

Beobachtungen am lebenden Selachierauge.

Von

Dr. V. Franz.

Mit 10 Figuren im Text.

Inhalt: 1) Zur Physiologie der intraocularen Muskulatur (Linsenmuskel und Irismuskulatur).
2) Ueber das Tapetum lucidum.
3) Ein Processus falciformis bei den Vorfahren der Selachier.
4) Ueber die Hornhaut.
5) Ueber die Dimensionen des Augennern.
Zusammenfassung.

Ein fünfwöchentlicher Aufenthalt in Bergen (Norwegen) ermöglichte es mir, in der dortigen Biologischen Station einige Beobachtungen und Experimente am Selachierauge anzustellen. Die Ergebnisse, die ich im folgenden mitteilen will, sollen eine Ergänzung und Erweiterung zu meinen kürzlich veröffentlichten, an konserviertem Material vorgenommenen Studien bilden.

Das Versuchsmaterial bestand nur aus wenigen Arten, diese aber konnten, nachdem einmal ihre Aufenthaltsorte durch den erfahrenen Fischer der Station ausgekundschaftet waren, in genügender Menge beschafft werden. Im Herlöfjord wurde in Tiefen bis etwa 200 m mit Erfolg nach *Acanthias acanthias* gefischt, während man aus 400—500 m Tiefe *Spinax spinax* und *Chimaera monstrosa* erhielt. Weitere Arten von Haien waren in der kurzen Zeit nicht zu beschaffen. Leider waren die Rochen, die in früheren Jahren sehr häufig erbeutet wurden, jetzt sehr selten. Wahrscheinlich leben sie in Schwärmen, die bald hierhin, bald dorthin ziehen. Ich erhielt nur ein einziges totes Exemplar von *Raja batis*, das auf dem berühmten Bergenser Fischmarkt feilgehalten wurde. Die meisten Beobachtungen und Experimente machte ich an *Acanthias*, denn *Chimaera* und *Spinax* gelangen, wie alle Tiefseethiere, nur tot oder in absterbendem Zustande in die

Station. *Acanthias* aber läßt sich leicht im Aquarium halten und ist wegen seiner stark ausgebildeten Irismuskulatur besonders geeignet zu den Versuchen, die ich im folgenden zuerst mitteilen will.

Zuvor will ich jedoch nicht unterlassen, allen den Herren meinen Dank auszusprechen, die mir mit großer Bereitwilligkeit kostbare Apparate sowie Literatur zur Verfügung stellten und meine Arbeit dadurch wesentlich förderten: verschiedenen Aerzten in Bergen, ganz besonders aber dem Direktor der Technischen Schule, Herrn ANDOR HOEL, dem Vorsteher der hydrographischen Abteilung der Fiskery Styrelsen, Herrn B. HELLAND-HANSEN, und endlich dem Direktor der Station, Herrn O. NORDGAARD, der überall, wo ich der Hilfe anderer bedurfte, mit Erfolg den freundlichen Vermittler spielte und auch sonst mich nach Kräften unterstützt hat.

1. Zur Physiologie der intraocularen Muskulatur (Iris- und Linsenmuskulatur).

Nachdem ich einen Linsenmuskel im Hai-Auge entdeckt, lag es nahe, an der Richtigkeit der Ansicht, daß die Haie nicht accommodieren können, zu zweifeln. BEER, der in seiner schönen Studie über die Accommodation der Fische an Selachiern nur negative Resultate verzeichnet, hatte mir schon früher brieflich mitgeteilt, daß er das Fehlen der Accommodation bei Selachiern noch nicht für definitiv erwiesen halte. Ich glaubte demnach, daß die Versuchsbedingungen noch nicht genügend variiert seien, und nahm mir vor, die Frage endgültig zu entscheiden.

Beobachtungen und Experimente.

Beobachtung des Tieres im Aquarium. Die von BEER geäußerte Vermutung, daß die Haie im Aquarium sehr schlecht sehen, kann ich bei *Acanthias* mit Sicherheit völlig bestätigen. Frisch in die Station gebrachte Tiere haben meist eine sehr enge Pupille, deren Form in Fig. 1 wiedergegeben ist. Allmählich aber weicht diese Tagesmiosis unter dem ständigen Einflusse der verhältnismäßig starken Belichtung einer dauernden Mydriasis (Fig. 2). Durch ein- bis zweitägige Dunkeladaptation kann diese wieder aufgehoben werden, die Tiere zeigen alsdann

im Dunkeln eine weit geöffnete Pupille, die sogar in wenigen Fällen den Linsenrand sehen läßt, bei erneuter Belichtung aber tritt alsbald wieder Pupillenverengung ein. Sehr enge Pupillen fand ich auch häufig (jedoch keineswegs immer) an Tieren, die dem Absterben nahe waren. Ich kam nun leider nicht dazu, festzustellen, wie es mit dem Sehvermögen der Tiere unter normalen Verhältnissen, also im Dunkeln oder bei Tagesmiosis steht. Daß jedoch die Haie in den gewöhnlichen Aquarien, wo die Tagesmiosis infolge der ständigen Belichtung einer dauernden Mydriasis weicht, ungemein schlecht sehen, steht ganz fest. Sie schwimmen viel umher, lassen sich kaum durch die Annäherung des Menschen scheuchen oder schrecken, sind sehr leicht mit der Hand zu greifen, stoßen auch überall an den Glasscheiben und



Fig. 1.

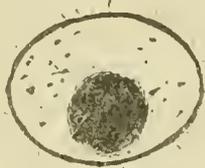


Fig. 2.

Fig. 1. Iris mit verengter Pupille von *Acanthias acanthias*, nat. Gr.

Fig. 2. Iris mit dilatierter Pupille von *Acanthias acanthias*, nat. Gr.

Felsen an, als ob sie blind wären. In spätestens 8 Tagen haben sich daher alle Haie die „Nase“ blutig gestoßen. Selbst ihre Augen leiden leicht und werden offenbar durch Stöße an harten oder spitzen Gegenständen häufig verletzt und blutig. Erst nach etwa 14 Tagen finden sich die Haie im Bassin ebenso zurecht, wie ein blind gewordener Vogel im altgewohnten Käfig. Wie wenig der Hai selbst das Auge zu hüten vermag, lehrt die Beobachtung, daß mitunter einem Hai ein Auge oder beide im Aquarium durch andere Tiere ausgefressen wurden. Der Hai liegt häufig still am Boden, das Auge leuchtet bei Haien stark, sieht aber jedenfalls schlecht, und so wird es anderen Tieren zur Beute. Bei Tiefseeteleostiern, deren Auge gleichfalls leuchtet, fanden wir auch mitunter, daß die Augen ausgefressen waren, wenn nämlich der Fisch am Meeresgrunde sich an einer Angel gefangen hatte und dadurch schutzlos geworden war. Im übrigen aber stehen die Haie nach den mitgeteilten Beobachtungen im scharfen Gegensatz zu allen Teleostiern und, wie ich im Berliner Aquarium konstatierte, Gannoiden. Bedenkt man noch, daß *Acanthias* zu den „Taghaien“ gehört, der z. B. nach BREHMS Tierleben die Oberfläche des Meeres keineswegs meidet und, wie der Bau des Auges lehrt

einen gewissen Grad von Beleuchtung noch viel eher verträgt als z. B. Scyllium und viele andere Haie, so besteht kein Zweifel mehr, daß die Haie im Aquarium außerordentlich schlecht sehen.

Ophthalmoskopie. Die demzufolge schon näher geführte Vermutung, daß der Hai nicht accommodieren könne, wurde durch ophthalmoskopische Beobachtungen nicht widerlegt. Zwar ließen sich Veränderungen der Einstellung nachweisen. Diese stehen jedoch in keiner direkten Beziehung zum Sehakte, sondern nur in indirekter, insofern sie von dem jeweiligen Kontraktionszustande der Iris abhängen.

Dies Resultat wurde gewonnen, indem die wechselnden Pupillenweiten an einem und demselben Auge mit der jeweiligen Entfernung des Einstellungspunktes zusammengestellt wurden. Die Pupille wurde ausgemessen, indem ihre größte Höhe und ihre größte Breite ermittelt wurde, das Produkt beider Zahlen gibt ein ziemlich genaues Maß für die Flächengröße der stets etwa elliptischen (oder kreisförmigen) Pupille, entsprechend der Formel $F = 2 \pi \cdot a \cdot b$ für den Flächeninhalt einer Ellipse mit den Achsenlängen a und b . Der Einstellungspunkt des Auges wurde stets durch die Schattenprobe (Skiaskopie, Fick) bestimmt. Dies ist nicht nur die bequemste, sondern für meine Zwecke die einzig mögliche Methode zur Refraktionsbestimmung. Denn ich bestimmte die Refraktion jedes Auges für das Netzhautzentrum, da dieses nach meinen früheren Darlegungen über die Retina in der zum Empfange scharfer Bilder normalerweise am besten geeigneten Region der Netzhaut liegt. Im Netzhautzentrum aber, und ebenso in den für einige später mitzuteilende Messungen in Betracht kommenden dorsalen, ventralen, nasalen und temporalen Netzhautregionen finden sich keine ophthalmoskopisch erkennbaren Details der Netzhaut. Daher ist die Bestimmung der Refraktion im aufrechten oder im umgekehrten Bilde nicht möglich, und die Schattenprobe ist die einzig anwendbare. Sie besteht bekanntlich darin, daß man bei leichten Drehungen des Augenspiegels die Bewegung des Beleuchtungsfeldes im Fundus des vom Spiegel beleuchteten Auges kontrolliert. Wandert das Beleuchtungsfeld gleichsinnig mit der Spiegeldrehung, so befindet sich das Auge des Beobachters vor dem Einstellungspunkte des beobachteten Auges, bei ungleichsinniger Wanderung hinter demselben. In der deutlichen Schweite des Tieres ist für den Beobachter die Wanderung des Beleuchtungsfeldes undeutlich. Natürlich ist es

sehr mißlich, gerade den Ort der undeutlichen Wanderung des Beleuchtungsfeldes präzis zu bestimmen, und zu sicheren Resultaten gelangt man, wenn man nach SCHWEIGGERS Vorschrift (S. 445) „sich zunächst so weit nähert, daß eine Bewegung in gleichsinniger Richtung erkennbar wird, und dann sich wieder so weit entfernt, bis die umgekehrte Bewegung des Beleuchtungsfeldes anfängt, wahrnehmbar zu werden“. Das Mittel aus den beiden so erlangten Grenzwerten kann als die Fernpunktsdistanz angesehen werden. Einmalige Bestimmung dieses Wertes genügt meist völlig, um den Fernpunkt auf 3—4 cm genau zu bestimmen. Nur zur Kontrolle ist die zweimalige Bestimmung jeder Messung empfehlenswert. Günstige Bedingungen der Pupillenweite, der Größe der Lichtquelle und der Entfernung vom Tier können sogar eine Uebereinstimmung beider Grenzwerte bis auf 1 cm ermöglichen. Dieser Grad der Genauigkeit ist aber wohl häufig etwas illusorisch, denn die Abmessung der Entfernung des beobachtenden Auges vom Auge des im Wasser, in einem kleinen Kastenaquarium befindlichen Tieres ist doch nicht so genau, auch lassen sich Fehler, die durch die häufigen schwachen Augendrehungen des Tieres entstehen, nicht vermeiden. Innerhalb der Grenzen der Genauigkeit aber bietet die Schattenprobe zur Untersuchung der Haie alle nur wünschenswerten Vorzüge. Der Fisch läßt sich bei einiger Geduld an diejenige Stelle des Aquariums hinlegen, wo man ihn am bequemsten untersuchen kann, und hält hier im allgemeinen gut still. Er fordert damit den Beobachter geradezu auf, die Refraktion in Wasser zu bestimmen, die natürlich für ihn wesentlicher und für uns interessanter ist als die Refraktion in Luft, und diese Bestimmung ließ sich in allen mir vorgekommenen Fällen ohne Anwendung von Brillengläsern ausführen. Die Schattenprobe ist außerdem bekanntlich völlig unabhängig von der eigenen Accommodation des Beobachters. Endlich erfordert sie bei den Selachiern keine Korrektion der erhaltenen Werte.

Die durch Bestimmung im aufrechten oder umgekehrten Bilde ermittelte Fernpunktsdistanz bedarf nämlich bei vielen Fischen noch einer Korrektion, denn ohne eine solche ist meist nicht die Refraktion für die lichtperzipierende Stäbchen- und Zapfenschicht, sondern für eine ophthalmoskopisch gut erkennbare, mehr oder weniger vor der Zapfenmosaik liegende Stelle des Augenhintergrundes bestimmt. Eine genaue Korrektion dieser Art läßt sich nun gut anbringen, wenn man die Refraktion für eine scharf lokalisierte Stelle des Auges (ein Gefäß, den Processus falciformis,

Pigment der Papille etc.) bestimmt hat. Ganz wertlos sind aber derartige Korrekturen, wenn sie nach skioskopischer Refraktionsbestimmung angegeben werden. Denn welches Niveau der Netzhaut des Tieres sendet das in unser Auge gelangende Licht aus? Es dringt in die Netzhaut ein und wird dann von allen Schichten derselben reflektiert, da es sicher auch bis in die hinterste Schicht, die Stäbchen und Zapfen gelangt. Der dadurch entstehenden Schwierigkeit sind wir jedoch bei Selachiern völlig überhoben; denn bei ihnen wird sicher der größte Teil des Lichtes von dem stark glänzenden Tapetum lucidum reflektiert, dieses aber liegt der lichtperzipierenden Netzhautschicht so nahe, daß von der Korrektur ohne Bedenken abgesehen werden kann.

Nun zu den Ergebnissen der Refraktionsbestimmungen.

In allen Fällen wurde Myopie gefunden, der Fernpunkt des Auges lag stets ziemlich nahe, nämlich in 26—57 cm Abstand vom Auge, was einer Myopie von 3,9—1,8 Dioptrien entspricht.

Dies Ergebnis stimmt mit den von Früheren bei anderen Fischen gewonnenen Resultaten überein, denn man hat früher die Fische gleichfalls kurzsichtig gefunden. So PLATEAU mit seinen allerdings unzureichenden, durch HIRSCHBERG und BEER kritisierten Methoden, ferner HIRSCHBERG, STEINACH und BEER.

Vom „teleologischen“ Standpunkte aus erscheint, worauf HIRSCHBERG hinweist, eine mäßige Kurzsichtigkeit der Fische nicht unzureichend, denn auch das klarste Wasser ist auf größere Strecken undurchsichtig. Tatsächlich hat BEER in seinen vergleichenden Untersuchungen über die Accommodation in der Tierreihe die Wassertiere durchgehends kurzsichtig gefunden.

