

Die Verteilung der Reizwerte für die Froschnetzhaut im Dispersionsspektrum des Gaslichtes, mittels der Aktionsströme untersucht.

Von

F. Himstedt und W. A. Nagel.

(Mit 1 Figur im Text.)

Die Kenntnisse über das Verhalten von Tieraugen gegen Lichtstrahlen verschiedener Wellenlänge sind zur Zeit bekanntlich noch recht dürftig. Versuche aus früherer Zeit gingen hauptsächlich darauf aus, festzustellen, „ob Tiere Farben unterscheiden können“; dabei wurde an qualitative Unterschiede in der Wirkung verschieden brechbarer Strahlen gedacht. Entweder liess man den zu untersuchenden Tieren die Wahl zwischen Aufenthaltsorten, die von verschiedenfarbigen Lichtern erhellt waren, oder brachte ihre Nahrung auf verschieden gefärbte Unterlagen und beobachtete nun, wie die Tiere wählten. Obwohl prinzipiell die Möglichkeit, auf diese Weise zu einem Schluss über qualitative Unterschiede in der Wirkung der verschiedenen Farben zu kommen, nicht zu leugnen ist, kann doch mit Bestimmtheit behauptet werden, dass die bisher ausgeführten Versuche einen solchen Schluss nicht gestatten, teils wegen der Mängel der Methodik, teils aber auch deshalb, weil die betreffenden Untersucher von nicht zutreffenden Voraussetzungen ausgingen.

Erfolgreicher waren die Versuche, rein quantitative Unterschiede in der Wirksamkeit verschiedenfarbiger Lichter nachzuweisen. Bei Tieren, die auf plötzliche Zunahme oder plötzliche Abnahme der

Intensität eines auf sie einwirkenden Lichtes durch Bewegungen reagieren, ist die Möglichkeit gegeben, für verschiedenfarbige Lichter die Schwellenwerte zu bestimmen und zu vergleichen. Derartige Versuche sind an wirbellosen Tieren schon mehrfach, allerdings stets in ziemlich primitiver Form ausgeführt worden. Wir erinnern an die zahlreichen Beobachtungen von ENGELMANN an Infusorien und anderen Protisten¹ und von dem einen von uns² an der sehr empfindlichen Muschel *Psammobia vespertina*. In allen diesen Fällen handelte es sich um augenlose Tiere.

Beobachtungen an den Augen von Wirbeltieren sind in verschiedener Weise ausgeführt. Man hat die Strahlen verschiedener Wellenlänge verglichen nach ihrer Wirksamkeit: 1. hinsichtlich der Sehporpurbleichung, 2. hinsichtlich der durch sie bewirkten morphologischen Veränderungen in der Netzhaut (Pigmentverschiebung, Zapfenkontraktion, tinktorielles Verhalten), 3. hinsichtlich der Pupillenweite, 4. hinsichtlich der Aktionsströme der Netzhaut.

Die Methoden 1 und 2 sind begreiflicherweise zur Gewinnung von auch nur annähernd richtigen relativen Zahlenwerten sehr wenig geeignet. Auch die dritte ist ihnen hierin nur wenig überlegen. Immerhin hat ABELSDORFF³ kürzlich einige bemerkenswerte Resultate erzielt. Nach einem von M. SACHS zuerst am Menschen angewandten Verfahren konnte ABELSDORFF die „pupillomotorischen Wirkungen“ der verschiedenfarbigen Lichter bestimmen. Es zeigte sich, dass nicht bei allen Menschen die gleiche Region des Spektrums die stärkste pupillenverengernde Wirkung hat. Bei total Farbenblinden und den sog. Rotblinden liegt das Maximum der Reizwirkung deutlich weiter gegen das stärker brechbare Licht hin (im Grün) als beim Normalen, wo es im Gelb liegt. Ähnliche Unterschiede fanden sich nun auch bei einigen untersuchten Tieren; wir werden hierauf unten zurückkommen.

