



1931

(Aus der physiolog. Abtheilung der zoolog. Station in Neapel.)

Od autor

Ueber

die bei Belichtung der Netzhaut von
Eledone moschata entstehenden
Actionsströme.

Von

Professor Dr. A. Beck
in Lemberg.

(Mit 5 Textfiguren und Tafel VIII—XII.)

Bonn, 1899.

Separat-Abdruck aus dem Archiv für die ges. Physiologie Bd. 78.

Verlag von Emil Strauss.

WW B393 u 1899

2 - 140466

Akc. z l. 2024 nr. 258.....

(Aus der physiol. Abtheilung der zoolog. Station in Neapel.)

Ueber die bei Belichtung der Netzhaut von *Eledone moschata* entstehenden Actionsströme.

Von

Prof. Dr. **A. Beck** in Lemberg.

(Mit 5 Textfiguren und Tafel VIII—XII.)

Kühne und Steiner sind in ihren Untersuchungen über Netzhautströme unter anderem zum Schlusse gelangt¹⁾, dass die elektrischen Erscheinungen, welche durch optische Reizung der isolirten Netzhaut hervorgerufen werden, nicht in den Ganglienzellen oder Nervenfasern der Retina ihren Sitz haben, sondern dass dieselben im Sinnesepithel: in den Stäbchen und Zapfenzellen entstehen. Diesen Schluss stützen die Autoren auf die Beobachtung, dass in der Vogelnethhaut noch 40—50 Minuten nach Isolirung derselben elektrische Vorgänge constatirt wurden, während doch um diese Zeit bereits alle Ganglienzellen und Nervenfasern abgestorben waren, da bei denselben Thieren schon 5 Minuten nach dem Tode die Nervenzellen (das Rückenmark) und 12 Minuteu nach dem Tode die peripheren Nerven ihre Erregbarkeit eingebüsst hatten. Ausser diesem Analogieschlusse bekräftigt diese Behauptung auch ein Versuch Kühne's und Steiner's, wo die Netzhaut vermittelst eines eigenen Eingriffes in zwei Schichten gespalten worden ist, von denen die eine nur die Sehzellen, die andere den Rest der Netzhaut enthielt.

Es ist leicht verständlich, dass solch ein Eingriff die zarten, hinfalligen Netzhaut-Elemente nicht ganz unbeschädigt lassen durfte, daher die zuletzt erwähnten Versuche nicht ganz einwandfrei sein können.

1) Kühne und Steiner, Ueber das elektromotorische Verhalten der Netzhaut. Untersuchungen aus dem physiologischen Institut der Universität Heidelberg Bd. 3. 1880. S. 327. — Kühne und Steiner, Ueber elektrische Vorgänge im Sehorgan. Ibidem Bd. 4. 1881. S. 64.

1426676950

Glücklicher Weise traf ich während meines kurzen Aufenthaltes in der zoologischen Station zu Neapel im Frühling l. J. auf eine Thiergattung, bei der die in Frage kommenden Netzhautschichten von Natur aus getrennt sind, so dass die Untersuchung der elektrischen Vorgänge der gesonderten Netzhautschichten keine Schwierigkeiten darbietet und ausgeführt werden kann, ohne die zu untersuchenden Elemente in irgend welcher Weise zu schädigen, oft auch, ohne die benachbarten Elemente abtrennen zu müssen. Aus diesem Grunde sind meiner Meinung nach, die hier zu schildernden Untersuchungen vor allem geeignet, für diese von Kühne und Steiner mit einer gewissen Reserve ausgesprochene Behauptung Beweise zu liefern.

Aus den Untersuchungen Babuchin's¹⁾, Lénhossek's²⁾, besonders aber Kopsch's³⁾ über die Structur der Netzhaut des Cephalopodenauges ist bekannt, dass jene Schicht, welche wir Netzhaut nennen, bei diesen Thieren lediglich die Schicht der Zapfen- und Stäbchenzellen ist, somit nur der äusseren Schicht der Wirbelthiernetzhaut entspricht, während die anderen Netzhautschichten sich in den Nervuli optici und in dem Sehganglion vorfinden.

Aus der hinteren Bulbusfläche geht der sogenannte Sehnerv hervor, welcher nicht einen einheitlichen Stamm, sondern eine Reihe dünner Nervenstämmchen (Nervuli optici) bildet, die neben einander ausgebreitet verlaufen und sich derart kreuzen, dass die oberen Fasern nach unten, die unteren nach oben in das Sehganglion eintreten. Nun sind diese dünnen Nerven eigentlich kein Sehnerv in stricto sensu, sondern Stäbchenfasern, die in ihrem weiteren Verlaufe im Ganglion endigen. Das Sehganglion selbst aber bildet eine Analogie zu den anderen nach innen liegenden Netzhautschichten des Wirbelthierauges. Ein Blick auf die schematische Fig. 1, welche das Auge der *Eledone moschata* und seinen nervösen Zusammenhang mit dem Sehganglion darstellt, erleichtert das Verständniss der anatomischen Verhältnisse. In dieser Figur stellt *A* die Centralganglien (Ganglia cerebralia etc.) dar, *B* die Commissur (sogenannter Tractus

1) Babuchin, Vergleichend-histologische Studien. Ueber den Bau der Cephalopodenretina.

2) Lénhossek, Zur Kenntniss der Netzhaut der Cephalopoden. Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie Bd. 58.

3) Kopsch, Das Augenganglion der Cephalopoden. Vorläufige Mittheilung. Anat. Anzeiger Bd. 11 Nr. 12. S. 361.

opticus), zwischen diesen und dem Ganglion opticum *G* die Nervenfasern (Nervuli optici) *N*, die vom Bulbus *R* kommen.

Dank dieser Anordnung ist die Möglichkeit gegeben, die in der Stäbchenschicht entstehenden Phenomene gesondert zu untersuchen und von den in den anderen Bestandtheilen der Netzhaut vorkommenden Erscheinungen zu unterscheiden.

Die eingangs erwähnten Untersuchungen Kühne's und Steiner's sind allgemein bekannt. Die Fülle der von diesen Autoren entdeckten Thatsachen, die Mannigfaltigkeit der sinnreich erdachten Versuchsanordnungen, glaube ich hier nicht vollständig wieder angeben zu müssen und werde mich deshalb nur darauf und zwar gelegentlich beschränken, das anzuführen, was mit meinen Versuchen oder den daraus gezogenen Schlüssen in Berührung kommt. Uebrigens findet sich ein ausführlicher Bericht über diese Versuche, wie überhaupt über die einschlägige Litteratur in der Abhandlung von S. Fuchs' Untersuchungen über die im Gefolge der Belichtung auftretenden galvanischen Vorgänge in der Netzhaut und ihren zeitlichen Verlauf¹⁾.

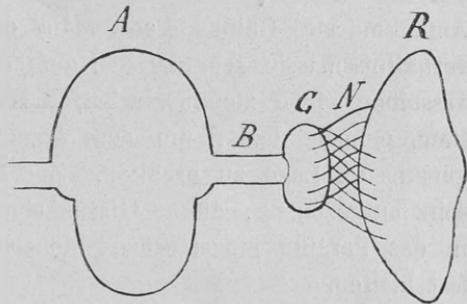


Fig. 1.

I. Versuchsanordnung.

Ursprünglich hatte ich in meinen Untersuchungen etwas ganz anderes vor, als die Erforschung der elektrischen Vorgänge in der Netzhaut; ich hatte nämlich die Absicht, über Actionsströme, die im centralen Nervensystem bei Belichtung des Auges entstehen, Versuche anzustellen. Aus diesem Grunde lenkte ich anfangs meine Aufmerksamkeit auf die der Untersuchung zugänglichen Ganglien und erst im Verlauf der Arbeit fand ich es gemessen, zur Untersuchung der Augen- und Retinaströme mich zu wenden. Die Untersuchung des Centralnervensystems musste ich für später aufschieben. Die Versuchsanordnung war im Allgemeinen folgende:

1) Dieses Archiv Bd. 56 S. 408.

Auf einer dicken Glasplatte war ein entsprechend geformter Paraffinblock befestigt, welcher als Tischchen zur Aufnahme des Präparates diente. Je nach dem, ob das Präparat nur aus einem Augapfel und dem dazu gehörenden Sehganglion mit den Nervulis, oder aus beiden Augen mit dem ganzen Centralnervensystem bestand, hatte dies Paraffintischchen eine andere Gestalt. Im ersten Falle war in die obere Fläche des Paraffinblocks ein etwa 15 mm langes, 4 mm dickes Glasstäbchen horizontal liegend zur Hälfte eingeschmolzen. Dies bildete eine leichte Erhebung, auf welcher die vom Bulbus ziehenden Nervenbündel ausgebreitet waren. Auf einer Seite dieses durch das Glasstäbchen gebildeten Walls wurde im Paraffin eine seichte Vertiefung ausgeschmolzen, welche zur besseren Aufnahme des Bulbus diente. Da der Augapfel der Eledone eine verhältnissmässig sehr kurze Hauptachse besitzt und der Aequator desselben einen ziemlich scharfen Rand bildet, genügte diese Vertiefung nicht dazu, um den Augapfel in der für die Versuche günstigsten Lage zu erhalten. Zur Fixirung des Augapfels dienten spitz ausgezogene, dünne Glashäkchen, die, rings um den Augapfel in das Paraffin eingestochen, denselben in der gewünschten Lage fest hielten.

Nachdem die unpolarisirbaren Elektroden (die üblichen Thonstiefelektroden) an die mit dem Galvanometer zu verbindenden Stellen angelegt worden sind, wurde das Präparat mit samt den Elektroden, mit einer nicht zu grossen Glasglocke, deren Innenwand theilweise mit befeuchtetem Filtrirpapier ausgelegt war (feuchte Kammer), überdeckt. Ebenso war die die Unterlage bildende Glasplatte an den freien Stellen mit nassem Papier belegt.

Bei den zu allererst ausgeführten Versuchen bedeckte ich die Glasglocke mit einem cylinderartigen, undurchsichtigen Kasten aus Pappe, durch dessen Entfernung das Auge belichtet wurde. Im grössten Theil der Versuche aber bediente ich mich folgender Einrichtung: Die Glasplatte mit samt der feuchten Kammer, unter welcher bereits das Präparat und die Elektroden sich befanden, wurden von einem viereckigen, unten offenen Kasten aus Pappe von der in Fig. 2 abgebildeten Gestalt bedeckt. Die untere Oeffnung des Kastens passte genau auf die Glasplatte, so dass letztere von den Seitenwänden eingenommen wurde und die unteren Kanten des Kastens auf dem Tisch ruhten. Eine der oberen Kanten dieses Kastens war schief abgeschnitten, so dass eine Wand bedeutend

niedriger wurde als die gegenüber liegende, die Seitenwände aber die Form unregelmässiger Fünfecke erhielten. Die durch das Abschneiden einer Kante entstandene Fläche stellte ein rechteckiges Fenster dar, welches durch eine Glasscheibe ausgefüllt war. Der Kasten war schwarz bestrichen und über dem Glasfenster ein Vor-

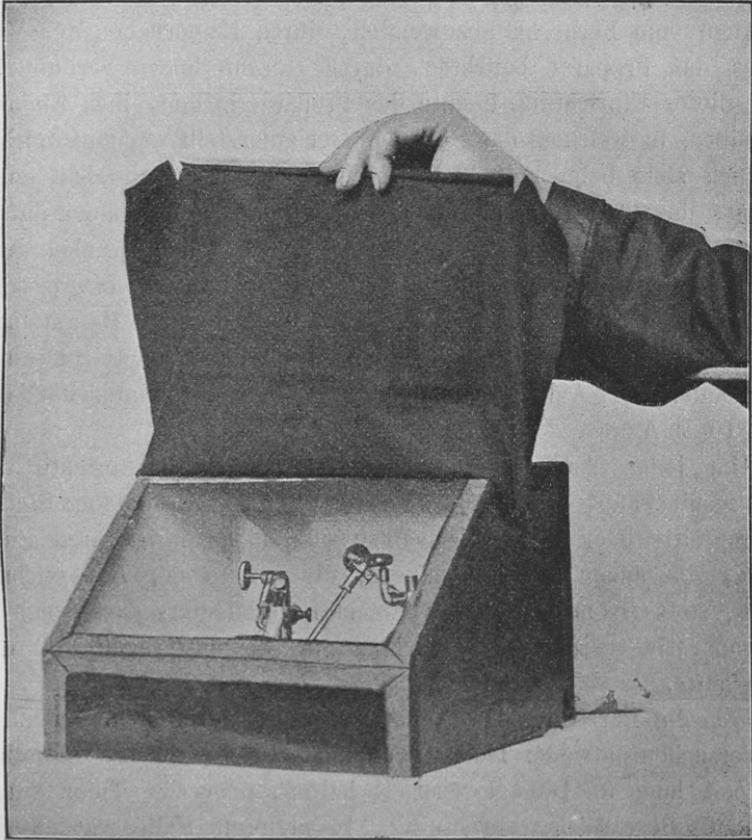


Fig. 2.

hang aus schwarzem Tuch befestigt, der unten mit einem Metallstab versehen war, wie ihn gewöhnlich manche Stores besitzen. Dieser Metallstab diente dazu, ein festes Anliegen des Vorhanges an das Fenster herzustellen, so dass bei herabgelassenem Vorhange gar kein Licht in das Innere des Kastens eindringen konnte. Durch Emporheben des Vorhanges konnte das Präparat belichtet werden. In diesem Stadium stellt uns die Fig. 2 die geschilderte Einrichtung dar. Die im Inneren während des Versuches aufgestellte Glaskammer

wurde in der Figur (bei der photographischen Aufnahme) aus Gründen technischer Natur weggelassen.