Niemals wurde von mir bei Selachiern eine spontane Veränderung der Einstellung des Auges festgestellt. Solche sind indessen bei Teleostiern von BEER wiederholt beobachtet worden, worin ich ihm beipflichten kann. Hiernach zu urteilen, fehlt die Accommodation bei Selachiern.

Dagegen tritt sofort eine Einstellungsänderung ein, wenn man das Zimmer durch Herablassen der Rouleaux verdunkelt und dadurch eine Pupillenerweiterung bewirkt. Wird das Zimmer wieder erhellt, so wird auch die Pupillenerweiterung und die Einstellungsänderung rückgängig gemacht. Hierdurch zeigt sich, daß der Refraktionszustand des Auges von dem Kontraktionszustande der Iris abhängt.

Z. B. das linke Auge eines 60 cm langen *Acanthias* lieferte mir in einigen Tagen die folgenden Werte für die Pupillenweite und die jedesmal zugehörige Fernpunktdistanz:

Größte Breite der Pupille in mm	Größte Höhe der Pupille in mm	Produkt beider Zahlen = Maß für die Pupillenweite	Fernpunkt- distanz in cm
3,5	6,0	21	35
3,5	6,5	23	34
3,0	5,5	16,5	28
7,0	8,0	56	33
6,2	6,5	40	38
6,0	6,5	39	34
7,5	8,0	60	32
7,5	8,0	60	34
2,0	4,0	8,0	28,5
2,0	5,0	10	28,5

Das Ergebnis der Tabelle ist in der Kurve (Fig. 3) graphisch dargestellt. Die jeder Beobachtung hinzugefügte Ziffer bezeichnet die chronologische Reihenfolge der Beobachtungen.

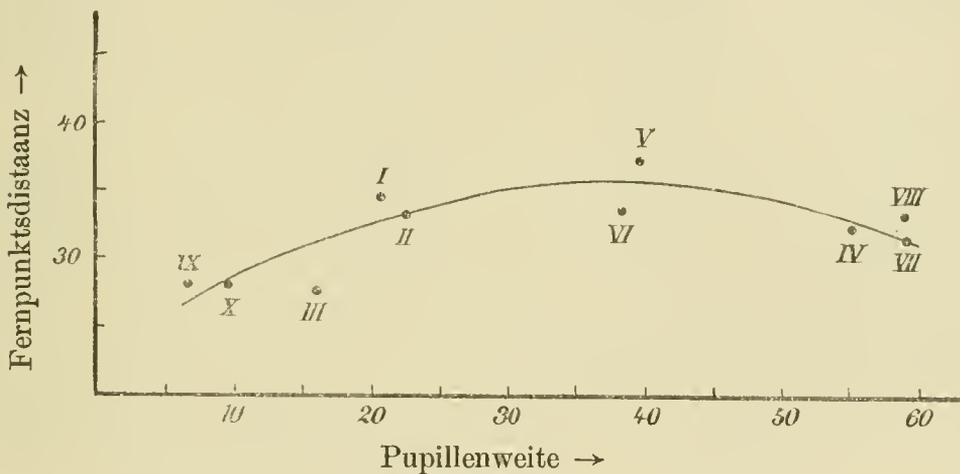


Fig. 3.

Das linke Auge eines anderen, 49 cm langen *Acanthias* lieferte folgende Werte:

Größte Breite der Pupille in mm	Größte Höhe der Pupille in mm	Produkt beider Zahlen = Maß für die Pupillenweite	Fernpunkt- distanz in cm
4,5	6,0	27	28
5,5	7,0	38,5	26
6,5	7,0	45,5	35
7,0	8,0	56	31
7,5	8,0	60	35

Das Ergebnis ist in der der vorigen ziemlich ähnlich gestalteten Kurve (Fig. 4) dargestellt.

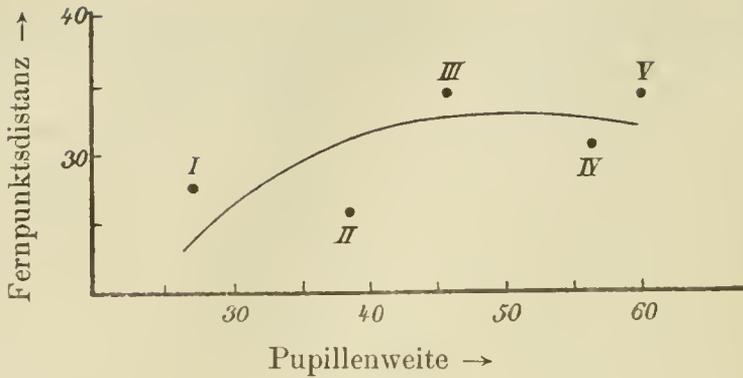


Fig. 4.

Das rechte Auge desselben Tieres, zu den gleichen Zeiten wie das linke gemessen, lieferte eine ganz andere Reihe von Werten, wie die folgende Tabelle und Kurve (Fig. 5) beweisen.

Größte Breite der Pupille in mm	Größte Höhe der Pupille in mm	Produkt beider Zahlen = Maß für die Pupillenweite	Fernpunktdistanz in cm
4,4	5,5	24	44
6,5	5,5	36	27
5,5	8,0	44	33
7,0	8,0	56	40
6,2	7,5	46,5	32

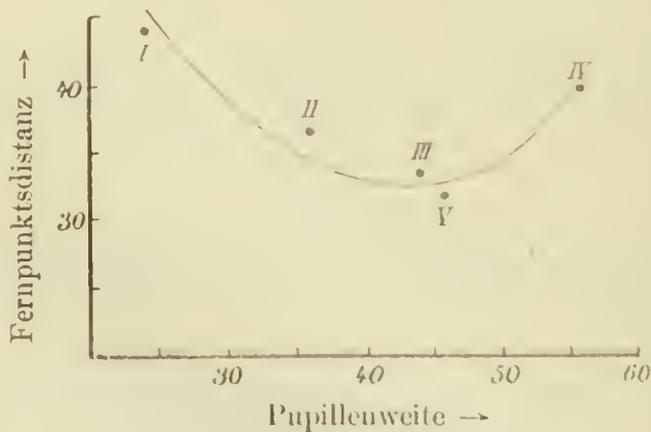


Fig. 5.

Was folgt hieraus?

Die in jeder einzelnen Kurve innerhalb der Messungsfehler zum Ausdruck gelangende Regelmäßigkeit der Beziehungen zwischen Iris- und Linseneinstellung, namentlich die Wiederkehr ähnlicher Linseneinstellungen bei der Wiederkehr ähnlicher Pupillenweiten in der ersten Kurve (III und IX, X; I und II; V und VI; IV und VII, VIII) und in der dritten Kurve (III und V) garantiert für

die Richtigkeit der anfänglich gewiß paradox erscheinenden Tatsachen.

Die großen individuellen Variationen, die sogar zwischen den beiden Augen eines und desselben Tieres vorkommen, lehren, daß der ganze Vorgang bedeutungslos für den Hai ist.

Von einer wahren Accommodation kann man bei den beschriebenen Erscheinungen keinesfalls sprechen. Pupillenveränderung während der Accommodation ist zwar auch beim Menschen altbekannt (HELMHOLTZ), dabei aber handelt es sich stets um eine mit der Accommodation für die Nähe gleichzeitige Verengung der Pupille, während sich für die Haie absolut keine Regel darüber aufstellen läßt.

Die Einstellungsänderung unter dem Einfluß der Irisbewegung läßt sich auch noch am enukleierten Auge konstatieren, dessen Iris noch auf Licht reagiert, während die unter dem Einfluß des Nervensystems stehende Accommodation der Teleostier durch E nukleation des Auges sicher aufgehoben wird (BEER).

An einem im diffusen Tageslicht befindlichen enukleierten Hai-auge maß die Pupille 3,2; 4,8 mm (dieses Symbol soll hier und im folgenden bedeuten: 3,2 mm Breite und 4,8 mm Höhe), der Fernpunkt lag in 33,5 mm. Im Dunkeln dehnte sich die Pupille bis auf 6,0; 6,5 mm aus, der Fernpunkt des Auges rückte in 46 cm Ferne. Allmählich kontrahierte sich die Iris bei Belichtung wieder. Bei 5,4; 6,0 mm Pupillenweite wurde die Fernpunktsdistanz zu 41 cm gefunden. Bei 3,2; 4,8 mm Pupillenweite betrug die Fernpunktsdistanz nur noch 33 cm, was mit dem zuerst gefundenen Werte im guten Einklange steht.

Wie kommt nun die Veränderung der Einstellung zu stande?

Sicher nicht durch Veränderung der Linsenkrümmung, wie man auf Grund theoretischer Erwägungen sowie der Analogie mit Teleostiern mit größter Bestimmtheit erschließen kann (cf. meine früheren Darlegungen).

Vielmehr geschieht die Veränderung der Einstellung wie bei Teleostiern durch Ortsveränderung der Linse.

Die Ortsveränderung der Linse ist nämlich sehr leicht durch direkte Beobachtung zu konstatieren. Denn bei größerer Fernpunktsdistanz beträgt die Entfernung des vorderen Linsenpols vom Hornhautscheitel bis etwa 2 mm und ist damit viel größer als bei geringerer Fernpunktsdistanz, wo in extremen Fällen nur ein außerordentlich geringer Abstand von etwa $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$ mm zwischen Linse und Hornhaut beobachtet wurde. Leider verbieten die bei

Haien sehr häufigen Hornhauttrübungen (Trübungen und Loslösungen der *Conjunctiva corneae*) meistens diese Beobachtung¹⁾.

Welche Faktoren nun die Linse zwingen, bald vorwärts, bald rückwärts zu wandern, ist im einzelnen schwer zu sagen. Nur so viel gilt allgemein: Bei Verengerung der Pupille kann die Iris eine weit vorgeschobene Linse nach hinten drücken. Bei Verengerung der Pupille kann jedoch die Linse auch gerade nach vorn gezogen werden, denn nahe am ventralen Pupillarrand entspringt von der Iris der Linsenmuskel, und dieser inseriert an der Linse, die Iris zieht daher bei der Kontraktion die Linse nach vorn-oben. In jedem Auge mag teils diese, teils jene Wirkung überwiegen. Kontraktions- und Expansionszustände des Linsen-

1) Die Beobachtung erfolgt, indem man von oben her den im Wasser befindlichen Kopf des Tieres betrachtet, wie es BEER (p. 571) beschreibt. In Luft wirkt die Hornhaut (*c* in Fig. 6) als Sammellinse, sie vergrößert infolge der bei 1 erfolgenden Brechung die Iris *i*, und diese scheint dadurch, von oben (*o*) gesehen, die ganze vordere Augenkammer bis *a*₁ auszufüllen. Die Linse *l* aber ist nicht oder günstigstenfalls nur sehr wenig zu sehen, da die von ihr ausgehenden Lichtstrahlen bei 2 und 3 kaum mehr stark genug gebrochen werden, um in das Auge des Beobachters zu gelangen. Unter Wasser erfolgt keine nennenswerte Brechung an der Hornhaut, der ganze Effekt ist daher aufgehoben, und die Hornhaut springt wie eine gewölbte Blase vor, Vorderkammer, Iris und Linse sind in ihrer Ausdehnung und Lage genau zu erkennen. Die Hornhaut scheint dabei stärker gewölbt als bei dem in Luft betrachteten Auge. Dies ist jedoch nur scheinbar, denn objektive Messung der Hornhautkrümmung (am einfachsten, indem man Stücke steifen Papiers mit kreisbogenförmigen Ausschnitten von bekannten Krümmungsradien an die Hornhaut anlegt und so die am besten passende Krümmungsstärke auf 1 mm genau bestimmt) ergibt in beiden Fällen denselben Wert.

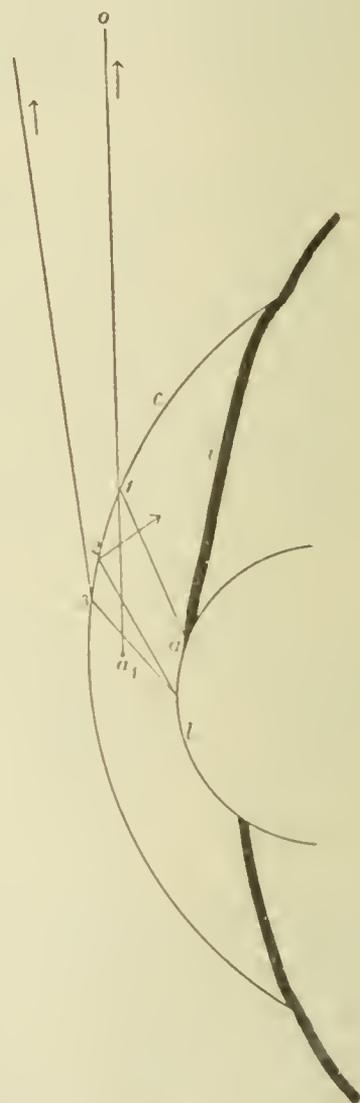


Fig. 6.

muskels mögen die Komplikation noch erhöhen. So könnte man für jede der oben gezeichneten 3 Kurven eine Erklärung finden.

Eine Regelmäßigkeit der Beziehungen zwischen Pupillenweite und Fernpunktsdistanz läßt sich also wohl für jedes Auge, nicht aber für die Species nachweisen. Nur so viel gilt wahrscheinlich ganz allgemein, daß bei stark erweiterter Pupille, wenn womöglich der Linsenrand sichtbar ist, die Linse sehr weit nach vorn rückt; denn dies wurde wiederholt beobachtet. Wahrscheinlich berührt sie daher in dem etwas verdunkelten Tageslicht, in welchem der Hai lebt, den Hornhautscheitel. Es wird dadurch eine von mir früher (meine frühere Arbeit, p. 758) ausgesprochene Vermutung bestätigt.

Es wäre nun noch denkbar, daß eine regelrechte Accommodation in diesem letztgenannten Falle, wenn nämlich die Linse sehr weit gegen den Hornhautrand gerückt ist, möglich wird. Daß aber dem Hai überhaupt die Fähigkeit der Accommodation fehlt, beweisen die

Versuche mit elektrischer Reizung. Ich ging bei diesen Versuchen wiederum aus von der Frage: Besitzen die Selachier die Fähigkeit der Accommodation?

Nachdem BEER die Accommodation durch Ortsveränderung der Linse nur bei Teleostiern hatte feststellen können, ich aber den hierzu erforderlichen Linsenmuskel, die „Campanula Halleri“, den man bisher den Selachiern abzusprechen pflegte, auch im Selachierauge gefunden hatte, lag es nahe, die von BEER angestellten Versuche am Selachierauge zu wiederholen.

Um Kontrollversuche anzustellen, suchte ich zunächst bei Teleostiern die Funde BEERS nachzuprüfen; mit bestem Erfolge.

