verbindung und wegen des genetischen Zusammenhanges des Sehepithels mit jenen Geweben ist hier des geformten und chemisch definirten Neurokeratins zu gedenken, welches im gesammten grauen und weissen Nervensysteme der Wirbelthiere unter der verschiedensten Gestalt vorkommt. Dasselbe bildet im Opticus Scheiden und Netze, welche

---

1 W. KÜHNE, Ueber den Sehpurpur. Unters. a. d. physiol. Inst. d. Univers. Heidelberg. I. S. 22.

2 R. GSCHIEDLEN, Ueber die Reaction der nervösen Centralorgane. Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 171.

3 A. EWALD und W. KÜHNE, Untersuchungen über den Sehpurpur. Unters. a. d. physiol. Inst. z. Heidelberg I. S. 44.

sich in die Retina mit Umgehung der blassen Nervenfasern fortsetzen und in Gestalt des von MAX SCHULTZE beschriebenen Stützapparates alle Schichten bis zur *M. limitans ext.* durchziehen.<sup>1</sup> Die Radialfasern bestehen nach KUHN'T's Beobachtungen<sup>2</sup> nicht aus jenem allen Lösungs- und Verdauungsmitteln, mit Ausnahme heisser Kalilauge und Schwefelsäure, widerstehenden Keratin. Dass gefässhaltige Netzhäute auch Bindegewebe, folglich Collagen, Elastin und Mucinogen enthalten, bedarf der Erwähnung kaum. Die *M. limitans hyaloidea s. ant.* scheint zu den verdaulichen Glashäuten zu gehören.

Die graue Substanz der Netzhaut zeigt im übervioletten Lichte schwache weissbläuliche Fluorescenz<sup>3</sup>, die an der vorderen natürlichen, wie an der hinteren, des Epithels und der Stäbchenschicht beraubten Oberfläche mit gleicher Deutlichkeit zu sehen und wenig veränderlich ist.

## II. Chemie des phototropen Epithels.

Das Retinaepithel, die Stäbchen und die Zapfen sind die dem Sehorgane eigenthümlichen nach Bau und Mischung nirgends in andern Körpertheilen ihres Gleichen findenden Elementarorganismen. Wir bezeichnen dieses gesammte Sinnesepithel des Auges als das phototrope, als das eigentliche periphere Sehorgan. Die mikroskopische Anatomie lehrt den Zusammenhang der Sinnesepithelien mit dem nervösen Leitapparate und es dürfte die Grenze, wo das Sinnesepithel in die Nervenfaser übergeht, für die Stäbchen an dem Punkte zu suchen sein, wo vor dem Kerne die varicöse Faser beginnt, für die Zapfen an der Stelle, wo aus ihrem breiten, nach vorn gerichteten Fusse einzelne Fäserchen entspringen. Verbindungen des äussersten Retinaepithels mit dem Leitapparate sind nicht bekannt. In dem Folgenden werden die Stäbchen und Zapfen als Sehepithel und Sehzellen, das äusserste Epithel wie gewöhnlich als Retinaepithel bezeichnet werden.

### 1. Chemie des Retinaepithels.

Bis an diese äusserste Schicht der Netzhaut reicht das für nervöse, wie für epitheliale, aus dem Hornblatte entwickelte Bildungen charakteristische Neurokeratin. Bei aller Zartheit sind die Zellen des

1 A. EWALD und W. KÜHNE, Ueber einen neuen Bestandtheil des Nervensystems. Verh. d. naturhist.-med. Ver. z. Heidelberg. N. F. I. S. 457. 1876.

2 H. KUHN'T, Zur Architektonik der Retina. Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde XV. Beilage. S. 72.

3 A. EWALD und W. KÜHNE, Unters. a. d. physiol. Inst. z. Heidelberg I. S. 171.

retinalen Epithels von einem Hute jenes resistenten Stoffes überzogen, den sie zwar oft verlieren und im Augen Grunde zurücklassen, nachdem sie daraus abgestreift worden. Nach KUHNT's Beobachtungen<sup>1</sup> überzieht der unverdauliche Hut die nicht gebräunte Kuppe des Zellenleibes etwa bis an die Zone, wo das schwarzbraune Pigment und die Basis der Zelle beginnt. Hier verschmilzt er nach ANGELUCCI<sup>2</sup>, dessen spätere Ausführungen sich bezüglich des Hutes mit denen KUHNT's vollkommen decken, am Rande mit den Hüten der Nachbarzellen, so dass sämtliche Zellen in dieser Zone mittelst einer continuirlichen Neurokeratinschicht zusammenhängen. Die Ränder der Hüte sind mit den früher namentlich von SCHWALBE<sup>3</sup> beschriebenen festen Kittleisten zwischen den Zellen identisch und die Ursache einer lange bekannten scharfen Linie, welche man über die betreffende Gegend der Epithelzellen an Durchschnitten der gesammten Retina verlaufen sieht.

An den einzelnen Epithelzellen werden unterschieden: die ungebräunte Kuppe, die Basis und die Fortsätze. Der Kern liegt immer an der Grenze von Kuppe und Basis. Die Basis ist keine kompakte Masse, sondern eine von so vielen weiten, cylindrischen Canälen durchsetzte Scheibe, als Stäbchen an ihren äussersten Enden von der Zelle umgriffen werden. Von der Basis entspringen die nach Gestalt und Pigmentfüllung wechselnden Fortsätze, welche weit nach vorn in die Zwischenräume der Stäbchen, bis zu den Zapfen und bis an die *M. limitans ext.* reichen können.

#### A) Die Kuppe der Epithelzellen.

Die Kuppe enthält glänzendes, farbloses, zuweilen etwas streifiges Protoplasma, nach vorn mit einem, seltener mit zwei durchsichtigen, ellipsoïden Kernen versehen, deren lange Axē senkrecht zur Längsaxe der Zelle steht. Der Kerninhalt ist klar, mit 1 bis 2 Kernkörperchen versehen. Die Kerne schrumpfen in Säuren, sind in NaCl von 10 pCt. unlöslich, in Alkalien sehr quellbar und widerstehen neutraler Trypsinverdauung; sie dürften daher hauptsächlich aus Nucleïnen bestehen. Das sehr weiche Protoplasma der Kuppe ist, wie das der Basis und der Fortsätze in verdünnten Säuren etwas quellbar, zergeht allmählich etwas in NaCl von 10 pCt. und löst sich mit grösster Leichtigkeit unter Hinterlassung des Kerns und des braunen Pigmentes, das nach allen Richtungen auseinander stiebt, in Galle

1 KUHNT a. a. O. S. 79.

2 ANGELUCCI, Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth. 1878. S. 353.

3 G. SCHWALBE, Handb. d. Augenheilk. v. GRAEFKE u. SAEMISCH I. S. 424.



von 1—5 pCt. Das Pigment ragt in die Kuppe der Zellen nur am Rande etwas empor, immer, so lange die Zellen frisch sind, in genügender Menge um beim Anblicke von hinten die Rahmen, durch welche die Epithelzellen zusammenhängen, zu verwischen oder ganz zu verdecken. Einige Zeit nach dem Tode zieht es sich vom Rande gegen die Axe der Zelle zurück, so dass die Zellgrenzen jetzt breiter erscheinen, als sie wirklich sind. Das vorn an die Kuppe grenzende und das sich darin im Umfange erhebende Pigment besteht vorzugsweise aus Kügelchen und Körnchen, nicht aus Nadeln oder anderen länglichen Formen.

Ausschliesslich in der Kuppe treten als Einlagerungen des Protoplasmas mehr oder minder gefärbtes Fett und Myeloïdkörner auf.

Das Epithelfett. Das Retinalepithel mancher Thiere enthält auffallende Mengen Fett. Beim Frosche, bei einzelnen Vögeln und bei Kaninchen, besonders bei albinotischen, kommt es constant vor, während es beim Menschen, dem Rinde und Schweine bisher vermisst wurde. Meist tritt es in Gestalt je eines grossen, den Umfang des Kernes erreichenden, zuweilen übertreffenden Tropfens auf, von starkem Fettglanze und geringer Consistenz. Sind mehrere Tropfen vorhanden, so sind es in der Regel kleinere von allen Durchmesser um einen grösseren gruppiert, an welchem in einzelnen Fällen Abschnürungs- oder Theilungsformen, selbst Schichtung an der Oberfläche zu erkennen ist. Gewöhnlich ist dieses sichtbare Fett in der vorderen Zone der Kuppe neben dem Kerne, der Basis genähert abgelagert. Beim Frosche ist es tief goldgelb bis blass citronfarben, besonders hell, wo Zertheilung eingetreten, nicht wegen der dünneren Ausbreitung scheinbar, sondern wirklich farbstoffärmer, da es auch in dichten Haufen der kleinen Kugeln und an den restirenden grösseren die blasse Nuance zeigt. Unter den Vögeln sind bis jetzt nur bei einzelnen Eulen Fetttropfen des Retinaepithels beobachtet, bei einigen farblos, bei anderen Arten von gelber bis oranger Färbung. Je tiefer hier die Farbe ist, um so feinkörniger und eckiger sind die Ablagerungen, welche dann vorwiegend aus ausgeschiedenem Farbstoffe, dem nur wenig Fett mehr beigemischt ist, bestehen. Die grossen Fetttropfen der Kaninchennetzhaut sind kaum als gefärbt zu bezeichnen. Alles Epithelfett der Retina bleibt bei niederen Temperaturen weich und dürfte daher wesentlich Olein enthalten. Aus den Zellen ist es sehr leicht mit Alkoholäther, mit Benzol oder Schwefelkohlenstoff zu extrahiren; Alkalien und Galle greifen es nicht an; Osmiumsäure färbt die Kugeln mit grosser Geschwindigkeit tiefbraun.

Das Lipochrin.<sup>1</sup> Zur Untersuchung des Farbstoffes der Fettkugeln fand sich bis jetzt nur im Froschauge Material. Man säubert die Bulbi von allem anhängenden Fette und Muskelfleische, halbirt sie, nimmt die Netzhaut epithellos heraus und wirft die mit der Uvea und dem Epithel versehenen hinteren Skleralabschnitte sogleich in absoluten Alkohol. Einige Tausend so gesammelter Augen färben den Alkohol nur schwach, doch wird derselbe, um auch die kleinste Menge Farbstoff nicht zu verlieren, verdunstet und der Rückstand mit wenig Aether aufgenommen, welchen man dem viel tiefer gefärbten Aetherextrakte der aus dem Alkohol genommenen Augen hinzufügt. Beim Verdunsten des Aethers bleibt ein stark gelb gefärbtes, schmieriges Fett zurück, während die mit Aether erschöpften Augen an Chloroform, Benzol, Petroläther, Schwefelkohlenstoff und Terpenthinöl, auch an heisses Parafin nichts Färbendes mehr abgeben.

Die Farbe des retinalen Fettes ist von der des bekannten Froschfettes in den Fettlappen der Bauchhöhle nicht zu unterscheiden. Beide geben in Aether gelöst das Absorptionsspectrum Fig. 1 A, in

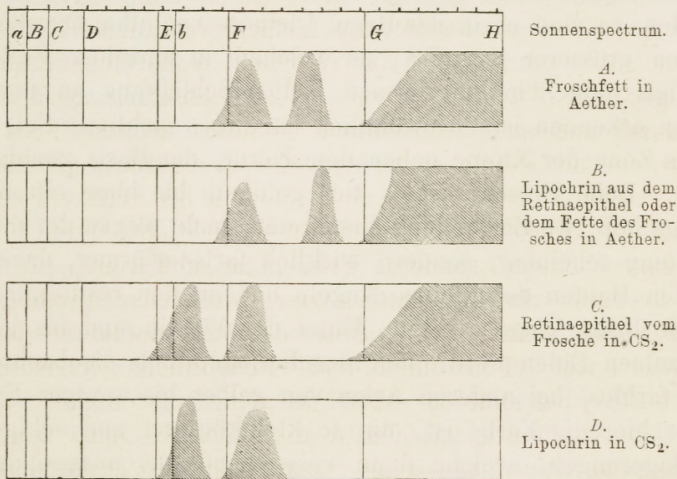


Fig. 1.

Schwefelkohlenstoff gelöst das von Fig. 1 C. In heisser alkoholischer Lösung mit Aetznatron versetzt liefern sie eine gelbe Seife, aus welcher Aether den Farbstoff fettfrei, nur mit Spuren nicht entfernbare Seife verunreinigt aufnimmt und als stets amorphes schön-

<sup>1</sup> W. KÜHNE und W. C. AYRES, Ueber lichtbeständige Farben der Netzhaut. a. a. O. S. 341.

gelben Rückstand hinterlässt. Mit der Lösung des gereinigten Lipochrins erhält man das Spectrum Fig. 1 *B*, aus der tief orange-farbenen in Schwefelkohlenstoff das von Fig. 1 *D*. Der Verdunstungsrückstand der Schwefelkohlenstofflösung löst sich in Aether wieder mit gelber Farbe, welche die gleiche Absorption zeigt, wie vor der Einwirkung des Schwefelkohlenstoffs: letzterer ändert also die Substanz, trotz der starken Verwandlung, welche die Farbe darin erleidet, nicht.

Das Lipochrin wird von Jod-Jodkaliumlösung, der etwas Alkohol zugesetzt worden, grünlich bis bläulich grün, von Salpetersäure, die wenig salpetrige Säure enthält, vorübergehend grünblau, von concentrirter Schwefelsäure dunkelviolett bis blau gefärbt. In Alkohol oder in Aether, auch in Fetten gelöst, in Papier imbibirt oder durch farblose Galle in wässrige Lösung gebracht bleicht es am intensivsten Sonnenlichte in 2—3 Stunden aus, wenn die Lösungsschichten dünn genug sind. Die so erhaltene farblose Substanz wird im Dunkeln nicht wieder gelblich. Durch Ozon wird das Lipochrin im Dunkeln entfärbt.

Schon THUDICHUM<sup>1</sup> machte auf einen besondern gelben Farbstoff mancher thierischen Fette aufmerksam und hielt denselben für identisch mit dem von LIEBEN und PICCOLO<sup>2</sup> aus dem Corpus luteum der Kuh dargestellten, krystallinischen, später Luteïn genannten Pigmente, das ehemals von STÄDELER und HOLM<sup>3</sup> fälschlich für Bilirubin gehalten worden. Von demselben Körper sollte nach THUDICHUM auch die Farbe der Hühneridotter herrühren. Ohne Zweifel sind alle diese Farbstoffe mit einander und mit noch einigen andern in den Zapfen vieler Vögel und Reptilien vorkommenden verwandt, mit denen sie auch die mässige Lichtempfindlichkeit, welche HOPPE-SEYLER<sup>4</sup> zuerst vom Luteïn erwähnte, und die von SCHWALBE<sup>5</sup> an den Zapfenkugeln gefundene Blaufärbung durch Jod theilen. Diese Pigmente nehmen sämmtlich mit Salpetersäure die blaugrüne, mit Schwefelsäure die dunkelblauviolette, schon von STÄDELER und HOLM am Luteïn beobachtete Färbung an. CAPRANICA<sup>6</sup> der diese Reactionen an den Oelkugeln des retinalen Epithels vom Frosch mit Erfolg anstellte, bemerkte auch an den Luteïnkristallen Blaufärbung durch Jod. Trotz der Uebereinstimmung in den genannten Reactionen sind die Pigmente unter einander so verschieden, wie vom Bilirubin, mit welchem das Luteïn so lange verwechselt worden, da sie sowohl im Grade der Zersetzlichkeit durch Licht, wie durch die dem Auge direkt erkennbaren Farbenunterschiede von einander abweichen und keiner ausser dem Luteïn

1 THUDICHUM, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1861. Nr. 1.

2 PICCOLO und LIEBEN, Giorn. d. scz. nat. II. Palermo 1866.

3 STÄDELER und HOLM, Journ. f. pract. Chemie CIV. S. 257. 1868.

4 HOPPE-SEYLER, Handb. d. physiol. u. path.-chem. Analyse 1870. S. 186.

5 G. SCHWALBE a. a. O. S. 414.

6 ST. CAPRANICA, Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth. 1877. S. 285.

krystallinisch erhalten werden konnte. Entscheidend für die Verschiedenheit ist das spectroscopische Verhalten, welches grosse Differenzen der Lichtabsorption, kenntlich an den sehr verschiedenen gebänderten Spectren des Lipochrins, der Pigmente des Epithels und des Luteïns aufdeckt.<sup>1</sup> Beachtung verdient es, dass das Epithelfett der Retina beim Kaninchen, dessen Fettgewebe so gut wie farblos ist, ebensowenig gefärbt ist. Aus der Haut des Frosches nimmt Aether, besonders nach vorgängiger Verdauung, ziemlich viel gelbes Pigment von dem angegebenen Verhalten des Lipochrins auf, welchem zuweilen ein grünlich aussehender, vielleicht blauer, am besten in Chloroform löslicher Farbstoff beigemischt zu sein scheint.

Die Myeloïdkörner. Das Protoplasma der Epithelkuppen ist häufig der Sitz eigenthümlicher farbloser Ablagerungen, von wachsartigem Glanze und kugliger, abgestumpft eckiger, halbmondförmiger, walzen- und wurstartiger Gestalt. Früher vielleicht schon gesehen aber irrthümlich für farbloses Fett gehalten<sup>2</sup>, wurden sie von EWALD und mir<sup>3</sup> vom Fette unterschieden, beim Frosche oft in erstaunlicher Menge gefunden und zuerst als „farblose Klümpchen“ bezeichnet. Dieselben nehmen zunächst immer den äussersten Raum der Zellkuppe hinter dem Kerne ein, treten aber zuweilen in solcher Menge auf, dass sie die Kuppe fast ganz erfüllen und zwischen die Fetttropfen, selbst in die Basis der Zellen gedrängt werden. Die Myeloïdkörner geben an Alkohol, Aether, Chloroform, Benzol u. s. w. unzweifelhaft etwas ab, sind darin aber weder löslich noch quellbar. Mit Osmiumsäure färben sie sich viel langsamer, als die nebenliegenden Fetttropfen, indem sie nach und nach schmutzig braungrün werden. In Alkalien sogleich colossal quellend und darin allmählich zergehend, unterscheiden sie sich vom Fett auf das schärfste. Charakteristisch ist ferner die ungemein leichte Löslichkeit der Körner in Galle von 1—5 pCt. Bei der Chemie der Retinastäbchen wird diese, nach den angeführten Reactionen dem sog. Myelin des Nervenmarkes am meisten verwandte und deshalb passend als Myeloïd zu bezeichnende Substanz genauer erörtert werden. Sie wurde von uns bisher nur im Retinaepithel des Frosches, einiger Eulen und des Bussards gefunden. Beim Frosche kommen die Myeloïdkörner nicht ganz constant vor, doch dürften wenigstens einige Epithelzellen der Netzhaut sie immer enthalten. Alle Grade der Anfüllung mit Myeloïdkörnern werden sowohl bei dunkel, wie bei hell gehaltenen und bei abwechselnd belichteten Fröschen im Epithel gefunden.

1 Vgl. KÜHNE und AYRES a. a. O. Taf. III, IV, V.

2 FR. BOLL, *Zur Anat. u. Physiol. d. Retina.* Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth. 1877. S. 1.

3 a. a. O. S. 287.

## B) Basis und Fortsätze der Epithelzellen.

Das Epithelpigment erfüllt die Zellen in sehr verschiedener Weise und fehlt manchen bekanntlich ganz. Ohne Ausnahme pigmentlos sind die Epithelien der Albinos (Kaninchen, Ratten, Tauben), mehr oder minder pigmentarm die vor dem, bei Thieren so häufigen, glänzenden Tapetum gelegenen. Bei den Raubthieren unter den Säugern und bei vielen Fischen enthalten die tapetalen Epithelien der Retina an Stelle des Pigmentes eine in grösseren Mengen gelblich aussehende Einlagerung stark irisirender Krystalle, beim Hunde und der Katze von äusserster Feinheit und Biegsamkeit eine Art Filz bildend, bei den Fischen mehr vereinzelt liegend und von ziemlicher Grösse, so dass Messungen daran ausführbar sind.

Das Fuscin. Das braune Pigment wird zweckmässig als Fuscin benannt, weil der Name seine Farbe besser ausdrückt, als das dafür bisweilen gebrauchte Wort Melanin und weil es bedenklich wäre, das epitheliale Augenpigment mit der vorzugsweise als Melanin benannten, braunen, bis schwarzen Materie vieler anderer Fundorte durch die Benennung zu identificiren. Alles retinale Fuscin der Wirbelthiere ist im durchfallenden Lichte noch bei erheblicher Schichtendicke braun, nicht schwarz, verdünnt niemals so neutral grau, wie bei vielen Wirbellosen. Der Nuance nach stimmt es bemerkenswerth mit dem jedesmaligen Aussehen der Chorioïdea überein, beim Menschen und den Vögeln, wo es sich von neutralen Tinten am meisten entfernt, am auffallendsten, so dass die mit dem Epithel hervorgezogene Netzhaut mit dem entleerten Grunde identisch hell zimmetfarben, nuss- oder chocoladebraun bis schwarzbraun erscheint.

Während das Pigment der Chorioïdea nur kugelige und kurz gedrungene, wenig kantige Formen zeigt, tritt das Fuscin in den retinalen Epithelzellen vieler Thiere nur zum kleinsten Theile so amorph, grösstentheils mit länglich spindelförmigen oder in so gekanteten Gestalten auf, dass es für krystallinisch zu halten ist. Am meisten nadelförmig ist es bei den Vögeln, am körnigsten, so dass die krystallinische Structur zuweilen zweifelhaft wird, bei vielen Säugern, besonders beim Menschen. Oft sind einzelne Theilchen auffallend hell, fast gelb und kaum braun, ohne darum dünner oder kleiner zu sein, so dass man entweder verschiedene Pigmente, oder ein farbloses von Fuscin nur tingirtes Substrat vermuthen möchte.

Das Fuscin reicht zwar von den Wänden der Epithelkuppen etwas nach hinten, steigt aber unter keinen Umständen soweit in die Kuppe empor, dass nicht ein beträchtlicher, von diesem Pig-

mente freier Raum übrig bliebe. Die eigentliche Stätte des Fuscins ist die Zellenbasis mit ihren Fortsätzen, gewöhnlich erst von einer Ebene an, welche die Stäbchenkuppen noch schneidet, so dass es also nirgends in der Zelle in Gestalt einer zusammenhängenden Platte, sondern nur zu Kränzen oder kurzen Cylindermänteln angeordnet auftreten kann. Bis soweit liegen seine länglichen Theilchen in allen Richtungen durcheinander, während es in den Fortsätzen, wo es die Stäbchen nicht mehr am ganzen Umfange überzieht, reihenweis angeordnet ist und die Nadeln vorwiegend mit der Längsaxe parallel zu der der Stäbchen liegen.

Den ersten Versuch das Fuscin vom Gewebe zu trennen machte Rosow.<sup>1</sup> Er suchte es durch Waschen der aus den Augenrunden gepflückten Epithelschichten zu isoliren, indem er das mitgeführte Gewebe durch Fäulniss erweicht oder gelöst entfernte, ein Verfahren, das kein sauberes Präparat liefert, weil Bacterienleiber in grosser Menge an den Fuscintheilchen haften und durch Schlemmen, Decantiren oder Filtriren nicht zu entfernen sind. So weit es denkbar ist eine Substanz, ohne sie einmal in Lösung übergeführt zu haben, als Rückstand zu isoliren, ist dies mit dem Fuscin zu erreichen, freilich nur für kleine Mengen. Man behandelt dazu epithelführende, von der Chorioïdea getrennte Netzhäute mit Galle, die daraus alsbald eine dunkle, ohne Aenderung der Farbe durch Papier filtrirende Tinte bildet. Die durch das Filter gegangenen Fuscintheilchen setzen sich in flachen Uhrgläsern nach einiger Zeit so vollkommen ab, dass die Flüssigkeit mit feinen Pipetten abgesogen werden kann, ein Mittel, das weiterhin allein benutzt wird, weil das Pigment, auch wenn es sich noch zusammenballt, durch Filter theils verloren geht, theils wegen des Eindringens in die Poren mit Cellulose verunreinigt wird, wenn man es abzunehmen versucht. Der Bodensatz wird mit Wasser zur Entfernung der Galle gewaschen, darauf einer 24 stündigen alkalischen Trypsinverdauung, zur Verhütung der Bacterienbildung unter Zusatz von Thymol, unterworfen, um allenfalls mit dem Fuscin durch das Filter geschlüpfte, eiweisshaltige Massen (von denen mikroskopisch allerdings nie etwas zu entdecken ist) zu entfernen, weiter wiederholt mit Wasser, endlich mit Alkohol und Aether extrahirt. Man gewinnt so einen beim Verdunsten der letzten Aethertropfen am Uhrglase haftenden, im durchfallenden Lichte schwarzbraunen, im auffallenden bläulich schwarzen Anflug, der nur aus Fuscin besteht.

In ähnlicher Weise wird aus der Chorioïdea des Frosches ein,

---

<sup>1</sup> Rosow, *Arch. f. Ophthalmologie* IX. Abth. 3. S. 65.

abgesehen von der theilweise krystallinischen Beschaffenheit, von dem epithelialen in keinem Punkte abweichendes Fuscin erhalten, dessen hier gedacht wird, weil es bis heute nur möglich ist das Epithelfuscin in grösseren Mengen zu erhalten, wenn auf die Scheidung von jenem verzichtet wird. In kleinen, zur Controle genügenden Antheilen wird das chorioïdale Fuscin rein gewonnen, indem man aus den vom Epithel zugleich mit der ganzen Retina entleerten Augengründen die Uvea herauspflückt, mit Galle schüttelt und mit Wasser wäscht, um jede Spur etwa zurückgebliebenen Epithels, sammt dessen Pigment fortzuspülen, die übrig bleibenden schwarzen Flocken in Wasser aufkocht und mit Trypsin, welches nach diesen Vorbereitungen das Gewebe mit Einschluss des Collagens auflöst, verdaut. Um aus dem Rückstande die Nucleïne zu entfernen, ist derselbe mit sehr verdünntem Alkali zu extrahiren. Das unveränderte Pigment bildet dann einen schwarzen Bodensatz, der weiter durch Schlemmen, wie es beim Fuscin angegeben, zu reinigen ist.

Die vereinigten Pigmente des Augengrundes sind von K. MAYS<sup>1</sup> aus Frosch- und Säugeraugen und besonders aus denen von Hühnern nach folgender Methode dargestellt. Mehr als 500 hintere Augenhälften wurden frisch in Alkohol geworfen, mit kochendem Alkohol, darauf mit Aether, zuletzt durch Kochen mit Wasser extrahirt. Nach 24stündiger energischer Trypsinverdauung blieb das Pigment mit einigen Stückchen verknöcheter Sklera, welche leicht beim Durchgiessen durch Gaze abzufangen waren, zurück. In dem nach einer letzten Reinigung mit Alkali von Nucleïnen befreiten Fuscin noch zu vermuthendes Neurokeratin, das aus den Netzhäuten ebenfalls ungelöst hätte zurückbleiben müssen, fand sich mikroskopisch nicht angedeutet. Das Neurokeratin scheint demnach durch Schlemmen vom Fuscin trennbar zu sein, wenn es nicht bei dem öfter befolgten Filtriren durch Gaze, an der es sehr haftet, unbeabsichtigt verloren gegangen war.

Kein chemisches Reagens löst oder zersetzt das Fuscin sofort; concentrirte Säuren und Alkalien bedürfen dazu längerer Zeit oder des Erhitzens. Bei längerem Kochen färbt das Fuscin concentrirte Schwefelsäure schwarzbraun, Natronlauge und Salpetersäure gelb, ohne mehr als Spuren zu verlieren. Wie ROSOW fand und MAYS bestätigte, wird das Fuscin nach längerer Behandlung mit verdünnter Salpetersäure in ätzendem und kohlen-saurem Alkali, sowie in Ammoniak leicht löslich. Diese Lösungen sind ROSOW'S Angaben entgegen, nach welchen sie

---

1 K. MAYS, Unters. a. d. physiol. Inst. z. Heidelberg II. S. 324.

schön violettroth sein sollen, gelb, auch wenn sie aus ganz reinem Epithelfuscin gewonnen werden. Aus diesen alkalischen Lösungen gefärbte Niederschläge durch Neutralisiren zu erhalten, gelang MAYS nicht.

Bei der grossen Resistenz des Fuscins gegen chemische Eingriffe ist seine Empfindlichkeit gegen Licht um so überraschender. Dieselbe ist zwar nicht bedeutend, aber doch im intensivsten Sonnenlichte im Laufe einiger Stunden zu bemerken, wenn man es recht blass auf weissem Porzellan ausmalt und eine scharf begrenzte Vergleichsstelle vor Licht schützt. Mit Luft eingeschlossene mikroskopische Präparate des retinalen Epithels, hinreichend belichtet, zeigen den Gang der Veränderung ebenfalls; besonders die in den Fortsätzen der Zellen einzeln liegenden Nadeln werden nach und nach heller, dann blassgelb, endlich farblos, ohne sich in den Zusatzflüssigkeiten, die am besten aus 0,5 pCt. NaCl-Lösung oder äusserst verdünnter Soda bestehen, nachweisbar zu lösen. Damit solche Präparate nicht durch Fäulniss zerfallen ist es nöthig sie mit Spuren von Thymol zu versetzen, nicht mit Salicylsäure, weil Säuren die Lichtempfindlichkeit ausserordentlich schwächen.

Das Gelbwerden und die Entfärbung des Fuscins am Lichte ist nicht von Erwärmung bedingt: es tritt bei dauernd kalt gehaltenen Präparaten ein, während es unter berussten von der Sonne beschienenen Gläsern, welche die thermisch wirksamsten Strahlen durchlassen, an trockenen Objecten nach Monaten und Jahren nicht erfolgt. Im trockenen Zustande verläuft die photochemische Veränderung etwas langsamer, als in Gegenwart von Wasser, am schnellsten in alkalischen Flüssigkeiten. Sehr dunkel ausgemalte Streifen, über Schwefelsäure an einem sonnigen Platze aufgestellt, werden nach etwa 1—2 Sommermonaten orange bis gelb, nach einem weiteren Monat farblos. Im Laufe eines trüben Winters gab eine mit Fuscin nussbraun bemalte Platte, die mit einem photographischen Negativ bedeckt unter Oberlicht gelegen hatte, ein leidlich detaillirtes Photogramm.

Unter Ausschluss des Sauerstoffs, im luftleeren Raume, oder in Kohlensäure wird das Fuscin durch Licht gar nicht verändert, weder im trocknen, noch im feuchten Zustande, ebenso wenig in Gegenwart von Alkali. Mikroskopische Präparate, an welchen man sich von der Lichtempfindlichkeit überzeugen will, dürfen darum nur in sog. feuchte Kammern, nicht in der gewöhnlichen Weise unter Deckgläsern, mit einem möglichst grossen Luftvolum eingeschlossen werden. MAYS, der diese Beobachtungen bestätigte, fand, dass die Belichtung in Gegenwart von Sauerstoff auch die Löslichkeit des Fuscins beein-



flusst, so dass z. B. Suspensionen des Pigments namentlich in verdünnter Soda bald klare, gelbe Lösungen gaben. Merkwürdiger Weise wurden diese Lösungen durch Licht weniger schnell gebleicht, als das überschüssige, darin wieder zu Boden sinkende Pigment. In geringerem Grade wird das Fuscine bei Einwirkung von Luft und Licht sogar in Wasser und in sauren Flüssigkeiten (Salicylsäure von 0,2 pCt.) löslich. Von Wasser, verdünnter Soda oder ätzendem Alkali wird das Fuscine nach MAYS' Beobachtungen unter Abschluss des Sauerstoffs auch durch tagelanges Erhitzen auf 100 ° C. weder gelöst noch in der Farbe geändert, während Siedehitze in Gegenwart von Sauerstoff kleine Antheile des so befeuchteten Pigmentes nach 6—8 Stunden löslich macht. Aus der am intensivsten gefärbten alkalischen Lösung ist es darauf durch Ansäuern in Gestalt eines oft erst nach Tagen zu Boden gehenden Niederschlages fällbar, der aus amorphen hellbraunen Flocken besteht.

Ohne Zweifel besteht die mit Bleichung abschliessende Aenderung des Fuscins am Lichte und unter dem Einflusse der Siedehitze in einer Oxydation. Wie MAYS fand, wird dieselbe ohne Licht auch durch Ozon nicht erzielt und auffallender Weise im Lichte von Ozon im Vergleiche zum atmosphärischen Sauerstoff nicht beschleunigt. Wenn aber das Fuscine zuvor durch Luft, Licht oder Wärme soweit umgewandelt worden, dass es in Lösung geht, so wird der gelbe gelöste Körper, der als das erste farbige Zersetzungsprodukt des Fuscins aufzufassen ist, von Ozon im Dunkeln sehr langsam, im Lichte ziemlich schnell bis auf ein äusserst blasses Gelb entfärbt. Alkalische Flüssigkeiten ( $\frac{1}{2}$  pCt. Pottasche) sind zum Constatiren dieses Verhaltens die geeignetsten.

Nach der Lichtempfindlichkeit zu urtheilen verhalten sich die Fuscine nicht bei allen Thieren gleich; MAYS fand das der Eule schneller bleichend, als das des Frosches und des Huhnes, die beiden letzteren aber ziemlich übereinstimmend. Das zimtfarbene Fuscine eines hochblonden Menschen sah ich bedeutend schneller bleichen, als das des Frosches.

Das von MAYS dargestellte Fuscine hinterlässt wenig eisenhaltige Asche und ist ein stickstoffreicher Körper.

## 2. Chemie des Sehepithels.

(Stäbchen und Zapfen.)

Das Sehepithel besteht aus den Sehzellen: aus Stäbchen und Zapfen. Wo beide Formen und viele Stäbchen vorkommen reichen nur die letzteren mit den längeren Aussengliedern in die Basis der

retinalen Epithelzellen hinein, während bei überwiegenden Zapfen auch diese z. Th. bis an die fuscinfreie Kuppe nach hinten durchragen. In der stäbchenfreien Schlangennetzhaut überschreiten alle Zapfenaussenglieder die hintere Fuscinzone; wahrscheinlich ist dieses Verhalten auch für die Zapfen in der Fovea centralis des Menschen und des Affen. Aus Stäbchen und Zapfen gebildetes Sehepithel gleicht einer doppelten Claviatur deren vordere Reihe von den auch mit der Wurzel des Aussengliedes weiter vorgestellten Zapfen besteht.

#### A) Innenglieder der Sehzellen.

Nur die Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen sind in chemischer Beziehung beachtet, obwohl es grosses Interesse hätte das mikrochemische Verhalten des so verschiedenartigen Inhaltes der Innenglieder ebenfalls zu untersuchen. Die letzteren besitzen wie alle zelligen Bestandtheile der Retina ein im Leben ausserordentlich durchsichtiges Protoplasma, worin erst nach dem Tode leichte, körnige Einlagerungen bemerklich werden, ferner Kerne, wie es scheint, vom allgemeinen Verhalten der meisten Zellkerne und bei vielen Thieren noch besondere, ebenfalls nach dem Absterben deutlicher hervortretende Gebilde von sehr auffallender Gestalt und Lichtbrechung, welche letztere grosse Verschiedenheit gegen die chemische Zusammensetzung des Protoplasmas andeutet. Es sind dies die bei niederen Wirbelthieren auch in den Stäbchen, bei den höheren vorwiegend in den Zapfen vorkommenden, kugligen, linsenförmigen und parabolöiden Körper von eigenthümlich starker Lichtbrechung und die von MAX SCHULTZE am entwickeltsten in den Zapfen des Menschen, aber auch im äusseren Theile des Innengliedes der Stäbchen gefundenen Faserkörbe. Alle diese Bildungen färben sich mit Osmiumsäure, obschon z. Th. recht schwach, eher und dunkler als das Protoplasma und scheinen theils den Fetten, theils dem sog. Myelin verwandt; bei vielen Reptilien und bei den Vögeln sind es in den Zapfen wahre Fettkugeln, welche überdies vielfach Pigmente enthalten. Endlich zeigen die Zapfennenglieder mancher Vögel und Reptilien ihre ganze Masse durchsetzende Einlagerungen eines bis zur feinsten Körnung vertheilten, rosenfarbenen oder gelben Pigments, das vermuthlich auch in dieser Gestalt noch mit Spuren von Fetten vereinigt ist.

#### B) Aussenglieder der Sehzellen.

(Cylinder und Kegel.)

Nicht allmählich, sondern plötzlich mit scharfer scheibenförmiger Grenze geht das äussere Glied aus dem inneren der Sehzelle, selbst

in dem Falle hervor, wo kein besonderer glänzender Körper die Grenze markirt. Die Aussenglieder der Stäbchen sind Cylinder mit kreisförmigem bis elliptischem Querschnitte und oft canelirter Oberfläche, deren äusseres Ende eine unregelmässige, zuweilen wie benagt aussehende, oder treppenförmige Kuppe besitzt; die der Zapfen sind Kegel mit glatter, leicht abgerundeter Spitze. Letztere sind weicher, biegsamer, vergänglicher, von schwächerer Lichtbrechung und fallen leichter von den Innengliedern ab. Cylinder und Kegel werden nach dem Tode deutlicher quergestreift und blättern im Innern zu Säulen von Plättchen oder Ringen mit unregelmässigem Lumen auf. Die Plättchen der Kegel sind die dickeren. In Osmiumsäure werden die Cylinder bedeutend dunkler, als die Kegel.

Die Aussenglieder aller Sehzellen bestehen aus einer Mantelschicht, Rinde oder Haut und aus dem von Plättchen und Zwischensubstanz gebildeten Inhalte; dies wurde von M. SCHULTZE namentlich bei den Kegeln, wo die Haut auch die Spitze continuirlich überzieht, festgestellt. Auf die chemische Structur konnten bis heute nur die Cylinder untersucht werden.