Diese Einrichtung erwies sich als sehr nützlich und bequem, da sie ermöglichte die Experimente ohne Assistenz auszuführen. Während ich die Galvanometerablenkungen im Fernrohr ablas, stützte ich meine linke Hand auf den Kasten und konnte jedes Mal, ohne das Auge vom Fernrohr abzuwenden, durch Emporheben des Vorhanges das Präparat belichten, durch Herunterlassen verdunkeln. Dank dieser Einrichtung konnte das Präparat in demselben Zimmer verbleiben, in welchem das Galvanometer aufgestellt war und welches natürlich stets beleuchtet bleiben muss. Es war somit nicht nothwendig, das Präparat mit den Elektroden im Dunkelzimmer aufzustellen, welche Einrichtung zwar viele Vortheile bietet, aber auch ihre Mängel besitzt, vor Allem eine zahlreiche Assistenz erheischt.

Die Empfindlichkeit des Galvanometers (Modell Hermann-Wiedemann) war in verschiedenen Zeitabständen gemessen: Ein Skalenthail Ablenkung entsprach einer Stromintensität von 25×10^{-11} Amp.

Um jeden Augenblick über die Stromrichtung orientirt zu sein, somit sofort zu wissen, welche von den abgeleiteten Stellen elektropositiv oder negativ ist, habe ich die unpolarisirbaren Elektroden, von denen die eine mit *A*, die andere mit *B* bezeichnet wurde, stets so mit dem Galvanometer verbunden, dass, wenn *A* elektronegativ wurde, der Ausschlag die Richtung gegen Null der Skala hatte.

Was die Bereitung des Präparates selbst betrifft, so wurden zu den Versuchen entweder Thiere verwendet, welche vor der Operation eine Zeit lang im Dunkel verweilt hatten, oder das Thier wurde nicht auf diese Weise vorbereitet. In ersterem Falle wurden die Thiere in einem kleinen mit Seewasser gefüllten Bassin im Dunkelzimmer während $1\frac{1}{2}$ —18 Stunden gehalten, das Präpariren selbst geschah bei rothem Lichte, das Präparat wurde bei demselben Lichte auf dem Paraffintischchen ausgebreitet, die Elektroden auf die Glasplatte gestellt und an den zu untersuchenden Stellen des Präparates angelegt, die Glasplatte auf eine Blechtasse gestellt, und nachdem das Präparat mit der Glaskammer und dann dem undurchsichtigen Kasten mit herabgelassenem Vorhange bedeckt worden war, wurde das ganze in das Galvanometerzimmer getragen und die aus dem Kasten hervorragenden Elektrodendrähte mit dem Galvanometer

verbunden. Auf diese Weise blieb das Auge von dem Momente an, als das Thier in das Dunkelzimmer hineingekommen war, bis zur ersten Belichtung während des Versuches selbst fortwährend verdunkelt.

II. Versuche am nervösen Theile des Sehapparates.

1. Untersuchung des Nerven und Sehganglions.

Hierher gehören die ersten Versuche, mit welchen diese Arbeit begonnen wurde und in denen ich die Absicht hatte, die im Sehganglion auftretenden elektrischen Vorgänge bei Belichtung des Auges zu untersuchen. Das Präparat bestand in der Mehrzahl der Fälle aus einem Auge mit den entsprechenden Nervulis und Ganglion opticum (*R*, *N*, *G* der Fig. 1), dessen Commissur *B* (eigentlicher Sehnerv) von den Gehirnganglien abgetrennt war.

Die unpolarisirbaren Elektroden wurden auf diese Weise angelegt, dass die eine, die mit einem Wollenfaden endete, quer auf dem Nerven (*N*)¹⁾ zu liegen kam, während die andere das Ganglion an der oberen Fläche oder im Hilus berührte.

Der Dunkelstrom, welcher in diesen Fällen zu beobachten war, war nicht sehr stark, grössere Ablenkungen, z. B. 200—300 Skalentheile, traten nur damals auf, wenn das Ganglion im Hilus an der Stelle des durchschnittenen Tractus opticus mit dem Galvanometer verbunden war. In jenen Fällen aber, in denen die Elektrode die obere Fläche des Ganglions berührte, war die Galvanometerablenkung gewöhnlich unbedeutend und ihre Richtung nicht in allen gleich. In manchen Fällen war das negative Potential am Ganglion, in anderen am Nerven. Einmal wurde auch beobachtet, dass der sehr schwache Dunkelstrom während des Versuches allmählig noch schwächer wurde, und nachdem er Null erreicht hatte, seine Richtung umkehrte. Am Anfang war nämlich das Ganglion positiv, zum Schlusse negativ.

Im Momente der Belichtung trat eine rasche Schwankung ein und zwar entweder eine negative oder positive Schwankung, je nach der Richtung des Ruhestromes. Am häufigsten war folgender Verlauf: Die Schwankung im Momente der Belichtung wies darauf hin, dass das Ganglion weniger elektropositiv resp. mehr negativ wurde.

1) Die „Nervuli optici“ werde ich der Kürze wegen in dieser Arbeit „Nerv“ benennen.

Wenn somit während des Dunkelstroms das Ganglion positiv gewesen ist, trat eine negative Schwankung bei Belichtung ein; war der Nerv negativ, so wurde bei Belichtung der Dunkelstrom stärker, es trat eine positive Schwankung auf. Es leuchtet somit ein, dass die Belichtung das Auftreten von Elektronegativität im Ganglion oder Positivität in dem Nerven hervorrief. Dieser Fall ist der häufigste, aber nicht der allein vorkommende. Es trifft sich, wenn auch bedeutend seltener, dass die Richtung der Schwankung eine umgekehrte ist, d. h. dass während der Belichtung die Nervuli mehr elektro-negativ oder weniger positiv werden. Das Zeichen der Schwankung bei Belichtung war absolut unabhängig von der Richtung des Dunkelstromes; die erwähnte seltener auftretende Schwankung mit dem Erscheinen von Negativität in den Nervulis war unabhängig davon zu treffen, ob beim Dunkelstrom das Ganglion oder die Nervuli negativ gewesen sind. Die Grösse der Schwankung während der Belichtung betrug 5—29 Skalentheile. Sie blieb in ihrer Anfangsgrösse während der ganzen Dauer der Belichtung bestehen, wenn dieselbe nicht länger als etwa 40—50 Secunden dauerte. Wurde aber die Belichtung bis zu einigen (3 oder mehr) Minuten fortgesetzt, so begann schon während derselben die Schwankung langsam aber constant zu sinken. Nie aber habe ich beobachtet, dass sie gänzlich verschwinden sollte, dass die Galvanometerablenkung bis zum Werthe des Dunkelstromes herabgestiegen wäre.

Im Momente der darauf folgenden Verdunkelung des Auges trat wieder eine jähe Veränderung der Ablenkung ein, in allen Fällen dieselbe: Immer Rückkehr zur Richtung und meistens auch zur Grösse des Dunkelstromes. Hatte die Belichtung eine negative Schwankung des Dunkelstromes hervorgerufen, so war eine positive Rückschwankung die Folge der Verdunkelung und umgekehrt. Die Rückkehr der Ablenkung im Momente der Verdunkelung geht rasch vor sich und war sowohl dann, wenn die während der Belichtung aufgetretene Schwankung nichts an ihrer Grösse gelitten hatte, wie auch in den Fällen, wo bei längerer Dauer der Belichtung schon während derselben die Schwankung zurückgängig gewesen ist. Aber der Rückgang noch während der Belichtung geschah, wie bereits hervorgehoben worden ist, langsam und allmähig, es war auch nie eine vollständige Rückkehr zum Werthe des Ruhestromes zu bemerken; im Momente der Entziehung des Lichtes

trat immer ein plötzliches Zurückschreiten zu jener Ablenkung, welche der Dunkelstrom hervorgerufen hatte.

Wollten wir dies graphisch darstellen, so hatten wir zwei Typen von Curven, die etwa die Gestalt von Fig. 3 und 4 hatten.

Fig. 3 stellt die Schwankung bei kurz dauernder Belichtung, Fig. 4 bei länger dauernder Belichtung dar.

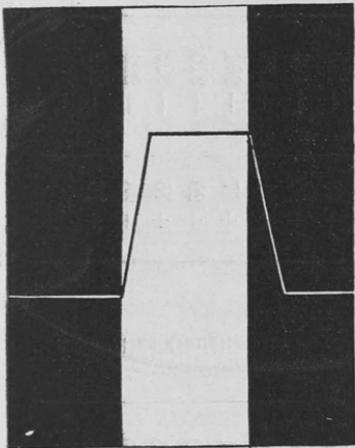


Fig. 3.

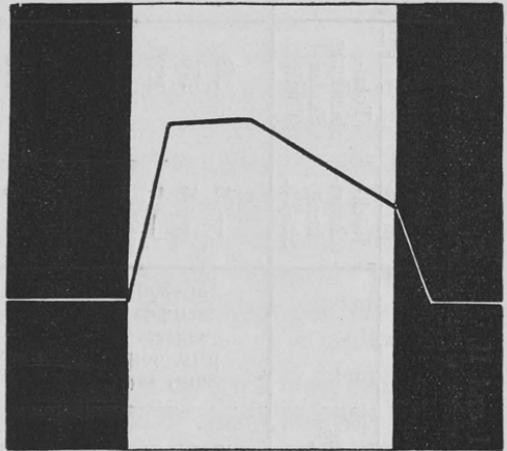


Fig. 4.

Die abgebildeten Curven geben selbstverständlich keinen Begriff vom zeitlichen Verlauf der elektrischen Schwankungen, da sie schematisch aufgezeichnet, nicht aus dem Verlauf einer wirklichen Schwankung construirt worden sind. Wie wir später sehen werden (s. Tafel VIII—XII), habe ich derartige Curven während der Versuche selbst zu construiren versucht, welche den zeitlichen Verlauf der elektrischen Vorgänge mit einer gewissen Genauigkeit angeben. Von diesen in den Tafeln abgebildeten Curven entspricht Curve *A* der schematischen Fig. 3 und Curven *B*, *C* der schematischen Fig. 4.

Der Besprechung der geschilderten Versuchsergebnisse und ihrer Bedeutung mögen einige Auszüge aus den betreffenden Versuchsprotokollen vorausgehen.

Versuch I und II.

