Experimenteller Beitrag zur Kenntnis der Pupillenverengung auf Lichtreize.

Von

Prof. Dr. E. Hertel,

I. Assistenten der Universitäts-Augenklinik in Jena.

Mit einer Figur im Text.

Einleitung.

Den Ausgangspunkt zu den folgenden Untersuchungen bildete eine gelegentliche Beobachtung. Es war mir nämlich, als ich meine Untersuchungen über die Lichtwirkung auf den lebenden Organismus im Jahre 1899 mit Bestrahlungsversuchen der Kaninchencornea begann, aufgefallen, dass die Pupillen bei Kaninchen, denen zu andern experimentellen Zwecken die Sehnerven durchschnitten waren, und die ich rein aus äusseren Gründen zu Bestrahlungsversuchen mit verwendete, unter dem Einfluss von elektrischem Bogenlicht enger wurden, trotzdem doch bei diesen Tieren die oculopupillaren Reflexbahnen, an deren Erhaltensein wir die Lichtreaktion der Pupillen zu knüpfen gewohnt sind, unterbrochen waren. Diesen Widerspruch, der theoretisch und praktisch von Interesse sein konnte, hoffte ich durch systematisch angestellte Untersuchungen aufzuklären.

Es lag mir um so mehr an einer Erklärung meiner Beobachtung, als ich bei meinen Experimenten, die zum Studium der Folgen der Sehnervendurchschneidung seinerzeit angestellt worden waren, die Pupillen der Tiere nach der Durchschneidung als unempfindlich gegen direkte Lichtreizung gefunden hatte. Ein wichtiger Unterschied bestand allerdings zwischen den früheren und jetzigen Experimenten: bei den ersteren war die Pupillarreaktion mit Gas- oder Tageslicht geprüft worden, bei den letzteren mit elektrischem Licht; es war also möglich, dass darin ein Grund für das verschiedene Verhalten der Pupillen lag, jedenfalls mussten nach dieser Richtung hin Experimente angestellt werden, zumal meines Wissens von einem prinzipiell ver-

schiedenen Verhalten der Pupille bei diesen Lichtarten nichts bekannt war.

Ich unternahm daher alsbald eine Reihe von Versuchen mit zerlegtem Gas- und Tageslicht und elektrischem Bogenlicht an Kaninchen, Katzen und Menschen, ohne aber die erhoffte Aufklärung über die erwähnte Differenz im Verhalten der Pupillen zu erzielen. So viel hatte ich allerdings durch diese Versuche erkannt, dass der Frage nur beizukommen war durch exakte Untersuchung mit spektral zerlegtem Licht.

Bei der Ausführung derartiger Experimente stiess ich aber auf grosse Schwierigkeiten. Denn unsere Kenntnisse über die Wirkung des Lichtes auf die lebende Zelle waren noch sehr gering, namentlich fehlten vollständig irgend welche Untersuchungen mit einigermaßen exakter Berücksichtigung der physikalischen Eigenschaften der Strahlen verschiedener Spektralbezirke, wie genaueres Festlegen der Wellenlängen und der verschiedenen Intensitäten in den einzelnen Spektralbezirken, ferner Berücksichtigung der Beziehungen zwischen Absorption der Strahlen durch das Gewebe und der Wellenlängen dieser Strahlen usw. Derartige Untersuchungen am Auge — einem gerade dem Lichtreiz gegenüber so exceptionell gestelltem Organ — zu beginnen, schien mir nicht ratsam. Ich habe darum zunächst an andern, ganz einfach gebauten und der direkten Beobachtung während der Bestrahlung zugängigen Objekten eine grosse Reihe von Experimenten angestellt, um auf dem Wege des vergleichenden physiologischen Versuches, unter möglichster Berücksichtigung der Errungenschaften der Physik auf dem Gebiete der Erzeugung und Messung von strahlender Energie, etwas weiter in den physikalisch-chemischen Mechanismus der physiologischen Lichtwirkung einzudringen.

Nachdem ich auf diesem Wege durch eine Reihe von Arbeiten eine etwas breitere Grundlage für die Bearbeitung von weiteren spezielleren Fragen geschaffen hatte, bin ich zu den Experimenten am Auge zurückgekehrt und habe u. a. auch die Bestrahlungsversuche bei Tieren wieder aufgenommen, denen die Optici durchschnitten waren.

Ich benutzte anfangs dazu Kaninchen und Katzen, zog dann aber auch Frösche zu den Versuchen heran. Denn bei Kaltblütern (Amphibien und Fischen) war, wie mir das inzwischen angestellte eingehende Studium der Literatur ergeben hatte, die Verengung der Pupille auf Licht auch nach Enucleation des Auges schon oft

beobachtet und beschrieben worden [F. Arnold(1), Brown-Séquard (2), Reinhardt(3), Budge(4), H. Müller(5) u. A.]. Aber auch hier war eine eindeutige Erklärung der Erscheinung bisher noch nicht gegeben worden, wie aus den divergenten Resultaten der neuesten Arbeiten auf diesem Gebiet von Steinach(6) und Magnus(7) hervorging. Es hat sich nun gerade auch in dieser Hinsicht die Vergleichung der durch Bestrahlungsversuche an Warmblütern gewonnenen Resultate mit denen bei Kaltblütern erhaltenen als sehr fruchtbringend erwiesen, so dass ich zu einem gewissen abschliessenden Resultat in bezug auf die aufgegriffenen Fragen kommen konnte, wie ich schon in meiner Arbeit „über die Bedeutung des Pigmentes für die physiologische Wirkung der Lichtstrahlen“ kurz hervorgehoben habe.

1. Versuche mit unzerlegtem Licht.

Versuchsanordnung.

Für das Gelingen der Versuche war zweierlei von der grössten Bedeutung, erstens mussten die oculopupillaren Reflexbahnen sicher ausgeschieden werden, am einfachsten erreichbar durch Durchschneiden des Optikus, und zweitens mussten die so vorbereiteten Tiere zu der zur Bestrahlung gewählten Lichtquelle so postiert werden, dass die Bestrahlung ohne Berührung der Tiere und ohne Lagewechsel derselben vorgenommen werden konnte, wobei auch auf eine bequeme Beobachtung und Messung der Pupillen Rücksicht genommen werden musste.

Die Durchschneidung der Optici bei Kaninchen nach Luxation der Augen vor die Lider bot mir keine allzu grosse Schwierigkeiten, zumal ich ja diese Operation früher von andern Gesichtspunkten geleitet, sehr häufig ausgeführt hatte. Ich wählte nur solche Tiere zu den Bestrahlungsversuchen, bei denen die Optikusdurchschneidung rein erfolgt war; ich gehe auf die Erkennung unbeabsichtigter Nebenverletzungen nicht näher ein, in den Arbeiten von Wagenmann(8) und mir(9) sind ja diese Verhältnisse eingehend behandelt. Erwähnen möchte ich nur, dass ich neben Tieren, die wenige Tage nach der Durchschneidung bestrahlt wurden, auch solche zu den Versuchen heranziehen konnte, bei denen die Optici vor vielen Monaten zu andern Zwecken durchschnitten waren. Es war bei diesen die Atrophie der Sehnerven eine vollkommene und nach früheren durch anatomische Untersuchungen von mir erhobenen Be-

funden auch eine weitgehende Atrophie in den nervösen Netzhautschichten anzunehmen.

Bei Katzen war die Durchschneidung der Sehnerven ohne Nebenverletzungen viel schwieriger. Ich kam nach einer Reihe von Fehlversuchen am besten zum Ziel in folgender Weise: Ich erweiterte die Lidspalte nach aussen, präparierte die Conjunctiva bulbi unten und aussen ab, trug dann den scharfen unteren und äusseren Rand des die Orbita begrenzenden Jochbogens auf ungefähr 2 cm ab und konnte nun den Bulbus mit Hilfe eines Welzschen Löffels so weit nach oben und innen luxieren, dass der Optikus in vielen Fällen ohne grössere Schwierigkeiten zwischen den Muskeln zu sehen und isoliert zu durchschneiden war. Nach Vernähung der Lidspalte und Conjunctivalwunde war die Heilung in den meisten Fällen eine glatte, und ich konnte mich durch den klinischen Befund davon überzeugen, dass es in einer ganzen Reihe von Fällen gelungen war, bei der Optikusdurchschneidung Nebenverletzungen von irgend welchen Belang zu vermeiden. Ich möchte dabei noch erwähnen, dass ich die Durchschneidung sowohl bei Katzen wie bei Kaninchen an jungen Tieren (etwa 1 bis 1½ Monate alt) vorgenommen habe.