#### 1) Chemische Structur der Cylinder.

Die Hülle der Stäbchenaussenglieder ist isolirbar und verhält sich wie Neurokeratin.<sup>1</sup> In absoluten Alkohol gelegte, darauf mit Aether, endlich mit kochendem Alkohol extrahirte Froschnetzhäute zeigen die Cylinder in Gestalt sehr reducirter, runzeliger Fortsätze, die sich mikrochemisch wie geronnenes Eiweiss verhalten, kaum quellungsfähig sind und jeder auffälligeren Reaction gegen Osmiumsäure entbehren. Verdauungsversuche daran lehren, dass dieser Rest nach Art der geronnenen Albumine löslich wird, aber nur zum Theil, so dass nach abermaliger starker Volumsabnahme ein schwer zerstörbarer, nur durch ätzende Alkalien und concentrirte Schwefelsäure bei Siedehitze schneller schwindender Antheil übrig bleibt. Auch die wirksamste, lange durchgeführte Verdauung erst mit Pepsin und HCl, dann mit Trypsin, nach einander in salicylsaurer, neutraler und schwach alkalischer Lösung beseitigt dieses Residuum nicht, das auch langer Bacterienfäulniss widersteht. Das Keratin der Cylinder wetteifert an Unlöslichkeit mit dem des Gehirns. Wie MOROCHOWETZ<sup>2</sup> fand, ist nicht alles Keratin für wochenlang, namentlich mit Magensaft durchgeführte Verdauung unzugänglich, das der Haare und der menschlichen Epidermis besonders nicht. Hiermit und mit dem

<sup>1</sup> Vgl. KUHNT a. a. O.

<sup>2</sup> Nach nicht publicirter Mittheilung.

Neurokeratin der grauen Netzhautsubstanz verglichen, erscheint das Stäbchenkeratin ausserordentlich resistent, etwa nur dem Keratin käuflichen Horns nachstehend. Um es frei von Nucleinen, die es noch zurückhalten könnte, zu erhalten, empfiehlt es sich die Verdauung wie gewöhnlich, in alkalischer Lösung zu beenden; es macht aber nicht den Eindruck, als ob beim Uebergange von der neutralen Trypsinverdauung zur alkalischen noch eine Aenderung im Aussehen der Stäbchenreste erfolge, ebensowenig, wenn dieselben mit kalter Kalilauge von 1—5 pCt. einige Stunden behandelt werden. Man wäre versucht die den genannten Lösungsmitteln trotzensen Rückstände für thierische Cellulose zu nehmen, wenn nicht beim Neurokeratin des Gehirnes und der Nerven der Nachweis des Gehaltes an Schwefel (3 pCt.) und an Stickstoff vorläge<sup>1</sup>, und wenn nicht auch an den Stäbchenresten alle Cellulosereactionen fehlschlügen, während die Gelbfärbung mit heisser Salpetersäure und die Röthung mit dem MILLON'schen Reagens sehr gut gelingen. Mikroskopisch stellen sich die Keratinreste der Cylinder als glänzende, stark lichtbrechende, gerunzelte Fransen dar, deren viele jedoch deutlich röhrenförmigen Bau erkennen lassen. Ob dieselben an einem oder an beiden Enden offen sind ist schwer zu entscheiden, sie scheinen aber in Präparaten, deren Zusammenhang mit dem Keratin vorderer Netzhautschichten erhalten geblieben, nach KUHNT'S<sup>2</sup> Beobachtungen in zartere, den Innengliedern angehörige Hüllen überzugehen, welche wahrscheinlich im Zusammenhange mit der *M. limitans ext.* stehen. Damit würde das Stäbchen an seinem äusseren Theile zu einer Neurokeratinröhre, welche nach vorn Protoplasma des Innengliedes, nach hinten dessen zur Säule ausgewachsene Cuticularsubstanzen des Aussengliedes umfasst, eine Auffassung, welcher auch einige später zu erörternde Erscheinungen günstig sind.

Der Inhalt der Cylinder wird augenscheinlich aus zwei Formbestandtheilen gebildet, aus den Plättchen und aus deren Zwischen- oder Kittsubstanz, doch scheinen dieselben in der chemischen Structur wenig verschieden zu sein, besonders im Leben, oder im Ueberlebensezustande, wo auch die quere Streifung nicht oder kaum angedeutet ist. Die schon erwähnte successive Extraction der Cylinder lehrt, dass ihr Inhalt in zwei Gruppen von Stoffen zerfällt, von welchen die eine der Alkohol-Aetherbehandlung weichende, als myelogene, die andere als albuminöse zu bezeichnen ist; es finden sich aber keine Gründe je eine nur den Plättchen oder nur dem Kite zuzu-

1 Verhandl. d. naturhist. med. Ver. z. Heidelberg 1876. I. 5. Heft.

2 KUHNT a. a. O.

schreiben, um so weniger, als es sehr möglich ist, dass gewisse Bestandtheile der beiden Gruppen erst aus chemischer Spaltung eines einzigen präexistenten Körpers hervorgehen.

Das Stäbchenmyeloid. Die von M. SCHULTZE und RUDNEFF<sup>1</sup> an den Cylindern gefundene Färbung durch Osmiumsäure erinnert wegen ihres schnellen Auftretens und wegen ihrer Tiefe am meisten an das von SCHULTZE gefundene Verhalten des Fettes und des Nervenmarkes gegen dasselbe Reagens; sie unterscheidet sich jedoch durch die Nuance; Fett wird in  $\text{OsO}_4$  gelbbraun bis rothbraun, endlich rein schwarz, Nervenmark blaugrau bis blauschwarz, während die Stäbchenaussenglieder darin stets grünbraun, höchstens grün-schwarz werden, Nuancen, welche an keinem andern Bestandtheile des Thierkörpers, mit Ausnahme der Myeloidkörner des retinalen Epithels, wo sie in helleren Schattirungen auftreten, durch  $\text{OsO}_4$  erzeugt werden. Ohne mit der Bezeichnung „Myeloid“ bereits einen chemischen Körper bezeichnen zu wollen, was ebenso unzulässig wäre, wie wenn man dem Worte Myelin oder Nervenmark einen bestimmten chemischen Begriff unterlegte, soll mit dem Worte nur die auf die genannte Weise gegen  $\text{OsO}_4$  reagirende Mischung chemischer Körper bezeichnet werden. Hängt die Intensität der grünbraunen Färbung mit der Menge oder mit der Verdünnung des Myeloids durch andere Substanzen zusammen, so sind die Cylinder als myeloidreich, die auf  $\text{OsO}_4$  viel schwächer reagirenden Kegel der Zapfen und viele dem Froschpräparate in dieser Reaction sehr nachstehende Cylinder von Stäbchen der Säuger für myeloidarm zu erachten. Die Myeloidkörner des retinalen Epithels müssen aus gleichem Grunde myeloidarm heissen.

So wenig wie von dem Myelin des Nervenmarkes gelingt es vom Myeloid Lösungen zu erhalten, welche direkt oder nach dem Verdunsten genau so reagirten, wie die präexistente Mischung. Es ist zwar ein Leichtes, Alkohol-Aetherextrakte aus Nerven oder Netzhäuten zu gewinnen, deren Verdunstungsrückstand sich mit  $\text{OsO}_4$  sehr dunkel färbt, aber es gelingt nicht im einen Falle die grünbraune, im andern die blauschwarze Farbe zu erhalten, sondern es wird nur eine braune erzielt, wie von Fetten oder mit Oelsäure. Dennoch wird Nerven und Stäbchencylindern durch jene Extraction Alles geraubt, was ihr Verhalten zu dem färbenden Reagens bedingt.

Nervenmark giebt an Aether bekanntlich Lecithin, an heissen Alkohol Cerebrin ab, zwei wohl definirte chemische Körper,

welche aber von  $\text{OsO}_4$  gar nicht gefärbt werden. Ebenso indifferent verhält sich Das, was aus der Netzhaut durch dieselben Mittel einigermaassen sauber abzusecheiden ist. Das Aetherextrakt von Ochsen-netzhäuten giebt stark abgekühlt eine schwache, schnell auf dem Filter zu sammelnde Trübung, die vermuthlich aus Lecithin besteht und sich mit  $\text{OsO}_4$  gar nicht färbt, und wenn man die mit Aether erschöpften Netzhäute mit Benzol oder mit siedendem Alkohol auszieht, bekommt man eine zweite, sich leicht vor beendeter Verdunstung rein weiss ausscheidende Substanz von dem Verhalten des Cerebrins, welche nach dem Kochen mit Schwefelsäure aus alkalischen Kupferlösungen in der Wärme Oxydul ausscheidet; auch dieses Cerebrin reducirt  $\text{OsO}_4$  nicht. Die durch jene Säure geschwärzten Stoffe sind demnach unter den in Aether löslichen, nach Ausscheidung des Lecithins übrig bleibenden, sehr an Fette erinnernden Substanzen zu suchen, welche wahrscheinlich die im Leben aus dem Lecithin entstehenden Fettsäuren sind. Doch sind dieselben an ihrem natürlichen Standorte wohl combinirt mit irgend etwas Anderem zu denken, von dem das Lösungsmittel sie trennt, und welches die Nuancen der Färbung bedingt, wenn der eine Bestandtheil die  $\text{OsO}_4$  reducirt. Es liegt nahe hier an Albumine zu denken, die im Nervenmarke anscheinend in noch grösserer Menge vorkommen, als in den Stäbchencylindern. Da verschiedene Lecithine mit Recht angenommen werden, weil dieselben nach dem Fundorte wechselnde Mengen von Palmitinsäure, Stearinsäure und Oelsäure, neben dem Cholin und der Glycerinphosphorsäure bei der Zersetzung liefern, so können Myelin und Myeloïd, deren Verhalten gewiss auf der Gegenwart einzelner jener Lecithinabkömmlinge beruht, sich in den Nuancen der  $\text{OsO}_4$ -Färbung vielleicht nur deshalb unterscheiden, weil an ihrem Standorte das eine oder das andere Lecithin Verwendung fand.

Die Cylinder der Froschnetzhaut sind nicht alle gleich myeloïdhaltig, einzelne sind in ganzer Ausdehnung, andere partiell arm daran, manche so arm wie die Myeloïdkörner der Epithelzellen. Man sieht dies an Präparaten abgeschüttelter Cylinder, die lange in grossem Ueberschusse von einprocentiger  $\text{OsO}_4$  gelegen, unter welchen es immer manche von auffallend blasser Farbe, viele von partieller heller Olivenfärbung giebt. Bemerkenswerther Weise wird die letztere niemals in der Mitte der Cylinderlänge, sondern ausschliesslich an einem Ende gefunden, das sich da, wo vorn und hinten durch das anhaftende Innenglied zu unterscheiden sind, ausnahmslos als das periphere, in die Basis der Epithelzellen reichende erweist.

Wenn der Cylinderinhalt in Plättchen zerfallen ist, sieht man

diese sowohl, wie ihre Zwischensubstanz an der Färbung durch  $\text{OsO}_4$  Theil nehmen; es muss daher beiden Myeloïd zugeschrieben werden. Wahrscheinlich sind die Plättchen besonders reich an Cerebrin, denn sie sind es, die nach vorgängiger Aetherbehandlung noch kenntlich, am meisten durch kochenden Alkohol oder Benzol schwinden. Indess bleibt auch dann noch etwas in den runzeligen Troddeln übrig, welche die Cylinder vor der Extraction durch Verdauung darstellen, was auf Reste der Plättchenstructur zu deuten scheint.

Seit M. SCHULTZE's Untersuchungen sind noch manche sowohl auf Eiweissstoffe, wie auf Myeloïd in den Cylindern deutende Reactionen bekannt, so die erstaunliche Quellung in verdünntem Aetzkali, die alle Structur daran unkenntlich macht. In concentrirten Harnstofflösungen quellen sie ebenfalls und backen darauf zu grossen durchsichtigen Klumpen zusammen; ähnlich wirkt rasches Gefrieren und Wiederaufthauen. Am überraschendsten ist ihr Verhalten zur Galle (glyco- oder taurocholsaurem und cholalsaurem Alkali), von 1—5 pCt., worin sich die Cylinder und Kegel aller Sehzellen sämmtlicher Thiere leicht auflösen, unter Hinterlassung leerer, dünnwandiger Scheiden. Hierin stimmt der Inhalt der Aussenglieder bemerkenswerther Weise mit dem Nervenmarke, mit vielen Blutkörperchen, mit dem Protoplasma des retinalen Epithelzellen und deren Myeloïdkörnern, sowie mit den Axencylindern markhaltiger Nerven überein und zwar wohl deshalb, weil die Galle ein Mittel ist, das ausser genuinen, selbst festen Albuminen, leicht Lecithin und Cerebrin auflöst, oder ein Medium, welches die sich sonst gegenseitig ausschliessenden Behandlungen mit wässrigen und alkoholisch-ätherischen Extractionsflüssigkeiten, in Einem ersetzt. Sehr eiweissreiche Elementarorganismen werden nach bekannten Erfahrungen nicht von Galle gelöst, vermuthlich weil diese (die meisten Epithelien) ausser den genuinen Albuminen, schwerer lösliches, umgewandeltes enthalten, das ihnen den Halt giebt, welche albuminärmere (Blutkörperchen z. B.) in den für wässrige Flüssigkeiten kaum angreifbaren, myelogenen Stoffen finden, dass die letztere Art in den Nerven und Sinnesepithelien überwiegt, kann mit der rapiden chemischen Veränderlichkeit, die wir Allem, was nervös ist, zuschreiben müssen, zusammenhängen.

Die Auflösung der Cylinder durch Galle stellt sich unter dem Mikroskope, bei hinreichender Frische der Netzhaut, fast explosionsartig dar: es ist ein Zerplatzen der Aussenglieder, das die ganze Membran von der Stelle rücken kann, von einer Plötzlichkeit, mit welcher nur das Schwinden der meisten Säugerblutkörperchen und die Zerstörung retinaler Epithelzellen, unter Fortstieben der Fuscintheilchen in demselben Medium vergleichbar ist. An einzeln schwimmenden Stäbchen ist der Vorgang am

besten zu erkennen, indem man ihn in Präparaten verschiedener Ueberlebenszeit verfolgt, da er sich nach dem Tode immer langsamer abwickelt. Man sieht da die zunächst ganz unveränderten Cylinder, an irgend einer Stelle schwer zu beschreibende Aenderungen der Lichtbrechung erleiden, welchen ein plötzliches Auftreten sehr deutlicher Querstreifung unmittelbar folgt; darauf tritt in den Plättchen ein durch den ganzen Cylinder reichender, centraler, mit Ausbuchtungen versehener Canal auf; die Querstreifen werden ungemein breit, verschwinden wieder und es hinterbleibt von den Stäbchen anscheinend nichts. Sobald die Galle durch Salzlösung ersetzt ist, findet man aber ausser wenigen gequollenen Klümpchen, röhrenförmige Reste der Cylinder, deren mit dem Keratin übereinstimmendes Verhalten durch die Resistenz gegen kalte Kalilösung und gegen eine auf dem Objectträger im feuchten Raume vorzunehmende Trypsin- oder Pepsinverdauung festzustellen ist. Während des Ablaufes der Veränderungen im Innern erleiden die Cylinder natürlich entsprechende Aenderungen der Grösse: sie werden dicker und bedeutend länger; dabei krümmen sie sich zuerst, ehe sie sich wieder strecken. Ist die Netzhaut frisch genug und tritt die Galle auf einmal rasch und hinreichend concentrirt hinzu, so verlaufen die genannten Erscheinungen in einem Augenblicke, wie wenn der Cylinder eine mit Münzen gefüllte, platzende Rakete wäre. An abgestorbenen Netzhäuten erzeugt die Galle langsame Quellung der Cylinder, schliesslich scheinbar auch Lösung; es sind aber durch Salzzusätze später so viele klumpige Reste sichtbar zu machen, dass nur Auflösung eines Theiles der den Inhalt zusammensetzenden chemischen Körper anzunehmen ist. Unter den alsdann nicht gelösten Stoffen findet sich einer, von dem der Wandel der Löslichkeit besonders scharf, wie in dem Folgenden gezeigt wird, festzustellen ist.

## 2. Farbstoffe der Sehzellen.

In den Sehzellen sind Pigmente seit den Untersuchungen HANNOVER'S<sup>1</sup> über die Retina der Reptilien und Vögel bekannt; sie finden sich da in den Oelkugeln der Zapfen, welche genau an der Grenze des Innen- und Aussengliedes liegen. Die Farben repräsentiren die ganze Scala des Spectrums und erreichen mit Ausnahme des Blau grosse Sättigung; ausserdem kommt eine aus Spektralfarben nur durch Mischung zu erhaltende vor: Purpur. Vorzugsweise verbreitet sind die Purpurfarbe und die das Spectrum vom rothen Ende bis zum Grün einnehmenden Farben. Wegen der ziemlich gleichmässigen Ausstreuung der verschiedenfarbigen Oelkugeln erscheint die Vogelnetzhaut mikroskopisch, meist wohl schmutzig und zweifelhaft nuancirt, so dass der Anblick auf die Fläche wenig von der Pracht und Mannigfaltigkeit der kleinsten Setzstücke ihrer Mosaik ahnen lässt; nur wo eine Farbe sehr überwiegt, sieht die ganze Netzhaut gelb, gelbgrün oder schön roth

1 A. HANNOVER, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1840. S. 320.



aus. Ausser bei den Vögeln findet sich gefärbtes Fett in den Zapfen vieler Reptilien, deren Netzhaut in diesem Falle gelb aussieht, da hier nur diese Farbe die Regel ist; allein die Schildkröten besitzen nach M. SCHULTZE<sup>1</sup> auch rothe Oelkugeln. Im Auge vieler Wirbellosen ist ein schön carminrothes Pigment seit lange bekannt, doch beschrieb erst 1839 KROHN<sup>2</sup> die seitdem vielfach bestätigte, schöne Rosenfarbe der Stäbchen von Cephalopoden; ähnliche rosa oder violette Färbungen wurden nach und nach an den Sehstäben anderer Evertebraten, bei den Insecten besonders von LEYDIG, bei den Krebsen von M. SCHULTZE beschrieben.

Bei Wirbelthieren, wo man bis dahin nur farbige Zapfen kannte, sah HEINRICH MÜLLER<sup>3</sup> zuerst, dass die Stäbchen des Frosches zuweilen roth seien. LEYDIG<sup>4</sup> verallgemeinerte dies für die Amphibien und fand, dass die frische Retina des Frosches dem blossen Auge lebhaft rothen Atlasschiller zeige; er bezeichnete die Farbe zuerst als rosenroth, worin ihm M. SCHULTZE<sup>5</sup> folgte, der die Färbung ausser beim Frosche, bei einem Säuger, der Ratte, und in den Stäbchen der Eule bemerkte. Trotz dieser merkwürdigen, von Vielen vergessenen oder ignorirten Angaben ist mit grösster Bestimmtheit zu behaupten, dass wenn man vor dem Jahre 1876 irgend einen Biologen, mit Ausnahme der eben genannten oder der intimeren Schüler M. SCHULTZE's gefragt hätte, wie die Stäbchen der Wirbelthiere aussähen, man die Antwort erhalten hätte: farblos, glänzend u. s. w.

Erst BOLL<sup>6</sup> lenkte die allgemeine Aufmerksamkeit auf das verbreitete und constante Vorkommen farbiger Stäbchen und entdeckte in der Retina des Frosches auch grüne Stäbchen. Was diesen Beobachtungen besonderen Werth und das grösste Interesse verleihen müsste, war aber die weitere Entdeckung BOLL's, dass im Hellen gehaltene Frösche blässere, durch directes Sonnenlicht länger geblendete, völlig farblose Retina zeigen und die Angabe, dass die Farbe sich in der herausgenommenen Froschnetzhaut kaum eine Minute halte, beim Säuge-thiere schon im Auge einige Augenblicke nach dem Tode vergehe. Eine ohne Frage äusserst wichtige Beziehung der Retinafärbung zum Lichte war damit constatirt, deren Bedeutung durch die Angabe, dass die Färbung sich bei geblendeten Fröschen in der Dunkelheit alsbald

1 M. SCHULTZE, Artikel Retina in Stricker's Handb. d. microscop. Anat. und HANNOVER a. a. O.

2 A. KROHN, Verhandl. d. Leopold. Car. Acad. XIX. 2. S. 45. 1842.

3 H. MÜLLER, Ztschr. f. wissensch. Zool. III. S. 234—237. 1851 u. VIII. S. 1—122.

4 FR. LEYDIG, Lehrb. d. Histologie 1857. S. 238 u. 239.

5 M. SCHULTZE, Arch. f. microscop. Anat. II. S. 199 u. 208.

6 FR. BOLL, Monatsber. d. Berliner Acad. 12. Nov. und Accad. d. Lincei. 3. Dec.

wiederherstelle, nur erhöht werden konnte. Um sich von dem Thatsächlichen zu überzeugen, schrieb BOLL vor, das Auge so schleunig wie möglich am Kopfe des Frosches zu halbiren und die Retina unter Vermeidung von Druck, welcher ebenso wie das Absterben die Farbe vernichte, sogleich mit blossem Auge oder mikroskopisch zu besehen, bei Säugern dagegen im Momente des Chloroformtodes die Netzhaut mit dem Augenspiegel zu betrachten, wo man die rothe Farbe des Augengrundes plötzlich verschwinden sehe. Beim Menschen sei daher der Tod durch den Augenspiegel zu constatiren. Eine in der Thiereihe auf die angegebene Weise vorgenommene Umschau veranlasste BOLL die „Purpurfarbe“ als welche er die „Eigenfarbe“ der Netzhaut bezeichnete, der „plättchenstructurirten Substanz der Stäbchen und Zapfen“ sämmtlicher Thiere, vielleicht mit Ausnahme der Reptilien, deren Zapfenaussenglieder sehr klein sind, zuzuschreiben. Ob die Färbung von Interferenz oder von einem Farbstoffe herrühre, blieb unter Erinnerung an die bei den Plättchensäulen sehr denkbare Erscheinung der Farben dünner Blättchen unentschieden.

So grosse Hoffnungen diese Befunde erwecken mussten, so gering war die Aussicht über dieselben hinauszukommen bei einem Objecte, das sich unter der Hand in wenigen Augenblicken der weiteren Bearbeitung der Art entzog, wie die Farbe der Retina. Indess hatte eine solche Structur oder eine solche Substanz, welche, nachdem wir ihr kaum genaht, sogleich aufhörte zu sein, was sie gewesen, in der wundersam empfindlichen Netzhaut die grösste Wahrscheinlichkeit für sich. Man brauchte sich nur der von DU BOIS-REYMOND und von L. HERMANN studirten, erstaunlich geringfügigen Einwirkungen zu erinnern, durch welche an dem gewiss ungleich weniger alterablen Muskelgewebe die mächtigsten Einflüsse auf dessen electromotorisches Verhalten ausgeübt werden, um ein Beispiel für die jähren, materiellen Veränderungen leicht erregbarer, thierischer Gebilde nach minimalen Eingriffen in ihre natürliche Anordnung zu finden. Dass die Stäbchenfarbe der Wirbellosen solche Grade der Empfindlichkeit gegen das Absterben nicht zeige, war freilich lange bemerkt, sprach aber erst recht für BOLL's Darstellung, weil die Elementarorganismen niederer Geschöpfe nach geläufigen Erfahrungen im Allgemeinen selbständigere Existenz besitzen und vom Gesamtorganismus getrennt, viel langsamer absterben, als die der höheren Thiere. Erwog man endlich die empfindliche Reaction des Auges und der Retina gegen alle möglichen Reize ausser dem Lichte, und die starken Sehempfindungen, welche derartige Insulte uns bereiten, so lag der Gedanke nahe, dass die Stäbchenfarbe im Leben auch durch diese ver-

gehe, im Tode durch das Aufhören der Ernährung und Athmung schwinden werde und mit grösster Rapidität nach dem Herauszerren der hochempfindlichen Membran aus dem Auge, welches sie in sich selbst, am gefährlichsten Orte beim Abheben vom Epithel, spaltet, vernichtet werden müsse.

Indess nahm der Gegenstand sogleich nach BOLL's Mittheilungen eine andere Wendung. Von FR. HOLMGREN's<sup>1</sup> schönen Beobachtungen über die stundenlang bemerkliche Veränderlichkeit des electromotorischen Verhaltens eines isolirten und halbirtten Frosch-eyes auf Licht und Dunkelheit ausgehend, fand ich den eben erörterten Gedankengang, welcher der Aufnahme von BOLL's thatsächlichen Angaben zu Grunde gelegen, unwahrscheinlich, und ein Versuch belehrte mich sofort, dass auch die an der Epithelverbindung aufgerissene Froschnetzhaut in einem möglichst schwach erleuchteten Raume (ich hatte ein kopfgrosses Loch im geschlossenen Fensterladen mit gelbem Papier bespannt) ihre Farbe stundenlang bewahrt, sie aber an gutem Tageslichte sogleich verliert. Da der Versuch mit im Dunkeln gefaulten, mit zerquetschten und wieder zusammengeschatbten Netzhäuten, mit in  $\text{NH}_3$  erweichten oder in Alaun gehärteten in gleicher Weise gelang, war jeder Einfluss des Absterbens auf die Retinafarbe widerlegt, das Licht als die alleinige Ursache ihres Ablassens und Schwindens erkannt, wie es nach partieller Belichtung erhaltene, photographische Bilder überdies schlagend bewiesen, und die Unabhängigkeit der Stäbchenfarbe von allen Structurverhältnissen dargethan. Es blieb jetzt nur eine Annahme übrig: die Stäbchen enthalten einen Farbstoff, einen Sehpurpur; dieser wird durch Licht zersetzt: es giebt eine rapide photochemische Wirkung in der Netzhaut.<sup>2</sup>

#### A) Der Sehpurpur.

(Rhodopsin.)

Beobachtungsmethode. Die Gegenwart des Sehpurpurs wird zunächst an der dem blossen Auge kenntlichen Farbe der isolirten Netzhaut constatirt. In zweifelhaften Fällen und wenn die Vertheilung in einer Netzhaut zu untersuchen ist, wird die Retina möglichst frisch, vom Epithel befreit, mit der Rückfläche gegen ein sehr grosses, hohl aufgelegtes Deckglas geklebt, und unter Schutz vor Verdunstung, bei gerade hinreichendem Tageslichte, mikroskopisch betrachtet, wobei starke Vergrösserung nicht ausgeschlossen, zuweilen

1 FR. HOLMGREN, Upsala Läkareförenings Förhandlingar 1871.

2 W. KÜHNE, Zur Photochemie der Netzhaut a. a. O. I. S. 1. 5. Jan. 1877.

nöthig ist. In Uebereinstimmung mit BOLL's Beobachtungen ist auf Verwendung aus dem Dunkeln kommender Thiere zu halten, obwohl in mässigem Lichte befindliche Frösche, welche in geschlossenen, direktem Sonnenscheine unzugänglichen Räumen verweilen, auch brauchbar sind. Um maximale Färbung zu finden, sollen die Frösche 1—2 Stunden im Dunkeln verweilt haben. Beim Präpariren der Augen und Netzhäute ist Eile ganz ausgeschlossen, da dasselbe nur vor solchem Lichte geschieht, welches die Stäbchenfarbe erst nach Stunden afficirt. Jeder vor Tageslicht geschützte Raum genügt um darin jene gelbe, mittelst der Natronflamme erhaltene, fast monochromatische Beleuchtung herzustellen. Die Flamme des Bunsen'schen Brenners wird mit 2 an sehr feine Platindräthe angeschmolzene Sodaperlen, die 15—30 Minuten aushalten (nicht mit dem zu flüchtigen NaCl) versehen, um für die feinsten Präparationen auf 50 Ctm. Entfernung, bei gutem Gasdrucke mehr als genügend Licht zu gewinnen.

Die Retina der Frösche ist aus dem im Aequator halbirten Auge sehr leicht herauszuziehen, nachdem der Opticusansatz hinten an der Sclera abgeknipst worden, bei richtiger Ausführung mit unversehrter Papille. Augen von Säugethieren werden nach dem Ausstürzen des Glaskörpers in einen tiefen mit 0,6 pCt. NaCl-Lösung gefüllten Teller gebracht, auf dessen Boden ein Stück Bleiplatte liegt. Indem man die hintere Augenhälfte mit dem Opticus gegen das Blei legt und von vorn so mit einem Locheisen gegen die Papille im Augengrunde drückt, dass die Netzhaut ringsum sicher bis zur Uvea durchgeschnitten wird, trennt man sie von der einzigen Haftstelle; sie ist dann oft leicht mit Hakenpincetten vom Aequator her als flottirendes Häutchen abzulösen. Der Grund des Vogelauges wird am besten vom Rande her durch 2 hart neben dem Pecten verlaufende Scheerenschnitte, die sich an dessen centralem Ende treffen, vorbereitet. Menschliche Augen sind gleich nach dem Tode oder nach der Enucleation bis zur Ankunft am Untersuchungsorte in Eis zu conserviren, worauf sie nach mehr als 24 stündigem Aufenthalte noch sehr brauchbar sind. Ist die Netzhaut ohne Zerstörung von ihrem Epithelium nicht zu lockern, wie z. B. häufig beim Affen, trotz Dunkelaufenthalt und vollkommener Frische, so wird das schon halbirt und des Glaskörpers beraubte Auge 24 Stunden in Kalialaun von 4 pCt. geworfen, ein Verfahren das immer zum Ziele führt. Der vordere Abschnitt der Netzhaut ist durch einfaches Ziehen unter Salzwasser, meist im Zusammenhange mit der Zonula Zinnii und der Linse vollkommen isolirbar.

## 1) Vorkommen und Verbreitung des Sehpurpurs.

Wenige Ausnahmen abgerechnet kommt der Sehpurpur in allen stäbchenführenden Netzhäuten der Vertebraten, von Petromyzon bis zum Menschen vor. Ausnahmen wurden beobachtet bei einer Fledermaus (*Rhinolophus hipposideros*), und bei manchen Tagvögeln (Hühnern und Tauben). Petromyzon hat sehr schwach purpurfarbene Netzhaut, ebenso Triton, welchem nach M. SCHULTZE nur eigenthümliche, den Stäbchen- und Zapfenbau vereinigende Uebergangsformen von Sehzellen zukommen. FUCHS und WELPNER<sup>1</sup> SCHENK und ZUCKERKANDL<sup>2</sup> entdeckten die Purpurfärbung der menschlichen Retina, nachdem ich die Unzerstörbarkeit der Netzhautfarbe durch Absterben auch bei den Säugern constatirt und die Methode der Natronbelichtung eingeführt hatte. Die Ersteren fanden auch, dass 9- und 7 monatliche menschliche Foeten, deren Auge niemals Licht empfangen, purpurne Netzhäute besitzen. Ich fand dasselbe bei einem Rindsfoetus von 65 Ctm., während ich bei neugeborenen Kaninchen, die nach M. SCHULTZE nur Andeutungen der Cylinder an den Stäbchen besitzen, die Netzhaut noch ungefärbt sah. In einem lebenswarmen, völlig normalen, dunkel gehaltenen menschlichen Auge, das O. BECKER enucleirt hatte, fand ich die Netzhaut von schön violett purpurner Farbe, am Lichte schnell zu hellem Lila ausbleichend.

MICHEL und ROSENTHAL<sup>3</sup>, die ein ebensolches Auge untersuchten, geben an die Netzhaut farblos gefunden zu haben, doch sind sie wahrscheinlich Opfer ihres Irrthums, dass die Netzhautfarbe reinroth, nicht, purpurn sei, geworden, der sie verhinderte statt des beim Ablassen fälschlich erwarteten Gelb, das helle Lila zu erkennen.

Sehpurpur ist enthalten in der Netzhaut aller darauf untersuchten, auch der das Dunkle liebenden Thiere, beim Dachs, bei der Ratte und bei albinotischen Kaninchen, beim Aal und bei allen Eulen sogar in besonders grosser Menge, ferner bei den Raubvögeln, bei den Knochenfischen und bei den Knorpelfischen, wo die Farbe zuerst von BOLL gefunden wurde.<sup>4</sup> Dagegen ist bis heute bei den Wirbellosen, trotz zahlreicher Bemühungen, niemals ein Auge mit Sehpurpur gefunden; wie später bewiesen wird, rühren die Purpurfärbungen dort von ganz anderen, im Lichte sehr langsam vergänglichen Pigmenten her.

Stäbchencylinder ohne Purpur finden sich in der Nähe der Ora serrata des Menschen und des Affen (und wol am gleichen Orte noch

1 FUCHS und WELPNER, Wiener med. Wochenschr. 1877. S. 221.

2 SCHENK und ZUCKERKANDL, Allgem. Wiener med. Ztg. 13. März. 1877.

3 MICHEL, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1877. No. 24.

4 BOLL, Monatsber. d. Berliner Acad. l. c.

bei vielen anderen Thieren), so dass eine 3—4 mm. breite nach aussen etwas schmälere, farblose Zone die Netzhaut vorn begrenzt.<sup>1</sup> In menschlichen Augen scheinen auch die im Umkreise der Fovea centralis in der Macula lutea spärlich zwischen den Zapfen stehenden Stäbchen purpurfrei zu sein. In der Netzhaut des Kaninchens, des Ochsen, des Schafes, ausgewachsener Hunde und der Katze findet sich ein den Horizont einnehmender, mehr minder breiter, nach oben deutlicher als nach unten abgegrenzter, purpurreicherer Streif, der beim Kaninchen eine deutlich erhobene „Sehleiste“, bei andern Thieren mehr einen flachen „Sehgürtel“ darstellt; es ist noch nicht genügend untersucht, ob dieses Gebilde von purpurreicheren, oder nur von längeren Cylindern und Stäbchen herrührt.

Die Purpurfarbe neigt bei einzelnen Thieren mehr zum Violet als bei anderen, am stärksten bei den Eulen (besonders bei *Nyctætos lacteus*), bei den meisten Fischen (auch beim Aal), unter den Säugern beim Hammel und beim Menschen.

Das Vorkommen des Sehpurpurs ist überall auf die Stäbchen-cylinder beschränkt; Zapfenaussenglieder sind niemals gefärbt. Je reicher an Zapfen eine Netzhaut im Ganzen oder stellenweise ist, desto purpurärmer ist sie. Die stäbchenfreie Reptiliennetzhaut enthält keinen Sehpurpur, und es ist die Retina der Schlangen, welche auch kein gelbes Zapfenpigment enthält, ohne Epithel, vollkommen farblos. In den zapfenreichen Netzhäuten der Fische und Tagraubvögel tritt der Sehpurpur sehr zurück: die Purpurfarbe zeigt sich dort mussivisch oder streifig unterbrochen. Beim Menschen fand ich die nur Zapfen enthaltende fovea centralis eines lebenswarm untersuchten normalen Auges, sowie vieler in Eis conservirter Augen von im Dunkeln Verstorbenen völlig farblos und die Purpurfärbung vom Centrum aus in dem Maasse gegen den Aequator zunehmend, wie die Zahl der Zapfen gegen die der Stäbchen abnimmt.

## 2) Darstellung des Sehpurpurs.<sup>2</sup>

Die Vorschrift nur vor solchem Lichte zu arbeiten, welches die Netzhautfarbe am meisten schont, gilt im erhöhten Maasse für die länger dauernden experimentellen Untersuchungen der retinalen Farbstoffe. Da Froschnetzhäute das hauptsächlich in Betracht kommende Material sind, das im Leben, wie schon angedeutet wurde, ziemlich viel Licht verträgt, könnte die Anforderung übertrieben scheinen; aber es ist hier gleich vorzuschicken, dass ein Auge, welches ohne

1 W. KÜHNE a. a. O. I. S. 33 und 107.

2 W. KÜHNE, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1877. S. 194 und a. a. O. S. 42 u. f.

Schädigung bis zum Momente der Exstirpation mässigem Lichte ausgesetzt worden, unmittelbar darauf von demselben Lichte stark an seiner Netzhaut verändert wird, wenn diese abgehoben ist. Vollends gilt dies für mechanisch zerstörte Netzhäute. Das Licht der Natronflamme ist zwar nicht vollkommen unwirksam und kann völligen Lichtabschluss, von welchem immer noch Gebrauch zu machen bleibt, nicht ersetzen, ist aber, wo man etwas sehen muss, das einzig brauchbare, jedem gemischten und noch so abgeschwächten Lichte vorzuziehen und nicht durch das freilich noch weniger wirksame, rothe zu ersetzen, weil letzteres die Unterscheidung des Blutes, welches im monochromatisch gelben Lichte zum Vortheile der Präparationstechnik schwarz wie Tinte aussieht, nicht gestattet.

Das einzige zur Trennung des Sehpurpurs von allen geformten Bestandtheilen gefundene Mittel besteht in der Auflösung frischer Stäbchen durch Galle, oder in den S. 257 genannten, reinen gallensauren Alkalisalzen. Keins von den die Netzhautfarbe erhaltenden Mitteln (vergl. unten S. 283), das dazu ausserdem geeignet scheinen würde, kann die Galle ersetzen. So sehr es z. B. bei der Quellung der Stäbchen in sehr concentrirter Harnstofflösung oder nach wiederholtem Gefrieren und Aufthauen im Dunkeln, was die Netzhautfarbe gar nicht verändert, den Anschein haben kann, als ob die Farbe sich homogen, wie in Lösung verbreite, so bestimmt beweist die Farblosigkeit des Filtrates solcher Massen das Gegentheil.

Die zur Extraction der Netzhäute dienende Gallelösung wird zweckmässig aus farbloser, krystallisirter Ochsgalle erhalten, indem man aus einem Vorrathe dosirter, alkoholischer Lösung die zum jedesmaligen Gebrauche nöthige Menge abmisst und nach vollständiger Entfernung des Alkohols auf dem Wasserbade, aus dem festen Rückstande wässrige Lösungen der gewünschten Concentration, am besten von 2—5 pCt. bereitet. Die wässrige, bekanntlich sehr zersetzliche Lösung durch desinficirende Zusätze vor Fäulniss geschützt, vorrätzig zu halten, empfiehlt sich nicht.

Nur die Netzhäute des Frosches, der Kröte, des Salamanders, der Eulen, des Kaninchens und des Pferdes geben hämoglobinfreie Purpurlösungen, die der beiden letzteren, indem man die gefässhaltige Gegend der Opticusausbreitung fortlässt; bei den andern genannten scheint der Blutgehalt, in Ansehung der schwereren Löslichkeit kernhaltiger Blutkörperchen durch Galle, zu klein zu sein um schaden zu können, abgesehen davon, dass die allein Gefässe führende *M. hyaloïdea* der Amphibien sich oft ablöst.