Versuch	Verdunkelt während Sekunden	Dunkelstrom		Belichtung			Verdunklung		
		Ablenkung Skalen-Theile	Elektro-negativ ist das Ganglion	Schwankung Skalen-Theile	Total-ablenkung Skalen-Theile	Das Ganglion wird stärker negativ	Rück-schwankung Sk.-Th.	Total-ablenkung Skalen-Theile	
I.	420	+ 165		+ 10	+ 175		- 6	+ 169	Elektrode A am Nerven
	—	+ 175		+ 7	+ 182		- 6	176	
	—	+ 181		+ 9	+ 190		- 7	183	Elektrode B am Seh-ganglion
	—	+ 202		+ 11	+ 213		- 9	204	
II.	900	- 140		- 25	- 165		+ 20	- 145	
	30	- 145		- 7	- 152		+ 6	- 146	
	150	- 166		- 19	- 185		+ 14	- 171	
	120	- 171		- 19	- 190		+ 10	- 180	Elektrode A am Nerven
	120	- 194		- 16	- 210		+ 14	- 196	
	30	- 200		- 12	- 212		+ 11	- 201	Elektrode B am Seh-ganglion
	20	- 202		- 9	- 211		+ 7	- 204	
	180	- 205		- 25	- 230		+ 20	- 210	
	120	- 220		- 15	- 235		+ 15	- 220	
	120	- 221		- 29	- 250		+ 28	- 222	
	30	- 230		- 18	- 248		+ 16	- 232	

Das Ganglion wird stärker elektronegativ

Elektro-negativ ist das Ganglion

Elektronegativ ist das Ganglion

In den hier angeführten Versuchen, wohl zu den ersten gehörend, die ich überhaupt angestellt hatte, fiel mir sofort die Regelmässigkeit auf, mit welcher die elektrischen Erscheinungen bei Belichtung des Auges auftraten. Wenn auch die Schwankungen verhältnissmässig unbedeutend waren (bis zu 29 Skalentheilen), so waren doch dieselben stets gleich gerichtet, nämlich das Sehganglion wurde immer bei Belichtung elektronegativ. Trotzdem mussten diese kleinen Werthe der Schwankung Zweifel darüber entstehen lassen, ob hier nichts anderes die Schwankung hervorruft, als wirklich nur das Belichten selbst. Da bei diesen Versuchen noch das Belichten des Auges durch Aufheben des über die Glasglocke gestülpten Deckels geschah, so konnten beispielsweise die elektrischen Schwankungen durch Veränderungen im Austrocknen des Präparates oder der Elektroden hervorgerufen worden sein, wenn die Glasglocke nicht ganz dicht den durch sie eingeschlossenen feuchten Raum abschliessen würde, oder durch etwaige Erschütterungen bei Abheben des Deckels u. s. w.

Um diese Zweifel zu entfernen, stülpte ich über den Pappendeckel, welcher den Glassturz bedeckte, einen zweiten grösseren Kasten und observirte, ob und welche Schwankungen bei Abhebung des oberen und dann des unteren Kastens entstehen.

Versuch III.

Dunkel- Secunden	Ablenkung des Dunkel- stroms	Ablenkung bei Ent- fernung des I. Kastens	Ablenkung bei Ent- fernung des II. Kastens	Ablenkung nach Ver- dunkelung	
300	— 65	— 68	— 97	— 75	Elektrode A am Ganglion
120	— 45	— 46	— 66	— 49	
60	— 50	— 50	— 63	— 52	
60	— 35	— 36 bis — 34	— 45	— 37	Elektrode B am Nerven
180	— 27	— 28	— 49	— 29	
30	— 29	— 27	— 43	— 31	

Das Ergebniss dieses Versuches zeigt, dass die eigentliche elektrische Schwankung nur beim Entfernen des zweiten, die Glasglocke bedeckenden Kastens entstand. Die sehr geringen Veränderungen, welche beim Abheben des ersten Deckels zu sehen waren, waren so unbedeutend und dabei nicht constant, dass sie kaum als etwas anderes als die gewöhnlichen kleinen Schwankungen des Galvano-

meters, wie solche ja oft vorkommen, betrachtet werden dürfen. Im weiteren Verlauf desselben Versuches habe ich das Präparat umgekehrt mit zwei durchsichtigen und einem undurchsichtigen Deckel bedeckt. Auf die die feuchte Kammer bildende Glasglocke kam eine eben solche zweite grössere zu liegen, darauf erst wurde ein Kasten aus Pappe gestülpt.

Fortsetzung von Versuch III.

Dunkel- Secunden.	Ablenkung des Dunkelstroms	Ablenkung bei Entfernung des Pappenkastens	Ablenkung bei Entfernung der oberen Glasglocke	Ablenkung nach Verdunkelung
30	— 34	— 43	— 43	— 36
60	— 36	— 49	— 49	— 36
60	— 42	— 54	— 55	— 44
120	— 40	— 61	— 60	— 42
180	— 49	— 72	— 73	— 51
100	— 50	— 64	— 65	— 53

Wäre die besprochene constant auftretende, elektrische Schwankung Folge von Feuchtigkeitsänderung oder dgl., so würde dieselbe bei dieser Versuchsanordnung nicht nach Abheben des Pappendeckels, sondern erst nach Entfernung des oberen Glassturzes eintreten. Nun sehen wir aber die eigentlichen elektrischen Schwankungen nur nach dem Entfernen des undurchsichtigen Kastens entstehen, während das Abheben der oberen Glasglocke keine wesentlichen Veränderungen hervorruft. Die Ansicht somit, dass die geschilderten, elektrischen Schwankungen lediglich nur Folge des Belichtens sind, nicht aber anderer Einflüsse, welche durch das Entfernen des Deckels herbeigeführt werden könnten, ist über jeden Zweifel erhaben.

Alle anderen Versuche wurden übrigens vermittelt der oben geschilderten Einrichtung ausgeführt, d. h. die Belichtung geschah durch das Aufheben eines schwarzen Vorhanges über dem Fenster des viereckigen Kastens (Fig. 2).

(Siehe die Tabelle S. 142 und 143.)

Es muss auffallen, dass das Belichten des Auges elektrische Vorgänge hervorrief, die in allen Versuchen nicht die gleiche Richtung hatten. Am häufigsten traten, wie wir sahen, Schwankungen von solcher Richtung auf, dass daraus geschlossen werden konnte, dass das Sehganglion elektronegativ wurde; viel seltener sind Schwankungen von entgegengesetzter Richtung, da aber derartige Fälle doch vor-

kamen, müssen sie in Betracht genommen werden. Hervorgehoben muss dabei werden, dass eine einmal in einem Präparate beobachtete, durch Belichtung des Auges hervorgerufene Schwankung, während der ganzen Dauer des Versuches bei jeder neuen Belichtung immer dieselbe Richtung behielt, nie in eine entgegengesetzte Richtung umkehrte. Wurde somit am Anfang des Versuches das Sehganglion negativ bei Belichtung des Auges, so rief kein einziges Mal in demselben Versuche das Licht eine Negativität der Nervenfasern hervor und vice versa. Ein derartiges Ergebniss kann unmöglich als etwas Auffälliges betrachtet werden. Wir müssen vielmehr annehmen, dass die elektrischen Schwankungen, welche bei Belichtung des Auges im nervösen Theile des Präparates entstehen, verschieden sein können, Dank gewissen Eigenthümlichkeiten des Präparates selbst, welche entweder bereits ihm eigen sind, oder etwa durch die Behandlung (Präparation etc.) herbeigeführt werden können.

Dürfen wir analogisch zu den uns bekannten Thatsachen über die im Muskel und Nerv auftretenden Actionsströme behaupten, dass das Erscheinen des elektronegativen Potentials in bestimmten Gewebstheilchen gleichzeitig mit dem Erscheinen vom Actionszustand dieser Theilchen auftritt, so wäre es uns erlaubt, aus den geschilderten Versuchsergebnissen folgende Schlüsse zu ziehen:

Die Belichtung des Auges von *Eledone moschata* hat zur Folge das Entstehen eines Actionsstromes als Ausdruck des sowohl in den Nervenfasern (*Nervulus opticus*), wie auch im Sehganglion erscheinenden Actionszustandes. Die Negativität — vielleicht auch die Activität — beider nervösen Bestandtheile des Präparates ist aber nicht gleich gross. Am häufigsten ist dieselbe im Sehganglion mehr ausgesprochen, so dass man vielleicht berechtigt wäre, daraus auf irgend eine Modification des Actionszustandes in den Ganglionelementen, ähnlich wie wir sie in den Functionen des Centralnervensystems zu sehen gewohnt sind, zu schliessen. Es wäre dies somit eine Ausladung eines grösseren Energievorrathes, hervorgerufen durch die Erregung, welche vom Nerven aus die Ganglienelemente getroffen hat. Wurde ein solches Verhalten beobachtet, so blieb dasselbe — wie bereits hervorgehoben — während der ganzen Versuchsdauer bestehen. Wie sollen wir uns aber das entgegengesetzte — wenn auch viel seltenere — Verhalten anderer Präparate erklären? Am einfachsten wäre anzunehmen, dass wir es in diesen Fällen mit einem Decrement der Erregung während deren Verlaufes durch den

Ver- such	Ver- dunkelt während Secunden	Dunkelstrom		Belichtung			Verdunklung		Elektrode <i>A</i> am Ganglion <i>B</i> am Nerven
		Ab- lenkung Skalen- Theile	Elektro- negativ ist der Nerv	Schwankung Skalen-Theile	Total- schwankung Skalen-Theile	Rück- schwankung Sk.-Th.	Total- schwankung Skalen- Theile		
IV.	180	+ 365	Elektro- negativ ist der Nerv	— 9	+ 356	+ 9	+ 365	Elektrode <i>A</i> am Ganglion	
	180	+ 360		— 20	+ 340	+ 20	+ 360	<i>B</i> am Nerven	
	240	+ 320		— 60 bis — 30 ¹⁾	+ 260 bis + 290	+ 30	+ 320		
	20	+ 370		— 10	+ 360	—	—		
V.	240	+ 90		+ 16	+ 106	— 6	+ 100	<i>A</i> am Ganglion	
	60	+ 180	Elektronegativ ist der Nerv	+ 5	+ 185	— 5	+ 180	<i>B</i> am Nerven	
	300	+ 220		+ 9	+ 229	— 4	+ 225		
	30	+ 230		+ 3	+ 233	— 3	+ 230		
	120	+ 210		+ 6	+ 216	— 6	+ 210		
	120	+ 150		+ 15	+ 165	— 7	+ 158	<i>A</i> am Nerven	
VI.	—	+ 135	Elektronegativ ist das Ganglion	+ 21	+ 156	— 17	+ 139	<i>B</i> am Ganglion	
	120	+ 136		+ 16	+ 152	— 14	+ 138		
	10	+ 138		+ 11	+ 149	— 11	+ 138		
	120	+ 105		+ 16 bis + 7 ²⁾	+ 121 bis + 112	— 9	+ 108		
	180	+ 106		+ 23 bis + 5 ²⁾	+ 129 bis + 111	— 6	+ 105		
	20	+ 105		+ 7	+ 112	— 7	+ 105		
	90	+ 121		+ 18 bis + 4 ²⁾	+ 139 bis + 125	— 7	+ 118		
								Das Ganglion wird stärker elektronegativ	
								Der Nerv wird stärker elektro- negativ	
								Das Gang- lion wird elektro- negativ	

VII.	60	+ 195	Ganglion stärker negativ	+ 25	+ 220	Elektro-negativ ist das Ganglion	- 25	+ 185	A am Nerven
	120	+ 161		+ 34	+ 195		- 43	+ 152	B am Ganglion
	60	+ 135		+ 18	+ 153		- 13	+ 140	
	60	+ 138		+ 21	+ 159		- 18	+ 141	
VIII.	-	- 54	Elektroner Nerven	+ 7	- 47	Ganglion elektronegativ	= 8	- 55	A am Nerven
	-	- 55		+ 6	- 49		- 6	- 55	B am Ganglion
IX.	240	- 2	Elektroner Nerven	- 21	- 23	Nerv wird stärker negativ	+ 11	- 12	A am Nerven
	120	- 12		- 5	- 17		+ 4	- 13	B am Ganglion
	60	- 13		- 5	- 18		+ 5	- 13	
	120	- 8		- 10	- 18		+ 10	- 8	
X.	-	+ 36	Nerv negativ	- 17	+ 19	Ganglion wird elektronegativ	+ 21	+ 40	A am Ganglion
	120	+ 40		- 20	+ 20		+ 18	+ 38	B am Nerven
	20	+ 38		- 16	+ 22		+ 16	+ 38	

1) Die Belichtung dauerte in diesem Falle 3 Minuten.

2) Die Belichtung dauerte 2 bis 3 Minuten.