Zur Bestrahlung verwendete ich elektrisches Bogenlicht, Gaslicht (Rundbrenner) und diffuses Tageslicht. Die Lampen waren in je einem schwarzen Blechkasten in geeigneter Weise einmontiert. In diesem Kasten, der um seine Fussachse leicht drehbar war, waren Öffnungen angebracht, welche durch gutschliessende Irisblenden geräuschlos verschlossen werden konnten: erst nach Öffnen der Blenden trat Licht aus dem Kasten aus. Die Tiere wurden auf einem Tisch in gleicher Höhe etwa mit den Lampen zwischen diese gebracht. Vor den Tieren waren an dem Tisch zwei Stativspiegel angebracht (Konkavspiegel mit 25 cm Brennweite). Das Licht wurde nach Öffnen der Irisblenden auf die Spiegel und von da auf die Augen des Tieres gerichtet. War dieses nun so aufgestellt, dass die Lampen rechts und links von ihm zu stehen kamen, so konnten die Augen abwechselnd oder auch gleichzeitig mit verschiedenem Licht belichtet werden; waren die Tiere mit ihrer Längsachse quer zu den beiden Lampen orientiert, so wurde nur das den Spiegeln zugekehrte Auge belichtet. Die Drehbarkeit des Tisches, auf welchem die Tiere sich befanden, gestattete mit wünschenswerter Leichtigkeit eine Abwechslung in der Belichtung der beiden Augen.

Alle Beobachtungen wurden im Dunkelmzimmer vorgenommen. Für die Belichtung mit diffusem Tageslicht war in der

Dunkelvorrichtung ein Ausschnitt mit Irisblende angebracht, nach deren Öffnung und Wegnahme des einen Lampenkastens das Licht ganz wie oben beschrieben, mittels Spiegel auf das Auge geleitet werden konnte.

Schliesslich war noch Sorge getragen, dass eine genaue Beobachtung der Pupillen mittels des binokularen Hornhautmikroskopes von Zeiss, das mit Messokularen versehen war, möglich war.

Die Tiere wurden stets längere Zeit vor dem Beginn des eigentlichen Versuches schon aufgestellt und dann erst alles mindestens eine Viertelstunde lang verdunkelt.

Bei Kaninchen genügte zur Ruhigstellung meist, wie ich schon häufig bei früheren Experimenten beobachtet hatte, dass man die Tiere in hockender Stellung mit gleichmässig eingezogenen Hinter- und Vorderfüssen hinsetzte, den Kopf mit angelegten Ohren auf die Vorderfüsse leicht niederdrückte und nun das Tier von vorn nach hinten mehrmals überstrich, die Tiere sitzen danach wie hypnotisiert ganz still, falls man sie nicht stärker berührt oder durch heftige Geräusche erschreckt. Geling das nicht und wollte ich trotzdem gerade das gewählte Tier zu Versuchen heranziehen, so habe ich dasselbe in hockender Stellung in ein Tuch eingewickelt und geeignet befestigt, so dass Bewegungen nicht möglich waren.

Bei Katzen, die viel lebhafter sind, war dieses Einwickeln fast immer nötig, ja manchmal musste ich die Tiere auch auf das Operationsbrett aufschnallen.

Versuche an Kaninchen.

Die Belichtung mit Tages- und Gaslicht erzielte bei Kaninchen niemals Pupillenverengung, auch bei albinotischen Tieren nicht, die lange Zeit im Dunkeln verweilt hatten. Belichtete ich aber dieselben Tiere mit dem elektrischen Licht, so war sogleich nach dem Auffallen des Lichtes auch keine Veränderung an der Pupille zu sehen, erst nach einiger Zeit, im Durchschnitt etwa nach 10 bis 15sekundenlanger Belichtung trat ein langsames Breiterwerden des Irisblattes ein, das bei fortgesetzter Belichtung mehr und mehr zunahm. Die Pupillenöffnung wurde messbar kleiner, ich konnte Verengungen bis zu 4,5 mm messen.

Dasselbe eindeutige Resultat lieferten die Versuche, in denen die Augen gleichzeitig belichtet wurden, das eine mit Gas- oder Tageslicht, das andere mit elektrischem Licht. Die Pupille des ersteren

Auges blieb weit, die des zweiten verengerte sich nach einer Belichtung von einigen Sekunden beträchtlich, so dass auch hier zwischen beiden Augen erhebliche Differenzen zu erkennen waren.

Zufälligkeiten wurden ausgeschlossen durch Wiederholung des Experimentes unter sonst gleichen Bedingungen nur nach Umkehrung des Tieres, so dass jetzt die Augen umgekehrt belichtet wurden.

Bei den enormen Differenzen, die zwischen der Wärmestrahlung einer Bogenlampe und des Gas- bzw. Tageslichtes bestehen, — so konnte ich die Temperatur der benutzten Bogenlampe zwischen 3500 bis 4000 °C., die des Gasbrenners dagegen nur 1600 bis 1700 °C. festlegen — lag die Annahme nahe, dass die differente Wirkung der Belichtung lediglich Folge der grossen Differenz in der Wärmestrahlung beider Lichter war. Um diese Wärmestrahlung möglichst auszuschalten, brachte ich zwischen das Tier und den Lampenkasten Kühlkammern. Es waren das mit destilliertem Wasser gefüllte Bassins, deren Durchmesser von hinten nach vorn ungefähr 10 cm betragen. Das Wasser, das aus grossen Behältern dauernd frisch zufluss, absorbierte die Wärmestrahlung sehr gut, so dass eine wesentliche Temperaturerhöhung jetzt ausgeschlossen war. Um aber in den übrigen Strahlenbezirken eine möglichst geringe Absorption zu erzielen, wählte ich die vorderen und hinteren Verschlussplatten der Kühlkammern aus Quarz, weil dieser namentlich die kurzwelligen Strahlen sehr viel besser durchlässt als Glas.

Die Versuche mit diesen Kühlkammern verliefen nun bei den Kaninchen durchaus nicht anders, als die Versuche ohne Kühlkammern. Es wurde auch hier durch die Belichtung mit elektrischem Licht eine Verengerung der Pupillen erzielt, während Gas- und Tageslicht ohne Einfluss auf dieselben blieben. Es war demnach sehr unwahrscheinlich, dass die beobachtete Verengerung auf Rechnung der Wärmestrahlung zu setzen war; besser ging das noch hervor aus Experimenten, die bei Katzen angestellt wurden.

Versuche an Katzen.

Die Experimente an Katzen hatten vor allen Dingen den Vorzug, dass die Bewegung der Iris viel lebhafter erfolgte als bei Kaninchen. Ferner gelingt es, was für einige Experimente von Wichtigkeit war, bei Katzen leicht, eine vollkommene Mydriasis durch Atropin zu erzielen, während das bei Kaninchen selbst durch häufige Atropingaben

vollständig nicht recht erreichbar zu sein scheint, wenigstens konnte ich die Mydriasis nicht einwandsfrei herstellen.

Belichtete ich nun Katzen, so sah ich zunächst in Bestätigung der Kaninchenversuche wieder die Differenz im Verhalten der Pupillen auftreten, je nachdem mit Gas- oder Tageslicht oder elektrischem Licht bestrahlt wurde. Bei Gas- und Tageslicht blieben die Pupillen unverändert, unter dem elektrischen Bogenlicht erfolgte nach etwa 8 bis 10 sekundenlanger Einwirkung eine langsame Zusammenziehung der Pupille, die sich auf mehrere Millimeter belief. Bei länger ausgedehnter Strahlzeit ergab sich ein interessanter Unterschied zwischen den Versuchen, die mit, und denen, die ohne vorgesezte Kühlkammer angestellt worden waren. Bei ersteren blieb nämlich die Pupille innerhalb der Beobachtungsdauer, die sich auf 5 bis 10 Minuten erstreckte, verengt, während bei letzteren nach etwa 5 Minuten die anfangs zu beobachtende Verengerung der Pupille einer schnell zunehmenden Erweiterung Platz machte, so dass die Pupille oft bei genügend langer Bestrahlung weiter wurde, als sie bei Beginn des Versuches gewesen war. Genauer angestellte Messungen ergaben dann auch im Eintreten und im Ablauf der Verengerungsphasen deutliche Unterschiede je nach den Versuchsbedingungen (ob mit oder ohne Kühlkammer). Ich stellte zwei Bogenlampen auf und bestrahlte das eine Auge des dazwischen gestellten Tieres ohne zwischengeschaltete Kühlkammer, das andere Auge mit zwischengeschalteter Kühlkammer. Ich erhielt bei diesen Versuchen folgende Zahlen:

Tabelle I.

Tier Nr.	Strahlzeit in Minuten	R. A. mit Kühlung. Verengerung in mm	L. A. ohne Kühlung. Verengerung in mm
I.	1,0	2,0	2,0
	2,0	3,5	2,0
II.	0,5	2,0	fast 2,0
	3,0	4,0	2,5
III.	0,5	1,0	1,25
	1,0	3,0	2,0

Wir sehen also, dass die Pupillenverengerung am schnellsten und am auffallendsten eintritt da, wo die strahlende Wärme möglichst ausgeschaltet war. Diese konnte also, wie schon aus den Kaninchenversuchen zu schliessen war, nicht schuld an der Verengerung sein. Im Gegenteil, daraus, dass in den Versuchen bei Katzen, in denen die Kühlvorrichtung nicht angebracht war, so dass also die Wärme-

strahlung ganz mit zur Wirkung kommen konnte, die Verengerung langsamer vor sich ging und schliesslich sogar eine bedeutende Erweiterung der Pupille eintrat, musste man schliessen, dass die Wärmestrahlung, wenigstens in gewissen Intensitäten eine Erweiterung der Pupille hervorrufen kann.

Ich bin auf diese Erscheinung schon bei einer andern Gelegenheit aufmerksam geworden: bei meinen Untersuchungen über die Wirkung von warmen Umschlägen auf das Auge konnte ich als Folge der Wärmewirkung häufig eine Erweiterung der Pupille beobachten (20) in Bestätigung älterer Mitteilungen z. B. von H. Müller (21). Es konnte dies erklärt werden einmal durch eine lähmende Wirkung der Wärme auf den Oculomotorius, vor allem aber dadurch, dass die Wärme den Tonus der Muskulatur herabzusetzen scheint. Biedermann (10) z. B. sah den durch Füllen des Herzens mit Kochsalzlösung erzielten Drucktonus der kontrahierten Herzmuskulatur bei Schnecken in erwärmter Kochsalzlösung in völlige Erschlaffung übergehen. Nach demselben Autor erschlaffen auch die Muskeln der Blutgefässe bei genügend starker Erwärmung. Es scheint nun also nach meinen Experimenten auch der Irismuskulatur ein gleiches Verhalten gegenüber der erhöhten Wärmezufuhr zuzukommen.

Versuche an Menschen.

Die Schwierigkeit, diese Versuche einwandfrei zu gestalten, lag darin, dass bei Menschen sich der Nachweis einer sicheren Unterbrechung der oculopupillaren Reflexbahn nicht leicht führen lässt. Denn bekanntlich können auch bei atrophischen Zuständen des Optikus mit vollkommener Aufhebung jeder Lichtempfindung die Pupillenreflexbahnen noch erhalten bleiben und auch funktionieren. Allerdings haben wir ja einen Anhalt, ob das der Fall ist, an der konsensuellen Reaktion der Pupille auf der andern Seite. Es wurde daher dieser konsensuellen Reaktion auf der nicht bestrahlten Seite die grösste Aufmerksamkeit geschenkt.