Ich verwandte einen RUHMKORFFSchen Induktionsapparat von etwa 40 cm Rollenlänge¹⁾ mit 4 mit frischer Flüssigkeit vollgefüllten Chromsäure-Elementen im primären Stromkreise. Zur Erzielung möglichst großer Stromdichte wurden die von der sekundären Spirale kommenden Drähte in dickwandige Gummi-

1) Kleinere Apparate, mit denen ich zuvor zu arbeiten versuchte, hatten entweder gar keine oder nur ziemlich schwache Wirkung auf das untersuchte Auge, was jedenfalls in den vielen Stromschleifen, die sich bei Reizung des Auges unter Seewasser nicht vermeiden lassen, seinen Grund hat. Auch BEER mußte starke Ströme anwenden.

schläuche eingezogen. An ihre Enden wurden Elektrodennadeln befestigt und die Befestigungsstelle mit Wachs stromdicht umschlossen. So lieferte der Apparat Funken von 4, im günstigsten Falle von $4\frac{1}{2}$ cm Länge.

Jetzt werden die aus der Wachsumschließung möglichst kurz hervorragenden Nadelelektroden vorsichtig in die Conjunctivaresten eines enukleierten Teleostierauges und dann in den Boden eines unten mit Kork ausgelegten kleinen Glasschälchens gestochen. Auf diese Weise wird das Auge zugleich in den Stromkreis gebracht und in seiner Lage fixiert. Das Glasschälchen wird so weit mit Seewasser gefüllt, daß das Auge völlig darin untertaucht; denn nur unter Wasser läßt sich die Lage der Linse kontrollieren, wie schon oben gezeigt wurde.

Wird nunmehr der Strom geschlossen und damit das Auge gereizt, so läßt sich deutlich der Effekt der Linsenretraktion beobachten, wenn man das Auge von der Seite betrachtet. Der Versuch gelang bei allen untersuchten Arten der Teleostiergattungen *Cottus*, *Anarrhichas*, *Labrus* und *Pleuronectes*¹⁾. Blickt man direkt

1) Am präzisesten arbeitete der Accommodationsapparat bei *Cottus*, aber wohl nur deshalb, weil ich von dieser Art das kleinste Auge hatte, in welchem sich der Strom am wenigsten verzweigt. Wenn BEER bei *Blennius* und beim Seepferdchen (*Hippocampus*), den kleinsten Fischen mit den kleinsten Augen, dieselbe Beobachtung macht, so hat dies offenbar auch nur in der Kleinheit des Objektes seinen Grund, und ein großes Erstaunen hierüber halte ich für ebenso unberechtigt, wie den daraus gezogenen Schluß, daß *Blennius* oder das Seepferdchen ganz besonders scharf sähen. Andere Beobachtungen, insbesondere solche über das Gebaren der Tiere, mögen diesen Schluß vielleicht eher rechtfertigen. — Bei *Gadus virens* fand ich keine Accommodation, ohne ihr Fehlen behaupten zu wollen. Die Beobachtung steht allerdings in vollem Einklange damit, daß BEER bei anderen Gadiden gleichfalls keine Accommodation fand. Bei großen Tieren der Species *Gadus virens* und *Gadus morrhua* im Aquarium sah ich ferner stets den vorderen Linsenpol die Hornhaut berühren, was höchstens der Ruhelage der Linse entsprechen könnte. Gegen das Fehlen der Accommodation bei diesen Tieren spricht aber die Lebhaftigkeit derselben. Namentlich *Gadus virens* ist ein äußerst agiler Fisch, der selten zur Ruhe kommt, und bei solchen pflegt nach BEER die Accommodation am raschesten zu erfolgen. — Die Reizbarkeit der enukleierten, im Seewasser befindlichen Augen dauerte nie sehr lange, in keinem Falle konnte ich nach mehreren Stunden oder gar nach Tagen noch eine elektrische Reizung erzielen, wie BEER will, auch wenn ich den Muskel nicht durch häufige oder lange dauernde Reizung er-

auf die Iris und die Pupille, so wird eine Seitwärtsbewegung der Linse bemerkbar, die Beobachtung wird allerdings etwas gestört durch die präziser eintretende Iriskontraktion. Bei geeigneter Lage des Auges läßt sich auch die Seitwärtsbewegung der Linse in Kombination mit der Rückwärtsbewegung erkennen. In all diesem kann ich nur BEERS Beobachtungen bestätigen.

Bei Selachiern dagegen arbeitete ich mit demselben negativen Erfolge wie BEER, so sehr ich auch die Versuchsbedingungen variieren mochte. Ich reizte das in der Orbita befindliche und das enukleierte Auge in und außer dem Wasser, eröffnet und uneröffnet, und ließ den Strom in allen Richtungen durchfließen. In keinem Falle konnte ich durch direkte Beobachtung oder durch Skiaskopie auch nur eine Spur von Accommodation nachweisen. Ich machte diese Versuche an Tieren mit weiter und an solchen mit enger Pupille, an lebhaften und an ruhigen Tieren, bei Tag und bei Nacht; alles vergeblich. Auch die unmittelbare Reizung des freigelegten Linsenmuskels, vor oder nach Abtrennung der Linse vom Muskel, bewirkte nichts.

Man könnte nun noch glauben, die Kontraktion eines so kleinen Muskels sei der Beobachtung entgangen. Aber diese Vermutung wird durch eine andere Tatsache widerlegt. Die Iris ist bei Teleostiern leichter und stärker reizbar als der Linsenmuskel, bei Selachiern müßte man demnach eine noch stärkere, noch leichter nachweisbare Reizbarkeit der Iris erwarten, da bei ihnen die Iris mit starker Muskulatur versehen und die Pupille der größten Exkursionen fähig ist. Aber auch die Iris der Selachier reagierte bei keinem Versuche auf den elektrischen Reiz, selbst dann nicht, wenn ich die Nadeln durch die Sclera oder Cornea hindurch in den Bulbus stach.

Diese Tatsache ist merkwürdig genug, aber doch wohl nicht mehr anzuzweifeln. Vom Linsenmuskel, der histologisch, wie ich

müdete. Verschaffte man sich durch Entfernung eines nasalen oder temporalen Bulbussegments — natürlich unter Schonung des Accommodationsapparates! — einen Einblick in den Bulbus, so trat das Absterben nur noch früher ein, die Beobachtung der Linsenretraktion jedoch wurde nur wenig deutlicher. — Leicht in die Augen fallend ist das starke Verblässen der prachtvoll blauen Farbe im Integument von *Labrus mixtus* während der Dauer der elektrischen Reizung.

früher zeigte, der Irismuskulatur völlig gleicht, können wir nunmehr unbedenklich dasselbe annehmen.

Die intraokulare Muskulatur der Selachier ließ sich also durch elektrische Ströme nicht reizen.

Versuche mit Reizung durch Licht. Die Versuche von ARNOLD, BROWN-SEQUARD, STEINACH und anderen haben gezeigt, daß die Iris von Teleostiern und Amphibien nicht nur Bewegungen, die durch elektrische Reizung ausgelöst werden, ausführt, sondern daß außerdem auch die ausgeschnittene, vom Nervensystem getrennte Iris sich auf direkte Reizung durch Belichtung hin kontrahiert. Beide Fähigkeiten lassen sich voneinander trennen, denn Atropin vernichtet oder schwächt die elektrische Erregbarkeit (BEER), während die Fähigkeit, auf Licht zu reagieren, ungeschwächt erhalten bleibt (STEINACH, BEER). Von diesen zwei Fähigkeiten der Fisch- und Amphibieniris findet sich bei den Säugetieren, soweit bekannt, nur die erste, die Fähigkeit, auf elektrische Reize zu reagieren. (Die Lichtreaktion der menschlichen Pupille steht bekanntlich unter dem Einfluß des Sympathicus [Dilatation] und Vagus [Kontraktion] und findet bei enukleiertem Auge nicht mehr statt.)

Bei den Selachiern dagegen konnte nur die Fähigkeit der Iris, direkt auf die Belichtung zu antworten, gefunden werden.

Schon das Auge des unversehrten Tieres ließ niemals spontane Irisbewegungen erkennen.

Wird jedoch das Auge plötzlich heller beleuchtet, so antwortet es mit darauf folgender allmählicher Iriskontraktion. Verdunkelung des Gesichtsfeldes hat wiederum Dilatation zur Folge.

Der Effekt ist um so deutlicher zu konstatieren, je agiler das betreffende Individuum im allgemeinen ist, je größer die Belichtungsunterschiede sind und je besser das Tier vorher dunkeladaptiert ist. Dauernde Belichtung scheint einen ermüdenden Einfluß auf die Iris auszuüben und bewirkt eine dauernde Mydriasis.

Enukleation des Auges hebt den Effekt nicht auf. Das in Seewasser aufbewahrte Auge reagiert noch ungeschwächt auf Belichtung mehr als 24 Stunden lang¹⁾. Dann erst tritt das

1) Vgl. auch den p. 437 mitgeteilten Versuch. — Versuche mit der rezidierten Iris gelangen mir nicht, ebensowenig hatte ich

Absterben der Iris, d. h. das Aufhören der Reaktion auf Licht ein, und zwar stets bei stark verengter Pupille.

Z. B.: Die Pupille eines dunkeladaptierten Auges mißt 6 mm Breite und 7 mm Höhe. Das Auge wird enukleiert, wobei sich infolge der hierzu erforderlichen Belichtung die Pupille etwas verengte. Es wird nun in einem mit Seewasser gefüllten Schälchen auf einen Tisch an einem hellen Fenster¹⁾ gestellt, jedoch dunkel eingedeckt. Nimmt man nach einer Weile die Eindeckung fort, so hat sich die Pupille inzwischen wieder auf das alte Maß ausgedehnt, sie verengt sich aber jetzt unter der eintretenden Belichtung zusehends, indem ringsum, namentlich aber von den Seiten und von oben her die Iris sich vorschiebt, und in 30 Sekunden ist die Pupille nur noch 3,0 mm breit und 5,5 mm hoch. Eine weitere meßbare Pupillenverkleinerung tritt dann nicht mehr ein.

Die Pupillenverengung, die sich hier in einer halben Minute abspielte, läßt sich erheblich verlangsamen, wenn die Belichtung des Auges weniger stark ist.

Dasselbe Auge, mit welchem der vorige Versuch angestellt wurde, wird alsbald wieder ins Dunkle gebracht, wo die Pupille sich erweitert. Dann wird die Eindeckung entfernt, während die Pupille 6 mm breit und 7 mm hoch ist, und das Auge wird mäßiger Belichtung ausgesetzt. Nach 30 Sekunden mißt die Pupille nur noch 4,5 mm Breite und 5,5 mm Höhe. Nach einer weiteren Minute wird die Breite zu 4,8 und die Höhe zu 5,0 mm gemessen. Nach 3 weiteren Minuten: Breite 4,5 mm, Höhe 5,5 mm. Nach 4 $\frac{1}{2}$ weiteren Minuten: Breite 3,0 mm, Höhe 5,2 mm. Weitere Pupillenverkleinerung findet nicht statt.

Also in beiden Fällen, bei stärkerer sowie bei schwächerer Belichtung, gelangte die Iris — innerhalb der Messungsfehler — zu demselben Grade der Verkleinerung, aber im ersten Falle schon in einer halben Minute, im zweiten erst nach etwa 9 Minuten. Dabei scheint die Höhenabnahme noch schneller vor sich zu gehen als die Breitenabnahme.

Die Wiederholung beider Versuche in umgekehrter Reihenfolge zeigte, daß nicht etwa größere Länge der nach der Enukleation verstrichenen Zeit die Ursache der Kontraktionsverzögerung im zweiten Falle war.

Erfolg, wenn ich das postäquatoriale Bulbussegment entfernte. In beiden Fällen trat baldige ziemlich starke Pupillenverengung ein, und die Reizbarkeit der Iris durch Licht war aufgehoben.

1) Die Sonne schien jedoch nicht, was ja in Bergen überhaupt verhältnismäßig selten der Fall ist.

Bei noch schwächerer Belichtung, nämlich im Halbdunkel, geht der Prozeß noch langsamer von statten, und die Verkleinerung der Pupille ist weniger beträchtlich.

Die Dilatation der Pupille im Dunkeln scheint langsamer von statten zu gehen als die Kontraktion bei Belichtung.

Enukleiert man ein Auge an einem Morgen, so läßt sich meist an diesem und auch noch am folgenden Tage die Reaktion der Iris auf Licht deutlich konstatieren. Ob sie am zweiten Tage langsamer erfolgt, wurde nicht ermittelt. Am Morgen des dritten Tages findet man meist die Pupille, auch wenn sie vor Licht geschützt war, stark verengt. Reaktion auf Licht ist nicht mehr bemerkbar. Die Verengerung nimmt mitunter noch etwas zu; in jedem Falle aber ist am nächsten Morgen die Pupille wieder größer, und zugleich die Iris eingesunken. Bald sinkt auch die Cornea ein, die Pupille erweitert sich noch etwas mehr, während das Auge in Maceration übergeht.

Es ist noch zu bemerken, daß eine langdauernde, einstündige Einwirkung des Wechselstroms vom Induktionsapparat auf das Auge die Reizbarkeit der Iris durch Licht nicht herabsetzt.

Versuche mit sauerstoffarmer Atmosphäre. Die Versuche mit sauerstoffarmer Atmosphäre, zu deren Beschreibung ich nunmehr übergehe, wurden erst in der letzten Woche meines Bergenser Aufenthaltes begonnen. Die Kürze der Zeit und die nicht für physiologische Versuche bestimmte Einrichtung des Laboratoriums brachten es mit sich, daß alles an den Versuchen improvisiert werden mußte und manches unvollkommen blieb. Wollte ich noch zu Ergebnissen dieser Versuche kommen, so durfte ich letztere nicht immer um einen Tag hinauschieben, wenn vielleicht irgend ein nebensächliches Chemikal fehlte. Da ich indessen mit den einfachsten Mitteln zu positiven Resultaten gelangte, so scheinen mir diese schon deshalb mitteilenswert. Daß die Versuchsbedingungen in zwar nicht vollkommener, aber doch im Grunde einwandfreier Weise hergestellt wurden, dürfte aus der Harmonie zwischen meinen Ergebnissen und den Befunden anderer hervorgehen.

Es sollte geprüft werden, wie die gegenüber dem elektrischen Strome sich so merkwürdig indifferent zeigende Irismuskulatur sich in sauerstofffreier bzw. sauerstoffarmer Atmosphäre verhält.

Zu diesem Zwecke erwies es sich nicht als erforderlich, die bloße Iris der veränderten Atmosphäre auszusetzen, man konnte

vielmehr die Iris des enukleierten intakten Auges beobachten. Die Augenhüllen gestatteten offenbar ein ungehindertes Diffundieren der Gase.

Die Versuche wurden mit Wasserstoff- und mit Stickstoffatmosphäre vorgenommen. Wasserstoff wurde durch Einwirkung von Schwefelsäure auf Zink gewonnen, das Gas sodann zur Reinigung nur langsam durch Wasser geleitet und unter einer mit Seewasser erfüllten Glasglocke aufgefangen, unter der sich auch in einem gerade hinreichend großen und tiefen Glasschälchen das zu untersuchende Auge befand. Das Gas verdrängte sodann das Seewasser aus der Glasglocke, am Boden jedoch blieb das Glasschälchen mit dem in Seewasser befindlichen Auge zurück, umgeben von der Wasserstoffatmosphäre. Absolute Reinheit der letzteren kann dabei keineswegs garantiert werden; daß aber die Sauerstoffspannung stark herabgesetzt war, erkannte man, wenn man nach 24 Stunden die Glasglocke abhob und das Gas entzündete. Es verbrannte dann langsam mit ruhiger, fast unsichtbarer Flamme, die auf ziemlich reinen Wasserstoff hindeutet. Zur Vorsicht wurden als Glasglocken meist möglichst hohe Cylindergläser benutzt, die umgekehrt in eine Schale von nur sehr wenig größerem Durchmesser gestellt wurden. So wurde ein möglichst großes Wasserstoffvolumen mit möglichst wenig O-haltigem Wasser in Berührung gebracht. In diesem Falle wird allerdings die Ausmessung der Pupille des untersuchten Auges unmöglich. Dieselbe ist auch nicht unbedingt nötig, denn auch ohne Messung ist eine stark dilatirte, kreisrunde Pupille leicht und scharf von einer verengten, elliptischen Pupille zu unterscheiden. Will man jedoch Messungen ausführen, so muß man das Gas unter einer möglichst flachen Glasschale auffangen, die es erlaubt, von außen nahe genug an das unter ihr befindliche Auge heranzukommen und die Pupille zu messen. In diesem Falle schien es mir jedoch geboten, das Gas nach einigen Stunden zu erneuern. Der ganze Versuch wurde auf einem Tisch an einem hellen Fenster angesetzt, der Wasserstoffraum mit dem darin befindlichen Auge konnte nach Belieben dunkel eingedeckt und wieder aufgedeckt werden.

Die Versuche mit Stickstoffatmosphäre wurden ganz analog angestellt. Der Stickstoff wurde in sehr primitiver Weise aus der atmosphärischen Luft gewonnen, indem aus einem unter Wasser abgeschlossenen Luftvolumen der Sauerstoff durch Verbrennen von rotem Phosphor absorbiert und der zurückbleibende Stickstoff wiederum nur durch Wasser gereinigt wurde. Der zum Versuch

verwendete Stickstoff war nach 20 Stunden wenigstens noch bis zu dem Grade sauerstofffrei, daß eine Kerze in ihm unfehlbar verlösch.

Die wichtigsten Versuche verliefen folgendermaßen:

Einem frisch getöteten Tiere wurden eines Morgens beide Augen enukleiert, das eine unter flacher Glasschale in Wasserstoffatmosphäre gebracht, das andere in gewöhnlicher Luft belassen. Das Tier war nicht dunkel adaptiert, beide Pupillen waren daher unbeweglich und maßen 5,0 mm Breite und 6,0 mm Höhe. Sie wurden ins Dunkle gebracht und beide hierin mehrere Stunden belassen. Im Dunkeln erholte sich die Irismuskulatur offenbar und wurde wieder beweglich. Mittags wurden die Augen vorübergehend belichtet, um den Wasserstoff zu erneuern. Die Iris kontrahierte sich bei beiden, und zwar bei dem in Wasserstoff befindlichen anscheinend etwas stärker, nämlich bis auf 3,0; 4,5 mm Pupillenweite, die andere auf 3,5; 5,0 mm. Es ist indessen möglich, daß dieser Unterschied innerhalb der Messungsfehler liegt, da die in Wasserstoff befindliche nur hinter dem Glase beobachtet und durch dieses hindurch gemessen werden konnte. Dann wurden sie wieder bis zum Abend im Dunkeln belassen. Abends, d. h. etwa 8—9 Stunden nach Beginn des Versuchs, wurde wieder belichtet. Die Iris des in Wasserstoff befindlichen Auges kontrahierte sich nur bis auf 4,5; 5,5 mm Pupillenweite, die andere jedoch bis auf 3,5; 5,0 mm. Durch die Messung des ersteren durch das Glas hindurch kann der obige Wert eher zu klein als zu groß abgelesen worden sein.

Hieraus folgt — was auch der Augenschein deutlich bestätigte — daß bei Belichtung die Iris des in Wasserstoff befindlichen Auges sich vielleicht gar nicht, sicher weniger als die des normalen Auges kontrahierte.

Der Versuch wurde abgebrochen und an den nächsten zwei Tagen wiederholt:

Zwei Augen eines dunkeladaptierten Tieres wurden unter genau gleiche Glasglocken gesetzt, das eine in Luft, das andere in Wasserstoff. Die deutlich erkennbare Wirkung war die gleiche wie tags zuvor. Beide Augen wurden um 2 Uhr ins Dunkle gebracht. Nach 5 Stunden zeigte sich bei Belichtung, daß die Pupille des in Wasserstoff befindlichen Auges sich viel weniger kontrahierte als die andere. Zum Ueberfluß wurde der Wasserstoff nochmals erneuert, die Augen darauf bis zum nächsten Morgen 10 Uhr im Dunkeln belassen. Dann wurden sie belichtet, wobei die Glasglocken entfernt wurden. Das normale Auge zeigte schon im Dunkeln eine enge Pupille von den Dimensionen 3,4; 6,8 mm. Die Iris reagierte dabei nicht mehr auf Licht, sie war also (scil. in dieser Hinsicht) schon abgestorben. Die Pupille des Wasserstoffauges war nicht verengt, sie maß 4,7; 7,5 mm. Nach weiterem halbstündigen Aufenthalt in gewöhnlicher

Atmosphäre im Dunkeln wurde bei dem normalen Auge eine Verstärkung der Todeskontraktion bis auf 2,9; 5,5 mm Pupillenweite notiert, und die vorher dilatierte Pupille des Wasserstoffauges hatte sich bei Luftzutritt nachträglich im Dunkeln kontrahiert bis auf 3,4; 6,5. Der Augenschein bestätigte die erfolgte Kontraktion. Nach weiterem halbstündigen Aufenthalt im Dunkeln war das normale Auge unverändert, am Wasserstoffauge war die Kontraktion verstärkt: 2,7; 6,2 mm. In den darauf folgenden Stunden zog sich die Pupille des letzteren noch mehr zusammen, denn am Nachmittag konstatierte ich die Pupillenweite 2,0; 4,7 mm. Dabei blieb es. Am nächsten Morgen waren beide Iriden, die natürlich auf Licht schon längst nicht mehr reagierten, eingesunken und etwas dilatiert.

Es soll nun noch ein Versuch mit Stickstoffatmosphäre beschrieben werden.

Der Versuch wurde mittags angesetzt, beide Pupillen maßen 6,0; 7,0 mm. Beide Augen wurden, unter vollständig gleichen Glasglocken befindlich, im Hellen belassen, wo sich beide Pupillen kontrahierten. Nach 3 Stunden zeigte sich noch kein Unterschied zwischen den beiden Pupillen. Nach weiteren 4 Stunden jedoch hatte sich die Pupille des Stickstoffauges merklich erweitert, die des normalen Auges nicht. Die Augen wurden über Nacht ins Dunkle gebracht. Am nächsten Morgen war bei dem normalen Auge im Dunkeln starke Todeskontraktion eingetreten, die Pupille des Stickstoffauges war noch stark dilatiert, kontrahierte sich aber nach Sauerstoffzutritt nachträglich im Dunkeln, bis ihre Weite der des normalen Auges gleichkam, nämlich 2,5; 4,2 mm maß und gleich jener gegen Licht nicht mehr reizbar war.

Stickstoffatmosphäre hatte also genau dieselbe Wirkung wie Wasserstoffatmosphäre. Es wird dadurch bewiesen, daß das Wesentliche nicht in der Gegenwart eines der zugeführten Gase liegt — Stickstoff und Wasserstoff sind ja auch beide durchaus indifferente Stoffe für den Organismus — sondern in der Verminderung der Sauerstoffspannung.

Zusammenfassend können wir daher sagen:

1) Sauerstoffmangel bewirkt, auch im Hellen, Dilatation und hebt die Lichtreaktion der Iris auf.

Nachträglicher Sauerstoffzutritt führt wieder Kontraktion der Iris im Lichte herbei.

2) Sauerstoffmangel verhindert auch die Todeskontraktion der Iris.

Nachträglicher Sauerstoffzutritt bewirkt, auch im Dunkeln, nachträgliche Todeskontraktion.

Diskussion der Befunde.

Das Fehlen der Accommodation bei Selachiern, das ich nunmehr als definitiv erwiesen betrachte, steht nicht einzig da und macht das Auge keineswegs zu einem völlig wertlosen Organ. In einer gewissen Entfernung wird das Auge stets die Fähigkeit des deutlichen Sehens haben. Unter den Wirbeltieren scheinen nach BEERS Untersuchungen noch manche Fische und anure Amphibien der Accommodation zu entbehren. In der Reihe der Wirbellosen ist die Accommodation zwar durch BEER bei Cephalopoden erwiesen und durch HESSE bei Pecten unter den Mollusken und bei Alciopiden unter den Polychäten wahrscheinlich gemacht worden. Aber für die meisten Klassen der Wirbellosen wissen wir von einer Accommodation nichts. Bei den Arthropoden fehlt sie bestimmt. EXNER meint zwar (p. 188), daß das Fehlen der Accommodation durch die Dicke der Retina aufgewogen werde, die es ermöglichen soll, daß die Bilder auch von verschieden weiten Gegenständen stets noch innerhalb der Netzhaut befindlich sind. Aehnliches sagt HENSEN (p. 225) über das Pectenauge. Dem möchte ich erwidern: wenn tatsächlich die Retina in ihrer ganzen Dicke lichtempfindlich ist, so erkennen wir leicht, daß dies nicht einen Vorteil für das Sehen, sondern nur einen Nachteil bedeuten kann. Die Retina empfängt dann nämlich nicht nur das in „Bildweite“ von der Linse entworfene deutliche Bild, sondern auch die etwas vor und etwas hinter dem Sammelpunkte der Strahlen befindlichen, unendlich vielen undeutlichen Bilder, die zweifellos störend wirken. Aehnlich wie EXNER, aber viel vorsichtiger und die physikalischen Verhältnisse besser berücksichtigend, hatte sich schon viel früher GRENACHER geäußert. Er sagt (p. 144): „Vielleicht findet er (der Accommodationsapparat) hier einen teilweisen Ersatz in der relativen Längenentwicklung der Stäbchen, so daß etwa entferntere Objekte, deren Bilder auf den vorderen, der Linse zugewandten Enden der Stäbchen zur Vereinigung kommen, mehr auf diese Enden einwirken, nähere Objekte dagegen, die mehr in der Tiefe der Retina projiziert werden, erst an den hinteren Enden der Stäbchen den Reiz auslösen — aber das sind nur Vermutungen, denen man gewiß mit Recht entgegenhalten kann, daß das die Stäbchen meist bis zu ihrem Vorderende einhüllende Pigment einer Bildprojektion auch in nur geringer Entfernung hinter den vorderen Stäbchenenden schon ein bedenkliches Veto entgegenstellen muß.“

Jedenfalls steht es fest, daß das Accommodationsvermögen vielen Tieren abgeht, die trotzdem wohlentwickelte Augen haben, und wir erkennen daraus, daß ein accommodationsloses Auge keineswegs völlig bedeutungslos ist. Bedeutet doch die Erfindung der Staroperation eine der wichtigsten Errungenschaften der Augenheilkunde, obwohl dem operierten Auge die Accommodation natürlich fehlt.

Das Fehlen der Accommodation bei Selachiern ist nun sicher ein sekundäres, darauf deutet das Vorhandensein des Linsenmuskels hin. Würden die Vorfahren der Selachier nie accommodiert haben, so fänden wir sicher keine Reste des Accommodationsapparates, weder den Linsenmuskel noch die später zu besprechenden Hinweise auf einen ehemaligen Processus falciformis. Ich möchte sogar auf Grund einiger nachträglich angefertigter mikroskopischer Präparate behaupten, daß der Linsenmuskel des erwachsenen Acanthiasauges schwächer ist als der früher von mir abgebildete Muskel des embryonalen Auges von *Acanthias blainvilli* (Taf. XXIX, Fig. 3), so daß der Muskel sich noch ontogenetisch zurückbildet. Vollkommene Sicherheit hierüber konnte ich leider nicht erlangen, denn die kleinste Aenderung der Schnittrichtung läßt hierin sicher ein anderes Bild zu stande kommen.

Teilweise wird das Fehlen der Accommodation vielleicht aufgewogen durch die große Exkursionsfähigkeit der Pupille, einen Vorteil, durch welchen die Selachier unter den Fischen einzig dastehen. Es ist aber zweifellos, daß der Wegfall des Accommodationsvermögens doch eine Schädigung des Auges bedeutet, und diese wird wohl am ehesten durch das ganz eminent entwickelte Geruchsorgan gutgemacht, und wahrscheinlich durch das Gallertröhrensystem, das, wie ich GEGENBAUR entnehme, bei Selachiern aus besonders zahlreichen, vornehmlich am Kopf verteilten Elementen besteht und daher wahrscheinlich eine recht distinkte hydrodynamische Druckempfindung ermöglicht, die z. B. beim Verfolgen von Beutetieren von Nutzen sein mag.

Leider erst während der Drucklegung dieser Arbeit wurde ich mit den wichtigen, höchst fesselnd dargestellten Untersuchungen von W. A. NAGEL bekannt, von dessen Beobachtungen an Haifischen ich hier einige erwähnen muß. NAGEL findet die ganze Haut der Haifische außerordentlich empfindlich für chemische Reize, gibt indessen zu (p. 191): „Am wahrscheinlichsten bleibt es

immer, daß die Nase die Haifische beim Nahrungssuchen mittelst des chemischen Sinnes leitet.“ Ferner teilt NAGEL einige Beobachtungen mit, die mir auf die besagte Fähigkeit des Gallert-röhrensystems hinzudeuten scheinen. Er sagt (p. 187): „daß es bei den Haifischen . . . nicht oder wenigstens nicht allein der chemische Sinn ist, welcher die Haie die Gegenwart des Futters bemerken läßt. Sie müssen auf irgend eine Weise merken, wenn andere Haifische auf der Suche sind, oder wenn die großen Knochenfische sich daran machen, die zum Futter dienenden Sardinen zu fressen“. (p. 188) „Die Scyllien werden also im Aquarium auf die Gegenwart des Futters nicht durch den chemischen Sinn aufmerksam gemacht, sondern ganz vorzugsweise durch das Umherschwimmen ihrer Mitbewohner, welche schon das Futter bemerkt haben.“ Als Reaktionen auf lokale, hydrodynamische Druckänderungen möchte ich es auch auffassen, daß Haifische lange Zeit den Dampfschiffen folgen, daß sie, durch einige ihnen zugeworfene Fleischstücke gierig gemacht, „wahllos alles verschlucken, was ihnen vorgeworfen wird, selbst ungenießbare Materialien, wie Wergbündel etc.“ (p. 187), ferner, daß ein umherschwimmender Hai plötzlich eine Seitenbewegung nach einem Fleischstück macht, dem er auf 2—3 cm nahe kommt, während ein ruhender die Richtung, in welcher das Futter liegt, oft gänzlich verkennt, daß ferner Scyllien nach zugeworfenen Fischstückchen hinsprangen und sie gewandt erschnappten, sowie daß Scyllien mit dem Kopfe einem Fleischstück folgten, das man ihnen gerade wegnehmen wollte. NAGEL glaubt die beiden zuletzt genannten Beobachtungen auf Rechnung des Gesichtssinnes setzen zu müssen. Ich meine jedoch, ein hydrodynamischer Drucksinn reicht hierzu aus, da stets Bewegungen zur Wahrnehmung der Richtung erforderlich waren und nur durch solche die hydrodynamischen Druckschwankungen erzeugt werden. Ich kann mir nicht denken, daß Scyllien mit maximal verengter, spaltförmiger Pupille auch nur einigermaßen scharf sehen können, wie NAGEL annimmt. Wenn nach NAGEL sich die Scyllien im Aquarium im allgemeinen ebenso ungeschickt benehmen wie *Pristiurus*, ein Hai mit weit offenen Augen, so folgt daraus nicht, daß sie ebenso wie *Pristiurus* bei Tage gut sähen. Vielmehr dürften die weit offenen Pupillen von *Pristiurus* ebenso wie die von *Acanthias* einen unter dem Einfluß der ständigen Belichtung zu stande gekommenen abnormen Zustand darstellen, der eine Beeinträchtigung des Seh-

vermögens bedeutet. Keinesfalls dürfen wir übrigens annehmen, daß die Pupillendilatation auf Gewöhnung an das helle Licht beruhte. Ich habe zurzeit ein Käuzchen (*Athene noctua*) im Käfig, das tagüber ständig beunruhigt wird und daher tags munter ist und nachts schläft. Es sieht zweifellos bei hellem Tageslicht außerordentlich scharf, das beweist sein ganzes Gebaren aufs deutlichste. Trotz dieser Gewöhnung ans Tageslicht sind die Pupillen stets stark kontrahiert und zugleich sehr beweglich. Ganz anders bei *Acanthias*. — Ich bemerke noch, daß selbstverständlich ein großer Unterschied besteht zwischen hydrodynamischer und hydrostatischer Druckempfindung, und nur die erstere habe ich dem Gallertröhrensystem zugeschrieben. Diese Annahme würde es auch erklären, daß Teleostier nach einseitiger Vagusdurchschneidung „leichte Störungen der Orientierung im Raume und der Koordination der Bewegungen“ beobachten ließen (NAGEL, p. 192).

Man könnte nun zwar einwenden, daß das eingangs geschilderte Benehmen der Haie im Aquarium gegen eine derartig hohe Bedeutung des Gallertröhrensystems spreche; die Tiere würden nicht überall mit ihrem Rostrum anstoßen, wenn ihre Druckempfindung eine feinere wäre. Das Rostrum ist nämlich mit Gallertröhren dicht erfüllt (und mithin nicht einfach so derb behütet, wie NAGEL annimmt). Aber es ist zu bedenken, daß so schwache Druckänderungen, wie bei den doch relativ langsamen Bewegungen der Tiere im Aquarium, nicht zu vergleichen sind mit denen, die im Freileben der Tiere sicher vorkommen. Der Meeresgrund ist nicht durch Felsen eingeengt, wie das wenn auch noch so große Aquarium, vor diesen Hindernissen sich zu hüten hat der Fisch daher nicht gelernt, die hierbei auftretenden Druckänderungen liegen sogar vielleicht unter der Reizschwelle. Aber beim Verfolgen von Beutetieren werden viel größere Bewegungsgeschwindigkeiten entfaltet, jetzt setzt wahrscheinlich erst die Tätigkeit des Gallertröhrensystems ein, und jetzt wird jede Veränderung des Druckenpralls, die das verfolgte Tier durch Aenderung der Bewegungsrichtung verursacht, deutlich wahrgenommen.

Das physiologische Verhalten der intraokularen Muskulatur ist in verschiedener Hinsicht interessant, wengleich manches an den beobachteten Tatsachen etwas dunkel und unklar bleibt.

Die hierauf bezüglichen Beobachtungen wurden nicht am Linsenmuskel festgestellt, sondern an der Iris, deren Bewegungen ja sehr leicht zu beobachten sind.

In der Iris von *Acanthias* habe ich nun zwar früher zweifellos zirkuläre und radiäre Fasern nachweisen können. Die zirkulären bilden einen wulstigen Sphincter, die radiären liegen in dünner Schicht an der Unterseite der Iris. Alle die Erscheinungen jedoch, die im folgenden diskutiert werden sollen, sprechen dafür, daß die zirkulären, als Sphincter wirkenden Fasern ausschlaggebend für die Ergebnisse der Versuche sind. Dies würde auch damit übereinstimmen, daß die Sphincterfasern an Masse die dilatatorischen überwiegen. — Bei Amphibien, wo ja ähnliche Erscheinungen wie bei Selachiern auftreten, findet STEINACH nur einen Sphincter, dessen Zellen übrigens mit denen des Selachierauges hinsichtlich der reihenweisen Anordnung der Pigmentkörnchen wohl völlig übereinstimmen. MAGNUS zeigte, daß die diesen Sphincter enthaltende innere Zone der Iris des Frosches zum Zustandekommen der Lichtreaktion genügt.

Es ist natürlich trotzdem klar, daß die gänzliche Vernachlässigung der radiären Fasern vorderhand einen wunden Punkt der folgenden Darstellung bildet. Aus den genannten Gründen soll jedoch im folgenden nur vom Sphincter gesprochen werden, wozu auch die noch mitzuteilenden Tatsachen zu berechtigen scheinen, während über eine Wirkung der radiären Fasern mir nichts bekannt ist.

Der Sphincter pupillae, bekanntlich retinalen Ursprungs, entsteht aus den Pigmentzellen des Retinaepithels, mit dem er im Selachierauge ständig in organischer Verbindung bleibt. Seine spindelförmigen Zellen sind pigmentiert, und es ist daher wohl eine zulässige Ausdrucksweise, vom Sphincter als von einer Anhäufung spindelförmiger Pigmentzellen zu sprechen.

Diese Pigmentzellen haben mit gewissen mesodermalen sternförmigen Pigmentzellen, z. B. den dunklen Chromatophoren der Froschhaut, deren Verhalten wir besonders durch BIEDERMANN kennen, eine Reihe von physiologischen Eigenschaften gemein: Reizung durch Licht bewirkt bei den Chromatophoren, wie außer BIEDERMANN auch STEINACH gezeigt hat, Kontraktion, wenn auch eine schwächere als die unter dem Einfluß des Nervensystems stehende, und Reizung durch Licht bewirkt auch die Kontraktion des Sphincters. Indifferente Gase, wie Stickstoff und Wasserstoff, bewirken keine Kontraktion von Chromatophoren, und diese Gase

verhindern auch die Sphinkterkontraktion auf Belichtung. Nach dem Tode tritt „Zusammenballung“ von Chromatophoren ein, und ganz entsprechend ist auch der abgestorbene Sphinkter kontrahiert. Erstickt man jedoch Tiere in Stickstoff- oder Wasserstoffatmosphäre, so wird die postmortale Zusammenballung der Chromatophoren verhindert, sie bleiben in Expansion, und dasselbe gilt von dem in Stickstoff- oder Wasserstoffatmosphäre absterbenden Sphinkter. Nachträglicher Sauerstoffzutritt bewirkt dann noch nachträgliche postmortale Zusammenballung der Chromatophoren, und nachträglicher Sauerstoffzutritt bewirkt auch nachträgliche Todeskontraktion der Iris.

Alle diese Züge und — last not least — die Pigmentierung haben diese retinalen Sphinkterzellen mit mesodermalen Pigmentzellen gemein.

Wir können also in mancher Hinsicht Analogien zwischen den Sphinkterfasern und mesodermalen Chromatophoren aufstellen, ein Ergebnis, das angesichts neuerer Forschungen nicht so sehr überraschen darf. Denn es scheint in mehr als einer Beziehung, daß die Chromatophoren nichts anderes als verkappte Muskelzellen sind. Schon längst wurde der physiologische Nachweis der Innervation der Chromatophoren postuliert, und der histologische ist durch BALLOWITZ erbracht. Ich möchte auch auf die interessanten neuen Arbeiten von MÜNCH hinweisen. MÜNCH erhielt Präparate, die er auch mir freundlichst zeigte, und die mit überzeugender Deutlichkeit Nukleinspiralen im Kern glatter Muskelfasern erkennen lassen. Spiralig und nur scheinbar querstreifig ist nach MÜNCH auch der Bau der „quergestreiften“ Muskelfaser. Spiralig ist aber auch, wie MÜNCHS Präparate lehren, die Anordnung der Pigmentkörnchen in den mesodermalen Stromapigmentzellen der Iris. Stimmen letztere schon hierin mit Muskelfasern überein, so gelangen MÜNCH ferner Präparate, die eine fibrilläre Struktur der Pigmentzellen erkennen lassen. Zum Ueberfluß gelang ihm noch der histologische Nachweis feiner an die Pigmentzellen tretender Nerven mit kleinen varikösen Anschwellungen¹⁾. Neuerdings will MÜNCH den Stromapigmentzellen der Iris sogar die

1) Die elektrodynamische Theorie der Muskelkontraktion, die MÜNCH aufstellt, kann ich nicht annehmen, da sie mir nicht besser begründet erscheint als frühere Theorien.

dilatatorische Wirkung zum guten Teil zuschreiben, da der schwache, aus Epithelmuskelzellen bestehende Dilator des Säugetierauges nicht ausreichend sei, um seiner Aufgabe zu genügen. Sollte sich die von MÜNCH noch näher begründete Ansicht, die man am besten vorläufig ebensowenig bekämpfen als befürworten wird, als haltbar erweisen; sollten demnach auch im Selachierauge die Pigmentzellen der Iris den Dilator unterstützen, so dürfte man allerdings scheinbar um so weniger den Einfluß sauerstoffarmer Atmosphäre auf den Dilator vernachlässigen, was bisher von mir geschah. Aber vielleicht ist der Sphincter bei Selachiern doch noch stärker als alle dilatatorisch wirkenden Elemente zusammen; vielleicht erhalten letztere auch bei eintretendem Sauerstoffmangel frischen Sauerstoff, der in diesem Falle in geringen Mengen in der Pars mesoblastica iridis frei wird und die zerstreuten Chromatophoren sowie die nur in dünner Schicht liegenden epithelialen Dilatorfasern versorgt, während er keinen Zutritt zu dem Inneren der kompakten Sphinctermasse hat. Ich möchte jedenfalls doch glauben, daß meine Versuche auf Analogien zwischen den Sphincterfasern und mesodermalen Chromatophoren hinweisen und daß diese Analogien sich in die Reihe der übrigen Analogien zwischen Muskelzellen und Chromatophoren gut einfügen. Manche Arbeiten, wie z. B. schon die klassische Abhandlung von BRÜCKE und später die interessanten Untersuchungen von SOLGER, haben allerdings gezeigt, daß nicht, oder wenigstens nicht überall, die Chromatophoren selbst sich kontrahieren, sondern nur die Pigmentmasse wandert in ihnen zum Kern hin, während die ganze Zelle ihre Form behält. Ich meine jedoch, ein Kontraktionsvorgang, wenngleich ein modifizierter, ist auch noch in dieser Pigmentwanderung zu sehen, und die Analogie zwischen Chromatophoren und Muskelzellen bleibt bestehen.

Zur völligen Uebereinstimmung zwischen Sphincterzellen der Selachier und Chromatophoren fehlen den Sphincterzellen verschiedene, wohl weniger wesentliche Merkmale, wie die Sternform der Zellen, außerdem aber ein sehr wesentliches Moment: die elektrische Reizbarkeit. Die Chromatophoren kontrahieren sich nämlich auf elektrische Reizung, der Selachiersphincter aber nicht.

Vergleichen wir nunmehr noch den Sphincter der Selachier mit dem Sphincter der Teleostier und Amphibien, so kommen wir zu einem ganz ähnlichen Resultat wie beim Vergleich der Sphincterzellen mit Chromatophoren:

Der Sphincter der Selachier stimmt mit dem der Teleostier und Amphibien überein hinsichtlich des Baues seiner Zellen sowie seiner noch am enukleierten Auge bestehenden Lichtreaktion, zur völligen Uebereinstimmung fehlt ihm jedoch die elektrische Reizbarkeit, während die Teleostier- und Amphibieniris sich auf elektrischen Reiz kontrahiert.

Das Fehlen der elektrischen Reizbarkeit des Selachiersphincters scheint mir, wenngleich die diesbezüglichen Untersuchungen der Autoren miteinander nicht völlig harmonieren, zusammenzufallen mit der Wirkungslosigkeit von Nervengiften.

Die Kontraktionsfähigkeit der Froschchromatophoren läßt sich nämlich, wie schon LISTER fand, mitunter durch Curare verzögern. Der Versuch gelingt bei Fröschen keineswegs immer, da das Gift nicht nur die Nervenendigungen schädigt, sondern nach BIEDERMANN'S Versuchen außerdem die Chromatophoren selbst zu erregen scheint. Je nach der Versuchsanordnung kann daher bald die lähmende Wirkung auf den Nerven, bald die erregende auf die Zelle selbst den Erfolg ausschlaggebend beeinflussen. Ueberzeugender konnte LODE bei Fischen und KRUKENBERG beim Chamäleon durch Curare ein Dunkeln der Haut hervorrufen, was auf Expansion der Chromatophoren hindeutet.

Bei der Iris der Amphibien und Teleostier bewirkt Atropin, dem man ja auch eine Affizierung nervöser Teile zuschreibt, nach STEINACHS und BEERS Versuchen Pupillenerweiterung, indem eine wahrscheinlich vorhandene tonische Erregung des Sphincters gelöst wird, und nach BEER wird die elektrische Reizbarkeit der Fischiris durch Atropin stark, häufig sogar bis zur Vernichtung herabgesetzt und der Accommodationsmuskel der Fische völlig im Expansionszustande gelähmt. Nur bei Selachiern fand BEER keine Einwirkung des Atropins auf die verengte Pupille.