Nerven oder vom Nerven auf das Ganglion zu thun haben. Ob ein derartiges Decrement als Folge irgend einer Schädigung des Präparates selbst, etwa durch Austrocknen, Dehnung der Nervenfasern oder dergleichen zu betrachten sei, dies lässt sich nicht entscheiden.

Das Ueberwiegen des Actionszustandes in einem Falle im Ganglion, im anderen in dem Nerven, muss natürlich mit sich ziehen, dass Fälle vorkommen, in denen überhaupt gar keine Schwankung auftritt. Auch solche Fälle — wenn auch sehr selten — wurden beobachtet, aber selbstverständlich, wenn bei Belichtung des Auges der Dunkelstrom gar keine oder nur minimale Veränderungen erleidet, ist es unmöglich, mit völliger Sicherheit die Vermuthung auszuschliessen, dass irgend ein Versuchsfehler vorhanden sei, dass das Präparat unerregbar sei, dass welche Störung in der Functionsfähigkeit des Galvanometers bestehe und dergl. Nicht einmal diejenigen Fälle, in welchen anfangs keine Schwankungen bei Belichtung auftraten und dieselben erst im Laufe des Versuches erschienen, oder umgekehrt, sind ganz frei von einem derartigen Vorwurfe.

Nichts desto weniger erscheint mir der eben ausgesprochene Schluss ganz gerechtfertigt und erhielt derselbe, wie wir sehen werden, noch manche Stütze in den folgenden Versuchsreihen.

2. Untersuchung des Augapfels mit den nervösen Bestandtheilen des Sehapparates.

Der leitende Gedanke bei Anstellung der jetzt zu schildernden Versuche war, dass es zur Erklärung des Sitzes der bis nun beschriebenen elektrischen Vorgänge beitragen dürfte, wenn das Galvanometer einerseits mit dem Nerven oder Ganglion, andererseits mit einer solchen indifferenten Stelle leitend verbunden werden wird, von welcher man mit aller Wahrscheinlichkeit annehmen darf, dass dieselbe an der Entstehung von Actionsströmen bei Belichtung keinen Antheil nimmt. Als solche Stelle erschien mir die äussere Schicht des Augapfels, nämlich der von den Nervenfasern nicht bedeckte Theil der Sklera oder die nach der Eucleation des Auges entblösste Linse. Derartige Experimente wurden häufig als Controlversuche mit den vorher beschriebenen abwechselnd ausgeführt. An einem und demselben Präparate untersuchte ich nämlich abwechselnd die elektrischen Vorgänge, welche bei Belichtung des Auges beobachtet werden, wenn von dem Nerven einerseits, vom Sehganglion andererseits abgeleitet wurde, und dann, wenn

wieder die eine Elektrode den Bulbis, die andere den Nerven oder das Sehganglion mit dem Galvanometer verbunden hatten.

Diese Versuche haben stets dasselbe folgende eindeutige Resultat geliefert:

Gleichgültig, welcher Theil des Augapfels mit einem nervösen Bestandtheile des Präparates, und hier auch gleichgültig, mit welchem Nerven oder Sehganglion leitend durch das Galvanometer verbunden waren, wie auch immer der gewöhnlich schwache Dunkelstrom gerichtet sein mochte, in allen Fällen wurde bei Belichtung des Auges der nervöse Bestandtheil des Präparates mehr negativ, resp. weniger positiv im Vergleich mit der untersuchten Bulbusstelle. Wenn in einem Versuche bei Ableitung vom Nerven und Sehganglion, letzteres auf Belichtung negativ (der Nerv positiv) geworden ist, so führte nachher bei Ableitung vom Ganglion und Bulbus die Belichtung selbstverständlich ebenfalls Negativität des Sehganglions herbei. Am interessantesten waren aber jene Fälle, in denen bei Ableitung vom Ganglion und Nerven auf Belichtung Negativität in dem Nerven (Sehganglion positiv) entstanden war. Denn auch in diesen Fällen erschien bei nachheriger Untersuchung des Sehganglions und Augapfels zusammen, das Ganglion, welches vorher im Vergleich mit dem Nerven positiv geworden war, jetzt im Verhältniss zur Bulbuswand stark negativ. Dasselbe betrifft mutatis mutandis jene Fälle, in denen von dem Nerven und der äusseren Bulbuswand abgeleitet wurde. Auch der Nerv wurde immer negativ im Vergleich zum Augapfel, auch dann, wenn derselbe im Vergleich mit dem Ganglion positiv geworden ist. (Siehe die Tabelle S. 146 und 147.)

Aus dem hier Angeführten ist zu ersehen, dass der Dunkelstrom bei Ableitung von der äusseren Bulbuswand einer- und von dem Sehganglion oder Nerven andererseits eine verschiedene Richtung einhält: in dem einen Falle war die Augapfelwand, in dem anderen der nervöse Theil elektropositiv. Bei Belichtung des Auges tritt eine Schwankung des Dunkelstroms auf, die je nach der Richtung des letzteren negativ oder positiv sein kann, immer in dem Sinne, dass die Augapfelwand positiv, resp. mehr positiv, während der nervöse Theil minder positiv, resp. mehr negativ wurde. Die darauf folgende Verdunkelung führte immer eine vollständige oder fast vollständige Rückkehr zur Grösse des Dunkelstromes herbei.

Ver- such	Ver- dunkelt während Secunden	Dunkelstrom		Belichtung		Verdunkelung		Art der Ableitung			
		Ablenkung Skalen- Theile	Negativ ist	Schwankung Skalen- Theile	Totalablenkung Skalen-Theile	Negativ wird	Rück- schwankung Skalen- Theile		Total- ablenkung Skalen- Theile		
VIII.	300	+ 190		+ 60	+ 250		- 60	+ 190	Elektrode A am Aequator des Augapfels B am Ganglion		
	120	+ 210		+ 90	+ 300		- 100	+ 200			
	—	+ 60		+ 170	+ 230		- 130	+ 100			
	—	+ 110		+ 180	+ 290		- 140	+ 150			
	180	+ 90		+ 100	+ 190		- 80	+ 110			
	60	+ 110		+ 80	+ 190		- 80	+ 110			
	60	+ 100		+ 80	+ 190		- 80	+ 110			
	30	+ 120		+ 70	+ 190		- 70	+ 120			
	30	+ 135		+ 75	+ 210		- 70	+ 140			
	120	+ 135		+ 75	+ 210		- 72	+ 138			
	120	+ 145		+ 50	+ 195		- 30	+ 165			
	90	+ 160		+ 55	+ 215		- 55	+ 160			
	30	+ 165		+ 35	+ 200		- 20	+ 180			
	150	+ 155		+ 55	+ 210		- 55	+ 155			
	IX.	—	- 60		+ 70	+ 10		- 65		- 55	Ableitung wie oben
—		- 75		+ 60	+ 15		- 40	- 55			
—		- 55		+ 35	+ 20		- 56	- 76			
—		- 20		+ 70	+ 50		- 80	- 30			
—		- 100		+ 70	+ 30		- 65	- 95			
—		- 95		+ 75	+ 20		- 75	- 95			
—		- 95		+ 55	+ 40		- 55	- 95			
—		- 15		- 27	+ 42		+ 12	- 30			
—		- 30		- 20	+ 50		+ 20	- 30			
—		- 30		- 20	+ 50		+ 20	- 30			
XI.		120	+ 170		+ 41	+ 211		- 21	+ 190	A am Nerven B am Augapfel A am Bulbus B Ganglion am Hilus	
		60	+ 190		+ 30	+ 220		- 30	+ 190		
		30	+ 190		+ 30	+ 220		- 25	+ 195		
		10	+ 195		+ 15	+ 210		- 15	+ 195		
		—	- 195		+ 15	+ 210		- 15	+ 195		
	—	- 195		+ 15	+ 210		- 15	+ 195			

Es bestätigen somit diese Versuche die im vorigen Abschnitt ausgesprochene Annahme, dass die durch die Belichtung hervorgerufene elektrische Erscheinung sowohl den Nerven wie das Sehganglion — aber nicht in gleich grossem Maasse — umfasst. Dass beide diese nervösen Theile bei Belichtung des Auges elektronegativ werden, beweist eben die Thatsache, dass sogar jener Theil, welcher im Verhältniss zum anderen positiv erschienen ist, im Vergleich mit einer anderen weniger thätigen Stelle ausgesprochen negativ wurde. Weiterhin ist aus den Versuchen zu ersehen, dass bei Ableitung von einem nervösen Theile und Bulbus die Actionsströme bedeutend stärker sind als bei Ableitung von den nervösen Bestandtheilen allein. Dies stimmt ebenfalls mit der soeben ausgesprochenen Meinung überein.

Doch könnte man vielleicht glauben, dass die hier geschilderten elektrischen Vorgänge, welche bei Ableitung von der äusseren Bulbuswand und von einem nervösen Bestandtheile durch Belichtung des Auges hervorgerufen werden, ihren Sitz in den zurückgebliebenen Resten der Irismuskeln oder im Accommodationsmuskel haben, die vielleicht bei der Belichtung in Thätigkeit gerathen, somit Actionsströme liefern könnten. Wenn dem aber so wäre, wenn die elektrische Schwankung in den Bestandtheilen des Augapfels ihren Sitz hätte, so müssten wir eine Schwankung von entgegengesetzter Richtung erwarten, von der Richtung, bei welcher gerade der betreffende Augapfelbestandtheil elektronegativ würde. Auch würde bei Ableitung von zwei Stellen des Augapfels die Belichtung gerade Negativität der vorderen Theile desselben hervorrufen. Und doch überzeugte ich mich, dass dies nicht der Fall ist. Die Belichtung hatte gewöhnlich Negativität der hinteren Bulbuswand im Verhältniss zur vorderen, zur Iris, zur Linse zu Folge.

3. Die Untersuchung beider Sehganglien und beider Augen.

Zweck dieser Versuche war, festzustellen, ob es nicht gelingen könnte, Unterschiede in der elektrischen Spannung beider Sehganglien zu constatiren, wenn nur ein Auge belichtet wird. Das Präparat bestand aus beiden Augäpfeln, welche mit dem ganzen centralen Nervensystem in Verbindung gelassen waren. Gut herauspräparirt wurden nur die Augäpfel sammt den Nervulis, die Sehganglien und das obere Cerebralganglion, während der Rest des Centralnervensystems in der Vertiefung ruhte, welche durch die Knorpelkapsel

Versuch	Verdunkelt während Secunden	Dunkelstrom		Belichtung			Verdunkelung		Art der Ableitung
		Ablenkung Skalen-Theile	Negativ ist	Schwankung Skalen-Theile	Total-ablenkung Skalen-Theile	Negativ wird	Rück-schwankung Skalen-Theile	Total-ablenkung Skalen-Theile	
XIV.	900	50	Rechtes Ganglion	—	50	Linkes Ganglion	—	50	Rechtes Auge verdeckt,
	60	80	Rechtes Ganglion	—	80	Linkes Ganglion	—	80	A am rechten, B am
	120	73	Linkes Ganglion	+	71	Rechtes Ganglion	—	72	linken Ganglion
	180	28	Linkes Ganglion	5	23	Rechtes Ganglion	+	33	Linkes Auge verdeckt
	—	25	Linkes Ganglion	3	22	Rechtes Ganglion	+	30	
XV.	180	3	Linkes Ganglion	13	10	Rechtes Ganglion	+	—	A am rechten, B am
	90	2	Linkes Ganglion	8	6	Rechtes Ganglion	+	2	linken Ganglion
	90	2	Linkes Ganglion	5	3	Rechtes Ganglion	+	1	Linkes Auge verdeckt
XVII.	—	30	Linkes Ganglion	9	21	Rechtes Ganglion	+	30	A rechtes, B linkes
	—	31	Linkes Ganglion	8	23	Rechtes Ganglion	+	30	Ganglion
	—	40	Linkes Ganglion	10	30	Rechtes Ganglion	+	40	Linkes Auge verdeckt
	—	40	Linkes Ganglion	8	32	Rechtes Ganglion	+	40	
	—	53	Linkes Ganglion	7	60	Linkes Ganglion	—	55	Rechtes Auge verdeckt
	—	55	Linkes Ganglion	5	60	Linkes Ganglion	—	55	
	—	60	Linkes Ganglion	6	66	Linkes Ganglion	—	62	
	—	34	Linkes Ganglion	6	40	Linkes Ganglion	—	34	
	—	20	Linkes Ganglion	6	26	Linkes Ganglion	—	20	
	—	40	Linkes Ganglion	21	61	Rechtes Ganglion	—	42	Rechtes Auge verdeckt
XXI.	—	34	Linkes Ganglion	18	52	Rechtes Ganglion	—	35	Rechter Nerv (Nervuli)
	—	32	Linkes Ganglion	18	50	Rechtes Ganglion	—	31	durchschnitten
	—	45	Linkes Ganglion	—	45	Linkes Ganglion	—	45	A am rechten, B am
	—	39	Linkes Ganglion	2	37	Linkes Ganglion	—	37	linken Ganglion
	—	41	Linkes Ganglion	1	41	Linkes Ganglion	—	41	Linkes Auge verdeckt
—	37	Linkes Ganglion	—	36	Linkes Ganglion	+	38		
—	38	Linkes Ganglion	3	35	Linkes Ganglion	+	36		

gebildet wird, deren obere Wand entfernt worden war. Das Präparat wurde auf einem breiten Paraffinklotz, welcher schwarz lackirt war, befestigt. Die untere Glasplatte war ebenfalls schwarz lackirt. Die Fixirung des Präparates geschah auf diese Weise, dass durch den Knorpel zwei oder drei Stecknadeln in das Paraffin hineingestochen wurden. Ein Auge wurde mit einer kleinen Kartonschachtel (Deckgläsenschachtel), die ebenfalls schwarz bestrichen war und die für die Durchlassung des Nerven einen entsprechenden Einschnitt besass, bedeckt. Nachdem nun je eine unpolarisirbare Elektrode auf ein Sehganglion angelegt worden ist, wurden bei abwechselnder Bedeckung des einen und des anderen Auges die elektrischen Vorgänge, welche bei Belichtung des nicht bedeckten Auges entstanden, geprüft.