Von vornherein mehr Aussicht zur Gewinnung bestimmter Zahlenwerte, als die Beobachtung der Pupillenreaktion, bot die Beobachtung und Messung der Aktionsströme, die in der Netzhaut des lebenden Auges unter dem Einfluss von Belichtung auftreten.

Diese Untersuchungsmethode ist denn auch schon von verschiedenen Seiten angewandt worden. Wenn wir trotzdem unsere Beobachtungen hier mitteilen, thun wir dies deshalb, weil wir die Me-

¹ PFLÜGER's Arch. f. Physiologie 29, 1882.

² W. A. NAGEL, Der Lichtsinn augenloser Tiere, Jena 1896.

³ ENGELMANN's Arch. f. Physiologie 1900, S. 561.

thodik gegenüber den bisherigen Untersuchungen in einigen Punkten verbessert zu haben und auch ein theoretisch nicht uninteressantes Ergebnis erhalten zu haben glauben.

Wir experimentierten an Froschaugen und zwar, da es uns weniger auf sehr starke Aktionsströme, als vielmehr auf Innehaltung möglichst natürlicher Verhältnisse ankam, an uneröffneten Froschaugen, die möglichst reinlich enukleiert waren. Die Ableitung zum Galvanometer erfolgte durch Thonelektroden, deren eine am Sehnervenaustritt lag, während die andere am Limbus corneae angelegt werden musste, um die Pupille nicht zu verdecken. Die Beobachtung und Messung der Aktionsströme geschah im übrigen genau nach demselben Verfahren, wie es in der vorhergehenden Mitteilung¹ bezüglich der Reizerfolge der Röntgenstrahlen beschrieben ist.

Die Mitteilung von relativen Zahlenwerten für die Reizwirkung verschiedenfarbiger Lichter konnte nur dann einen Wert haben, wenn diese Lichter einem und demselben Spektrum entnommen waren. Die hochgradige Empfindlichkeit des Präparates schon für sehr schwache Lichter liess es aussichtsreich erscheinen, mit verhältnismässig reinen spektralen Lichtern zu experimentieren. Da nun die Reizwerte der Strahlen verschiedener Wellenlängen für das menschliche Auge in der Regel mit Beziehung auf das Dispersionsspektrum des Gaslichtes angegeben werden, verfahren auch wir in dieser Weise.

Der in der Arbeit von POLIMANTI² beschriebene, nach Angaben von v. KRIES hergestellte geradsichtige Spektralapparat diente uns dazu, ein objektives Spektrum von etwa 4 cm Länge zu entwerfen. An der Stelle des reellen Bildes befand sich die Wand des lichtdichten Kastens, welcher das Froschauge samt den Elektroden enthielt, und zwar war in diese Wand ein vertikaler Spalt von 1,25 mm Breite geschnitten, hinter welchem das Auge placiert war. Es konnte auf diese Weise durch den Spalt aus dem Spektrum ein Stück von entsprechender Breite ausgeschnitten werden, wodurch die Wellenlänge des ins Auge fallenden Lichtes bestimmt war. Die Einrichtung des Spektralapparates gestattet, das ganze Spektrum über den Spalt hin zu verschieben. Die Verhältnisse liegen somit genau so, wie wenn das menschliche Auge durch den Okularspalt Beobachtungen an dem Apparat anstellt, nur dass das menschliche Auge durch das im Dunkelkasten eingeschlossene Froschauge ersetzt ist.

¹ Diese Berichte 1901. Bd. XI S. 139.

² Zeitschr. f. Psychologie u. Physiologie d. Sinnesorgane 19.