Alle Netzhäute sollen frisch, bei Warmblütern nicht über eine Stunde alt sein, während zuvor isolirte Froschetinae je nach der Temperatur selbst 24 Stunden gelegen haben können. Im Absterben

tritt der schon S. 258 erörterte Punkt ein, wo die Stäbchen durch Galle nur scheinbar vergehen, sich in Wirklichkeit aber nicht vollkommen auflösen, oder nur quellen, worauf sie ganz ungefärbte Filtrate liefern. Hinsichtlich der vorzugsweise in Verwendung kommenden Froschaugen ist zu bemerken, dass ihnen die Netzhaut sogleich nach der Decapitation zu entnehmen ist, wenn dieselbe epithelfrei sein soll.

20–30 Froschnetzhäute werden mit etwa 1 Cub.-Ctm. Galle von 2 pCt. übergossen, eine Stunde unter öfterem Schwenken und Rütteln, wobei heftiges Schütteln durchaus zu vermeiden ist, darin erhalten, weiter einige Stunden zum Absetzen ruhig stehen gelassen und so auf ein möglichst kleines Filter gebracht, dass zunächst die überstehende Lösung abläuft, welche leicht filtrirt. Der schleimig-gallertige Bodensatz giebt den Rest des Flüssigen langsamer ab und wird deshalb nachträglich in das Filter gethan. Man kann sich leicht überzeugen, dass derselbe durch mehrmaliges Auswaschen mit Galle im Dunkeln vollkommen entfärbt wird und die Waschflüssigkeit zur Entscheidung über das Aussehen verdünnter Purpurlösungen benutzen. Um sehr concentrirte Sehpurpurlösungen zu gewinnen, ist es nicht rathsam das Volum der Galle zu vermindern, sondern besser sie concentrirter anzuwenden und das Filtrat rasch im Vacuum einzudicken.

Die Sehpurpurcholatlösungen sind vollkommen klar und je nach Concentration und Herkommen von verschiedener, in Nuance und Tiefe wechselnder Purpurfarbe. Gelegentliche Trübung oder leichte Grade anscheinender Opalescenz, die Verdacht auf Fluorescenz erwecken können, rühren von kleinen Mengen beigemischten Fuscins her, das nach längerer Ruhe vollkommen zu Boden geht. Ans Tageslicht gebracht zeigt die Lösung die schöne Farbe nur einige Augenblicke, indem sie schleunigst roth, darauf gelb, zuletzt farblos wird, wie Wasser.

Im Dunkeln, über Schwefelsäure, im Vacuum verdunstet hinterlässt sie einen Firniss etwa von dem Aussehen ammoniakalischer Carminlösung, in welchem mikroskopisch dunkelviolette, fast schwarze amorphe Partikel neben dunklen Pünktchen unbestimmbarer Farbe zu sehen sind. An feuchter Luft im Dunkeln liegend, zieht das Object so viel Wasser an, dass sich zunächst feuchte Flecken oder Augen darin bilden, von sehr tiefer, stark zum Violett gehender Färbung, während die genannten Partikel sich wieder lösen. Nach dem Bleichen am Lichte ist von den letzteren überhaupt nichts wieder zu finden, was etwaigen Verdacht gegen Fuscinkörnchen widerlegt. Die Purpurcholatlösungen faulen ausserordentlich leicht und bedecken sich



später mit dichten Schimmelrasen, verlieren aber, ebenso wie faulende Netzhäute bei sorgfältigem Lichtschutze nach Monaten nicht an Färbung. Die Fäulniss lässt sich für einige Tage auch bei Sommertemperaturen durch das von KLEBS als fäulnisswidrig verwendete Natriumbenzoat verhüten, tritt aber schliesslich immer auf, selbst bei Zusätzen von 2—3 pCt. des Mittels.

In kleinen Dialysoren von vegetabilischem Pergament verliert die Purpurlösung bald alle Galle, welche zum Wasser ohne Spur von Färbung übergeht, während auf der Membran ein tief purpurnes, myelinartiges Magma zurückbleibt, das ebenso empfindlich ist gegen Licht, wie die Netzhaut selbst.<sup>1</sup>

Als unlöslicher Rückstand und frei von myelogenen, collagenen, albuminösen und nucleinartigen Stoffen kann Sehpurpur, freilich untrennbar an Neurokeratin haftend, dargestellt werden. Zu dem Ende sind abgestorbene Netzhäute, welche Galle nicht mehr färben, verwendbar, indem man die damit vorgängig extrahirte Masse erst mit Wasser, dann mit Essigsäure von 0,5 pCt., und darauf schnell wieder mit Wasser auswäscht, in sehr schwach mit Salicylsäure angesäuerte Trypsinlösung bringt und bei etwa 35 ° C. 24 Stunden verdaut. Der ungelöste Rückstand erst mit NH<sub>3</sub> zur Entfernung von Mucin und Nuclein extrahirt, darauf getrocknet, endlich mit Benzol behandelt, welches Fettresiduen und myelogene Materien fortnimmt, stellt eine kaum mehr veränderliche, in Wasser nicht quellende Masse, von guter Purpurfarbe dar, die im Lichte rasch gelb, darauf allmählich grau wird.

Die wichtige Frage nach der Uebereinstimmung des dargestellten Sehpurpurs mit dem präexistenten macht es nöthig, das ganze optische und chemische Verhalten durch Parallelversuche jeder Art an der Purpurcholatlösung und an der Netzhaut festzustellen. In dem Folgenden wird darum das Verfahren und dessen Resultate für beide Objecte mitgetheilt, nach welchen sich am besten über physiologisch beachtenswerthe Unterschiede und deren Ursache urtheilen lässt. Was in chemischer Hinsicht über den Sehpurpur mitzutheilen ist, kann erst nach Erledigung des optischen Verhaltens erörtert werden.

### 3) Optische Eigenschaften des Sehpurpurs.<sup>2</sup>

Aussehen. Bei einem am Lichte bleichenden Farbstoffe sind wir im Allgemeinen gewöhnt die Farbe wesentlich durch Abnahme der Sättigung sich ändern zu sehen, und aus den blässeren, vor vollendeter Bleiche auftretenden Nuancen auf die ursprüngliche zu schlies-

1 A. EWALD und W. KÜHNE a. a. O. S. 454.

2 Vgl. Dieselben a. a. O. I. S. 140 u. f.

sen. Wird ein Körper anders gebleicht, indem er inzwischen die Farbe wechselt, so sagen wir die Farbe verschiess, wie dies an manchen namentlich mit Mischungen zweier Pigmente verschiedener Echtheit gefärbten Gegenständen zu sehen ist. Die Literatur der Netzhautfarbe ist überreich an Irrthümern, welche dem Vergessen einer so einfachen Sache entsprungen sind, denn nachweislich beruht die verbreitete Annahme einer rothen, betont reinrothen Eigenfarbe der Retina auf der Betrachtung angebleichter, im rothen bis gelben Stadium gefundener Objecte, aus denen fälschlich auf die ursprüngliche und Lebensfarbe zurückgeschlossen wurde. Beim Sehpurpur liegt die Ursache des Verschiessens höchst wahrscheinlich nicht darin, dass er eine Mischung aus echterem rothen und empfindlicherem blauen oder violetten Pigmente darstellt, sondern in der Entstehung eines gelben Zwischenproductes, welches endlich erst in Weiss übergeht. Welches jedoch die Ursache der Umschlagfarben sein möge, so liegt es auf der Hand, dass bei einem durch Licht zersetzlichen Körper das Aussehen im ersten Augenblicke der natürlich möglichst schwach zu nehmenden Belichtung maassgebend ist und dass nicht Lichtbleiche, sondern Verdünnung im Dunkeln das Mittel ist, um zu erfahren, wie die Farbe bei geringer Sättigung aussieht. Um des eigenen Auges bei dieser überaus wichtigen Angelegenheit sicher zu sein, muss dasselbe natürlich von Nachwirkungen vorher gesehener Farben frei sein, also vor Allem den Einfluss der Natronbeleuchtung erst überwunden haben, ehe man an die Betrachtung der davor hergestellten Pigmente im gemeinen Lichte geht.

Sehpurpurlösung wird durch Verdünnen nicht gelb, sondern rosa, stärker verdünnt lila, geht also zu Farben über, welche auf diese Weise niemals aus reinem Roth hervorgehen. Um dem Einwande zu begegnen, dass das Pigment kein Wasser vertrage, braucht die lila Lösung nur wieder im Vacuum concentrirt zu werden um die alte Farbe zurückzugewinnen, die dann im Lichte grade so gelb wird, wie die jeder andern Purpurlösung, welche nicht verdünnt worden. Unschwer lässt sich dies Alles auch am Sehpurpur in situ erkennen, indem man die frische Netzhaut zwischen zwei Glasplatten im Dunkeln zerquetscht und darauf schnell am Lichte besieht: die letzte erkennbare Farbe ist da ebenfalls lila, ihre Vorstufe rosa und es bedarf dazu kaum der Erwähnung, dass im Dunkeln zerquetschte und durch Schaben wieder zusammengehäufelte Retinae nicht anders gefärbt erscheinen, wie unversehrte.

Als eine Eigenthümlichkeit des Purpurs in Lösung sowohl, wie am natürlichen Standorte ist es zu bezeichnen, dass das Violett der Mischung

bei der geringsten und bei der höchsten Concentration oder Schichtendicke am meisten von unserem Auge wahrgenommen wird, während das Roth darin bei mässiger Verdünnung am besten hervortritt; die Stufen sind daher: Purpurviolet, Purpurroth, Carminroth, Rosa, Lila. Purpurreichere oder mit sehr langen Stäbchen (Aal, Eule, Ratte) versehene Retinae neigen am meisten zum Violet, aber es giebt ausserdem noch in der chemischen Natur des präexisten ten Farbstoffes begründete Differenzen der Nuancen, welche an die Species gebunden sind, wie aus der ebenfalls besonders zum Violet neigenden Nuance der mit kurzen Cylindern besetzten Netzhaut des Hammels und des Menschen hervorgeht.

#### Farbenanalyse.<sup>1</sup>

Absorption. Spectroskopische Untersuchung der Netzhaut mittelst der gebräuchlichen Einschaltung des Absorbenten zwischen Spalt und Lichtquelle ist wegen der im Sehfelde des Spectralapparates auftretenden, senkrecht zu den FRAUNHOFER'schen Linien verlaufenden, unregelmässigen Schatten und Streifen ganz unausführbar. Nur der gelöste Sehpurpur lässt sich in dieser Weise verwenden, indem man ihn in das Fig. 2, in natürlicher Grösse dargestellte, aus Glasplatten zusammengekittete Hohlprisma füllt. Dasselbe ist ein Doppelprisma, dessen eine Hälfte den Farbstoff aufnimmt, während die andere zur Vermeidung von Reflexion und Brechung mit farbloser, gleich brechender Flüssigkeit, in diesem Falle mit Galle von gleicher Concentration oder mit ausgebleichter Purpurlösung gefüllt wird. Indem man die Hohlkeile vor dem Spalt des Spectralapparates verschiebt, können successiv Purpurschichten von 1—14 mm Durchmesser vor die Lichtquelle eingeschaltet werden, deren unverändertes Spectrum zur Controle mittelst des ungeschwärzten Theiles der Grundplatte an der Vorrichtung zur Anschauung kommt. Man beobachtet auf diese Weise, mit steigendem Durchmesser der Schicht, Beschattung des Gelbgrün vor *E*, des Grün, Blau, Blauviolet, Gelb und Violet, während *C* des Roth nicht, Orange nur sehr unbedeutend gedämpft scheint. Von *E* bis *G* ist die Absorption immer leicht zu constatiren, während die Beschattung bei *D* und der Durchgang von Violett am andern Ende nur ganz vorübergehend zu bemerken sind. Die Ursache hiervon liegt in der ausserordentlich raschen Farbenänderung der Lösung, die deshalb unvermeidlich ist, weil das violette Spectralende nur bei intensivem Tages- oder

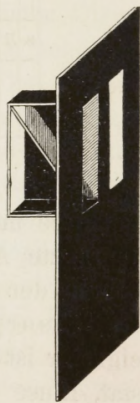


Fig. 2.

<sup>1</sup> Vgl. W. KÜHNE, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1877. S. 194 und a. a. O. I. S. 56; sowie A. EWALD und W. KÜHNE, *ibid.* S. 139—166.

Sonnenlichte zu untersuchen ist, welches fast momentan auf den Purpur im Troge wirkt, selbst wenn das Gefäss ausschliesslich an der Stirnfläche von einem schmalen Strahlenbände aus dem Spalte eines Heliostaten beleuchtet wird. Dafür gewährt das Verfahren den Vortheil die Umwandlung der Farbe während der Wirkung des gemeinen Lichtes unmittelbar spectroscopisch verfolgen zu können. Man sieht dann das Violett sich rasch bedecken, während Orange, Gelb, Gelbgrün, endlich fast das ganze Grün sich aufhellen, so dass das Spectrum wesentlich von *F* an bedeckt bleibt. Endlich wird auch die brechbarere Hälfte frei, indem kurz vor der vollständigen Klärung nur noch ein diffuser Schatten, nahe vor *G* auftaucht; ist dieser auch verschwunden, so ist die Lösung farblos. Fig. 3. *A* und *B* stellen die beiden Anfangsspectra, das des Sehpurpurs und des Sehgelb mit dem Sonnenspectrum dar.

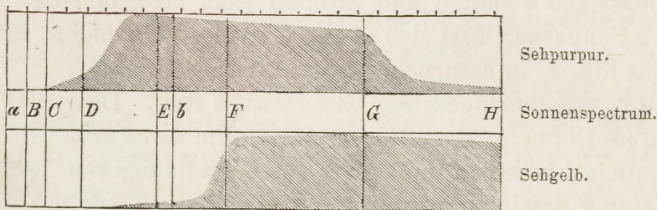


Fig. 3.

Wie man aus den Curven sieht, handelt es sich nur um diffus begrenzte Absorptionen; Absorptionsbänder oder -Streifen entbehren der Purpur und seine farbigen Zersetzungsprodukte durchaus.

Absorption im objectiven Spectrum. Unvergleichlich geeigneter ist das in bekannter Weise, im Dunkelzimmer, mittelst Heliostat, Linse und Prisma objectiv entworfene Spectrum zur genaueren Bestimmung der retinalen Absorption, denn es gewährt dasselbe bei gleicher Deutlichkeit der in den Farben zu beachtenden Verdunklungen den ausserordentlichen Vortheil, wenn es lang genug ist, nirgends Licht von solcher Intensität zu enthalten, dass der Sehpurpur davon zu schnell verändert würde. Ausserdem ist es das einzige Mittel die Netzhaut selbst zu prüfen. Indem man das Spectrum auf einer horizontalen Ebene entwirft und eine dünne Glasplatte hineinschiebt, auf welcher in parallelen Reihen getrennte Tropfen der Purpurlösung von gleicher Grösse mit ebensovielen einzelnen Froschnetzhäuten nebeneinander stehen, überzeugt man sich unmittelbar von der vollkommenen Uebereinstimmung der Absorption in beiden, sowohl beim Anblicke gegen direkt darunter gelegtes weisses Papier, wie durch Be-

achtung der Schatten, welche auf den Farbstreif des letzteren fallen, wenn man dasselbe etwas entfernter unter die Glasplatte hält, oder bei Betrachtung dieser selbst von der unteren Fläche mit Hilfe eines Spiegels. Die Tropfen sehen im auffallenden, monochromatischen Lichte, soweit Absorption stattfindet, wie neutral graue bis schwarze Tinte, die Netzhäute vom Gelbgrün bis zum Anfange des reinen Violet, wie polirte, schwarze Nägelköpfe, im Violet, Gelb und Orange eigenthümlich graufarbig aus, während im Roth die ersteren von Wassertropfen, die letzteren von vollkommen entfärbten Netzhäuten nicht zu unterscheiden sind. Wird das ganze Object durch kurzes Halten ins weisse Tageslicht bis zum Gelb gebleicht, so ist das Ansehen im Spectrum im Sinne der Curve des Sehgelb (Fig. 2 B) verändert. Da die Netzhäute, wie die Tropfen, hinreichende Oberflächenreflexionen haben, sind die sie beleuchtenden Farben unter geeignetem Winkel natürlich auch an den Absorptionsstellen, etwa wie über schwärzliche Gründe gegossen, sichtbar, was die Entscheidung wenigstens im Orange, Gelb und Violet erschweren kann. Einige Neigungen des Kopfes oder Betrachtung mit einem zum Auslöschten des polarisirten Oberflächenlichtes vor dem Auge gedrehten NICOL'schen Prisma, schützen hier leicht vor Täuschung. Netzhäute vom Menschen, dem Kaninchen, Hunde, Rinde, der Eule, entweder in längere Streifen zerschnitten ausgebreitet, oder nach Bedürfniss von einem Ende bis zum andern durch das Spectrum geschoben, zeigen dasselbe Verhalten wie die des Frosches, wenn man den Differenzen der Schichtdicke und der Sättigung ihrer Farbe Rechnung trägt. An der Eulennetzhaut überrascht namentlich das tiefgraue Aussehen im Gelb, das man auch vor der Natronflamme in weit stärkerem Grade, als an der Froschretina, wo es übrigens schon sehr merklich ist, wahrnimmt.

Es bedarf der Bemerkung kaum, dass man durch Vereinigung der vom Sehpurpur nicht oder wenig absorbirten Strahlen des monochromatischen Lichtes mittelst einer zweiten Sammellinse ein Bild von genau der Farbe erhält, mit welcher uns die Netzhaut am weissen Tageslichte erscheint. Dieselbe ist im Wesentlichen eine Mischung von viel Roth und Violet mit sehr wenig Orange, Gelb und grünlichem Gelb, und so wenig von dem letzteren, dass eben bei grosser Verdünnung oder Zumischung von weissem Lichte in unserm Auge kaum mehr Purpur, sondern Weissviolet, also Lila daran zu sehen ist. Das Complementär dieser Farbe ist nahezu schon das des Violet, also noch sehr gelbliches Grün und nicht das des Purpurs, also kein reines Grün. Hiermit stimmt der Ort der Maximalabsorption im Spectrum, der stets vor  $E$  aber doch auch nicht ganz soweit ge-

gen *D* liegt, wie die gelbere Farbe, die mit reinem Violet gemischt Weiss liefert, überein.

Ein Nachtheil der Untersuchung im objectiven Spectrum liegt nur in der grossen Intensitätsabnahme seines Lichtes vom Grün zum Violet, welche die Absorption im Blau leicht zu gross erscheinen lässt und den Vergleich mit derjenigen in stärker leuchtenden Farben zwar nicht mehr beeinflusst, als bei der gewöhnlichen Methode, aber sich nicht so einfach wie dort durch blosse Dickenänderung der absorbirenden Schicht controliren lässt.

Physiologische Bestimmung der Netzhautfarbe. Mit den Resultaten der monochromatischen Untersuchung stimmt die Wirkung der Netzhautfarbe auf unser Auge überein. Man fixire eine frische Froschretina im gerade ausreichenden Tageslichte, indem man sie plötzlich aufdeckt, und nach etwa 20 Secunden wieder mit weissem Papier zudeckt und man wird ein reingrünes inducirtes Nachbild ohne jede Empfindung von Blaugrün erhalten. Demnach muss das Bild einer frischen Netzhaut mit reinem Grün in unserm Auge gedeckt, weiss oder neutral grau werden, was in der That zu sehen ist, wenn man es mit dem eines von rein grünem arsenigsauerm Kupfer gefärbten Papiers mittelst irgend einer der HELMHOLTZ'schen physiologischen Mischungsmethoden zusammenfallen lässt. Eine Froschretina im Dunkelzimmer durch ein schwaches Bündel gemischter Lichtstrahlen gerade genügend beleuchtet, nachdem ein objectives Spectrum in ihre nächste Nachbarschaft projicirt worden, wird hellgrau bis weiss gesehen, wenn man von den Spectralfarben Alles bis auf das reine zwischen *E* und *b* befindliche Grün abblendet und den erhaltenen Rest durch einen achromatisirten, doppelbrechenden Kalkspathkry stall blickend, mit der Netzhaut zur Deckung bringt. Wird der Sehpurpur dagegen mit Blaugrün, das reinem Roth complementär ist, physiologisch optisch gemischt, so erhält man statt neutralem Grau oder Weiss entschieden bläuliche Nuancen.

Bringt man endlich die Froschretina mit dem Weiss einer vom Tageslichte erleuchteten reinen Papierfläche zur Deckung, so blasst das Bild, das wir empfinden, zu Rosa ab.

Wie leicht die Resultate dieser Versuche sich ändern, wenn die Retina ein wenig angebleicht worden, wird später beim Sehgelb erörtert.

Aussehen im Partialweiss und in einigen Mischfarben. Bei der ausserordentlichen Veränderlichkeit der Netzhautfarbe, welche das Auge des Beobachtenden fortwährend zur Entscheidung über sehr feine Nuancen anruft, sind diesem alle Mittel willkommen die Absorption verschiedenwelligen Lichtes in der Membran unter möglichst variirten Bedingungen zu prüfen und einigermaassen objectiv werden zu lassen. Sehr geeignet die Unterschiede normalen Sehpurpurs von solchem, dessen Zersetzung soeben begonnen, oder die Differenzen von Purpur und Roth schlagend hervortreten zu lassen, sind Betrachtungen der Netzhaut in Mischungen aus 2 Farben,

welche zu dem Ende aus dem Spectrum durch Abblenden mittelst des HELMHOLTZ'schen Doppelspaltes isolirt und nach den ebenfalls von HELMHOLTZ angegebenen Methoden zu einem Bilde vereinigt werden. Stellen wir so aus zwei Complementären Weiss her, so erscheint die Netzhaut in diesen Partialweissen: 1. aus Roth und Blaugrün, rein dunkelroth, wie Carmin und Zinnober davon beleuchtet auch aussehen, — 2. aus Gelbgrün und Violet, grauiviolet, während Zinnober darin farblos dunkelgrau wird; (hier ist die Froschnetzhaut, wegen der grünen Stäbchen, welche grünliche Nuance der ganzen Fläche aufkommen lassen, unbrauchbar; man nimmt Salamander- oder Kaninchenretinae) — 3. aus Orange und Cyanblau, grauorange, wie mit einem Schleier überzogen, durch welchen um so mehr Orange schimmert, je röther dasselbe aus dem Spectrum genommen, — 4. aus Gelb und Indigoblau, graugelb, ebenfalls wie verschleiert, und zwar um so stärker getrübt, je mehr Gelb in die Lichtmischung einging. Erstaunlich sind die Unterschiede des Aussehens von Netzhäuten und rein rothen Pigmenten in aus spectralem Roth und Violet oder aus Roth und Blau gemischtem Purpur. Während Zinnober in ersterem ganz stumpf grauroth aussieht, scheinen Carmin und die Retina darin wie wässrig glitzernd, kaum von der übrigen beleuchteten Fläche zu unterscheiden und wenn man diese im Umkreise zudeckt, wie flammend, purpurleuchtend; in dem Pseudopurpur aus Roth und Blau bildet die Netzhaut, ebenso wie der Zinnober einen scharf markirten, brandrothen Fleck, der um so heller ist, je weniger blaues Licht zur Mischung verwendet worden.

*Farbe der Netzhaut in situ.*

Bei der hohen Durchsichtigkeit der Netzhaut und ihrer Stäbchenschicht muss auch die intensivste Farbe der letzteren eine Lackfarbe sein. Vollkommene Lackfarben sind vor gehörig schwarzem Grunde nicht erkennbar; wenn man also im Auge etwas von der Netzhautfarbe erkennen sollte, so ist der Hintergrund entweder nicht dunkel genug, oder der farbige Schleier ist nicht als ein vollkommen lackfarbener anzusehen. Das erstere trifft für die Augen der meisten Menschen und Thiere zu, das zweite unter gewissen Umständen. Im Froschauge ist der Grund so undurchsichtig, dass ausser dem Orte der Papille nirgends Licht durchdringt, nicht einmal so viel, um Erhellung vom Dunkelzimmer aus wahrnehmen zu lassen, wenn der Augengrund den Verschluss am Heliostaten bildet, während mit einer Linse vereinigt, directes Sonnenlicht auf die Sclera fällt; eine vollkommene Lackfarbe in diesen Grund gegossen ist darin weder von

Wasser, noch von Tinte zu unterscheiden. Wie BOLL richtig angab, erkennt man an der Froschretina in situ aber eine schwache Farbe, anscheinend genügend um allenfalls Unterschiede zwischen vollkommen gebleichten und maximal gefärbten Netzhäuten erkennen zu können. Dies muss von Licht herrühren, welches aus den hinteren Schichten der Netzhaut reflectirt wird, und da man den Schleier der Retina um so deutlicher erkennt, je schräger man darauf sieht, so scheint es sich um Licht zu handeln, das von den convexen Ausenflächen der Stäbchen zerstreut und durch eine Reihe benachbarter Stäbchen schräg durchgegangen ist. Indess überzeugt man sich, dass die Retina schräg angesehen wohl heller und deutlicher wird, aber nicht ihre Farbe; was hier besser gesehen wird ist also wahrscheinlich gar kein Licht, das die Mäntel der Cylinder erreichte, sondern aus den vorderen Retinaschichten reflectirtes. Die Spur wirklicher Färbung von entschieden violetter Nuance, um die es sich handelt, wird vielmehr bei senkrechter Blickrichtung zum Augengrunde wahrgenommen und man kann kaum zweifeln, dass sie von solchem Lichte herrührt, welches an den Oelkugeln und von dem sonstigen glänzenden Inhalte der fuscinfreien Zellkuppen des retinalen Epithels reflectirt wird. Die davor liegenden Stäbchen sind beim Frosche lang genug, um an dem zweimal durch sie gegangenen Lichte, in Folge des Purpurchaltes bis zur Erkennbarkeit der Restfarbe genügende Absorption zu vollziehen. Dass man in den netzhautfreien Augengrund hineingegossenes, lackfarbenes Blut nicht erkennt, erklärt sich zur Genüge aus der Bedeckung des epithelialen Reflectors mit seinen weichen, zurücksinkenden, fuscinhaltigen Zellfortsätzen.

Im Säugerauge fehlen dem Epithel, mit wenigen Ausnahmen, die Fetttropfen und die ebenfalls glänzenden Myeloïdkörner. Hier kommt aber sowohl das Tapetum wie die Reflexion an der Schera, welche vom Pigmente der Chorioïdea ungenügend gedeckt wird, in Betracht. Man sieht daher die Netzhautfarbe wenigstens immer so viel angedeutet, dass ein Stück des davon befreiten Grundes nicht nur am Verluste des Glanzes, sondern auch an einer Modification seiner Farbe kenntlich wird, immer der Art, dass das mit dem Purpur beschleierte Braun chocoladefarbener, das andere zimmtähnlicher oder gelblicher, wie um ein Nuance Violet herabgestimmt, erscheint. Der Unterschied ist jedoch so gering, dass eine local ausgebleichte Stelle der Netzhaut, mit ganz scharfen Grenzen, nie in ihrer Gestalt zu definiren, sondern nur als Fleck dem Orte nach zu bestimmen ist, sogar im Augengrunde albinotischer Kaninchen.

Wo ein fuscinfreies Tapetum vorkommt, ist die Netzhautfarbe als



schön rosenfarbener Hauch zu erkennen, falls der glänzende Hintergrund, wie beim Hund und bei der Katze, vorwiegend weiss oder gelblich aussieht, in andern Fällen, wie bei den meisten Pflanzenfressern, zeigt sich dagegen so gut wie nichts vom Sehpurpur, weil der Grund bläulich oder grünlich irisirend durchschimmert. Hätten solche Augen Stäbchen von der Länge der Froscheylinder, so wäre vielleicht mehr Farbe daran zu sehen oder wenigstens locale Ausbleichung schärfer daran zu erkennen, als es selbst beim Hunde und der Katze möglich ist.

Noch ungünstiger sind die Verhältnisse am uneröffneten, lebenden, blutversorgten Auge, denn da bleibt, abgesehen vom Tapetum und von den Lücken in der Chorioëcapillaris, nur zweimal durch rothes Blut gegangenes Licht als Beleuchtung übrig: zur Erkennung der vorgelegten zarten Purpurschicht gewiss das denkbar schlechteste Mittel. Die Bemühungen der Ophthalmologen den Sehpurpur mit dem Augenspiegel zu sehen<sup>1</sup>, sind daher nach der überzeugend begründeten Darstellung von O. BECKER<sup>2</sup> als gescheitert zu betrachten und die Differenzen der Leuchtfarbe vor und nach dem Tode, welche BOLL der Vergessenheit wieder entriss, indem er sie zum Beweise sowohl des Vorkommens, wie des rapiden cadaverösen Schwindens des Sehpurpurs beim Säugethiere und dem Menschen zu verwenden suchte, als auf die einfach klare Ursache zurückgeführt, welche nur in der Gegenwart oder Abwesenheit des Blutes liegt.

Zum Beweise, dass keiner der zahlreichen Augenärzte, welche die Netzhautfarbe ophthalmoskopisch gesehen zu haben meinten, dieselbe vom Blute unterschieden, wies O. BECKER darauf hin, dass ihnen ohne Ausnahme der Anblick des besten Beweisobjectes, das die Natur dem Kaninchenauge an möglichst günstiger Stelle, besonders entwickelt in der Sehleiste verliehen, erkannt habe.

COCCIUS<sup>3</sup>, der sich gleichfalls von der mangelhaften Sichtbarkeit der Farbe der Netzhaut in situ am eröffneten Säugerauge überzeugte, zeigte wie gut dieselbe an Falten oder an schräg gedrückten Stellen des retinalen Ueberzuges zum Vorschein komme, und erklärte dies aus der absorbirenden Wirkung mehrerer abnorm und schräg übereinander gelagerter Stäbchen zu einer die Cylinderlänge an Dicke übertreffenden Schicht. Die Erklärung ist gewiss richtig aber in sofern unvollständig, als noch der ebenfalls neue Umstand hinzukommt,

1 Vgl. u. A. DIETL und PLENCK, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1877. S. 273.

2 O. BECKER, Ophthalmoskopische Sichtbarkeit des Sehpurpurs. Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde XV. Beilage. S. 145. 1877.

3 COCCIUS, Acad. Progr. Leipzig 1877.

dass das einfallende und wieder reflectirte Licht die Stäbchen auch am Mantel treffen kann, was in der geordnet normalen Lage, wenigstens beim Frosche unmöglich ist.

An abgestorbenen, weisslich trüben Netzhäuten ist natürlich das Erkennen der Farbe von vorn, obwohl man die Membran als solche nun besser vor dem Grunde unterscheidet, erschwert, nach dem Abziehen, von der Aussenfläche her erleichtert.

Unter dem Mikroskope ist die Farbe überall in voller Pracht an den Stäbchen zu sehen, wo die Cylinder aufrecht stehen und deren volle Länge als Schichtendurchmesser der Farbe zur Geltung kommt, weniger gut an schrägliegenden, die innerhalb der Mosaik ihrer auf der Basis stehenden Nachbarn sogar complementär grün erscheinen. Einzelne liegende Stäbchen im kürzesten Durchmesser von der Cylinderfläche gesehen, zeigen nur bei grosser Dicke (Frosch, Salamander, Triton) blasse rosa oder lila Färbung. Ausschliesslich bei den Tritonen ist diese Lage die günstigere, vermuthlich weil deren merkwürdigen Uebergangsbildungen von Stäbchen und Zapfen den Purpur in einer Rindenschicht der Aussenglieder führen.

#### 4) Photochemische Zersetzung des Sehpurpurs.

Ans Tageslicht gebracht schlägt die Netzhautfarbe entweder allmählich in rötheren Purpur, reines Roth, Orange, Gelb und Chamois um, ehe sie vollkommen farblos wird, oder sie geht mit einem Schlage durch blasses Lila zur Farblosigkeit über. Je frischer die Netzhaut und je lichtempfindlicher in Folge davon, aus noch zu erörternden Gründen, der Purpur ist, desto mehr ist die letztere Erscheinung ausgeprägt, nirgends wahrscheinlich mehr, als an der lebenswarm dem menschlichen Auge entnommenen Retina. Froschnetzhäute, obwohl in directem Sonnenlichte anscheinend momentan bleichend, lassen fast immer zuvor ein gelbes oder chamoisfarbenes Stadium deutlich aufkommen. Schneller als die Netzhaut wird die Purpurlösung gebleicht und in dieser ist Chamoisfarbe oft kaum kenntlich, während die gelbe nur an directem Sonnenlichte zu übersehen ist. Diese Wirkung des Lichtes ist eine ganz directe und wenn irgend eine Stelle der Netzhaut mit einer undurchsichtigen Decke belegt wird, so findet sich deren Bild als farbiger Rest, scharf gezeichnet in der Stäbchenschicht, nachdem die Umgebung entfärbt worden. Augenscheinlich ist die Wirkung abhängig von der Intensität des Lichtes, langsam verlaufend bei schwacher Beleuchtung; bei zur Erkennung der Zwischenfarben gerade ausreichendem Lichte nimmt sie 15—30 Minuten in Anspruch; vor Gas- und Kerzenlicht kann es selbst eine Stunde dauern, bis die

Netzhaut farblos wird, während die Bleichung durch Magnesium- und electrisches Licht sehr rasch verläuft. Tageslicht ist Nachmittags bei anscheinend gleicher oder etwas grösserer Intensität erheblich weniger wirksam als Morgens oder Mittags. Nachwirkungen als Folge begonnener Bleichung sind niemals zu beobachten, ebenso wenig ein anderer Effect, als der der Verdünnung, wenn eine ausgebliehene Purpurlösung zu unbelichteter gefügt wird. Messende Bestimmungen der gesetzlichen Beziehungen zwischen Lichtintensität und Bleichungszeit fehlen noch.

Unter den Bleichungsfarben findet sich das in der Natur zwar recht häufige, aber wenig auf sein Verhältniss zu monochromatischen Farben beachtete Chamois.<sup>1</sup> Dasselbe tritt in der belichteten Retina in vielen Nuancen und mit verschiedener Sättigung auf; bald ist es mehr rosen- oder fleischfarben, bald mehr zimmtähnlich. Ohne Zweifel erhalten wir diese eigenthümlichen Empfindungen von gemischten Eindrücken, in denen sich Violet neben dazu nicht complementärem Gelb geltend macht, am neutralsten, obschon wenig gesättigt, durch Mischung von spectralem Gelb und dem Violet des Spectrums, mehr zum Roth neigend aus Orange und Violet, oder aus Roth, Gelb und Violet. Da Farpur Violet enthält neben Roth, so erzeugt die Zumischung von Gelb auch zum Purpur chamois Nuancen, die um so deutlicher werden und um so besser vom Orange zu unterscheiden sind, je geringer die Sättigung ist. Dies ist der Grund des Auftretens der Chamoisfarbe bei der Bleichung des Sehpurpurs, wo es zugleich die sicherste Bürgschaft für die Anwesenheit kleiner Reste noch vorhandenen, unzersetzten Purpurs in einem Ueberschusse von Sehgelb liefert. Welchen Einfluss die Mitwirkung viel weissen Lichtes auf die Deutlichkeit des Chamois hat, lehrt das Verdünnen einer am Lichte orange gewordenen Sehpurpurlösung, welche dann gleich dazu umschlägt. Das Chamois entsteht aber auch aus Purpur ohne Zusatz von Gelb, wenn die aus spectralem Roth und Violet zusammengesetzte Farbe mit so intensivem weissen Tageslichte beschienen wird, dass uns das darin enthaltene Roth einzeln in Gelb umzuschlagen scheinen würde. Für die Netzhaut trifft dies jedoch nicht zu, da die Sehpurpurlösung mit Wasser verdünnt niemals chamois wird, was nur ein weiteres Zeichen für die starke Wirkung ihres Violet auf unser Auge ist. Höchstens könnten die Rosanuancen, die dem Verdünnungslila vorangehen, in den Verdacht kommen, leichte chamois Schattirung darzustellen. Ganz frische Netzhäute so betrachtet, dass ihr Bild sich in unserem Auge mit einem intensiv weissen deckt, sehen nicht chamois aus; es genügt aber die geringste Anbleichung um das Rosa dahin schlagen zu sehen, zu einer Zeit, wo die gewöhnliche Betrachtung noch keine merkliche Aenderung des Purpurs erkennen lässt.

Im ersten Stadium photochemischer Zersetzung nimmt die Retina nun wirklich die rein rothe Farbe an, die zu so vielen Täuschungen über ihre ursprüngliche Farbe geführt und das Verständ-

1 W. KÜHNE a. a. O. S. 459 f.

niss ihrer Veränderung durch Licht bei Manchen ganz verhindert hat. Einigermaassen objectiv überzeugt man sich davon an der schon erwähnten Steigerung der Absorption im violetten Ende des Spectrums, besser und überaus schlagend durch Betrachtung im Purpurlichte aus Spectralfarben und zwar der Art, dass von zwei Netzhäuten, die Niemand ohne solche Hilfsmittel sicher zu unterscheiden vermöchte, sofort zu sagen ist, welche derselben einen Augenblick an gewöhnlichem Lichte gewesen, wenn die andere davor geschützt geblieben: die letztere sieht dann, wie bereits beschrieben, purpurflammend, die erstere stumpf ziegelroth aus, kurz der Unterschied ist, wie der von Carmin und Zinnober in dieser Beleuchtung. Complementär zu solchen Netzhäuten ist nicht Grün, sondern Blaugrün, so dass eine zur Hälfte angebleichte Retina ein doppeltes inducirtes Nachbild liefert und mit reinem Grün in unserm Auge gemischt zur einen Hälfte gelbgrau, zur andern neutralgrau aussieht.

Manche Netzhäute werden am Lichte auffallend spät farblos, indem der Purpur zwar wie gewöhnlich schnell umschlägt, das rothe und orange Stadium aber sehr verlängert wird und das letzte Gelb oft stundenlang zerstreutem, gutem Tageslichte standhält. Tritt die Erscheinung an frischen Netzhäuten auf, so deutet sie auf eine, namentlich bei Fröschen vorkommende, Abnormität, die sich meist schon in der ungewöhnlich wenig purpurnen Farbe der Dunkelretina zu erkennen giebt. Beim Aal und bei der Eule wurde Aehnliches gesehen. Für Leichenaugen findet dies Verhalten später Erklärung.

a) *Wirkung des monochromatischen Lichtes.*

Kann die Retina sich auch an gedämpftem Lichte, besonders bei gewissen Farben desselben, stunden- und tagelang ungebleicht halten, so giebt es doch kein monochromatisches, sichtbares Licht, das ohne Wirkung auf Sehpurpur wäre. Nur wo unser Auge gar nichts sieht, also im Bereiche der dunklen thermischen Strahlen, erhält sich die Netzhautfarbe unbegrenzt. Ob die Strahlen kürzester Wellenlänge, welche nicht mehr durch Fluorescenz, sondern nur durch chemische Wirkungen kenntlich werden, Sehpurpur vielleicht sehr langsam afficiren, ist noch nicht festgestellt.

Durch rothe Gläser gegangenes, directes Sonnenlicht, das spectroscopisch untersucht nur Roth bis zur FRAUNHOFER'schen Linie C zeigt, bleicht die Froschnetzhaut in zwei Stunden vollkommen, ebenso Natronlicht von grösster Intensität. Bedeutend schneller wirkt das durch Kupferoxydammoniak zu erhaltende, nur aus blauen und violetten Strahlen bestehende, und das durch grüne mit Chromoxyd gefärbte Gläser herzustellende, nur Grün verschiedener Nuancen ent-

haltende Licht; bestenfalls ist die Bleichung dann in 5—10 Minuten vollendet, im blauen bei etwa gleich scheinender Intensität erheblich früher als im grünen.

Zur genaueren Untersuchung dient das objective Spectrum des Sonnenlichtes, welches durch einen hinreichend engen Spalt erhalten, rein genug ist, wenn es die stärkeren FRAUNHOFER'schen Linien scharf zeigt, und in seinen einzelnen Theilen intensiv genug, wenn es die Länge von 15 Ctm. nicht überschreitet. Für rasche Wirkungen nimmt man es so blendend hell und kurz wie möglich. Da in dem durch Brechung erhaltenen Spectrum das blau-violette Ende zum Nachtheile seiner Intensität, im Vergleiche zum rothen bis grünen stark gedehnt ist, sind in manchen Fällen Beugungsspectra zu verwenden, bei denen das rothe Ende die grössere Ausdehnung hat. Man wählt dazu das durch Reflexion des Sonnenlichtes an dem galvanoplastischen, spiegelnden Silberabdrucke eines äusserst feinen NOBERT'schen Glasgitters erhaltene Spectrum erster Ordnung. Um die Interferenzspectra möglichst frei von diffusem, weissen Lichte zu erhalten, was in einigen Fällen besonders nöthig wird, ist die Linse zwischen dem Gitter und dem Projectionsorte und zwar so aufzustellen, dass nur dem Spectrum erster Ordnung angehörige Strahlen auf sie fallen; das kleine Farbenband ist dann von grosser Schärfe. Das Einführen der Netzhäute in das Spectralbild geschieht zweckmässig auf vertical stehenden Platten von Porzellan oder Milchglas, an welche die Membranen leicht in einer Horizontalreihe anzukleben sind. Die Purpurlösung wird in der schon beschriebenen Weise zu einer Tropfenreihe ausgebreitet in horizontal projicirte Spectra geschoben.

In den Einzelfarben des Spectrums tritt die Zersetzung des Sehpurpurs immer in der Reihenfolge auf, dass sie im Gelbgrün, am Orte der stärksten Absorption, beginnt und im Grün, Blau, Grüngelb, Gelb, Violet, Orange und Roth in dem Maasse vorschreitet, in welchem die Absorption dort von vornherein am geringsten ist. Zwischen dem Gelbgrün und Gelb sind die zeitlichen Differenzen daher im Allgemeinen bedeutend, zwischen Gelbgrün und Grün bis Blaugrün gering, erheblich zwischen Gelbgrün und Blau, grösser zwischen Gelbgrün, Violet und Orange, am grössten zwischen Gelbgrün und Roth. Hinsichtlich der absoluten Zeit lässt sich bei der Abhängigkeit von der Intensität nur ganz allgemein für bestes Licht geltend angeben, dass starke Aenderung an der Retinafarbe und besonders an Tropfen der Purpurlösung, im Gelbgrün nach unmessbar kurzer Zeit, im Grüngelb bis Indig nach 2—10 Min., im Gelb nach 20 Min., im Violet und Orange nach 30 Min., im Ultraviolet nach 45 Min., im Roth noch etwas später zu beobachten ist. In sehr kurzen Spectren erfolgen die Veränderungen viel schneller, es sind aber die Unterschiede in diesem Falle wegen des nahen Zusammenrückens der Farben schwer anzugeben.

Die frischen und während des Belichtens feucht erhaltenen Netzhäute vom Frosche und Kaninchen zeigen nach der Exposition im Spectrum, vor vollendeter Bleiche, gewisse Differenzen, indem ihre Farbe vom rothen Anfange des Spectrums bis ins Grün hin, mehr zum gelb neigt, von dort bis zum violetten Ende, mehr zum lila. Jedes Licht erzeugt zwar aus dem Sehpurpur, vor der vollständigen Entfärbung, etwas Gelbes, vor dem Sehweiss also Sehgelb, aber die weitere Wirkung auf das Sehgelb ist bei den Einzelfarben nicht dieselbe, wie auf den Purpur. Das Sehgelb wird am schnellsten durch blaues Licht, etwas langsamer durch violettes, noch langsamer durch grünes, viel langsamer durch gelbgrünes, durch gelbes und rothes Licht erst nach ausserordentlich langer Zeit ganz gebleicht. Soll nun die Wirkung monochromatischen Lichtes verschiedener Wellenlängen verglichen werden, so kann dies nicht geschehen durch Bestimmung der Zeit, wann die Ausbleichung vollendet ist, sondern nur indem man von der ersten merklichen Veränderung ausgeht, wobei aber wohl zu beachten ist, dass dieselbe sehr verschiedenartig sein kann, im Anfangstheile des Spectrums bis zur Mitte mehr der Art, dass der Purpur ohne sich sehr aufzuhellen verschießt, im blauvioletten Endtheile so, dass er abblasst. Dagegen ist der Moment der vollständigen Bleichung für das Sehgelb allein sehr gut festzustellen: man braucht nur eine Netzhautreihe an mässigem Tageslichte bis zur deutlich gelben Nuance verschießen zu lassen und erst in diesem Zustande ins Spectrum zu bringen, um sich zu überzeugen, dass jetzt der Reihe nach Blau, Violet und Grün am schnellsten Farblosigkeit herstellen. In überraschender Weise stimmt hiernach das Gesetz der zeitlichen Wirkung mit dem der Absorptionsgrösse, sowohl beim Sehpurpur, wie beim Sehgelb überein: das Licht wirkt auf diese beiden Pigmente in dem Maasse kräftiger zersetzend als es stärker von ihnen absorbirt wird.

Dem Gesetze scheinbar widersprechend ist das umgekehrte Verhalten der Netzhaut in blauem und grünem durch Absorption erhaltenem Lichte, so dass gegen das Ueberwiegen der Wirkung des grünen Spectrallichtes der Verdacht entsteht, dasselbe verdanke diesen Vorzug der stärkeren Ausdehnung und Lichtschwäche des blauen Spectralabschnittes. Wir sind zwar ausser Stande die Lichtintensität zweier Spectraltheile mit einander zu vergleichen, da weder die thermische oder die physiologische, bei der Photometrie gewöhnlich verwendete, noch die chemische Wirkung die Mittel dazu bieten, sondern in ihren Resultaten, wie bekannt, einander widersprechen, aber so viel lässt sich behaupten, dass das im Interferenzspectrum auf einen kleineren Raum zusammengedrückte Blau bezüglich des Sehpurpurs immer noch im Nachtheile ist gegen das gedehntere Grün und dass aus dem durch Brechung mittelst eines Flint-

glasprismas erhaltenen Spectrum, durch Diaphragmen ausgeschnittenes und von Sammellinsen zu kleinen Bildern gestaltetes Grün und Blau die genannten Unterschiede noch zeigen, wenn die Bildchen unserem Auge von gleicher Intensität zu sein scheinen. Diesen Thatsachen gegenüber kann nur geschlossen werden, dass wir keine Mittel besitzen einigermaassen monochromatisches Blau und Grün durch Absorption darzustellen ohne vorwiegende Benachtheiligung der Intensität des Grün. Da Kupferoxydammoniak ausser blauem auch violettes Licht durchlässt, könnte dem letzteren die Schuld beigemessen werden, allein es steht auch eine aus dem Blau und Violet des Spectrums hergestellte Mischfarbe bezüglich der Purpurersetzung dem spectralen Grün nach.

b) *Wirkung gemischten Lichtes.*

Da das brechbarere Licht im Allgemeinen schneller auf das Sehgelb, das weniger brechbare zu einem grossen Theile am schnellsten auf den Sehpurpur wirkt, so bilden Combinationen beider das beste Mittel die Netzhaut in kürzester Frist total zu entfärben. Dies könnte zu dem Gedanken führen, dass die in unserem Auge die Empfindung des Weiss erzeugenden Mischungen, weil sie natürlich immer Licht verschiedener Brechbarkeit enthalten, auch die dem Netzhautpurpur gefährlichsten seien; man muss von dieser Auffassung aber abstehe, weil unter den Partialweissen aus zwei Complementären mindestens Eines existirt, das kaum besser wirkt als eine der dazu verwendeten Componenten, nämlich das Weiss aus Roth und Blaugrün, welches dem alleinwirkenden Blaugrün so wenig überlegen ist, dass man nicht sagen kann, das Roth ver helfe demselben zu schnellerer oder vollständigerer Wirkung auf die Stäbchen. Werden unter den langwelligen Strahlen jedoch solche verwendet, welche an sich bereits merklicher wirken, also Orange, Gelb und Gelbgrün, der Reihe nach mit Cyanblau, Indig und Violet gemischt, so erhält man allerdings drei Weisse von bedeutend schnellerer und gründlicherer Wirksamkeit als die der Einzelfarben. Offenbar ist es dafür aber gleichgültig, ob die Mischungen uns die Empfindung Weiss erzeugen, da dieselbe beschleunigte und vollkommener Vernichtung der Netzhautfarbe sogar noch besser zu Stande kommt, wenn man z. B. Grüngelb und Indig zu weisslichem Grün combinirt. Mischungen von Orange oder Gelb mit Violet wirken freilich schwächer als die aus letzterem mit Cyanblau und Indig. Die Einzelfarben jeder Mischung wirken demnach überall so, wie jede für sich und nur insofern mit andern vereinigt besser, als die Totalbleiche des Purpurs in Betracht kommt. Die der Netzhautfarbe gefährlichste Combination bleibt somit die grünweisse aus Cyanblau und Grüngelb.

Bei den zum Beweise dieses Verhaltens vorzunehmenden Beobach-

tungen sind die einzelnen Theile des objectiven Spectrums in sorgfältigster Weise mittelst des HELMHOLTZ'schen<sup>1</sup> Doppelspaltes herauszunehmen und durch dahinter gestellte Convexlinsen zu einem Bilde zu vereinigen, wobei jedoch nicht vergessen werden darf, dass die Bilder, da wo sie sich decken, Summirung der Intensitäten bedingen. Trotz dieses Uebelstandes lässt sich durch sorgfältiges Vergleichen der Bleichungszeiten im Mischbilde und in den Einzelbildern schon eine Ueberzeugung von der Richtigkeit der vorstehenden Sätze gewinnen. Ein scharfer Beweis wurde geliefert, indem wir<sup>2</sup> im Mischbilde, durch schnell wechselnde Diaphragmen jeweils eine der Componenten ausschlossen, so dass die Farbmischung in der Weise, wie in unserem Auge beim Betrachten rotirender Farbenscheiben erfolgte, und die Zeit der Bleichung im Wechselbilde mit derjenigen in den constant von den beiden Componenten einzeln beleuchteten Flecken verglichen. Ein anderes weniger vollkommenes, aber als besonderer Fall an sich Interesse bietendes Verfahren bestand in dem Umlegen der Netzhäute von einem Platze des Spectrums auf einen andern, und führte zu Resultaten, die mit den vorgenannten durchaus übereinstimmten.

Nach der geschilderten, eigenthümlichen photochemischen Zersetzung des Sehpurpurs unter Bildung eines gelben Zwischenproductes finden die sehr überraschenden, mannigfaltigen Farben angebleichter Netzhäute ihre Erklärung: in der That lassen sich alle diese Nuancen künstlich an der Sehpurpurlösung erzeugen, wenn man derselben eine am Lichte gelb gewordene, in verschiedenen Mengen zusetzt und die Mischungen ausserdem durch Wasserzusatz in verschiedenen Concentrationen herstellt.

#### 5) Chemisches Verhalten des Sehpurpurs.

##### a) Reactionen.

An genauere analytisch-chemische Untersuchung des Sehpurpurs ist zur Zeit nicht zu denken; die verschwindend geringen Spuren von Eisen, welche die Asche sehr bedeutender Mengen blutfreier, purpurner Kaninchennetzhäute und einiger Froschretinae zeigten, lässt vielleicht auf Fehlen des Eisens in diesem thierischen Pigmente schliessen.

Zur Feststellung des allgemeinen chemischen Verhaltens und der Reactionen des Sehpurpurs dienen: die Netzhaut, die Purpurlösung und das früher erwähnte, aus Neurokeratin und Sehpurpur bestehende Präparat.

So gut die Netzhautfarbe cadaverösen Processen, der Fäulniss und manchen chemischen Einwirkungen widersteht, so leicht veränderlich ist sie durch viele chemische Verbindungen. Verändert und aufgehoben wird sie: durch Kalk- und Barytwasser, Aetzkalki<sup>1</sup>, durch fast alle Säuren,

<sup>1</sup> HELMHOLTZ, Physiol. Optik S. 303 u. 304. Taf. IV. Fig. 2.

<sup>2</sup> A. EWALD und W. KÜHNE a. a. O. I. S. 205.



Methyl-, Aethyl-, Amylalkohol, Aether, Chloroform, Chloralhydrat, Aceton, Aldehyd, Essigäther, Senföl, Thymol, Bittermandelöl, Terpentinöl, Seifenlösungen, unterchlorigsaure Salze, Chlor, schweflige Säure, Jod, Brom. Ist die Farbe durch diese Mittel geschwunden, so ist sie durch kein anderes wiederherzustellen. Die meisten genannten Reagentien wirken fast momentan, selbst bei grosser Verdünnung, einige, namentlich im verdünnten Zustande, langsam und meist so, dass der Purpur erst, wie im Lichte, durch gelb gehend farblos wird. Zu den letzteren gehören: verdünnte Säuren<sup>1</sup>, Chloralhydrat, Chloroform, reiner Aether, Bittermandelöl, Terpentin, für trockene Netzhäute auch absolutes Glycerin; doch geht die Farbe im Glycerin auch nach vielen Wochen nur zu hellem Gelb. In dem gelben Stadium erzeugt zutretendes Licht vollkommene Bleichung.

Für die Wirkung der Säuren (Essigsäure, Salzsäure, Phosphorsäure, Schwefelsäure, Oxalsäure, Salicylsäure) sind die chemische Beschaffenheit und die Concentration maassgebend. HCl von 5 pCt. erzeugt in 5 Min. Blassgelb, von 0,5 pCt. dasselbe nach 45 Min., von 0,1 pCt. erst nach 15 Stunden, Farblosigkeit nach 24 Stunden. Oxalsäure von 2,5 pCt. färbt die Netzhaut sofort gelb, Essigsäure derselben Concentration nach 24 Stunden erst roth.

Unverändert bleibt die Farbe: in Ammoniak, kohlenurem Alkali, Chlornatrium jeder Concentration, in Alaun, Cyankalium, schwefligsaurem, unterschwefligsaurem und salpetrigsaurem Alkali, Schwefelammonium, Schwefelwasserstoff, ammoniakalischer, tartrathaltiger Zinnoxidullösung, Eisen- und Zinkvitriol, Eisenchlorid, Bleiacetat, Wasserstoffsüberoxyd, Ozon, Kohlensäure, Kohlenoxyd, Borsäure, Cyanwasserstoff, wasserhaltigem Glycerin, Benzol, Petroläther, Kohlenstoffdi- und tetrachlorid, Schwefelkohlenstoff, in den Fetten und Balsamen, in Oelsäure, Bergamotöl, Santonsäure und Natriumsantonat, in Harnstoff und bei der Trypsinverdauung.

Hieraus geht besonders hervor, dass energische Oxydations- und Reductions-Mittel nichts über die Retinafarbe vermögen. Ein die Auflösung stundenlang aufpeitschender, unerträglicher Ozonstrom ändert den Purpur in kleinster Menge und grosser Verdünnung nicht, weder in alkalischer noch in mit wenig Essigsäure versetzter Lösung. So lange Osmiumsäure und sehr schwach angesäuertes übermangansaures Kalium noch etwas neben der dunklen Färbung, welche diese Mittel auch an gebleichten Stäbchen erzeugen, erkennen lassen, sieht man die Purpurnuance intact.

*b) Einfluss der Temperatur.*

Froschnetzhäute werden in feuchtem Zustande bei 76° C. augenblicklich gänzlich entfärbt, bei 75° C. nach 1 Min., bei 71° in 5 Min., bei 70° in 8 Min., bei 65° in 30 Min., bei 60° in 1 Stunde, bei 53 und 52° erst nach mehreren Stunden. Bei 51—50° C. scheint der Sehpurpur überhaupt nicht veränderlich; Wasser und Kochsalzlösung bis zu

<sup>1</sup> Nach BOLL sollte Essigsäure an den Stäbchen eine mit den Chromophanen (vergl. unten) identische gelbe Farbe erzeugen. Arch. f. Anat. u. Physiol. a. a. O. S. 17.

10 pCt. ändern hieran nichts. Sehpurpur vom Frosche in Galle gelöst wird nach mehrstündigem Erwärmen auf 50° C. unverändert gefunden, bei 72° C. momentan entfärbt, bei 70° in 2 Min., bei 60° in 3 Min., bei 63° in 10 Min., bei 54° in 30 Min. hell chamois. Die Zersetzung beginnt hier bei 52° C. und vollendet sich von 63° C. an rascher, als am natürlichen Standorte. Zusätze von Natriumcarbonat oder von NH<sub>3</sub> setzen die Entfärbungstemperatur für die Netzhaut bedeutend, auf etwa 47° C., herab, wobei mit ersterem Zusatze in 3 Stunden, mit letzterem in 1 Stunde totale Entfärbung erfolgt. Sehpurpur in Lösung wird mit 1 pCt. Sodagehalt bei 50° C. in 5 Min. vollkommen entfärbt, mit wenig NH<sub>3</sub> bei etwa 41° C. nach längerer Zeit. Netzhäute in NaCl von 0,5 pCt. mit einem Zusatze von 1 pCt. Essigsäure werden bei 47° C. in 20 Min. gelb.

Vollkommen getrocknete Netzhäute werden bei 100° C. in mehreren Stunden nur tiefgelb und überhaupt erst bei 75° C. verändert, nach 10 Min. roth, nach 1 Stunde orange. Trocken in absolutem Glycerin erweicht bleiben sie bei 65° C. 2—3 Stunden unverändert, während sie bei 75° C. nach 30 Min. darin fast farblos werden. Längere Zeit in gesättigtem NaCl befindliche Retinae zeigen bei 65° C. nach 30 Min. die erste Veränderung und bedürfen 8—10 Min. langes Erwärmen auf 80° C. um ganz weiss zu werden. Die Gegenwart des Wassers hat hiernach bedeutenden Einfluss auf die Entfärbungstemperatur, ein Umstand, der im Zusammenhange mit der grossen Abhängigkeit dieser von der Zeit, sehr zu Vergleichen mit der Coagulation von Albuminen in der Wärme auffordert.

Purpurlösungen aus Kaninchennetzhäuten verhalten sich nicht vollkommen identisch wie die des Frosches; dieselben werden schon bei 62° C. in 2½ Min. entfärbt, während eine mit demselben Gallengehalte von 2½ pCt. aus der Froschretina hergestellte bei 63° nach 5 Min. noch chamois aussieht. Die erstere wird chamois in 4 Min. bei 58° C. Es giebt da also auf chemische Unterschiede des Purpurs in der Thierreihe, wofür sich noch viele andere Gründe finden, deutende Thatsachen.

*c) Einfluss der Temperatur auf die Lichtbleiche.*

Bei — 13° C. zu weisslich rosafarbenem Eise erstarrte Netzhäute werden durch Licht gebleicht, aber erheblich langsamer, als aufgethaute, noch unter 0° befindliche. Von 0° bis + 38°, selbst bis + 40° C. nimmt die Lichtempfindlichkeit des Froschsehpurpurs äusserst wenig zu und es erstreckt sich die kleine, bemerkbare Steigerung vornehmlich auf das erste Stadium der Sehgelbbildung. Von 45° C. an nimmt die Zersetzlichkeit durch Licht bedeutend zu, in noch grösserem, erstaunlichem Maasse mit der Annäherung an die Zersetzungstempe-

ratur oder beim Ueberschreiten dieser. An diffusem, sehr gedämpftem Tageslichte, das eine Purpurlösung von  $12^{\circ}$  C. in 11 Minuten ausbleich wurde eine von  $50^{\circ}$  C. in  $\frac{1}{2}$  Minute farblos. Mit  $\text{NH}_3$  versetzte, bei  $10^{\circ}$  C. in 5 Min. farblos werdende Lösungen wurden bei  $40^{\circ}$  C. augenblicklich blassgelb, gleich darauf farblos und das Gelbgrün des Spectrums blich eine bei  $50^{\circ}$  C. gehaltene Froschetina in 7 Min., eine von  $12^{\circ}$  C. bei gleicher Intensität in 20 Min. aus.

Lässt sich bei dem poikilothermen Frosche der Einfluss unter  $38^{\circ}$  C. liegender Temperaturen kaum nachweisen, so ist dieser bei den homöothermen Kaninchen innerhalb der Bluttemperaturen sehr bemerklich. Sehpurpurlösung vom Kaninchen ist bei  $+35-38^{\circ}$  C. bedeutend lichtempfindlicher als bei  $+7,5^{\circ}$  C. Es blich z. B. die erwärmte Lösung bei gleicher Beleuchtung in 20 Secunden bis zum Hellgelb, in  $2\frac{1}{2}$  Min. vollkommen aus, wo die kalte erst nach  $2\frac{1}{2}$  Min. hellrosa, nach  $3\frac{1}{2}$  Min. farblos wurde. Grössere Lichtempfindlichkeit des Purpurs im lebenden Auge der Warmblüter, als der Poikilothermen ist hiernach vorauszusetzen.

d) *Chemische Einflüsse auf die Lichtbleiche.*

Von wesentlicher Bedeutung für die Zeit der Bleichung durch Licht ist das Wasser, dessen Entziehung dieselbe, ähnlich wie beim Erhitzen, ausserordentlich verlangsamt, ohne die Entfärbung freilich zu verhindern.

Ohne Einfluss auf die Lichtbleiche ist sowohl der Sauerstoff, wie die Gegenwart stark reducirender Agentien, denn es sind beim gelösten, wie bei dem retinalen Purpur keine zeitlichen Unterschiede der Bleichung zu bemerken, wenn man den Versuch in O, CO, CO<sub>2</sub> und H vornimmt<sup>1</sup>, oder in hermetisch verschlossenen Gläsern, von welchen die einen  $\text{NH}_3$ , die andern dasselbe  $\text{NH}_3$  nach Sättigung mit SH<sub>2</sub> enthalten. Auch in abgeschlossener, ammoniakalischer Zinnoxidullösung wird die Netzhautfarbe an gleichem Lichte in gleicher Zeit verändert, wie in reinem  $\text{NH}_3$ . Demnach giebt es keine Gründe die photochemische Zersetzung der Stäbchenpigmente in Beziehung zu Reductions- oder Oxydationsprocessen zu bringen; die Purpurbleiche dürfte eher auf Zersetzung mit Wasseraustritt beruhen, worauf auch die allmähliche Verfärbung des trockenen Sehpurpurs unter wasserfreiem Glycerin deutet.

Mit Essigsäure von  $\frac{1}{2}$  pCt. behandelte Netzhäute zeigen im Lichte, namentlich verglichen mit alkalischen, in  $\text{NH}_3$  oder in Soda von 2 pCt. gelegten, grössere Neigung gelb zu werden. Im Spectrum

<sup>1</sup> VALENTIN behauptet das Gegentheil ohne genügende Begründung. Vergl. Moleschott's Unters. XII. S. 31.

scheinen 2 Reihen solcher Retinae sich zunächst zwar gleich zu verhalten, wenn man sie aber vor vollendeter Entfärbung an schwachem Tageslichte besieht, so findet man die sauren im Gelbgrün und Grün noch intensiv gelb, während die alkalischen dort schon entfärbt sind und die ersteren im Blau und Violet farblos, wo die alkalischen noch hellchamois oder lila aussehen. Das sieht ganz so aus, wie wenn das Sehgelb, dessen Bildung die Essigsäure ohne Licht einleitet, was bei der hier verwendeten Concentration im Dunkeln nach 24 Stunden aber kaum merklich ist, im kurzwelligen Lichte leichter von der Säure erzeugt werde, während dieselbe seine Zerstörung im weniger brechbaren Lichte verzögert. Kohlensäure scheint solchen Einfluss nicht zu haben.

#### 6) Indolenz und Fixirung der Sehfärbstoffe.

Aus den Augen im Dunkeln gehaltener Leichen entnommene Netzhäute sind zuweilen in überraschend geringem Grade lichtempfindlich; sie werden zwar bald roth, orange, gelb oder chamois, bedürfen aber oft in gutem Lichte vieler Stunden um vollkommen farblos zu werden. Da die Thiere der Schlachthöfe gewöhnlich bis zum Tode in wenig erleuchteten Ställen verweilen und die Augen derselben später bald in dunkle Gefässe und Winkel gelangen, findet man fast die Mehrzahl der Rinds-, Schweins- oder Hammelaugen in diesem Zustande und es ist darum merkwürdig genug, dass man nicht schon lange, wenigstens von der gelben Farbe der Retina Kenntniss hatte. Nachträglich zeigt sich jetzt freilich, dass die Erscheinung schon MELLONI<sup>1</sup> bekannt gewesen, der ausser dem gelben Flecke des menschlichen Auges, noch eine allgemeine nach dem Zusammenlegen der Netzhaut in Falten, besonders bemerklich werdende, gelbe Färbung hervorhob, und darauf, im Zusammenhange mit der bekannten kräftigen Wirkung des gelben Lichtes auf unser Auge, eine eigene Theorie des Sehens zu begründen suchte.

Die Indolenz betrifft den Purpur sowohl, wie das Sehgelb, den ersteren jedoch in weit geringerem und niemals bis zu dem Grade, dass nicht directes Sonnenlicht, wenigstens nach mässiger Zeit alle purpurnen bis rothen Nuancen aus der Netzhaut vertriebe. Je länger die Retina, namentlich vom Epithel getrennt, im Dunkeln verweilte um so mehr ist die Erscheinung ausgeprägt, ebenso nach gewissen chemischen Einflüssen und nach dem Trocknen. Da Purpurlösungen sich nicht so verändern und die daraus nach dem Verdunsten bleibende

1 MELLONI, Compt. rend. XIV. S. 823 und Ann. d. Physik LVI. S. 574.

gefärbte Masse nur in geringem Grade indolent wird, scheint es sich um eine Fixirung der Sehfarbstoffe an irgend etwas in den Stäbchen Enthaltene zu handeln, vielleicht um das Keratin der Hüllen, denn die schon mehrfach erwähnte Mischung des Sehpurpurs mit dem Neurokeratin ist an sich bereits in Folge der längeren, zur Darstellung erforderlichen Zeit indolenter, als die Netzhaut und wird es nach längerer Aufbewahrung im trockenen Zustande in solchem Grade, dass sie, ob schon allmählich gelb werdend, selbst in der Sonne nicht ganz mehr zu entfärben ist. Wird eine in Alaun gehärtete Kaninchennetzhaut, deren Horizont, wie bei vielen andern Säugern, durch eine intensive purpurne Sehleiste bezeichnet ist, im Dunkeln getrocknet, länger über  $\text{SH}_2\text{O}_4$  aufbewahrt, so wandelt sich ihr schönes Rosenroth, auch wenn man sie wieder befeuchtet, an der Sonne allmählich wol in Roth und Orange, nach etwa 30 Minuten in helles Gelb um, aber es ist schwer dieses Gelb durch Licht soweit zu zerstören, dass von der stärker gefärbten Sehleiste nichts mehr kenntlich bliebe.

Mit Essigsäure gelb gewordene Netzhäute verlieren die Farbe am Lichte zwar gänzlich, aber dies kann Stunden und Tage dauern, wenn die mit Wasser wieder gewaschenen Membranen länger im Dunkeln verweilt hatten und die Farbe wird nahezu so echt, wie die der meisten gebräuchlichen Farbstoffe, wenn das Conserviren im trockenen Zustande geschehen ist. Durch Licht fast unverwüstlich scheint auch die gelbe Farbe zu sein, welche purpurne Netzhäute in Sublimat annehmen. Ausser dem Trocknen und Conserviren im Dunkeln befördert Erwärmen die Indolenz. Stirbt die Netzhaut bei den alle cadaverösen Prozesse befördernden Temperaturen von  $30-45^\circ\text{C}$ . ab, so verliert sie regelmässig schneller an Lichtempfindlichkeit, soweit dieselbe an dem gänzlichen Farbenverluste bemessen wird, ein Umstand, der besondere Beachtung verdient, weil viele länger dauernde Bleichungsversuche, wie die im Spectrum namentlich, damit zu kämpfen haben, und weil z. B. das sonderbare Resultat, dass Froschnetzhäute bei  $30^\circ\text{C}$ . zuweilen langsamer erblassen, als bei  $0^\circ$  davon bedingt wird.

#### 7) Beziehungen der Stäbchenfluorescenz zum Sehpurpur.

Die von HELMHOLTZ<sup>1</sup> gefundene, von SETSCHENOW<sup>2</sup> weiter untersuchte, weisslichgrüne Fluorescenz der Netzhaut im übervioletten Lichte rührt nur von der Stäbchenschicht her<sup>3</sup> und steht im Zusammenhange mit dem Sehpurpur und dessen Bleichung. Während die bereits

1 HELMHOLTZ, Ann. d. Physik XCIV.

2 SETSCHENOW, Arch. f. Ophthalmologie V. 2.

3 A. EWALD und W. KÜHNE a. a. O. S. 169.

erwähnte weissbläuliche Fluorescenz der vorderen Schichten in allen Augen gleich und unabhängig von der retinalen Phototropie zu sein scheint, wird das HELMHOLTZ'sche Phänomen erst hervorgerufen durch die Zersetzung des Purpurs. Beim Menschen und bei allen Thieren fluorescirt die Stäbchenschicht ungebleicht schwach und mit bläulichem Scheine, bedeutend stärker und grünlich, nachdem sie durch Licht vollkommen entfärbt worden. Stäbchen ohne Purpur, wie die im Umkreise der Ora serrata des Menschen vorkommenden, lassen kaum Fluorescenz erkennen, ebensowenig die purpurfreien Zapfen; die Fovea centralis erscheint in gut conservirten menschlichen Netzhäuten, bei erwiesener Besatze mit ihren langen Zapfenaussengliedern, im Focus übervioletter Strahlen immer als dunkler Fleck und um so auffallender dunkel, je mehr die Stäbchen der Umgebung zu fluoresciren beginnen. Im Leben des Purpurs durch Licht beraubte Netzhäute fluoresciren an der Rückfläche ebenfalls grünlichweiss, aber sehr schwach.

v. BEZOLD und ENGELHARDT<sup>1</sup> beobachteten mit dem Augenspiegel, der das Bild eines Spectrums auf der Netzhaut entwarf, Erscheinungen an den Blutgefässen, die sie einer Fluorescenz der lebenden Membran in allen Spectralfarben vom Grün bis ins Ultraviolet zuschreiben. Während Blut dieses Licht absorbirt und darin sonst schwarz aussieht, erschien es hier in den retinalen Gefässen rothbraun bis gelbbraun. An isolirten Netzhäuten vom Menschen und vom Oehsen sieht der Gefässbaum in allen Theilen des Spectrums, wo das Blutroth viel Licht absorbirt, beim ersten Hinblicken schwarz aus, später in jeder einzelnen Farbe zwar sehr dunkel, aber wie von der complementären Farbe angelaufen, was auf Contrast beruhen dürfte. Ausser dem Ueberviolet scheint höchstens das Violet etwas Fluorescenz in der Stäbchenschicht zu erregen.

Ob der Sehpurpur an sich fluoresciren, ist schwer zu ermitteln, weil die zu seiner Lösung verwendeten Cholate im Ueberviolet lebhaft bläulich aufleuchten. In sehr verdünntem, cholalsauerm Alkali (das weniger fluorescirt) gelöster Purpur erscheint in dem erregenden Lichte aber schwach bläulich, nach der Bleichung durch Licht heller und grünbläulich.

In der Stäbchenschicht nimmt die Fluorescenz am meisten zu, wenn das Sehgelb schwindet, viel weniger, so lange der Purpur erst bis zum Gelb umgewandelt worden. Andreerseits kann eine Netzhaut kaum gelblich geworden sein und vorzugsweise Sehweiss, neben kleinen Resten ungebleichten Purpurs enthalten, wie nach dem Liegen im indigblauen und violetten Theile des Spectrums, und doch bereits kräftig grünlich fluoresciren. Dies deutet auf das Sehweiss, als die

<sup>1</sup> v. BEZOLD und ENGELHARDT, Sitzungsber. d. bayr. Acad. 1877. 7. Juli und ENGELHARDT, Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde XV. S. 134. 1877.

eigentliche, am stärksten und mit dem grünlichen Scheine fluorescierende Substanz, während es das Sehgelb für schwach oder gar nicht fluorescierend halten lässt.

Im Dunkeln über  $\text{SH}_2\text{O}_4$  aufbewahrte und trocken, bis zum Gelbwerden besonnte Retinae fluoresciren kaum, verhalten sich aber wie frisch gebleichte, wenn sie befeuchtet, nach langer Besonnung endlich farblos geworden sind. Benetzung mit Chlorzinklösung steigert die Fluorescenz hier, wie an allen entfärbten Stäbchen bedeutend.

Ein Mittel ohne Licht aus Sehpurpur nur Sehgelb, ohne Sehweiss zu erzeugen, scheint im Chlorzink zugleich gegeben, denn es färbt die Netzhaut im Dunkeln gelb und beraubt sie zunächst aller Fluorescenz. Hierauf bis zur Farblosigkeit belichtet, entwickelt die Membran aber die stärkste Fluorescenz, deren sie überhaupt fähig ist. Auch mit Essigsäure im Dunkeln gelb gewordene Retinae sind fast frei von Fluorescenz und nehmen sie nach vollständiger Lichtbleiche an.

Vollständig aufgehoben wird das Vermögen zur Fluorescenz durch Benetzung mit Alkohol oder ätzenden Alkalien. Wird der Alkohol erst angewendet, nachdem die Stäbchen vom Lichte gebleicht worden, so bleibt die Fluorescenz erhalten. Der Alkohol ist daher vielleicht ein Mittel, das einmal fertiges Sehweiss nicht verändert, während er am Purpur, ebenso wie die Alkalien, wahrscheinlich ganz andere mit Entfärbung verbundene Aenderungen erzeugt, als das Licht.

Grüne Stäbchen wurden von BOLL in der Froshnetzhaut entdeckt<sup>1</sup>, von EWALD und mir ausserdem nur bei den Kröten gefunden und schon bei deren nächsten Verwandten, Salamandern und Tritonen vermisst. Dieselben sind identisch<sup>2</sup> mit den von SCHWALBE<sup>3</sup> gefundenen Stäbchen mit kurzen Aussengliedern, deren Innenglied in Gestalt eines langen Fadens weit hinter der *M. limitans ext.* beginnt und zwischen den vorderen Theilen der purpurnen Cylinder benachbarter Stäbchen verpackt liegt. Der Beweis dafür liegt in der gänzlichen Unsichtbarkeit aller grünen Stäbchen von vorn, wo man nur die optischen Querschnitte jener farblosen Fäden, als kleine Kreise bemerkt, und in dem Fehlen dieses Bildes bei allen Thieren, ausser bei den Fröschen und Kröten. An der Rückfläche der Retina ragen die grünen Stäbchen weiter in das Retinaepithel hinein, als die übrigen. Durch Licht werden sie langsamer gebleicht, als die purpurnen, wie diese jedoch schliesslich vollkommen und direct, d. h. nur so weit das Licht reicht. In ausgebleichenen Netzhäuten sind sie leicht an der geringeren Durchsichtigkeit kenntlich. Ob ihre Färbung von einem Farbstoffe herrühre, ist noch nicht festgestellt.

1 BOLL a. a. O.

2 W. KÜHNE a. a. O. II. S. 131 u. 132. Taf. VII.

3 SCHWALBE a. a. O.

## B) Farbstoffe der Zapfen.

Im vollständigsten Gegensatze zu den Stäbchen sind die Aussenglieder der Zapfen nirgends, weder bei im Dunkeln, noch bei im Hellen, oder in farbigem Lichte gehaltenen Thieren gefärbt. Es ist hier also nur von Farbstoffen der Innenglieder zu handeln. Das Vorkommen dieser Pigmente ist auf die Vögel, Reptilien und einige Fische beschränkt.<sup>1</sup>

Beim Menschen und beim Affen (*Macacus cynomolgus*) ist die Fovea centralis nach zahlreichen Beobachtungen gut erhaltener Augen im Dunkeln Verstorbenen<sup>2</sup> niemals gefärbt. Im Grunde eines frisch eröffneten Auges erkannte HORNER<sup>3</sup> die Stelle zwar als kleines, dunkles, kirschfarbenes, sehr vergängliches Fleckchen, aber diese Erscheinung hängt nicht mit Färbungen der nur aus Zapfen gebildeten Stelle, sondern mit deren Dünne und Durchsichtigkeit und mit der Beschaffenheit des Epithels und ihrer weiteren Unterlage zusammen. Wie es scheint ist die Fovea aller menschlichen Augen in situ sichtbar, besonders wenn es gelingt den Glaskörper vollkommen zu entfernen. Je nach der Tiefe der epithelialen und chorioidalen Färbung erscheint sie mehr minder braun bis braunröthlich, als dunkelster Punkt der ganzen Netzhaut, woran das intensivste Licht garnichts ändert. Hebt man die Netzhaut ab, so verschwindet das dunkle Fleckchen und erscheint jetzt etwa wie ein sehr kleines, durchsichtiges Sagokörnchen, im Centrum des grösseren, jetzt erst kenntlich werdenden, gelben Fleckes vollkommen farblos. Es genügt die Netzhaut an den alten Platz zurücksinken zu lassen, um die Macula lutea wieder schwinden, die Fovea wieder auftreten zu sehen. Damit ist der Beweis geliefert, dass die Fovea in situ nicht sich selbst, sondern ihren epithelialen und chorioidalen Hintergrund zeigt, den letzteren zuweilen vielleicht vorwiegend, weil die nach Art von Stäbchen in die Epithelzellen, durch deren fuschinhaltige Basis ragenden Foveazapfen die Uvea sehen lassen. Wo die letztere in den Pigmentlücken blutgefüllte Gefässe gegen das Epithel wendet, könnte wohl auch Blutfarbe durch die Fovea schimmern und diese röthlich erscheinen lassen, in welchem Falle auch einiger Wechsel der Foveafarbe durch Verschieben jenes Blutes möglich wäre.

1 Nach LEYDIG (Lehrb. d. Histologie S. 238) kommen auch bei *Bombinator igneus* gelbe Fettkugeln in den Sehzellen vor.

2 W. KÜHNE, *Centralbl. f. d. med. Wiss.* 1877. 24. Apr. S. 109 und a. a. O. I. S. 34, 105, 109 und II. S. 69, 89, 378, später bestätigt von DONDERS (*Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde* XV. Beilage. S. 156). Da die Macula lutea vorwiegend Zapfen enthält, fand ich auch diese Umgebung der Fovea frei von Sehpurpur, und es schienen selbst die wenigen dort vorkommenden Stäbchen ungefärbt zu sein.

3 HORNER, *Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde* XV. S. 156 f. 1877.



In der Fovea fehlt den Zapfen auch der vordere, gelbe Schirm, welcher nach MAX SCHULTZE in der Macula lutea vor die Sehzellen gelegt ist. Hier ist der demselben angehörigen, gelben Farbe nur beiläufig zu erwähnen, weil dieselbe ausschliesslich die vorderen Netzhautschichten bis zur Zwischenkörnerschicht einnimmt und mit den Sehzellen durchaus nichts zu schaffen hat. Obwohl von manchen Seiten als präexistente Färbung bestritten, weil sie mit dem Augenspiegel und im Grunde frisch eröffneter Augen nicht zu sehen sei, bildet der Farbstoff gleichwohl einen Bestandtheil der lebenden Retina, den man nur deshalb erst an der abgehobenen, oder an der cadaverös getriebten Netzhaut auftreten sieht<sup>1</sup>, weil es nicht möglich ist die dünne und vollkommene Lackfarbe vor dunklem Grunde zu bemerken. Das nach Ausdehnung, Intensität und Nuance im menschlichen Auge wechselnde gelbe Pigment verschwindet in einigen Tagen an der Sonne. Man überzeugt sich davon leicht an trocken ausgebreiteten Netzhäuten, deren Macula zur Hälfte vor dem Lichte geschützt worden. Die Besonnung darf nicht zu lange dauern, wenn der Unterschied der dunkel erhaltenen Stelle unter der Bedeckung merklich bleiben soll, da das ganze Präparat mit der Zeit an Luft und Licht gelb wird.

#### Die Chromophane.

Als Chromophane werden die in den bunten Oelkugeln der Zapfen enthaltenen Pigmente bezeichnet. Nur bei einigen Vögeln (Tauben und Hühnern) sind dieselben bis jetzt näher untersucht, aber es ist kaum zu bezweifeln, dass die bei den Reptilien vorkommenden, intensiv gefärbten Kugeln ähnliche Farbstoffe enthalten. Seit HANNOVER'S<sup>2</sup> ersten Beschreibungen sind die an der Grenze des Innen- und Aussengliedes, im ersteren gelegenen Fettkugeln vielfach untersucht und übereinstimmend mit den sehr vollständigen Angaben ihres Entdeckers theils farblos, theils purpurn bis roth, orange bis gelb und grünlichgelb gefunden. Bei einzelnen Vögeln wurden ausserdem blassgrüne, intensiv reingrüne, blass grünlichblaue, selbst blassblaue Kugeln bemerkt. Ausnahmsweise kommen, z. B. in der Taubennetzhaut, auf eine bestimmte Region beschränkt, sehr kleine purpurne Körnchen neben der grösseren rothen Oelkugel durch das ganze Zapfeninnenglied zerstreut vor, was unter gewissen Bedingun-

<sup>1</sup> Vgl. SCHMIDT-RIMPLER, *Centrabl. f. d. med. Wiss.* 9. Juni. 1877. S. 401, enth. zugleich Bestätigung der Beobachtung des Fehlens des Sehpurpurs in den Zapfen der Macula lutea.

<sup>2</sup> A. HANNOVER, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1840. S. 320 u. 1843. S. 314.

gen bei verschiedenen Vögeln auch für das grünlichgelbe Pigment zu trifft. Sehr häufig liegen Zapfen mit grösseren rothen und kleineren orange Kugeln paarweise durch mehrere mit farblosen oder grünlichgelben versehene getrennt, hart nebeneinander. Da in der Retina (des Falken nach SCHWALBE <sup>1</sup>) auch verschiedenfarbig geschichtete Kugeln vorkommen, wird es begreiflich, dass deren Farben zuweilen Unreinheiten und Uebergänge zeigen.

Dass die Pigmente in Fett gelöst seien, lehrt die schnelle und intensive Bräunung der Kugeln durch  $\text{OsO}_4$ , die Löslichkeit derselben in Alkohol-Aether, Benzol, Schwefelkohlenstoff, die Resistenz gegen Alkalien und gegen Galle und das Zerfliessen der Kugeln beim Trocknen. Die fettlösenden Mittel entfärben die Netzhäute, indem sie die Farbstoffe mit aufnehmen; solche Lösungen sind meist orangeroth, mit  $\text{CS}_2$  hergestellt nach CAPRANICA <sup>2</sup> mehr dunkelroth.

a) *Darstellung und Trennung der Chromophane.*<sup>3</sup>

Um die einzelnen, sich beim Auflösen unwillkommener Weise mischenden Farbstoffe wieder getrennt zu erhalten, genügt das folgende, zugleich die Scheidung vom Fette bezweckende Verfahren. Die der vorderen Abschnitte und des Glaskörpers beraubten Augen (von 50 — 300 Tauben oder Hühnern) werden sogleich in absoluten Alkohol geworfen und gesammelt, und zur Vermeidung von Veränderungen, welchen die Pigmente selbst im Dunkeln, wenigstens nach monatelanger Aufbewahrung unterliegen, möglichst bald verarbeitet, indem man den nur wenig Fett und Farbe aufnehmenden Alkohol abgiesst und die Augengründe mit Aether vollkommen erschöpft. Um von dem kostbaren Materiale nichts zu verlieren, wird der Conservirungsalkohol verdampft, der Rückstand mit Aether aufgenommen und dieser zur Hauptmasse gefügt. Das nach dem Verdunsten des Aethers erhaltene, feuerrothe Fett wird hierauf in heissem Alkohol gelöst und darin mit Aetznatron rasch verseift, unter Ersetzung des verdampfenden Alkohols durch siedendes Wasser. Die nach dem Erkalten von der Mutterlauge leicht zu trennende und abzuspülende, harte Seife wird gut getrocknet zuerst mit Petroläther, darauf mit Aether, zuletzt mit Benzol extrahirt, welche Mittel der Reihe nach Chlorophan, Xanthophan und Rhodophan aufnehmen. Von diesen Pigmenten bedürfen die beiden ersteren noch einer Reinigung, da das Chlorophan nicht frei vom zweiten ist, dieses noch etwas vom ersten und Rhodophan enthält. Das fast rein gelbe, rohe Chlorophan wird dazu

1 SCHWALBE a. a. O.      2 CAPRANICA a. a. O.

3 W. KÜHNE und W. C. AYRES, Ueber lichtbeständige Farben der Netzhaut. a. a. O. I. S. 341.

in einer ungenügenden Menge Petroläther wieder gelöst, nach dessen Verdunsten es als grünlichgelbe Masse zurückbleibt. Zur Isolirung des Xanthophans wird der Verdampfungsrückstand des Aethers zunächst mit Petroläther vom anhängenden Chlorophan befreit, darauf in  $\text{CS}_2$  gelöst, die tief orangerothe Flüssigkeit von dem ungelöst bleibenden Rhodophan filtrirt, das Filtrat rasch bei mässiger Wärme verdunstet, und wieder in Aether aufgenommen, nach dessen Verjagung das Xanthophan in gelborangen Krusten erhalten wird. Das davon erübrigte Rhodophan wird nach dem Lösen in Benzol mit der Hauptmasse dieses Farbstoffes vereinigt. Ist die Seife vollständig mit Benzol extrahirt, so hat sie alle Farbe verloren. Die gewonnenen Pigmente sind sämmtlich amorph und mit kleinen Mengen der auch im völlig trockenen Zustande in den wasserfreien Lösungsmitteln keineswegs unlöslichen Seifen verunreinigt. Was über die Löslichkeit der Pigmente zu sagen ist, hat deshalb für die reinen Substanzen nur vorläufige Geltung.

Das Chlorophan ist grüngelb, mit gleicher Farbe löslich in Alkohol und in Aether. Die Lösung in  $\text{CS}_2$  ist tief orange-gelb, liefert aber verdunstet einen helleren Rückstand, der sich in den ersteren Mitteln mit der früheren Farbe wieder auflöst und sich dann optisch nicht verändert zeigt; der  $\text{CS}_2$  erzeugt also keine chemische Veränderung des Farbstoffs. Die Lösungen im HERMANN'Schen Hämoskop vor den von direktem Sonnenlichte beleuchteten Spalt des Spectroskops gebracht, zeigen die durch Fig. 4 *A* und *B* in Curven dargestellten Absorptionen.

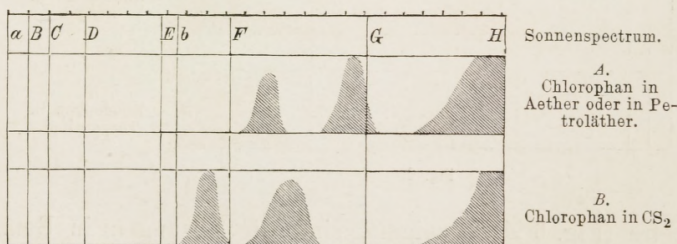


Fig. 4.

Beide Lösungen geben hiernach Verdunkelung im Violet, ohne stärkere Beschattung des Blauviolet und 2 Absorptionsbänder, die sich im  $\text{CS}_2$  stark von *G* nach dem rothen Ende verschoben zeigen, so dass der Streif  $\alpha$  zwischen *b* und *F* fällt.

Das Xanthophan ist in Petroläther wenig, leicht in Alkohol, in Aether und in  $\text{CS}_2$  löslich, in ersteren mit rein orange-gelber, in

letzterem mit rothoranger Farbe. Die Lösungen geben die Spectra (Fig. 5 *A* und *B*), also wieder starke Beschattung des Violet, aber nur einen Absorptionsstreifen.

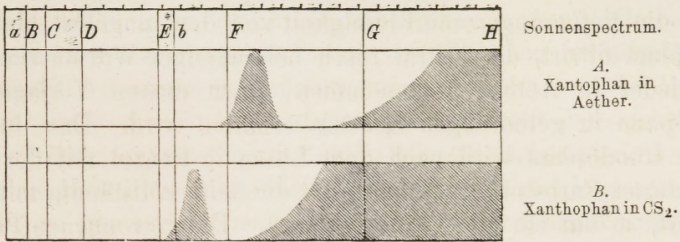


Fig. 5.

Das Rhodophan scheint in Petroläther gar nicht, in Aether kaum löslich zu sein und ist in  $\text{CS}_2$  sicher ganz unlöslich, wenn kein Fett zugegen ist. In der mit Seife verunreinigten Masse, als welche es erhalten wird, löst sich das Rhodophan am leichtesten in Terpentinöl und in Alkohol, mit schöner, rosenrother bis tieferer Purpurfarbe, besonders leicht in Alkohol dem einige Tropfen Eisessig zugesetzt worden. Diese Lösungen verschiessen und entfärben sich im Dunkeln nach einigen Stunden. Die Lösung in Benzol ist schön rosa und, wie es scheint, im Dunkeln unbegrenzt haltbar. Wie

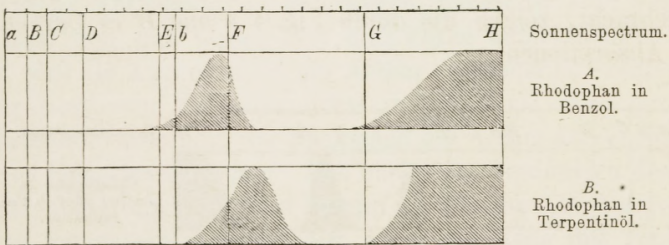


Fig. 6.

die Spectra (Fig. 6 *A B*) zeigen, sind die Lösungen in Benzol und in Terpentinöl nicht nur durch die Sättigung unterschieden.

*b) Allgemeines Verhalten der Cromophane.*

Da das Darstellungsverfahren dieser Pigmente wegen der nothwendigen Verseifung als ein eingreifendes bezeichnet werden muss, sind Garantien gegen den Verdacht auf Veränderungen der beschriebenen Stoffe als Beweise für ihre Präexistenz zu suchen. Dieselben würden sehr vollkommen sein, wenn die bunten Oelkugeln der Netz-

haut in situ unmittelbarer spectroscopischer Untersuchung zugänglich wären. Darauf schon seit lange gerichtete Bemühungen, über welche gegenwärtig wegen der ungeeigneten Construction der käuflichen Mikrospectroscopie nicht hinauszukommen war, haben nur im Allgemeinen constatirt, dass die Kugeln der Vogelretina das brechbarste Licht am meisten absorbiren.<sup>1</sup> Augenblicklich bietet die Betrachtung frischer Netzhäute mit guten, achromatischen Mikroskopen die besten, durch kein farbengeübtes Auge beanstandeten Garantien für die Uebereinstimmung der isolirten Chromophane mit den natürlich vorkommenden, denn das Aussehen der Oelkugeln bei Tauben und Hühnern entspricht jenen zum Theil vollkommen, besonders in Betreff der grünlichgelben Nuance des Chlorophans und der reinen Orangefarbe des Xantophans. Zeigen einzelne der damit gefärbten Kugeln Abweichungen, so liegen dieselben augenscheinlich in Differenzen der Sättigung. Nur das Rhodophan tritt in der Retina grösstentheils nicht in voller Reinheit auf, da die es enthaltenden Kugeln mehr rubinroth, als purpurn zu nennen sind. Wo das Pigment fein vertheilt in den Zapfennengliedern nach vorn verbreitet vorkommt, zeigt es jedoch die Purpurfarbe deutlicher, ebensò zuweilen in den grösseren Kugeln stark belichteter Netzhäute. Das Rhodophan kommt hiernach vermuthlich meist gemischt mit etwas Xantophan in den Oelkugeln vor. Die Präexistenz der Chromophane wird weiter erhärtet durch die von SCHWALBE an den Oelkugeln gefundene Jodreaction, denn dieselbe fällt in dem Grade intensiver aus, je tiefer die Kugeln gefärbt sind, an den gelbgrünen und orangen grünlichblau, an den rothen dunkler, grünlicher und ist von derselben schmutzigeren Nuance besonders in den diffus gefärbten Innengliedern der Taube. Vollkommen das Gleiche ist an den 3 isolirten Chromophanen zu sehen, wo die Reaction am besten nach schwachem Ansäuern mit Essigsäure, durch Mischungen von Jodkalium mit alkoholischer Jodlösung, nur schneller und intensiver als an den Oelkugeln, deren Fett etwas hinderlich ist, erhalten wird.

Nach CAPRANICA<sup>2</sup> färben sich die bunten Oelkugeln der Netzhaut und das daraus extrahirte alle 3 Chromophane in Mischung enthaltende Fett mit concentrirter Salpetersäure und mit Schwefelsäure dunkelgrünblau bis blau. Das Chlorophan und das Xantophan werden mit Salpetersäure, die salpetrige Säure enthält, blaugrün, mit concentrirter Schwefelsäure dunkelblau, während das Rho-

---

1 TALMA, Onderz. g. i. h. physiol. Lab. t. Utrecht III. II. R. S. 259.

2 CAPRANICA a. a. O.

dophan durch erstere nur sehr langsam blass blaugrün, durch letztere erst schwarzblau, dann dunkelbraun wird.

Die Chromophane besitzen, abgesehen von der Veränderlichkeit im Dunkeln, die sich auch an dem isolirten Chlorophan und Xanthophan geltend macht, einen gewissen Grad von Lichtempfindlichkeit, der zwar nicht entfernt mit dem des Sehpurpurs zu vergleichen ist, aber dem des Lipochrins und Luteïns nahe steht, ohne diesen übrigens zu erreichen. Ausser in alkoholisch-ätherischen und Fettlösungen oder in Benzol macht sich die Lichtempfindlichkeit auch an den wenig Seife enthaltenden, trocknen oder damit durch Galle in wässrige, sehr verdünnte Lösung gebrachten Pigmenten geltend. Im besten Falle werden sehr dünne Schichten des Chlorophans an direktem Sonnenlichte in einigen Stunden farblos, solche des Xanthophans etwa in der 3fachen, des Rhodophans kaum in der 20fachen Zeit. Wie MAYS fand, bleichen in CO<sub>2</sub> trocken eingeschlossene Tauben-netzhäute nicht oder ungemein langsam im Vergleiche zu in Luft exponirten. Diese Lichtbleiche ist also wie die des Fuscins vom Sauerstoff abhängig und dürfte auf einem Oxydationsprocesse beruhen.

Ozon entfärbt die Chromophane im Dunkeln, das Chlorophan am schnellsten, das Rhodophan sehr langsam.

#### Anhang: Retinale Farbstoffe der Wirbellosen.

Im Auge der Wirbellosen sind Pigmente so häufig und bei den niederen Formen so charakteristisch, dass farbige Anhäufungen an lichtzugänglichen Stellen gern für Augen unvollkommenster Entwicklung genommen werden, wo nur irgend Andeutungen von Sehvermögen vorliegen.

Bekannt und leicht zu untersuchen sind die grossen purpurn bis violett gefärbten Sehstäbe von *Astacus fluviatilis*. Dass diese Farbe nicht von Sehpurpur herrühre erhellt schon aus dem Umstande, dass man sie ohne allen Lichtschutz stundenlang untersuchen kann und aus der Constanz ihres Vorkommens sowohl bei dunkel gehaltenen, wie bei lange besonnenen oder in der Sonne abgestorbenen Krebsen. In dünnem Salzwasser zerlegte Krebsaugen verlieren die Stäbchenfarbe bei 47° C. im Dunkeln, aber auch bei mittlerer Temperatur nach dem Zugiessen gesättigter NaCl-Lösung. Der violette Farbstoff ist in Galle löslich und geht sammt dem den Stäben anhaftenden, schwarzen Pigmente durch das Filter. Hat sich das ungelöste Pigment nach einigen Stunden abgesetzt, so findet man darüber stehend eine schön violette, klare Flüssigkeit, welche ihre Farbe erst nach vieltägiger intensivster Besonnung verliert, ohne zuvor gelb zu werden.

Unter den Sehstäben der Insecten sind nur die von *Locusta viridisima* im hier interessirenden Sinne berücksichtigt, von denen CHATIN<sup>1</sup>

1 CHATIN, Compt. rend. XXV. p. 447.

irrhümlich angegeben hatte, dass sie der Retinafarbe des Frosches vergleichbar empfindliche Färbung besäßen; dieselbe ist in Wahrheit nicht weniger indolent, als die der Krebse.<sup>1</sup>

Die vor allen späteren Erfahrungen bei den Cephalopoden von KROHN entdeckte Rosenfarbe der Stäbchen ist nach KRUKENBERG's<sup>2</sup> Untersuchungen entweder gar nicht oder in äusserst geringem Grade durch Licht veränderlich. Lebende Exemplare von *Loligo* und von *Sepia*, 1—2 Stunden mit dem Auge gegen die Mittagssonne gerichtet, zeigten die Stäbchenfarbe so gut, wie die im Dunkeln gehaltenen, und es wich dieselbe auch im herausgenommenen und abgestorbenen Auge der Sonne nicht. Doch schien KRUKENBERG die Farbe nicht ganz constant, da im Lichte abgestorbene *Sepiolae* sie zuweilen zeigten, zuweilen nicht. Rosa Netzhäute von *Sepiola* behielten die Farbe längere Zeit in NaCl von 2—30 pCt., in Natriumphosphat und -sulphat, und in Benzol. NH<sub>3</sub> löste den Farbstoff unverändert, während derselbe durch Alkohol, Glycerin und Chlorbarium, HCl von 2 p. m., Essigsäure von 5 pCt., Oxalsäure von 4 pCt., Kupfersulphat und Sublimat zerstört wurde. Durch Galle ist das Stäbchenrosa in NaCl gelegener Cephalopodenaugen nicht extrahirbar.

Die schwarzen und rothen Pigmente im Fliegenauge werden durch wochenlanges Besonnen deutlich gebleicht. Das tief schwarzviolette Pigment des Auges von *Helix pomatia* verliert unter derselben Bedingung die violette Beimischung. Dagegen zeigt das zwischen den Sehstäben des Hummers befindliche, schwarzviolette Pigment, auch in dünnster Schicht ausgemalt, nach sommerlangem Belichten nicht die geringsten Unterschiede zwischen bedeckt und unbedeckt gehaltenen Stellen.

## ZWEITES CAPITEL.

### Veränderungen der Netzhaut beim Sehen.

Wie fein unser bewusstes Empfinden Erregungsvorgänge der Sinnesorgane zu erkennen und ermessen gestattet, so bleibt doch alle in dieser subjectiven Weise geführte Untersuchung der Empfindung unvollständig und einseitig bis zu dem Augenblicke, wo dieselbe mit der Feststellung objectiv erkennbarer Vorgänge an dem erregten Organe zu verbinden ist. Beim Hörsinne wurden bekanntlich zuerst durch die auf Töne erfolgenden, sichtbaren Vibrationen feiner Härchen am Gehörorgane von *Mysis* objective Zeichen des Beginnes der Empfindung von V. HENSEN<sup>3</sup> entdeckt, beim Seh Sinne durch die von HOLM-

1 W. KÜHNE a. a. O. I.

2 C. FR. W. KRUKENBERG, Unters. aus dem physiol. Institut. z. Heidelberg II. S. 58.

3 V. HENSEN, Ztschr. f. wissensch. Zool. XIII. S. 319.

GRE<sup>1</sup> nachgewiesenen Aenderungen des electromotorischen Verhaltens der Netzhaut im eröffneten und halbirtten Auge unter dem Einflusse mässigen Lichtes. Ist an dem Zusammenhange der Retinaströme mit dem Sehepithel noch zu zweifeln, bevor nicht deren vielleicht ausschliessliche Beziehung zur grauen Substanz der Netzhaut, also zum Leitapparate des peripheren Sehorganes klar gestellt worden, so liefert die schon genannte wichtige Entdeckung BOLL's<sup>2</sup>, dass die Netzhaut im intensiv belichteten Auge des lebenden Frosches blässer, im länger geblendeten farblos wird, eine Thatsache objectiver Natur, welche während des Sehens entstandene Veränderungen in den Sehzellen bezeugt.

Seit den im vor. Cap. gegebenen Beweisen der ausschliesslichen Abhängigkeit der Purpurbleiche an der isolirten Netzhaut vom Lichte, kann an ein grundsätzlich anderes Verhalten des Sehpurpurs im lebenden Auge um so weniger gedacht werden, als wir denselben hier ebenfalls durch kein anderes Mittel vertreiben können, wie durch das Licht. Namentlich sind alle mechanischen und electricischen Wirkungen, die bekanntlich starke Netzhauterregung mit lebhafter Lichtempfindung erzeugen, am Auge lebender Thiere ohne jeden Einfluss auf dessen Purpur: wenn wir die Farbe gebleicht finden, so ist nur auf das Licht, als die primäre Ursache, nicht auf irgend welchen vom Lichte zuvor erzeugten, nervösen Erregungsvorgang, in dessen Folge der Purpur bleiche, zu schliessen. Die freilich sehr bedeutenden, vornehmlich am lebenden Froschauge, im Gange der Lichtbleiche bemerklichen Abweichungen von dem bisher für die isolirte, überlebende oder abgestorbene Netzhaut berichteten Verlaufe, bedürfen deshalb noch einer besonderen Erklärung; dieselbe folgt im II. Abschnitte dieses Capitels.

## I. Photochemische Zersetzungen in der sehenden Netzhaut.

### 1. Verhalten der Stübchen.

Um trotz der Präparation vor Natronlicht farblose Netzhäute zu finden, genügt es dieselben dem Auge eines 10—15 Minuten gegen die unbedeckte Sonne gehaltenen Frosches oder eines mit erweiterten Pupillen, einige Zeit mit freier Umschau am ungehinderten Tageslichte verweilenden Kaninchens zu entnehmen. Diffuses gutes Tageslicht pflegt im Freien lebende Frösche etwa in 30 Minuten des Purpurs

<sup>1</sup> HOLMGREN a. a. O.

<sup>2</sup> BOLL, *Monatsber. d. Berliner Acad. und Acad. d. Lincei* — a. a. O.



zu berauben, in geschlossenen Räumen viel langsamer, oder gar nicht, wie z. B. in unsern Breiten zur Zeit der winterlichen Sonnenhöhe, bei einer sonst für alle gewöhnlichen Beobachtungen ausreichenden Helligkeit; die Netzhaut wird dann höchstens reinroth, chamois oder gelb gefunden.

**Optographie.** Die Retina wird im lebenden oder im abgestorbenen Auge in situ erhalten, ganz wie die isolirte, nur soweit gebleicht, als das Licht sie trifft und mit so vollkommener Begrenzung der Wirkung, dass die von den brechenden Medien auf dem Augengrunde entworfenen Bilder, wenn sie scharf sind, auch scharfe helle bis farblose Zeichnungen in der purpurnen Fläche der Stäbchenschicht, also Photographieen oder Optogramme hinterlassen. Diese schönen und messbaren graphischen Darstellungen des gesehnen Lichtes liefern den vollkommensten Beweis für dessen directe und locale Wirkung auf den Purpur, welche jeden Gedanken an etwaiges Schwinden des Farbstoffes durch allgemeinere Effecte, wie Resorption und dergl. fern hält und gewähren zugleich das beste, meist unentbehrliche Mittel, um über die wichtigsten Einzelheiten des photochemischen Processes zu entscheiden. An einigermassen frischen, ausgeschnittenen Kaninchen- oder Rindsaugen erhält man die Bilder leicht durch Exponiren auf dem Grunde eines cylindrischen, innen geschwärzten Kastens von 50 Ctm. Durchmesser und 25 Ctm. Höhe, der mit einer matten Glastafel bedeckt ist, auf welcher 4—5 Ctm. breite und ebensoweit von einander entfernte Streifen schwarzen Papiers das Object bilden. Die Belichtung geschieht am freien Himmel, oder unter einem guten Oberlichte, je nach der Helligkeit während 2—7 Minuten, worauf die Netzhaut, vor Natronlicht, entweder sogleich unter Salzwasser, oder nach 24 stündigem Liegen des halbirtten Auges in Alaun von 4 pCt. abgehoben und flottirend oder nach dem Abtrocknen auf die glasirte, convexe Seite eines Porzellanschälchens gespannt am Tageslichte betrachtet wird. Weniger sicher aber zu manchen Zwecken genügend erhält man Optogramme, indem man das Auge einfach unter ein Oberlicht mit breiten Rahmen, oder schräg gegen den Himmel gerichtet, in Entfernung von 1—2 Metern einem beliebigen Fenster mit breiten Pfosten, zugewendet aufgestellt, plötzlich enthüllt und später wieder verdeckt.

**Optographische Methode.** Zur Gewinnung im Leben entstandener Optogramme empfiehlt sich ein fensterloses Zimmer, das nur mit einem Oberlichte versehen ist, welches in Gestalt eines Lichtschachtes bis auf etwa 30 Ctm. gegen den Arbeitstisch hinabragt und unten durch eine matte Glastafel geschlossen ist. Einige Rahmen

und Falze gestatten hier Scheiben mit schwarzen Figuren, nach Bedürfniss farbige Gläser und eine Holzplatte zum raschen Enthüllen und Verdecken des Objectes einzuschieben. Die zweckmässigen Maasse



Fig. 7. *A* Netzhaut eines im Dunkeln gehaltenen Kaninchens. *a* die ausgebohrte Papille, *bb* weisser Streif markhaltiger Nervenfasern mit schwach angedeuteten Blutgefässen, darunter die am intensivsten purpurn gefärbte Schleiste. — *B C* Kaninchennetzhäute mit Optogrammen, in *B* von einem Fenster, dessen unterste Scheibenreihe verdunkelt werden, *C* von einem 4 Meter entfernten Oberlichte. — An Präparaten, die auf Porzellanschälchen aufgetrocknet worden (vergl. Fig. 8), ist der weisse Streif kaum zu erkennen, weil die Netzhaut hinter demselben mit einer continuirlichen Schicht purpurner Stäbchen bedeckt ist.

der Einrichtung sind: obere Oeffnung des Lichtschachtes auf dem Dache, mit schräg nach Süden gerichteter klarer Glasscheibe, 65 Ctm. breit, 88 Ctm. lang, Höhe des Schachtes = 280 Ctm., untere Oeffnung von 45 und 55 Ctm. Seite, mit 5 hellen und 4 undurchsichtigen Streifen von je 5 Ctm. Breite. Der Lichtschacht ist innen weiss, der Arbeitsraum überall matt schwarz gestrichen und nur von Natronflammen erhellt. Unter dem Mittelpunkt des Objectes befindet sich eine Marke auf dem Arbeitstisch, nach welcher Kopf und Auge des Thieres zu orientiren sind. Kaninchen sind zu den Versuchen am bequemsten. Man befestigt sie in bekannter Weise und fixirt das Auge, dessen Corneascheitel 25 Ctm. unter dem Mittelpunkte des Objectes stehen soll, wenn ohne Curare und künstliche Respiration, die oft entbehrlich sind, gearbeitet wird, durch 2 in die Conjunctiva und durch einen in das knorpelige Lid gelegte Fäden, die an passenden Vorsprüngen des Kopfhalters befestigt werden. Wo die Fäden nicht zur



Fig. 8. Optogramm auf der Netzhaut des Kaninchens von einer mit schwarzen Streifen belegten matten Glasscheibe.

Verwendung kommen, ist das Auge durch einen Lidhalter zu öffnen. Je nach der Lichtintensität (nur directes Sonnenlicht ist ausgeschlossen) und nach der Pupillenweite, welche in den meisten Fällen, auch zur Vermeidung accommodativer Aenderungen, mit Atropin maximal gemacht wird, genügen 10 Secunden bis 7 Minuten zur Erzeugung des Bildes. (v. Fig. 8.) Nach beendigter Aufnahme wird das Thier geköpft und das Auge der schon mitgetheilten Alaunbehandlung unterworfen. Um

die Bilder länger zu conserviren, hält man sie etwa 8 Tage im Dunkeln trocken, worauf die Färbung des entstehenden Sehgelb

wenigstens, bald so echt wird, dass sie kaum mehr am Lichte verschwindet.

Optographie am Frosche. Wegen der geringeren Kostspieligkeit des Materials und wegen mancher nur an Thieren mit grossen Stäbchen zu entscheidenden Fragen ist es nöthig locale Ausbleichungen auch am Froschauge vornehmen zu können. Besondere Schwierigkeiten liegen hier in den geringen Vortheilen, welche die Alaunhärtung erzielt, in der erforderlichen langen Belichtung und in der durch die Belichtung erschwerten Entfernung des Pigmentepithels von der Stäbchenschicht. Wie gross der letztere Uebelstand sei, erhellt schon aus BOLL's erster Angabe, dass die Netzhaut aus belichteten Froschaugen in Folge einer Consistenzveränderung überhaupt nur in schwarzen Fetzen herauszubekommen sei<sup>1</sup>; es war daher vor Ueberwindung dieser Klippe ganz unmöglich die localisirte Lichtwirkung an diesem Objecte nachzuweisen.

Durch folgende Mittel wird den genannten Missständen begegnet; 1. um die Netzhaut unzerrissen hervorzubringen genügt Abschneiden der Verwachsung des Opticus mit der Sclera, wie es seit der Feststellung des Verhaltens der isolirten Retina gegen Licht jetzt allgemein getübt wird. Die am Aequator, im halbirtten Auge gefasste Retina lässt sich dann immer, sei es mit oder ohne Epithel, unbeschädigt herausziehen, da sie auch durch Belichtung keineswegs erweicht. 2. um das Haften des schwarzen, natürlich jedes Bild verdeckenden Epithels, an der belichteten Stelle zu vermeiden, wird entweder das Bild so klein gemacht, dass die Epithelzellen hier noch im Zusammenhange mit der ganzen übrigen nicht haftenden Epitheldecke im Bulbus zurückbleiben, oder es werden Mittel angewendet, welche das Haften nicht aufkommen lassen. Zum ersteren genügt Kleinheit oder grosse Entfernung des gesehenen Objectes, indem man als solches z. B. eine Gasflamme oder ein gut beleuchtetes Quadrat aus mattem Glase von etwa 3 Ctm. Seite und 40 Ctm. Entfernung verwendet, zum zweiten sehr längsame Bleichung in 1—2 Stunden bei schwachem Lichte, oder als das beste aller Mittel, das, wenn nicht gerade rothe Beleuchtung verwendet wird, immer anschlägt, nämlich Erzeugung von Oedem, indem man die ohnehin zu curaresirenden Frösche zuvor längere Zeit in Wasser legt, was die Trennbarkeit des Epithels von den Stäbchen ausgezeichnet befördert. Ist das Oedem gut entwickelt, so genügt es in dieser Beziehung selbst für directes Sonnenlicht, so dass man versucht wird zu glauben, es könne zur Erzielung

1 Vgl. BOLL, Monatsbl. d. Berliner Acad. 1878. 11. Jan.

von Optogrammen innerhalb der beim Frosche kurz zu nennenden Zeit von 10 Minuten dienen. Leider ist dies nicht der Fall, denn wenn man einen solchen Frosch in einem übrigens verdunkelten Zimmer, in welches durch den fast geschlossenen Laden nur ein verhältnissmässig schmaler Lichtstreif fällt, gegen die Sonne wendet und das Thier auch möglichst constant in dem mit der Erde bewegten Lichtstreif liegend erhält, so ist die Ausbleichung immer eine äusserst diffuse, die keinen Schluss auf locale Wirkung des Lichtes in der lebenden Netzhaut zulässt. Im Allgemeinen ist daher beim Frosche die Regel festzuhalten, viel Zeit an den Versuch zu wenden und mit gedämpftem Lichte zu arbeiten. Der Erfolg ist dann ein vortrefflicher.

Bei den Optogrammen des Froschauges giebt es eine beachtenswerthe Quelle von Täuschungen darin, dass oft weisse, scharf begrenzte Stellen in der Netzhaut nicht durch Bleichung, sondern durch Ausreissen und Zurückbleiben der farbigen Stäbchen am Epithel des Augengrundes entstehen. Man erkennt solche Pseudooptogramme ohne Mühe mikroskopisch, an dem ausschliesslichen Vorkommen der Zapfen innerhalb der farblosen Stellen, während die echten Optogramme dort überall regelmässigen Besatz mit farblosen Stäbchen zeigen, unter denen auch keine grüne vorkommen, was beiläufig auch für diese den localen Einfluss des Lichtes beweist. Gute Optogramme sind oft so scharf, dass die Figuren noch bei 100 facher Vergrösserung kaum diffus berandet erscheinen. Bei der Säugernetzhaut giebt die mikroskopische Untersuchung einiger mit der Flachscheere, von der Rückfläche der weissen Stellen entnommener Stücke, auch an Alaunpräparaten vollkommen Sicherheit, dass der dichte Stäbchenrasen überall erhalten ist.

Die Optogramme. Die vorerwähnten Objecte von 5 Ctm. Breite liefern im Kaninchenauge bei 25 Ctm. Entfernung scharfe Bildstreifen von 1,5 mm., im Froschauge bei 15 Ctm. Abstand im Centrum der Retina solche von etwa 0,6 mm. Breite. War richtig expnirt, so ist die Breite der hellen Streifen gleich der der dunklen, nach Ueberexposition diese kleiner als jene, so dass die dunklen zuletzt kaum mehr bemerkbare, ganz schmale, verwaschene gelbe Linien darstellen. Deshalb eignet sich das genannte Streifenobject zur Optographie besser, als viele andere und verdient namentlich den Vorzug vor Schachbrettmustern, deren Bilder zwar zu erhalten, aber nach falscher Exposition oft schwer zu finden sind.

Da die Kaninchenetzhaut eine Sehleiste besitzt, welche entweder in den Stäbchen concentrirteren Purpur oder längere Stäbchen besitzt, deren Ausbleichung mehr Zeit oder intensiveres Licht als die Umgebung erfordert, so lässt sich hier der Gang des photochemischen Processes besonders gut beurtheilen, indem man die Unterschiede der Bilder auf und neben der Leiste beachtet. Dieses Vor-

theiles wegen empfiehlt es sich das Optogramm stets so anzufertigen, dass die Bildstreifen die Sehleiste kreuzen, das Streifenobject also senkrecht zum Netzhauthorizonte einzustellen. Ausserdem ist es gut die Kopfaxe so zu drehen, dass der grössere Theil des Bildes auf die unter dem Horizonte der Netzhaut befindliche, homogenere und besser als die obere, überdies mit dem Balken markhaltiger Nerven versehene, gefärbte Fläche fällt.

In der lebenden Netzhaut geht die Verfärbung des Sehpurpurs durch ähnliche Stufen, wie an der isolirten Membran oder an der Purpurlösung: sie wird reinroth, ziegelroth, orange, rosa, chamois, gelb, bevor sie ganz farblos wird. Die erste Spur des Optogramms ist daher eine diffuse, nur an der Richtung der Streifen kenntliche, rothe Zeichnung auf purpurnem Grunde; ganz im Anfange, bei bestem Lichte, schon nach Exposition von 5 Secunden, ist nur ein Streif im Centrum so angedeutet, während nach 10 Secunden bereits mehrere erscheinen. Auf der Sehleiste sind diese Bilder noch nicht bemerkbar. Ist das Bild orange, so zeigt die Sehleiste entsprechend reinrothe Flecke, ist es rosa, so beginnen orange gezeichnete Stellen auf der Leiste u. s. w.; es ist also die Leiste immer etwa um eine Stufe neben der Fläche im Rückstande. Scharf wird die Zeichnung erst beim Uebergange von orange zu rosa, dann aber oft schon so, als ob die Grenzen mit dem Lineal gezogen wären. Die Lichtwirkung ist im Kaninchenauge so localisirt, dass ein Bild mit völlig farblosen Streifen, nicht rothe oder orange, sondern purpurne Zwischenbänder zeigt, wenn richtig exponirt worden. Reinrothe, statt purpurner Streifen, neben farblosen zeigen also den ersten Grad der Ueberexposition an, der endlich auf der Fläche schon zu finden ist, wenn die Exposition für die Leiste gerade richtig gewesen. Die weiteren Uebergänge von der Ueberexposition bis zur vollkommenen Verwischung des Bildes bedürfen keiner Erörterung; je nach der Lichtintensität und Pupillenweite erscheinen solche Bilder von der 45. bis 120. Secunde der Expositionszeit an.

Da die letzte Farbenspur auf der Kaninchenetzhaut in den am Tageslichte erzeugten Optogrammen stets gelb ist, kann man auch für das lebende Auge, in welchem die Sehfarbstoffe kaum in ein indolentes Stadium treten dürften, nicht zweifeln, dass das Sehgelb etwas weniger lichtempfindlich ist, als der Sehpurpur.

#### Wirkung des farbigen Lichtes auf die lebende Netzhaut.

Nach den ersten von BOLL an lebenden Fröschen vorgenommenen farbigen Belichtungen sollte kein monochromatisches Licht die

Retina völlig entfärben, ein Theil sie wenig, ein anderer sie stark verändern, jedes sie in charakteristischer Weise verfärben und nur das weisse Licht sie vollkommen bleichen.<sup>1</sup> Seit aber erwiesen worden, dass die isolirte Netzhaut nicht durch Absterben, sondern durch Licht und auch durch farbiges vollkommen bleicht<sup>2</sup>, wurde von BOLL das letztere wenigstens für grünes, blaues und violettes Licht auch dem lebenden Auge zugestanden und nur für die Vorstadien der Entfärbung, charakteristische, namentlich nach Verwendung des brechbareren Lichtes, an dessen Farben erinnernde Nuancirung behauptet. Das blaue Licht sollte, gleichviel ob durch Absorption oder durch Brechung im Spectrum erhalten, das wirksamste sein, also das grüne unter allen Umständen an Einfluss übertreffen, gelbes und rothes allein keine Entfärbung erzeugen, indem das gelbe die Eigenfarbe der Netzhaut erhalte, das rothe die seitdem von BOLL im Dunkelauge für reinroth genommene Normalfarbe, zu bräunlichem Purpur vertiefe.<sup>3</sup>

Beleuchtungsmittel. Da farbiges Licht nicht von derselben Intensität, wie weisses gemischtes Tages- oder Sonnenlicht zu haben ist, so bedarf das Auge hier bis zur erkennbaren Veränderung der Netzhaut, vollends bis zur Bleichung, bedeutend längerer Exposition, als in den bisher genannten Fällen. Ohne directes Sonnenlicht, dessen es zur Darstellung objectiver Spectra ohnehin bedarf, sind derartige zum grossen Theile mit Absorptionsfarben vorzunehmende Versuche kaum anzustellen. Für den Zweck genügend reine Absorptionsfarben werden durch farbige Gläser oder durch Flüssigkeiten erhalten, Roth mittelst des gewöhnlichen durch Kupferoxydul gefärbten Glases oder durch Lösungen von Pikrinsäure mit Carminsäure, auch durch passend verdünntes Blut, Grün durch mit Chromoxyd gefärbtes Glas, oder mittelst hintereinander folgender Schichten von Kupfervitriol und Pikrinsäure, Blau und Violet durch Kupferoxydammoniak. Blaue Gläser, die nicht bedeutende Mengen Roth durchliessen, sind nicht käuflich, ebensowenig gelbe, die anderes Licht gehörig ausschliessen. Durch Absorption sind also nur Roth und Grün brauchbar zu erhalten, Blau nur gemischt mit Violet und ausschliesslich durch Flüssigkeiten. Für das Gelb bleibt die Natronflamme, deren Intensität, wenn sie ausser den gelben D-Linien kein diffuses Spectrum geben soll, freilich zu wünschen lässt, übrig. Vor dem Gebrauche sind die Absorptionsfarben auf ihre Reinheit zu prüfen, indem man das maximale im Laufe des Versuches mögliche Licht, meist directes Sonnenlicht, nach seinem Durchgange durch die Absorbenten spectroscopisch prüft. Bei den Spectralfarben erwächst aus der theilweise geringen Intensität, wenn ihr Licht einigermaassen monochromatisch sein soll, eine besondere Schwierigkeit. Ausser der gewünschten Farbe sind alle Theile des Spectrums

1 BOLL, Accad. d. Lincei. 6. Jan. 1877.

2 Vgl. KÜHNE, Zur Photochemie der Netzhaut. 5. Jan. Heidelberg 1877.

3 BOLL, Monatsber. d. Berliner Acad. 1877. 11. Jan. und Arch. f. Anat. u. Physiol. a. a. O.

vollkommen abzublenden und es müssen die durch das Diaphragma fallenden Strahlen noch mit einer Convexlinse so gebrochen werden, dass ihre lineare Vereinigung etwa in den vorderen Brennpunkt des Auges fällt, um auf der Netzhaut ein schmales, bandartiges Bild und ein entsprechendes Optogramm zu erzeugen. Zu diesen Versuchen wurden bis jetzt nur mit Curareödem behaftete Frösche geeignet gefunden.

Wirkung der langwelligen Strahlen. Das rothe, den Sehpurpur am wenigsten zersetzende Licht ist gleichwohl fähig die Netzhaut des lebenden Auges vollkommen zu bleichen. Es muss nur intensiv genug sein. Setzt man normale Frösche im Hochsommer unter mehrere Lagen rothen Glases, welches von directem Sonnenlichte nur die Strahlen von *A* bis *C* für unser Auge kenntlich durchlässt, so werden ihre Stäbchen ohne Ausnahme nach etwa 2 Stunden gänzlich entfärbt gefunden. Die Netzhaut kommt darauf freilich vom Epithel gleichmässig bezogen, als sammetschwarzes Häutchen zu Tage, an welchem nur die mikroskopische Betrachtung von der Rückfläche die Stäbchen in grosser Zahl, als farblos glänzende Stifte durch den braunen Pigmentbrei nach hinten ragend erkennen lässt. Wo es gelingt das Epithel vor weiterer Belichtung am unschädlichen Natronlichte stellenweise abzuschaben und grössere Stäbchengruppen intact zu erhalten, erweisen sich diese als ganz farblos. Um die Epithelschicht leichter abzutrennen, giebt es kein anderes Mittel, als Erwärmung stark ödematöser Frösche während der Rothbelichtung auf mehr als 30° C., was durch mässiges, mit dem Thermometer überwachtes Kühlen der sich in der Sonne bis zur Erzeugung der Wärmerstarre erhaltenden Belichtungsgefässe erzielt wird.

Die Netzhaut erwärmter und ödematöser Curarefrösche trennt sich zwar in allen Fällen leicht von der Epithelschicht, wird aber besonders nach rother Belichtung damit nicht ganz pigmentfrei, da zwischen den Stäbchen noch mit Fuscinnadeln versehene, abgerissene Fortsätze der Epithelzellen stecken. Dies ertheilt der entfärbten Stäbchenschicht leicht ein graues und schmutziges Ansehen, an welchem die Stäbchen selbst ganz unbetheiligt sind. Wird die Rothbelichtung nach 1 oder 1½ Stunden unterbrochen, so ist dieses Verhalten des Pigmentepithels bereits ebenso ausgeprägt, während sich die Netzhautfarbe noch mehr oder minder erhalten, aber natürlich im Anblicke der ganzen Membrana zum Braun vertieft zeigt. Mikroskopisch durch die lange Axe betrachtet ist hier an den Stäbchen immer nur Aufhellung der Farbe zum reinen Roth, zum Orange, endlich bis zum blassesten Gelb, oder z. B. nach nur ½ stündiger Exposition, die gewöhnliche, keineswegs mehr vom Roth abgewendete und zum Violet in erhöhtem Maasse neigende Purpurfarbe zu erblicken. Um dem Ein-

wande zu begegnen, dass das mit dem Erwärmen combinirte Oedem abnorme Zustände bedinge, was gewiss zutrifft, insofern solche Netzhäute leicht Pseudooptogramme bekommen, muss erwähnt werden, dass sämtliche ebengenannten, das Verhalten der Stäbchenfarbe betreffenden Angaben auch für die durch Schaben vom Epithel z. Th. befreiten Präparate, sowie für die durch das Epithel hindurch betrachteten gelten.

In einzelnen seltenen Fällen stösst man auf Froschaugen, deren Retina nach langem Dunkelaufenthalte reinroth ist, was auf Reste abnormer Weise (vergl. S. 286) intra vitam indolent gewordenen Sehgelbs zu beziehen ist. Um vor solchem sehr vereinzelt, unter vielen Beobachtungen als störend kaum zu vermuthenden Falle ganz gesichert zu sein, genügt es Rothbelichtungen partiell, also optographisch auszuführen, indem man den Frosch mitten unter ein zur Hälfte schwarz verdecktes, rothes Glas legt, und die beiden Netzhauthälften zu vergleichen. Ist ein Unterschied vor vollendeter Bleichung zu bemerken, so besteht er immer in der grösseren Deutlichkeit der purpurnen Nuance und in der Tiefe der Farbe auf der Seite, wo das Epithel leichter zu entfernen ist, also auf der unbelichteten, gegenüber der anderen, wo die einzelnen Stäbchen roth, orange oder gelb sind.

Durch rothes Spectrallicht werden an der Froschnetzhaut bezüglich des Epithels dieselben Veränderungen erzeugt, wie beim Sehen durch rothe Gläser, doch ist das Spectralroth zu schwach, um daneben mehr als Uebergang des Purpurs in Orange zu bewirken.

Im atropinisirten Kaninchenauge erweisen sich die rothen Strahlen ebenfalls schwach wirksam. Da directer Sonnenschein hier zur Erzielung scharfer Resultate unzulässig ist, kann nur im Allgemeinen angegeben werden, dass hellstes diffuses Tageslicht durch eine rothe Scheibe gedämpft, unter den für die Optographie vorhin erwähnten Einrichtungen niemals eher, als nach 30 Minuten Wirkung erzielt. Wird das Object zur Hälfte schwarz verdeckt, so findet man die Netzhaut auf der Bildseite zu dieser Zeit reinroth, auf der andern purpurn, nach etwa 40 Minuten orange, nach 1 Stunde hellgelb. Für die Erkenntniss der wahren Wirkungsweise langwelliger Lichtstrahlen auf den Sehpurpur im Leben, sind diese Versuche besonders maassgebend, weil die hier mit allen Vortheilen verwendbare Alaunhärtung stets völlig pigment- und epithelfreie Netzhäute liefert; durch dieselben wird auf das bestimmteste entschieden, dass dieses Licht durchaus keinen Umschlag zu tieferen Netzhautfarben bedingt, sondern, wenn es wirkt, wie jedes andere nur bleicht und zwar in einer das Sehgelb am meisten verschonenden Weise.

Ueber die Wirkung des gelben Lichtes liegen nur insoweit Er-



fahrungen vor, als man weiss, dass alle Vorbereitungen zu optographischen Versuchen an Fröschen, Hunden und Kaninchen vor Natronlicht beinahe so gut, wie im Dunkeln vorzunehmen sind, was jedoch eine die des rothen Lichtes selbst übertreffende Wirkung nicht ausschliesst. Die Froschnetzhaut monochromatisch mittelst des Spectrums gelb genügend zu beleuchten, scheidet an der ausserordentlich geringen Breite des reinen, weder orange noch grünlich aussehenden spectralen Gelb.

Wirkung der kurzwelligen Strahlen. Die in der Chemie des Sehpurpurs erörterte Bleichungsweise des gelbgrünen, grünen blaugrünen und blauen Lichtes wiederholt sich für die Netzhäute lebender Frösche und Kaninchen mit der einzigen Abweichung hinsichtlich der vom ersten bemerkbaren bis zum letzten totalen Effecte stets erforderlichen längeren Exposition. Vom Gelbgrün und Grün des Sonnenspectrums werden die Netzhäute curarisirter Frösche in  $\frac{1}{2}$  bis 1 Stunde, vom Blau in etwa  $1\frac{1}{2}$  Stunden total gebleicht. Unter grünem Glase einerseits, unter Kupferoxydammoniak andererseits dreht sich dies Verhältniss ebenso um, wie bei der isolirten Netzhaut (vergl. S. 280) und eine Mischung des gesammten Blau und Violett des Spectrums steht der Wirksamkeit nicht nur des gelbgrünen, sondern auch des reingrünen und blaugrünen Spectralabschnittes so bedeutend nach, dass auch beim Purpur der lebenden Netzhaut von einer Verstärkung des physiologischen Effectes der blauen Strahlen durch Combination mit den violetten kaum etwas zu bemerken ist.

Im lebenden Froschauge sind die von der isolirten Netzhaut bekannten, nach farbiger Belichtung vor gänzlicher Entfärbung entstehenden Bleichungsnuancen ebenfalls, obschon weniger deutlich zu erkennen. Bis zum Grün erzeugt das Spectrallicht als letzte Vorstufe gelbe, im Grün und Blaugrün chamois, im Blau und Violett hellrosa bis lila gefärbte Netzhäute, also mit abnehmender Wellenlänge weniger Sehgelb. Da alles Licht, gemischtes, wie monochromatisches, Epithelpigment zwischen die Stäbchen nach vorn treibt, so werden die Bleichfarben ohne mikroskopische Betrachtung meist braun oder grau, zu Schmutzfarben nuancirt gefunden, welche jedoch den einzelnen Stäbchen niemals zukommen; Charakteristisches für das zur Bleichung verwendete Licht findet sich darin nicht.

Auf Grund aller vorliegenden Erfahrungen kann die Beziehung und Abhängigkeit der Bleichungsnuancen an der Stäbchenfarbe von der Beschaffenheit des zur Wirkung verwendeten Lichtes durch folgende Sätze<sup>1</sup> ausgedrückt werden:

<sup>1</sup> Vgl. A. EWALD und W. KÜHNE, Vom Einflusse des farbigen Lichtes auf den Sehpurpur des lebenden Auges a. a. O. S. 395—411.

1) In der isolirten, wie in der lebenden Netzhaut entsteht durch die photochemische Zersetzung des Sehpurpurs nur *ein* farbiges Product; dieses ist das Sehgelb, dessen quantitatives Verhältniss zum noch unzersetzten Purpur die Netzhautfarbe vor Vollendung der Lichtbleiche bestimmt.

2) Wo das Sehgelb ebenso so schnell oder schneller zersetzt wird, als der Purpur (im kurzwelligen Lichte) wird die Netzhaut rosa oder lila, wo das Umgekehrte stattfindet (im langwelligen Lichte) roth, orange, chamois oder gelb.

## 2. Verhalten der Zapfen.<sup>1</sup>

Wie unerheblich die Lichtempfindlichkeit der Chromophane sein mag, so könnte vielleicht grössere photochemische Zersetzlichkeit derselben in den Oelkugeln des lebenden Vogelauges vorausgesetzt werden, seit MAYS den Einfluss des Sauerstoffs darauf entdeckte. In Oxydationen leistet der lebende Organismus so Ueberraschendes, zur Zeit auf chemisch-physikalischem Wege ohne ihn oft Unnachahmliches, dass es auch hier dem Versuche überlassen blieb etwaige Bleichungen im Leben belichteter purpurloser Vogelnetzhäute zu erproben.

Die Pupille der Tauben und Hühner ist so starker Verengung fähig und macht gegen intensives Licht so dauernden Gebrauch davon, dass die leicht zu constatirende Uebereinstimmung im Aussehen der Zapfen geblendeter und dunkel gehaltener Vögel fast voraussetzen war. Um von der Pupille unabhängig zu werden, kann das Vogelauge nach Entfernung des dritten Lides und nach Oeffnung der äusseren Lider mit dem Halter, der Cornea beraubt und die Pupille nach dem Ausschlüpfen der Linse durch in die Iris gelegte Miniaturlidhalter, zu einem grossen, quadratischen Loche erweitert werden. Der Glaskörper fliesst aus solchen Augen, so lange sie nicht stark geneigt werden, nicht ab und es besteht darin eine so starke Absonderung, dass auch kein Schutz gegen Verdunstung nöthig wird. Zur möglichst intensiven Belichtung der jetzt direct sichtbaren Retina, wird dieselbe mittelst Heliostat und Sammellinse der unbedeckten Sonne ausgesetzt und mit einem in den Glaskörper getauchten Thermometer diejenige Einstellung der Apparate gesucht, welche keine Gefahren thermischer Reizung befürchten lässt. Die Augen aller Thiere (Vögel,

<sup>1</sup> W. KÜHNE, Fortgesetzte Untersuchungen über die Retina und die Pigmente des Auges a. a. O. II. S. 89.

Kaninchen, Frosch) können so der denkbar intensivsten Blendung unterzogen werden.

Bei der Taube ist der Erfolg, wenn überhaupt einer zu constatiren ist, das Gegentheil des vorausgesetzten. Die Netzhautfarbe vertieft sich und einzelne Farben der Zapfenkugeln werden reiner, als gewöhnlich gefunden. Die gelbgrünen Kugeln neigen mehr zum Grün, die rothen mehr zur reinen Rosenfarbe des Rhodophans, als zu dem bekannteren Rubinroth; an den Xanthophankugeln ist keine Veränderung zu bemerken. In einzelnen Fällen wird eine Einlagerung diffus feinkörnigen, gelbgrünen Farbstoffs in den Innengliedern der Zapfen mit Chlorophankugeln beobachtet, wahrscheinlich eine Neubildung von Chlorophan, bedingt durch den heftigen Lichtreiz, da die Erscheinung an im Dunkeln gehaltenen Tauben und Hühnern niemals gesehen worden.

Beim Bussard (*Buteo vulgaris*) wurden nach 10 tägiger Gefangenschaft im Dunkeln, ausser vielen farblosen Zapfenkugeln, rothe, orange und gelbgrüne von mässiger Farbensättigung gefunden, bei einem vermuthlich gleich alten Exemplare derselben Species, das 11 Tage im hellsten Lichte gehalten, dagegen gar keine farblosen, sondern ausser tief orangen und ausserordentlich dunkelrothen, nur bläulichgrüne, keine gelblichgrünen. Alles dies spricht mehr für Zunahme und Neubildung der Chromophane im belichteten Vogelauge, als für deren Zerstörung durch Licht und es könnte darnach höchstens einen gelben Farbstoff in den Zapfen geben, der dem Lichte langsam wich.

### 3. Verhalten des Epithels.

a. Das Lipoehrin. Die goldgelben Oelkugeln des Retinaepithels unterliegen bei lebend geblendeten Fröschen nachweisbaren Veränderungen: sie werden, wie BOLL andeutete, blasser und auch farblos. Hier lag anfänglich Verwechslung mit den Myeloïdkörnern, die erst später gefunden wurden, vor, aber es ist gleichwohl zweifellos, dass die Oelkugeln sich wirklich verändern; ihre Farbe wird heller, blass citrongelb, verschwindet selbst und es treten höchst merkwürdige Theilungen an ihnen auf, die vermuthen lassen, dass sie sich durch Aufnahme anderer Stoffe aus dem Zellenleibe zuvor in Gebilde verwickelterer Structur und Mischung umwandeln. Grössere Oelkugeln finden sich nach Blendungen umgeben von Häufchen kleinerer und einzelne Zellen enthalten nur diese letzteren. Je kleiner die Kugeln geworden, desto weniger ist daran meist, trotz der Schichtung zu Haufen, von Färbung zu sehen. Von den Myeloïdkugeln sind die

entfärbten Oelkugeln natürlich ausdrücklich erst durch das Verhalten zu Alkohol-Aether, Galle und Osmiumsäure (vergl. S. 246) zu unterscheiden. Aus noch mitzutheilenden Gründen zeigen sich die Oelkugeln nach maximaler Blendung, bei künstlich erweiterter Pupille, nicht an der am stärksten belichteten Stelle, sondern in deren Umkreise am meisten erblasst.

b. An den Myeloïdkörnern ist eine Lichtwirkung wohl wahrscheinlich, aber nicht erwiesen. Sie können fehlen, und in grosser, wie in kleiner Menge in Dunkel- wie in Hellaugen angetroffen werden. Am wahrscheinlichsten ist es, dass ihr Auftreten und Schwinden im Zusammenhange stehe mit Processen, die auf die Lichtwirkung im Dunkeln folgen, oder während continuirlicher, mässiger Belichtung stattfinden.

c. Das Fuscine scheint im Leben durch intensivste Blendung oder durch lang dauernde, gute Belichtung zu bleichen. Es gilt dies zwar nicht für die zwischen den Stäbchen und Zapfen vorgedrungenen, niemals Spuren von Verfärbung zeigenden Pigmentnadeln, welche besonders in der Froschetina wegen der Brechung des Lichtes an den Paraboloiden der Innenglieder zur Stäbchenaxe am wenigsten Licht erhalten, sondern nur von solchen Nadeln, welche im Zellenleibe hinter den Enden der durchleuchteten Stäbchencylinder liegen. Sichere Entscheidung giebt es darüber bis jetzt nicht: man findet in den geblendeten Augen nur einen eigenthümlich streifigen oder struppigen Inhalt im Protoplasma der Zellenkuppen, der für ausgebleichtes Fuscine zu nehmen ist.

Anhang. Veränderung der entfärbten Stäbchencylinder. An der Sonne im Leben gebleichte Stäbchenaussenglieder des Frosches zeigen ihre optischen Querschnitte beim Betrachten der Rückfläche so dicht gestellt, wie eng auf die Schnur gezogene Perlen, während sie in mässig belichteten oder ungebleichten Netzhäuten durch erhebliche Zwischenräume getrennt bleiben. Schwellung der Cylinder durch Licht, oder durch die Belichtung begleitende Prozesse wird hiernach wahrscheinlich. Nach einigen von v. HORNPOSTEL<sup>1</sup> ausgeführten Messungen schwankt der Stäbchendurchmesser bei Dunkelfröschen von 0,006—0,007 mm, der der Zwischenräume von 0,0005—0,0008 mm, abgesehen von den grösseren, nach vorn von den Zapfen ausgefüllten Spalten. Stäbchen und Zwischenräume nehmen somit den Platz von 0,0065—0,0078 mm Durchmesser in Anspruch. Nach  $\frac{3}{4}$ —1 stündiger Besonnung sind die Stäbchen bis zur gegenseitigen Berührung angeschwollen und sind dann 0,0068—0,0072 mm dick. Ueber 0,008 mm steigt der Durchmesser auch nach 7—9 stündiger Besonnung nicht, und selten erreichte die Quellung den Grad, dass gegenseitige Abplattung erfolgte. Nach 1—1 $\frac{1}{2}$  stündi-

<sup>1</sup> v. HORNPOSTEL, Unters. aus dem physiol. Institut. z. Heidelberg I. S. 409.

gem Dunkelaufenthalte nehmen die Cylinder den genannten kleineren Durchmesser wieder an. Im rothen Lichte wird die Schwellung nicht bemerkbar, bevor nicht der Purpur gänzlich verschwunden ist.

## II. Regenerative Vorgänge.

Alle beim Sehen gebleichten Stäbchen sind des Purpurs nur vorübergehend beraubt; sie nehmen nach genügendem Dunkelaufenthalte wieder maximale Färbung an. Im lebenden Auge giebt es also regenerative, den Sehpurpur wiederherstellende Vorgänge, die nach Art gewisser, allen Organismen zukommenden Processe dem Verbräuche durch Ersatz begeben. Müssen wir solche Processe auch den niedersten und einzelnen Elementarorganismen zuschreiben, so herrscht doch im Allgemeinen die Neigung sehr verschiedene und namentlich gegensätzliche Processe, deren die vorliegenden ein eclatantes Beispiel bilden, um so mehr auf einzelne Organe, Gewebe, Säfte oder Elementarorganismen vertheilt zu denken, je höher entwickelt ein Organismus, und je grösser die Arbeittheilung in ihm ist, und vor Allem ist man der Meinung, den Abgang des Verbrauchten sammt dem Ersatze desselben den bewegten Säften des Blutes oder der Lymphe zuschreiben zu müssen, wo die Organe von einem Gefässsysteme drainirt und gespeist werden. Die Retina liefert ein neues Beispiel dafür, wie übertrieben unsere Vorstellungen von der Erhaltung der den Geweben eigenthümlichen Vorgänge durch den sog. Ernährungsstrom im Allgemeinen sind und vermehrt die Gründe uns der Gewebe so vieler Geschöpfe zu erinnern, welche von jenen bewegten Vorräthen getrennt, nicht nur fortfahren selbständig bei der ihnen eigenthümlichen Leistung zu verharren, sondern sich auch nach erschöpfender Anstrengung durch blosses Wegfallen der äusseren Anregung wieder zu erholen. Wie der isolirte Muskel und Nerv niederer Wirbelthiere und vieler Wirbellosen während geraumer Zeit aus sich selbst alles zu neuer Leistung Nöthige schöpfen, so geht es auch der Netzhaut, auf welche der Ernährungsstrom ebenfalls nur ganz indirecten Einfluss übt.

Man setze einen Frosch  $\frac{1}{2}$  Stunde an die Sonne, extirpire beide Bulbi\* und überzeuge sich an dem einen von der vollständigen Entfärbung der Netzhaut; nach 1—2 Stunden betrachte man die des andern, der inzwischen im Dunkeln feucht gehalten worden: man wird sie intensiv purpurn und sowohl ihre grünen, wie die übrigen Stäbchen so vollkommen gefärbt finden, wie an jedem normalen, frisch aus dem Kopfe genommenen Dunkelauge. Ein zum Vergleiche genommener, mitbesonnter Frosch, der den späteren Dunkelaufenthalt lebend

theilte, liefert keine besser gefärbte Netzhaut, und wenn man viele Versuche dieser Art anstellt, findet man von den ersten 20 Minuten der Lichtentziehung an bis zu der nach 1 — 2 Stunden vollendeten Rückfärbung, gar keine wesentlichen Unterschiede zwischen den im Leben und im Ueberleben regenerirten Stäbchen. In beiden beginnt die Färbung mit blassem Lila, und geht durch Rosa zum alten Bestande zurück. Der exstirpirte Bulbus kann selbst halbirt und der Glaskörper entleert sein, ohne der Regeneration ganz beraubt zu werden.

#### *Das regenerirende Epithel.*

Welches Gewebe zur Regeneration erforderlich sei, entscheidet das Folgende. Man nehme die von der Sonne im Leben gebleichte Netzhaut aus dem Auge eines im Curareödem befindlichen Frosches epithellos heraus und bewahre sie 2 Stunden im Dunkeln in der feuchten Kammer; daneben lege man die mit dem gesammten Epithel ausgeschlüpfte Netzhaut eines ebensolange besonnenen, nicht curarisirten Frosches. Die epithelfreie Netzhaut wird jetzt ungefärbt gefunden, die andere, durch das Pigmentepithel mikroskopisch, oder nach dem Abschaben des letzteren angesehen, farbig, zwar nicht so intensiv, wie gewöhnlich, aber doch gut rosenfarben und hinsichtlich der grünen Stäbchen, wie normal. Im Leben gebleichte Stäbchen regeneriren ihren Purpur also nicht aus sich selbst oder aus Geweben die vor ihnen liegen, sondern aus dem dahinter liegenden Epithellager: das Retinaepithel besitzt für den Sehpurpur regenerirende Function, es wirkt regenerirend auf die Stäbchen.

In der vom retinalen Epithel ausgehenden Wiedererzeugung des Purpurs liegt der Grund für die Unterschiede der Bleichungszeit lebender oder im Zusammenhange mit dem Epithel überlebender und isolirter oder im Bulbus abgestorbener Netzhaut, d. h. die Ursache der anscheinenden Indolenz des Sehpurpurs im Leben. Diese Unterschiede sind beim Frosche erstaunlich gross, bei den Säugern sehr gering. Während die Froschnetzhaut isolirt am directen Sonnenlichte in unmessbar kurzer Zeit ausbleicht, bedarf sie im Auge des lebenden Frosches dazu mindestens 10 Minuten, und noch etwa 3 Minuten, wenn Cornea und Linse entfernt sind und die Sonne durch das grosse Loch darauf scheint, das sich an Stelle der engen Pupille durch einen Sperrhalter in der Iris herstellen lässt. Ein im diffusen Tageslichte lange geöffnet gelegener Bulbus liefert häufig noch recht intensiv gefärbte Netzhautpräparate, nachdem die des andern Auges, während umständlicher, mikroskopischer Untersuchungen schon ganz von demsel-

ben Lichte entfärbt worden; kurz auch im offenen und der Circulation beraubten Auge ist die Retinafarbe verhältnissmässig echt gegen Licht. Werden 2 mikroskopische Präparate von den Netzhäuten zweier Dunkelfrösche angefertigt, das eine ohne, das andere mit dem Epithel, wozu es besondere, später mitzutheilende Methoden giebt, und beide nur von vorn, mit Hülfe des von unten kommenden Lichtes der Spiegel am Mikroskope, welche es derselben Lichtquelle entnehmen, beleuchtet, so sieht man das epithelhaltige Präparat 3—4 mal später bleichen, als das epithelfreie. Haftet das Epithel nur stellenweise, so macht sich der gleiche Unterschied an einer und derselben Netzhaut geltend, der in beiden Fällen nicht auf Hindernisse der Beleuchtung durch das Fuscin zurückzuführen ist, da das Licht von vorn kommt, und durch die der Beobachtung zugänglichen Stäbchen kaum gehindert hindurchgeht.

Wird das Epithel stellenweise von der Stäbchenschicht gelockert, indem man einen halbirtten Bulbus so zerrt und drückt, dass sich die Netzhaut in Falten legt, darauf das Präparat dem Tageslichte ausgesetzt, bis die Falten gebleicht sind, und die Membran in ganzer Ausdehnung abgezogen, so erscheinen die vorherigen Falten als blasse oder farblose Streifen in rothem, oft sogar noch purpurfarbenem, nach längerem Belichten auf chamois oder gelbem Grunde. Die Netzhaut kann auch zur Hälfte aus dem Bulbus emporgehoben und bis zur Bleichung dieses Antheiles belichtet werden; darauf herausgezogen, zeigt sie eine rothe oder gelbe und eine farblose Hälfte.

Die Bleichung des Purpurs durch Licht wurde als ein rein physikalisch-chemischer, von allen Lebensbedingungen, Structurverhältnissen und histochemischen Anordnungen, die wir der lebenden Retina zuzuschreiben haben, unabhängiger Process erkannt und beschrieben; da derselbe aber in der isolirten und epithelfreien Netzhaut unvergleichlich schneller verläuft, blieb noch zu erweisen, dass er nicht durch einen cadaverösen Vorgang beschleunigt werde. Denn wenn auch Zerquetschen, Alaunisiren, Gefrieren und Wiederthauen, Lösen der Netzhaut durch Galle u. s. w. die Bleichungszeit, im Vergleiche zu der einer herausgenommenen frischen Retina, nicht erheblich abkürzen, so konnte dies daran liegen, dass der erste cadaveröse Process, auf den es ankam, in der einmal isolirten Netzhaut bereits abgelaufen war. In gewissem Sinne trifft dies zu, insofern das Ablösen der Stäbchen vom Epithel zwei aufeinander angewiesene Gewebe trennt, nicht aber insofern darnach das Wesen des vom Lichte am Rhodopsin hervorgerufenen Processes geändert würde. Die Purpurbleiche durch Licht im Leben ist deshalb für vollkommen identisch

mit der an einer Purpurlösung erfolgenden zu halten, weil die Epithelfunction die vorkommenden zeitlichen Differenzen zwischen der letzteren und der Netzhautbleichung genügend erklärt.

Nicht so steht es um die Wiederfärbung im Leben gebleichter Netzhäute, auf welcher zugleich die scheinbare Indolenz des Rhodopsins *intra vitam* beruht, denn wenn das Epithel zwar vorhanden und selbst in unlösbarer Weise mit der Stäbchenschicht verbunden ist, so muss es ausserdem im Vollbesitze seiner Lebenseigenschaften sein, um jene Indolenz zu bewirken, vollends um einmal gebleichte Stäbchen wieder zu färben. Man lege ein Froschauge in Salzwasser von 45°C. bis es ganz durchwärmt ist und halte es, wieder abgekühlt, mit der opak gewordenen Netzhaut gegen Tageslicht: jetzt wird man die Färbung ebenso rasch schwinden sehen, wie an jeder epithelfreien frischen Netzhaut. Ein bei Lebzeiten in der Sonne um seinen Purpur gebrachter Frosch, im Dunkeln sogleich in ein Bad von 45°C. geworfen, das ihn bis in seine Elementarorganismen abtödtet, zeigt nach längerem Liegen im Dunkeln keine wieder gefärbte Netzhaut.

Da es im gesammten Wirbelthierleibe wenig eigenthümlichere und anscheinend unnachahmlichere Verbindungen verschiedenartiger Elementarorganismen giebt, als die der von je einer epithelialen Pigmentzelle umfassten Stäbchen-Zapfengruppe, sollte man meinen, dass die functionellen Wechselbeziehungen zwischen ihnen erlöschen müssten, wenn jene Anordnung einmal getrennt worden. Dem ist nicht so. So lange die nach dem Abziehen der Sehzellen blossgelegte Vorderfläche des Epithellagers nur einigermaassen frisch erhalten wird, bleibt sie vollkommen fähig, unter gewissen Umständen gebleichte Stäbchen, wieder zu färben. Man hebe die Netzhaut nur mit einem Lappen vom Epithelgrunde ab, stütze diesen mit einem Porzellanscherben gegen das Licht, bis man sich von seiner Bleichung überzeugt hat, lasse ihn wieder gegen das Epithel zurücksinken und halte das Auge jetzt 10—30 Minuten im Dunkeln. Zieht man darauf die ganze Retina heraus, so wird sie ganz homogen purpurn gefunden und so gleichmässig gefärbt, dass nicht einmal die Grenze anzugeben ist, bis zu welcher sie zuvor gebleicht worden. Es kann auch aus einem möglichst nahe der Iris, durch einen Kreisschnitt geöffneten Bulbus, die ganze Retina an der Zonula Zinnii hängend, vom Glaskörper gefüllt, an der Linse gepackt, wie ein Beutel hervorgezogen, ans Licht getragen, gebleicht und wieder an den alten Platz ins Auge zurückgelegt werden, ohne dass der Epithelgrund aufhörte sie wieder zu färben. Hiernach ist es ausser Zweifel, dass die aufgerissene Epithelplatte nicht unbe-



trächtliche Zeit überlebt und die Fähigkeit bewahrt, gebleichte Stäbchen, bei vollkommen unnatürlicher Berührungsweise, wieder zu färben. Was solches Epithel aber nicht vermag, das ist die Wiederfärbung im Leben gebleichter Stäbchen; diese Versuche glücken also nur mit Netzhäuten, welche nach der Isolation belichtet worden.

Da das Epithelium das Regenerationsvermögen durch Absterben verliert, ist bei den Säugern, deren Gewebe nach erloschener Athmung und Circulation schnell absterben, kaum auf die Möglichkeit zu rechnen, die charakteristische Epithelfunction nachzuweisen. In der That zeigt die dem lebenswarmen Kaninchenauge schnell entnommene Netzhaut, am Lichte gebleicht und gegen ihren Epithelgrund zurückgelegt keine Rückfärbung, es giebt aber Mittel wenigstens den Einfluss des Absterbens auf die Bleichungszeit und den der kurzen Ueberlebenszeit des retinalen Epithels auf jene zu erkennen. Man stellt zu dem Ende im Auge eines lebenden Kaninchens ein Optogramm her, notirt die Expositionszeit, köpft das Thier sofort und exponirt das andere Auge ebenso lange unmittelbar darauf. Bei sorgfältiger Beachtung der S. 302 erwähnten Zeichen an den Optogrammen, welche den Grad der Lichtwirkung scharf beurtheilen lassen, stellt sich eine unzweifelhaft stärkere Bleichung an dem letzteren heraus, die noch deutlicher wird, wenn das Todesoptogramm nicht so eilig, erst 2—3 Minuten nach dem Decapitiren angefertigt worden. Solche Versuche haben freilich nur bei ziemlich intensivem Lichte Erfolg, weil die Expositionszeiten kurz genug sein müssen, um die Ueberlebenszeit nicht zu überdauern und weil die Pupille in einem bestimmten Stadium nach dem Tode, trotz Anwendung von Atropin sehr eng wird. Der Versuch ist daher nur ganz beweisend, wenn die Augen vor und nach dem Tode mit einem engen Diaphragma versehen werden, über dessen Dimensionen hinaus die Pupille sich nicht verengern kann. An in den letzten Lebensmomenten entstandenen Optogrammen Zeichen postmortaler Regeneration zu entdecken, gelingt nicht, ebensowenig der Nachweis, dass ein sogleich nach dem Tode hergestelltes Optogramm durch weiteres Liegenbleiben im Auge rückgängige Veränderungen erfahre.

Einfacher, obschon minder scharf überzeugt man sich von der Regeneration im absterbenden Säugerauge durch directe Beobachtung bleichender Netzhäute an albinotischen Kaninchen. Indem man den frischen, pigmentlosen Augengrund dieser Thiere mit der Sclera über eine entsprechend convexe Fläche umklappt, erkennt man die von der streifig-rothen Blutzeichnung unterschiedene, diffuse Purpurfarbe der Stäbchen leicht. Wird ein Stück dieser Netzhaut sofort vom Epi-

thel abgezogen und auf einem weissen Teller belichtet, so erscheint dieses vollkommen farblos zu einer Zeit, wo der auf dem Augengrunde gebliebene Antheil noch kaum verändert, oder rasch ebenfalls abgezogen, mindestens noch deutlich gelb aussieht. An Augen, welche etwa 10 Minuten nach dem Tode im Dunkeln gelegen, ist dieser Unterschied nicht mehr vorhanden: die Gegenwart des Epithels und zwar nur des frischen, überlebenden, verzögert also auch beim Kaninchen die Bleichung etwas.

#### Regeneration im sehenden Auge.

In jeder Beziehung unerwartet verläuft die Regeneration des Sehpurpurs im Leben ausserordentlich langsam. Beim Frosche, wo man im Allgemeinen trägere stoffliche Vorgänge gewöhnt ist, mag dies weniger überraschen, aber Kaninchen und Hund sind ihm in diesem Falle nicht besonders überlegen. Wie schon angeführt, braucht der Frosch 20 Minuten Dunkelheit um die erste Spur der Stäbchenfärbung wieder zu gewinnen, 1—2 Stunden, zuweilen noch mehr um sie auf die Höhe zu bringen. Die grossen Differenzen hängen ab von der Temperatur: bei hoher Temperatur dürfte 1 Stunde die kürzeste Frist sein, worin sich der Vorgang vollendet; setzt man die Thiere nach der Bleichung in Eiswasser, so bedürfen sie dazu der colossalen Zeit von 9 Stunden. Von den Kaninchen bemerkte COCCIUS<sup>1</sup> zuerst, dass sie nach längerem Aufenthalte im Freien und darauf folgendem Verweilen im Dunkeln, nach der nächsten halben Stunde noch sehr blasse Netzhäute hatten. Sicher des Purpurs beraubte Kaninchen<sup>2</sup>, die mit atropinisirten Augen im Freien an der Sonne gesessen, brauchen 7 Minuten Dunkelheit um den ersten schwach rosafarbenen Anflug, 33—38 Minuten um maximal gefärbte Stäbchen zu erhalten.

Sehr scharf wird über den Gang der Regeneration durch die optographische Methode entschieden. Um die Zeit der vollkommenen Wiederherstellung des Purpurs zu bestimmen, wird zunächst auf einem Auge ein Optogramm erzeugt, dessen Vollkommenheit zu constatiren ist, indem man den Bulbus gleich nach beendeter Exposition enucleirt. Unmittelbar darauf, so dass die Lichtintensität inzwischen meist keine Aenderung erlitten haben kann, wird das zweite Auge ebenso lange exponirt und beispielsweise 40 Minuten später geöffnet und alaunisirt. Ist keine Spur des Optogramms mehr sichtbar, so beweist dies vollkommene Wiederherstellung des Purpurs, soweit unser

<sup>1</sup> COCCIUS a. a. O.

<sup>2</sup> A. EWALD und W. KÜHNE a. a. O.

Auge über Farbdifferenzen zu entscheiden vermag. Die genannten Zeiten wurden auf solche Weise gefunden.

Wie die Sehleiste und die subhorizontale Netzhautfläche wegen ihres verschiedenen Purporgehaltes die genaueste Beurtheilung der Lichtwirkung gestatten, wo sich die letztere optographisch über beide Theile erstreckt, so dienen diese im Auge vieler Thiere vorhandenen Netzhautbildungen auch vortrefflich um den Gang der Regeneration zu erschliessen. Die Rückfärbung kann vollkommen sein auf der Fläche und noch unvollendet auf der Leiste, unvollkommen auf der ersteren und auf der letzteren noch so im Rückstande, dass hier statt verwaschener Bildspuren messbare Reste vorliegen.

#### 1) Die Rhodogenese.

Neogenese und Anagenese. Genau bis zur Farblosigkeit oder länger exponirte Netzhäute enthalten in keinem Stadium der Regeneration Sehgelb: ihre Farbe beginnt mit dem blassesten Lila oder Rosa und geht nur durch Stufen steigender Sättigung des Rosenroth zum Purpur zurück; selbst Chamois wird unter diesen Uebergangsfarben vermisst. Der Sehpurpur kann hier also nicht in derselben Weise rückwärts aus Sehweiss entstehen, wie dieses aus jenem hervorgegangen und der Process beginnt demnach gewiss nicht von in den Stäbchen abgelagertem Sehweiss aus, unter Verwendung von Material, das schon einmal zum Umsatze des Lichtes gedient hatte, sondern fängt mit etwas Neuem, neogenetisch an. Es ist kaum zu bezweifeln, dass der Vorgang in einer Abgabe entweder fertigen Sehpurpurs, oder frischen Materials, aus welchem sich jener sogleich bildet, an die Stäbchen besteht. Im ersteren Falle würde die Epithelzelle zur Bildungsstätte fertigen Sehpurpurs, der in dem Maasse darin entsteht, als die Stäbchen seiner bedürfen, oder in dem Maasse an diese abgegeben wird, als er in dem Epithelprotoplasma fertig geworden. Dieser, wie immer beschaffene, als Neogenese zu bezeichnende Vorgang ist es, welcher mit der hervorgehobenen auffallenden Langsamkeit verläuft.

Ausser der Neogenese existirt ein zweiter Vorgang, mehr gegenseitiger Art zwischen Stäbchen und Epithelzellen: es ist die Anagenese, ein Process der nicht ausschliesslich in der Lieferung vorher gefertigten und neuen Färbungsmaterials an die Stäbchen, sondern in einer Herstellung des alten, schon einmal gebrauchten, in den Stäbchen liegen gebliebenen, besteht, dessen Reste in Gestalt von Sehweiss noch keine Gelegenheit fanden die Stäbchen zu verlassen. Diese Anagenese ist gekennzeichnet durch die Farbenfolge: sie be-

ginnt niemals mit Lila oder Rosa, sondern immer mit Gelb, von welchem sie durch Chamois, Orange und Roth zum Purpur zurückführt, also in der umgekehrten Reihenfolge, in welcher der Sehpurpur am gemeinen Lichte zur Farblosigkeit übergeht. Um diesen Process allein scheint es sich zu handeln, wenn eine isolirt gebleichte Netzhaut in den Epithelgrund des Froschauges zurückgelegt, wieder gefärbt wird, wobei sie durch die erwähnte Farbenreihe vom blasesten Strohgelb, in verhältnissmässig kurzer Zeit zum Purpur zurück gelangt. Aehnlich, obschon nicht so rein, weil die Neogenese sich einmischt, verläuft der Process im lebenden Auge, wenn dessen Stäbchen, nach unvollkommener Bleichung, der Restitution theilhaftig werden, was wiederum und auch im Kaninchenauge durch die mit Gelb nuancirte Farbenreihe charakterisirt ist. Ein von unvollendeter Regeneration noch kenntlich gelassenes Optogramm muss also in den hellen Streifen Sehgelb enthaltende Farben aufweisen, wenn es unterexponirt entstanden war, d. h. in allen Fällen, wo jene Streifen zu schmal sind; und so ist es in der That, während die zu breiten hellen Streifen überexponirter Optogramme, in allen Stadien der regenerativen Auslöschung jene Farben niemals enthalten dürfen, was ebenfalls vollkommen zutrifft, da daran niemals andere Farben als die eines mehr oder minder gesättigten Purpurs zu sehen sind. Der Streifenbreite nach richtig exponirte Bilder können endlich theils neogenetische, theils anagenetische Zeichen besitzen, wie es auch thatsächlich beobachtet wird.

Da die Regeneration durch Anlegen der Froschnetzhaut gegen das Epithel des exstirpirten Bulbus in 10—30 Minuten verläuft, also mit der Neogenese verglichen, überraschend schnell, kann für das lebende Auge gleichfalls ein viel rascherer Wiedergewinn des Purpurs vorausgesetzt werden, wo derselbe nicht ganz aus den Stäbchen geschwunden und die Möglichkeit der Anagenese zuzugeben ist. Nur angebleichte Netzhäute, oder in allen Theilen noch farbige, aber immerhin schon recht deutliche Optogramme bedürfen wirklich beim Kaninchen nur 10—15 Minuten Lichtentziehung, um vollständig zu verschwinden. Dies erklärt zugleich ein besonderes Verhalten fast aller unvollkommen regenerirten Optogramme, dessen darum erst hier Erwähnung geschieht, nämlich dass selbst überexponirte Bilder während der Regeneration zu klein, um die peripheren Theile verkürzt oder in diesen gelb nuancirt gefunden werden. Da die auf die Netzhautperipherie gefallenen Antheile des Bildes die schwächer belichteten sind, so können sie unterexponirt bleiben, wenn die centralen schon überexponirt sind.

Für das Sehen der Thiere und Menschen verdient die verhältnissmässige Geschwindigkeit der Anagenese Beachtung, weil dieser Vorgang es ist, welcher bei dem bevorzugten Lichte geschlossener Räume, das unsere Netzhaut sonst sicherlich bald ganz entfärben würde, mehr in Betracht kommt, als die Neogenese und weil derselbe unseren Stäbchen am meisten helfen wird, bei dem langsamen Wechsel mittleren und gedämpften Lichtes, den wir gern aufsuchen. In gewissen Intervallen wechselndes Licht verliert bei Kaninchen alle optographische Wirkung. Unter Umständen, wo ein gutes, obschon nicht vollendetes Bild im atropinisirten Auge bei 45 Sec. constanter Belichtung, entstand, lieferte dieselbe Belichtungszeit im Ganzen, wenn sie je  $\frac{1}{4}$  Sec. nach  $\frac{3}{4}$  Sec. Beschattung anhielt, was mit regelmässig rotirenden Diaphragmen leicht zu bewerkstelligen war, gar keine Anbleichung, und nur Spuren eines sehr kleinen auf das Centrum der Retina beschränkten Optogramms, nachdem die Belichtung im Ganzen  $7\frac{1}{2}$  Min. betragen, und das Licht während einer vollen Stunde, nach je  $\frac{7}{8}$  Sec. Dunkelheit,  $\frac{1}{8}$  Sec. gewirkt hatte.

Zur künstlichen Regeneration des Stäbchenpurpurs ist zwar Wiederberührung mit überlebendem Epithel erforderlich, die Netzhaut selbst kann aber bereits abgestorben sein. Dieser Umstand wird ebenso, wie der schon erwähnte, dass nur isolirt gebleichte Netzhäute der künstlichen Regeneration fähig, im Leben gebleichte dazu ungeeignet sind, durch das Folgende verständlich.

## 2) Die Autoregeneration.

Aus Dunkelaugen vollkommen fuscinfrei entnommene Froschnetzhäute, feucht gegen eine verticale Fläche geklebt, zeigen schwachem Lichte exponirt häufig merkwürdige Verspätung der Ausbleichung im unteren, herabhängenden Rande und wenn man eine Reihe solcher Retinae, sich berührend übereinander klebt, so können die oberen schon farblos sein, während die unteren kaum verändert sind. Dies macht den Eindruck, als ob etwas regenerirend Wirkendes aus den oberen zu den unteren flösse, vielleicht Reste fuscinfreien Epithelprotoplasmas, das aus den Stäbchenzwischenräumen nicht ganz zu entfernen sein mag.

Jede isolirt gebleichte Froschnetzhaut zeigt ferner nach 2 — 3-stündigem Verweilen im Dunkeln eine gewisse Wiederkehr der Farbe: sie wird blassstrohgelb, dann hellchamois endlich blassrosa und wenn man dies am folgenden Tage etwa wieder fortbleicht, so kehren die Farben schwächer und langsamer zum zweiten Male zurück, zuweilen, nach abermaligem Belichten, selbst zum dritten Male. Die

Membran wird dabei in der Regel teigig und trübe, ohne dass diese unzweifelhaften Zeichen des Absterbens den geringsten Einfluss auf die Autoregeneration üben. Hat man die Netzhaut im Dunkeln, in etwa 24 Stunden absterben und dann erst ausbleichen lassen, so wirkt die erste Lichtentziehung ebenso kräftig und schnell, wie auf die frische Membran. Die Netzhaut kann auch 24 Stunden im Dunkeln, in gesättigter NaCl-Lösung gelegen haben, darauf mit NaCl von  $\frac{1}{2}$  pCt. ausgewaschen und nach dem Abtropfen durch Licht gebleicht sein, ohne das Vermögen zur Rückfärbung zu verlieren. Die Erscheinung ist dann sogar noch deutlicher, als an nicht gesalzenen Präparaten. Wird die gesättigte Salzlösung nicht entfernt und die Bleichung in derselben vorgenommen, was an der Sonne mehr als 1 Stunde erfordert, so kehrt die Farbe im Dunkeln ebenfalls zurück, aber erst in 5—8 Stunden und nur bis zum Chamois gehend. Aehnlich verhält sich eine mit Glycerin befeuchtete Netzhaut, während nach der Behandlung mit  $\text{NH}_3$  oder Soda keine Wiederkehr von Farbe zu bemerken ist.

Im Leben gebleichte und epithelfrei aus dem Auge gekommene Netzhäute zeigen unter den genannten Behandlungen keine Spur von Autoregeneration.

Ohne gegenwärtig entscheiden zu können, ob die Autoregeneration von Substanzen herrühre, welche in den Stäbchen stecken, oder von pigmentlosen Epithelfragmenten, welche diesen anhaften, sind die vorliegenden Thatsachen als wichtige Belege für einen von allen Lebenseigenschaften der fraglichen Gewebe unabhängigen, chemischen Process zu halten, welcher die Nachahmung eines der merkwürdigsten Lebensvorgänge enthält. Für denselben wurde eine hypothetische Erklärung versucht, nach welcher die Stäbchen der isolirt belichteten Netzhaut mit den Bleichungsproducten des Purpurs, nämlich mit dem Sehweiss behaftet blieben, welches unter Einwirkung einer andern, vorläufig als *Rhodophyllin* zu bezeichnenden Substanz, die aus dem Epithel stammt und in kleinen Mengen an oder in den Stäbchen haftet, im Dunkeln wieder zu Sehgelb und Sehpurpur werde. Die Hypothese erklärt die Unfähigkeit im Leben gebleichter Netzhäute zur Autoregeneration aus dem gleichen Grunde, aus welchem denselben auch statt anagenetischer, nur neogenetische Restitution der Färbung zukommt, wenn das Sehweiss im Leben irgendwie verloren geht.

Auf Schwinden des Sehweiss durch Resorption oder durch andere Vorgänge darf geschlossen werden, weil den im sehenden Auge entfärbten Netzhäuten eine wichtige, in kaum zu bezweifelndem Zusammenhange mit den letzten Bleichungsproducten des Purpurs stehende Reaction abgeht, nämlich die kräftige weissgrüne Fluorescenz; es

bleibt also wesentlich der Nachweis zu führen übrig, dass eine oder mehrere Substanzen von rhodophylactischen Eigenschaften, oder Etwas, unabhängig von allen sonstigen Lebensvorgängen, auf Sehweiss anagenetisch wirkendes in der Retina und vorzugsweise in deren Epithel vorkomme.

### 3) Künstliche Rhodogenese.<sup>1</sup>

Kann die Autoregeneration abgetödteter Retinae im Gegensatze zur vitalen Rhodogenese schon als eine künstliche bezeichnet werden, so hat dieselbe Erscheinung an gebleichter Purpurlösung darauf noch grösseren Anspruch. Aus Froschnetzhäuten mit 2 procentiger, vollkommen alkohol- und ätherfreier Galle bereitete Purpurlösungen zeigen nach vollständigem Ausbleichen zwar schwache, aber unverkennbare Rückkehr der Färbung nach einigem Stehen im Dunkeln: sie pflegen nach 40 Minuten hellgelb, in 1—2 Stunden sehr blassrosa zu werden und es kann sich dies ein- bis zweimal, nach erneuter Belichtung langsamer und mit abnehmender Deutlichkeit wiederholen. Die gewöhnliche Purpurcholatlösung enthält also alles zur Anagenese Erforderliche: nach der Hypothese neben überschüssigem Sehweiss, Spuren von Rhodophylin. — Lösungen im Leben gebleichter und mittelst des Curareödems vom Epithel getrennter Netzhäute färben sich im Dunkeln gar nicht.

Seit es so viele Gründe giebt, dem retinalen Epithel den mächtigsten Einfluss bei der Anagenese, wie bei der Neogenese zuzuschreiben, war zu erwarten, dass die so leicht ebenfalls mit Galle herstellbaren Lösungen des Epithelprotoplasmas, gebleichten Stäbchenlösungen zugesetzt, mächtig rückfärbend auf die letzteren wirken würden. Ein solcher Versuch ist bis jetzt an der Schwierigkeit gescheitert reine hämoglobinfreie Epithellösungen zu gewinnen, da das im Augengrunde mit der Chorioïdes zurückbleibende Epithellager von der blutreichen Unterlage nicht zu trennen war. Für die vorliegenden Zwecke gesellt sich dazu ein Uebelstand, der in der Unmöglichkeit besteht, solche schon mit Hämoglobin verunreinigte Epithellösungen auch frei von Sehpurpur zu erhalten. Das im Dunkelauge von selbst zurückbleibende, im Hellauge durch Oedem, beim Ausschlüpfen der Netzhaut an die Uvea zu fesselnde Epithel liefert nach Verarbeitung der Augengründe mit Galle immer schwarze Flüssigkeiten, die nach dem Absetzen des Fuscins neben der bleibenden Blutfärbung Veränderun-

<sup>1</sup> A. EWALD und W. KÜNNE, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1877. S. 753 und a. a. O. I. S. 248.

gen am Lichte erkennen lassen. An der Sonne blassen sie deutlich bis auf die spectroscopisch nachweisbare, dünne, oft venös grünliche Blutfarbe ab; darauf ins Dunkle zurückgebracht zeigen sie schon nach 15 Min. Vertiefung der Farbe, nach einigen Stunden Uebergang ins Kirschfarbene, Erscheinungen, welche sich nach neuen Belichtungen wiederholen. Wie unvortheilhaft und unerwartet dieses Verhalten sein mag, so bürgt es für eine sehr wichtige Eigenschaft der Epithelzellen, nämlich für die, Sehpurpur in sich, ohne Zuthun der Stäbchen bilden zu können, was für die Neogenese besondere Beachtung verdient.

Um die ebengenannten Schwierigkeiten zu umgehen, ist die Rückfärbung reiner Stäbchenlösungen mit derjenigen von Lösungen aus Epithel und Stäbchen zu vergleichen. Letztere sind leicht hämoglobinfrei darzustellen, indem man die Netzhaut in Eis gehaltener Dunkelfrösche mit der gesammten, jetzt haften bleibenden Epitheldecke aus dem Auge zieht und wie gewöhnlich mit Galle behandelt; durch Absetzen und Abpipettiren vom Fuscin befreit erscheinen sie rein purpurfarben. Vergleichung der beiden, mit gleichen Cholatlösungen, aus gleich vielen Netzhäuten hergestellten Flüssigkeiten ergibt: 1. viel langsamere Bleichung der epithelhaltigen am gleichen Lichte, 2. viel schnellere und intensivere Rückkehr der Farben nach Lichtentziehung in dieser, als in der reinen Stäbchenlösung. Hiermit ist der Beweis besonderer rhodophylactischer Wirkung in Galle löslicher Epithelstoffe, oder der Anwesenheit einer als Rhodophylin zu bezeichnenden Substanz gegeben.

Für das sehende Auge darf nach den hier erörterten Erfahrungen bezüglich des Vergehens und Entstehens der Stäbchenfärbung Folgendes angenommen werden: das Licht zersetzt den Sehpurpur allmählich, so dass Mischungen, 1. von Purpur und Sehgelb, 2. von Purpur, Gelb und Sehweiss, 3. von Gelb und Sehweiss, endlich nur Sehweiss in den Stäbchen übrig bleiben. In Folge einer fortwährend bestehenden anagenetischen Rhodophylaxe werden die genannten photochemischen Zersetzungsproducte in der umgekehrten Reihenfolge ihrer Entstehung zurückverwandelt, so lange das Licht schwach ist und die photochemische Zersetzung mit der Rhodophylaxe im Gleichgewichte ist. Ist das Gleichgewicht zu Gunsten der Lichtwirkung gestört, so beginnt die Bleichung überhaupt erst merklich zu werden; dieselbe ist aber mit derjenigen isolirter Netzhäute verglichen, bis zu beträchtlichen Intensitäten der Beleuchtung hin, stark verlangsamt (scheinbare Indolenz des Purpurs sehender Augen). In dem Maasse, wie bei steigendem Lichte Sehweiss gebildet und nicht mehr zu Sehgelb und



Sehpurpur zurückverwandelt werden kann, entweicht das letzte Bleichproduct aus den Stäbchencylindern, vielleicht indem es die Retina gänzlich verlässt oder in den Innengliedern, möglicherweise noch in den Epithelzellen Verwendung findet. Dass das Sehweiss durch Licht noch weiter verändert werde zu einer anagenetisch nicht mehr brauchbaren Substanz, ist unwahrscheinlich, weil lange Fortsetzung der Belichtung, nach einmal erzielter Totalbleichung, weder im lebenden Auge, noch an der epithellosen Retina hinsichtlich der regenerativen Prozesse oder der Fluorescenz gar keine weiteren Aenderungen erzeugt. Ist das Sehweiss aus den Stäbchencylindern geschwunden, so tritt erst bei starker Dämpfung oder Entziehung des Lichtes Rückfärbung ein; diese ist neogenetisch und von äusserst langsamem Verlaufe.

Das Material, woraus der Sehpurpur neogenetisch entsteht, oder welches dabei thätig ist, muss farblos sein, da das Fuscin und Lipochrin des regenerirenden Epithels, an die gedacht werden könnte, in dessen Lösungen nicht mit übergehen und da beide den Albinos fehlen, deren Netzhäute sich im Dunkeln gerade so gut wieder färben, wie andere. An das Lipochrin wäre auch um so weniger zu denken, als dasselbe dem Retinaepithel der meisten Thiere fehlt. Es kann sich für den Process nur um das farblose Protoplasma der Epithelien handeln, das wie eine flach ausgebreitete, Purpur erzeugende Drüse sämmtlichen Stäbchen angeschmiegt ist. Bei der auffallenden Uebereinstimmung der Myeloïdkörner mit dem Myeloïd der hinteren Abschnitte der Stäbchencylinder und bei dem benagten Aussehen fast aller Stäbchenkuppen ist eine Beziehung dieser Theile zu einander wol zu erwägen, um so mehr, als die Myeloïdkörner unter den Vögeln ausschliesslich den Eulen zukommen, deren Stäbchen am meisten entwickelt und am purpureichsten sind; dass jene Körner aber Generatoren des Purpurs seien, steht so lange dahin, als sie bei den meisten Thieren vermisst werden, oder so lange dort kein diffus im Protoplasma verbreitetes Myeloïd erkannt ist, welches darin freilich enthalten sein könnte.

#### 4) Lebensbedingungen des regenerirenden Epithels.

Die lange Dauer der Neogenese kann am wenigsten im Vergleiche mit der schnelleren, wesentlich auf Rhodophylaxe hinauskommenden Anagenese auffallen, und wird sehr verständlich, wenn man die gewiss nicht unerhebliche materielle Ausgabe, welche sie jeder Epithelzelle zumuthet, erwägt. Wie langsam der Process verlaufe, ist auch an Netzhäuten zu sehen, die ihr Sehweiss nicht ein-

büssen konnten, wenn man sie nämlich nach der Isolation ausbleicht und in ein besonntes, der eigenen entfärbten Retina beraubtes, fremdes Froschauge, gegen dessen mit Hilfe von Oedem im Grunde zurückgehaltenes Epithel legt; hier bedarf es mehr als einer, meist 2 Stunden bis die künstliche Neufärbung glückt. Andere Gründe für die Langsamkeit dieser Rhodogenese sind in Veränderungen der Epithelien durch das Licht zu suchen, welches diese nach seinem Durchgange durch die Stäbchen trifft, vermuthlich in einer, zunächst im chemischen Sinne zu nehmenden, Lichtempfindlichkeit ihres Protoplasmas, wofür manches spricht. Im Allgemeinen ist intensive Belichtung des nackten Epithelgrundes schon wenig geeignet, dessen Fähigkeit angelegte Stäbchenschichten wiederzufärben, zu erhalten, man dürfte sich also nicht wundern, wenn das den Epithelzellen durch die Stäbchen in situ zukommende Licht, welches nicht in der Weise, wie am entblösten Epithel, durch die zusammensinkenden, fuscinreichen Zellfortsätze am Zutritte gehindert wird, die regenerativen Vorgänge noch mehr verzögerte. So lange die Stäbchen nicht gebleicht sind, erhält das Epithel hauptsächlich rothes und violettes, etwas später rothes und gelbes Licht, dessen Strahlen auf die Stäbchenfarbe auch im Leben am wenigsten und natürlich noch weit schwächer, als auf die der epithellosen Netzhäute wirken. Besondere Versuche am Kaninchen und am Frosche haben ergeben, dass die rothen Strahlen wenigstens den regenerativen Vorgängen sehr wenig nachtheilig sind; rothes Licht leistet in der Beziehung zwar nicht mehr, als Dunkelheit, kann aber bei mittlerer Intensität solchen Grades, dass es immer noch als hell empfunden wird, Lichtentziehung ersetzen, so dass eine vorher durch anderes Licht gebleichte Netzhaut darin fast in derselben Zeit ihre Normalfarbe wieder gewinnt, wie wenn man das Auge ganz im Dunkeln gehalten hätte. Dennoch ist für Frösche eine Helligkeit rothen Lichtes herauszufinden, welche an sich nicht ausreicht die Netzhaut von Dunkelfröschen zu bleichen und doch die Regeneration anderer von gewöhnlichem Lichte vorher gebleichter nicht aufkommen lässt; bei den letzteren tritt dann nach mehrstündiger Rothbelichtung der interessante Fall ein, dass der Purpur sich doch nur etwa in dem Maasse bildet, als er durch dieses Licht zerstört worden, denn wenn man die Thiere schliesslich ins Dunkle setzt und nacheinander von 5 zu 5 Min. untersucht, so findet man ihre Retina jedesmal besser gefärbt und nach 15—20 Min. wieder von normalem Purpurgelalte.

Nur bei den Warmblütern scheint die Regeneration mit der Blutcirculation oder wenig später zu erlöschen; man findet sie merklich verzögert nach Druck auf den Bulbus, nach starken Blutentziehungen,

nach kräftigen, gefässverengend wirkenden electricischen Reizen am Auge. Dagegen scheint sie nicht beeinflusst zu werden von den meisten Erregungs- und Lähmungszuständen, welche an den Nerven des Auges zu erzielen sind. HOLMGREN<sup>1</sup> constatirte den Netzhautpurpur noch bei Kaninchen, deren N. optici vor mehr als einem Jahre in der Schädelhöhle durchschnitten worden. LANGENDORFF<sup>2</sup> fand dasselbe bei Fröschen, denen er Monate zuvor den Sehnerv in der Orbita zerschnitten hatte. Die nach HOLMGREN's Methode operirten Kaninchen zeigen lange Zeit nachher bezüglich der Ausbleichung und Wiederfärbung vollkommen normales Verhalten.<sup>3</sup> Durchschneidung des N. trigeminus, des N. sympathicus am Halse, des N. oculomotorius in der Schädelhöhle ändern nichts an der Regeneration, ebensowenig Vergiftung mit Curare oder grossen Dosen Atropin (auch beim Hunde). Reizung des andern Auges durch Licht oder Belichtung benachbarter Stellen auf derselben Retina lassen keine Aenderungen im Gange des Processes entdecken. Dagegen wirken kleine Dosen Muscarin oder Pilocarpin bei Hunden und Kaninchen merkwürdig beschleunigend auf die Rückkehr der Stäbchenfärbung, so sehr, dass die überexponirte Netzhaut spätestens nach 20 Min. im Dunkeln wieder maximal gefärbt erscheint. In Uebereinstimmung mit vielen der erwähnten That-sachen spricht die Wirkung der letzteren, alle echten Secretionen mächtig fördernden Gifte für eine den secretorischen sehr ähnliche Function des wichtigen Deckepitheliums der Sehzellen.

---

1 FR. HOLMGREN, Ueber Sehpurpur und Retinaströme. Unters. aus dem physiol. Institut. z. Heidelberg II. S. 81.

2 O. LANGENDORFF, Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth. 1877. S. 437.

3 W. C. AYRES und W. KÜHNE, Ueber Regeneration des Sehpurpurs beim Säugethiere. Unters. aus dem physiol. Institut. z. Heidelberg II. S. 215. Mehrere der im Texte angeführten That-sachen nach noch unpublicirten Beobachtungen von W. C. AYRES.

## DRITTES CAPITEL.

Bedeutung der photochemischen Prozesse  
für das Sehen.

## I. Optochemische Hypothese.

Insofern photochemische Hypothesen des Sehens zunächst photochemische Prozesse in der Retina voraussetzen, ist denselben durch die zahlreichen, vom Lichte abhängigen, unzweifelhaft chemischen Vorgänge in der Netzhaut eine thatsächliche Grundlage gegeben und damit dem ersten Erfordernisse für das weitere Eindringen in den wunderbaren Uebergang objectiver Aetherbewegung zu schliesslich subjectiver Lichtempfindung genügt. Um hier Boden zu fassen, ist es unerlässlich die bis jetzt bestandenen allgemeineren Vorstellungen, welche nur bis zur Annahme eines photochemischen Gliedes in der ganzen Vorgangskette zwischen Ankunft des Lichtes und Anfang der nervösen Erregung gehen konnten, greifbar zu gestalten und sowohl in zeitlichem wie in örtlichem Sinne zu präcisiren.

Da die heutige allgemeine Nervenphysiologie nach der Ueberzeugung Aller im Begriffe steht, neben der Nervenphysik eine Nervenchemie zu entwickeln und Niemand an der wesentlich chemischen Natur des Leitvorganges in der Nervenfasern, sowie aller Hauptverrichtungen in der Nervenzelle zweifelt, so ist dies auch auf den retinalen Leitapparat zu übertragen. Die chemische Veränderlichkeit der grauen Retinasubstanz wäre daher in einer allgemeinen Nervenchemie zu erörtern, und ist hier besonders nicht am Platze, weil es sicher ist, dass das Licht keine directe Beziehung dazu hat und weil ihre Berücksichtigung von der Hauptfrage der phototropen Vorgänge ablenken würde.

Sinnesorgane bestehen peripherisch vorwiegend aus Nervenenden in Epithel und dieses ist verschieden je nach dem Reize, von welchem es am leichtesten getroffen wird. Mit der Epithelzelle, in deren Protoplasma die leitende Nervenfasern, wie es scheint unter allmählichem Wandel ihrer chemischen Structur übergeht, erhielt der Nerv im Gehörorgan eine auf mechanische Erschütterung leicht ansprechende Endbildung, im Riech- und Schmeckepithel durch gewisse chemische Einflüsse geradezu unglaublich veränderliche Endapparate,

in der Netzhaut die phototrope Einrichtung. Hier anknüpfend erachtet die optochemische Hypothese die Sehzellen als Träger photochemisch zersetzlicher Stoffe, die daselbst als Sehstoffe<sup>1</sup> zu bezeichnen sind und nimmt von diesen so lange keine Fähigkeit an, den irritablen Theil der Sehzellen, welcher durch das Protoplasma des Innengliedes vorgestellt wird, chemisch zu erregen, als sie unzersetzt bleiben. Dagegen schreibt die Hypothese den Zersetzungsproducten, deren Auftreten mit dem Zugange des Lichtes begonnen, das Vermögen zu, Sehzellenprotoplasma chemisch zu reizen und bezeichnet jene Producte als Sehreger. Sehpurpur ist darnach ein Sehstoff, dessen Sehreger Sehgelb und Sehweiss sind. Der Reiz könnte zwar auch in dem Umwandlungsprocesse der Sehstoffe gesucht werden<sup>2</sup>, da dieser aber höchst wahrscheinlich mit dem Momente der Entziehung des Lichtes abschliesst, während das Auge an Nachempfindung bekanntlich jedes andere Sinnesorgan überbietet, scheint die, wenn man will, mehr stoffliche Auffassung des Erregungsmittels den Vorzug zu verdienen.

Indem wir die bis jetzt erkannten chemischen Veränderungen der Netzhaut heranziehen, ist zunächst und nachdrücklichst Gewicht auf deren ausschliessliche Abhängigkeit vom Lichte zu legen. Durch welche Mittel der Sehpurpur sonst zersetzlich sein möge, im Auge und unter allen einigermaassen natürlichen Verhältnissen wird er durch keine andern Einflüsse afficirt oder von seinem Platze entfernt (vergl. oben S. 298); es kann also gar nicht daran gedacht werden seine Zersetzung etwa mit der in Muskeln, Nerven oder andern irritablen Dingen als Folge von Reizung und Thätigkeit eintretenden chemischen Veränderung, wie der Säuerung z. B. zu vergleichen. In der sehenden Netzhaut ist die photochemische Zersetzung des Sehstoffes der erste Vorgang, welchem der Reiz erst folgt.

Um einen Bestandtheil der Netzhaut als Sehstoff anzusprechen, genügt es nicht, dass er lichtempfindlich sei, während andererseits die Zersetzlichkeit eines solchen durch Licht minimal und doch für seine Zwecke genügend sein könnte. Der gelbe Farbstoff der Macula lutea ist in mittlerem Grade lichtempfindlich, kann aber nicht für einen Sehstoff gelten, weil er nur in den vorderen Schichten, nicht in den Sehzellen vorkommt. Hier findet sich also schon ein retinales Farbstoff ohne die Bedeutung eines Sehstoffes, dessen Lichtem-

---

1 Der sehr zweckmässige Name „Sehstoff“ wurde von S. EXNER eingeführt; vgl. Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 409.

2 In dieser Weise ist die optochemische Hypothese zuerst von J. BERNSTEIN (a. a. O.) ausgesprochen.

pfindlichkeit zunächst so gut übergangen werden kann, wie etwa die der Gallenpigmente, und dessen Bleichungsproducte gewiss nicht als Sehreger fungiren, womit natürlich nicht gesagt ist, dass dieselben nicht solche werden könnten, wenn sie an den richtigen Platz d. h. in die Sehzellen gelangten. Das Lipochrin der gelben Oelkugeln einiger Retinaepithelien und das Fuscin aller retinalen Pigmentepithelien sind Beispiele für z. Th. zwar schwer durch Licht zersetzliche Materien in der Netzhaut, die sich ebenfalls an einem Orte befinden, der für das directe Sehen kaum in Frage kommt, so gross ihre Bedeutung für diffuse Lichtempfindungen und namentlich nach dem Lichtreize sein könnte. Als dritten Fall sehen wir besonders bei den Vögeln in den Sehzellen und zwar nur in den Zapfennengliedern Pigmente mittlerer Lichtempfindlichkeit, von der aber im lebenden Auge nicht einmal Andeutungen zu bemerken sind, da sich die Farben nach Blendungen sogar vertiefen. Hier entsteht die Frage, ob Pigmente in der Netzhaut nicht überhaupt wesentlich die Bedeutung haben, nur Licht gewisser Wellenlängen als Angriffsmittel an hinter ihnen liegende, phototrope Theile gelangen zu lassen, eine Function, welche M. SCHULTZE den farbigen Zapfenkugeln zuerst zuschrieb. Damit ist ein Gedanke bezeichnet, der mit gleichem Rechte auch auf den Sehpurpur passen könnte, den seine eminente Lichtempfindlichkeit noch keineswegs vor dem Verdachte bewahrt, kein Sehstoff, sondern nur ein für hinreichend intensives Licht veränderlicher Farbenschild zu sein, was für mit ihm gemischte, ebenfalls in den Stäbchencylindern befindliche, wirkliche Sehstoffe die grösste Bedeutung haben könnte. Die optochemische Hypothese kann mit der Annahme von Sehstoffen und Sehregern das Richtige treffen, ohne dass der Purpur ein Sehstoff zu sein braucht. Der Sehpurpur ist also nicht sicher eines Tages seinen Namen gegen den weniger präjudicirenden „Stäbchenpurpur“ eintauschen zu müssen, wenn die heute von ihm ausgehenden Hoffnungen sich zwar erfüllen, aber, wie es so oft geschieht, in ganz anderer Richtung bewahrheiten sollten. Wenn man erwägt, wie die Hypothese, dass die Erregung der Netzhaut durch Licht auf chemischer Reizung beruhe, schon für bewiesen erklärt worden, als man noch nicht einmal wusste, dass hinter der langsamen Netzhautbleiche von der Sonne geblendeter Frösche locale Lichtwirkung stecke, und als es noch zweifelhaft war, ob die Stäbchenfarbe keine Interferenzfarbe sei<sup>1</sup>, so scheint ein Wort der Warnung vor solchen Täuschungen um so berechtigter, als es heute, da wir photochemische Prozesse in der Retina wirklich kennen, noch am Platze ist.

1 Vgl. KUNKEL, *Arch. f. d. ges. Physiol.* XV. S. 38.

### 1. Sehen ohne Sehpurpur.

Unzweifelhaft wird ohne Sehpurpur gesehen, denn noch wurde bei keinem sehenden Wirbellosen Sehpurpur gefunden und Niemand bezweifelt, dass die Zapfen sehen, welche ohne Ausnahme purpurfrei sind. Dass Zapfen Alles sehen, was für uns sichtbar ist, wissen wir, weil wir mit der Fovea centralis, die nur Zapfen enthält, sogar am besten sehen; auch diese, fast nach Stäbchenart, mit langen schlanken Aussengliedern versehenen Zapfen sind nach langem Dunkelaufenthalte frei von Sehpurpur und völlig farblos (vgl. S. 290). Ausserdem giebt es auch Stäbchen ohne Sehpurpur, wie bei Hühnern und Tauben, bei einigen Fledermäusen und im Umkreise der Ora serrata. Von diesen wissen wir freilich nicht, ob sie sehen, müssen es aber für einen Theil derselben wol als sehr wahrscheinlich voraussetzen. Fasst man die Frage allgemeiner, ob es Sehorgane gebe ohne alle Farbstoffe, so muss auch diese bejaht werden, weil die Zapfen in der Thierreihe zum grossen Theile pigmentlos sind und weil bei den Schlangen Augen existiren, die nur farblose Zapfen, gar keine Stäbchen enthalten. Will man noch weiter gehen und die Frage bis auf das Retinaepithel ausdehnen, so bleibt die Antwort, unter Berufung auf die Zapfen albinotischer Geschöpfe und auf solche, welche vor einem Tapetum stehen, die nämliche; bei albinotischen Menschen, die in genügend gedämpftem Lichte gut sehen, liegt in der Fovea ein vollkommenes Sehorgan vor, das weder vor noch hinter sich irgend etwas Farbigen besitzt, da sich das vordere Gelb der macula lutea nur bis zum Rande der Grube erstreckt. Die optochemische Hypothese ist hiernach unbedingt auf die Annahme auch farbloser Sehstoffe angewiesen.

In den meisten Augen sind es zweierlei Sehzellen, die sich am Sehen betheiligen, die Stäbchen und die Zapfen und für diese ist zunächst festzustellen, ob sie noch sehen, wenn der Purpur verschwunden ist. So wahrscheinlich dies für das menschliche Auge sein mag, welches darüber sicher entscheiden müsste, so wenig lässt es sich nachweisen. Wir sind ausser Stande die Stäbchenfarbe im lebenden Auge des Menschen mit dem Augenspiegel zu constatiren. O. BECKER<sup>1</sup> versuchte vergeblich Unterschiede der rothen Leuchtfarbe des Augengrundes vor und nach der Einwirkung von Licht, dem man die Bleichung glaubte zutrauen zu müssen, zu erkennen und überzeugte sich an Thieraugen, auf deren Netzhaut ein sehr deutliches, nachträglich

1 O. BECKER a. a. O.

bei der Section gefundenes Optogramm erzeugt worden, dass purpurhaltige und purpurfreie Stellen weder vor dem pigmentirten, noch vor dem albinotischen Augengrunde auf der blutführenden Fläche ophthalmoscopisch zu unterscheiden seien, womit die Frage nach der Sichtbarkeit des Sehpurpurs in situ und im lebenden uneröffneten Auge ein für alle Male verneinend entschieden ist. Da es v. BEZOLD und ENGELHARDT<sup>1</sup> nicht gelang, mit Hülfe der von ihnen erfundenen, zur farbigen Beleuchtung und zur Erkennung von Farben vorzüglich ophthalmoscopischen Einrichtung andere Lichtabsorption, als die vom Blute bedingte im Augengrunde zu finden, so werden auch die Hoffnungen die An- oder Abwesenheit des Purpurs beim lebenden Menschen etwa auf Umwegen zu constatiren, sehr gering. Zwar gelang es A. EWALD<sup>2</sup> ähnlich wie TAIT<sup>3</sup> und BOLL<sup>4</sup> des Morgens beim Erwachen eine Andeutung des eigenen Purpurs entoptisch wahrzunehmen und durch die Lage des rosenfarbenen Hofes um den, von ihm zuerst entoptisch gesehenen, gelben Flecken, welcher der Macula lutea entsprach, zu beweisen, dass die Wahrnehmung vom Sehpurpur herrührt, die Erscheinung ist jedoch zu flüchtig und zu schwer erreichbar um sie als Prüfungsmittel zu verwenden. Meine an zahlreichen frischen menschlichen Augen gewonnenen Erfahrungen machen es wahrscheinlich, dass die, isolirt freilich keinem thierischen Sehpurpur an Lichtempfindlichkeit nachstehende Netzhautfarbe des Menschen, im Leben bedeutend resistenter ist, als bei allen bis jetzt darauf untersuchten Thieren, so dass erheblich kräftigere regenerative Vorgänge für den Menschen vorauszusetzen sind.

An Thieren ist es leicht zu entscheiden, dass sie mit ausgebliehener Netzhaut noch sehr gut sehen und selbst Farben erkennen. Gründlich besonnte Frösche fangen im Sonnenscheine Fliegen mit sicherem Sprunge, was ein augenloser Frosch niemals thut und wenn man sie unter einen halb blauen, halb grünen Glasdeckel setzt, unter welchem sich der Sehpurpur nicht regenerirt, sondern vorhandener in gleicher Zeit ausbleicht, so suchen die Thiere nach einigen Minuten mit erstaunlicher Constanz und mit Ueberwindung erheblicher, in den Weg gelegter Hindernisse die ihnen am meisten zusagende grüne Belichtung auf. Damit wird freilich nicht entschieden, ob ihre farblos gewordenen Stäbchen noch sehen, weil sie Dasselbe vermuthlich mit ihren Zapfen allein erreichen würden; wenn man aber

1 ENGELHARDT a. a. O.

2 A. EWALD, Ueber die entoptische Wahrnehmung der Macula lutea und des Sehpurpurs. *Unters. aus dem physiol. Instit. z. Heidelberg* II. S. 241.

3 TAIT, *Edinburgh. Proceedings* VII. p. 605. 1869—70.

4 BOLL *Arch. f. Anat. u. Physiol.* a. a. O.



Kaninchen, welche keine Zapfen oder keine purpurfreien Sehzellen zu besitzen scheinen, mit völlig ausgebleichener Netzhaut, beim Aufenthalte im Lichte beobachtet, so überzeugt man sich, dass sie ganz gewiss sehen. Sie fallen nicht von einem hohen Brette ohne Sprung herunter, stürzen im Laufe nicht gegen Hindernisse oder in senkrecht abfallende Gruben, wie es blinden Kaninchen begegnet und sind im Stande über lange schmale Latten zu laufen, von welchen blinde gleich herabgleiten. Dies dürfte es sehr wahrscheinlich machen, dass auch Stäbchen ohne Sehpurpur sehen und man würde daher in diesem Augenblicke Niemanden widerlegen können, der behauptete der Sehpurpur sei gar kein Sehstoff. Die optochemische Hypothese ist also genöthigt auch in den Stäbchen farblose Sehstoffe anzunehmen, womit natürlich nicht gesagt wird, dass ein unter gewissen Bedingungen in den Stäbchen vorhandener gefärbter Körper, wie der Purpur, kein Sehstoff sei.<sup>1</sup>

## 2. Hypothese mehrfacher Sehstoffe.

Nur mit dem Gehörorgane theilt das Auge die Eigenthümlichkeit auf Erregungen geradezu colossaler Intensitätsdifferenzen im gewöhnlichen Gebrauche reagiren zu müssen. Wir sehen und unterscheiden Licht verschiedener Wellenlängen und erkennen an diesem, wie am gemischten Lichte Intensitätsdifferenzen mit grösster Feinheit; wenn dieses Vermögen über und unter gewissen Grenzen auch merklich abnimmt, so ist doch der Spielraum innerhalb jener Grenzen ein enormer und die Anwesenheit feiner Empfindung bei äusserst schwachem Lichte unmittelbar nach ausserordentlich kräftiger Belichtung zweifellos. Dass solchen Aufgaben ein einzelner, elementarer Sinnesapparat gewachsen sei, ist schon schwer begreiflich, ganz unbegreiflich aber würde es sein, wenn er denselben mit einem einzigen Mittel, oder mit einem Sehstoffe genüge. Wir können uns die chemische Veränderlichkeit oder Erregbarkeit des Sehzellenleibes so gross vorstellen, dass sie nur durch den Vergleich mit der den Riechzellen des unglaublich feinspürigen Geruchsorgans

---

<sup>1</sup> HOLMGREN (Unters. a. d. physiol. Inst. z. Heidelberg a. a. O.) fand, dass durch Licht entpurpurte Augen des Kaninchens bei erneuter Belichtung noch Schwankungen der electricen Retinaströme zeigen und schliesst daraus, sowie aus der electromotorischen Unwirksamkeit abgestorbener oder alaunisirter, purpurhaltiger Augen während der Lichtbleiche, dass der Sehpurpur mit dem Sehen nichts zu schaffen habe. Auf die erstere Thatsache finden dieselben Betrachtungen Anwendung, wie die auf das Sehen ohne Sehpurpur bezüglichen, während die letztere Beobachtung ausserhalb der Discussion steht, da weder eine electriche Wirkung von dem chemischen Processe der Rhodopsinbleiche an sich vorauszusetzen, noch das Herkommen der Retinaströme von den Sehzellen nachgewiesen ist.

mancher Thiere zukommenden, einigermaassen fassbar wird und würden es dann verständlich finden, wenn ein Sehstoff etwa von der geringen photochemischen Zersetzlichkeit des Fuscins zum Sehreger dafür würde. Andererseits können wir von der erstaunlichen Zersetzlichkeit des Sehpurpurs am Lichte ausgehen und es sehr begreiflich finden, wie äusserst schwaches Licht unter Benutzung dieses fein reagirenden Mittels das Sehzellenprotoplasma chemisch erregend trifft. Was wir uns aber nicht vorstellen können ist, dass ein Sehstoff von den Eigenschaften des Sehpurpurs das Mittel sei, welches ein so hoch empfindliches Protoplasma bei intensiverem Lichte bedürfe oder brauchen könne, ohne in verderblich maximale Erregung zu gerathen, wenn nicht die für den gerade jetzt entstandenen Sehreger vorhandene Erregbarkeit eine relativ geringe ist. Damit sind wir wieder auf die Hypothese mehrfacher Sehstoffe und ebensovieler, daraus entsprungener Sehreger geführt. Immerhin brauchen die Erregbarkeitsunterschiede gegen chemisch verschiedene Sehreger keine sehr grossen zu sein, denn das Auge verträgt bekanntlich allmählich gewöhntes und dann sehr angenehmes Licht, äusserst schlecht, wenn es plötzlich nach längerem Dunkelaufenthalte dazu gelangt und nachdem sich der vermuthlich zersetzlichste aller Sehstoffe, nämlich der Sehpurpur in grosser Menge darin angehäuft hat. Wir wissen was es heisst, ein wirklich ausgeruhtes Auge plötzlich dem gewöhnlich gebräuchlichen oder selbst viel schwächerem Lichte auszusetzen, da widerwärtige Blendung und Unfähigkeit zu weiterem Sehen die nächste Folge sind.

## II. Phototrope Erregungen in der Netzhaut.

Irritable Gewebe durch bleichenden Sehpurpur zu reizen wurde vergeblich versucht. Gebleichte Frosch- und Säugernetzhäute schmecken auf der Zunge zerdrückt ebenso indifferent, wie purpurne. Muskeln und Nerven mit dem Querschnitte der purpurnen Stäbchenschicht angeschmiegt, werden nicht erregt, wenn plötzlich Sonnenlicht Zutritt und sind nicht mittelst Purpurcholatlösungen während und durch deren Bleichung zu reizen, wenn die Galle verdünnt genug ist, um an sich keine Erregung zu veranlassen. Auf die Haut reflexempfindlicher Frösche mit der Stäbchenseite gelegte Retinae erzeugen beim Zutritte des Lichtes keine Reflexbewegungen.

Nach diesen negativen Befunden und während so wenig Aussichten vorhanden sind, eine nur durch den Purpur vermittelte Erregung im Auge nachzuweisen, wie gegenwärtig, ist um so mehr Gewicht auf ein auch vom Lichte abhängiges Reizungs- und Bewegungs-

phänomen im Netzhautepithelium zu legen, das die ersten Andeutungen objectiv erweislicher, photochemischer Reizung nicht nur für das Auge, sondern für die gesammte organisirte Natur enthält. Die Erscheinung gehört dem Pigmentepithel an.

Das von BOLL zuerst an belichteten Froschaugen bemerkte Ausschlüpfen der Retina im zerfetzten und epithelbedeckten Zustande beruht nicht auf einer Consistenzveränderung oder Erweichung der Membran, welche von BOLL<sup>1</sup> angenommen, aber schon (vergl. oben S. 301) widerlegt worden, sondern auf der von CZERNY<sup>2</sup> zuerst vermutheten Beweglichkeit des Protoplasmas der retinalen Epithelzellen und deren Fortsätze. Nachdem ich auf das Umherwandern und auf die „Abschichtung“ der Fuscinnadeln zwischen den Stäbchen der lebenden Netzhaut im Zusammenhange mit der Belichtung und den restitutiven Vorgängen nach der Belichtung<sup>3</sup> aufmerksam gemacht, und BOLL sich dieser Auffassung im Wesentlichen wortgetreu<sup>4</sup> angeschlossen hatte, gelang es durch sichere Methoden diese merkwürdigen Vorgänge genauer zu ermitteln und ihre Abhängigkeit von einer grösseren Anzahl das Auge treffender Einflüsse festzustellen.

Ausser der directen Betrachtung in gewöhnlicher Weise, nach Lockerung der Opticusverbindung, unversehrt ausschlüpfender Netzhäute sind hier Scheerenschnitte durch die gesammten, in situ erhaltenen Gewebe des Augengrundes und feinste meridionale Durchschnitte gehärteter Froschaugen zu verwenden. Die Härtung darf nicht in Alkohol geschehen, welcher meist vollkommen unnatürliche Trennungen des Epithels von den Stäbchen, unter Einschrumpfung der Fortsätze gegen den Zellenleib, wie dieselbe im Leben niemals vorkommt, erzeugt, sondern wird mittelst der H. MÜLLER'schen Mischungen aus Natriumbichromat und Natriumsulphat und nachträglicher Alkoholbehandlung bewirkt. Die Uebereinstimmung des Befundes an Scheerendurchschnitten und Umschlagrändern frischer Netzhäute, mit dem an so gehärteten Objecten bürgt für die Erhaltung der natürlichen Verhältnisse nach der genannten Behandlung.

#### *Abschichtungen im Epithelprotoplasma.*

Im Allgemeinen ist der Satz: belichtete Netzhäute bleiben leicht vom Epithel bedeckt, während dunkel gehaltene gewöhnlich pigmentfrei ausschlüpfen, richtig, aber er drückt weder den ganzen Sachverhalt

1 BOLL, Monatsber. d. Berliner Acad. 1877. 11. Jan. Zusatz vom 15. Febr.

2 CZERNY, Sitzgsber. d. Wiener Acad. LVI.

3 W. KÜHNE, Ueber den Sehpurpur a. a. O. I. S. 21 u. 101.

4 Centralbl. f. d. med. Wiss. 1877. S. 408 Autoreferat, und Arch. f. Anat. u. Physiol. a. a. O.

aus, noch bezeichnet er alle wesentlichen Bedingungen, unter welchen epithelfreie und epithelführende, schwarze und ungeschwärzte Netzhäute aus dem Bulbus kommen. Hinsichtlich des Verhaltens der Stäbchen- und Epithelschicht ist Folgendes zu unterscheiden: 1. das Haften der beiden Schichten aneinander<sup>1</sup>, 2. die Vertheilung des Fuscins in den Epithelzellen und ihren Fortsätzen, 3. die Gestalt und Lage der Fortsätze, 4. der Schwellungsgrad der Stäbchen. Von Einfluss hierauf sind 1. das Licht, 2. die Temperatur, 3. ödematöse Zustände, 4. der Tod oder die Exstirpation des Bulbus. Um den Einfluss von Licht und Dunkelheit möglichst klar herauszuschälen gedenken wir zuerst der übrigen wirksamen Einflüsse. In jedem Froschauge, das  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  Stunde im abgeschnittenen Kopfe, oder exstirpiert und feucht erhalten verweilt, haftet das Epithel ungefähr zu der Zeit, wo der Bulbus sichtlich an Spannung verloren, fest an der Stäbchenschicht. Fig. 9a

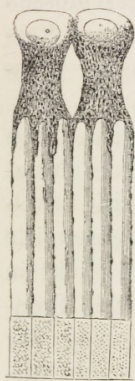


Fig. 9a.



Fig. 9b.

zeigt den Durchschnitt aus dem ganz frisch gehärteten Auge eines im Dunkeln gehaltenen, mit Curare vergifteten, nicht ödematösen Frosches, Fig. 9b von demselben Frosche, dessen Auge eine Stunde nach der Exstirpation gehärtet worden. Wie man sieht ist das Pigment während der Entwicklung des Haftens in grösserer Menge nach vorn gewandert und mit kleinen Antheilen selbst zwischen die Innenglieder der Stäbchen, bis an die *M. limitans ext.* vorgeschritten.

Bei Dunkelfröschen entwickelt sich das Haften des Epithels auch im Leben, wenn die Temperatur niedrig ist, bei 0° in der Regel auf der ganzen Membran, bei etwas höheren Temperaturen mehr theilweise und seitlich, oft nur in einem Quadranten bis zum Centrum der Retina reichend. Das Abkühlen ist kein so sicheres Mittel, wie das Liegenlassen der exstirpirten Bulbi; in der ersten Stunde wirkt es besser, als bei längerer Dauer. Fig. 10 von einem in Eiswasser gehaltenen Dunkelfrosche, zeigt mit der vorigen Fig. verglichen, das Pigment spärlich zwischen den Stäbchen verbreitet und kein Fuscin zwischen den Innengliedern. Hier ist das Haften also von der Pigmentver-

<sup>1</sup> Hierzu ist zu bemerken, dass Retinae mit fester verbundener Epithel- und Stäbchenschicht auch in der Regel<sup>1</sup> stärker an der Chorioidea adhären, und dass sie mit grösserer Vorsicht, als andere von dieser abgehoben werden müssen, schon weil sie am meisten geneigt sind die Epithelkuppen oder deren Hüte im Augen- grunde zurückzulassen.

breitung unabhängig und könnte auf innigerer Verklebung farbloser Epithelfortsätze mit den Stäbchen oder auch darauf beruhen, dass die Fortsätze resistenter geworden und schwerer zerreißen. Wie sehr die Abkühlung trotz einzelner beobachteter Unregelmässigkeiten das Haften befördert, erhellt am besten daraus, dass es noch in demselben Sinne wirkt, wenn ausser dem Dunkelaufenthalte noch ödematöse Zustände, welche unter allen Verhältnissen am meisten zur Lockerung der betreffenden Schichten beitragen, im entgegengesetzten Sinne wirken. Fig. 11 zeigt, wie dann das Pigment vertheilt ist: es reicht zwar selten weit nach vorn,

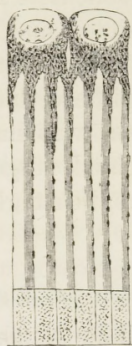


Fig. 10.



Fig. 11.

ist aber in ziemlicher Menge, etwa in der Mitte der Stäbchenhöhe, in Gestalt spindelförmiger Figuren angehäuft. — Das Curareödem mit der gleichwirkenden Temperaturerhöhung auf etwa 30° C. combinirt erzeugt bei Dunkelfröschen, trotz der überaus beförderten Lockerung der Netzhaut von der Epithelschicht, weiteres Vorschreiten des Pigmentes zu den Innengliedern, unter Auftreten ganz schmaler, aus Fuscinnadeln gebildeter Reihen zwischen den Stäbchen an deren ganzer Länge: vergl. Fig. 12. Diese Fortsätze der Epithelzellen reißen aber sehr leicht kurz vor ihrer Wurzel ab. Lockerung erzeugt das Oedem, besonders in der Wärme, ausserdem an besonnten Fröschen mit gebleichten Stäbchen, und wie Fig. 13 zeigt, indem nur geringe Pigmentmengen zwischen den Stäbchen bleiben, von welchen ein sehr kleiner Theil auch zwischen den Innengliedern liegt.

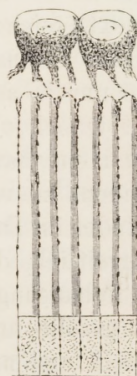


Fig. 12.

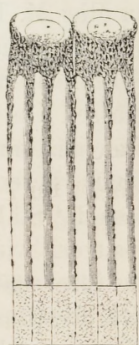


Fig. 13.

Hiermit sind die Mittel bezeichnet, die es giebt um das Epithel, den Einflüssen des Lichtwechsels entgegen, bei Dunkelfröschen haftend, bei Hellfröschen gelockert zu erhalten. Entspricht unter jenen Mitteln das Curareödem auch keinem natürlichen Zustande, so ist die Bekanntschaft mit seiner Wirkung doch sehr wichtig, weil die Curarelähmung für methodische Belichtungsversuche unumgäng-

lich ist und weil die bei besonnten Fröschen unvermeidliche Berieselung oft unabsichtlich zu Oedem führt. Welche Vortheile von dem Kunstgriffe, belichtete Netzhäute mittelst des Oedems epithelfrei zu erhalten, zu erzielen sind, erhellt schon früher. — Der Einfluss der Temperatur muss selbstverständlich bekannt sein, um überhaupt den Gegensatz des Epithelverhaltens im Dunkeln gegen das im Lichte erfassen zu können; was im Folgenden über den letzteren besonders wichtigen Unterschied mitgetheilt wird, bezieht sich daher auf Versuche, die bei möglichst gleicher Temperatur von etwa 20° C. an gestellt wurden.

#### A) Verhalten des Pigmentepithels bei Dunkelfröschen.

Hier löst sich die Netzhaut leicht und vollkommen von der Epithelplatte ab. Gleichwohl sieht man an Schnitten gehärteter oder an Scheerenschnitten frischer Augenründe das Pigment in starken, kegelförmigen Massen zwischen die Stäbchen ragend, aber nicht weiter, als um etwa ein Drittel oder die Hälfte ihrer Länge. Zwischen den Innengliedern findet sich kein Pigment, auch nicht wo daselbst Zapfen auftreten. Die im Augenrunde zurückgebliebenen Epithelien, in Glaskörper, in dünnem Salzwasser oder in  $\text{OsO}_4$  untersucht, zeigen sich mit entsprechend kegelförmigen, dunklen Fortsätzen behaftet, die in lange feine, fuscinfreie Fäden übergehen, welche theilweise so lang scheinen, dass sie gewiss bis zu den Stäbcheninnengliedern oder bis an die *M. limitans ext.* reichen würden. Trotz der lockeren Verbindung sendet also das Retinaepithel seine Ausläufer so tief in die Sehzellenschicht, wie nur je an einer untrennbar haftenden, mit dem grossen Unterschiede jedoch, dass jene Fäden nur an der Wurzel Fuscinnadeln enthalten und nach vorn keine Anschwellung besitzen. Unter diesen Umständen, zu welchen noch der in Betracht kommt, dass die Stäbchencylinder im Dunkeln den kleinsten Querdurchmesser besitzen, wird es begreiflich, dass die Zellen mit ihrem Barte leicht aus ihrer natürlichen Behausung entfernbar sind. Im Zellenleibe findet sich die Basis dicht gefüllt mit Pigment, das bis an die vordere Fläche des Kerns reicht und nur am Rande etwas in die Kuppe emporsteigt. Falls Abkühlung die Vertheilung des Fuscins im Zellenleibe nicht ändert, muss man aus dem Ansehen unbelichteter, gegen die Regel mit dem Epithel ausgeschlüpfter Netzhäute schliessen, dass die Stäbchenkuppen hier wenig vom Fuscine bedeckt werden, denn man sieht wenigstens die centralen Theile der Netzhaut und auch wol eine mehr peripherische, halbmondförmige Stelle, trotz des tief sammetschwarzen Aussehens bei schräger Stellung zum eigenen Auge,

recht so beschaffen, wie eine gläserne, durch schwarzen Flor geschlagene Bürste, wenn man senkrecht darauf blickt.

### B) Verhalten des Pigmentepithels bei belichteten Fröschen.

Sind die Stäbchen durch Licht entfärbt, so fällt ausser dem Haften der Epitheldecke, in der Stäbchenschicht nach dem Abschaben jener, noch das tiefe Hineinragen dicker Pigmentschnüre und spindelförmiger Haufen von Fuscinnadeln auf, in Folge welcher die Membran stark grau oder braun tingirt aussieht. Es hat sich hier Vieles geändert: die Basis der Epithelzellen hat viel Fuscin auf Kosten der Füllung ihrer Fortsätze verloren, die ursprünglich kegelförmigen Pigmenthaufen in den Wurzeln der Fortsätze sind fast ganz verschwunden und in Gestalt spindelförmiger Anhäufungen an die vordere Hälfte der Stäbchencylinder gerückt, während ein Theil des Fuscins bis an die *M. limitans* vorgeschritten ist. Was im Zellenleibe vom Fuscin zurückgeblieben ist, hat sich dort anders gelagert und zwar so, dass die Stäbchenkuppen zum Theil mehr davon bedeckt werden, als im Dunkelauge; die ganze Retina sieht daher von der Epitheldecke betrachtet besonders dunkel aus, indem viel weniger Licht durch die Axen der Stäbchen in die Kuppen der Epithelzellen dringt. Wie ich es zuerst erklärte, finden also während des Lebens die auffallendsten Wanderungen des Pigmentes innerhalb der Epithelzellen und ihrer Fortsätze statt, wobei es sich in wechselnder Weise abschiebt. In dem eben beschriebenen Zustande findet man die meisten aus früherer Zeit stammenden Schnittpräparate der Retina mikroskopischer Sammlungen, an welchen gewiss schon Mancher die doppelte Pigmentzone bemerkte, deren eine der Basis der Zellenleiber entspricht, während die andere den vorderen spindelförmigen Fuscinhaufen in den Zellfortsätzen zwischen den Stäbchen angehört. Nach solchen Umlagerungen muss das Epithel der Stäbchenschicht offenbar fest anhaften, da jeder Zellfortsatz zwischen den Stäbchen mit einem Riegel versehen ist, der die Entfernung seiner weichen Masse verhindert und ihn bei Anwendung von Gewalt eher abreißen, als dieser folgen lässt. Nach längerer Belichtung kommt hierzu in der Schwellung der Stäbchen (vergl. oben S. 310) ein weiterer Umstand, der im gleichen Sinne wirken muss, weil die Epithelfortsätze jetzt fester in die verschmälerten Stäbchenzwischenräume eingeklemmt werden. Ist die Belichtung bei

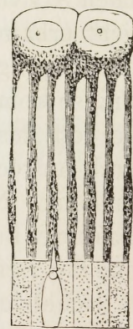


Fig. 14.

0° erfolgt, so wird das Haften nicht wesentlich befördert und von Durchschnitten der Retina das Fig. 14 dargestellte Bild erhalten, welches für alle Hellretinae charakteristisch ist.

Das Haften des Epithels und die Einlagerung grösserer Fuscinmengen zwischen den vorderen Antheilen der Stäbchen nehmen durch Lichtentziehung allmählich ab und es stellen sich dann ähnliche Verhältnisse, wie die für das Dunkelauge angegebenen nach etwa 1—2 Stunden her. Dies stimmt so auffällig mit der Zeit, deren die Stäbchen bedürfen um den maximalen Purpurgehalt wieder zu gewinnen, dass der Gedanke nahe liegt, die Veränderungen am Epithel durch Licht mit der Purpurbleichung sowohl, wie mit der darauf folgenden regenerirenden Thätigkeit der Epithelzellen in Verbindung zu bringen. Damit wird allerdings das Richtige höchst wahrscheinlich getroffen, aber es darf deshalb nicht geschlossen werden, dass etwa Bleichung oder Rückkehr des Purpurs immer merklich sein müssten, um die genannten Epithelzustände zu finden.

Um die directe Beziehung des Lichtes zu den Vorgängen im Epithel aller Zweifel zu entheben, ist glücklicher Weise wieder die optographische Methode verwendbar, welche hier zu einer eigenthümlichen Art von Optogrammen führt, die beim Frosche oft unerwünscht leicht erhalten werden. Ist das Licht bei der früher (S. 301) beschriebenen Optographie am Frosche zu intensiv und die Expositionszeit kurz, so kommt die Netzhaut mit den schärfsten negativen, in schwarz und roth ausgeführten Optogrammen zu Tage, die man ohne Weiteres durch Antrocknen im Lichte für lange als schwarzweisse Bilder fixiren kann. Natürlich ist zur Erzielung dieser epithelialen Optogramme Benetzung der Curarefrösche zu vermeiden, damit kein Oedem die Befestigung des Epithels hindere. Man erhält solche Bilder am sichersten in etwa 20 Min., wo eine mit schwarzen Streifen versehene, matte Glastafel zum Objecte diene, auf welches directes Sonnenlicht fiel.<sup>1</sup>

Wenn Frösche bei mittlerer Temperatur auf dem Boden eines Topfes, im gedämpften Lichte geschlossener Räume einigermaassen ruhig sitzen, ist ihre Retina oft nur zu etwa  $\frac{3}{4}$  epithelfrei und im übrigen Quadranten von dunklem Epithelsammet bedeckt zu erhalten, einer unteren Gegend des Auges entsprechend, mit welcher der

<sup>1</sup> Gute Andeutungen epithelialer Optogramme entstehen im Froschauge auch unabsichtlich, denn wenn man Stäbchen- oder Purpuroptogramme mit oder ohne Oedem erzeugt hat, bleiben diese in Folge nachträglichen Verwischens durch Licht oft noch zu negativen verkehrt bestehen, indem die im Leben gebleichten Bänder jetzt vor den übrigen durch zwischen den Stäbchen gebliebene Fuscinreste grau tingirt, zuweilen recht scharf zum Vorschein kommen.



Frosch gegen die hellen Fenster blickte. Unter den Epitheldecken sind die Stäbchen entweder kaum verändert, oder in andern Fällen roth, orange oder dunkel chamois. Die phototrope Epithelreaction beginnt also lange vor vollendeter Bleichung des Purpurs; sie ist vortrefflich bei mässigem, die Stäbchen nicht bleichendem Lichte, am besten entwickelt bei solchem, das die Stäbchenfarbe bis zu hellem Gelb bringt und dort weit ausgeprägter, als an gründlich besonnten Fröschen, wo sie dagegen bald nach begonnener Lichtentziehung das Maximum erreicht. Alle Belichtungen, welche die Regeneration dauernd in Anspruch nehmen und dem Gleichgewichtszustande zwischen Purpurbleiche und Wiederherstellung am günstigsten sind, wirken also am stärksten auf das Epithel. Nichts kann dies schlagender beweisen, als der Effect des rothen Lichtes, welches so mächtige Pigmententleerungen der Basis der Epithelzellen und so massenhaftes und weit nach vorn reichendes Wandern des Fuscins in die Stäbchenzwischenräume hervorruft, dass es den mehrfach erwähnten kräftigsten Lockerungsmitteln fast unmöglich wird, die Stäbchen von der Epitheldecke oder deren Ausläufern zu trennen. Fig. 15 zeigt den Durchschnitt des Sinnesepithels einer so behandelten Netzhaut. Wie zu erwarten ist die Erscheinung zu der Zeit, oder bei solchen Intensitäten der Rothbelichtung, welche den Purpur gerade normal erhalten, am meisten ausgeprägt, während sie, ähnlich wie nach übermässiger Besonnung, bedeutend nachlässt, wenn endlich andauernde Bleichung erzielt ist. Hieraus erklärt sich auch die früher bei der Optographie am Frosche mitgetheilte, anscheinend paradoxe Thatsache, dass Lockerung des Epithels bei belichteten Frosch-  
 augen ohne Oedem noch am besten erzielt wird, wenn die Ausbleichung allmählich, nach sehr langer Exposition an mässigem Lichte bewirkt worden: man empfängt den Eindruck, als ob diese Ausbleichung in Wirklichkeit keine so allmähliche sei, sondern in einem späten Stadium mit grösserer Geschwindigkeit zur vollkommenen Entfärbung gehe, wenn das lange regenerativ angestrengte Epithel in dieser seiner Function erlahmt, mit welcher Periode auch der Rückgang der phototropen Fuscinschichtung zusammenzufallen scheint.



Fig. 15.

Wahrscheinlich kommt die phototrope Epithelreaction allen Wirbelthieren zu. Bei den Vögeln gelingt das Abheben der Netzhaut ohne Epithel fast immer, wenn die Thiere im Dunkeln verweilen, während die Membran aus frischen, belichteten Augen nahezu in ganzer Ausdehnung

licht vom Pigment bedeckt ausschlüpft. Beim Kaninchen und dem Rinde ist ein stärkeres Haften nach Belichtung unzweifelhaft, wird aber durch Einlegen der frischen Augen in Alaun gehoben. Nur wenn die Augen  $\frac{1}{2}$ —1 Stunde nach dem Tode in den Alaun gekommen, bleibt an der gehärteten Netzhaut Pigment, das sich an Optogrammen vorzugsweise und oft sehr scharf begrenzt auf die belichteten Stellen beschränkt findet. Beim Hunde haftet das gelbliche Tapetalepithel frisch in Alaun gebrachter Augen in der Regel an den hellen Streifen des Optogramms. Für das Auge des Affen, dessen Retina nach keinem Dunkelaufenthalte vom Epithel trennbar gefunden wurde, bildet die Alaunhärtung ebenfalls das Mittel, vollkommen pigmentfreie Präparate zu erzielen. Aus menschlichen, in Eis conservirten Augen im Dunkeln Verstorbener schlüpfte die Retina vorwiegend pigmentfrei ab; in einem Falle, wo ein 2 Stunden im Dunkeln gehaltenes normales Auge, unmittelbar nach der Enucleation am Lebenden, untersucht wurde, war die Netzhaut unter Salzwasser mit grösster Leichtigkeit vollkommen pigmentfrei dem Augengrunde zu entnehmen. Nur die Augen eines im Hellen, mit weit geöffneter Pupille verstorbenen Menschen, lieferten bei fast normalem Purpurgelalte stellenweise stark und fest mit Epithel überzogene Netzhäute; in diesem Falle waren die Augen sofort nach dem Tode ins Dunkle versetzt worden und 24 Stunden in Eis conservirt.

Mussten die bis heute über den Sehpurpur erworbenen Erfahrungen die Frage nach erregenden, objectiv in der Netzhaut nachweislichen Wirkungen gänzlich unentschieden lassen, so liegt nun in der phototropen Reaction des Pigmentepithels eine unzweideutige Beantwortung vor, welche dem Lichte einen erkennbar erregenden Einfluss auf das Epithelprotoplasma zuschreibt. Unzweifelhaft werden die Fuscinnadeln erst in Folge von Bewegungen des Protoplasmas, in welches sie eingebettet sind, bewegt, und von diesem nur mitgeschleppt oder in seinem Innern umhergetrieben oder abgeschichtet, wie dergleichen in allem contractilen Protoplasma zu sehen ist, das erkennbare Körnchen, Pigmenttheilchen oder leicht zu unterscheidende, von Aussen eingeführte Dinge enthält. Viele solche, dem Auge gänzlich fremde Zellen zeigen ähnliche Reaction auf Licht, besonders wenn sie Pigmente enthalten, welche wie das Fuscine des retinalen Epithels, niedere Grade von Lichtempfindlichkeit besitzen, wofür die contractilen mit dem Lichte veränderlichen Pigmentzellen in der Haut des Frosches ein bekanntes, die des Chamäleon namentlich nach BRÜCKE'S<sup>1</sup> Beobachtungen, die mancher Fische und vieler Wirbellosen noch bessere Beispiele liefern. Seit aus STRASBURGER'S<sup>2</sup> Untersuchungen auch auf Licht reagirende Elementarorganismen be-

1 E. BRÜCKE, Wiener Denkschriften 1852.

2 E. STRASBURGER, Wirkung des Lichtes u. s. w. Jena 1878.

kannt sind, welche keine Farbstoffe enthalten, ist Lichtempfindlichkeit wol auch vom Protoplasma einiger farblosen thierischen Zellen zu erwarten, worüber das albinotische und tapetale Retinaepithel noch weitere Aufschlüsse versprechen. Wie Alles dazu drängt in den Sehzellen auch farblose Sehstoffe anzunehmen und im Sehpurpur nur eine Substanz jener Art zu erblicken, die uns wegen ihrer glücklicherweise farbigen Beschaffenheit zuerst bekannt geworden, so steht der Annahme ähnlicher Stoffe in allem Protoplasma, das auf Licht reagirt, nichts entgegen, in welchem Falle die Hypothese der Seherger auf alle phototrope animale Reaction zu übertragen ist, die damit zu einem chemischen Reizungsphänomen würde.

Die Bedeutung des retinalen Epithels für das Sehen kann wahrscheinlich nur eine indirecte sein, da dasselbe, wenn vielleicht nicht aller nervösen Verbindung, so doch der Verknüpfung mit der grossen Zahl feinsten Opticusausstrahlungen entbehrt, deren ein Stratum echter Sehzellen bedarf. Das mit den Querschnittsmaassen der Stäbchen und Zapfen gut übereinstimmende Unterscheidungsvermögen des menschlichen Auges für kleinste Abstände weist vollends die Auffassung der dazu selbst in der Fovea centralis noch viel zu breiten Epithelzellen als Sehzellen ab. Um so mehr Gewicht wird auf die nachgewiesene, merkwürdige optochemische Beziehung dieser Zellen zu den Stäbchen und auf ihre daraus hervorgehende indirecte Bedeutung für das Sehen zu legen sein. Giebt es ein Sehen mit dem Sehpurpur, so würde es nach dem ersten Gebrauche dahin sein, wenn das Epithel nicht vorhanden oder seine regenerative Function vernichtet wäre. Ausserdem verdient das Epithel in rein optischer Beziehung Beachtung, da es manche Fälle von Irradiation beim Sehen verständlich macht, insofern jede seiner Zellen mehrere Stäbchen aufnimmt, und das durch ein Glied solcher Gruppen gegangene Licht nach der Reflexion an den Rückflächen des Auges auf seinem Rückgange benachbarte Stäbchen mit trifft. In dieser Beziehung könnte das Wandern des Pigmentes auf den Stäbchenkuppen, das dieselben bald enthüllt, bald wieder verdeckt, merkliche Inconstanzen beim Sehen erzeugen.

Sind die Stäbchen und Zapfen durch mechanische Reize erregbar, wie es manche Erscheinungen bei Druckversuchen an unserem Auge wahrscheinlich machen, so ist eine mechanische Reizung der Stäbchenkuppen, sowie der Stäbchen- und Zapfenaussenflächen durch die beweglichen, spitzen Fuscinnadeln, welche dieselben reiben könnten, denkbar, wenn ein irritabler Bestandtheil der Innenglieder in die cuticularen Aussenglieder emporreichen sollte. Freilich würden auf derartigen Erregungen höchstens Lichtempfindungen langsameren Verlaufes

oder Nachempfindungen beruhen können, die, obschon an sich unwesentlich, vielleicht einiges Verständniss des sonderbaren, ausschliesslichen Vorkommens der scharfnadligen Formen des Fuscins in dem Antheile des epithelialen Pigmentbreies versprechen, der mit den Stäbchen in Berührung kommt und nach vorn zu dringen vermag.

---