(Siehe die Tabelle S. 149.)

Wie wir sehen, haben diese Versuche kein eindeutiges Resultat geliefert. Der Dunkelstrom selbst war sehr schwach, die Ablenkung war kaum bis 80 Skalentheile vom Nullpunkt entfernt. Die Schwankungen während der Belichtung waren ebenfalls sehr klein oder fehlten ganz und gar. Diese kleinen, nicht sicheren Schwankungen bei Belichtung erkläre ich mir dadurch, dass es mir nicht ganz gelungen ist, das Licht vom bedeckten Auge abzulenken. Trotz der Bedeckung konnte eine genügend grosse Lichtmenge (vielleicht durch den Einschnitt in der Schachtel, welcher zur Durchlassung des Nerven diente) in das betreffende Auge eindringen, so dass bei Abheben des Vorhanges über der das Präparat und die Elektroden bedeckenden Kammer, beide Augen gleichzeitig, wenn auch mit ungleich grosser Intensität belichtet werden mussten. Die Richtigkeit dieser Vermuthung bestätigte übrigens folgender Versuch: der Strom wurde vom verdunkelten Auge und vom entsprechenden Sehganglion abgeleitet. Zu diesem Zwecke war eine Elektrode mit einem langen Faden versehen, der an dem Bulbus angelegt worden ist. Dieser Bulbus war bedeckt, der Faden kam, von dem Nerven durch ein dünnes Glimmerplättchen isolirt, zum Einschnitt des Schächtelchens heraus. Die andere Elektrode berührte das Sehganglion. Bei Belichtung (bei Abheben des Vorhanges) entstand eine, zwar schwache, Schwankung, die darauf hinwies, dass das Ganglion elektro-negativ ward. Wenn wir nicht behaupten wollen, dass das Licht, indem es direct auf das Ganglion einwirkt, in demselben elektrische Vorgänge hervorruft, so müssen wir gezwungen annehmen, dass trotz der Bedeckung des Auges mit der Schachtel (wenigstens in manchen

Fällen) so viel Licht in's bedeckte Auge dringen konnte, dass es genügte, durch Reizung der Netzhaut Aenderungen der elektrischen Spannungen im nervösen Apparate hervorzurufen.

II. Die elektrischen Vorgänge in der Netzhaut.

Die elektrischen Vorgänge bei Ableitung vom Bulbus allein habe ich im vorigen Capitel gelegentlich geschildert. Derartige Versuche, in denen ich verschiedene Stellen der Sclera unter einander oder der Sclera und Linse mit dem Galvanometer verbunden habe, zeigten Folgendes:

Es erscheint ein schwacher Dunkelstrom, dessen Richtung nicht in allen Fällen constant war. Bei Belichtung tritt eine schnelle Schwankung in dem Sinne ein, dass der hintere Theil der äusseren Augenwand negativ wird im Vergleich zu vorne liegenden Theilen resp. zur Linse. Die Schwankung selbst ist nicht beträchtlich, bedeutend kleiner als bei Ableitung von der Bulbuswand und den nervösen Theilen des Sehapparates. Ihr Verlauf ist, wie erwähnt, rasch, sie erreicht schnell ihr Maximum, auf welchem sie ziemlich lange beharrt, um bei länger dauernder Belichtung langsam, aber allmähig, abzunehmen. Die darauf folgende Beschattung ruft auch hier sofort rasche Rückkehr der Schwankung zu dem Stande, welchen der Dunkelstrom einhielt, hervor.

Behufs Untersuchung der Netzhaut selbst habe ich dieselbe nicht isolirt, da die Isolirung der Netzhaut ohne weit gehende Verletzungen ihrer Elemente nicht möglich war. Dies ist leicht verständlich, wenn man bedenkt, dass diese Membran bei den Cephalopoden direct durch die übrigen Augapfelschichten Fasern nach aussen sendet. Aus diesem Grunde begnügte ich mich mit der Ableitung von einem derart hergestellten Präparate, welches nur noch den hinteren Theil des Bulbus enthielt. Das Präpariren geschah in allen diesen Versuchen bei rothem Licht an Thieren, welche lange Zeit vorher im Dunkelzimmer verweilt hatten. Das Präparat wurde nach behutsamem Umstülpen, so dass die Netzhaut die convexe Seite bildete, auf die entsprechend geformte Thonspitze der Elektrode gelegt, während die andere, mit einem Faden armirte Elektrode nur an einer Stelle die nach aussen gekehrte Netzhaut berührte.

Die elektrischen Vorgänge, welche bei Ableitung von der Netzhaut beobachtet wurden, zeichneten sich durch ungemein grosse

Intensität sowohl des Dunkel- wie auch des Actionsstromes aus. Wie aus den unten zusammengestellten Versuchsprotokollen zu ersehen ist, waren die Ausschläge, welche der Dunkelstrom gegeben hat, sehr bedeutend, und die Schwankungen des Galvanometers bei Belichtung des Präparates waren häufig so stark, dass sie die Scalenlänge überschritten und oft konnten auch diese Schwankungen, trotzdem die Empfindlichkeit des Galvanometers eigens verringert worden ist, ohne Compensirung nicht studirt werden.

Die Richtung des Ruhestromes war immer constant: die äussere Fläche positiv, die innere — Netzhaut — eigentlich Stäbchenseite, negativ. Genau übereinstimmend mit den Angaben anderer Autoren.

Belichtung: Beim Kommen des Lichtes tritt eine plötzliche positive Schwankung ein, d. h. die Stäbchenseite wird stärker negativ. Die Schwankung verläuft so rasch, dass die Skala vor dem beobachtenden Auge vorüberfliegt, ohne dass es im Stande wäre, die Zahlen zu entziffern. Nachdem die Schwankung ihr Maximum erreicht hatte, bleibt sie auf dieser Höhe durch eine ganz kurze Weile bestehen, und wenn in diesem Momente das Licht aufhört, tritt ebenso rapid die Ablenkung zurück, so dass sie die Grösse des Dunkelstromes wieder ganz prompt erreicht (erste Curve der Fig. *G* der Taf. VIII—XII)¹). Dauert die Belichtung eine längere Weile, so beginnt die positive Schwankung langsamer, als sie entstand, doch noch verhältnissmässig ziemlich rasch zurückzugehen. Die Verringerung der positiven Schwankung hängt von der Dauer der Belichtung ab und erreicht bald eine gewisse Grenze, auf welcher sie bestehen bleibt oder von welcher sie nur sehr langsam weiter fortschreitet (Fig. *E*, *F*, *G* der Taf. VIII—XII). Nie aber, nicht einmal bei minutenlanger Belichtung, habe ich einen vollständigen Rückgang der positiven Schwankung oder gar zu einer negativen Schwankung beobachtet.

Die Verdunkelung rief wieder ein rasches Fallen der Ablenkung bis zur Grösse des Dunkelstromes hervor (Fig. *D* Taf. VIII—XII). Nur wenn die Belichtung länger gedauert hat, geschieht der Rückgang der Schwankung in Folge der Verdunkelung langsam und erreicht nicht vollständig den Werth des Dunkelstromes oder erreicht denselben erst nach einem längeren Zeitraum (Fig. *E* Taf. VIII—XII).

1) Näheres über die citirten Figuren und über die zur Erhaltung der Curven angewendete Methode siehe weiter unten S. 156—157.

In den hier angeführten Auszügen der Versuchsprotokolle war in allen denjenigen Fällen, wo der Dunkelstrom ein + Zeichen besitzt, die Elektrode *A* an die Aussenseite des Präparates, *B* an die Stäbchenseite angelegt, wo der Dunkelstrom mit dem Zeichen — auftritt, umgekehrt. Es war somit in allen Fällen die Stäbchenseite negativ, die Aussenseite positiv. Bei der Belichtung tritt überall eine erhebliche Verstärkung des Dunkelstroms, mit nachfolgender Rückschwankung.

Versuch	Verdunkelt während	Dunkelstrom Skalen-Theile	Belichtung		Verdunkelung Rück-schwankung bis		
			Positive Schwankung bis	Rück-schwankung bis			
XI.	120''	— 195	— 260	— 248	— 215		
	30''	— 215	— 250	— 243	— 228		
	120''	— 190	— 230	— 219	— 211		
	60''	— 201	— 228	— 216	— 198		
XXI.	2' 30''	+ 55	+ 155	+ 125	+ 105	Die Empfindlichkeit des Galvanometers wurde bedeutend verringert	
	30''	+ 105	+ 145	+ 120	+ 105		
	120''	+ 104	+ 181	+ 156	+ 112		
	3 h 30'	+ 70	+ 300 + ?	—	+ 78		
XXIV.	60''	+ 186	+ 300 + ?	—	+ 181	Der Dunkelstrom wächst sehr rasch an	
	120''	+ 110	+ 590	+ 560	+ 215		
	—	+ 220	+ 600	+ 480	+ 321		
	—	+ 320	+ 598	+ 470	+ 340		
	5'	+ 520	+ 600 + ?	—	+ 530		
	3'	+ 560	+ 600 + ?	—	+ 572		
	—	Sehr stark. Compensirt	— 580	— 260	— 260		50
	20''	— 330	— 330	— 200	— 52		50
30''	— 100	— 230	— 160	— 50	20		
XXVIII.	3'	— 80	— 180	— 140	— 20		
	15'	— 90	— 320	— 190	— 10		
	—	— 120	— 240	— 220	—		
	5'	— 130	— 210	— 200	— 130		
	15'	— 100	— 180	— 160	— 120		
	3'	— 80	— 290	— 270	— 90		
	3'	— 90	— 254	— 188	— 101		

Die Grösse der positiven Schwankung bei Belichtung ist abhängig sowohl von der Stärke des Lichtes wie auch von der Dauer der der Belichtung vorangegangenen Verdunkelung. Letzteren Umstand wollen wir weiter unten besprechen. Was die Intensität des einwirkenden Lichtes betrifft, so konnte ich bereits in den in vorigen Abschnitten geschilderten Versuchen constatiren, dass die Grösse der Schwankung mit der Stärke des Lichtes bis zu gewissem Grade anwächst, eine Thatsache, die übrigens bereits Holmgren in seiner epochemachenden Arbeit¹⁾ mit Nachdruck hervorhebt und ebenfalls von J. Dewar und J. G. M'Kendrick²⁾ ziemlich genau studirt worden ist. Wenn während des Versuches bei schönem Wetter die Sonne zeitweise von Wolken überdeckt wurde, so liess sich dies sofort an einer Verringerung der Schwankung bei Belichtung merken. Und war der Himmel nicht vollkommen bewölkt, wechselte trübes Licht mit Sonnenschein, so wechselte auch die Stärke der Schwankung bei constant bleibender Ableitung von denselben Stellen des Präparates. Genau dieselben Verhältnisse waren auch bei der Untersuchung der Retina zu constatiren. Es war mir nicht möglich, da die Reizung durch Tageslicht geschah, die Intensität des Lichtes nach Belieben zu variiren und derartige Untersuchungen, wie sie Kühne und Steiner an ihren Präparaten angestellt haben, selbst auszuführen. Ich versuchte zwar das einfallende Licht dadurch zu verringern, dass ich den Vorhang nur theilweise emporhob. Auch diese Versuche zeigten, dass bei Verringerung der Intensität des einfallenden Lichtes die bei Eintritt der Belichtung entstehende positive Schwankung ebenfalls geringer war und zwar um so geringer, je kleiner die Oeffnung war, durch welche das Licht in die Kammer treten konnte. Schwache Belichtung hat übrigens noch ein anderes Verhalten der Schwankung zur Folge. Je kleiner die Schwankung war, desto länger erhält sie sich auf ihrer Höhe, und bei sehr schwachem Lichte bleibt diese somit auch geringe Schwankung während der Belichtung selbst sehr lange bestehen, ohne auch langsam, wie bei heller Belichtung, zurückzugehen.