Wir verfahren nun so, dass wir den vor dem Froschauge befindlichen Spalt verdeckt hielten, und dann, wenn die Farbe, deren Wirksamkeit geprüft werden sollte, auf die Stelle des Spaltes eingestellt war, den Spalt auf 10 Sekunden öffneten und die Grösse des hierdurch bewirkten Galvanometerausfalls ablasen. Während der nun folgenden Pause von 2 Minuten wurde der Spektralapparat um einen Skalenteil weitergeschoben und so fort, bis wir durch das ganze sichtbare Spektrum gewandert waren. Um den Einfluss der Ermüdung des Präparates auszuschliessen, musste dann das Spektrum noch einmal in umgekehrter Richtung durchlaufen werden. Aus den so für jeden Teilstrich der Skala gewonnenen zwei Ablesungen wurde dann der Mittelwert genommen.

Um die absolute Bedeutung der einzelnen Teilstriche festzustellen, musste zu Anfang oder Schluss des ganzen Versuchs bestimmt werden, welchem Teilstrich der Skala die Natriumlinie entsprach. Da der relative Wert der Skalenteilung bekannt war, konnte somit die jedem Teilstrich entsprechende Wellenlänge ohne weiteres berechnet werden.

Wir haben teils an gut dunkeladaptierten Froschaugen experimentiert, teils auch an solchen, die durch längeren Aufenthalt im Hellen einigermassen helladaptiert waren.

Wie zu erwarten, ergaben die Dunkelfrösche bei weitem stärkere Aktionsströme. Es konnte hier also der Collimatorschlitz zwischen Lampe und Prismensatz, der im übrigen während der einzelnen Versuchsreihen unverändert blieb, von vornherein sehr eng gemacht werden.

Bei den Hellfröschen ist die Erregbarkeit bei weitem geringer, es musste, um merkliche und messbare Ströme zu bekommen, die Helligkeit der gesamten Reizlichter bedeutend gesteigert werden. Doch waren auch die hierbei verwendeten Breiten des Objektschlitzes nicht so gross, dass dadurch das Spektrum merklich unrein und das Endergebnis des Versuchs somit unsicher geworden wäre.

Die Tabellen I bis III geben die Beobachtungen an drei Dunkelfröschen.

In den Tabellen giebt s die Skalenteile an, auf welche der Spektralapparat eingestellt war. Die darunter stehenden Spalten enthalten die direkt abgelesenen Galvanometerausfälle in Doppelmillimetern bei 2,5 m Skalenabstand. Die Beobachtungen an einem Präparate wurden ohne Unterbrechung ausgeführt, und zwar ist jeweils die erste Horizontalreihe jeder Tabelle von links nach rechts zu lesen, die zweite umgekehrt. Die Spalte mit m enthält jeweils

die Mittelwerte der darüber stehenden Einzelbeobachtungen. Die am Spektralapparate abgelesene Spaltweite ist in Millimeter umgerechnet.

Tab. I.

Dunkel-Frosch.

Na-Linie auf 16,2. Spaltweite 1,83 mm.

<i>s</i>	20	19	18	17	16	15	14	13	12	11	10	9	8
		0,6	0,9	3,9	5,4	6,0	5,9	4,9	4,7	—	3,5	—	2,4
	0,4	0,5	1,3	3,0	4,5	5,6	5,1	5,0	4,6	—	3,7	—	2,5
<i>m</i>	(0,4)	0,55	1,10	3,45	4,95	5,80	5,50	4,95	4,65	—	3,60	—	2,45

Tab. II.

Dunkel-Frosch.

Na-Linie auf 21,2. Spaltweite 0,23 mm.

<i>s</i>	22	21	20	19	18	17	16	15	14	13	12	11
	4,1	7,0	8,1	8,1	7,5	6,5	6,6	4,9	—	3,2	—	1,8
	4,2	6,5	7,7	7,5	7,3	6,6	—	5,1	—	3,4	—	—
<i>m</i>	4,15	6,75	7,90	7,80	7,40	6,55	(6,60)	5,00	—	3,30	—	(1,80)

Dasselbe Präparat. Spaltweite 0,13 mm.

<i>s</i>	20	19	18,5	18
	5,2	5,2	—	4,8
	—	5,4	5,5	—
	—	5,2	5,1	—
	5,0	5,2	5,2	—

Tab. III.

