

Ueber Stäbchen und Zapfen der Retina.

Von

Max Schultze.

Hierzu Taf. XIII.

Ich habe in meiner im 2. Bande dieses Archivs abgedruckten Abhandlung über die Netzhaut des Auges darauf hingewiesen, wie wichtig für eine Theorie des Sehvorganges die Trennung der percipirenden Elemente, der Stäbchen und Zapfen, in zwei wesentlich verschiedene Abtheilungen, in Innen- und Aussenglied zu sein scheine. Die einfachste Betrachtung musste lehren, dass es sich bei dieser Trennung u. A. um eine Vorrichtung handle, durch welche eine ansehnliche Menge des einfallenden Lichtes reflectirt werde. Um die physikalischen Vorgänge bei dem Durchgange der Lichtstrahlen hier genauer zu übersehen, genügte aber die bisherige Kenntniss der Structur- und Lichtbrechungsverhältnisse der Stäbchen und Zapfen nicht, und da ich mich in der angeführten Abhandlung wesentlich mit anderen Fragen zu beschäftigen hatte, verwies ich auf eine demnächst zu gebende ergänzende Mittheilung. Diese erlaube ich mir hier nachzubringen. Der Inhalt derselben ist freilich, der Natur des unseren optischen Hilfsmitteln sich vielfach entziehenden Gegenstandes gemäss, leider mehr geeignet neue Fragen anzuregen, als zu befriedigen. Dennoch ist aus demselben bereits der Versuch einer Theorie der Lichtperception hervorgegangen, über welchen der Schluss dieses Aufsatzes einige Andeutungen enthält.

Es kam mir bei den hier mitzutheilenden Untersuchungen wesentlich darauf an festzustellen, wie die Stäbchen und Zapfen im

lebenden Zustände aussehen, und nach welchen Richtungen hin die Aussen- und Innenglieder Verschiedenheiten darbieten. Man kann dabei nicht schnell genug sein, namentlich wenn man warmblütige Thiere vornimmt, wie schon Hannover sehr richtig hervorgehoben hat ¹⁾, dem wir die ersten ausführlicheren Angaben über Stäbchen und Zapfen verdanken. Ich untersuchte also die dem eben getödteten Thiere entnommene Retina zunächst immer in humor aqueus, vitreus oder Jodserum. Letztere Flüssigkeit ist bei kleinen Augen, welche nicht die genügende Menge Serum zur Anfertigung der mikroskopischen Präparate enthalten, sehr werthvoll, wenn auch die Veränderungen, welche die zersetzbarsten Theile der Retina nach dem Tode eingehen, in ihr oft etwas früher eintreten als in den Augenflüssigkeiten selbst. Um möglichst gute Präparate isolirter frischer Stäbchen und Zapfen zu erhalten, empfehle ich nach dem ersten Zerpupfen der Retina in Serum die grösseren Bruchstücke in einen neuen Tropfen derselben Flüssigkeit zu übertragen und erst in diesem nach abermaliger Anwendung der feinen Nadeln die Untersuchung vorzunehmen. Durch das erste Zerpupfen lösen sich eine Menge der leicht abfallenden Aussenglieder der Stäbchen ab und zwar gerade diejenigen, welche schon bei der Präparation gelitten hatten und bereits Veränderungen eingegangen sind. So bleiben in dem zweiten Präparate nur die besser conservirten übrig, auch ist das Gesichtsfeld nicht zu sehr mit frei schwimmenden Stäbchen und Bruchstücken von solchen erfüllt. Vor allen Dingen wird aber die Untersuchung der Zapfen durch diese Methode erleichtert, insofern diese Gebilde, welche ziemlich fest an der Retina haften, erst nach Ablösung eines Theiles der Stäbchen recht klar zum Vorschein kommen.

1. Die Stäbchen.

Das Auffallendste im Aussehen ganz frischer Stäbchen ist offenbar die scharfe Trennung in das Innen- und Aussenglied. Seit Hannover, welcher die beiden Theile vollkommen deutlich erkannt und abgebildet hat ²⁾, aber freilich deren Richtung verwechselte,

1) Müller's Archiv 1840, p. 320.

2) Recherches microscopiques sur le système nerveux 1841, Taf. IV, Fig. 52 vom Hecht, Taf. V, Fig. 60 vom Frosch.

indem er das Innenglied für den der Chorioides zugewandten Theil hielt, ist diese Trennung als eine auch an den frischesten Präparaten zu beobachtende und sehr in die Augen fallende erst von Braun¹⁾ und Krause²⁾ näher gewürdigt. H. Müller kannte dieselbe sehr wohl, neigte jedoch dazu, sie für eine Leichenerscheinung zu halten³⁾. Wie von den Zapfen längst bekannt ist, dass sie sich in einen Körper und das sogenannte Zapfenstäbchen scheiden, gerade so grenzen sich auch am Stäbchen zwei Theile ab, nur dass sie noch grössere Verschiedenheiten in ihrer Substanz darbieten. Braun zeigte, dass die Carminimbition nur die Innen- nicht die Aussenglieder färbt; ich beobachtete eine entgegengesetzte Wirkung der Ueberosmiumsäure, in deren Lösungen die Aussenglieder schwarz werden, während die Innenglieder wenigstens auf längere Zeit ungefärbt bleiben. Die durch Aufquellen zu erzielenden Veränderungen bei Zusatz von Wasser, verdünnten Säuren und Alkalien sind an beiden Theilen, wie unten näher geschildert werden soll, total verschieden. Endlich zeigt sich in den optischen Eigenschaften beider ein wesentlicher Unterschied. Abgesehen von dem verschiedenen Glanz, welcher auf verschiedene Brechungsindices deutet, scheiden sich Innen- und Aussenglied, wie ich kürzlich beobachtete, dadurch von einander, dass letzteres das Licht deutlich doppelt bricht, wovon an ersterem Nichts wahrzunehmen ist. Die grossen Stäbchen des Frosches, welche zu diesen Beobachtungen besonders geeignet sind, bieten auf einem Glimmer- oder Gypsplättchen, welches das Gesichtsfeld zwischen zwei Nicol'schen Prismen färbt, bei richtiger Orientirung das eigenthümliche Schauspiel, dass das Aussenglied eine vom Gesichtsfeld abweichende Färbung annimmt (z. B. gelb oder blau auf roth erster Ordnung), während das Innenglied die Farbe des Gesichtsfeldes beibehält. Die Doppelbrechung ist nicht sehr stark und bei den dünneren Stäbchen der Säugethiere minder auffallend. Eine optische Axe liegt in der Längsrichtung, mit Rücksicht auf diese sind die Stäbchen positiv doppelbrechend. Präparate der ganz frischen Froschetina in Serum, bei welchen die Stäbchen in situ geblieben und alle aufrechtstehend dem Beobachter zugekehrt sind, genügen zur Constatirung der Thatsache, dass das Licht bei Durchstrahlung der

1) Sitzungsber. der Akad. d. Wiss. zu Wien 1860, Octob. Bd. 42, p. 15.

2) Nachrichten von der Kön. Ges. d. Wiss. zu Göttingen 1861, No. 2.

3) Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. VIII, 1857, p. 8, 27, 47.

Längsrichtung keine Doppelbrechung erleidet. Die Bilder boten zwischen gekreuzten Nicols jedoch das Eigenthümliche, dass nur das Centrum der natürlichen Querschnitte der Stäbchen tief schwarz, der Rand eines jeden etwas heller erschien.

Die Verbindung von Aussen- und Innenglied wird vermittelt durch eine dünne Schicht einer besonderen, schwach lichtbrechenden Substanz, welche man die Kittsubstanz nennen könnte. Die sehr leicht eintretende Zerstörung dieser letzteren gibt Veranlassung zu der bei jeder, selbst der vorsichtigsten Manipulation an der frischen Retina sich vollziehenden Trennung von zahllosen Innen- und Aussengliedern, so dass die letzteren frei in der umgebenden Flüssigkeit herumschwimmen, während die ersteren grossentheils in Verbindung bleiben mit den übrigen Schichten der Retina. Beim Zerzupfen frischer Retina in Serum ereignet es sich aber namentlich bei Fischen sehr gewöhnlich, dass die Stäbchen mit den Innengliedern in Verbindung aus dem Zusammenhang gerissen werden. Solche isolirte Stäbchen sind dann vortrefflich geeignet, die Unterschiede und die Art des Zusammenhanges von Innen- und Aussengliedern zu beobachten, wie die Figg. 18 vom Hecht, 17 vom Aal, 16 vom Barsch, 15 von Salamandra maculata, 11 vom Frosch, 3 vom Schaaf zeigen. In allen Fällen ist das Innenglied gegen das glänzendere und demnach offenbar stärker lichtbrechende Aussenglied haarscharf abgesetzt, an seinem anderen Ende aber entweder mit einer kernhaltigen Anschwellung in unmittelbarer Verbindung (Fig. 11 a), oder, wie gewöhnlich bei den Fischen, in einen feinen blassen Faden ausgezogen, welcher eine ansehnliche Länge besitzen kann (Fig. 16, 17, 18 a). Dieser letztere ist die in die äussere Körnerschicht hineinreichende Stäbchenfaser, welche an erhärteten und macerirten Präparaten so schwer zu erhalten ist und früher oder später mit einem äusseren Korne in Verbindung tritt. Hie und da gelingt es durch Zerzupfung frische Stäbchen in dieser Verbindung in der befriedigendsten Weise zu isoliren, wie ich es z. B. beim Meerschweinchen gesehen und in Fig. 4 b abgebildet habe. Solche Präparate werden, denke ich, auch den letzten Zweifel gegen den Zusammenhang von Stäbchen mit äusseren Körnern lösen, da bei ihnen von durch Gerinnung erzeugten, nicht vorgebildeten Fäden und Verbindungen nicht die Rede sein kann. Die Faser ist von grosser Zartheit und Vergänglichkeit. Bei längerem Verweilen in Serum bilden sich an derselben Varicositäten, sodann schmilzt sie zu einem perlschnur-

förmigen Faden und endlich zu einigen kleinen Kugeln ein. Gewöhnlich nimmt man sofort nach der Gewinnung des Präparates am Ende der Faser eine kleine Anschwellung wahr, gewissermaßen die erste Varicosität, der sich dann später im Verlaufe des Fadens andere mehr oder minder deutliche zugesellen. Die Consistenz der Substanz, aus welcher der Faden gebildet, ist offenbar eine sehr geringe; nur so erklären sich die schnell nach dem Tode unter dem Uebergewicht der diffundirend wirkenden serösen Flüssigkeit auftretenden partiellen Anschwellungen und endlichen Auflösungen. Sie stimmt überein mit derjenigen der ähnlich feinen, blassen, marklosen Fasern der Opticusschicht der Retina, welche im frischen Zustande in Serum isolirt sich in ganz ähnlicher Weise allmählig verändern. Die Varicositäten, welche sich an diesen und den Stäbchenfasern zeigen, treten ebenso und noch exquisiter bei günstiger Erhaltung in dünnen Lösungen von Chromsäure oder Ueberosmiumsäure auf, wie ich in meiner letzten Abhandlung ausführlich beschrieben habe.

Natürlich muss, falls die Stäbchenfaser eine Nervenfasern ist, woran zu zweifeln kein Grund vorliegt, und für welche Ansicht die wichtigsten Thatsachen sprechen, in der Zwischenkörnerschicht und weiter in den übrigen Schichten der Retina ein Zusammenhang derselben mit Opticusfasern stattfinden. Ich habe diesen Zusammenhang in meinem letzten Aufsatz nirgends gezeichnet, weil ich ihn niemals gesehen habe. Wenn ich ihn aber auch in der schematischen Zeichnung Taf. XV, Fig. 2 nicht angedeutet habe, so ist dies ein Versehen, welches ich so schnell wie möglich wieder gut machen möchte, da es zu Missverständnissen Veranlassung geben könnte. Da ich die Stäbchen überall ausdrücklich als nervöse Gebilde bezeichne und dadurch ihre Continuität mit den Opticusfasern annehme, so kann zwar Niemand glauben, dass ich die knopfförmige Anschwellung der Stäbchenfaser an der Zwischenkörnerschicht als das natürliche und definitive Ende derselben ansehe, eine schematische Zeichnung wird aber die Fortsetzung zunächst in die Zwischenkörnerschicht hinein, also zwischen die hier verlaufenden Zapfenfasern anzugeben haben. Ich will nicht behaupten, dass Hasse, welcher kürzlich in den Göttinger gel. Anz. 1867, Bog. 11, p. 130 einige Beobachtungen über die Structur der Retina veröffentlichte, mich der Art missverstanden habe, dass er meint, ich liesse in Wirklichkeit die Stäbchenfaser knopfförmig an der Zwischenkörnerschicht enden. Seine

Darstellung könnte aber zu einem solchen Missverständniss Veranlassung geben. Ich verwahre mich also ausdrücklich gegen eine solche Ansicht. Welche Bedeutung nun die nach meinen Beobachtungen merkwürdig constante knopfförmige Anschwellung am untern Ende der Stäbchenfaser habe, vermag ich auch jetzt noch nicht anzugeben. Ich habe sie auch an Jodserumpräparaten vielfach wieder gesehen. Eine gewisse Aehnlichkeit derselben mit der Anschwellung der Zapfenfasern an derselben Stelle lässt sich nicht verkennen. Danach könnte sie, wie bei den Zapfen, eine Vorbereitung zur Theilung anzeigen. Hasse scheint (l. c. p. 136) glücklicher gewesen zu sein in der Verfolgung der Stäbchenfasern, wie ich. Er meint die von der Theorie geforderte Verbindung derselben mit den Nervenfasern der inneren Körnerschicht gesehen zu haben. Daneben muss ich aber doch die Treue meiner Darstellung für die von mir geschilderten knopfförmigen Anschwellungen der Stäbchenfasern Hasse gegenüber sehr bestimmt aufrecht erhalten.

Die Substanz des Innengliedes ist nicht bei allen Thieren durchaus homogen; in derselben scheidet sich vielmehr häufig eine hintere, dem Aussengliede zugewandte, anscheinend stärker lichtbrechende Abtheilung von halbkugeliger oder abgestutzt kegelförmiger Gestalt von der übrigen Masse deutlich ab (Fig. 11, a, Fig. 18 a). Dies ist am leichtesten an den grossen Stäbchen der Amphibien und beim Hecht zu sehen. Ein Körper von der Gestalt einer halbkugeligen oder planparabolisch gekrümmten Brennlinse bildet demnach das äussere Ende des Innengliedes, indem die plane Fläche dem Aussengliede zugekehrt ist und zugleich die Endfläche des Innengliedes bildet, während die gewölbte an die schwächer brechende Substanz des Innengliedes grenzt. Bei der sehr schnell nach dem Tode auch bei Aufbewahrung in Serum eintretenden Gerinnung und Gestaltveränderung der Stäbchen-Innenglieder tritt die körnige Trübung zuerst in dem linsenförmigen Körper auf. In manchen Fällen bin ich erst durch die Gerinnung auf einen solchen aufmerksam geworden, und ich wüsste der Behauptung nichts entgegen zu stellen, dass derselbe sich wirklich oft erst nach dem Tode als erste Leichenerscheinung schärfer differenzirt. Nach der körnigen Gerinnung des Innengliedes schmilzt dasselbe mit dem ihm ansitzenden Faden zu einem ovalen oder kugeligen Gebilde ein, welches dem Aussengliede lose anhängt, aber mit ihm in Zusammenhang bleibt, wie durch eine homogene Zwischensubstanz, mit ihm verklebt. Aussenglieder mit sol-

chen anhängenden, durch Gerinnung veränderten Innengliedern sind vielfach abgebildet worden, wobei die letzteren oft für aus ersteren ausgetretene Tropfen einer dem Nervenmark verwandten Substanz erklärt wurden. Man sieht dergleichen in jedem frischen Zerpupfungspräparat massenhaft herumschwimmen. Denn eine grosse Zahl der durch die Präparation aus der Lage gerissenen Innenglieder geht namentlich bei warmblütigen Thieren sofort die geschilderte Metamorphose ein.

Bei der ausserordentlichen Zersetzbarkeit des linsenförmigen Körpers ist eine Conservirung desselben in der Form, wie er sich gleich nach dem Tode zeigt, schwierig. Doch ist mir eine solche einige Male mit Hülfe von Flüssigkeiten, welche eine körnige Gerinnung verhindern und doch erhärtend einwirken, gelungen, so z. B. mit Ueberosmiumsäure, in welcher die Stäbchen des Frosches unter Umständen ein Ansehen wie Figur 11 h annehmen. Der linsenförmige Körper ist hier durch eine scharfe Grenzlinie und eine Andeutung schwärzlicher Trübung von dem ungefärbten Reste des Innengliedes unterschieden, während das Aussenglied eine tief schwarze Färbung angenommen hat. Auch in einer concentrirten Lösung von Kali bichromicum erhalten sich die Linsen der Froschstäbchen unter Umständen einige Tage lang deutlich.

Ueber die Art des Zusammenhanges von Innen- und Aussengliedern geben einigen Aufschluss Macerationspräparate, bei denen das Aussenglied noch wohlerhalten, das Innenglied aber stark gequollen ist. Jodserum leistet zu diesem Behufe die besten Dienste, indem dasselbe nur ganz langsam Veränderungen erzeugt, wobei etwaige Consistenzunterschiede oder Differenzirungen sich sehr scharf zu markiren pflegen. Einer solchen in glücklichem Momente abgebrochenen Maceration verdanken die in Fig. 5, b und c abgebildeten Präparate ihre Entstehung. Es sind Stäbchen vom Huhn, deren Innenglieder gequollen sind. Dabei hat sich auf ihrer Oberfläche eine hyaline Masse abgehoben, deren Grenzlinie man für eine Membran halten könnte. Diese umfasst in dem gequollenen Zustande auch noch die Basis des Aussengliedes, so dass es den Eindruck macht, als sei letzteres in das Innenglied eingesenkt. Man kann sich danach vorstellen, dass im Leben eine zarte Membran vom Innengliede auf das Aussenglied überspringe und auch die Kittsubstanz einschliesse. Ich möchte fast glauben, dass die Sache sich folgendermaassen verhalte. Aussen- und Innenglied haben eine ge-

meinschaftliche, sehr schwach brechende Grundsubstanz. In diese sind im Innengliede stärker brechende Moleküle eingelagert, und stellen u. A. den linsenförmigen Körper dar, welcher, wenn er vorhanden, immer das äusserste Ende des Innengliedes einnimmt. Das Aussenglied aber ist, wie wir gleich hören werden, von einer grossen Zahl sehr stark lichtbrechender Scheiben in dichter Aufeinanderlagerung eingenommen, zwischen denen nur minimale Schichten der schwachbrechenden Grundsubstanz persistiren. Durch diese Annahme einer für Innen- und Aussenglied gemeinschaftlichen Grundsubstanz, welche rein nur als scheinbarer Kitt zwischen beiden existirt, in dem Aussenglied Scheibchen, in dem Innenglied dagegen andersartig gruppirte Moleküle eingelagert enthält, würden sich die Quellungs-bilder erklären, und zugleich wäre dadurch trotz der scheinbaren Discontinuität von Aussen- und Innenglied die Continuität auf die einfachste Weise gerettet, welche, wie wir später sehen werden, für die Deutung der Theile beim Sehvorgange doch wahrscheinlich wird angenommen werden müssen.

An solchen in Jodserum macerirten Stäbchen sind mir öfter Bilder vorgekommen, welche für die Existenz einer, die Axe des Innengliedes einnehmenden feinen Faser sprechen, ohne dass ich jedoch im Stande wäre; schon jetzt eine ganz befriedigende Erklärung derselben abzugeben. Es handelt sich dabei, wie erhellt, um die von Ritter, Manz und Krause beschriebene Bildung, von der ich früher keine Spur entdecken konnte, so dass ich mich nicht geneigt fühlte zur Anerkennung ihrer Existenz. Was ich mit Rücksicht auf dieselbe hier anzuführen habe, ist Folgendes. An der Retina vom Huhn, welche 24 Stunden oder länger in Jodserum macerirt war, bemerkte ich in einem Theil der stark aufgequollenen, zu Kugeln umgewandelten Innenglieder eine kurze starre Faser von pfriemenförmiger Gestalt, ein Stiftchen, an einem Ende etwas dicker wie am anderen, welches in der gequollenen Kugel an irgend einer Stelle eingeschlossen lag (Fig. 5 c). Man kann sich beim Anblick derselben des Gedankens nicht erwehren, dass es sich hier um eine präformirte Bildung handle, welche auf Grund von Consistenzunterschieden durch die Maceration zur Ansicht gelangt. Minder stark gequollene Innenglieder zeigten denn auch diese Faser noch in situ, wie Fig. 5 b darstellt, wo das äussere Ende gegen den feinkörnig geronnenen Rest des linsenförmigen Körpers scharf abgeschnitten endigt. Auch in den Innengliedern von *Macacus cyno-*

molgus, dessen Retina ich noch warm in Jodserum brachte und in demselben mehrere Tage der Maceration unterwarf, traten Bildungen auf, welche auf die Anwesenheit einer consistenteren Centrifaser deuteten (Fig. 2 c). Die Aussenglieder zeigten sich zu birnförmigen Körpern eingeschrumpft, die Innenglieder körnig geronnen und partiell aufgequollen. An der Stelle, wo sie die *limitans externa* passieren (E), tritt aus ihnen ein feiner Faden hervor, welcher mit einem äusseren Korn in Verbindung steht. Dieser scheint aus einem Axenfaden des Innengliedes hervorzugehen, dessen etwas verbreitertes abgestutztes Ende die Grenzfläche des Innengliedes gegen das Aussenglied einnimmt. Ich halte es hiernach für möglich, ja wahrscheinlich, dass, wie Ritter und Krause annehmen, auch im Leben die Differenzirung im Innengliede in eine Rinde und einen centralen Faden vorhanden ist. Die Entscheidung darüber, wie sich hiermit die Existenz des linsenförmigen Körpers vertrage, ob derselbe mit dem Faden in Verbindung stehe, vielleicht eine Endanschwellung desselben darstelle oder wie sonst die Sache sich gestalte, muss ich späteren Untersuchungen vorbehalten.

Wir wenden uns jetzt zu den Aussengliedern. Wie ich schon früher angeführt habe¹⁾, zeigen dieselben beim Frosch im absolut frischen Zustande eine sehr deutliche parallele Längsstreifung (Fig. 11 a). Das Gleiche sieht man bei Triton (Fig. 14) und an den noch gewaltigeren Stäbchen von *Salamandra maculata* (Fig. 15). Auch bei Fischen, unter denen der Hecht besonders dicke Stäbchen besitzt, habe ich die Streifung wahrgenommen. Dieselbe tritt bei Einstellung auf die Oberfläche besonders scharf hervor, verschwindet aber nicht beim Senken des Tubus, so dass es nur den Eindruck macht, als reiche die Differenzirung durch die ganze Dicke des Stäbchens.

Neben dieser Längsstreifung besitzen immer einzelne Stäbchen schon am ganz frischen Präparate eine Andeutung von Querstreifen. Diese macht den Eindruck einer bald oberflächlicheren, bald tiefer gehenden Zerklüftung, und in der That entsteht bei weiterer Ausbildung derselben ein Zerfall in quere Scheibchen (Fig. 11 b; Fig. 15 c und d). Oft erstreckt sich diese Erscheinung schon nach kurzem Verweilen in Serum auf einen grossen Theil der isolirten Aussenglieder, in anderen Fällen bleibt sie länger aus. Verdünnung des

1) Bd. II. d. Archivs, p. 257, Taf. XIV, Fig. 1 c.

Serum mit Wasser beschleunigt die Zerklüftung, Aufenthalt in concentrirterem Serum verzögert sie. Längere Maceration in Jodserum bringt meist ein vollständiges Aufblättern in Scheiben hervor, so beim Huhn (Fig. 5 b und c). Diese Zerklüftung ist eine für die Aussenglieder der Stäbchen ganz charakteristische und für alle darauf untersuchten Wirbelthiere constante Erscheinung. Sie kennzeichnet die Aussenglieder als ganz eigenthümliche Gebilde und bietet, wie wir später sehen werden, das grösste Interesse in physiologisch-optischer Beziehung. Hannover ist der erste, welcher in seiner rühmlichen Abhandlung in Müller's Archiv v. J. 1840 diese Querstreifen beschrieb (p. 331) und in seinen *Recherches microscopiques* (Tab. V, Fig. 60) vom Frosch abbildet. Henle¹⁾ kennt sie von Reptilien und Fischen. Viele neuere Forscher thun ihrer beiläufig Erwähnung.

Während der ersten Veränderungen der Stäbchen in der angegebenen Richtung bleibt die Längsstreifung, die ich oben erwähnte, noch deutlich sichtbar (Fig. 11 b). Ja man beobachtet zuweilen bei den Stäbchen des Frosches, dass statt der Zerklüftung in Scheibchen Längsspalten auftreten (Fig. 11 g). Es gewinnen dadurch einzelne Stäbchen das Ansehen, als wenn sie einen oder mehrere Längskanäle enthielten. Liegt ein solcher central, so könnte man an Ritter's Angaben über einen nach seiner Meinung in den Stäbchen enthaltenen Axenfaden denken, von dem ich aber in den Aussengliedern bisher nichts entdecken konnte. Jedenfalls ist diese Zerklüftung der Aussenglieder in der Längsrichtung keine constante Zersetzungserscheinung, und in der Häufigkeit ihres Vorkommens nicht zu vergleichen mit der noch näher zu schildernden Zerfällung in Querscheibchen.

Diese tritt, wie gesagt, häufig ganz spontan bei Verweilung in Serum ein. Ohne dass die Art der Lichtbrechung sich ändert, ohne dass eine an Gerinnung erinnernde Veränderung in der feineren Structur erfolgt, tritt einfach eine Differenzirung von Blättern auf, die den Eindruck einer queren Spaltung in Scheiben macht. Es entstehen allmählig Zwischenräume, wo vorher keine waren, das Stäbchen verlängert sich dadurch beträchtlich, und seine Substanz zerfällt in stark lichtbrechende Scheiben. Dabei krümmt und biegt sich der vorher schnurgrade Stäbchencylinder, und die Scheibchen

1) Allgemeine Anatomie, 1841, p. 659.

klaffen an der convexen Seite der Krümmung weit auseinander, während sie an der concaven dicht zusammenliegen. Dass in diesem Zustande ein inniger Zusammenhang der Scheibchen nicht mehr statt hat, geht aus der sehr häufig zu beobachtenden Thatsache hervor, dass ein Stäbchen sich ein- zwei- auch öftere Male in scharfem Winkel umknickt, wobei in den glatt begränzten Bruchstücken die Scheibchenstructur mehr oder weniger deutlich hervortritt (Figur 17 b vom Aal). Einen ähnlichen Grund muss auch das an noch ganz unveränderten Stäbchen häufig zu beobachtende quere Durchbrechen oder Abknicken haben, wie es z. B. Fig. 16 a¹ vom Barsch, Fig. 18 a vom Hecht zeigt.

Vorsichtiger Zusatz von Wasser zu dem in Serum befindlichen Präparate befördert, wie erwähnt, das Hervortreten der Scheibenstructur in sehr auffallender Weise. Dabei findet wieder eine deutliche Verlängerung des Stäbchens aber keine Verdickung statt. Das Stäbchen muss also aus abwechselnden Scheiben leichter und weniger leicht quellbarer Substanz bestehen, von welchen die erstere in der Richtung der Längsaxe sich ausdehnt und dadurch die Scheiben der noch nicht veränderten Substanz auseinander treibt. Heftigere Einwirkung des Wassers bringt dann Formveränderungen der Stäbchen hervor, wie sie vielfach gesehen und meist als Gerinnungserscheinungen bezeichnet worden sind. Es beruhen dieselben, wie es scheint, wesentlich nur auf der verschiedenen Quellfähigkeit der beiden abwechselnden Substanzen. Zuerst biegt sich das Stäbchen hirtentstabförmig dann kreisförmig zusammen. Die zuerst bemerkbare Scheibenstructur wird bald unkenntlich, es treten auch wohl Quellungen nach der Dicke hinzu, deren erste Stadien ich oben beschrieb, und endlich ist aus den Stäbchen ein kugliges, tropfenförmiges Gebilde geworden (fig. 3 b, fig. 18 b, d). In demselben zeichnet sich noch eine stärker lichtbrechende Masse in eigenthümlicher, peripherer Anordnung aus. Es ist dies offenbar die schwerer quellbare, resistendere Masse der Scheibchen, welche jetzt eine Art Rinde um den kugligen Tropfen bildet. Man hat diesen mit ausgetretenem Nervenmark, mit Myelintropfen vergleichen wollen, und wiederholt eine Verwandtschaft der Veränderung der Stäbchen in Wasser mit der Gerinnung des Nervenmarkes betont. Von einer solchen kann im Ernst nicht die Rede sein, da die Gestaltveränderungen der Stäbchen von der Plättchenstructur abhängen, von der beim Nervenmark keine Andeutung vorhanden ist.

Ausgezeichnet schön treten die Scheibchen der Aussenglieder bei Behandlung mit durch Serum etwas verdünnter Essigsäure hervor, welche man am besten langsam an das Präparat herantreten lässt, um alle Stadien der Veränderung beobachten zu können. Unter geringer oder ohne Verlängerung des Stäbchens grenzen sich die Blätter so scharf von einander ab, dass stellenweise eine Zählung und Messung derselben möglich wird. Fig. 11, c stellt ein der Art durch Essigsäure aufgelockertes Aussenglied vom Frosch bei 1000mahliger Vergrößerung gezeichnet dar, Fig. 4 c ein gleiches vom Meer-schweinchen bei etwas geringerer Vergrößerung. Bei fortgesetzter Einwirkung etwas stärker zufließender Essigsäure verändert sich das Blid gewöhnlich schnell. Die bis dahin stark lichtbrechenden Scheiben verlieren unter starkem Aufquellen ihren Glanz und verschmelzen zu einer homogenen Masse. An Stelle des glänzenden Stäbchens liegt jetzt ein blasser, wurstförmiger Körper von der doppelten bis dreifachen Länge eines gewöhnlichen Stäbchens, in dessen schwach lichtbrechender Substanz sich keine andere Structur als eine Andeutung zartester welliger Längsstrichelung erkennen lässt (Fig. 11 d). Zu ganz ähnlichen Gebilden quellen die Stäbchen auch in verdünnter Salzsäure auf. Ich legte ein Froschauge 24 Stunden in eine Mischung von Salzsäure und Wasser 1 : 500 und öffnete sodann vorsichtig. Die Retina war in einen weichen Brei verwandelt, in welchem von den verschiedenen Schichten fast nur undeutliche Reste erhalten, die Stäbchen aber sofort erkennbar waren in der Form langer blasser Cylinder. Auch hier war keine andere Gestaltveränderung derselben als eine Streckung um etwa das Doppelte bis Dreifache der ursprünglichen Länge eingetreten (Fig. 11 f). Ihre Oberfläche war mit Pigmentmolekülen dicht besetzt, welche beim Frosch immer die ganzen Aussenglieder einhüllen. Von feinerer Structur zeigten diese gequollenen Stäbchen wiederum eine Andeutung zartester Längsstreifung, wie sie auch den mit Essigsäure behandelten zukommt. Aehnlich wirkt ferner verdünnte Schwefelsäure, während in Salpetersäure zwar die Plättchenstructur mehr oder minder deutlich hervortritt, das Aufquellen in der Richtung der Längsaxe ausbleibt. Bei schneller Einwirkung ziemlich concentrirter Essigsäure kommen nach den ersten Veränderungen bald Formen zum Vorschein wie Fig. 11, e. Die Quellung ist keine sehr ansehnliche.

In dem auffallendsten Grade äussert sich das Quellungsvermö-

gen der Aussenglieder bei Berührung mit stark verdünnter Kalilauge. Das Schauspiel, welches sich dem Beobachter darbietet in dem Momente, wo das Stäbchen von der langsam zufließenden Kalilauge erreicht wird, ist in der That äusserst überraschend. Von einem Ende zum anderen vorschreitend tritt zuerst Plättchenstructur und ansehnliche Streckung in die Länge auf. Sobald das Stäbchen das Ein- bis Zweifache der gewöhnlichen Länge erreicht hat, krümmt sich dasselbe in Schlangenlinien und unter fortgesetzter Verlängerung lebhaft hin und her, dass der Anblick vieler sich gleichzeitig so verändernder Stäbchen an das Gewimmel kleiner Rundwürmer erinnert. Dabei werden die kleinen Schlangen gleichenden Stäbchen immer blasser und auch dünner (Fig. 12 c, d). Anfänglich in gerader Linie ausgestreckt, kräuseln sie sich später auf einen ziemlich kleinen Raum zusammen, so dass es unmöglich wird die Länge genau zu bestimmen, welche sie angenommen haben, die oft das Zehnfache der ursprünglichen betragen mag. Zuletzt scheint von dem Stäbchen nur ein Häufchen blasser Kügelchen zurückzubleiben, die sich nicht auflösen. Die Stäbchen des Frosches, als die grössten der leicht zu Gebote stehenden, sind zur Anstellung dieses interessanten Versuches besonders geeignet. Die Quellung übertrifft Alles, was mir von ähnlichen Veränderungen je vorgekommen ist, und beweist jedenfalls, dass die Dichtigkeit, welche das Gewebe der Aussenglieder der Stäbchen in der Richtung der Längsaxe besitzt, eine aussergewöhnliche sein muss. Steht der Brechungsindex mit der Dichtigkeit im Verhältniss, wie sich annehmen lässt, so wird er also ein sehr hoher sein.

In der 35procentigen Kalilauge, welche zur Isolirung der Muskelfasern und anderer eiweissartiger Gewebselemente gute Dienste leistet, erhalten sich auch die Aussenglieder der Stäbchen mehrere Stunden ziemlich unverändert.

Setzt man zu einem in Serum gefertigten Präparate der Froschstäbchen Glycerin oder concentrirte Zuckerlösung, so tritt anfänglich eine geringe Schrumpfung der Stäbchen ein, wobei die Längsstreifung den Eindruck einer wellig gekräuselten Strichelung macht. Nach einigen Stunden, wenn unter den fortdauernden Diffusionsströmen unter dem Deckgläschen eine Ausgleichung der Flüssigkeiten stattgefunden hat, haben die Aussenglieder wieder ihr normales Aussehen angenommen, doch tritt jetzt bei vielen die Blätterstructur allmählig immer deutlicher hervor. In dieser erhalten sich

dann bei verhinderter Eintrocknung die Stäbchen mehrere Tage sehr schön, endlich verblassen sie aber und werden feinkörnig und unansehnlich, so dass sie auf die Dauer in diesen Flüssigkeiten nicht zu conserviren sind. War die Retina aber vorher der Einwirkung von Kali bichromicum, der Osmiumsäure oder anderer erhärtender Flüssigkeiten ausgesetzt, so verändern sich nachträglich die Aussenglieder in Glycerin gewöhnlich nicht mehr.

Die Messungen und Zählungen, welche ich an den Plättchen der Aussenglieder der Stäbchen angestellt habe, leiden an manchen Mängeln, bedingt durch die geringe Dicke der Scheibchen, ihre grosse Zahl auf kleinem Raum und die Unvollkommenheit der Hülfsmittel, durch welche die Zerklüftung möglichst deutlich hervorgebracht wird. So ist es mir oft erschienen, wenn ich die Maasse genommen hatte, als wenn einzelne Plättchen von noch geringerem Dicken-durchmesser vorhanden seien. Die Bestimmung der unteren Grenze für die Plättchendicke halte ich demnach für unsicher. Die obere Grenze ist leichter zu messen.

Da die Plättchen eines und desselben Aussengliedes für gewöhnlich Variationen in der Dicke nicht unterworfen zu sein scheinen, wäre die beste Methode der Messung offenbar die, erst die Länge des ganzen, unveränderten Aussengliedes zu bestimmen, nach der Zerklüftung die Plättchen zu zählen und darauf die Dicke des einzelnen zu berechnen. So maass ich z. B. beim Meerschweinchen die ganze Länge des Aussengliedes 0,014 mm., zählte nach Essigsäurezusatz 14—16 Plättchen, woraus sich die Dicke des einzelnen bei 16 auf 0,00087 mm. berechnet. Mein Freund W. Zenker, welcher sich aus später zu erwähnenden Gründen für die Entwicklung der Fortschritte in der Kenntniss der Structur der Aussenglieder auf das lebhafteste interessirt und selbst viele Beobachtungen anstellte, maass die Länge eines Aussengliedes beim Frosch 0,0228 mm., zählte nach der Zerklüftung 33 Plättchen, woraus sich 0,00069 mm. Dicke für jedes berechnet. Der schwierigste Theil ist die Zählung der Plättchen, welche meist ganz unmöglich wird durch eine ungleiche Einwirkung der die Zerklüftung bedingenden Reagentien. Für längere Stäbchen ist die Methode desshalb kaum anwendbar, abgesehen von der Schwierigkeit des Zählens so gleichmässig dicker Liniensysteme, wie die Grenzen der Scheibchen sie darstellen. Ich habe mich demnach meist auf die directe Messung getrennter, oder auf die Messung einiger weniger dicht bei einander liegender Scheib-

chen und nachträgliche Division mit dieser kleinen Zahl beschränkt. Dabei erhielt ich beim Frosch als Plättchendicke 0,0005 mm., bei Triton 0,00055 mm., bei der Taube 0,0006 mm., beim Huhn 0,00065. W. Z e n k e r maass unabhängig von mir bei Fischen 0,00068—0,0007, bei der Taube 0,0006 mm. Dabei muss ich auf den wichtigen Punkt aufmerksam machen, dass die einzelnen Plättchen in Essigsäure-Präparaten dünner erscheinen, als wenn sie durch Quellung in Serum isolirt sind. Dies beruht auf dem Umstande, dass durch Essigsäure die Plättchenstructur oft hervorgerufen wird ohne Verlängerung des Stäbchens. Wenn also im Leben die Plättchen eines neben dem anderen lagen, nur durch minimale und unmessbar feine Schichten der Zwischensubstanz getrennt, und durch die Säure plötzlich die Scheidung der Plättchen in continuo eintritt, so ist dies nicht anders erklärlich, als dass die einzelnen Plättchen sich in ihrer Substanz zusammenziehen. Dadurch rücken sie auseinander, so dass jetzt dicke Schichten von Zwischensubstanz zwischen ihnen sichtbar werden.. So erklärt sich die Zeichnung Fig. 4 c vom Meer-schweinchen, in welcher also die durch Essigsäure veränderten, starkbrechenden Plättchen nur etwa die Hälfte so dick sind als die oben angeführte Zahl 0,00087 mm.

2. Die Zapfen.

Mit den Stäbchen haben die Z a p f e n der Retina Manches gemein, zunächst dass sie Nervenendorgane sind wie jene, und im Besonderen, dass sie in ein Innen- und ein Aussenglied zerfallen, welche Theile in vielen Punkten mit den entsprechenden der Stäbchen übereinstimmen. Die Unterschiede aber sind wesentlich genug, um die Scheidung von Stäbchen und Zapfen festzuhalten, wie sie sich nach den Untersuchungen der letzten Jahrzehnte eingebürgert hat.

Die Zapfen haben bekanntlich meist ein bauchiges, flaschenförmiges Innenglied und ein konisches, oft sehr fein zugespitztes Aussenglied. Letzteres Merkmal trifft, so viel ich weiss, immer zu, die Form des Innengliedes dagegen ist nicht immer die typische. Namentlich bei den Zapfen der Vögel kommen Innenglieder vor, welche denen der Stäbchen gleichen, cylindrisch gestaltet oder selbst

fadenförmig verdünnt sind (fig. 6 a). Indem aber auch die Stäbchenaussenglieder eine Hinneigung zur conischen Gestalt zeigen können, wie z. B. bei *Rana*, bei *Triton* (Fig. 11 a, fig. 14 a a a), so dürfen wir uns vorbereitet halten, in einzelnen Fällen vollständige Uebergänge zwischen Stäbchen und Zapfen zu finden. Mir ist bisher kein vollkommen sicheres Beispiel der Art bekannt geworden, aber was ich bei *Triton* gesehen habe, veranlasst mich, bei diesen und den verwandten langschwänzigen Wasser-Amphibien solche Uebergänge zu vermuthen, die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Wirbelthiere wahrscheinlich aufgetreten sein werden und vielleicht noch jetzt zu beobachten sind.

Ausser der abweichenden Form der Aussenglieder ist auch eine Verschiedenheit in der Lichtbrechung und der chemischen Beschaffenheit gegenüber den entsprechenden Theilen der Stäbchen zu constatiren. Die Aussenglieder der Zapfen sind viel vergänglicher, zarter und deshalb schwieriger zu beobachten als die der Stäbchen. Auch im möglichst gut erhaltenen Zustande bieten sie bei vielen Thieren nicht den starken Glanz der Stäbchenaussenglieder dar, ihre Substanz scheint demnach ein geringeres Brechungsvermögen zu besitzen. In Ueberosmiumsäurelösung habe ich sie niemals schwarz werden sehen. Ihre Verwandtschaft mit den Stäbchenaussengliedern giebt sich aber sofort zu erkennen durch ihre Neigung, in Plättchen zu zerfallen. Diese ist so gross, dass es kaum gelingt bei noch so schneller Präparation frischer Augen in Augenflüssigkeiten ein Aussenglied ohne die Zerklüftung zu Gesicht zu bekommen. Die Aussenglieder der Stäbchen, welche doch zu den ziemlich vergänglichen Gebilden gehören, erscheinen unverwüstlich gegenüber den namentlich bei warmblütigen Thieren frisch kaum sichtbar zu machenden Zapfenaussengliedern. Auf diese schnelle Zersetzung nach dem Tode scheinen mechanische Insulten einen wesentlichen Einfluss auszuüben. Denn dass die chemischen Einwirkungen der umgebenden Flüssigkeiten es nicht allein sind, welche sie so schnell nach dem Tode zerstören, lehrt der Umstand, dass mitunter mitten zwischen unkenntlich gewordenen Zapfenstäbchen einzelne sich weit besser conservirt zeigen.

Diese Unterschiede zwischen den Aussengliedern der Zapfen und Stäbchen schwinden bei den Tritonen fast ganz.

Analog der Scheidung der Innenglieder der Stäbchen vieler Thiere in einen dem Aussengliede zugekehrten linsenförmigen Körper und

eine blässere innere Hälfte beobachtete ich auch an den Zapfen differente Abtheilungen. Ob dieselben aber schon im Leben getrennt sind oder erst durch die Zersetzung nach dem Tode hervortreten, konnte ich nicht mit Sicherheit entscheiden. So habe ich weder bei Fischen noch bei Säugethieren an den frischen Zapfen eine Andeutung der Trennung eines linsenförmigen Körpers wahrnehmen können, während dieser Körper in den Zapfen einer frisch in verdünnte Salpetersäure gelegten Retina von *Macacus cynomolgus* mit überraschender Deutlichkeit hervortrat (Fig. 2d). Im ganz frischen Zustande grenzt sich derselbe meist sehr deutlich ab bei Triton (Fig. 14), Rana (Fig. 13), ebenso bei *Emys europaea* (Fig. 9), und erscheint hier als ein durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen ausgezeichneter homogener Körper, welcher sehr schnell nach dem Tode körnig gerinnt, und dann immer noch von dem inneren Theile des Zapfen scharf abgegrenzt ist. In diesem Zustande sah ich Zapfen auch beim Huhn (Fig. 6 f). Nach Aufbewahrung in Ueberosmiumsäure tritt der in Rede stehende Körper oft mit überraschender Deutlichkeit hervor (Fig. 8 vom Falken), was durch eine schwärzliche Färbung desselben mit bedingt wird.

Bei Amphibien, Reptilien und Vögeln liegt in vielen Zapfen bekanntlich ein kugliges, einem Fetttropfen ähnliches, farbloses oder gefärbtes Gebilde (Fig. 6, 7, 8, 9, 10, 13). Dieses nimmt stets die äusserste Spitze des Innengliedes ein, so dass von der Substanz desselben keine sichtbare Spur mehr über diese Kugel gegen das Aussenglied hin hinausragt. Kommt daneben oder ohne die Kugel noch eine diffuse Pigmentirung des Zapfenkörpers vor, so betrifft diese entweder nur die äussere Hälfte wie bei *Lacerta* (Fig. 10) und ist scharf abgesetzt gegen die innere, oder erstreckt sich mehr diffus nach innen, wie bei der Taube (Fig. 7).

Ich kann in der Beschreibung der Zapfen nicht fortfahren, ohne einer besonderen Art derselben Erwähnung zu thun, welche so merkwürdig, wie sie in der Form auftritt, auch mit besonderen Functionen betraut sein dürfte. Es sind dies diejenigen, welche unter dem Namen der Zwillingszapfen von Hannover zuerst beschrieben worden, und, wie der Name andeutet, aus zwei innig mit einander verbundenen Zapfen bestehen, also Doppelzapfen darstellen. Veranlasst durch die Befunde bei Fischen, bei denen die Zahl der Doppelzapfen sehr gross ist, erklärte Hannover die Zapfen aller Thiere für Zwillinge. Es beruht dies auf einem Irrthum. Entspre-

chend den Angaben anderer Forscher, namentlich H. Müller's, finde ich bei Säugethieren und beim Menschen nur einfache. Dagegen kommen beim Frosch, wo H. Müller sie nicht fand, bei Triton, bei Reptilien und Vögeln ganz constant Doppelzapfen mit einfachen Zapfen gemischt vor.

Bei Fischen (*Perca*, *Esox*, *Cyprinus*) bestehen die Doppelzapfen aus zwei vollkommen gleichen, frisch ungefähr eiförmig aussehenden Innengliedern, welche sich an der Berührungsfläche gegenseitig abplatten (Fig. 16, b, c, d, Fig. 18 f). Die homogene, ziemlich stark lichtbrechende Substanz derselben zeigt keinerlei deutliche Differenzirung, hat aber eine grosse Neigung, sofort nach dem Tode körnig zu gerinnen. Bei der schnellsten Präparation des Auges findet man immer schon eine gewisse Zahl der Zapfen in dieser Weise verändert (Fig. 16 d, e). Auch durch die Gerinnung treten keine den oben geschilderten Abtheilungen entsprechende Scheidungen ein. Auch scheinen beide Hälften der Doppelzapfen sich ganz gleich zu verhalten, doch kommt es nicht selten vor, dass man die eine Hälfte bereits geronnen findet, während die andere noch homogen und glänzend aussieht. Dies beobachtete ich einige Male mit einer auffallenden Häufigkeit, so dass ich an vorgebildete Verschiedenheiten beider Hälften denken musste, von denen ich aber sonst nichts wahrnehmen konnte.

Wie die Innenglieder so sind auch die Aussenglieder der Doppelzapfen der Fische einander gleich. Dieselben stecken, wie alle Aussenglieder bei den Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln, ganz im Retinalpigment (vulgo Chorioidealpigment). Dies haftet ihnen in Form von Scheiden sehr innig an (Fig. 16 b), während die Aussenglieder der Stäbchen sich leichter aus den Pigmentscheiden herausziehen. So erklärt es sich, dass man im ganz frischen Zustande bei Fischen oft freie Zapfenaussenglieder gar nicht zu sehen bekommt, indem alle von Pigment umhüllt bleiben. Sind einzelne ausnahmsweise frei geworden, so zeigen sie immer die Plättchenstructur sehr exquisit (Fig. 16 c), sind aber meist kürzer als die Pigmentscheiden, jedenfalls von so verschiedener Länge, dass der Verdacht gerechtfertigt ist, bei vielen sei ein Theil des Aussengliedes in der Pigmentscheide stecken geblieben. Nach kurzer Maceration in Jodserum isoliren sich die Aussenglieder meist besser, sind aber stets in Plättchen zerfallen, deren Dicke wieder, wie bei den Stäbchen etwa zwischen $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$ und $\frac{2}{3}$ Mikromillimeter schwankt.

Eine gesetzmässige Verschiedenheit der Plättchendicke innerhalb eines und desselben Aussengliedes, nach welcher ich aus später zu erwähnenden Gründen suchte, so dass etwa successive nach der Spitze Zunahme oder Abnahme der Dicke erfolge, habe ich nicht wahrnehmen können. Solche in Plättchen zerklüftete Aussenglieder biegen sich oft, wie schon Hannover bemerkte, an der Spitze hakenförmig um (Fig. 16 d).

Gleichen sich bei den Fischen die beiden Hälften der Doppelzapfen, so weit ich gesehen habe, vollständig, so ist dagegen bei allen anderen Thieren, die solche Zapfen besitzen, eine sehr auffallende Verschiedenheit der beiden constituirenden Abtheilungen vorhanden. Es verbinden sich also zwei ungleiche Zapfen zu einem Zwilling. Dies Verhältniss scheint den bisherigen Beobachtern gänzlich unbekannt geblieben zu sein. Die Verschiedenheiten betreffen zunächst die Innenglieder. An einen langgestreckt eiförmigen Zapfenkörper legt sich dicht ein anderer an, dessen Gestalt retortenförmig genannt werden könnte, mit auswärts gerichtetem dünnen Hals und einwärts stehendem Bauch. Ersterer, den ich den Hauptzapfen nennen möchte, ist in der Höhe der membr. limitans externa zu einem dünnen Faden verschmälert, letzterer, der Nebenzapfen, hat hier seine grösste Dicke und ruht mit der bauchigen Anschwellung auf der genannten Membran, während er sein dünnstes Ende dem Aussengliede zukehrt, so z. B. beim Frosch (Fig. 13 c). Hier enthält ferner der Hauptzapfen die bekannte stark lichtbrechende, einem Fetttropfen ähnliche Kugel, während sich in dem Nebenzapfen keine Spur einer solchen vorfindet. Im Hauptzapfen grenzt sich ausserdem ein linsenförmiger Körper ab, im Nebenzapfen ist zwar auch eine Scheidung von innerer und äusserer Hälfte, aber die Grenzlinie kehrt ihre Convexität nicht nach Innen, sondern nach Aussen, und die Basis des Nebenzapfens erscheint eingenommen von einem eiförmigen glänzenden Körper. Was ferner sehr auffällig ist: der Körper des Nebenzapfens ist beträchtlich kürzer als der des Hauptzapfens, die Uebergangsstelle in das Aussenglied liegt am Hauptzapfen weiter nach Aussen, sie rückt am Nebenzapfen zurück. Dies gilt für den Fig. 14 c abgebildeten Doppelzapfen von Triton, für den Frosch (Fig. 13 c) und für die Vögel (Fig. 6 c Huhn und Fig. 8 a Falke). Bei Eidechse und Schildkröte, deren Doppelzapfen die Figuren 10 a und 9 a, c, d darstellen, ist mir dagegen diese verschiedene Länge der beiden Hälften nicht aufgefallen.

Wo Pigmentirungen in den Zapfen vorkommen, differiren dieselben stets in den beiden Abtheilungen der Zwillinge. Ich erwähnte schon, dass beim Frosch nur der Hauptzapfen die hier entweder farblose oder schwach gelb gefärbte, stark lichtbrechende Kugelberge, während im Nebenzapfen keine Andeutung derselben vorhanden sei. Dies gilt ebenso für die Schildkröte, wo die Kugel im Hauptzapfen eine orangegelbe Farbe besitzt (Fig. 9). Bei *Lacerta agilis* (Fig. 10) führen die Doppelzapfen citronengelbes Pigment in der eigenthümlichen Anordnung, dass im Hauptzapfen die gelbe Kugel, im Nebenzapfen ein diffuses gelbes Pigment liegt, welches letztere aber nur den äussersten Theil des Innengliedes einnimmt und an der Grenze des eiförmigen Körpers scharf abschneidet. Dies im ganz frischen Zustande beobachtete Verhalten spricht beiläufig in nicht zu unterschätzender Weise für die schon im Leben bestehende Abgrenzung der beiden oben erwähnten Abtheilungen der Nebenzapfen. Noch anders ist das Verhältniss beim Huhn (Figur 6 c). Hier sind die Doppelzapfen immer mit citronengelbem Pigment versehen, und während der Hauptzapfen die bekannte Kugel enthält, besitzt der Nebenzapfen an seiner schmalen Spitze eine minder intensiv gelb gefärbte, weniger stark glänzende gelbe Masse von abgestutzt kegelförmiger Gestalt, deren gerade Endfläche die Grenze gegen das Aussenglied bildet, deren parabolisch gekrümmte Oberfläche in das Innenglied hineinragt. Aehnlich Figur 8 a vom Falken nach Behandlung mit Ueberosmiumsäure, wo freilich die Farben nicht mehr zu unterscheiden sind.

Die Untersuchung der Aussenglieder bietet so grosse Schwierigkeiten dar, dass ich ausführlichere Angaben über die Verschiedenheiten derselben bei den beiden Abtheilungen der Doppelzapfen mir noch für später vorbehalten muss. Im Allgemeinen finde ich, dass der Hauptzapfen ein dickeres und deutlicher conisch gestaltetes Aussenglied trägt als der Nebenzapfen, dessen entsprechender Theil zwar auch conisch aber doch minder stark verjüngt zu sein scheint (z. B. Fig. 13 c). In Betreff der Länge der Aussenglieder wage ich noch keine bestimmten Angaben zu machen, da die Präparation meist schon Veranlassung zu Verkürzungen gibt. Zur Bestimmung der Länge dürften unter den obwaltenden Umständen in Ueberosmiumsäure oder anderen passenden Flüssigkeiten conservirte Augen den frischen vorzuziehen sein. Die Art der Lichtbrechung und die Vergänglichkeit ist auch bei den beiden Aussengliedern der Doppel-

zapfen nicht immer gleich. Doch beobachtet man an beiden die Plättchenstructur sehr deutlich.

Von Wichtigkeit muss es ferner erscheinen, festzustellen, wie die Verbindung dieser Doppelzapfen mit den Elementen der äusseren Körnerschicht zu Stande kommt. Dass bei den Fischen aus jeder Hälfte eine besondere Zapfenfaser hervorgeht, habe ich in meiner letzten Arbeit (dieses Archiv Bd. II. Taf. XI. Fig. 11) abgebildet. Für die übrigen Thiere habe ich keine so klaren Bilder erhalten können. Es hat mir hier meist den Eindruck gemacht, als wenn dem Doppelzapfen nur ein einziges Korn der äusseren Körnerschicht entspräche (Fig. 8 und 9 a), an welchem Korn ich einmal bei Triton (Fig. 14 c) eine helle Längslinie wie die Andeutung einer Zweitheilung wahrnahm.

Um nun zu den einfachen Zapfen zurück zu kehren, so muss ich über deren Verhalten bei verschiedenen Thieren noch einige Bemerkungen anschliessen. Für den Menschen befand ich mich ohne neues frisches Material. Erneute Betrachtung meiner in Müller'scher Flüssigkeit und Glycerin aufbewahrten Präparate lehrte, dass die Aussenglieder der Zapfen fast alle mehr oder minder deutlich Plättchenstructur angenommen hatten, wenn sie nicht durch Schrumpfung unansehnlich geworden. Von den dünnen Zapfen der Fovea centralis mit ihren langen feinen Aussengliedern habe ich nach einem solchen Präparate in Fig. 1 eine Zeichnung entworfen. Die Plättchendicke maass ich hier an verschiedenen Stellen zu 0,0005 bis 0,0008 Mm. Die Plättchen waren aber nur an wenigen Stellen mit der wünschenswerthen vollen Schärfe erkennbar. Mein Versuch, das hier Fehlende durch eine Untersuchung am frisch getödteten Affen zu ergänzen, scheiterte. Die Zapfen der Fovea centralis und ihrer nächsten Umgebung, welche ich von *Macacus cynomolgus* in Augenflüssigkeit isolirte, hatten alle ihre Aussenglieder verloren. Anders vermag ich mir die in Fig. 2 e von diesen Zapfen gezeichneten Bilder nicht zu erklären. Die Zapfenkörper oder Innenglieder boten vor der Gerinnung einen starken Glanz dar und eine unverkennbare Andeutung zarter Längsstreifung, welche von der Spitze ausging und nach der Basis undeutlicher wurde. Auch an den peripherischen Theilen der Affenretina wollte es mir nicht gelingen, deutliche Aussenglieder der Zapfen zur Ansicht zu bekommen. Etwas bessere Erfolge hatte ich bei wiederholter Untersuchung frischer Augen vom Schaaf, deren Zapfen (Fig. 3 c) deutlich in Plättchen zerfallene Aussenglieder aufwiesen.

Während bei den Vögeln die Doppelzapfen, soweit ich bis jetzt gesehen habe, immer nur gelbes Pigment enthalten, kommen einfache Zapfen mit gelben, orangefarbenen und tief rothen Farbstoffkugeln vor und endlich noch solche mit ungefärbter, fettartig glänzender Kugel. Die Länge der Aussenglieder dieser Zapfen ist Variationen unterworfen (Fig. 6a—d). In wie weit diese letzteren mit den Verschiedenheiten der Innenglieder coincidiren, wage ich bei der enormen Schwierigkeit der Conservirung der Aussenglieder noch nicht zu entscheiden. Die kürzesten finde ich bei kleinen Zapfen, die statt der gelben Kugel einen hellgelb gefärbten kleinen Kegel an der Grenze des Innengliedes enthalten (Fig. 6b). Die längsten Aussenglieder dagegen beobachtete ich an den Zapfen der Taubenretina, welche an dem roth gefärbten Theil der Netzhaut sitzen und ausser der rothen Pigmentkugel noch diffus vertheiltes rothes Pigment im Innengliede enthalten (Fig. 7). Gelingt es, diese Aussenglieder von der sie im Leben umhüllenden Pigmentscheide zu befreien, so bemerkt man, dass sie dieselbe Länge wie die Stäbchen-Aussenglieder besitzen. Ihre Zusammensetzung aus Plättchen ist meist sehr deutlich. Die Dicke dieser letzteren maass ich zu ungefähr 0,0007 mm. Durch Maceration einer frischen Retina vom Huhn in Jodserum erhielt ich neben den oben erwähnten Präparaten von gequollenen Stäbchen-Innengliedern mit einer centralen, an die Ritter'sche erinnernden Faser, eigenthümliche Bilder von Zapfen, wie Fig. 6e zeigt. Der gequollene Zapfenkörper ist am Ende von der Pigmentkugel, dahinter von einem Klümpchen körnig geronnener Masse eingenommen, hinter welcher ein Bündel feiner Fasern folgt, welches sich in die Basis des Zapfens fortsetzt. Ich vermute in dieser Bildung dieselben Fasern, welche ich bei menschlichen Zapfen gesehen und auf Taf. X, Fig. 8 in Bd. II dieses Archivs abgebildet habe. Durch eine glückliche Maceration, deren Grad aber schwer zu treffen ist, muss diese Bildung, wie das Beispiel vom Huhn zeigt, deutlicher zur Anschauung gebracht werden können.

Sehr auffallend sind die ausserordentlich kurzen Aussenglieder der Reptilien-Zapfen, wie Fig. 9 von *Emys*, Fig. 10 von *Lacerta* zeigen. Diesen Befunden gegenüber verdient hervorgehoben zu werden, dass beim *Chamaeleon*, welches nach H. Müller eine Fovea centralis der Netzhaut im Hintergrunde des Auges besitzt, die Aussenglieder an dieser Stelle an Länge bedeutend zunehmen. Frosch und Landsalamander haben bekanntlich sehr kleine Zapfen. Bei

ersterem finde ich ausser den bekannten mit glänzendem Fetttropfen, und den oben von mir beschriebenen Doppelzapfen noch einfache ohne die stark lichtbrechende Kugel (Fig 13 b). Triton entbehrt dieser Kugel in allen seinen Zapfen. Ich untersuchte Triton niger, cristatus und taeniatus. Die Zapfen haben bei diesen Thieren zum Theil recht ansehnliche Aussenglieder, so dass sie sich den verhältnissmässig kurzen Stäbchen nähern, deren Aussenglieder deutlich conische Gestalt besitzen. Wie bereits mitgetheilt wurde, kommen bei diesen Thieren einzelne Zapfen vor, welche geradezu als Uebergänge zu Stäbchen gelten können. Auch was Vergänglichkeit und Lichtbrechungsvermögen der Zapfenaussenglieder betrifft, so nähern sich diese Verhältnisse bei den Tritonen denen der Stäbchen durchaus.

E r g e b n i s s e.

Die ungewöhnlichen Schwierigkeiten, welche sich der Untersuchung der Endgebilde der Opticusfasern in der Retina entgegenstellen, erklären, dass Fortschritte in der Erkenntniss auf diesem Gebiete nur langsam erfolgen können. So ist an irgend einen Abschluss noch nicht entfernt zu denken, und jede allgemeine Betrachtung, welche an Vorkommen und Structurverhältnisse der verschiedenen Endgebilde anknüpft, kann schon durch die nächste Untersuchungsreihe ihren Boden und damit ihren Werth verlieren. Wenn ich also hier einige Schlussbetrachtungen anfüge, so bin ich mir des provisorischen Charakters derselben wohl bewusst. Doch hoffe ich, dass durch dieselben die gewonnenen Resultate in ein klareres Licht gesetzt und die Gesichtspuncte für neue Forschungen schärfer markirt werden.

Zunächst hebe ich hervor, dass sich immer deutlicher herausstellt, dass Stäbchen und Zapfen der Retina nicht, wie manche Forscher bisher annahmen, häufig in einander übergehen, sondern dass vielmehr solche Uebergänge, wenn sie überhaupt zu beobachten sind, zu den seltenen Vorkommnissen gehören müssen. Unter einer ganz ansehnlichen Reihe von mir untersuchter Thiere ist nur eine Gat-

tung, nämlich Triton, bei welcher der Unterschied zwischen Stäbchen und Zapfen sich zu verwischen beginnt. Die Verhältnisse sind hier der Art, dass die Zapfenaussenglieder nur etwas grösser, die Stäbchen etwas kleiner zu werden brauchen, um den Unterschied auszugleichen. Ich vermuthete, dass bei den verwandten geschwänzten Amphibien, namentlich den mit Kiemen athmenden Molchen, ähnliche und vielleicht noch entscheidendere Uebergangsformen gefunden werden. Die Aufmerksamkeit für solche Untersuchungen günstig situirter Forscher sei hiermit auf diesen Punct gelenkt. Da die Enucleatio bulbi keine lebensgefährliche Operation ist, entschliesst sich vielleicht der glückliche Besitzer eines lebenden *Cryptobranchus Japonicus* dieselbe vornehmen zu lassen behufs Feststellung der Thatsache, ob dieser Salamander, der in mancher anderen Beziehung sich als ein Aristokrat mit reinem, in antediluvianische Zeiten hineinragendem Stammbaum zu erkennen gibt, sich auch von der Neuerung fortschrittlicher Tendenzen freigehalten hat, neben den zur Lichtempfindung vollkommen ausreichenden Stäbchen auch noch die verfeinerter Empfindung dienstbaren Zapfen zu besitzen.

Wir wissen von der Vertheilung der Zapfen und Stäbchen bei den Wirbelthieren so viel, dass wir die Hypothese aufstellen dürfen, die Stäbchen seien, wie sie in physiologischer Beziehung das einfachere Element darstellen, auch in phylogenetischer Beziehung das primäre, aus dem sich allmählig die Zapfen herausgebildet haben. Es gründet sich diese Hypothese auf die Beobachtung, dass die Stammeltern der Wirbelthiere nur Stäbchen besitzen, nämlich die *Petromyzon* und die *Plagiostomen*. Wie die Neunaugen, die Rochen und Haifische als die ältesten Fische unseres Erdballes nur mit Stäbchen in ihrer Retina ausgerüstet sind, so scheint sich diese Eigenthümlichkeit auch noch auf die Ganoiden zu erstrecken, von denen bekannt ist, dass sie in der Phylogenese den Knochenfischen vorausgingen. Nach Leidig besitzt der Stör nur eine Art Elemente in der Stäbchenschicht. Ihren Aussengliedern nach gleichen sie durchaus Stäbchen. Im Innengliede aber sollen sie einen farblosen Fetttropfen besitzen, was wieder an Zapfen erinnert, wie sie sich bei Amphibien und Reptilien vorfinden. Von der Netzhaut anderer Ganoiden wissen wir gar nichts. Ihre Untersuchung dürfte die interessantesten Aufschlüsse über die allmähliche Entwicklung der Zapfen gewähren. Unter den Knochenfischen kenne ich nur einen Fisch ohne Zapfen, es ist dies der Aal. Ob der Mangel an Zapfen

bei diesem Thiere auf eine niedere Stellung in dem Stammbaum der Fische hinweist, wie sie E. H a e c k e l's glorreichem Versuche einer phylogenetischen Eintheilung der Thiere zufolge die Aalkinder (Enchelygenen) in der That einnehmen ¹⁾, oder auf eine rückschreitende Metamorphose zu beziehen ist, lasse ich dahin gestellt. Der Aal soll das Dunkle lieben, er könnte möglicherweise wie die Eulen und Fledermäuse, Maulwurf und Igel durch Rückschritte die Zapfen eingebüsst haben, welche den anderen Knochenfischen sehr verbreitet zukommen. Jedenfalls bietet, wie erhellt, eine nähere Nachforschung nach den Formen der percipirenden Elemente der Netzhaut, namentlich bei denjenigen Fischen, welche als directe Nachkommen der ältesten Knochenfische unserer Erde angesehen werden können, also den Physostomen, ein nicht geringes Interesse.

Nachdem man auf die scharfe Scheidung des Innen- und Aussengliedes an den Stäbchen und Zapfen aufmerksam geworden war, musste es von besonderer Wichtigkeit erscheinen, zu entscheiden, ob diese Verschiedenheit auch im lebenden Zustande existire, und welches Ansehen überhaupt nach Structur und Lichtbrechungsverhältnissen die Innen- und Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen im möglichst frischem Zustande darbieten. Die hier mitgetheilten Untersuchungen haben, soweit sich von dem ganz frisch angefertigten mikroskopischen Präparate auf den Zustand im Leben schliessen lässt, für die präformirte Trennung der beiden Glieder und zwar sowohl bei Stäbchen als bei Zapfen entschieden. Innen- und Aussenglieder sind total verschiedene Gebilde. Die Natur der ersteren stimmt mit der zarter Nervenendfasern, nackter Axencylinder oder verwandter sehr vergänglicher eiweissartiger Elementartheile überein, Letztere documentiren sich durch ihre Plättchenstructur als durchaus eigenthümliche Apparate. Auch die Innenglieder bieten Andeutungen einer feineren Differenzirung, zunächst in dem oft schon im ganz frischen Zustande erkennbaren planconvexen, linsenförmigen Körper von homogener Beschaffenheit. Sodann mehren sich die Anzeichen, dass in ihnen ein Axenfaden enthalten sein könne, von dem zuerst Ritter als eines die ganze Länge der Stäbchen durchziehenden Fadens Mittheilungen machte, dessen Anwesenheit Krause dagegen auf die Innenglieder beschränkt wissen wollte.

1) Generelle Morphologie Bd. II, p. CXXVII.

Die Differenzirung der Aussenglieder haben wir uns nach den durch Quellung entstehenden Bildern der Art zu denken, dass planparallele, messbar dicke Plättchen einer stark lichtbrechenden mit unmessbar dünnen Schichten einer minder stark brechenden Substanz abwechseln. Durch Quellung der letzteren und Zerstörung derselben kommen erstere zum Vorschein und trennen sich ganz von einander. Um auch diese Plättchen zum Aufquellen zu bringen, bedarf es stärker einwirkender Agentien, z. B. der verdünnten Kalilauge. Welche Bedeutung die Längsstreifung habe, welche die dicken Stäbchen von Fröschen, Tritonen, Salamandern und manchen Fischen im ganz frischen Zustande so deutlich zeigen, lasse ich dahin gestellt. Dass dieselbe auf eine faserige Structur der Aussenglieder deute, wird durch die in ihnen manchmal in der Längsrichtung auftretenden Spalten und Lücken bestätigt, aber wie tief diese Differenzirung ins Innere reiche, vermag ich nicht anzugeben. Den Plättchenzerfall hindert sie ebensowenig wie die Fibrillenstructur des quergestreiften Muskelprimitivbündels das Zerfallen in Scheibchen.

Was die Zapfen betrifft, so habe ich festgestellt, dass ihre Aussenglieder ebenfalls die Plättchenstructur in exquisiter Ausbildung besitzen und sich durch dieselbe scharf von den Innengliedern, den sogenannten Zapfenkörpern absetzen. Aber der Unterschied in der Lichtbrechung der beiden Theile ist bei den Zapfen oft geringer als bei den Stäbchen, die Grenze daher nicht immer so scharf gezeichnet. Ja, es kann an erhärteten Präparaten, z. B. in Müller'scher Flüssigkeit oder in Ueberosmiumsäure conservirten Augen, vorkommen, dass die Grenzlinie kaum wahrnehmbar ist und ein allmählicher-Uebergang stattzufinden scheint. So z. B. bei den Zapfen der Fovea centralis des Menschen. Die Plättchenstructur, welche hier allein über die Lage der Grenzlinie entscheiden könnte, ist an solchen Präparaten oft nicht sichtbar, wenn sie nämlich ganz frisch in solche Lösungen eingelegt wurden, welche ihrer Concentration nach keine Quellung erzeugen konnten. Die Form der unveränderten Zapfen-Aussenglieder ist immer die conische. Ihre Substanz ist viel vergänglicher und schwieriger zu conserviren als die der entsprechenden Theile der Stäbchen, namentlich scheint die Zwischensubstanz zwischen den Plättchen noch viel leichter quellbar, da es, wenigstens bei warmblütigen Thieren, kaum gelingt, frisch ein nicht in Plättchen zerfallenes Aussenglied eines Zapfens zu Gesichte zu bekommen. Es wäre daher möglich, dass die Zapfen-

Aussenglieder schon im Leben die Plättchenstructur deutlich erkennen liessen, während sie bei den Stäbchen erst durch Quellung sichtbar wird. Die Innenglieder der Zapfen enthalten häufig einen stark lichtbrechenden, gefärbten oder ungefärbten kugligen Körper, welcher genau das dem Aussengliede zugewandte Ende einnimmt, daneben oft noch einen minder stark brechenden linsenförmigen Körper analog dem der Stäbchen. In wie weit die faserige Beschaffenheit des übrigen Theiles des Innengliedes oder, beim Fehlen dieser Linsen und Kugeln, des ganzen Innengliedes sich allgemein verbreitet zeigt, bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten. Durch Maceration in Jodserum ist es mir neuerdings nur beim Huhn gelungen, die faserige Beschaffenheit, welche ich früher beim Menschen nachwies (Bd. II. Taf. X, Fig. 8), zu erkennen. Von hohem Interesse, wenn auch zunächst physiologisch mehr ein Curiosum, erscheint die grosse Verbreitung der Doppelzapfen, die bisher mit Sicherheit nur bei den Fischen bekannt, von mir bei Amphibien, Reptilien und Vögeln in grosser Verbreitung nachgewiesen sind. Bei allen diesen Thieren, mit Ausnahme der Fische, bieten beide Hälften der Doppelzapfen sehr auffallende Verschiedenheiten dar.

Ich füge zum Schluss einige Bemerkungen über den Einfluss der Stäbchen und Zapfen auf den Gang der Lichtstrahlen an. Die scharfe Abgrenzung, welche namentlich an den leicht zu beobachtenden Stäbchen die Innen- und Aussenglieder scheidet und durch das verschiedene Lichtbrechungsvermögen der aneinandergelagerten verschiedenen Substanzen bedingt ist, macht es unzweifelhaft, dass Lichtstrahlen, welche in schiefer Richtung die Grenzfläche des Aussengliedes gegen das Innenglied treffen, je nach der Grösse des Einfallswinkels und der Differenz im Brechungsindex, total oder partial reflectirt werden. Ich habe bereits in meiner letzten Abhandlung über die Retina (Bd. II, p. 234 und 259) auf diese nothwendige Reflexion aufmerksam gemacht und die Vermuthung aufgestellt, dass, da gemäss den früher von Brücke aufgestellten Betrachtungen auch im Aussenglied selbst und am Tapetum, wenn ein solches vorhanden, noch Licht reflectirt werde, möglicher Weise die Innenglieder allein die percipirenden, die Aussenglieder aber nur spiegelnde Theile seien. So kam ich zu der Hypothese, dass im Wirbelthierauge mit seinen eigenthümlichen Endgebilden der Opticusfasern nur reflectirtes Licht percipirt werde, also Licht, welches auf die Endflächen der Innenglieder auftrifft, nachdem es von

den Aussengliedern in irgend einer Weise zurückgeworfen wurde. Die Constanz und eigenthümliche Regelmässigkeit der Plättchenstructur der Aussenglieder, welche ich damals noch nicht kannte, muss einen weiteren Beweis für die Bedeutung abgeben, welche die Aussenglieder als reflectirende Apparate besitzen. Denn ist die Structur der letzteren eine solche, wie oben ausgeführt worden, so muss jedes der durch minimale Mengen einer Zwischensubstanz geschiedenen Plättchen wieder wie ein Spiegel wirken, so dass bei dem Durchgange des Lichtes durch das Aussenglied in einer Richtung, bei welcher nicht sofort an der ersten Grenzfläche totale Reflexion stattfand, doch successive alles Licht zur Reflexion gelangen kann. Es ist dasselbe Verhältniss, welches bedingt, dass ein Satz Glasplatten für bestimmte Strahlen ein besserer Spiegel ist als eine einfache Platte.

Um aber den gerade einfallenden und deshalb nur in geringem Maasse zur Reflexion gelangenden Strahlen eine schiefe Richtung zu geben, bevor sie das spiegelnde Aussenglied erreichen, dazu erscheint der linsenförmige Körper (Fig. 11 a) geeignet, welcher in seiner Wirkung natürlich durch solche farbige oder farblose kuglige Körper, wie sie in den Zapfen der Frösche, Reptilien und Vögel vorkommen (Fig. 13, 10, 9, 6), noch bedeutend unterstützt wird.

So drängt denn Alles dazu, der Reflexion des Lichtes durch die Aussenglieder eine bedeutende Rolle beim Sehvorgange zuzuwenden. Welcher Art diese Reflexion ist, dürfte freilich bei unserer Unbekanntschaft mit den Brechungscoefficienten der bezüglichen Substanzen und der Unmöglichkeit, den Gang der Lichtstrahlen durch die Retina, bevor sie die Aussenglieder erreichen, genau festzustellen, zunächst noch in Dunkel gehüllt bleiben. Jedenfalls muss sie nach Entdeckung der Plättchenstructur als eine unendlich viel complicirtere erscheinen, als ich früher angedeutet habe. Dadurch ändert sich aber auch meine Ansicht über die Lage des Ortes, wo die Perception des Lichtes stattfindet, indem ich mich jetzt wieder der von mir früher gehegten, von Hensen vertretenen Annahme zuwende, dass die Aussenglieder die percipirenden Elemente seien. Durch die Quellungserscheinungen an Aussen- und Innengliedern bin ich, wie oben auseinandergesetzt wurde, bezüglich des Zusammenhanges beider zu der Ansicht gelangt, dass sie eine gemeinschaftliche, schwach lichtbrechende Grundsubstanz haben, welche im

Aussenglieder durch die Einlagerung der zu Plättchen gruppirten stark- und doppelbrechenden Moleküle, im Innengliede durch andere, minder auffallende körnige und vielleicht faserige Bildungen ausgezeichnet sei, in der Kittsubstanz aber sich rein erhalten zeige. Ist diese Grundsubstanz, wie durchaus wahrscheinlich, Nervensubstanz, nimmt sonach auch das Aussenglied an der nervösen Natur der Stäbchen und Zapfen Theil, so könnten die complicirten Reflexionsphänomene in und zwischen den Plättchen eine Wirkung auf die Nervensubstanz ausüben, welche die erste Veranlassung zur Perception wird. Mit anderen Worten, die Bewegung des Lichtes in den complicirt geschichteten Aussengliedern kann den specifischen Sinnesreiz abgeben zur Einleitung der Nervenleitung. Diese Ansicht hat eine bestimmte Form angenommen in einer demnächst ausführlich zu erörternden Betrachtung meines Freundes W. Zenker. Derselbe kam nach Kenntnissnahme der anatomischen Verhältnisse von Zapfen und Stäbchen und meiner Betrachtungen über die in ihnen nothwendig zu Stande kommende Reflexion auf die offenbar sehr fruchtbare Idee, dass durch diese Reflexion die laufenden in stehende Lichtwellen umgewandelt werden. Dazu gehört ein System spiegelnder Flächen, wie sie in den Aussengliedern gegeben sind, und ein Abstand der spiegelnden Flächen um $\frac{1}{2}$ oder ein Vielfaches von $\frac{1}{2}$ der Länge der laufenden Lichtwelle. Wir müssen also auf die Plättchendicke, deren Maasse oben mitgetheilt wurden, eingehen und für jede Farbe des sichtbaren Theils des Spectrum eine besondere Plättchendicke voraussetzen, welche unter Berücksichtigung des Brechungsindex der Substanz der Aussenglieder in dem geforderten Verhältniss zu der Länge der laufenden Lichtwellen stehen müsste. Die oben angeführten Maasse von circa 0,0005—0,0008 mm. für die Plättchen entsprechen ungefähr den Längen der laufenden Wellen vom violetten bis zum rothen Ende des Spectrum in einer Substanz, welche das Licht etwas schwächer bricht als Luft, in welcher letzteren diese Wellenlängen etwa 0,0004—0,0007 betragen. Die Uebereinstimmung ist gewiss sehr merkwürdig.

Eines Punctes will ich hier nur noch Erwähnung thun, welcher in der Reflexionstheorie eine Erklärung zu finden geeignet ist, ich meine den Einfluss, welchen verschieden lange Aussenglieder auf den Sehaect ausüben. Je länger diese Theile entwickelt sind, um so mehr spiegelnde Plättchen werden sie enthalten können, um so vollständiger werden sie das Licht zur Reflexion bringen, respective in stehende Wellen um-

wandeln. Hiermit stimmt überein, dass sehr lange Stäbchen-Aussenglieder vor allen bei den Nachtthieren, namentlich den Nachtvögeln, den Eulen (vergl. Bd. II, Taf. XI, Fig. 11c) vorkommen. An der menschlichen Retina aber finden sich die längsten Aussenglieder an den Zapfen der Fovea centralis, an welcher Stelle eine sehr eigenthümliche Einrichtung die Verlängerung derselben ermöglicht (vergl. Bd. II, Taf. XIII, Fig. 1).

Erklärung der Abbildungen auf Taf. XIII.

Die Vergrößerung ist, wo sie nicht besonders angegeben worden, ungefähr 500

Fig. 1. Zapfen der Macula lutea und Fovea centralis des Menschen, von einem wegen Staphylom enucleirten und einige Tage in Müller'scher Flüssigkeit aufbewahrten Auge.

Fig. 2. Von einem Affen (*Macacus cynomolgus*); a Stäbchen frisch in Glaskörperflüssigkeit mit bereits feinkörnig geronnenem Innenglied; b Stäbchen-Aussenglied nach Zusatz von Essigsäure; c Stäbchen nach Maceration in Jodserum, die Aussenglieder** sind geschrumpft, die Innenglieder körnig geronnen und partiell aufgeschwollen. An der Stelle ihrer Befestigung an die Limitans externa (ϵ) geht aus ihnen ein feiner Faden hervor, welcher mit einem äusseren Korn in Verbindung steht. Dieser scheint aus einem Axenfaden des Innengliedes zu entspringen; d Zapfen nach Maceration in verdünnter Salpetersäure. In den Zapfenkörpern oder Innengliedern hat sich eine glänzende vordere Abtheilung von einer körnigen inneren geschieden; e Zapfen der Macula lutea frisch; ob die Aussenglieder vollständig erhalten sind, muss als zweifelhaft gelten.

Fig. 3. Vom Schaaf; a Stäbchen frisch mit verschiedenen Formen der Innenglieder, welche z. Th. sofort durch Gerinnung eine kuglige Gestalt angenommen haben. Die in einen feinen Faden ausgezogenen Innenglieder sind die dem lebenden Zustande entsprechenden, welche man selten isolirt zu sehen bekommt; b Stäbchen-Aussenglieder nach Zusatz von ein wenig Wasser in

Plättchen zerfallen, umbogen, abgebrochen und endlich durch kreisförmiges Umbiegen und Quellen zu kugligen Gebilden umgewandelt; c Zapfen frisch, mit bereits in Plättchen zerfallenen, auch wohl nicht mehr in ursprünglicher Länge erhaltenen Aussengliedern.

Fig. 4. Vom Meerschweinchen; a und b Stäbchen frisch mit den Innengliedern isolirt, bei b der Zusammenhang mit einem äusseren Korn erhalten, in welchem letzteren eine Andeutung der Querstreifung zu sehen ist. Die Nervenfasern endigt mit einer am wahrscheinlich abgerissenen Ende, wie durch Abschmelzen entstandenen spindelförmigen Anschwellung; c Stäbchen-Aussenglied durch Behandlung mit Essigsäure in Plättchen zerlegt.

Fig. 5. Stäbchen vom Huhn; a und d frisch, letzteres mit einem vom Innenglied theilweise getrennten, wie abgebrochenen Aussengliede. Am rechten Rande besteht eine Verbindung zwischen Aussen- und Innenglied, welche wie eine zarte Haut aussieht; b und c nach 24stündiger Maceration in Jodserum. Die Aussenglieder sind in Plättchen zerfallen, die Innenglieder sehr stark gequollen. Bei b sieht man im Innengliede eine feinkörnig geronnene Masse; dieselbe entspricht dem linsenförmigen Körper von d, welcher immer stark körnig gerinnt, unterhalb derselben ragt in das gequollene Innenglied eine Faser, wie ein Stift, gegen die feinkörnige Masse hinauf, an welcher dieselbe scharf abgeschnitten endigt. Bei c liegt dieser Stift frei in dem zu einer Kugel aufgequollenen Innengliede. Ob hier eine constante Bildung vorliegt, die etwa mit den von Ritter und Krause erwähnten Centralfasern der Stäbchen identisch ist, bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten.

Fig. 6. Zapfen vom Huhn; a—d frisch, in wie fern bei diesen die Aussenglieder in ganzer Länge erhalten sind, bleibt zweifelhaft; a mit rothen oder gelben Kugeln; b mit kleinem gelbem kegelförmigem Körper; c Zwillingzapfen, wie sie sehr zahlreich vorkommen, aber immer nur mit gelbem Pigment; d mit kleiner farbloser Kugel; e Zapfen nach 24stündiger Maceration in Jodserum; hinter der gelben Kugel liegt ein Klümpchen körnig geronnener Masse, an diese schliesst sich ein feinfaseriger Streifen an, der bis zur Basis des Zapfens reicht; f Zapfen mit beginnender Gerinnung; g in Plättchen zerfallene Aussenglieder von Zapfen.

Fig. 7. Von der Taube frisch; a drei Zapfen und ein Stäbchen von dem intensiv roth gefärbten Theil der Retina, mit ihren Aussengliedern aus den Scheiden des Retinapigments herausgezogen. Die Aussenglieder der Zapfen sind sehr lang und fein; b in Plättchen zerfalltes Zapfen-Aussenglied.

Fig. 8. Von *Falco buteo* nach längerer Aufbewahrung in einer Lösung von Ueberosmiumsäure; a Zwillingzapfen; b Stäbchen mit durchgebrochenem Aussenglied; c einfacher Zapfen.

Fig. 9. Von *Emys europaea* frisch, Stäbchen fehlen hier ganz; a, c, d sind Zwillingzapfen mit orangegelben Pigmentkugeln; b und e einfache Zapfen, erstere mit farblosen, letztere mit rothen Kugeln; bei d hat die körnige Gerinnung des oberen Theiles des Zapfenkörpers begonnen.

Fig. 10. Von *Lacerta agilis* frisch; a Zwillingzapfen; b drei verschiedene Arten einfacher Zapfen, nämlich mit orangefarbener Pigmentkugel, mit diffusem gelbem Pigment und mit farbloser Kugel. Letztere sind die kleinsten.

Fig. 11. Von *Rana esculenta* und *temporaria*; a zwei Stäbchen frisch, in deren Innengliedern der linsenförmige Körper sehr deutlich hervortritt; b Aussenglieder, deren Zerklüftung in Plättchen begonnen hat, eins in Verbindung mit einem in Jodserum aufgequollenen Innengliede; c Theil eines mit Essigsäure behandelten, in Plättchen zerfallenen Aussengliedes bei 1000facher Vergrößerung; d ein in sehr stark verdünnter Essigsäure zu einem gleichmässig blassen Körper aufgequollenes Aussenglied, zeigt eine zarte Längsstreifung; f ein Aussenglied von einem Froschauge, welches 24 Stunden in Salzsäure 1 auf 500 Th. Wasser gelegen hatte. An dem blasen, um mehr als das Doppelte in die Länge gestreckten Stäbchen hängen die Pigmentmoleküle fest an, welche beim Frosch die ganzen Aussenglieder einwickeln; g Aussenglieder, welche durch Quellung eigenthümliche Spalten in der Längsrichtung erhalten haben, wie solche beim Frosch oft beobachtet werden; h Stäbchen nach mehrtägiger Aufbewahrung in einer Lösung von Ueberosmiumsäure. Das Aussenglied ist tief schwarz gefärbt, während am Innengliede kaum eine Spur schwärzlicher Trübung zu bemerken ist.

Fig. 12. a, b, c, d Veränderungen, welche die Aussenglieder der Froschstäbchen durch Quellung in mässig starker Kalilauge eingehen. Anfänglich treten die Querstreifen sehr deutlich hervor, indem zuerst nur die Zwischensubstanz zwischen den Plättchen quillt, sehr schnell quellen aber die Plättchen selbst auch auf, wobei das Stäbchen in wenigen Secunden unter vielfachen Schlingelungen die in d gezeichnete Gestalt annimmt.

Fig. 13. Zapfen vom Frosch; a einfacher Zapfen mit farbloser oder schwach gelblicher Kugel; b ein Zapfen ohne die stark lichtbrechende Kugel; c Zwillingzapfen, dessen eine Hälfte, wie bei den Eidechsen und Schildkröten, stets der glänzenden Kugel entbehrt; d Zapfen mit sehr feinem und kurzem Aussengliede.

Fig. 14. Von *Triton cristatus* und *taeniatus*; aaa, bbb Stäbchen und Zapfen in der natürlichen Lage; c Zwillingzapfen einzeln; d einfacher Zapfen, alles frisch; e Stäbchen-Aussenglied nach Zusatz von Essigsäure; f Zapfen-Aussenglieder bei 1000maliger Vergrößerung.

Fig. 15. Von *Salamandra maculata*, frisch; a Stäbchen mit Innen- und Aussenglied; c und d einzelne Aussenglieder mit beginnender Zerklüftung; b Zapfen.

Fig. 16. Von *Perca fluviatilis* a-e frisch; Stäbchen mit Innen- und Aussenglied, ersteres in einen langen Faden verlängert; a Stäbchen dessen Innenglied durch Gerinnung in eine feinkörnige Kugel umgewandelt, dessen Aussenglied in mehrere Stücke gebrochen ist, die aber noch zusammenhängen; b Zwillingzapfen, die Aussenglieder dicht von Pigment umhüllt, wie man sie beim Zerzupfen der absolut frischen Retina gewöhnlich zu sehen

bekommt; c Zwillingzapfen mit freien aber bereits in Plättchen zerfallenen Aussengliedern; d Zapfenkörper feinkörnig geronnen, wie sie sich sehr schnell nach dem Tode umzuändern pflegen. Durch längeren Aufenthalt in Jodserum ist hier auch noch eine Quellung eingetreten, durch welche auf der Oberfläche eine hyaline Masse hervorgetreten ist, vielleicht eine Membran; d Zapfen von einem zwei Tage in Ueberosmiumsäure aufbewahrten Präparate.

Fig. 17. Stäbchen vom Aal, Zapfen fehlen hier ganz; a unverändert, mit Innen- und Aussengliedern, erstere zum Theil in ansehnlich lange Fäden verlängert; b Aussenglieder in Plättchen zerfallen und mannigfach geknickt.

Fig. 18. Vom Hecht; a Stäbchen ganz frisch mit den Innengliedern; b in beginnender Zerklüftung und Quellung nach Wasserzusatz, d zu einer Kugel umgewandelt; c Aussenrand wellig gebogen, an welchem die Längsstreifung deutlich sichtbar ist; e Aussenglieder nach Zusatz von Kalilauge kurz vor der Quellung, durch welche aus den Stäbchen lange gewundene Fäden werden, wie sie Fig. 12 vom Frosch zeigt; f Zwillingzapfen mit Aussengliedern, welche die Zerklüftung in Plättchen zeigen.