1) Holmgren, Ueber die Retinaströme. Untersuchungen aus dem physiologischen Institut der Universität Heidelberg Bd. 3. 1880. S. 278—326. (Schwedisch im Jahre 1871.)

2) Dewar und M'Kendrick, On the Physiological Action of Light. *Transact. of the Roy. Soc. of Edinburgh* vol. 27. 1876.

Versuch, die elektrischen Vorgänge graphisch darzustellen.

Um den Verlauf der bisher geschilderten elektrischen Erscheinungen genau graphisch darstellen zu können, wäre es am besten, dieselben, sei es vom Galvanometer aus oder durch Anwendung eines Capillarelektrometers zu photographiren. Leider stand mir die Kürze meines Aufenthaltes in der Station, den zu verlängern mir unmöglich war, im Wege, diese Absicht in Erfüllung zu bringen.

Ich verspreche mir, in Zukunft das Unterlassene noch nachzuholen, wie auch noch manche Fragen, die sich im Laufe dieser Untersuchungen von selbst aufgeworfen haben, einer Lösung näher zu bringen.

Unterdessen mit Rücksicht darauf, dass die elektrischen Erscheinungen, wenigstens in manchen Stadien, mit nicht allzu grosser Schnelligkeit vor sich gingen, war es mir möglich, zur graphischen Darstellung der elektrischen Vorgänge eine Methode anzuwenden, welche ich bereits in meiner gemeinschaftlich mit Cybulski ausgeführten Arbeit über die elektrischen Erscheinungen im Gehirn angewendet hatte. Zu diesem Zwecke war in einer gewissen Entfernung vom Fernrohr und Galvanometer auf einem besonderen Tische ein Baltzar'sches Kymographion aufgestellt, auf welchem ein elektrischer Markirapparat, in unserem Falle ein Schönlein'sches Schreibtelephon, zeichnete, welchem vermittels eines in der Nähe des Ablesefernrohrs am Tische angebrachten Contactschlüssels der Strom eines Elementes zugeschickt werden konnte. Während ich die Ablenkungen des Galvanometers durch das Fernrohr beobachtete, hielt ich die linke Hand am Vorhang des Dunkelkastens bereit, die rechte am Contactschlüssel; ich dictirte laut jede Veränderung der Galvanometerablenkung und gleichzeitig liess ich bei jeder solchen Veränderung durch Anschlagen des Contactschlüssels das Signal auf der langsam rotirenden Trommel ein Zeichen aufschreiben. Ausserdem signalisirte ich durch besondere Zeichen Belichtung und Verdunkelung. Eine zweite Person bewachte die Trommel, an welcher sie bei jedem Zeichen des Signals die entsprechende gleichzeitig dictirte Zahl (die Ablenkung) aufschrieb. Wurden auf derselben Trommel vermittels eines Chronographen Secunden aufgezeichnet, so war es dann ein Leichtes, dies auf ein Coordinatensystem (Zeiteinheiten auf der Abscissenachse, Ablenkungen als Coordinaten) zu übertragen und auf

diese Weise Curven zu erhalten, welche den zeitlichen Verlauf der Ablenkungen annähernd darstellen.

Es ist einleuchtend, dass derartige Curven keineswegs ein treues Bild der galvanischen Vorgänge liefern, da man auf diese Weise weder das Latenzstadium bestimmen, noch überhaupt von raschen Schwankungen sich einen Begriff machen kann, doch gestatten sie uns, solche Schwankungen zu erkennen, welche in einem derart langsamen Tempo vor sich gehen, dass deren Dictiren und Aufzeichnen noch möglich ist.

Ich habe in vier Versuchen mehr als dreissig solche Curven aufgezeichnet und zwar gesondert Curven vom Verlauf der Schwankungen bei Ableitung von dem Nerven, Ganglion und Bulbus (z. B. Nerv und Bulbus, Ganglion und Bulbus) und gesondert von der Netzhaut. Von den auf Tafeln VIII—XII zusammengestellten Curven sind diejenigen, welche aus den elektrischen Vorgängen in der Netzhaut construirt worden sind (Fig. *D*, *E*, *F*, *G* und *H*), in bedeutend verkleinertem Maassstabe aufgezeichnet, besonders entsprechen den Scalentheilen an der Ordinatenachse viel kleinere Abstände als in den die elektrischen Vorgänge in den Nerven und Ganglion darstellenden Curven (Fig. *A*, *B* und *C*), da die elektrischen Schwankungen bei Ableitung von der Netzhaut viel stärker waren.

Betrachten wir näher die Curven, welche die elektrischen Vorgänge, die bei Ableitung vom Augapfel und nervösen Theilen (Ganglion) auftreten, darstellen, so bemerken wir den Verlauf, den ich oben zu schildern mich bestrebt habe: Beim Kommen des Lichtes rasche Schwankung, die ihr Maximum entweder sofort in gerader Linie erreicht oder nahe am Maximum etwas langsamer zu demselben gelangt (Fig. *A* und *B*). Am Präparate, das lange vorher nicht belichtet gewesen ist, bleibt das Maximum bestehen (Fig. *A*), oder die Schwankung beginnt sich sogleich zu verringern aber langsam und allmähig (Fig. *B* und *C*). Das Entfernen des Lichtes hat anfangs ein rasches, dann langsames Rückgehen der Schwankung bis zum Werth des Dunkelstromes oder fast bis zu diesem Werthe zur Folge. Folgt auf die erste Belichtung nach der Verdunkelung eine zweite Belichtung, so hat die zweite Schwankung einen ähnlichen Verlauf und dieselbe Grösse wie die erste (Fig. *C*).

Anders gestalten sich die Curven, die von der Ableitung von der Netzhaut erhalten worden sind: Beim Kommen des Lichtes erfolgt ein starker Anschlag (hier immer positive Schwankung), der rapid das Maximum (Fig. *D*) erreicht. Sofort nach Erreichung des

Maximums tritt ein allmähiges, aber doch anfangs bedeutend rascheres Sinken als in den Curven des ersten Typus ein. Dauert die Belichtung lange (z. B. in Fig. *G*, *H* mehr als 3 Minuten), so erfolgt nach dem raschen ein langsames Sinken, bis wieder eine Grenze erreicht wird, auf welcher die Ablenkung stehen bleibt (Fig. *F* und *G* die Stelle *a*) oder sich sogar hebt (Fig. *Eb*). Bei Eintritt der Verdunkelung bemerken wir wieder ein rascheres Sinken der Schwankung, besonders rasch und jäh nach kurz dauernder Belichtung (Fig. *D*), langsamer nach lang dauernder Belichtung (Fig. *E*, *F*, *G*). Die Rückkehr geschieht in erstem Falle fast bis zur Grösse des primären Dunkelstromes, im zweiten bleibt die Ablenkung in einem gewissen Abstände von letzterem stehen. Erfolgt bald auf die erste Belichtung und Verdunkelung eine zweite Belichtung, so ist die positive Schwankung, die darauf eintritt, kleiner als die erste, kommt aber ebenso rasch zu Stande, fällt gewöhnlich — aber nicht immer — nicht mehr so steil herab; die Verdunkelung führt auch nach kurz dauernder Belichtung nicht mehr die Ablenkung zur Grösse des primären Dunkelstromes zurück; dasselbe gilt von der dritten, vierten u. s. w. Belichtung mit abwechselnder, kurz dauernder Verdunkelung. Immer kleiner werden die positiven Schwankungen, die durch das Kommen des Lichtes hervorgerufen werden, immer entfernter steht die rückkehrende Ablenkung von der Ablenkung, die der primäre Strom hervorgerufen hatte (Fig. *H*).

Vergeht aber nach der letzten Belichtung eine längere Weile (etwa 2—5 Minuten), so bemerken wir eine (wenn ich diesen Ausdruck gebrauchen darf) Erholung des Präparates. Die auf die neue Belichtung eintretende positive Schwankung ist wieder stark und ist in ihrem Verlauf der früheren, etwa ersten Schwankung ähnlich. So ist die Curve Fig. *F* von demselben Präparate wie Fig. *H* nach Ablauf von 3 Minuten, während welcher das Präparat verdunkelt war, erhalten. Fig. *G* folgte auf Fig. *E* ebenfalls nach 3 Minuten dauernder Verdunkelung.

Schlussbemerkungen.

Wenn wir die Ergebnisse der geschilderten Untersuchungen mit denjenigen, welche von Kühne und Steiner und anderen Autoren am Wirbelthierauge erhalten worden sind, vergleichen, so bemerken wir, dass zwischen den ersten und letzteren weitgehende Unterschiede bestehen. Es genügt, die in den Taf. VIII—XII dargestellten Curven oder

meine schematischen Curven Fig. 3 und 4 auf S. 137 mit den Curven Kühne's und Steiner's, welche den Verlauf der galvanischen Vorgänge in der Froschretina veranschaulichen, zu vergleichen, um diese Unterschiede sofort zu erkennen. Zur besseren Orientirung möge hier eine der typischen Curven von Kühne und Steiner¹⁾ wiedergegeben werden (siehe Fig. 5).

Als Ausgangspunkt wollen wir nur die elektrischen Vorgänge in der Netzhaut zur Vergleichung mit den Kühne und Steiner'schen Ergebnissen wählen. Die Ergebnisse differiren unter einander sowohl

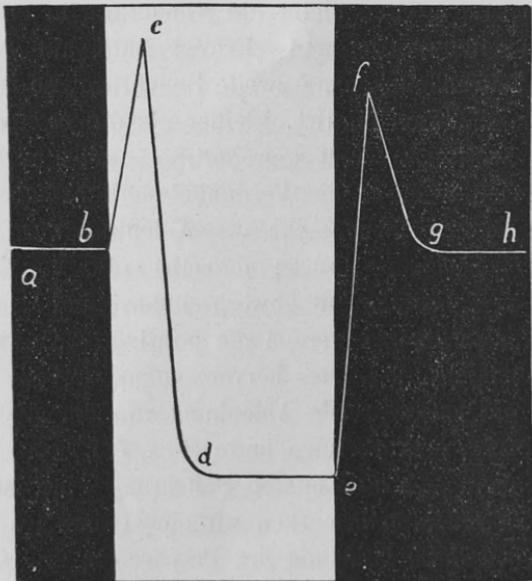


Fig. 5.

betreffs der galvanischen Vorgänge, welche bei Belichtung entstehen, wie auch der, die bei Verdunkelung auftreten.