Dunkel-Frosch.

Na-Linie auf 15,7. Spaltweite 0,08 mm.

<i>s</i>	18	17	16	15	14,5	14	13,5	13	12
	0,5	1,2	3,0	4,6	—	5,0	—	4,7	4,2
	—	—	—	—	4,6	4,8	4,5	4,5	—
	—	—	—	—	4,3	4,3	4,3	—	—
	—	—	—	—	—	4,4	—	—	—

Dasselbe Präparat. Spaltweite 0,23 mm.

<i>s</i>	14,5	14,0	13,5
	—	5,6	5,6
	5,1	5,3	5,3

In der Figur sind die Werte aus diesen drei Tabellen sodann in einem willkürlich gewählten Massstab graphisch wiedergegeben; ausserdem ist durch die drei vertikalen Linien der Spektralort der Lithium-, Natrium- und Thalliumlinie eingetragen.

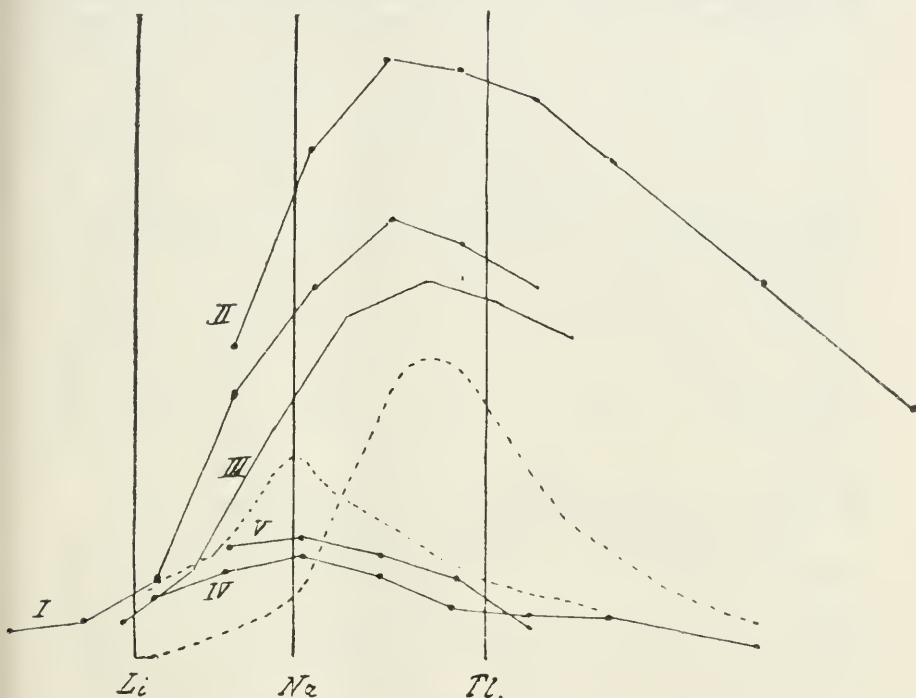
Die Angaben von KÜHNE und STEINER¹ sowohl wie von DEWAR und M'KENDRICK² gingen dahin, dass das Maximum der Reizwirkung im Gelb liege. Unsere Kurven dagegen zeigen eine bedeutende Verschiebung des Maximum nach dem stärker brechbaren Ende des Spektrums hin, ins Gelbgrüne.

Diese Abweichung konnte auf dem Unterschied in der Methode beruhen, insofern die Versuche, die mit Lichtfiltern angestellt sind, jedenfalls minder genaue Resultate ergeben, als die mit Spektralfarben ausgeführten. Namentlich die gelben Gläser

¹ Unters. aus d. physiol. Institut Heidelberg 3, 1880.

² Transact. R. Soc., Edinburgh vol. 27.

und gelben Flüssigkeiten lassen ja stets auch viel Grün und Orange durch und geben somit ein Licht, welches spektralem Gelb keineswegs gleichzusetzen ist.



