

Über die Bedingtheit der retinalen Bewegungen bei Fröschen und Fischen

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Martin Luther-Universität
Halle-Wittenberg

vorgelegt von

Hans Ludwig Nover

aus Mülheim (Ruhr)

Halle 1940

ISBN 978-3-662-28106-2 ISBN 978-3-662-29614-1 (eBook)
DOI 10.1007/978-3-662-29614-1

1. Berichterstatter: Dozent Dr. v. Studnitz.
2. Berichterstatter: Prof. Dr. v. Buddenbrock.

Tag der mündlichen Prüfung: 15. Juli 1939.

D 3

Diese Arbeit erscheint gleichzeitig in:
Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie, 242 Band, Heft 6.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Halle a. d. S.)

Über die Bedingtheit der retinalen Bewegungen bei Fröschen und Fischen.

Von

Hans Ludwig Nover.

Mit 4 Textabbildungen.

(Eingegangen am 21. Juli 1939.)

1. Einleitung.

Als eine der wesentlichen Ursachen der retinalen Bewegungen hat die jeweils in der Retina herrschende H-Ionenkonzentration zu gelten. Zunächst zeigte *Dittler*^{7, 8}, daß die durch Belichtung in der Froschretina entstehende Säure* die Zapfenkontraktion hervorzurufen vermag. *v. Studnitz*⁴⁰ übertrug diese Erkenntnis auch auf die Zapfen und das Retinapigment der Knochenfische, bei denen er durch Säureinjektion in Dunkelfische Hell-, durch Alkaliinjektion in Hellfische Dunkelwanderung erzielte. Weitere sehr schwerwiegende Beweise für diese Auffassung erbrachte dann ebenfalls für die Fischretina *Wigger*⁴⁹ (vgl. auch *v. Studnitz* und *Wigger*⁴⁷) indem er zu zeigen vermochte, daß eine Pigment- und Zapfenvorwanderung bei Zusatz adäquater oder inadäquater (Temperatur usw.) Reize selbst im isolierten Auge immer dann zu bemerken ist, wenn eine Säurebildung nachgewiesen werden kann, der umgekehrte Vorgang, Rückwanderung, dagegen stets mit einer Alkalisierung der Netzhaut verbunden ist. Weiterhin konnte *Wigger* aber auch zeigen, daß der Grad der Ansäuerung die Stellung der retinalen Elemente offenbar nicht allein bestimmt, da die Bewegungen im isolierten Auge sehr viel weniger ausgeprägt verlaufen als im intakten. Durch Nervendurchschneidungen erbrachte er den Nachweis, daß der Opticus die retinomotorischen Erscheinungen fördernd, Oculomotorius und Trochlearis dagegen hemmend beeinflussen.

Offen blieb die Frage nach einem etwaigen Einfluß der Hormone auf unsere Beziehung. Ebenso war es wünschenswert, die bei den Fischen so weitgehend durchgeführte Kausalanalyse der retinomotorischen Erscheinungen nun auch an der Froschretina auszuführen, um die allgemeine Bedeutung dieser Ursachen zu zeigen.

Dieses Ziel konnte neben den von *Wigger* für die Fischnetzhaut beschrittenen und für die hormonalen Einwirkungen neu zu suchenden

* *Lange* und *Simon*²⁸ wiesen nach, daß es sich in dem hier vorliegenden Fall um die Bildung freier Phosphorsäure handelt. — Betreffs der älteren Literatur s. *v. Studnitz*^{40, 44}.

(s. S. 679) Wegen noch auf dem von *Honjo*²¹ eingeschlagenen erreicht werden.

Nachdem *v. Studnitz*^{41, 42, 44} gezeigt hatte, daß die bei Belichtung in der Netzhaut auftretende Säure als Zerfallsprodukt der Zapfensubstanz aufzufassen ist, lag es nahe, die Wirkung intensitätsgleicher Farblichter auf die Netzhaut zu untersuchen. Der Grad des Wanderungsausmaßes mußte mit dem Absorptionswert der Zapfensubstanz für eine bestimmte

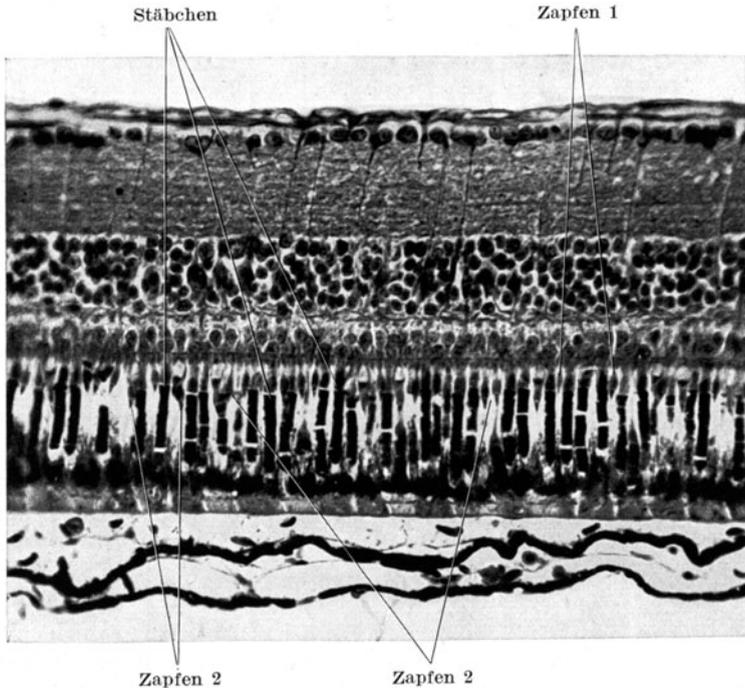


Abb. 1. Schnitt durch die Froschretina. (Färbung: Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin.)

Wellenlänge steigen, da der Grad der Absorption den des Zerfalls und damit auch den der Säurebildung bestimmt. Tatsächlich ergab sich für den Fisch, daß die Wellenlänge, die von der Zapfensubstanz maximal absorbiert wird (Gelb), nicht nur die stärkste Säurebildung (*v. Studnitz*⁴⁴), sondern auch die stärkste Pigmentwanderung und Zapfenkontraktion bei Fischen bewirkt (*Honjo*²¹). Auch diese Verhältnisse — Säurebildung und Wanderung im monochromatischen Licht — waren für den Frosch unbekannt und zu untersuchen.

Das Vorhandensein mehrerer beweglicher Zapfensorten in der Froschretina ließ die Frage besonders interessant erscheinen, ob alle in ihren Bewegungsursachen den gleichen Faktoren unterliegen. Die Messungen wurden deshalb 1. an den kleinen, stets nahe der Membrana limitans

externa liegenden Zapfen (Z₁), 2. an den Hauptzapfen der Doppelzapfen und den solitären gleichen Bewegungsausmaßes (Z₂), 3. ebenfalls erstmalig überhaupt an den Stäbchen* und 4. endlich am Pigment ausgeführt (s. Abb. 1). Die Messungen an der Fischretina umfaßten nur dieses und die einzige deutlich erkennbare Sorte von Einzelzapfen.

Die Arbeit wurde auf Anregung von Herrn Dozent Dr. v. Studnitz durchgeführt.

2. Material und Methode.

Zu den gesamten Versuchen am Frosch diente als Objekt *Rana temporaria*, während ich zu den Fischversuchen den Goldfisch (*Carassius auratus*) verwandte.

Die Versuche wurden im Frühling oder Sommer angesetzt. Die Temperatur wurde auf Zimmerwärme (17—20°) gehalten. Ein Temperatureinfluß war jedoch schon dadurch ausgeschaltet, daß immer zu gleicher Zeit und am gleichen Ort behandelte Tiere verglichen wurden. Bei Tieren einer Versuchsserie, die nicht an einem Tage behandelt werden konnten, wurde darauf gesehen, daß stets auch die gleiche Tageszeit zu den Versuchen benutzt wurde, um durch einen Tagesrhythmus (Welsh und Osborn⁴⁶) veränderte Bedingungen auszuschalten.

Zur Dunkeladaptation wurden die Frösche und Fische 24 Stunden unter völligem Lichtabschluß gehalten („Dunkeltiere“). Bei „Helltieren“ waren sie mindestens 3 Stunden dem hellen Tageslicht ausgesetzt, bei einem Hormonvorversuch wurde wegen trübem Wetters außerdem noch eine Stunde mit 6500 Lux belichtet. Zur Belichtung von Dunkeltieren wurde eine an das Stromnetz angeschlossene 500-Watt-Birne verwandt. Belichtet wurde regelmäßig mit einer Intensität von 6500 Lux (nur in den Farbversuchen 50 Lux).