Wie wir oben gesehen haben, tritt im Beginn der Belichtung eine starke positive Schwankung ein, welche nach dem Verlaufe, Dauer u. s. w. zu schätzen, als eigentliche, durch das Belichten hervorgerufene Veränderung des galvanischen Verhaltens der Netzhaut betrachtet werden muss. Nachdem diese Schwankung ihr Maximum erreicht hat, beginnt sie mehr oder weniger rasch zurückzugehen,

1) l. c. Bd. 4 S. 71 Fig. 1.

ohne dass aber jemals bei noch so lang dauernder Belichtung die Gesamtablenkung kleiner würde, als während der vorherigen Belichtung. Bei Kühne und Steiner gilt als eigentlicher Belichtungsstrom eine negative Schwankung, und nur vor dieser negativen Schwankung tritt beim Kommen des Lichtes eine oft sehr bedeutende positive, kurz dauernde Schwankung, welche sehr rasch in die negative übergeht und welche Kühne und Steiner nur als „positiven Vorschlag“ ansehen. Die eigentliche negative Schwankung ist meistens so stark, dass die Ablenkung den Stand überschreitet, auf welchem der Dunkelstrom sich gehalten hat (*d* bis *e* Fig. 5), in meinen Versuchen habe ich nie ein derartiges Verhalten beobachtet. Das Rückgehen der positiven Schwankung noch während der Dauer der Belichtung, welches als Analogie zu jener Kühne und Steiner'schen negativen Schwankung betrachtet werden könnte, hielt ich noch gewöhnlich ziemlich weit von der Ablenkung, die der Dunkelstrom gegeben hatte, und nur an durch lauges Reizen erschöpften Netzhäuten war die Ablenkung so klein, dass sie der des Ruhestromes nahestand, ohne aber je — nochmals hebe ich dies hervor — dieselbe zu überschreiten.

Dieser Umstand allein wäre schon geeignet, auf den Gedanken zu führen, dass die Ergebnisse der an der Netzhaut von *Eledone moschata*, als einem Organe, dass ohne Zweifel seine Lebensfähigkeit viel länger behält, als die Netzhaut von Fröschen, Fischen oder Vögeln, ein treueres Bild der in der normalen Retina stattfindenden galvanischen Vorgänge liefert. Dieser Gedanke drängt sich um so mehr auf, wenn wir manche von Kühne und Steiner erhaltenen Curven in's Auge fassen, welche in gewissem Grade den von mir erhaltenen noch am meisten ähnlich sind, wie z. B. Fig. 3 der zweiten Abhandlung von Kühne und Steiner¹⁾. Die negative Schwankung bei Belichtung in dieser Curve betrachten die Verfasser eher als Decrement der ersten positiven Schwankung. Dabei bemerken sie, dass derartige Curven zwar seltener vorkommen, doch so vorwiegend von den allerfrischesten und dauerhaftesten Präparaten zu haben sind, dass sie dies Bild als das den normalen Verhältnissen am nächsten kommende halten müssen.

Die Zähigkeit und Dauerhaftigkeit der Präparate von *Eledone moschata* ist direct staunenerregend. Ein Präparat, das 5 Stunden

1) l. c. Bd. 4 S. 72.

unter der feuchten Kammer gelegen hatte, lieferte noch Belichtungsströme von ziemlich grosser Intensität. Dasselbe Präparat während $1\frac{1}{4}$ Stunden getrocknet, dann mit Seewasser befeuchtet und in der feuchten Kammer 18 Stunden gehalten, gab weder Dunkelstrom noch irgend welche Galvanometerablenkung bei Belichtung.

Ganz aus einander gehen meine Ergebnisse und diejenigen anderer Autoren in Betreff der elektrischen Vorgänge nach Auslöchen des Lichtes (nachfolgende Verdunkelung). Dieselbe ruft in den Untersuchungen Kühne's und Steiner's und anderer Autoren Veränderungen hervor, welche den bei der Belichtung auftretenden ähnlich sind, somit: kurzdauernde positive und darauf folgende negative Schwankung, oder anders gesagt, negative Schwankung mit positivem Vorschlag. Dem gegenüber habe ich in den oben geschilderten Versuchen nie etwas Aehnliches beobachtet. In allen Versuchen, sowohl in denjenigen, die den Bulbus, wie auch in den, die die Netzhaut betreffen, rief die Verdunkelung einen Rückgang in der Richtung zur primären Ablenkung hin, ohne Rücksicht auf den Galvanometerstand während der Belichtung, hervor, einen Rückgang gegen jene Ablenkung, welche der Dunkelstrom hervorgerufen hatte. Kühne und Steiner betrachten sehr richtig auf Grund ihrer Untersuchungen die Verdunkelung, das Verschwinden des Lichtes, als einen neuen Reiz, welcher demjenigen analog zu stellen wäre, den das plötzliche Belichten bildet. Meine Untersuchungen führen mich gezwungen zum Schlusse, dass für die Netzhaut der *Eledone moschata* als Reiz lediglich nur das Erscheinen des Lichtes und die Belichtung selbst gelten kann. Die durch die Lichtreizung hervorgerufene Veränderung der elektrischen Spannung dauert so lange, als das Licht wirkt, wenn sie auch constant heruntergeht, im Momente des Verschwindens der Belichtung verschwindet auch die durch dieselbe hervorgerufene galvanische Veränderung, so dass das Abschneiden des Lichtzutrittes schon vom Anfange an, vom ersten Momente, nicht als Reiz, sondern im Gegentheil als Erholung für die Netzhaut gelten darf.

Die Ansicht, dass die Verdunkelung während derer ganzen Dauer thatsächlich eine Erholung der Netzhaut bewirkt, ist nicht nur als aprioristisch richtig annehmbar, sondern findet auch eine Stütze in allen jenen oben angeführten Versuchen, in denen die der Belichtung vorangehende Verdunkelung verschiedene Dauer hatte. Man betrachte

näher jene Versuche, in denen die Dauer der Verdunkelung notirt worden ist, und man wird leicht daraus ersehen können, dass diese Dauer einen nicht geringen Einfluss auf die Grösse der bei der nachfolgenden Belichtung ausgefallenen Schwankung ausübte. Auch möge hier auf die Tafel IX—XII dargestellten Curven Fig. *E*, *F*, *G* und *H* hingewiesen werden, welche, wie bereits oben am Schlusse des vorigen Abschnittes besprochen worden ist, ebenfalls die Erscheinung der Erschöpfung und Erholung des Präparates in Bezug auf die in demselben auftretenden Belichtungsströme beweisen.

Es machte den Eindruck, als ob wir es hier mit irgend einer Substanz zu thun hätten, die während der Belichtung chemischen Processen unterliegt, welche das Auftreten von Actionsströmen bedingen, dabei aber selbst zerfällt, somit deren Menge während der Belichtung abnimmt, dass weiterhin während der Verdunkelung eine Regeneration dieser Substanz statthat. Dies erklärt uns die oben erwähnte Thatsache, dass — wenn die Belichtung schwach und somit der dadurch hervorgerufene Actionsstrom unbedeutend ist, — sich letzterer längere Zeit auf dem Maximum erhält; indem nämlich die chemischen Prozesse weniger intensiv vor sich gingen, würde auch unsere hypothetische Substanz langsamer verbraucht.

Ueber die Art dieser Substanz können wir nicht einmal Vermuthungen aussprechen. Dass dies nicht das Sehpurpur sein dürfte, haben Kühne und Steiner in ihren Untersuchungen gezeigt, indem sie auch an ganz gebleichten Netzhäuten elektrische Erscheinungen, wenn auch in verringertem Maasse, wahrnehmen konnten. Es ist übrigens meines Wissens nicht festgestellt, ob überhaupt die Cephalopodennetzhaut Sehpurpur enthält.

Indem wir nun auf die eingangs berührte Frage betreffs des eigentlichen Sitzes der elektrischen Vorgänge in der Netzhaut zurückkommen, können die geschilderten Untersuchungen als Beweis für die Annahme Kühne's und Steiner's gelten, dass es die Sehzellen sind, in denen die galvanischen Vorgänge stattfinden. Thatsächlich sehen wir die grössten Schwankungen bei Belichtung in der sogenannten Netzhaut selbst, die doch bei den Cephalopoden nur aus der Sehzellenschicht gebildet ist, auftreten. Doch — und dies ist a priori schon anzunehmen — müssen auch in den nervösen Elementen die durch das Licht auf dem Wege der Netzhaut angeregten Actionszustände von elektrischen Erscheinungen begleitet sein. Dieselben konnten in dem Cephalopodenauge theilweise isolirt von den

eigentlichen Sehzellenströmen untersucht werden, bei der Untersuchung der Wirbelthiernetzhaut werden sie aber durch die in dem Sehepithel auftretenden verdeckt und entgehen der Beobachtung.

Sache der weiteren Untersuchung, besonders der Untersuchung mittelst photographischer Registrirung der elektrischen Vorgänge im Sehorgane der Cephalopoden, wird es sein, diese beiden Arten der Vorgänge: in der Sehzellen- und in der nervösen Schicht der Netzhaut, gesondert zu erforschen.

Dem k. k. österreichischen Unterrichtsministerium spreche ich für die Ueberlassung eines Arbeitsplatzes an der zoologischen Station zu Neapel meinen Dank aus. Herrn Dr. J. Baron v. Uexküll, Vorstand der physiologischen Abtheilung der Station, bin ich für den regen Antheil, welchen er an meinen Untersuchungen genommen hat, sowie für seinen Beistand zu warmem Dank verpflichtet.

Erklärung der Tafeln VIII—XII.

Die schattirten Stellen bedeuten „Verdunkelung“, die hellen „Belichtung“. Die Dauer jeder dieser Phasen wird durch die Breite des betreffenden Streifens ausgedrückt, indem die Abscissen Zeiteinheiten entsprechen. Der erste dunkle Streifen entspricht aber einer Verdunkelung von längerer Dauer, welche letztere in den Curven *B*, *C*, *D*, *E*, *F* und *G* deutlich angegeben ist.

Fig. A.

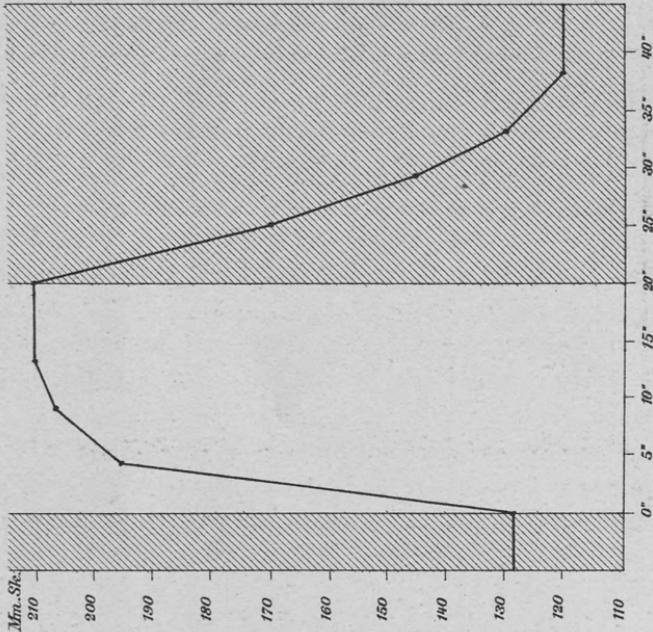
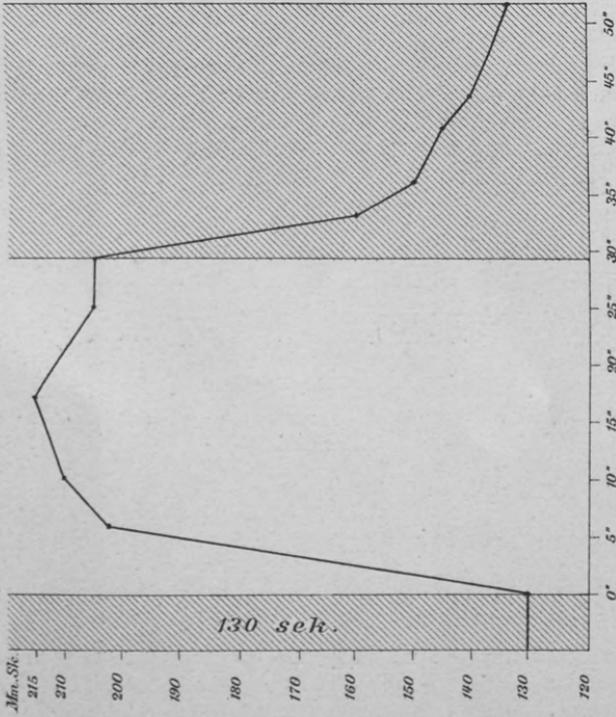


Fig. B.