Graphische Darstellung der Reizwerte im Dispersionsspektrum des Gaslichtes.

Die Curven I—III stammen von Dunkelfröschen, IV und V von Hellfröschen. Die punktierte Linie giebt die Helligkeitsverteilung für das helladaptierte, die gestrichelte für das dunkeladaptierte Menschaugen.

Der Massstab aller Curven ist willkürlich gewählt. Die Lage der Curvenpfeile im Spektrum lässt sich aus den drei eingezeichneten Metall-Linien *Li*, *Na*, *Tl* erkennen.

Es lag aber auch noch die andere Möglichkeit vor, dass die in unseren Versuchen eingehaltene Dunkeladaptation der Frosch- augen die Abweichung bedingte. Für das menschliche Auge ist ja das Helligkeitsmaximum im Spektrum von wesentlich verschiedener Lage, je nach dem Adaptationszustand: bei Helladaptation im Gelb, in der Gegend der Natriumlinie, bei Dunkeladaptation dagegen im Gelbgrün, in der Nähe der Thalliumlinie, eine Thatsache, die bekanntlich darauf zurückgeführt wird, dass im Auge zweierlei perzipierende

Apparate vorhanden sind, Zapfen und Stäbchen, deren Erregbarkeit gegenüber den Strahlen verschiedener Wellenlänge ungleich ist, und von denen nur der eine, der Stäbchenapparat, die Eigenschaft hat, durch Dunkeladaptation ganz erheblich an Empfindlichkeit zu gewinnen.

Nun sind beim Frosch ja auch Stäbchen und Zapfen vorhanden; dass ihre Funktion denselben Gesetzen folge, wie beim Menschen, wäre natürlich zunächst eine ganz willkürliche Annahme. In unseren Versuchen kann man jedoch einen thatsächlichen Hinweis auf eine gewisse Uebereinstimmung wohl erblicken. Gerade diejenige von unseren Versuchsreihen, bei der die Bedingungen des Dämmerungssehens am vollkommensten eingehalten waren (der Frosch war mehrere Stunden im Dunkeln, das Auge wurde bei ganz schwacher roter Beleuchtung zum Versuch präpariert, und wegen der hierdurch erhaltenen hohen Empfindlichkeit konnte die Reizung durch ein äusserst lichtschwaches Spektrum erfolgen), zeigt den Kurvengipfel am weitesten ins Grün verschoben; das Maximum liegt hier bei einer Wellenlänge von 544 nm, also genau so, wie das Maximum der Dämmerungswerte für das menschliche Auge und wie das Helligkeitsmaximum für das total farbenblinde Auge.

Interessant musste es nun sein, festzustellen, wie sich die Verteilung der Reizwerte für ein helladaptiertes Auge darstellt. Da, wie erwähnt, für ein solches die Reizschwelle ganz bedeutend höher liegt, den zur Reizung verwendbaren Lichtstärken aber in unserer Versuchsanordnung eine ziemlich niedrige Grenze gestattet war (da wir nicht durch zu grosse Spaltweite die Reinheit des Spektrums beeinträchtigen durften), ist es begreiflicherweise nicht möglich, von helladaptierten Augen so genaue Messungen und so gleichmässig verlaufende Reizwertkurven zu erhalten. Soviel jedoch liess sich mit Sicherheit erkennen, dass das Maximum der Erregung mindestens um zwei Teilstriche nach dem Rot hin verschoben ist, somit fast genau mit der Natriumlinie und, mit anderen Worten, mit dem Helligkeitsmaximum für das helladaptierte Menschenauge zusammenfällt.

Die Tabellen IV, V und VI geben die Reizwerte, die bei einem derartigen Versuche gefunden wurden, wieder, bei welchem die beiden Bedingungen, Helladaptation und möglichst grosse Lichtstärken des Reizlichtes, eingehalten waren. Ist eine dieser Bedingungen nicht eingehalten oder sind beide nur in unvollkommenem Masse erfüllt, so erhält man Kurven, deren Gipfellage zwischen die der Dunkelkurven und der Hellkurven fällt.

Dieses Ergebnis weist deutlich auf die Existenz zweier nach verschiedenen Gesetzen arbeitenden Apparate im Sehorgan des Frosches hin, Apparate, die hinsichtlich der quantitativen Reizbarkeitsverhältnisse dem bekannten Hell- und Dunkelapparat des menschlichen Auges, Zapfen und Stäbchen, in ganz überraschendem Masse ähnlich sind.

Tab. IV.

Hell-Frosch.

Na-Linie auf 20,1. Spaltweite 1,83 mm.

<i>s</i>	22	21	20	19	18	17	16	15	14
	0,8	1,2	1,4	1,1	0,7	0,6	0,6	—	0,2

Tab. V.

Hell-Frosch.

Na-Linie auf 20,1. Spaltweite 1,83 mm.

<i>s</i>	21	20	19	18	17
<i>s</i>	1,5	1,6	1,4	1,1	0,4

Tab. VI.

Hell-Frosch.

Na-Linie auf 22,9. Spaltweite 1,83 mm.

<i>s</i>	23	22	21	20	18	16
	0,9	1,2	1,1	0,8	0,8	0,5
	1,0	1,1	1,1	—	—	—

Von grossem Interesse wäre es, analoge Untersuchungen an den Augen von solchen Tieren auszuführen, bei denen einer der beiden Apparate, Zapfen oder Stäbchen allein, oder doch wenigstens stark über den anderen überwiegend vorkommt, z. B. an den Augen

solcher Reptilien, die keine Stäbchen in ihrer Netzhaut besitzen. Wir hoffen, solche Versuche später ausführen zu können, mussten indessen für jetzt davon zunächst absehen. Nur an den Augen einer Landschildkröte (*Testudo graeca*) konnten wir einige Beobachtungen machen. Da aber das Tier in ziemlich dekrepitem Zustand war, ausserdem die sehr kleinen Pupillen wenig Licht eindringen lassen, fielen die Reizwirkungen sehr gering aus, so gering, dass an Versuche mit Spektrallichtern nicht zu denken war. Das Eine jedoch liess sich mit Sicherheit feststellen, dass hier der Aktionsstrom die umgekehrte Richtung hat, wie beim Frosch; die Schwankung des Ruhestroms ist eine negative. Dasselbe Verhalten hatte HOLMGREN¹ seiner Zeit an einem anderen Reptil festgestellt, an *Vipera berus*.

Dass die Verteilung der Reizwerte im Spektrum bei verschiedenen Tieren verschieden gefunden wird, lässt sich namentlich auch mit Rücksicht auf die oben erwähnten Befunde ABELSDORFF's² hinsichtlich der Pupillarreaktion vermuten. ABELSDORFF fand bei der Taube, einem Tier also, welches ausschliesslich oder ganz überwiegend mittels des Hellapparates sieht und keine nennenswerte Dunkeladaptation besitzt, besonders starke pupillenverengernde Wirkung für die langwelligen Teile des Spektrums, bei der Eule dagegen mit ihrem stark entwickelten, sehpurpureichen Dunkelapparat, überwiegende Wirkung der kurzwelligen Lichter, ähnlich wie beim gut dunkeladaptierten Menschen und den total Farbenblinden.

Freiburg i. B., Oktober 1900.

¹ Untersuch. aus d. physiol. Institut Heidelberg 3, 1880.

² l. c.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau](#)

Jahr/Year: 1899-1901

Band/Volume: [11](#)

Autor(en)/Author(s): Himstedt Franz, Nagel Willibald A.

Artikel/Article: [Die Verteilung der Reizwerte für die Froschnetzhaut im Dispersionsspektrum des Gaslichtes, mittels der Aktionsströme untersucht. 153-162](#)