Enukleiert wurden die Augen stets bei dem Licht der Versuchsbedingungen. Bei Dunkelheit wurde in schwächstem Rotlicht enukleiert. Nachdem auf der ventralen Seite des Auges ein Schnitt längs der Iris bis zur Medianebene — zur Orientierung beim Schneiden — geführt war, wurden die Augen in Zenker 14—16 Stunden fixiert. Nach 24 Stunden Wässern wurden sie über Alkohol-Terpineol, weiches und hartes Paraffin bei 60° eingebettet. Als Schnittdicke erwies sich 5—6 μ als günstig. Die Doppelfärbung „Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin“, vgl. Herzog²⁰, ergab trotz der komplizierten Verhältnisse der retinalen Elemente des Froschauges sehr klare Bilder. Sie zeigte sich der zuerst von mir angewandten Hämalaun-Eosinfärbung weit überlegen. Im einzelnen ist bei der Färbung folgendermaßen vorzugehen: 10—14 Stunden langes Beizen der Schnitte in 2%iger Eisenalaunlösung (Stamm-lösung: 10 g Eisenalaunkristalle auf 100 ccm H₂O), darauf kurzes Ausspülen in Wasser und 24stündiges Färben in Eisenhämatoxylin. Anschließend differenzieren in der oben benutzten Beize unter zeitweiliger Kontrolle (1 $\frac{1}{2}$ —2 Stunden); die Beize ist am Ende der Differenzierung zur besseren Erfassung des Optimalpunktes zu verdünnen. Darauf 24stündiges Färben in 0,6%iger wäßriger Säurefuchsinlösung.

Die Stellung der retinalen Elemente wurde mit Hilfe eines Okularmikrometers ermittelt, und zwar wurde stets von der Basis der Pigmentzellen aus gemessen bis zur Trennungslinie zwischen Außen- und Innenglied der Zapfen und Stäbchen, beim Pigment bis zu seiner durchschnittlichen Höhe in der Meßumgebung.

Ausgewertet wurde immer nur ein horizontaler Schnitt aus dem Auge jedes Versuchstieres, und zwar wurden 5 Messungen in einem Bereich gleich weiter Ent-

* Exner u. Januschke¹¹ beim Bley, Garten¹⁵ beim Bley, Barsch, Weißfisch und Hecht, Arey² beim Frosch und Fischen finden eine Verlängerung des Stäbchenmyoids bei Belichtung und eine Kontraktion bei Dunkelheit (vgl. auch schon van Genderen Stort¹⁶).

fernung jederseits des Opticuseintrittes ausgeführt. Die Angaben sind in Prozent der Gesamthöhe: Basis der Pigmentzellen—Membranalimitans externa (= 100) aus-

Tabelle 1a. Adrenalinversuch (vgl. Tabelle 17).

	Pigment	Zapfen 2	Stäbchen
Frosch 1	75,8	70,8	76,0
Frosch 2	76,4	71,2	76,8
Frosch 3	76,4	71,0	77,0
Mittelwert 1 + 2 + 3	76,2	71,0	76,6

Tabelle 1b. Hypophysenversuch (vgl. Tabelle 20).

	Pigment	Zapfen 2	Stäbchen
Frosch 1	78,2	70,1	74,7
Frosch 2	76,4	72,6	77,2
Frosch 3	76,7	70,3	76,4
Mittelwert 1 + 2 + 3	77,1	71,0	76,1

gedrückt. Zu jedem Versuch wurden mindestens 3 Tiere angesetzt, die angegebenen Werte sind also das Mittel aus 30 Messungen.

Inwieweit die Augen der Einzeltiere Übereinstimmung zeigten, mag aus den Tabellen 1a und 1b ersehen werden. Die Streuung der Einzelwerte betrug beim Pigment maximal 6, bei Zapfen und Stäbchen maximal 3%. War die Streuung größer, so wurden die betreffenden Versuche nicht gewertet und wiederholt.

3. Versuche.

A. Die Säurebildung der Retina in monochromatischem Licht.

An quantitativen Untersuchungen über Säurebildung in monochromatischem Licht liegen bisher folgende Feststellungen vor:

*Lodato*²⁹ glaubt nach Anwendung verschiedener Spektralfarben eine Säurereaktion der Retina besonders im Blau und Violet zu bemerken, ein Ergebnis, das wahrscheinlich auf ungleiche Intensitäten zurückzuführen ist.

*Oguchi*³¹ findet stärkste Ansäuerung im Grün und Gelb (nach Besprechung von *Majima*).

*v. Studnitz*⁴¹ stellt beim Fisch Abhängigkeit der Säurebildung von der Wellenlänge fest und erhält eine Kurve, die sowohl mit den von *Honjo*²¹ beim Fisch für die Vorwanderung von Pigment und Zapfen gefundenen als auch mit der Absorption der Zapfensubstanz (*v. Studnitz*^{41, 44, 46}) übereinstimmt.

Für die farbige Belichtung wurde die von *v. Studnitz*⁴³ angewandte Methode der Flüssigkeitsfilter nach *Hübl*²² gebraucht (s. *v. Studnitz*⁴³, Tabelle 1 und für das Orangefilter die Ergänzung von *Honjo*²¹, Tabelle 1). Gleiche Intensitäten der einzelnen Farblichter wurden auf die gleiche Weise erreicht wie durch *v. Studnitz*⁴³ und *Koller* und *v. Studnitz*²⁶. Die von Dunkelfröschen bei schwächstem Rotlicht gewonnenen Netzhäute (pro Farbe 3 Versuche mit je 2 Netzhäuten) wurden mit stets der gleichen Menge physiologischer Kochsalzlösung in das Meßgefäß einer Chinhydronelektrode gebracht und auch in diesem dem farbigen Licht ausgesetzt. Verschiedene Einflüsse von Chinhydronelektrode oder durch die Lage der Netzhäute bei der Belichtung suchte ich dadurch auszuschalten, daß immer etwa gleiche Chinhydronelektroden verwandt wurden und daß die beiden Netzhäute an der dem Licht zugekehrten Seite nahe dem Glase an feinen Glashäkchen aufgehängt wurden. Die in den ersten Versuchen zur Erfassung der Größenunterschiede der verwandten

Netzhäute sorgfältig durchgeführten Wägungen der Retinae führten zu dem Ergebnis, daß dieser Faktor vernachlässigt werden konnte. Die Meßkette war an ein Ionometer von *Lautenschläger* geschlossen. Belichtet wurde bei einer Intensität von 50 Lux je Farbe mit: Rot (625), Orange (606), Gelb (578), Gelbgrün (535), Blaugrün (505), Blau (460). Die Zahlen geben den chromatischen Schwerpunkt (Wellenlänge) der Einzel-farben an. Gemessen wurde der p_H -Wert der Flüssigkeit + Netzhäute nach 5 Min. Dunkelaufenthalt, der dann als Ausgangsgröße gewertet wurde. Sie lag in den verschiedenen Versuchen zwischen einem p_H von 6,7 und 7,3. Anschließend setzte eine Farbbelichtung von 10 Min. ein, nach der das p_H wiederum gemessen wurde.

Tabelle 2.

Farbe	Filter- öffnung	Chroma- tischer Schwer- punkt	p_H -Abfall
Rot	> 600	625	0,04
Orange	590—615	606	0,087
Gelb	560—585	578	0,117
Gelbgrün	510—570	535	0,097
Blaugrün	490—540	505	0,05
Blau	< 495	460	0,04 und 0,07

Rein technisch unterscheiden sich die hier vorliegenden Säuremessungen von den potentiometrisch bisher durch *v. Studnitz*⁴⁴ und *Wigger*⁴⁹ ausgeführten dadurch, daß in meinen Versuchen die Retinae im Meßgefäß des Potentiometers belichtet und das p_H der sie umgebenden Flüssigkeit direkt gemessen wurde, was sich in den Versuchen der obengenannten Arbeiten noch als unmöglich erwies (s. diese). Dadurch wurde eine wesentlich einfachere und erheblich raschere Messung des p_H -Wertes ermöglicht.

Während die Messungen im Rot, Orange, Gelb, Gelbgrün und Blaugrün eindeutige Ergebnisse zeigten, wurden bei Blau unterschiedliche Ergebnisse erzielt, zu deren Deutung nichts gesagt werden kann. Es müßten dazu Versuche mit weiteren Farbbereichen angeschlossen werden.

Die Tabelle 2 gibt den absoluten p_H -Abfall für die einzelnen intensitätsgleichen Lichter wieder, während Abb. 2 eine graphische Darstellung dieser Werte zeigt.

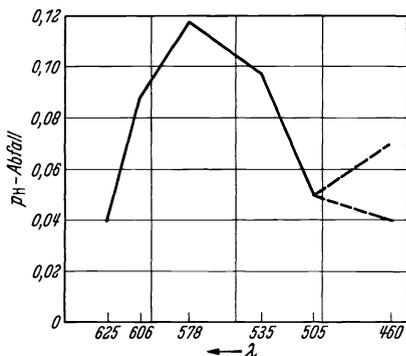


Abb. 2. Die Säurebildung der isolierten, dunkeladaptierten Froschretina nach Belichtung mit verschiedenfarbigen Lichtern gleicher Intensität.

Die Ergebnisse weisen eine maximale Säurebildung in dem benutzten Gelb nach, während die übrigen Werte nach beiden Seiten des Spektrums hin abfallen. Es wird also für den Frosch die gleiche Kurve gewonnen, wie sie *v. Studnitz*⁴⁴ beim Fisch gefunden hat und die weiterhin auch mit der durch *v. Studnitz* gezeigten Absorption der Zapfensubstanz übereinstimmt.

Es ist damit auch für den Frosch ein weiterer zumindest sehr starker Anhaltspunkt dafür erbracht, daß die bei Belichtung in der Retina

nachweisbare Phosphorsäure ein Zerfallsprodukt der Zapfensubstanz darstellt.

Diese Übereinstimmung und die Erkenntnis aus den Arbeiten *v. Studnitz*⁷, daß der Säuregrad der Retina als wesentlicher Einfluß auf die Stellung der retinalen Elemente zu gelten hat, ermutigten zu den folgenden Versuchen.

B. Einfluß des monochromatischen Lichtes auf die retinalen Bewegungen des Frosches.

Bei Einsicht in die Literatur über die schon seit langem untersuchten Farbeinwirkungen auf die retinalen Bewegungen treten dem Leser die mannigfaltigsten Meinungen entgegen.

*Kühne*²⁷ behauptete, daß rotes Licht stärkste Pigmentwanderung hervorbringt. Energiegleichheit war nicht gewährleistet.

Das gleiche gilt für *Angelucci*¹, der die stärkste Wirkung im Blau und die geringste im Rot erhielt, wenn er Pigmentfarben benutzte, die durch einen Heliostaten angeleuchtet wurden. Bei durchfallendem farbigem Licht findet er im Grün den größten Einfluß, während Gelb und Blau den schwächsten zeigten.

Pergens^{35, 36} benutzte das menschliche Auge als Indicator für intensitätsgleiche Lichter, eine Methode, über deren Schwächen er sich jedoch klar war, und erhält schwächste bzw. gar keine Wirkung im Blau. In seiner zweiten Arbeit benutzte er zwar zum Ausgleich der Intensitäten das Photometer von *Ritchie*, das jedoch für derartige Zwecke keineswegs ausreichend ist. Dementsprechend ergaben sich auch stets andere Verhältnisse, wenn er die Intensität in einer anderen Versuchsreihe wechselte. *Pergens'* Versuchstiere waren Weißfische.

Herzog^{19,20} glaubt nach seinen Versuchen, daß die Kontraktionsgeschwindigkeit und -größe proportional der Schwingungszahl des Reizlichtes ist, also zum kurzwelligeren Teil hin zunähme. Auch hier findet sich keine Gewähr für Intensitätsgleichheit des Farblichtes.

An Fischen erhielt *Wunder*⁵¹ überhaupt keinen Unterschied bei Belichtung mit verschiedenen Farben; *Honjo*²¹ vermochte jedoch mit der *Wunderschen* Versuchsanordnung keine Intensitätsgleichheit der Farblichter zu erzielen.

*Nonaka*³⁰ fand, daß Gelb und Grün bei Fröschen maximale Wirkungen erzielen, doch war seine Arbeit nur im Referat zugänglich.

*Honjo*²¹ untersuchte mit Hilfe der Flüssigkeitsfilter nach *Hübl* die Wirkung intensitätsgleichen monochromatischen Lichtes auf die Pigmentwanderung und

Tabelle 3.

Farbe	Pigment	Zapfen 1	Zapfen 2	Stäbchen
Rot	33,6	74,9	66,0	81,7
Orange	36,1	77,2	68,7	78,6
Gelb	37,2	80,0	73,8	76,9
Gelbgrün	36,1	75,9	67,6	78,8
Blaugrün	35,0	75,4	67,2	81,2
Blau (2 Augen)	33,6	74,6	66,2	81,6
Blau (1 Auge) .	36,1	75,8	—	80,2

Zapfenkontraktion bei Goldorfen und Rotfedern und fand stärkste Hellwanderung im Gelb, also bei einer Wellenlänge, die auch durch das Absorptionsmaximum der Zapfensubstanz ausgezeichnet ist.

Meine Versuche wurden mit Dunkelfröschen durchgeführt. Die intensitätsgleichen Lichter wurden wie bei der Säuremessung (s. S. 668) erzeugt. Belichtet wurde wieder mit 50 Lux, und zwar 5 Min. lang. Fixiert

intensitätsgleichen Lichter wurden wie bei der Säuremessung (s. S. 668) erzeugt. Belichtet wurde wieder mit 50 Lux, und zwar 5 Min. lang. Fixiert

wurde in der Farbbeleuchtung des Versuches. Wie in *Honjos* r'isch- versuchen zeigte sich auch beim Frosch die größte Hellwanderung im Gelb (s. Tabelle 3 und Abb. 3).

Es wird damit also eine weitere Stütze für die Anschauung *v. Studnitz*' über die kausalen Zusammenhänge Zapfensubstanz → Säurebildung → retinale Bewegungen, gegeben*.

Die beiden in der Methodik beschriebenen Zapfenarten zeigen gleiches Verhalten.

Interessant sind die Bewegungen der Stäbchen im gleichen Versuch. Sie zeigen bei Belichtung mit intensitätsgleichen Lichtern ein zu Zapfen und Pigment inverses Verhalten. Wenn man ihre Streckung — Hellwanderung — als positiv gelten läßt, zeigen sie gleichermaßen das Maximum ihrer Bewegung im Gelb, während das Bewegungsausmaß nach beiden Seiten des Spektrums hin abnimmt. Damit wird es wahrscheinlich, daß auch die Stäbchen gleichen Kräften gehorchen, also wohl in den Kreis der kausalen Beziehungen: „Zapfensubstanz — Säurebildung — Retinomotorische Erscheinungen“ einzufragen sind, wenn es auch noch immer der Klärung bedarf, warum bei Säureeinfluß das Zapfenmyoid sich kontrahiert, während das des Stäbchens sich streckt.

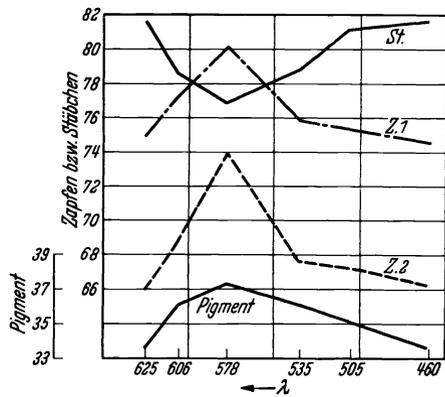


Abb. 3. Graphische Darstellung der retinalen Bewegungen im farbigen intensitätsgleichen Licht.

C. Vergleiche der retinalen Bewegungen im normalen und isolierten Auge bei Einwirkung von Licht und Dunkelheit.

Wie *Dittler*⁸, *v. Studnitz*^{41, 44}, *Wigger*⁴⁹ und auch die vorhergehenden Versuche wieder zeigen, hat die bei Belichtung durch Zerfall der Zapfensubstanz frei werdende Säure maßgeblichen Einfluß auf die Stellung der retinalen Elemente. Um nachzuweisen, ob beim Frosch die H-Ionenkonzentration als alleiniger Einfluß zu gelten hat oder ob weitere Bedingtheiten nervöser oder hormonaler Natur in Frage kommen, lag es nahe, diese Erscheinungen, wie *Wigger* beim Fisch, an intakten und isolierten Froschaugen zu vergleichen. Die bisherigen Versuche mit isolierten Augen geben folgendes Bild.

* Im Blau zeigten sich auch hier (vgl. S. 669) einige auffallende Werte, doch waren sie innerhalb eines solchen Auges wieder in sich geschlossen, so daß einem höheren Pigmentwert auch ein höherer Zapfenwert und invers dazu ein niedrigerer Stäbchenwert entsprach, also auch solche Augen auf Zusammenhänge zwischen den Bewegungen der drei verschiedenen Retinaelemente hindeuten.

*Kühne*²⁷ konnte an Dunkelaugen, die isoliert 1 Stunde weiter dunkel gehalten wurden, Vorwanderung des Pigmentes feststellen.

*Hamburger*¹⁷ erhielt sowohl Vor- als auch Rückwanderung im isolierten Auge.

*Dittler*⁷ fand an einer isolierten Netzhaut nach Belichtung Zapfenkontraktion.

*Fujita*¹⁴ stellte beim isolierten Dunkelauge nach Belichtung Vorwanderung des Pigmentes fest, die jedoch nicht so stark war wie bei einem gleich behandelten intakten Auge. Eine Rückwanderung bei einem isolierten Hellauge, das er für 1 Stunde dunkel stellte, konnte er jedoch nicht beobachten.

Zu meinen Versuchen wurden intakte und isolierte Dunkel- sowie Hellaugen untereinander verglichen.

Die isolierten Augen wurden für die Belichtung auf einen mit physiologischer NaCl-Lösung getränkten Wattebausch gelegt und durch stetes Betropfen feucht gehalten, während die weiterhin dunkel gehaltenen Augen in ein Schälchen mit physiologischer NaCl-Lösung gegeben wurden. Belichtet wurde 4, 10 und 15 Min. Bei der Dunkelstellung normaler und isolierter Hellaugen wurden entsprechend der langsameren Rückwanderung 15 und 30 Min. verwandt.

Tabelle 4 zeigt die Unterschiede zwischen den Vorwanderungen bei isolierten weiter dunkel gehaltenen (a), isolierten belichteten (b) und normalen belichteten Augen (c) von Dunkelfröschen.

Tabelle 4. Dunkelaugen (s. Text).

	Nach 4 Min.				Nach 10 Min.				Nach 20 Min.			
	Pigment	Zapfen 1	Zapfen 2	Stäbchen	Pigment	Zapfen 1	Zapfen 2	Stäbchen	Pigment	Zapfen 1	Zapfen 2	Stäbchen
a) isol. weiterhin dunkel	23,9	71,6	58,1	79,9	49,0	77,3	68,3	72,2	59,2	78,9	70,7	78,3
b) isol. belichtet . . .	34,4	80,2	72,4	78,1	65,9	82,6	78,1	77,9	74,6	84,1	79,4	76,4
c) intakt belichtet . . .	42,9	80,8	75,2	77,8	50,1	83,9	79,4	76,8	84,5	85,9	83,1	78,6

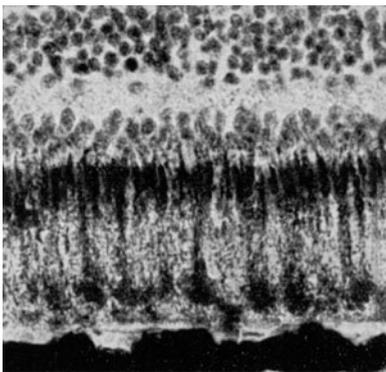
Deutlich erweist sich die Vorwanderung des Pigments so wie die Zapfenkontraktion im intakten Auge als am stärksten, während sie im weiterhin dunkel gehaltenen isolierten Auge verständlicherweise am schwächsten ist, da hier der starke Einfluß des Lichtes fehlt. Trotzdem ist eine klare Vorwanderung mit fortschreitender Zeit auch hier zu erkennen. Dazwischen liegen die für die belichteten isolierten Augen gefundenen Werte. Daß in dem isolierten, weiterhin dunkel gehaltenen Dunkelauge überhaupt eine Vorwanderung eintritt und nicht die maximale Dunkelstellung der Elemente einbehalten wird, entspricht der von *Wigger*⁴⁹ am Frosch und von *v. Studnitz*⁴⁴ an Fischen gefundenen Tatsache, daß sich auch die Säurebildung isolierter und weiterhin dunkel gehaltener Dunkelnetzhäute ständig steigert. Die Erklärung für diese Erscheinung ist in der durch die Isolierung verzögerten Sehstoffsynthese gegeben, die die Zerfallsprozesse die Oberhand gewinnen läßt. Die umgekehrt gleichartig verlaufenden Bewegungen der Stäbchen lassen auch hier eine gleiche Bedingtheit vermuten.

Die (im Druck hervorgehobenen) ausfallenden Werte können auf Abnormalitäten beruhen, könnten aber auch mit nicht ganz geklärten Adaptationsrhythmen zusammenhängen, wobei die *Einzelwerte* durch verschiedene Reizempfindlichkeit erklärt werden können.

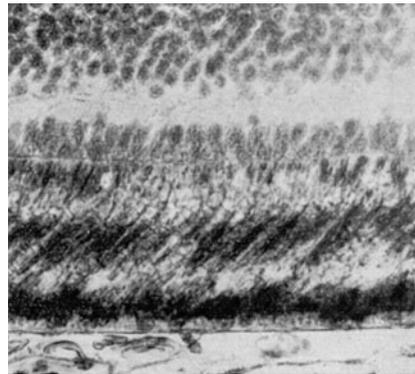
Tabelle 5. Hellaugen (s. Text).

	Sofort fixiert				Nach 15 Min.				Nach 30 Min.			
	Pigment	Zapfen 1	Zapfen 2	Stäbchen	Pigment	Zapfen 1	Zapfen 2	Stäbchen	Pigment	Zapfen 1	Zapfen 2	Stäbchen
a) Vergleichsaugen . . .	100	85,4	78,9	74,0	—	—	—	—	—	—	—	—
b) isol. dunkel	—	—	—	—	86,0	79,4	65,0	76,9	95,0	87,8	78,0	75,4
c) intakt dunkel	—	—	—	—	68,7	81,7	65,0	77,3	60,0	80,7	67,2	80,0

Tabelle 5 weist die Beobachtungen bei Hellaugen nach, die (b) isoliert bzw. (c) intakt für 15 bzw. 30 Min. dunkel gestellt wurden; a) zeigt die Werte der zum Vergleich sofort fixierten Hellaugen.



a



b

Abb. 4a und b. a Hellauge (vgl. Tabelle 5a). b Hellauge 15 Min. isol. dunkel (vgl. Tabelle 5b).

Als Wesentliches ergibt sich hier eine Bestätigung der Befunde *Hamburgers* am Frosch und *Wiggers* am Fisch, nach denen eine Rückwanderung auch im isolierten Auge stattfindet. Das Bild der Retina vermittelte von der Retraktion des Pigments einen viel stärkeren Eindruck, als es die Zahlenangabe vermög (s. Abb. 4), da das Pigment in einer Zone zwischen 30 und 70% in einer Ballung vorhanden war, wie sie das Hellauge etwa zwischen 70 und 100% aufweist. Es schien, als ob sich im wesentlichen nur diese Zone an der Retraktion beteiligte, ein Bild, wie ich es sonst in keinem Versuch gesehen habe.

Gleichzeitig zeigt sich auch der Grund für den Mißerfolg *Fujitas*, da laut b) bei 30 Min. bereits wiederum Vorwanderung eingesetzt hat, so

daß bei einem Dunkelstellen von 1 Stunde, wie es *Fujita* tat, alle Unterschiede wieder ausgeglichen sein dürften. Zu erklären wäre dies so, daß das herrschende Gleichgewicht zwischen Zerfall der Zapfensubstanz und ihrer Resynthese durch die Dunkelstellung zugunsten der letzteren verschoben wird, was nichts anderes bedeutet, als daß der Säuregrad sinkt. Von einem gewissen Zeitpunkt (~ 15 Min.) ab jedoch bekommen die Zerfallsprozesse wieder die Oberhand, was durch die bekannte Erscheinung der Verzögerung der Sehestoffregeneration im isolierten Auge zwanglos erklärt werden kann. Dadurch tritt wieder eine Ansäuerung und Hellwanderung auf, die so wieder die Ausgangsstellung des helladaptierten Auges erzeugt.

Im übrigen zeigt sich auch bei der Rückwanderung eine schnellere Reaktion des normalen Auges sowie wiederum das inverse Verhalten der Stäbchen.

Der Vergleich von isoliertem und intaktem Auge zeigt in beiden Versuchsserien, daß den retinomotorischen Erscheinungen nicht nur innerretinale Prozesse zugrunde liegen, sondern daß im intakten Auge zumindest irgendwelche fördernden Faktoren Anteil an diesen Bewegungen haben. Welcher Art diese Einwirkungen sind, soll in den nächsten Abschnitten untersucht werden.

D. Nervöse Einflüsse.

Wigger fand bei seinen Fischversuchen für den Oculomotorius und Trochlearis eine hemmende, für den Opticus eine fördernde Wirkung auf die Pigmentwanderung und Zapfenkontraktion, während er für den Abducens keine sicheren Angaben machen konnte (nach faradischer Reizung schwach hemmend). Weitere Untersuchungen in bezug auf die motorischen, den Augenbulbus innervierenden Fasern liegen — außer von *Arey*³, der bei *Amiurus* einen fördernden Einfluß des Oculomotorius fand — nicht vor. Ob eine nervöse Beeinflussung überhaupt möglich ist, sollte ein Vorversuch mit einseitiger Belichtung nachweisen, da die Autoren hierüber bisher verschiedene Meinungen vertraten.

*Engelmann*¹⁰ hatte beim Frosch nach einseitiger Belichtung in beiden Augen Hellstellung finden können, erhielt jedoch nach Zerstörung des Hirns eine solche nur im belichteten Auge. Da jedoch die Stäbchen des unbelichteten Auges auch im ersten Fall nicht ausgeblüht waren, schließt er auf eine nur photomechanische Reaktion der sympathisch zusammenwirkenden Netzhäute.

Fick^{12, 13} leugnet eine Übertragung und erklärt die Erfolge durch schlechten Lichtabschluß, abnorme Frösche, behinderte Atmung oder lokale Verschiedenheiten an den gleichen Netzhäuten. Bei seinen Versuchen erhielt er im verdeckten Auge keine Pigmentwanderung. *Garten*¹⁵ und *Angelucci* e klären seinen Mißerfolg mit zu kurzer Belichtungszeit (1 Min.), die für einen Reflex nicht ausreicht.

*Angelucci*¹ ruft durch Druck auf ein Auge Hellstellung auch im anderen hervor, weiter weist weißes und farbiges Licht nach ihm im belichteten wie im unbelichteten Auge die gleichen Wirkungen auf.

*Birch-Hirschfeld*⁶ an der Taube und *Pergens*³⁵ bei Fischen (vgl. auch *Wunder*⁵¹) finden eine Übertragung, *Fujita*¹⁴ verneint sie wiederum für den Frosch. *Wigger*⁴⁹

stellte bei seinen unter allen Kautelen durchgeführten Versuchen an Fischen eine Übertragung fest, die *Scharrer*³⁷ kurz zuvor noch geleugnet hatte.

Um alle sonstigen Lichteinflüsse auszuschalten, wählte ich für meine Versuche eine ähnliche Methode, wie sie *Fick* und *Fujita* angewandt haben. Der dunkeladaptierte Frosch wurde mit einem nassen Tuch gehalten. Ein lichtundurchlässiges Tuch bedeckte ihn *locker* bis auf ein Auge, für das in gleicher Größe ein Loch eingeschnitten war, in das wiederum mit Hilfe eines großen Trichters aus schwarzem Papier ein Lichtstrahl gleich großen Durchmessers wie das Auge eingelenkt wurde. Belichtet wurde ein Auge 5 Min. lang, dann beide Augen im Dunkeln fixiert.

Wie Tabelle 6 zeigt, bejaht der Versuch eine reflektorische Übertragung des Lichtreizes auf das dunkel gehaltene Auge auch beim Frosch. Weiterhin deutet er eine niedrigere Reiz-

schwelle der Zapfen an, da diese im dunkelgehaltenen Auge fast die Höhe derjenigen des belichteten Auges erreichen, während das Pigment nur die halbe Höhe zwischen einem Dunkel- und dem belichteten Auge erreicht hat.

I. Einseitige Oculomotoriusdurchschneidungen.

Bei den Durchschneidungen der den Augenbulbus innervierenden Fasern wurde eine ähnliche Methode verwandt, wie sie *Wigger* am Fisch durchgeführt hat. Nachdem ein Teil des Lides eines Auges entfernt war, wurden mit Hilfe eines feinen hakenförmigen Glasstäbchens die Muskeln vorgezogen und durchschnitten, die jeweils von den zu untersuchenden Fasern innerviert wurden. So beim Oculomotorius der Rectus superior, Rectus inferior, Rectus medialis und der Obliquus inferior, beim Trochlearis der Obliquus superior, beim Abducens der Rectus lateralis.

a) *Versuche mit Dunkeltieren.* Die Durchtrennung wurde an Dunkelfröschen bei Rotlicht ausgeführt, der Frosch für 10 Min. einem Licht von 6500 Lux ausgesetzt und die Augen anschließend in gleichem Licht fixiert. Die Auszählung der retinalen Elemente gibt Tabelle 7 wieder.

Zapfen und Pigment sind im normalen Auge weiter vorgewandert als in dem operierten. Es ist daraus zu schließen, daß der Oculomo-

torius auf die Vorwanderung eine fördernde Wirkung ausübt. Auf Operationseinflüssen können die unterschiedlichen Werte nicht beruhen, da in solchem Falle höchstens eine größere Vorwanderung im operierten Auge hätte eintreten müssen.

b) *Versuche mit Helltieren.* Die Frösche wurden bei Tageslicht operiert und dann für 15 Min. — entsprechend der langsameren Dunkel-

Tabelle 6. Einseitige Belichtung.

	Pigment	Zapfen 2
Belichtetes Auge . . .	67,3	72,4
Unbelichtetes Auge . .	46,3	70,3

Tabelle 7. Dunkelfrösche.

	Pigment	Zapfen 2
Oculomotorius durchschnitten	67,1	77,8
Normalaugen	71,7	79,3

adaptation — dunkelgesetzt. Die Fixierung erfolgte bei der roten Dunkelkammerlampe.

Im normalen Auge waren Zapfen und Pigment weiter zurück gewandert als im operierten (s. Tabelle 8). Es ist also hier eine fördernde

Tabelle 8. Hellfrösche.

	Pigment	Zapfen 2	Stäbchen
Oculomotorius durchschnitten	72,2	69,8	73,3
Normalaugen	71,0	68,2	73,3

Wirkung auf die Rückwanderung zu erkennen. Bei den Stäbchen war ein Einfluß nicht festzustellen, was aber auch an zu kleinem Bewegungsmaß liegen kann.

Nach beiden Versuchen ist daher dem Oculomotorius eine insgesamt fördernde Wirkung zuzuschreiben.

II. Einseitige Trochlearisdurchschneidungen.

Die angewandte Methodik war die gleiche wie die der vorhergehenden Versuche.

a) *Versuche mit Dunkeltieren.* Es ergibt sich, wie aus Tabelle 9 zu ersehen ist, eine hemmende Einwirkung auf die Hellwanderung von Zapfen, Pigment und auch Stäbchen, da die Elemente im operierten Auge größere Hellstellung aufwiesen als im intakten.

Tabelle 9. Dunkelfrösche.

	Pigment	Zapfen 2	Stäbchen
Trochlearis durchschnitten	77,7	74,8	74,7
Normalaugen	75,4	71,6	76,4

b) *Versuche mit Helltieren.* Der Gegenversuch mit nach der Operation wiederum 15 Min. dunkelgestellten Helltieren erwies einen hemmenden Einfluß auf die Rückwanderung (s. Tabelle 10).

Tabelle 10. Hellfrösche.

	Pigment	Zapfen 2
Trochlearis durchschnitten	66,3	77,6
Normalaugen	67,8	79,6

Wie aus diesen Versuchen hervorgeht, übt der Trochlearis insgesamt einen hemmenden Einfluß auf die retinomotorischen Erscheinungen aus.

III. Einseitige Abducensdurchschneidungen.

a) *Versuche mit Dunkeltieren.* Zapfen und Pigment zeigten sich im unbehandelten Auge weiter vorgewandert als im operierten. Es läßt sich

also eine fördernde Wirkung des Abducens erkennen. Die Unterschiede liegen in etwa gleicher Höhe wie die des Oculomotorius (s. Tabelle 11).

Im Gegenversuch — Tabelle 12 — ergab sich beim normalen Auge eine weitere Rückwanderung von Pigment und Zapfen als im behandelten.

Beim Frosch kommt also dem Abducens eine insgesamt fördernde Wirkung zu.

Die vorstehenden Versuche bezüglich des Einflusses der motorischen Augennerven auf die retinalen Bewegungen zeigen gewisse interessante Unterschie-

de zu den von *Wigger*⁴⁹ am Goldfisch gefundenen. Während dort Oculomotorius, Trochlearis und Abducens eine hemmende Wirkung ausübten, ist beim Frosch eine solche nur beim Trochlearis erkennbar, während die anderen beiden Nerven von fördernder Wirkung sind. Es sei hier nur der Hinweis darauf gegeben, daß auch die sympathische und parasympathische Innervation der Iris-muskeln der Fische invers der bei den übrigen Wirbeltieren gefundenen sein kann (*Young*⁵²) und daß *v. Studnitz*³⁹ hinwiederum beim Frosch durch elektrische Reizung des Oculomotorius *Dilatation* der Pupille erzielte.

IV. Opticusdurchschneidungen.

Um den Einfluß des Opticus auf die Bewegungen in der Netzhaut zu ermitteln, wurde folgende Versuchsanordnung getroffen. Am Tage vor dem Fixieren wurden 3 Fröschen die Opticusfasern beider Augen im Chiasma durchschnitten*, wodurch gleichzeitig ein Einfluß der motorischen Nerven ausgeschaltet ist. 3 weiteren Fröschen wurden Oculomotorius, Trochlearis und Abducens gleichzeitig durchschnitten, so daß bei diesen also nur der eventuelle Einfluß des Opticus verblieb. Ein irgend auftretender Unterschied in der Stellung der retinalen Elemente mußte also auf einen motorischen Einfluß des Opticus zurückzuführen sein.

a) *Versuche mit Dunkeltieren.* Die wie oben beschrieben behandelten Frösche wurden für 24 Stunden dunkelgesetzt, dann 6 Min. lang mit 6500 Lux belichtet und bei der Versuchsbeleuchtung fixiert. Die

* Es erfolgte Aufbinden des leicht mit Äther narkotisierten Frosches mit der Rückenseite auf das Froschkreuz. Nach Herunterklappen des Unterkiefers und Entfernung der dorsalen Mundhöhlenschleimhaut sieht man das Chiasma durch das Parasphenoid hindurchschimmern, so daß es leicht mittels eines Skalpell durchtrennt werden kann.

Tabelle 11. Dunkelfrösche.

	Pigment	Zapfen 2
Abducens durchschnitten . . .	59,0	75,3
Normalaugen	61,5	78,3

Tabelle 12. Hellfrösche.

	Pigment	Zapfen 2
Abducens durchschnitten . . .	67,4	79,0
Normalaugen	64,5	75,7

aufgetretenen Unterschiede in der Stellung von Pigment, Zapfen und Stäbchen erweist Tabelle 13.

Tabelle 13. Dunkelfrösche.

	Pigment	Zapfen 2	Stäbchen
Opticus durchschnitten	44,8	68,3	76,3
Motorische Nerven durchschnitten . .	52,1	70,7	75,1

Bei den optikotomierten Fröschen zeigte sich eine geringere Pigmentvorwanderung und Zapfenkontraktion sowie eine geringere Rückwanderung der Stäbchen als bei den Tieren mit durchschnittenen motorischen Fasern, aber intaktem Opticus. Danach ist dem Sehnerven eine fördernde Wirkung auf die Hellwanderung zuzuschreiben.

b) *Versuche mit Helltieren.* Die wie oben beschrieben operierten Tiere wurden — nach 24 Stunden — hell adaptiert, dann für 20 Min. dunkelgestellt und darauf bei Rotlicht fixiert. Aus der Tabelle 14 ist ersichtlich, daß dem Opticus ein gleichfalls fördernder Einfluß auf die Rückwanderung zumindest der Zapfen zuzumessen ist.

Tabelle 14. Hellfrösche.

	Pigment	Zapfen 2
Opticus durchschnitten	68,9	72,0
Motor. Nerven durchschnitten	69,0	69,3

Die Versuche mit Opticusdurchschneidungen zeigen also einen insgesamt fördernden Einfluß des Sehnerven auf die retinomotorischen Erscheinungen.

V. Lähmung des Sympathicus.

Dieser Versuch wurde an Fröschen und Fischen ausgeführt. Die Lähmung des Sympathicus wurde mit Ergotoxin erzielt.

Nach 24stündiger Dunkeladaptation wurden je 0,5 ccm Ergotoxin (1:2000) 3 Fröschen in den Rückenlymphsack und 3 Goldfischen in die Bauchhöhle injiziert. Zur Kontrolle wurde 3 weiteren Tieren je 0,5 ccm physiologischer Kochsalzlösung injiziert, um irgend durch den Injektionsreiz an sich vielleicht entstehende Unterschiede auszuschalten. Da eine Säurewirkung auf die Wanderung der retinalen Elemente besteht, mußte eine solche unbedingt vermieden werden, um durch so entstandene Einflüsse nicht Täuschungen zu unterliegen. Aus diesem Grunde wurden beide injizierte Lösungen durch Neutralisation mit NaOH auf ein pH von 6,98 gebracht. Nach der im Rotlicht ausgeführten Injektion wurden die Tiere 15 Min. weiterhin dunkel belassen und anschließend 10 Min. mit etwa 6500 Lux belichtet und fixiert.

Tabelle 15. Dunkelfrösche.

	Pigment	Zapfen 2	Stäbchen
Sympathicus gelähmt	78,0	70,8	75,9
Kontrollaugen	77,1	71,3	76,5

a) *Versuche mit Fröschen.* Es zeigten sich für die Augen mit Sympathicuslähmung und für die Kontrollaugen etwa gleiche Werte.

Aus den nicht einheitlichen Unterschieden läßt sich ein Einfluß des Sympathicus nicht erschließen. Es scheint ihm keine Einwirkung auf die retinomotorischen Erscheinungen des Frosches zuzukommen (vgl. auch die Adrenalinversuche).

Tabelle 16. Dunkelfische.

	Pigment	Zapfen
Sympathicus gelähmt	72,7	86,6
Kontrollaugen	73,6	86,4

b) *Versuche mit Fischen.* Auch beim Fisch ließ sich ein fördernder oder hemmender Einfluß des Sympathicus nicht erkennen, wie Tabelle 16 zeigt.

Die vorstehenden Ergebnisse stehen zwar durchaus in Übereinstimmung mit denen *Ducrets* und *Kogos*⁹, *Hefters*¹⁸ nach Zerstörung, *Kogos*²⁵ nach Reizung des Sympathicus, doch haben die Ergebnisse dieser Autoren kein allzu großes Gewicht, da sie 1. eine exakte Ausmessung der retinalen Elemente versäumten und 2. die gleiche Stellung in behandeltem und unbehandeltem Auge auf den Operationserfolg an sich zurückgeführt werden könnte.

In guter Übereinstimmung mit den geschilderten Versuchen über Lähmung des Sympathicus stehen die im nächsten Abschnitt zu besprechenden bezüglich seiner Förderung durch Adrenalin; auch hier zeigte sich kein Unterschied gegenüber den Kontrollen.

E. Hormonale Einflüsse.

Einwirkungen von Hormonen auf die Stellung von Pigment und Zapfen sind schon vielfach untersucht worden; fast alle jedoch enthalten zwei wesentliche Fehlerquellen. Erstens wurde bei Injektionen im allgemeinen nicht auf die H-Ionenkonzentration der verwendeten Lösung geachtet, so daß, wie man aus den heutigen Erfahrungen weiß, die Einwirkung der Säure bei diesen Fällen oftmals eine Einsichtnahme in die Eigenwirkung des untersuchten Hormons verhinderte. Es ist fast eine Tragik zu nennen, wenn man die vielen Mühen und Versuche überschaut und immer wiederkehrend im Ergebnis die Säurewirkung sich widerspiegelt, ohne in ihrem Einfluß erkannt zu werden. Zweitens traute man den Hormonen anscheinend die alleinige Verantwortung für die retinalen Bewegungen zu, da man meist nicht darauf ausging, einen fördernden oder hemmenden Einfluß zu untersuchen, also z. B. behandelte Dunkel-tiere mit normalen nach Lichteinfluß zu vergleichen, sondern in einem solchen Versuch Hellstellung durch alleinige Wirkung des injizierten Mittels erwartete (was allerdings durch den Säureeinfluß auch oftmals erreicht wurde).

I. Adrenalininjektionen.

Für die Beurteilung der folgenden Arbeiten ist es wichtig zu wissen, daß das käufliche Adrenalin (Suprarenin hydrochlor.) in Lösung einen

gewissen Säuregrad aufweist. Eine eigene Messung zeigte ein p_H von 2,8 bei einer Lösung von 1 : 2000.

*Fujita*¹⁴ erreicht bei Dunkelfröschen Hellstellung von Pigment und Zapfen nach Injektion von Adrenalin (1 : 2000), während gleichbehandelte Hellfrösche auch nach 1stündiger Dunkeladaptation Hellstellung bewahren.

*Bigney*⁵ erhält nach Injektion von Adrenalin 1 : 1000 ausgesprochene Hellstellung des Pigments bei Dunkelfröschen, während er bei einer Lösung von 1 : 10000 fast vollständige Hellstellung erzielt, bei 1 : 50000 jedoch eine nur noch geringe Hellstellung bemerkt.

*Batschwarowa*⁴. Beim Übergang vom Hellen ins Dunkle und bei andauerndem Verweilen im Dunkeln tritt auf dem mit Adrenalin vorbehandelten Auge (Einträufelung in den Bindehautsack) Hellstellung des Pigments ein. Bei einem Dunkelfrosch, der anschließend für 1 Stunde dem Tageslicht ausgesetzt wird, findet *Batschwarowa* keinen Unterschied in der Hellstellung der beiden Augen. (Ein Ergebnis, das nach solch langer Helladaptation nicht verwunderlich erscheint, da inzwischen längst beide Augen größte Hellstellung erreicht haben, ein womöglich in der Geschwindigkeit der Wanderung vorhandener Unterschied also wieder verwischt ist.) Als *Batschwarowa* dann die gleichen Versuche mit dem nach eigenen Angaben *neutralen* Aqua Zeozoni wiederholt, findet sie keinen Einfluß.

*Nomaka*³⁰ (nach Besprechung) findet nur eine geringe Wirkung auf die Hellwanderung, wenn er das zu seinen Versuchen benutzte Adrenalin mit Ammoniak neutralisiert.

*Shima*³⁸ erhält beim Dunkelfrosch gleichfalls Hellstellung des Pigments nach Injektion von Adrenalin.

Um bei meinen Versuchen einen die etwaige Hormonwirkung überdeckenden Säureeinfluß völlig auszuschalten, wurde das Adrenalin wie beim vorigen Versuch — die Injektionen von Ergotoxin, Adrenalin und Hypophysenextrakt wurden an einem Tage durchgeführt, so daß ein und dieselben Kontrolltiere für alle drei Untersuchungen als Vergleichswerte herangezogen werden konnten — mit NaOH neutralisiert ($p_H = 6,98$).

Das p_H aller Flüssigkeiten wurde wieder mit dem Ionometer von *Lautenschläger* gemessen.

Belichtet wurden die 24 Stunden dunkeladaptierten Tiere 15 Min. nach der Injektion von 0,5 c.m Adrenalin 1 : 2000 mit 6500 Lux für 10 Min. Die Versuche wurden an Fischen und Fröschen durchgeführt.

Bei beiden Versuchsobjekten war, wie Tabelle 17 (Frosch) und Tabelle 18 (Fisch) ergibt, eine Einwirkung des Hormons nicht festzustellen.

Tabelle 17. Frosch.

	Pigment	Zapfen 2	Stäbchen
Adrenalin injiziert	76,2	71,0	76,6
Physiologische NaCl injiziert	77,1	71,3	76,5

Tabelle 18. Fische.

	Pigment	Zapfen
Adrenalin injiziert	73,0	87,3
Physiologische NaCl injiziert	73,6	86,4

Es kann also geschlossen werden, daß das Adrenalin als solches keinen Einfluß auf die Wanderung der retinalen Elemente bei Frosch und Fisch nimmt.

Die aus den Tabellen 17 und 18 scheinbar hervorgehenden Unterschiede zwischen den Augen von behandelten und unbehandelten Tieren sind 1. zu gering, um gewertet werden zu können, 2. laufen sie aber auch in keinem Fall in gleicher Richtung.

II. Hypophyseninjektionen und -exstirpationen.

*Jores*²³ stellte in seinen Versuchen fest, daß Lösungen von Melanophorenhormon bei einem Frosch, der im Hellen bleibt, keine Dunkelstellung hervorzurufen vermag, die Wirkung jedoch erzielt wird, wenn das Tier ins Dunkle versetzt wird. *Jores* glaubt daher, daß sich bei Lichteinfall im Auge ein Mechanismus auslöst, der die Wirkung des Melanophorenhormons aufhebt. Er schließt, daß die Dunkelstellung des Netzhautpigmentes durch die Hypophyse gesteuert wird. Das nicht parallele Verhalten von Augenpigment und Hautmelanophoren erklärt der Verfasser durch eine inaktive Vorstufe des Hormons, die für die Pigmentwanderung des Auges verantwortlich sein soll.

Jores und *Caesar*²⁴ bauen obige Ansicht weiter aus. Sie schließen auf humorale Steuerung, da die Pigmentwanderung zur Dunkelstellung im enukleierten Auge nicht mehr stattfände und nach *Wißler*⁵⁰ Nerveneinflüsse als alleinige Ursache abzulehnen seien. Aus den Versuchen von *Garten-Weiß*¹⁵, *Fujita*¹⁴ und *Bigney*⁵ schließen sie auf Verantwortlichkeit des Adrenalins für die Hellwanderung. Dem stellen die Verfasser das Melanophorenhormon (Hypophysenhinterlappeninkret) als antagonistisch, also für die Dunkelwanderung verantwortlich, gegenüber.

In ihren Versuchen arbeiten sie mit einer Hormonlösung, die durch *alkalische* Extraktion aus „Hypophysenhinterlappenpulver“ hergestellt ist. Injektionen dieser Lösung in weiter hellgehaltene Hellfrösche bleiben ergebnislos, außer wenn sie große Dosen des Hormonextraktes zuführen. (Letzteres ist bei dem alkalischen Charakter der Lösung nicht verwunderlich.) Bei helladaptierten Fröschen, die ins Dunkle gebracht werden, tritt bei Zugabe der Hormonlösung schnellere Dunkelstellung ein. (Da alkalische Lösung, ist das zu erwarten.)

Auch isolierte Hellaugen ergaben bei Behandlung mit Hormonlösung Dunkelwanderung bei Dunkelstellung. Quetschung der Hypophyse von Helltieren ergab in einem weiteren Versuch nach 5 Min. Dunkeladaptation Dunkelstellung des Pigmentes.

Okamoto^{32, 33, 34} findet nach Exstirpation der Hypophyse bei der Kröte keine Unterschiede in der Stellung der Sehelemente. Desgleichen kann er in seinen weiteren Untersuchungen im Gegensatz zu *Caesar* und *Jores* beim Frosch keinen Einfluß der Hypophyse feststellen. Die Quetschungsmethode von *Caesar* und *Jores* verwirft er als zu grob, wendet faradische Reizung verschiedener Teile der Hypophyse an und findet weder bei hell- noch dunkeladaptierten Tieren irgendeine Einwirkung.

Zu meinem Hypophysenvorversuch wurden helladaptierte Frösche verwandt.

3 Hypophysen von helladaptierten Tieren in einem Mörser zerrieben ergaben mit 3 ccm neutraler physiologischer Kochsalzlösung die Versuchslösung. 1 ccm davon wurde einem Frosch in den Rückenlymphsack injiziert und das Tier 15 Min. später für 30 Min. dunkelgestellt. Desgleichen wurden 2 Kontrollfrösche und 4 Frösche mit exstirpierter Hypophyse* dunkel gesetzt. Da jedoch die erhaltenen Schnitte in

Tabelle 19. Hellfrösche.

	Pigment	Zapfen 2
1. Hypophyse injiziert	60,9	73,1
2. Kontrollaugen	61,3	72,6
3. Hypophyse exstirpiert	59,9	71,1

diesem Versuch sehr zerrissen waren, gibt die Tabelle 19 bei 1 und 3 den Mittelwert von nur 2 Augen, bei 2 dagegen den von 3 Augen an, da nur unversehrte Netzhäute ausgezählt wurden. Trotzdem ergaben sich übereinstimmende Werte.

Die Hypophyse hat also nach diesen Meßwerten keinen Einfluß auf die Dunkelwanderung.

Beim Hauptversuch wurden Dunkeltiere verwandt. Sollten die Ergebnisse von *Jores* und *Caesar* auf Hormonwirkung beruhen, so war hier ein hemmender Einfluß auf die Hellwanderung zu erwarten.

Die Methodik war die gleiche wie bei den Adrenalininjektionen. Der Hypophysenextrakt wurde aus zweimal 3 Hypophysen helladaptierter Frösche mit je 4 ccm physiologischer Kochsalzlösung hergestellt, wovon je Tier 0,5 ccm injiziert wurde. Vorher war auch diese Versuchslösung auf ein p_H von 6,98 gebracht worden. Die Versuche wurden an Fröschen und Fischen durchgeführt.

Tabelle 20. Dunkelfrösche.

	Pigment	Zapfen 2	Stäbchen
Hypophyse injiziert	77,1	71,0	76,1
Physiologische NaCl injiziert	77,1	71,3	76,5

Tabelle 21. Dunkelfische.

	Pigment	Zapfen
Hypophyse injiziert	73,8	86,5
Physiologische NaCl injiziert	73,6	86,4

Die Meßwerte zeigen praktisch keine Unterschiede. Es kann hieraus geschlossen werden, daß bei *Jores* und *Caesar* die Ergebnisse der Injektionsversuche wohl auf die H-Ionenkonzentration der Lösung zurückzuführen sind, da bei Beachtung des p_H -Wertes das Hormon keinen Einfluß gezeigt hat.

* Die Exstirpation geschah nach der durch *v. Buddenbrock* u. *v. Studnitz* angegebenen Methode. (Vgl. *Physiol. Praktikum*. Berlin: Julius Springer 1936.)

4. Zusammenfassung.

1. Durch p_H -Messungen in intensitätsgleichem monochromatischem Licht wird gezeigt, daß auch beim Frosch die retinale Säurebildung im Gelb maximal ist und nach beiden Seiten des Spektrums hin abnimmt.

2. Auch die retinalen Bewegungen des Froschauges (Pigment, Zapfen und Stäbchen) zeigen ihr stärkstes Ausmaß im Gelb. Alle anderen Wellenlängen wirken um so weniger, je weiter sie nach den Enden des Spektrums zu gelegen sind. Es ergibt sich bei 1 und 2 eine Kurve, die der durch *v. Studnitz* für die Absorption der Zapfensubstanz gefundenen entspricht.

3. Im isolierten Auge bleiben die Bewegungen der retinalen Elemente (Pigment, Zapfen und Stäbchen), verglichen mit den im normalen Auge beobachtbaren, zurück. Es müssen also noch weitere Faktoren fördernd auf diese Bewegungen einwirken.

4. Auch im isolierten Hellauge findet nach Dunkelstellung zuerst eine Rückwanderung statt.

5. Bei den Untersuchungen von nervösen Einflüssen auf die retinomotorischen Erscheinungen des Frosches zeigt sich ein fördernder Einfluß des Opticus sowie des Oculomotorius und Abducens, während der Trochlearis hemmend wirkt. Für den Sympathicus kann keine Einwirkung gefunden werden. Es findet eine konsensuelle Übertragung des Reizes vom belichteten Auge auf das unbelichtete statt.

6. Hormonale Einflüsse sind bei Beachtung des p_H -Wertes der injizierten Versuchslösung bei Adrenalin und Hypophysenextrakt nicht festzustellen.

7. Die Stäbchen zeigten bei den Untersuchungen ein zu Pigment und Zapfen inverses Verhalten und ergeben wie diese bei intensitätsgleicher farbiger Belichtung das größte Bewegungsausmaß im Gelb. Damit aber kann wohl auch die Stäbchenbewegung in den Kreis der

kausalen Beziehungen: Zapfensubstanz $\begin{array}{c} \text{Licht} \\ \longleftrightarrow \\ \text{Dunkel} \end{array}$ Säure: Retinomotorische

Erscheinungen eingebaut werden, der durch die vorliegende Arbeit bezüglich des Pigments und der Zapfen eine weitere Stütze und allgemeinere Bedeutung erhält.

5. Literaturverzeichnis.

- ¹ *Angelucci: Moleschotts Untersuchungen zur Naturlehre* 14 (1894). — ² u. ³ *Arey: J. comp. Neur.* 26 (1916). — ⁴ *Batschwarowa: Graefes Arch.* 116 (1926). — ⁵ *Bigney: J. of exper. Zool.* 27 (1918/19). — ⁶ *Birch-Hirsch'eld: Graefes Arch.* 13 (1906). — ⁷ *Dittler: Pflügers Arch.* 117 (1907). — ⁸ *Dittler: Pflügers Arch.* 120 (1907). — ⁹ *Ducret u. Kogo: Pflügers Arch.* 233 (1934). — ¹⁰ *Engelmann: Pflügers Arch.* 35 (1884). — ¹¹ *Exner u. Januschke: Ber. Akad. Wiss. Wien* 115 (1906). — ¹² *Fick: Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich* 35 (1890). — ¹³ *Fick: Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich* 40 (1895).

- ¹⁴ *Fujita*: Arch. vgl. Ophthalm. **2** (1911). — ¹⁵ *Garten, S.*: Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht. Handbuch der gesamten Augenheilkunde, Bd. 3. 1907. — ¹⁶ *Genderen-Stort*: Graefes Arch. **33** (1887). — Soc. holland. Sci. **21** (1887). — ¹⁷ *Hamburger*: Onderzoek. Utrecht. Hoogeschol. **3** (1889). — ¹⁸ *He ter, E.*: Pflügers Arch. **229** (1932). — ¹⁹ *Herzog*: Ber. 31. Verslg. dtsh. Ophthalm. Ges. Heidelberg **1903**. — ²⁰ *Herzog*: Arch. f. Anat. u. Physiol. **1905**. — ²¹ *Honjo, J.*: Z. vergl. Physiol. **22** (1935). — ²² *Hübl, A.*: Die Lichtfilter. Halle: Wilhelm Knapp 1927. — ²³ *Jores, A.*: Klin. Wschr. **1935 I**. — ²⁴ *Jores u. Caesar*: Pflügers Arch. **235** (1935). — ²⁵ *Kogo*: Pflügers Arch. **227** (1931). — ²⁶ *Koller u. v. Studnitz*: Z. vergl. Physiol. **20** (1934). — ²⁷ *Kühne*: Chemische Vorgänge in der Netzhaut. *Hermanns Handbuch der Physiologie der Sinnesorgane*, Teil 1. 1879. — ²⁸ *Lange u. Simon*: Hoppe-Seylers Z. **120** (1922). — ²⁹ *Lodato*: Arch. Ottalm. **1901**. — ³⁰ *Nonaka* (nur Referat): Acta Soc. ophthalm. jap. **35** (1931). — ³¹ *Oguchi*: Nippongankagakkai-Zassi **18** (1914). — ³² *Okamoto*: Z. exper. Med. **101** (1937). — ³³ *Okamoto*: Z. exper. Med. **102** (1938). — ³⁴ *Okamoto*: Z. exper. Med. **102** (1938). — ³⁵ *Pergens*: Ann. Soc. roy. Sci. méd. et natur. Brux. **6** (1897). — ³⁶ *Pergens*: Z. Augenheilk. **2** (1899). — ³⁷ *Scharrer*: Z. vergl. Physiol. **11** (1929). — ³⁸ *Shima*: Z. exper. Med. **102** (1938). — ³⁹ *Studnitz, v.*: Pflügers Arch. **229** (1932). — ⁴⁰ *Studnitz, v.*: Z. vergl. Physiol. **18** (1932). — ⁴¹ *Studnitz, v.*: Pflügers Arch. **230** (1932). — ⁴² *Studnitz, v.*: Z. vergl. Physiol. **19** (1933). — ⁴³ *Studnitz, v.*: Zool. Jb., Allg. Zool. **54** (1934). — ⁴⁴ *Studnitz, v.*: Pflügers Arch. **238** (1937). — ⁴⁵ *Studnitz, v.*: Z. Naturwiss. **19** (1937). — ⁴⁶ *Studnitz, v.*: Pflügers Arch. **239** (1937). — ⁴⁷ *Studnitz, v. u. Wigger*: Verh. dtsh. zool. Ges. **1937**. — ⁴⁸ *Welsh u. Osborn*: J. comp. Neur. **66** (1937). — ⁴⁹ *Wigger, H.*: Pflügers Arch. **239** (1937). — ⁵⁰ *Wißler, H.*: Pflügers Arch. **233** (1934). — ⁵¹ *Wunder, W.*: Z. vergl. Physiol. **3** (1926). — ⁵² *Young*: Proc. roy. Soc. Lond. B **112** (1933).
-

Lebenslauf.

Am 16. August 1913 wurde ich, Hans Ludwig Nover, als drittes Kind des Hauptwachtmeisters Matthias Nover und dessen Frau Käthe geb. Fiethen zu Düsseldorf geboren. Von 1924 ab besuchte ich die Städtische Oberrealschule zu Mülheim a. d. Ruhr, die ich 1933 mit dem Zeugnis der Reife verließ.

Nach Ableistung eines halben Jahres freiwilligen Arbeitsdienstes wandte ich mich im Herbst 1933 durch Vermittlung des Reichsstudentenwerkes dem Studium der Naturwissenschaften und Leibesübungen an den Universitäten Münster i. W. und Halle (Saale) zu.

In der Zeit vom 15. November 1936 bis 15. Mai 1937 genügte ich meiner aktiven Dienstpflicht bei der Luftnachrichtentruppe.

Meine akademischen Lehrer in meinen Prüfungsfächern waren: Benecke, v. Buddenbrock, Bruel, Feuerborn, Ludwig, Montfort, Remane, Schlüter, Siedentop, v. Studnitz, Troll, Welte.