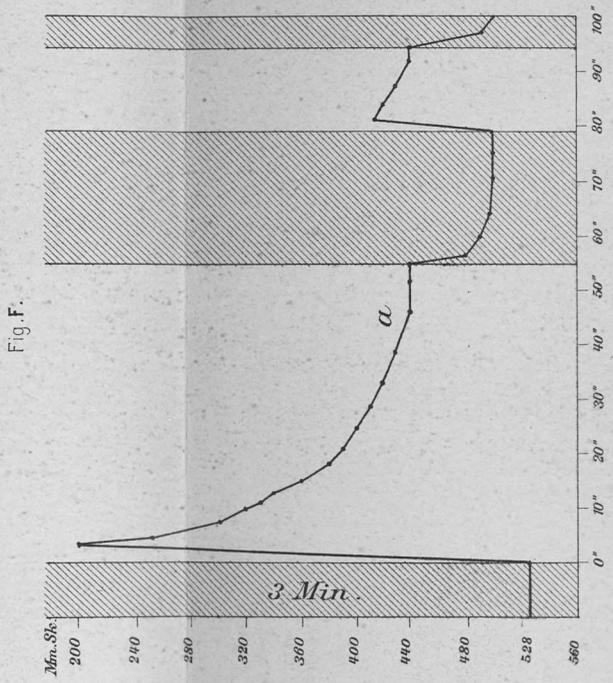
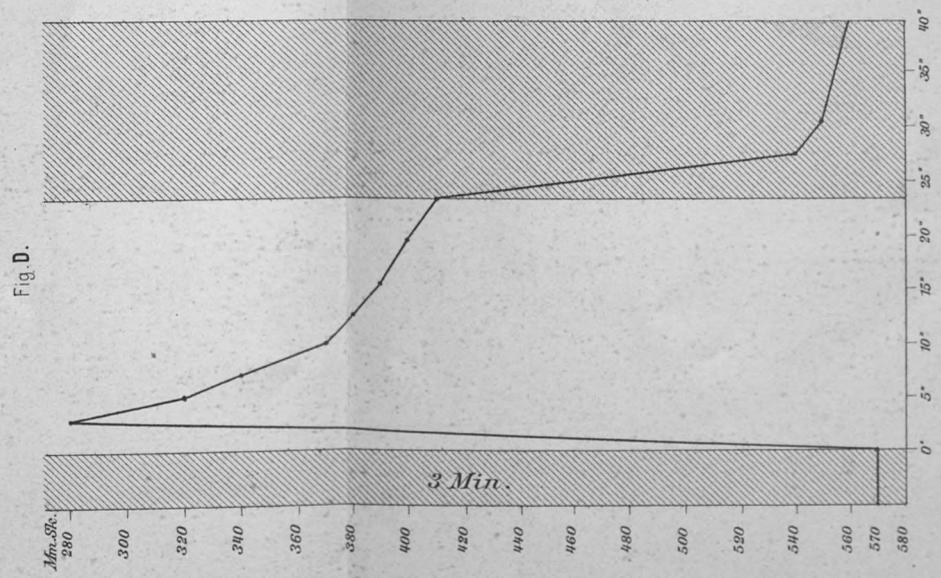
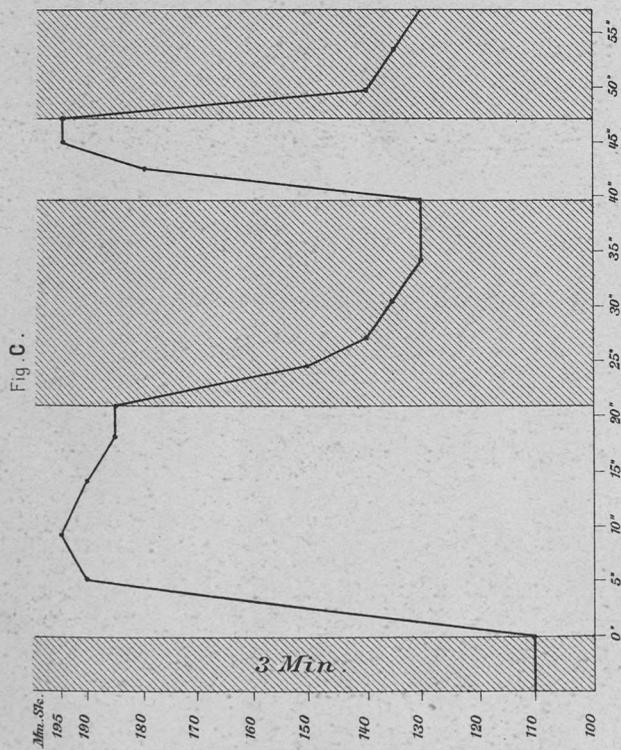


Fig. E.

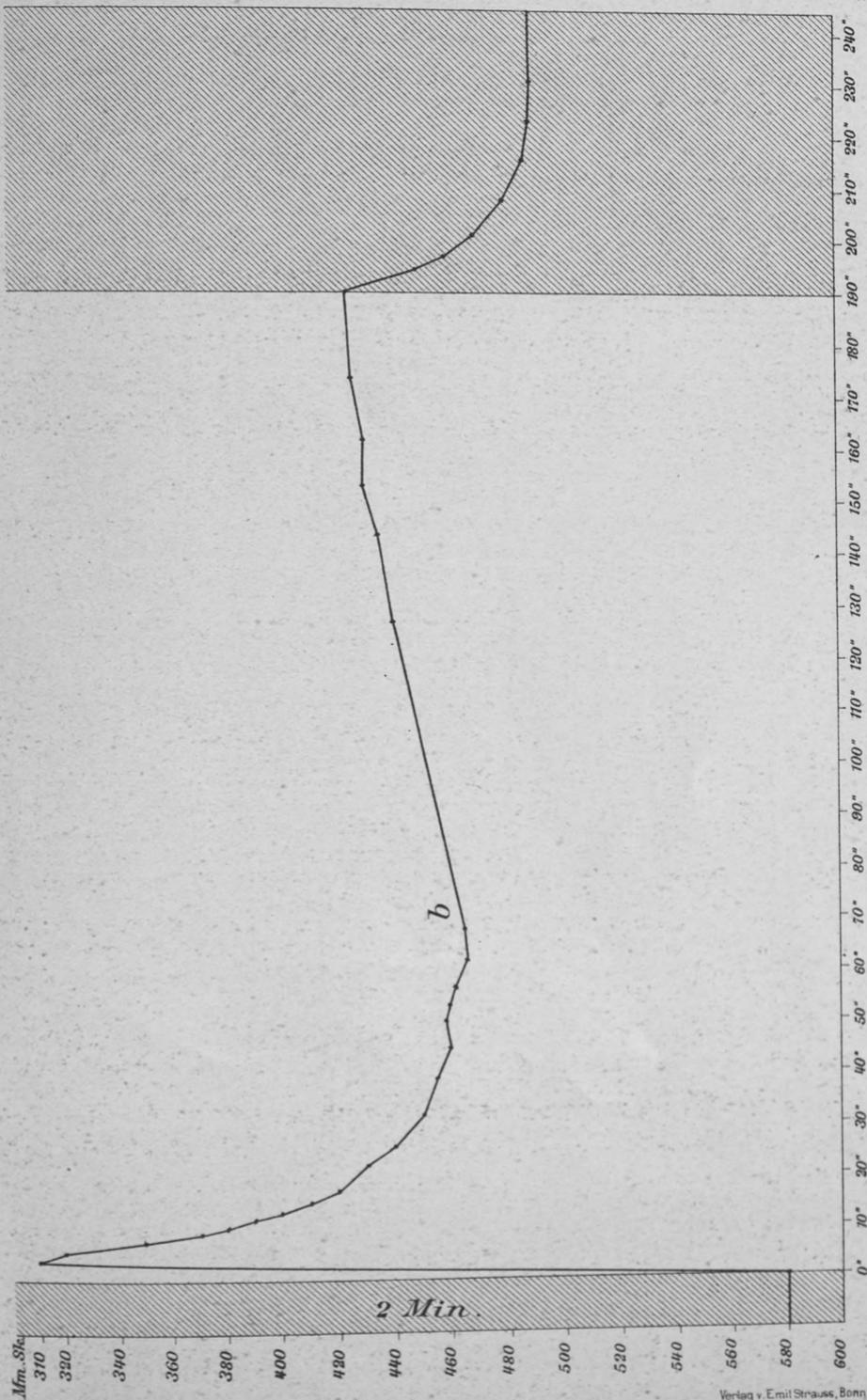


Fig. G.

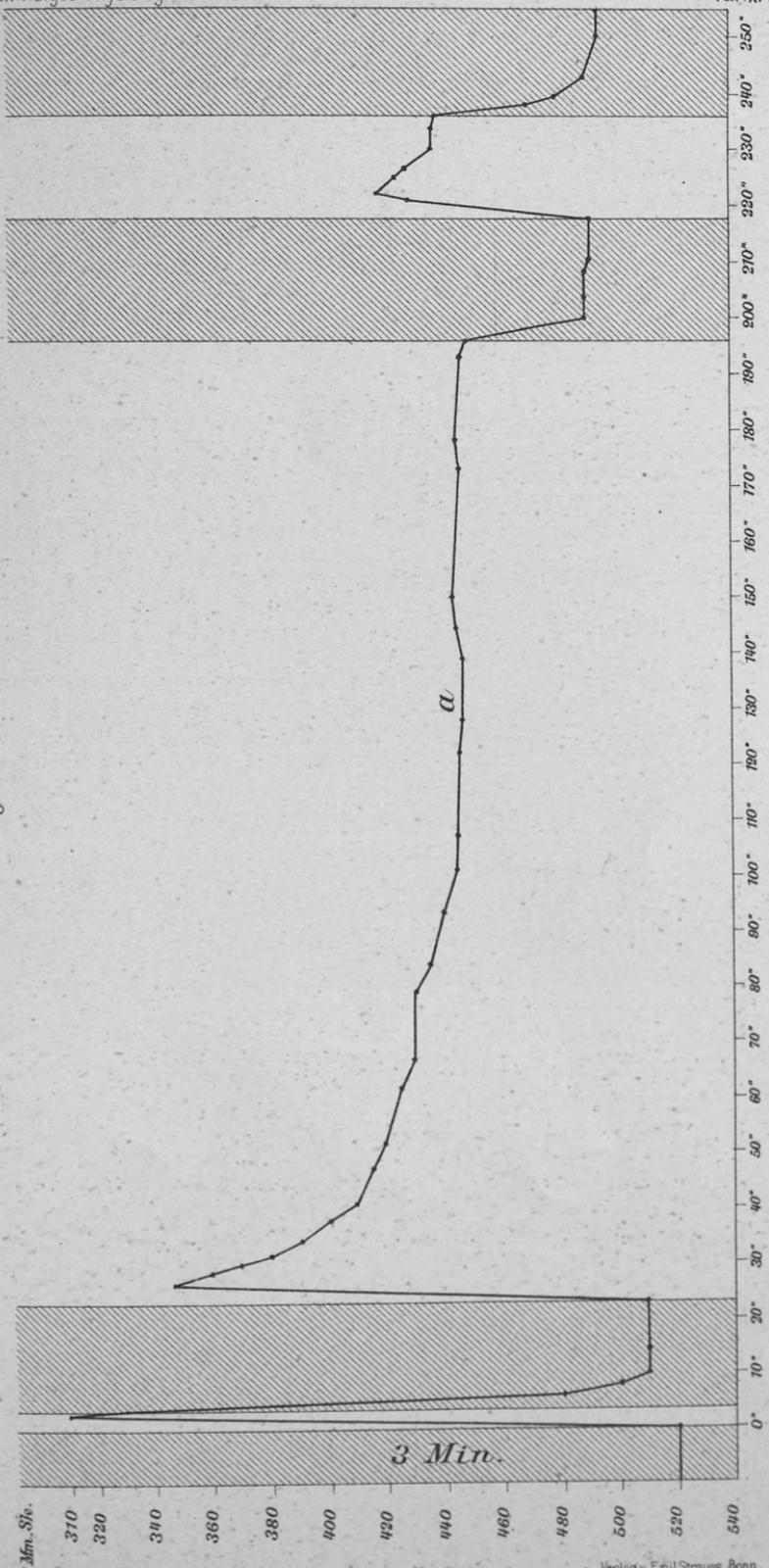


Fig. H:

