

Lichter scheinen ihm unbekannt zu sein. Am Dispersionsspektrum einer NERNST-Lampe wurde für die verschiedenen Spektralregionen das Minimum perceptibile festgestellt, wobei die Helligkeit durch Verschiebung der Lichtquellen und durch Episkotister im groben, durch Spaltweitenänderung im feinen reguliert wurde. Das beleuchtete Feld erschien unter dem Winkel von 12° ; seine Helligkeit wurde vermindert, bis es für das dunkeladaptierte Auge eben nicht mehr sichtbar war. Trotz der wenig zuverlässigen Methode kam die (lange bekannte) Tatsache zur Erscheinung, daß das Maximum der Empfindlichkeit im Grün liegt. In besonderer Versuchsreihe wurde die Energiekurve derselben Lichtquelle bestimmt, und nun die Reizwerte auf jene Kurve umgerechnet. Das Endergebnis wird wie folgt formuliert: die absolute und die relative Farbenempfindlichkeit des Auges, gemessen bei den Schwellenwerten der Reizempfindung, ist großen individuellen Verschiedenheiten, und bei demselben Auge, großem Wechsel unterworfen. Die Empfindlichkeit ist am größten für den Spektralbereich $\lambda = 495 \mu\mu$ bis $\lambda = 525 \mu\mu$. Sie kann für $\lambda = 717 \mu\mu$ den 33 000., für $\lambda = 413 \mu\mu$ den 60. Teil des Wertes im Grün betragen.

Die Schwierigkeiten, die Verf. fand, bzw. die wechselnden Zahlenwerte beruhen, wie leicht ersichtlich, auf dem unvollkommenen Verfahren bei Bestimmung der physiologischen Schwellenwerte.

W. A. NAGEL (Berlin).

1. A. PÜTTER. **Das Auge der Wassersäugetiere.** (Diss.) Breslau 1901. 44 S.
2. — **Die Anpassung des Säugetierauges an das Wasserleben.** *Verhandl. d. V. Internationalen Zoologenkongresses* 613—620 1902.
3. — **Die Augen der Wassersäugetiere.** *Zool. Jahrbücher, Abteil. f. Anatomie u. Ontogenie* 17, 97—402 1902.

Es liegen bereits eine größere Reihe von Arbeiten der KÜKENTHALSchen Schule vor, die sich mit den gewaltigen Umänderungen beschäftigen, welche der Körper und die Organe der Wassersäugetiere durch Anpassung an die dem Säuger an und für sich fremde Lebensweise erlitten haben. In den vorliegenden Arbeiten behandelt der Autor, ebenfalls ein Schüler KÜKENTHALS, die Augen der Wassersäugetiere. Die Dissertation stellt einen Teil des ausführlichen Werkes dar, und der Vortrag vor dem Internationalen Zoologentage gibt die biologischen Betrachtungen in gedrängter Form.

Von den außerordentlich interessanten Resultaten sei folgendes erwähnt:

Vier Ordnungen der Säuger sind es, welche das feste Land verlassen und sich mehr oder weniger weitgehend dem Leben im Wasser angepaßt haben: Als nahe Verwandte der Raubtiere zunächst die Flossenfüßer oder Pinnipedier — Seehund, Walrofs u. s. w. —, die noch einen großen Teil ihres Lebens auf dem Lande verbringen; weiterhin die Sirenen oder Seekühe, Verwandte der Ungulaten; drittens die Zahnwale — Delphin u. ä. — und endlich die Bartenwale — wie der Grönlandwal und seine Verwandten.

Was die Umbildung anbetrifft, die das Auge und seine Hilfsapparate bei diesen Tieren erlitten haben, so waren hier folgende Faktoren wirksam:

Die dioptrischen Verhältnisse im Wasser sind anders als in der Luft. Ein auf das Sehen in der Luft eingerichtetes Auge verändert, ins Wasser

versetzt, seine Funktion in der Weise, daß das Bild nicht mehr auf der Netzhaut, sondern hinter ihr entsteht. Das Wärmeleitungsvermögen des Wassers ist größer als das der Luft. Der Körper im allgemeinen und natürlich auch das Auge eines stetig oder hauptsächlich im Wasser lebenden Warmblüters muß sich also gegen Wärmeverlust schützen. Die gesamte Körperoberfläche eines Wassertieres, namentlich wenn es auch in die Tiefe taucht, hat einen weit größeren Druck auszuhalten als die der luftlebigen Tiere. Es muß also auch der Augensbulbus eine bedeutende Druckfestigkeit besitzen. Dazu kommt noch bei den Walen, die oft mit der Geschwindigkeit eines Torpedobootes durchs Wasser hinausrennen, der gewaltige Anprall des Wassers. Während sich bei den Landsäugetieren das Auge gegen Trockenwerden der Cornea und Conjunctiva schützen muß, fällt dies bei den Wassersäugetieren weg. Dagegen muß hier ein Schutz gegen die chemischen und osmotischen Wirkungen des Seewassers vorhanden sein.

Es wird sich demnach die Veränderung im Auge der Wassersäuger als ein Produkt von optischen, thermischen, hydrostatischen, hydrodynamischen und chemischen Anpassungen darstellen.

Gehen wir nun auf die Betrachtung der einzelnen Teile ein:

Die Cornea zeigt annähernd denselben Brechungsindex wie das Seewasser; sie kommt also als lichtbrechender Apparat nicht mehr in Betracht und in optischer Hinsicht ist der Grad ihrer Wölbung ohne Belang. Nicht so jedoch in mechanischer Hinsicht. Die größte Festigkeit würde das Gewölbe, das die Cornea bildet, haben, wenn die Richtung der wirkenden Druckkräfte in das Widerlager, d. h. die Sklera, fällt. Dies kann nur dann erreicht werden, wenn die Cornea möglichst flach gewölbt ist. Auf die Größe der Cornea wirken zwei Faktoren antagonistisch: Da die Wassersäuger bei schwachem Licht sehen müssen, wäre ihnen eine möglichst große Cornea von Nutzen. Eine solche ist aber nicht so leicht auf Körperwärme zu halten als eine kleine und ist außerdem als Gewölbe betrachtet nicht so tragfähig. Thermische wie mechanische Faktoren werden also auf Verkleinerung der Cornea, optische auf ihre Vergrößerung wirken, und die Resultierende wird ein möglichst gutes Mittelmaß sein. Die Dicke der Cornea ist optisch ohne Bedeutung, da ihr Brechungsindex fast gleich dem des Kammerwassers ist. Eine Verdickung der Cornea wird jedoch ihre mechanische Festigkeit erhöhen. Nun lehrt die Bautechnik, daß ein Gewölbe nur an den Widerlagern, nicht aber im Scheitel verstärkt zu werden braucht um die Festigkeit zu erhöhen. So findet sich auch bei den Wassersäugetieren meist eine Verdickung der Randpartien der Cornea. Als Wärmeschutz treten Erweiterung der Lymphräume und Verringerung ihrer Zahl auf, wodurch eine lebhaftere Zirkulation der warmen Lymphe ermöglicht wird. (Der Verf. geht nun auf die Analyse der Eigenschaften der Cornea bei den verschiedenen Gruppen ein, doch muß ich es mir versagen, ihm im Referate auch hier zu folgen.)

Es ist die Funktion der Sklera, dem Bulbus Form und Festigkeit zu geben. Was die Form des Bulbus betrifft, so zeigt sich allgemein das Bestreben, das prääquatoriale Segment zu Gunsten des Augengrundes zu verkleinern. Da die Linse (cf. unten) mehr oder weniger kugelförmig ist, so liegt auf diese Weise der Augengrund annähernd als konzentrische Kugel

schale um die Linse. Dadurch wird das Gesichtsfeld des Auges vergrößert, indem auch die peripheren Teile der Netzhaut noch ein brauchbares Bild erhalten. Dies ist gerade für die Wale, die nicht im stande sind das Auge zu bewegen, von großer Bedeutung. Die Festigkeit des Bulbus wird erzielt durch eine Verdickung der Sklera, die namentlich bei den Walen einen außerordentlich hohen Grad erreicht. Während bei den Pinnipediern der Bulbus symmetrisch ist, zeigt er bei den Walen eine beträchtliche Vergrößerung des oberen Abschnittes, was darauf hinweist, daß für sie die wichtigste Gegend des Gesichtsfeldes nach unten liegt.

Die Chorioidea zeigt, wie bei vielen anderen Säugern, namentlich solchen, die bei schwacher Beleuchtung sehen müssen, ein Tapetum lucidum. Man nimmt an, daß es die Lichtstrahlen reflektiert und so bewirkt, daß jeder Punkt der Retina von den ihn treffenden Strahlen sowohl bei ihrem Hin- wie beim Rückwege gereizt wird. Der Verf. ist der Ansicht, daß eine derartige Ausnutzung der Lichtstrahlen nur dann möglich wäre, wenn das Tapetum als ein sehr vollkommener Spiegel wirkte. Da jedoch das Licht durch das Tapetum in den verschiedensten Richtungen ganz unregelmäßig reflektiert wird, kann nach seiner Ansicht die Retina nur ganz diffus beleuchtet werden. Da nun offenbar das Tapetum ein Sehen bei schwacher Beleuchtung begünstigt, so erklärt er sich seine Wirkung in ähnlicher Weise, wie sie EXNER bereits bei anderen Sinnesempfindungen als „Bahnung“ beschrieben hat: Durch subminimale Reize wird die Erregbarkeit der lebendigen Substanz erhöht: Ein sehr schwacher Lichtreiz, der an und für sich nicht mehr auf die Netzhaut erregend einwirken würde, kommt dann noch zur Perzeption, wenn das diffus durch das Tapetum reflektierte Licht auf die Retina einen subminimalen Reiz ausübt. Der Verf. findet eine Stütze für seine Theorie noch darin, daß eine derartig schwache Reizung der Retina noch auf andere Weise im Tierreiche verwirklicht ist, nämlich einmal durch den sog. „aphakischen Raum“ der sich bei Tiefseefischen und auch bei Walen findet (cf. unten) und bei Tiefseefischen durch Leuchtorgane, die ihr Licht in das Auge selbst werfen. Die Chorioidea zeigt außerdem wieder als Wärmeschutz einen großen Reichtum an Blutgefäßen. Was das Corpus ciliare betrifft, so ist der Musc. ciliaris nur schwach ausgebildet, so daß eine Akkommodation durch eine Hilfe ausgeschlossen erscheint. Der Tensor chorioideae ist bei den Flossenfüßern ziemlich stark. Der Verf. vermutet, daß er die Funktion hat, bei Spannung den Druck in der hinteren Augenkammer zu erhöhen und so die Linse nach vorn zu schieben. Dadurch würde eine Akkommodation auf die Nähe eintreten. Bei den Bartenwalen fehlt jede ciliare Muskulatur, sie können also wohl überhaupt nicht akkommodieren. Wenn man bedenkt, daß bei einem solchen Riesen die Entfernung des Auges von der Schnauzenspitze bereits 5 m beträgt und sich klar macht, daß ihm eine Akkommodation auf eine geringere Entfernung als diese, gar nicht nötig ist, so wird man im Fehlen der Akkommodationsmöglichkeit nichts Wunderbares finden. Auch die Zahnwale scheinen bei der geringen Entwicklung ihrer Ciliarmuskeln nicht zu akkommodieren.

Die Iris zeigt eine weitgehende Reduktion des Stromas — dadurch leichte Beweglichkeit ermöglicht — und einen großen Gefäßreichtum —

Wärmeschutz. Bei den Zahnwalen ragt der obere Teil der Iris als Operculum pupillare in die Pupille hinein. Schwimmt das Tier nahe der Meeresoberfläche, so werden die störenden Strahlen, die durch totale Reflexion in ziemlicher Intensität von der Oberfläche kommen, abgeblendet. Schwimmt das Tier in bedeutenderen Tiefen, so scheint durch Vergrößerung der Pupille das Operculum pupillare ausgeglichen zu werden. Bei Zahn- sowohl wie bei Bartenwalen zeigt sich, daß die Pupille spaltförmig so weit ausgedehnt werden kann, daß noch neben der Linse vorbei Strahlen in das Auge fallen. Es entsteht also dann ein sonst fast nur bei Tiefseefischen bekannter „aphakischer“ Raum. (Über seine biologische Bedeutung cf. oben.)

Die Linse zeigt einen größeren Brechungsindex als bei Landsäugetieren und hat Kugelform. Durch letzten Umstand wird eine Ausnutzung auch der Randstrahlen ermöglicht.

In der Retina finden sich nur Stäbchen, keine Zapfen. Eine Area centralis ist bei den Flossenfüßern vorhanden. Bei Walen gelang es dem Verf. nur bei einem Delfinembryo eine streifenförmige Area centralis nachzuweisen. Es treten immer eine große Anzahl von Sehzellen in Verbindung mit einer Bipolaren und viele Bipolaren in Verbindung mit einer Nervenfaser, so daß zu je einer der letzteren eine sehr große Zahl von Sehzellen gehören. Dadurch wird das Auge zwar zum Formensehen wenig geeignet, um so mehr aber angepaßt an das Sehen von Bewegungen sein. Außerdem wird durch Summation von sehr vielen, wenn auch schwachen Reizen eine Ausnützung von selbst sehr schwachem Lichte ermöglicht. Auf je eine Stäbchenzelle kommen ferner eine größere Zahl von Ganglienzellen der äußeren Körnerschicht. Der Verf. zieht Analogieschlüsse mit anderen Säugetieren und bringt diese „überzähligen Ganglienzellen“ ebenfalls mit dem Sehen von Bewegungen in Verbindung.

Der Nervus opticus ist bei den Walen von einer starken bindegewebigen Scheide umgeben, zu der bei den Bartenwalen noch ein sie umgebender Fortsatz der Sklera kommt. Auf der so gebildeten Säule ruht unbeweglich mit ihr verbunden der Bulbus. Durch diese Einrichtung wird vermieden, daß der Bulbus bei schnellem Tauchen in die Orbita hineingedrückt wird. In der Optikusscheide finden sich bei den Walen starke Gefäßplexus, sowohl venöse, wie arterielle. Indem sie den Blutdruck stark vermindern, verhüten sie, daß bei Steigerung des intraokularen Druckes — beim Tauchen in größerer Tiefe — alles Blut aus dem Bulbus herausgedrückt und dadurch Ischämie hervorgerufen wird. Die Lidspalte ist sowohl bei Flossenfüßern wie bei Walen klein. Da bei den ersteren der Bulbus nahezu, bei letzteren ganz unbeweglich ist, so entsteht ihnen aus der Kleinheit kein Nachteil, da die weite Lidspalte den Zweck hat, im Verein mit der Beweglichkeit des Bulbus das Gesichtsfeld zu vergrößern. Andererseits ist sie vom Vorteil, da derartig nur ein geringer Teil des Bulbus in direkte Berührung mit dem abkühlenden und chemisch wirkenden Seewasser tritt. Bei den Walen können die Lider nicht geschlossen werden. In und unter der Conjunctiva liegen zahlreiche Venen, einen Wärmeschutz bildend. Der Drüsenapparat ist am Walauge stark entwickelt, doch liefern die Tränendrüsen kein wässriges Sekret — diese würde sich mit

dem Seewasser mischen —, sondern ein fettiges, wie die HARDERSchen Drüsen. Dieses fettige Sekret giebt einen guten Schutz gegen die hydrodynamischen und chemischen Einwirkungen des Seewassers. Ein Ableitungsweg ist nicht vorhanden; das überflüssige Sekret wird vom Wasser hinweggespült. Die Flossenfüßer zeigen außer stark entwickelten HARDERSchen kleine Tränendrüsen. Obwohl das Walauge nicht mehr beweglich ist, finden sich doch die Muskeln mächtig entwickelt. Der Verf. schreibt ihnen die Funktion des Wärmeschutzes zu, da nur so erklärlich ist, daß sie nicht atrophieren. Die Augenhöhle faßt bei den Walen nur den hintersten Teil des Bulbus in sich; dieser ist in ein Polster von Muskel-, Fett- und Drüsengewebe eingebettet, wodurch vermieden wird, daß er bei starkem Wasserdruck an den Knochen angepresst wird. Während bei den Flossenfüßern die Augen normal gelagert sind, liegen sie bei den Walen an der Seite des Kopfes. So sind sie nicht so sehr dem Anpralle des Wassers bei schnellem Schwimmen ausgesetzt und außerdem wird das Gesichtsfeld erweitert als Ersatz für die verlorene Beweglichkeit des Bulbus. Das binokulare Sehen ist dadurch allerdings fast völlig oder völlig unmöglich. Außerdem liegen die Augachsen mehr oder weniger stark nach unten zu geneigt, wodurch das Gesichtsfeld hauptsächlich nach unten zu verlegt wird.

Bei den Zahnwalen fand der Verf. ein höchst interessantes neues Sinnesorgan. Er sah nämlich bei *Hyperoodon rostratus* im unteren Teile des Bulbus nahe dem vertikalen Meridian im perichorioiden Lymphraume ein kleines becherförmiges Bläschen, das mit Sinnesepithel ausgekleidet ist. Auch bei Embryonen von anderen Zahnwalen fand es sich und zwar in der Entwicklung, wodurch klar wurde, daß es als Ausstülpung der Retina entsteht. Der Verf. sieht in ihm ein Organ zur Perzeption des Wasserdruckes, welches also dem Wale ermöglicht, die Tiefe, in der er sich befindet, wahrzunehmen und weist nach, wie es seiner ganzen Lage nach dazu besonders geeignet ist. Höchst interessant ist es, daß BRAUER ganz ähnliche abgesprengte Stücke der Retina im Auge von Tiefseefischen fand.

Die Anpassungen, die das Auge der Wassersäugetiere zeigt, faßt der Autor in folgender Weise zusammen (S. 382, 383): a) Optische Anpassungen: 1. Die Form der Linse: fast kugelig, beide Flächen gleich stark gewölbt. 2. Der Brechungsexponent der Linse: höher als bei irgend einem Landsäugetier, fast so hoch wie bei Fischen. 3. Die Querleitungsverhältnisse der Retina: viele Stäbchenzellen auf eine Ganglienzelle zusammengeleitet. 4. Die „überzähligen“ Ganglienzellen der äußeren Körnerschicht. 5. Das ausgedehnte Tapetum lucidum. 6. Die Vergrößerung des Augengrundes auf Kosten des prääquatorialen Segments. Die Peripherie des Augengrundes liegt auch noch in der Brennebene der Linse. b) Thermische Anpassungen: 1. Verkleinerung der Cornea im Verhältnis zum Bulbus. 2. Form und Zahl der Lymphwege der Cornea propria: Große Röhren in verhältnismäßig geringerer Zahl. 3. Ausbildung der Chorioidea und des perichorioiden Lymphraumes. 4. Form der Lidspalte: so weit verkleinert, daß nur noch die Cornea hervorsieht. 5. Mächtige Entwicklung der Muskulatur bei unbeweglichem Bulbus. c) Hydrostatische Anpassungen: 1. Wölbung der Cornea: flach auf den von der Seite heran-

tretenden Widerlagern. 2. Randverdickung der Cornea. 3. Epithelverhornung der Cornea: Hornsubstanz verbindet sich direkt mit der *Elastica anterior*. 4. Verdickung der Sklera: mächtig im Äquator und Augengrund, gering im *Sulcus corneae*. 5. Starke Optikusscheide: trägt den Bulbus wie eine Säule. 6. Arteriell und venöses Wundernetz der Ciliargefäße. 7. Lage des Bulbus: aus der Nähe der knöchernen Teile entfernt in Muskeln, Fett- und Drüsengewebe. 8. Erwerbung eines hydrostatischen Sinnesorgans bei Denticeten. d) Chemische Anpassungen: 1. Ausbildung der Drüsen: sie geben alle fettiges, öliges Sekret. 2. Vermehrung der Drüsen: Vergrößerung der HARDERSchen Tränendrüsen und Ausbildung eines subkonjunktivalen Drüsenstratums. C. ZIMMER (Breslau).

H. ZWAARDEMAKER. **Geruch.** *Ergebnisse der Physiologie*, hrsg. von ASCHER und SPIRO, 1 (2), 897—909. 1902.

Der Verf. gibt in dieser Abhandlung in gedrängter Kürze eine Übersicht über die Fortschritte der Physiologie des Geruchs seit dem Jahre 1895, dem Jahre, in welchem W. NAGELS „vergleichende Untersuchung über den Geruchs- und Geschmackssinn“, wie des Verf. „Physiologie des Geruchs“ erschienen. Die Darstellung beginnt mit den einzelnen Theorien über die physikalische Natur der Gerüche. Der Verf. zeigt, daß weder die korpuskuläre, noch die vibratorische Hypothese bisher zu allgemeiner Anerkennung durchdringen konnte. Er selbst vertritt eine vermittelnde Richtung. — Eine weitere Besprechung erhalten der Mechanismus des Riechens, das sogenannte nasale Schmecken und die manche Riechstoffe begleitende Tastkomponente. Der Verf. vertritt im ersten Falle die Diffusionstheorie, das Zustandekommen der bei manchen Geruchsstoffen auftretenden Geschmackskomponente verlegt er in die *Regio olfactoria*.¹ — Eine ausführliche Behandlung widmet der Verf. der von ihm so sehr geförderten Olfactometrie. Nach einer Diskussion der von LOMBROSO und OTTOLENGHI, von TOULOUSE und VASCHIDE und von GRAZZI benutzten und ausgebildeten Methoden der Bestimmung der Geruchsschärfe beschreibt der Verf. die inzwischen eingeführten Verbesserungen seiner eigenen Methode und die mittels dieser gewonnenen Ergebnisse. — Es folgen weitere Erörterungen über Mischung und Kompensation der Gerüche, die Unterschiedsempfindlichkeit im Gebiete der Geruchsempfindungen, über die Reaktionszeit, den Einfluß der Ermüdung und Atemreflexe. Die letzten Kapitel behandeln die Klassifikation der Geruchsempfindungen, die Odoriphoren, die Odorimetrie und die spezifischen Energien des Geruchs. KIESOW (Turin).

¹ Der vom Verf. zitierte Versuch GRADENIGOS wurde von diesem auf meine Anregung an mir selber ausgeführt. Bei vielfach fortgesetzten Beobachtungen bin ich jedoch zu dem Ergebnis gekommen, daß wohl mehrere Orte für das Zustandekommen der merkwürdigen Erscheinung anzunehmen sind. (Vgl. *Arch. ital. de Biol.* 38 (2), 336.) Zu einem endgültigen Abschluß der Beobachtungen hat mir bisher die Zeit gefehlt. K.