Allerdings hat unlängst MAGNUS diese Versuche STEINACHS an Teleostiern wiederholt und kann sie nur für das erste Stadium der Atropinwirkung bestätigen, dann aber folgt ein Stadium, in welchem die stark erweiterte Pupille auf starke Belichtung nicht mehr reagiert. Demnach schiene STEINACHS Annahme von der direkten Lichterregbarkeit der Fisch- und Amphibieniris nicht berechtigt zu sein. Ohne irgend etwas Bestimmtes gegen die schönen Untersuchungen MAGNUS' ins Feld führen zu können, möchte ich doch vor der Hand vermuten, daß im ersten Stadium der Einwirkung nur nervöse Teile, im zweiten Stadium aber auch die

Sphincterzellen selbst, gleichviel ob durch das Atropin oder durch andere Umstände, in irgend einer Weise geschädigt waren, und dann bliebe STEINACHS Ansicht von der direkten Lichterregbarkeit dieser Zellen zu Recht bestehen. Bezüglich der elektrischen Reizbarkeit der atropinisierten Iris widersprechen MAGNUS' Ergebnisse denen BEERS, die MAGNUS unerwähnt läßt. Während BEER nach Atropineinwirkung eine Herabsetzung der elektrischen Reizbarkeit behauptet, leugnet MAGNUS dieselbe. Vielleicht haben beide recht, da BEER die Fischiris, MAGNUS aber die Froschiris nach Atropinisierung elektrisch reizte. Wenn ich mich in diesen Fragen nicht den noch so überzeugend vorgetragenen Ansichten MAGNUS', sondern denjenigen STEINACHS und BEERS anschließe, so tue ich dies vornehmlich deshalb, weil ich dann allein die Beobachtungen verschiedener Autoren über die Funktionen der Sphincterzellen miteinander und mit den Beobachtungen über die Chromatophoren in die Beziehungen setzen kann, die mir auf Grund der übrigen oben angeführten Tatsachen zu bestehen scheinen.

Wir müssen dann rekapitulierend sagen: Nervenlähmung setzt die elektrische Reizbarkeit der Iris, des Linsenmuskels und der Chromatophoren teilweise oder bis zur Vernichtung herab.

Nur der Selachieriris geht die Reaktion auf elektrische Reize sowie die Reaktion auf Atropinvergiftung ab. Man sieht sich durch diese Tatsachen nolens volens zu dem mit größter Reserve auszusprechenden Schlusse gedrängt, daß der Sphincter der Selachieriris nicht innerviert sei und daß die elektrische Reizbarkeit der Teleostieriris nur durch Vermittelung der Nervenendigungen zu stande komme. Dann würden sich allerdings hierdurch die Sphincterfasern wesentlich von gewöhnlichen Muskelfasern unterscheiden, denn gewöhnliche Muskeln sind auch nach Curarisierung noch direkt reizbar, ebenso von Chromatophoren, wenigstens von manchen, da durch LODE gezeigt wurde, daß auch Chromatophoren der Fischhaut nach Curarevergiftung noch direkt reizbar sind. Ich bemerke noch, daß ich im Selachierauge in der Iris und in dem von mir viel untersuchten Linsenmuskel nie etwas von Nerven gesehen habe, während im Teleostierauge wenigstens der Nerv des Linsenmuskels leicht in die Augen fällt.

Es würden sich jetzt einige naheliegende Schlußfolgerungen über das viel diskutierte Kapitel „Muskel und Nerv“ ergeben; bekanntlich ist die Innervation des Sphincter und Dilatator beim Menschen nicht zu bezweifeln. Ich brauche mich hierüber indessen

nicht näher auszulassen, will auch nicht Hypothesen auf Hypothesen bauen. Möge die Zukunft erst lehren, ob und inwieweit die obigen Ausführungen ihre Berechtigung haben. Für mich ist vorläufig die Aehnlichkeit der Sphincterzellen der Selachieriris mit mesodermalen Chromatophoren das wichtigste und, wie mir scheint, das sicherste Ergebnis meiner diesbezüglichen Untersuchungen.

Die Erregung dieser Zellen durch Licht müßte dann bei Selachiern ausschließlich, in anderen Fällen zum Teil eine vom Nervensystem unabhängige, direkte Erregung der Zellen sein, wie es schon STEINACH bezüglich der Fisch- und Amphibieniris behauptete. Und auch darin möchte ich mich STEINACH anschließen, daß das Pigment der Sphincterzellen die Reizung derselben vermittelt. Denn weshalb wären sonst diese Fasern pigmentiert? Es ist kein anderer Zweck der Pigmentierung einzusehen. MAGNUS führt zwar zur Entkräftung der STEINACHSchen Vermutung an, daß nach seiner genauen Untersuchung bei Versuchen mit spektralem Licht die Reaktionskurve der Iris ungefähr zusammenfällt mit der Absorptionskurve des Sehpurpurs, das Maximum liegt für beide im Grün. Das Pigment der Sphincterzellen aber ist gelbbraun, es wird also — meint MAGNUS — grüne Lichtstrahlen nicht erheblich absorbieren. Das ist in der Tat eine Vermutung, die nahe liegt, für die aber vorläufig noch keine Gewähr vorhanden ist, da eine spektrale Untersuchung des Pigments noch aussteht. Uebrigens ist auch zu bedenken, daß das Pigment in Mikrotomschnitten von 10 oder höchstens 20 μ Dicke ganz schwarz und undurchsichtig erscheint, daß also der Sphincter als Ganzes wohl alles auf ihn treffende Licht absorbiert und die ganze Lichtmenge wahrscheinlich in chemische Energie umsetzt.

2. Ueber das Tapetum lucidum.

PÜTTER sagt über die Farbe des Tapetum lucidum bei Wasser-säugetieren in seiner bahnbrechenden Arbeit: „Ein Tapetum scheint für die Wassersäugetiere“ — und man könnte hinzufügen: auch für die Fische — „um so wertvoller zu sein, je mehr sich seine Farbe dem kurzwelligen Teil des Spektrums nähert. Schon in geringer Tiefe gibt es im Meere ja fast nur blaugrüne Strahlen, ein gelbes Tapetum kann diese natürlich nicht entfernt in dem Maße reflektieren wie ein grünes oder blaues, durch letztere Farbe wird das Licht der Tiefe am besten ausgenutzt.“

Dies ist sehr einleuchtend, und so war ich gar nicht erstaunt, bei Haien ebenso wie bei Wassersäugetieren einen blaugrünen Fundus zu finden. Bei allen mir zu Gesicht gekommenen Arten: *Acanthias*, *Raja*, *Spinax* und *Chimaera* zeigt der Augengrund sehr starken blaugrünen Glanz. Der Glanz ist etwas stumpfer als z. B. im Kalbsauge. Die Farbe gleicht der des Meeres, wo dieses fein verteilte Stoffe suspendiert enthält. Bekanntlich ist die Farbe des Meeres auf hoher See, wo es weder mit suspendierten Teilchen noch mit Plankton in erheblichem Maße erfüllt ist, ein ziemlich reines Blau; „Blau ist die Wüstenfarbe des Meeres“. Sind jedoch Plankton oder tote Teilchen darin enthalten, wie z. B. in den Häfen, so wird aus dem Blau ein Grün. Da nun die Haie sich auch zum großen Teil von Plankton nähren, wie mir in Bergen wiederholt versichert wurde, so ist es nur zu erwarten, daß ihr Tapetum blaugrün ist.

Der Augengrund der Selachier verdankt seine gewöhnliche blaugrüne Farbe und den hellen, aber stumpfen Glanz keineswegs allein dem Tapetum, sondern auch der Netzhaut. Diese läßt sich leicht entfernen, und zugleich löst sich bei *Chimaera* die dort vorhandene *Choriocapillaris* vom Tapetum ab. Alsdann erscheint das Tapetum überall äußerst stark glänzend wie poliertes Silber, zugleich aber sieht man alle Regenbogenfarben stark hervorleuchten.

Fallen in einem verdunkelten Zimmer durch die Linse entworfen scharfe Bilder von leuchtenden Gegenständen auf den Fundus eines Auges, in das man sich durch Fortschneiden eines Segments einen Einblick verschafft hat, so sind sie stets von einem Lichtkreise umgeben. Man kann z. B. das Flammenbild einer kleinen Lampe mit breitem Docht auf den Augengrund fallen lassen, und zwar gerade aus deutlicher Sehweite des Auges, so daß es am Bilde deutlich zu erkennen ist, ob die schmale oder die breite Seite der Flamme dem Auge zugekehrt ist. Der Lichtkreis um das Bild nimmt dann von innen nach außen an Helligkeit ab und ist natürlich gar nicht scharf abzugrenzen. Aber in einem Umkreise von 6 mm Durchmesser um das etwa 1 mm große Netzhautbild ist er leicht wahrzunehmen. Bei vollständigerem Abschluß alles die Beobachtung störenden Lichts würde er natürlich größer sein.

Ueber die Entstehung solcher diffusen Netzhautbelichtung durch Reflexion des einfallenden Lichtstrahls am Tapetum und ihre vermutliche Bedeutung für das Sehen bei schwachen Beleuchtungen habe ich mich schon in meiner früheren Arbeit ausgesprochen.

Setzt man einen *Acanthias*, der nicht dunkeladaptiert war und dessen Pupille dadurch in den Zustand der dauernden Erweiterung gekommen ist, den Sonnenstrahlen aus, so schwindet in kurzer Zeit der Glanz und die Farbe des Tapetum, der Augengrund wird gleichmäßig schwarz. Dies erklärt sich offenbar daraus, daß die Pigmentzellenfortsätze, die ich in meiner früheren Arbeit im Tapetum der Selachier beschrieb, sich ausgedehnt und sich an der Innenseite des Tapetum ausgebreitet haben. Man erkennt also, daß das Auge von *Acanthias* sich an starke Belichtung anzupassen vermag, indem es den Glanz des Tapetum bis zum völligen Schwinden abschwächt.

Sehr erstaunt war ich indessen, zu sehen, daß bei dunkeladaptierten Exemplaren von *Acanthias* der Augengrund regelmäßig rosa-farbenen Glanz zeigt. Die Rosafarbe des Augengrundes bei *Acanthias* weicht bei eintretender Belichtung sehr bald der gewöhnlichen blaugrünen. Der Sehpurpur absorbiert also alle blaugrünen Strahlen, die vom Tapetum her in das Auge des Beobachters gelangen könnten. Da erhebt sich denn doch die Frage, ob im Dunkeln, also bei starker Entwicklung des Sehpurpurs, überhaupt blaugüne Lichtstrahlen, die ins Haiauge fallen, bis zum Tapetum gelangen, oder ob sie vielleicht schon sämtlich in der Netzhaut vom Sehpurpur absorbiert werden. Die letzte Annahme scheint nahe zu liegen, das Tapetum wäre in solchen Fällen außer Funktion gesetzt. Ich glaube nicht, daß diese Verhältnisse damit hinreichend erklärt werden, daß *Acanthias* ein Taghai ist. Sie bieten vielmehr dem Verständnisse Schwierigkeiten, deren Lösung zur Zeit noch nicht gegeben werden kann.

Es wäre nicht berechtigt, am fixierten Tapetum die Farbe feststellen zu wollen. An allen fixierten Augen fand ich das Tapetum von rein weißem Silberglanz, nie waren Farben zu sehen. Bei Säugetieren dagegen lassen sich bekanntlich auch die Farben des Tapetum einigermaßen konservieren. Beiläufig sei hier bemerkt, daß ich bei Tiefseeteleostiern (*Macrurus*, Argentina) das Tapetum auch nicht blaugrün, sondern gelblich glänzend sah.

3. Ein Processus falciformis bei den Vorfahren der Selachier.

Das Tapetum lucidum von *Chimaera* und *Spinax* ist nicht im ganzen Bereich der Pars optica retinae zu erkennen, sondern hört in kurzer Entfernung von der Linea terminalis retinae auf.

Bei Raja batis finde ich in Uebereinstimmung mit LEUCKART ein Tapetum, das dorsal bis fast an den Netzhautrand reicht, an den Seiten sogar den ganzen Raum bis zum Netzhautrande erfüllt, während es ventral überhaupt fehlt und vielmehr nach unten hin mit einer gebogenen, noch über die Eintrittsstelle des Nervus opticus hinwegziehenden Linie aufhört. LEUCKART bringt dies in Zusammenhang mit dem Operculum pupillare der Rochen. Dieses verschließt den oberen Teil der Pupille, läßt daher — so schließt LEUCKART — nur von unten her kommende Strahlen in das Auge einfallen, die daher die dorsalen Retinapartien treffen. Diese Region bedarf mithin allein der Auskleidung mit Tapetum.

Es soll dahingestellt bleiben, ob dies richtig ist. Jedenfalls hört bei Spinax und Chimaera das Tapetum ventral auch in größerer Entfernung vom Netzhautrande als dorsal auf, und für diese Tatsache findet sich für Chimaera eine andere Erklärung, die freilich nicht funktioneller, sondern morphologischer Art ist.

In manchen Chimaera-Augen nämlich ist die ventrale Begrenzungslinie des Tapetum geradlinig und in etwa 5 mm Entfernung vom Netzhautrande gelegen (Fig. 7). In anderen aber erstreckt sich aus der Mitte ein schwarzer Zipfel dieses nicht tapetierten Randes in das grüne Tapetum hinein mehr oder weniger weit gegen den Sehnerven (Fig. 8 u. 9). Dieser Zipfel kennzeichnet sich natürlich nur durch seine Farbe, nicht etwa durch eine Erhebung, sondern die Retina liegt glatt darüber, wie überall im Augengrunde. Nicht selten reicht der Zipfel bis zur Sehnerveneintrittsstelle, eine förmliche Pigmentstraße hierhin bildend, um den eintretenden Sehnerven findet sich dann auch Pigment (Fig. 10). Für diese nicht seltenen Bildungen wüßte ich keine funktionelle Erklärung zu finden.

Ich vermute, daß sie auf einen ehemaligen Processus falciformis bei Selachiern hindeuten, und zwar auf Grund folgender einfacher Erwägung: Gesetzt, ein Processus falciformis, wie bei vielen Teleostiern, wäre früher vorhanden gewesen. Er war dann zweifellos nicht tapetiert, da er bei Teleostiern nicht mit lichtempfindlicher Retina bedeckt ist und die Reflexion von Licht an ihm eher störend als nützlich sein könnte. Indem nun der Linsenmuskel rudimentär wurde, verlor der Processus falciformis, die dem Linsenmuskel Gefäße und Nerven zuführende Leiste, an Bedeutung, da die Gefäße und Nerven nur noch die Iris zu versorgen hatten und daher schwächer wurden und nicht mehr so tief in den Binnenraum des Auges einzuschneiden

brauchten. Der Processus falciformis mußte also völlig zwischen Retina und Sclera verschwinden oder sozusagen in der Chorioidea aufgehen. Dies gelingt ihm um so schwerer, je dünner die Chorioidea ist. Bei *Chimaera* ist die Chorioidea trotz der erheblichen Größe des Auges außerordentlich dünn, es ist daher begreiflich, daß gerade hier häufig ein Rest des ehemaligen Zustandes, nämlich das Fehlen des Tapetum an jener Stelle, zurückbleibt.

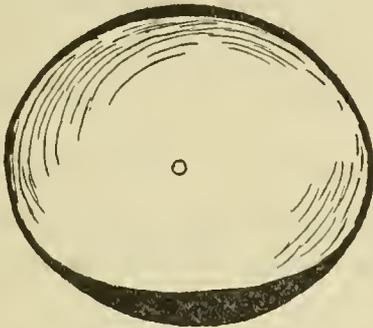


Fig. 7.

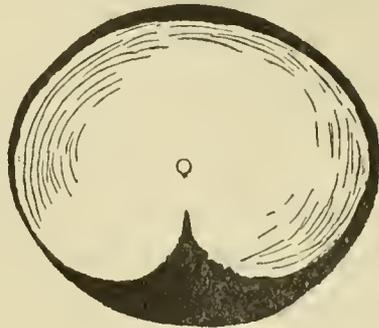


Fig. 8.

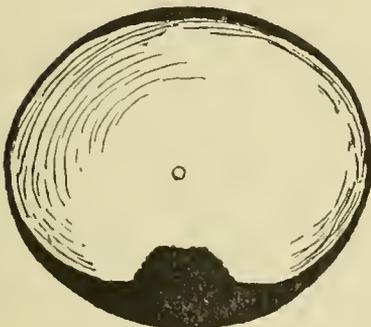


Fig. 9.

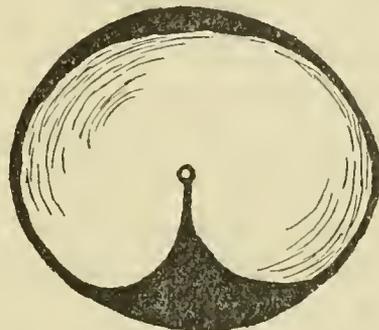


Fig. 10.

Fig. 7—10. Individuelle Variationen in der Schwarzpigmentierung des Fundus bei *Chimaera monstrosa*, $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

Ich kann jetzt, nachdem ich diese Tatsache gefunden habe und durch die oben mitgeteilten Experimente von dem völlig rudimentären Zustande des Linsenmuskels fest überzeugt bin, mit viel größerer Gewißheit als früher darin FRORIEP beistimmen, daß die primäre Augenarterie der Selachier auch ein Rest des ehemaligen Processus falciformis ist.

4. Ueber die Hornhaut.

Wie ich früher mitteilte, ist es mir nicht gelungen, in Mikrotomschnitten ein Hornhautendothel nachzuweisen. Neuerdings habe ich an frischem Material von *Acanthias* und *Chimaera* (das zur

Entfernung des Chlors aus dem Meerwasser mit 5 Proz. Salpeter behandelt wurde) den Nachweis des Endothels durch Versilberung zu führen gesucht, jedoch mit gleichem negativen Erfolge. Ich möchte daher daran festhalten, daß den Selachiern das Hornhautendothel fehlt. Als Kontrollversuch kann der Nachweis der Zellgrenzen des Hornhautepithels (*Conjunctiva corneae*) im Silberpräparat gelten; dieser gelang regelmäßig sehr leicht, sowohl an dem Hornhautepithel selbst als auch nach Lostrennung desselben an der Vorderfläche der mesodermalen Cornea, wo sich die zurückgebliebenen Reste der Kittsubstanz färbten und dadurch die Zellgrenzen deutlich wurden.

Man kann leicht durch Einlegen von Augen oder Köpfen von *Spinax* und *Chimaera* in ein aus schmelzendem Eise und Salz bestehendes Gefriergemisch das Augeninnere vollständig zum Gefrieren bringen. Bei einer Temperatur also, bei der Eis + Salz sich noch auflösen, gefror schon die intraokulare Flüssigkeit. Da nun der Gefrierpunkt von Lösungen bekanntlich um so tiefer liegt, je größer ihr osmotischer Druck ist, so ergibt sich, daß im Auge ein geringerer osmotischer Druck herrschte als in der Gefrier Mischung. Wie überall, wo zwei nicht isotonische Lösungen voneinander durch eine durchlässige Membran getrennt sind, könnte man auch hier das Eintreten eines Austausches von Lösungsmitteln und gelösten Stoffen erwarten, bis beide Lösungen isotonisch und damit im Gleichgewicht sind. Das tritt aber sicher nicht ein; denn man würde sonst wohl Schrumpfungen des Bulbus oder das Einsinken der Cornea konstatieren; vor allem aber würde auch die schon gefrorene Augenflüssigkeit einfach nachträglich wieder schmelzen, wenn die den Bulbus umgebende Lösung durch die Membranen hindurch Zutritt zum Innern hätte, gerade so gut, wie die Eisstücke in der Salzlösung schmelzen. (Wir müssen uns dabei natürlich vorstellen, wie es die Theorie der Lösungen lehrt, daß nicht nur Wasser von der schwächer osmotischen Lösung zu der stärker osmotischen übergeht, sondern daß stets auch der umgekehrte Vorgang stattfindet, nur jener überwiegt diesen und scheint daher allein stattzufinden.)

Es muß also das Auge durch eine für Wasser undurchlässige Membran gegen das umgebende Medium abgeschlossen sein.

Solche Schichten der Cornea — denn nur die Cornea kommt mit der Außenwelt in Berührung, und die bei Selachiern knorpelige Sclera möchte ich ohnehin nicht als „Membran“ ansprechen — sind beim Säugetier nach LEBER das Corneaendothel und auch

das Corneaepithel (die *Conjunctiva corneae*). Beim Selachier, wo das Endothel fehlt, muß die wasserdichte Membran ein anderer Teil der Cornea sein. Es scheint hierfür nur noch das Epithel übrig zu bleiben.

Nun ist es mir nicht gelungen, Acanthias-Augen in derselben Weise gefrieren zu lassen, wie Augen von Chimaera oder Spinax. Das Augeninnere, zum mindesten aber der Inhalt der Vorderkammer des Auges, blieb stets flüssig. Andererseits hatten die gefangenen Acanthias häufig eine verletzte, in Fetzen herabhängende und getrübte *Conjunctiva corneae*. Auch diese Tatsachen scheinen anzuzeigen, daß die unverletzte *Conjunctiva corneae* den Durchgang des Wassers verbietet. Wenn die *Conjunctiva corneae* bei Fischen viel dicker ist als bei Landtieren, so hat dies gewiß auch seinen guten Grund. Denn bei Säugetieren fungiert ja schon das Endothel der Hornhaut als wasserdichte Membran, die Bedeutung der *Conjunctiva* tritt daher mehr zurück. Bei Fischen kommt es ferner nicht nur darauf an, den Wasseraustritt aus dem Auge zu verhindern, sondern es muß das Auge samt allen Hornhautschichten vor den schädlichen chemischen Wirkungen des umgebenden Mediums geschützt sein, die schützende Schicht muß daher die äußerste, die *Conjunctiva corneae* sein. Dies gilt auch bei den Selachiern, obwohl deren Blut und Leibesflüssigkeiten mit dem Meerwasser isotonisch sind. Denn trotz des gleichen osmotischen Druckes im „Milieu extérieur“ und „Milieu intérieur“ ist die chemische Zusammensetzung der Körperflüssigkeiten eine verschiedene von der des Meerwassers, namentlich ist in jenen der Salzgehalt geringer und dafür in Mengen Harnstoff vorhanden (RODIER u. a.). Würde hier ein Austausch der gelösten Stoffe stattfinden, so wäre er gewiß nicht ohne nachteilige Wirkungen für den Organismus. Nach DEKHUYZEN (1905) dient vielmehr gerade der Harnstoff im Selachierblute dazu, eine gewisse osmotische Druckhöhe zu ermöglichen und dabei doch die Konzentration der Salze unter einem gewissen Werte zu erhalten. Dies ist sehr wichtig, denn höhere Konzentration der Salze bringt die Gefahr der Eiweißfällung mit sich ¹⁾.

1) Bei wirbellosen Tieren, deren Serum gleichfalls einen hohen osmotischen Druck ausübt (*Echinus*, *Carcinus*, *Cucumaria*), ist zwar Harnstoff oder ein ähnlicher Körper im Serum nicht nachgewiesen, dafür aber ist dasselbe eiweißfrei (DEKHUYZEN, 1904). Die Wirbeltiere jedoch haben, mit Ausnahme eben der Selachier, ein zwar eiweißreiches, aber an Salzen armes Serum von sehr geringem osmotischen Drucke. Vergleiche auch die Angaben, welche HÖBER zusammenstellt.

Wenn nun das Hornhautepithel tatsächlich als undurchlässige Schicht fungieren sollte, so müßte man erwarten, nach Verletzungen desselben schädliche Wirkungen der im Meerwasser gelösten Salze auf das Auge zu konstatieren. Deformationen des Bulbus durch Wasseraufnahme oder Wasserentziehung dürften jedoch nicht eintreten, da ja die beiden Lösungen, Meerwasser und Augenflüssigkeit, isotonisch sind. Tatsächlich zeigten sich nicht selten bei keineswegs deformiertem Bulbus flockige Niederschläge in der Flüssigkeit der vorderen Augenkammer, die sich bei Druck auf die Cornea hier- und dorthin bewegten, und die Linse zeigte in der Gegend ihres vorderen Pols manchmal eine Trübung, namentlich der vertikale Linsenspalt (der bekanntlich bei Fischen dem dreiteiligen Linsenstern der menschlichen Linse entspricht [RABL]) war dann mitunter kreideweiß. Mit der Zeit schwanden die Schädigungen häufig. Eines Morgens z. B. wurden 7 frisch gefangene Exemplare von *Acanthias* in die Station gebracht, und bei allen waren beide Linsen weiß getrübt. Die Befürchtung, daß sie zu ophthalmoskopischen Untersuchungen untauglich sein würden, verlor sich jedoch bald, denn in wenigen Tagen war bei allen die Linse wieder vollkommen klar.

Durch die hier ausgesprochene Vermutung über die Bedeutung der *Conjunctiva corneae* bei Fischen modifiziert sich meine früher ausgesprochene Ansicht über die hydrochemische Anpassung der Cornea. Früher meinte ich, daß der gleiche osmotische Druck im Milieu extérieur und Milieu intérieur das Fehlen von Schutzeinrichtungen gegen die hydrochemischen Wirkungen erkläre. Solch eine Schutzeinrichtung wäre jedoch nunmehr in der *Conjunctiva corneae* zu erkennen.

Auffallend bleibt es aber immerhin, wie schutzlos die *Conjunctiva corneae* der Selachier Läsionen ausgesetzt ist. *Acanthias* steht dadurch im scharfen Gegensatze zu den vielen in die Aquarien gelangenden Teleostier. Bei *Chimaera* und *Spinax* würde gewiß ebenso häufig dasselbe zu konstatieren sein, wenn diese Tiere nicht stets tot oder moribund an die Oberfläche gezogen würden und daher sich weniger verletzen, als der unruhigere *Acanthias*. Bei *Chimaera* wurden übrigens auch Trübungen des vorderen Linsenpols beobachtet. Die Verletzbarkeit des *Acanthias*-auges ist um so auffallender, als das Tier noch im Gegensatz zu den Teleostiern mit beweglichen Augenlidern ausgerüstet ist. Seine Empfindlichkeit wird dem Verständnis vielleicht etwas näher geführt durch folgende Ueberlegung: Das Auge der Selachier steht,

namentlich da ihm die Accommodation verloren gegangen ist, keineswegs mehr auf der Höhe der Entwicklung. Und nun ist dieses Organ so häufigen Schädigungen ausgesetzt. Das Geruchsorgan der Selachier ist dagegen, wie schon seine ungeheure, das Gehirn vielmals übertreffende Größe lehrt, ganz hervorragend ausgebildet. Dies erinnert an das völlig entgegengesetzte Verhalten beim Menschen: Hier ist das Auge gut ausgebildet, das Geruchsorgan aber ist im Verhältnis zu dem vieler anderer Säugetiere rudimentär und zugleich sehr häufigen, aber ziemlich bedeutungslosen Schädigungen durch Reizung der Schleimhäute ausgesetzt.

5. Ueber die Dimensionen des Augeninnern.

Was ich früher schon als Vermutung aussprach, wird durch neuerdings von mir vorgenommene Messungen bestätigt:

Der horizontale Meridian der Retina bildet um die in Normallage befindliche Linse einen konzentrischen Kreis, während die dorsalen und ventralen Retinapartien der Linse näher liegen, als der horizontale Meridian.

Dies Ergebnis wurde durch Messung an Schnitten durch gefrorene Augen, sowie durch skiaskopische Ausmessung des Auges gefunden.

Um Schnitte durch gefrorene Augen herzustellen, benutzte ich Augen von Spinax, deren ich genügend bekommen konnte. Die Augen wurden enukleiert, in ein Becherglas gelegt und dieses in eine Gefriermischung (Eis und Kochsalz) gestellt, worauf nach etwa 3–6 Stunden das Auge gänzlich durchgefroren und bequem zu schneiden war. Noch bequemer aber erwies sich eine andere Methode: es wurden einfach die abgeschnittenen Köpfe der Tiere in das Gefriergemisch gelegt, wobei darauf geachtet wurde, daß nicht große Eisstücke das Auge deformierten. Kopf und Auge gefroren dann vollständig.

Beim Schneiden des Auges macht die äußerst harte Linse häufig einige Schwierigkeiten, die aber durch Unterlegen von Watte sowie durch schnelle und geschickte Schnittführung überwunden werden können.

Schwerer wiegend ist ein anderer Uebelstand: die Augenhüllen sind bei Spinax äußerst dünn, und da der Fisch fast nie lebend in die Station gelangt, so sind geringe Deformationen der

Sclera infolge des nachlassenden intraokularen Druckes fast stets zu finden¹⁾. Auf die Ausmessung eines einzigen Auges kann man sich daher nicht im geringsten verlassen, die fraglichen Werte müssen als Mittelwerte aus einer größeren Anzahl von Augen gewonnen werden.

Die Messung mit dem Tasterzirkel gestaltet sich nun sehr einfach. Es wurde in Horizontalschnitten sowie in Vertikalschnitten die Entfernung der äquatorialen Retinapartien sowie die des Retinazentrums vom Linsenzentrum ermittelt. Die Retina ist deutlich zu erkennen, das Linsenzentrum infolge des konzentrischen Baues der Linse auch. Die Linse liegt bei Spinax konstant so, daß sie den Hornhautscheitel berührt. Wurde der Schnitt nicht ganz genau durch die Mitte des Auges und der Linse geführt, so schadete dies nicht viel. Das dadurch erhaltene Bild des Schnittes gleicht dem eines in der Mitte getroffenen etwas kleineren Auges; und lauter gleich große Augen konnte ich ohnehin nicht erlangen.

Die folgende Tabelle enthält die in mm gemessenen Abstände der zentralen (c.), nasalen (n.) und temporalen (t.) Retinapartie vom Linsenzentrum im Horizontalschnitt, sowie den der zentralen (c.), dorsalen (d.) und ventralen (v.) im Vertikalschnitt, ermittelt an 7 Augenpaaren.

Horizontalschnitt			Vertikalschnitt		
c.	n.	t.	c.	d.	v.
8,0	8,0	8,0	8,0	7,5	7,5
8,7	8,7	8,2	9,5	6,0	8,0
8,0	7,2	8,3	9,5	8,5	8,5
8,2	7,0	8,0	7,0	6,5	5,5
8,2	6,2	8,5	8,2	6,5	6,5
7,5	8,5	7,0	8,7	7,0	7,0
7,0	7,0	7,0	9,5	7,5	7,0

Um hieraus einen brauchbaren Mittelwert zu erlangen, ist es noch nötig, alle Messungen auf ein Auge von bestimmter Größe

1) Dasselbe gilt von den wenigen Chimaera-Augen, die ich, ohne entschiedenes Resultat, in der gleichen Weise behandelte. Bei Acanthias, dessen Sclera und Chorioidea viel dicker sind, würde dieser Uebelstand wohl nicht eintreten. Ich habe jedoch die meisten Acanthias-Augen geschont, um Versuche am lebenden zu machen. Bei den wenigen Acanthias-Köpfen, die ich in die Gefriermischung legte, gefror das Auge nicht, wenn auch der Kopf im übrigen durchgefroren war (cf. Kapitel „Ueber die Cornea“).

zu reduzieren. Es wurden daher alle Messungen auf ein Auge von 8 mm Abstand des Retinazentrums vom Linsenzentrum reduziert.

Das Ergebnis ist das folgende:

Horizontalschnitt			Vertikalschnitt		
c.	n.	t.	c.	d.	v.
8,0	8,0	8,0	8,0	7,5	7,5
8,0	8,0	7,5	8,0	5,1	6,7
8,0	7,2	8,3	8,0	7,2	7,2
8,0	6,8	7,8	8,0	7,4	6,3
8,0	6,1	8,3	8,0	6,4	6,4
8,0	9,1	7,5	8,0	6,4	6,4
8,0	8,0	8,0	8,0	6,3	5,9

Die hieraus sich ergebenden Mittelwerte sind:

Horizontalschnitt			Vertikalschnitt		
c.	n.	t.	c.	d.	v.
8,0	7,6	7,9	8,0	6,6	6,6

Dieses Resultat zeigt, wie ich glaube, deutlich, daß der horizontale Meridian der Retina einen konzentrischen Kreis um die Linse bildet — die Längenunterschiede zwischen 8,0, 7,6 und 7,9 mm liegen zweifellos innerhalb der Grenzen der Messungsfehler — daß aber die dorsalen und ventralen Netzhautpartien dem Linsenzentrum näher liegen als der horizontale Meridian der Netzhaut.

Die skiaskopische Ausmessung eines Acanthiasauges, dessen Linse gerade der Hornhaut äußerst nahe lag und von ihr nur durch einen etwa 0,2—0,3 mm betragenden Zwischenraum getrennt war, führte zu demselben Ergebnis. Es wurde der Einstellungspunkt für die zentrale (c.), nasale (n.), temporale (t.), dorsale (d.) und ventrale (v.) Netzhautregion ermittelt. Es ergaben sich die sehr genau gemessenen Fernpunktsdistanzen

c.	n.	t.	d.	v.
32	32	31,5	34	35 cm,

woraus wiederum das obige Ergebnis folgt¹⁾.

1) Das Resultat wäre vielleicht noch etwas markanter ausgefallen, wenn es möglich gewesen wäre, für die noch weiter vom Zentrum entfernten Netzhautpartien die Fernpunktsdistanz zu ermitteln. Dies verbot aber die bei Acanthias fast ständig vorhandene schwache Trübung der Hornhaut.

An einem anderen Tage jedoch, als die Pupille enger war und die Linse damit zugleich weiter innen lag, erhielt ich von demselben Auge die folgenden Werte der Fernpunktsdistanz, die von den obigen ganz, wie es erwartet werden muß, abweichen:

c.	n.	t.	d.	v.
33	32	33	31	31 cm.

Andere Acanthiasaugen, in denen die Linse vom Hornhautscheitel entfernt lag, lieferten die im folgenden angeführten Werte für die Fernpunktsdistanzen:

	c.	n.	t.	d.	v.
I	34	31	31,5	31,5	28
II	32	31	34	32	32,5
III	32	32	32	31	32
IV	34	37	34	34	34

Die hierbei vorkommenden Unregelmäßigkeiten (Iv., IIt., IVn.) beruhen vielleicht nur darauf, daß verschieden weit vom Zentrum entfernte Netzhautstellen ins Auge gefaßt wurden, oder sie scheinen nur zu besagen, daß die Lage der aus ihrer Normallage herausgebrachten Linse keine völlig bestimmte ist, ein Umstand, der wieder nur für die schon oben deduzierte Bedeutungslosigkeit dieser Linsenbewegungen für den Hai sprechen würde.

Das Auge von Chimaera zeigte fast regelmäßig eine Trübung des vorderen Linsenpols und ließ daher eine ophthalmoskopische Ausmessung zwar zu, doch lagen die beiden Grenzwerte einer jeden Messung ziemlich weit, nämlich 5—12 cm weit auseinander. Ein sicheres Ergebnis war daher von Chimaera nicht zu erlangen.

Zusammenfassung.

Wenn auch die mitgeteilten Untersuchungen in vielem unvollkommen und fragmentarisch geblieben sind, so glaube ich doch zu einer Reihe von Ergebnissen gekommen zu sein, von denen die wichtigsten hier nochmals zusammengefaßt werden sollen.

a) Biologisches.

Das Auge ist bei Selachiern weniger als bei Teleostiern ein für das Leben der Tiere wesentliches Organ, darauf deutet außer dem Benehmen der Tiere im Aquarium das definitiv erwiesene Fehlen der Accommodation und wahrscheinlich seine große Empfindlichkeit, die namentlich die Hornhaut betrifft, hin. Einen Ersatz dafür scheinen die Tiere in den vor-

züglich entwickelten Organen zur Empfindung des Geruchs und der Druckschwankungen (Gallertröhrensystem) zu haben. Bedeutungslos ist das Auge indessen keineswegs, wie die vielen optischen und anderweitigen Anpassungen desselben zeigen.

b) Physiologisches.

Die Irismuskulatur der Haie ließ sich nicht auf elektrischem Wege reizen. Belichtung bewirkt auch am enukleierten Auge Pupillenverengung. Dieselbe tritt auch beim Absterben der Iris ein. Beide Arten der Pupillenverengung bleiben bei Sauerstoffmangel aus. Diese Eigenschaften weisen auf Aehnlichkeiten der Irismuskulatur mit gewissen mesodermalen Chromatophoren hin, während erstere sich von gewöhnlichen Muskeln durch das Fehlen der direkten elektrischen Reizbarkeit der Fasern zu unterscheiden scheint.

Die blaugrüne Farbe des Tapetum weicht bei starker Belichtung (durch Sonnenschein) einem stumpfen Schwarz.

Der Sehpurpur verdeckt bei starker Entwicklung (also bei schwacher Belichtung) die blaugrüne Farbe des Tapetum.

Die *Conjunctiva corneae* scheint als eine für Wasser undurchlässige Membran zu fungieren.

c) Histologisches.

Das Endothel der Cornea fehlt.

d) Anatomisch-topographisches.

Wenn die Linse den Hornhautscheitel berührt — was bei *Spinax* und *Chimaera* immer der Fall ist, bei *Acanthias* nur, wenn die Pupille bei schwacher Beleuchtung dilatiert ist — so fällt der horizontale Meridian der Netzhaut mit einem konzentrischen Kreise um die Linse zusammen. Die dorsalen und ventralen Netzhautpartien liegen dagegen der Linse näher als der horizontale Meridian.

e) Vergleichend-anatomisches.

Gewisse Beobachtungen deuten darauf hin, daß die Vorfahren der heute lebenden Selachier im Auge einen *Processus falciformis* besaßen, der die Nerven und Gefäße des damals noch funktionsfähigen, jetzt rudimentären Linsenmuskels barg.

Literatur.

- ARNOLD, FR., Physiologie, Bd. II, 1841.
- BALLOWITZ, E., Ueber die Bewegungserscheinungen der Pigmentzellen. *Biolog. Centralbl.*, Bd. XIII, 1893.
- Die Nervenendigungen der Pigmentzellen, ein Beitrag zur Kenntniss des Zusammenhangs der Nerven mit dem Protoplasma der Zellen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LVI, 1893.
- BEER, TH., Die Accommodation des Fischeauges. *PFLÜG. Arch. f. d. ges. Physiol.*, Bd. LVIII, 1894.
- Die Accommodation des Cephalopodenauges. *Ibid.*, Bd. LXVII, 1897.
- Die Accommodation des Auges bei den Amphibien. *Ibid.*, Bd. LXXIII, 1898.
- BIEDERMANN, W., Ueber den Farbenwechsel der Frösche. *Ibid.*, Bd. LI, 1892.
- BREHMS Tierleben, 2. Aufl., Bd. VIII, 1879.
- BROWN-SEQUARD, M., Recherches expérimentales concernant l'action de la lumière et celle d'un changement de température sur l'iris, dans les cinq classes d'animaux vertébrés. *Compt. rend. de l'Acad.*, T. XXV, 1847.
- BRÜCKE, E., Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons. *Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wiss., Math.-nat. Kl.*, Bd. IV, Wien 1852.
- DEKHUYZEN, M. C., Ergebnisse von osmotischen Studien, namentlich bei Knochenfischen, an der biologischen Station des Bergenser Museums. *Bergens Museums Aarbog*, 1904.
- On the osmotic pressure of the blood and urine of fishes. *Koninklijke Akademie von Wetenschappen te Amsterdam*, 1905.
- EXNER, S., Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten, Leipzig und Wien 1891.
- FICK, A. E., Die Bestimmung des Brechzustandes eines Auges durch Schattenprobe (Skiaskopie), Wiesbaden 1891.
- FRANZ, V., Zur Anatomie, Histologie und funktionellen Gestaltung des Selachierauges. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. XL, 1905.
- FRORIEP, A., Die Entwicklung des Auges der Wirbeltiere, in: O. HERTWIG, *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*, Bd. II, Jena 1903.
- GEGENBAUR, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. I, Leipzig 1898.
- GRENACHER, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, Göttingen 1879.
- HELMHOLTZ, H. v., *Handbuch der physiologischen Optik*, 2. Aufl., Hamburg u. Leipzig 1896.
- HENSEN, V., Ueber das Auge einiger Cephalopoden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XV, 1865.
- HESSE, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. V (Polychäten). *Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, Bd. LXV, 1899.
- Untersuchungen etc. VI (Mollusken). *Ibid.*, Bd. LXVIII, 1900.

- HIRSCHBERG, Zur Dioptrik und Ophthalmoskopie der Fisch- und Amphibienaugen. *Archiv f. Physiologie*, Jahrg. 1882.
- HÖBER, R., *Physikalische Chemie der Zelle u. der Gewebe*, Leipzig 1902.
- KRUKENBERG, C. FR., Ueber die Mechanik des Farbenwechsels bei *Chamaeleon vulgaris*, Cuv. *Vergl. Physiol. Studien*, 1. Reihe, 3. Abteil., Heidelberg 1881.
- LEBER, TH., Die Zirkulations- und Ernährungsverhältnisse des Auges, in GRAEFE-SAEMISCH, *Handbuch der gesamten Augenheilkunde*, Bd. II, 2. Aufl., 1903.
- LEUCKART, R., Organologie des Auges, in: GRAEFE-SAEMISCH, *Handbuch der gesamten Augenheilkunde*, Bd. II, Leipzig 1876.
- LISTER, J., On the Cutaneous Pigmentary System of the Frog, *Philos. Transact. of the Royal Soc. of London*, Vol. CXLVIII, 1859.
- LODE, A., Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Farbenwechsels der Fische. *Sitzungsber. K. Akad. d. Wiss.*, Bd. XCIX, Heft 1, Abt. 3, 1890.
- MAGNUS, R., Beiträge zur Pupillarreaktion des Aal- und Frosch- auges. *Zeitschr. f. Biol.*, Bd. XX, 1899.
- MÜNCH, K., a) Ueber Nukleinspiralen im Kern der glatten Muskelzellen, b) Die sogen. Querstreifung der Muskelfaser, der optische Ausdruck ihrer spiraligen anisotropen Durchwindung. *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. LXII, 1903.
- Ueber die muskulöse Natur des Stromazellnetzes der Uvea. *Zeitschr. f. Augenheilkunde*, Bd. XII, 1904.
- Zur Anatomie des Dilatator pupillae. *Ibid.*, Bd. XIII, 1905.
- Ueber die Innervation des Stromazellnetzes der Iris. *Ibid.*, Bd. XIV, 1905.
- NAGEL, W. A., Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. *Bibliotheca zoologica*, Heft 18, 1904.
- PLATEAU, Sur la vision des poissons et des amphibies. *Acad. royale de Belgique. Extr. du T. XXXIII des Mém. couronnés* (zitiert nach BEER, 1894).
- PÜTTER, A., Die Augen der Wassersäugetiere. *Zoolog. Jahrbücher*, Abt. f. Anatomie, Bd. XVII, 1903.
- RABL, C., Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse. 1. Teil. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LXIII, 1898.
- RODIER, E., Sur la pression osmotique du sang et des liquides internes chez les poissons sélaciens. *Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, T. CXXXI, 1900, p. 1008.
- SCHWEIGGER, C., Ueber Refraktionsbestimmung durch die Beleuchtungsprobe. *Arch. f. Augenheilk.*, Bd. XX, 1889.
- SOLGER, B., Ueber pigmentierte Zellen und deren Zentralmasse. *Mitteil. d. naturw. Vereins f. Neu-Vorpommern u. Rügen*, Bd. XXII, 1890.
- STEINACH, E., Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris. II. Mitteilung. *Arch. f. d. ges. Physiol.*, Bd. LII, 1892.
- Ueber Farbenwechsel bei niederen Wirbeltieren, bedingt durch direkte Wirkung des Lichts auf die Pigmentzellen. *Centralbl. f. Physiol.*, Bd. V, 1892.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [NF_34](#)

Autor(en)/Author(s): Franz Viktor

Artikel/Article: [Beobachtungen am lebenden Selachierauge. 429-471](#)