Am einfachsten lagen die Verhältnisse bei einem Patienten, der im Jahre 1898 mit dem Rad gestürzt war. Am Tage nach dem Unfall war bei ihm absolute Amaurose und Aufhebung der Pupillenreaktion am linken Auge konstatiert worden. Die Pupille des rechten Auges reagierte prompt, es war aber von links nach rechts keine konsensuelle Reaktion auslösbar. Der Patient ist häufig in der Jenaer Klinik untersucht und wiederholt pro cursu demonstriert worden. Als ich nun aber das verletzte Auge mit elektrischem Bogenlicht

bestrahlte, trat deutlich eine langsame Verengung der beleuchteten Pupille ein, ganz ähnlich, wie wir sie von den Katzen- und Kaninchenexperimenten her kennen. Eine synergische Reaktion auf der andern Seite konnte aber auch jetzt nicht beobachtet werden.

Das klinische Bild des Falles namentlich im Hinblick darauf, dass die Amaurose schon am Tage nach dem Sturze hatte konstatiert werden können, liess wohl keinen Zweifel aufkommen, dass der Optikus und damit auch die oculopupillaren Reflexbahnen durch den Sturz unterbrochen worden waren. Die trotzdem beobachtete Verengung der Pupille auf elektrisches Licht war also auch in ihrer Erklärung den bei den Tierexperimenten konstatierten Verengungen unter gleichen Bedingungen an die Seite zu stellen.

Dass jedenfalls die Netzhautreflexbahnen nicht in Betracht zu ziehen waren, ging noch aus folgender Beobachtung hervor. Ich applizierte, mittels einer Quarzlinse, deren Randstrahlen durch eine Irisblende abgeblendet waren, konzentriertes elektrisches Licht auf das Auge; fiel nun der kleine Beleuchtungskegel auf die Pupille, ohne dass Irisgewebe beleuchtet wurde, so sah man keine Verengung der Pupille, auch bei langem Belichten nicht; fiel dagegen das Licht auf die Iris, so trat die Pupillenverengung ein, und zwar sah man zuerst an der Auftreffstelle des Lichtkegels eine lokale Vorbuckelung des Irisgewebes, die dann beim Weiterführen des Lichtkegels einer allgemeineren Verengung der Pupille Platz machte.

Ich habe übrigens derartige Versuche mit konzentriertem elektrischen Licht dann auch noch bei Katzen und Kaninchen mit gleichem Erfolg angestellt, namentlich trat bei albinotischen Tieren die lokale Buckelung der Iris recht deutlich zutage.

Zwei weitere Fälle mit Optikusatrophie bei Menschen nach Schädelbasisfraktur zeigten ganz ähnliches Verhalten wie der soeben geschilderte Fall. Allerdings wurde hier die Amaurose bei dem einen erst nach 14, beim andern erst nach 42 Tagen festgestellt. Bei einer erneuten Untersuchung, etwa zwei Jahre nach dieser Feststellung, waren in beiden Fällen die Pupillen der erblindeten Augen auf konzentriertes Gaslicht starr, verengerten sich aber auf elektrisches Bogenlicht, ohne dass auf der andern Seite konsensuelle Reaktion auszulösen gewesen wäre.

Weniger einwandfrei und darum auch nicht näher zu schildern sind Fälle, in denen die Optikusatrophie aus andern Ursachen, z. B. nach Glaukom oder Neuritis aufgetreten war. Gerade bei letzteren bleiben bekanntlich die den Pupillenreflex vermittelnden Fasern sehr

lange leitungsfähig, man konnte also nie wissen, ob nicht etwa die viel intensivere Beleuchtung durch elektrisches Licht auf diesen Bahnen noch einen Pupillenreflex auszulösen vermochte, während das schwächere Tages- oder Gaslicht dazu nicht mehr ausreichten. Auch das Fahren nach einer konsensuellen Reaktion auf der andern Seite konnte hier nicht genügende Aufklärung über das Zustandekommen der etwa zu beobachtenden Pupillenverengerung geben. Denn wir wissen ja über den Eintritt des Erlöschens der konsensuellen Reaktion in dergleichen Fällen noch gar nichts genaues.

Nur einen besonders instruktiven Fall möchte ich noch anführen. Es handelte sich um einen plötzlichen Verschluss der Arteria centralis retinae am linken Auge, welche lange Zeit beobachtet wurde und ein sehr wechselndes Pupillenverhalten bot. Zuerst war die Pupille des kranken Auges etwas über mittelweit, ohne Reaktion auf Gaslicht (Gasrundbrenner), dieses wurde auch konzentriert nicht gesehen; dagegen trat sofortige prompte Reaktion der Pupille auf elektrisches Bogenlicht ein, und Patient nahm dieses als hellen Schimmer wahr. Die Reaktion auf elektrisches Licht war auch nach einigen Wochen noch vorhanden, doch wurde um diese Zeit auch dieses Licht nicht mehr wahrgenommen, wohl aber war noch die konsensuelle Reaktion auf dem andern Auge zu erhalten. Später trat nur mit konzentriertem elektrischen Licht noch eine lebhaftere Verengerung der Pupille ein, es war aber keine konsensuelle Reaktion der andern Seite mehr zu konstatieren. Etwa drei Monate nach der Erblindung konnte auch mit konzentriertem Licht sofort nach Belichtung keine Verengerung der Pupille mehr gesehen werden, erst etwa nach 20 Sekunden anhaltender Belichtung trat sowohl bei diffusem, wie bei konzentriertem Bogenlicht eine langsam zunehmende Verengerung der Pupille ein. Auch hier war durch konzentriertes Licht auf einzelne Irispartien eine partielle Vorwölbung des Irissaumes zu erkennen, eine synergische Reaktion der andern Seite wurde niemals mehr beobachtet. Es war also die anfangs konstatierte Amaurose und Pupillenstarre nur relativ gewesen, denn sie galt nur für Gaslicht, mit elektrischem Bogenlicht wurde, in Übereinstimmung mit der subjektiven Wahrnehmung des Lichtes, noch eine deutliche Reaktion der Pupille erzielt. Das danach allmählich auftretende Erlöschen jeder Lichtempfindung wurde wesentlich überdauert von der Reaktion der Pupille auf elektrisches Licht, die durch ihren schnellen Verlauf und vor allem durch die konsensuelle Reaktion auf der andern Seite als ein auf den oculopupillaren Bahnen verlaufender Reflex

erkannt wurde. Aber auch als das Charakteristicum der konsensualen Reaktion der andern Seite wegfiel, schien doch das Eintreten der Verengung auf der kranken Seite gleich nach der Belichtung mit konzentriertem Licht und ihr schneller Ablauf noch für partielle Funktion dieser Reflexbahnen zu sprechen. Denn die dann noch später zu konstatierende Verengung unterschied sich doch nicht unwesentlich von dem soeben erwähnten Befund: einmal trat die zuletzt noch vorhandene Verengung erst ein, wenn die Bestrahlung einige Zeit lang angedauert hatte, und dann bestand sie in einer nur langsam zunehmenden allmählichen Kontraktion der Pupille, erinnerte also durchaus an Befunde, wie sie bei den Fällen mit Optikusatrophie nach Schädelbasisfraktur und den experimentellen Befunden bei Tieren notiert worden waren.

Wird man also auch beim Menschen im Einzelfalle sehr vorsichtig sein müssen, ehe man bei einer beobachteten Pupillenverengung die Mitwirkung der oculopupillaren Reflexbahnen in Abrede stellen kann, so dürften doch die zuerst erwähnten Fälle mit Optikusatrophien nach Schädelbasisfrakturen durchaus den auf dem Wege des Tierexperimentes gewonnenen Resultaten entsprechen. Man hat also bei Menschen, wie bei Katzen und Kaninchen damit zu rechnen, dass Pupillenverengung auch nach Zerstörung der Optikusbahn vorkommen kann, gerade so wie das von den schon erwähnten Autoren bei Amphibien und Fischen beobachtet ist. Allerdings konnte ich die Reaktion bei Warmblütern nur auslösen durch elektrisches Bogenlicht, während bei den Kaltblütern, wie ich mich durch einige Versuche an Aal- und Froschaugen leicht überzeugen konnte, diese Verengung der Pupille auch auf Gas- und Tageslicht eintritt. Eine Erklärung dieser merkwürdigen Differenz ergab sich aus den weiteren Versuchen mit spektralzerlegtem Licht.

2. Versuche mit spektralzerlegtem Licht.

Versuchsanordnung.

Gelegentlich meiner früheren Untersuchungen über die Wirkung verschiedener Spektralbezirke auf den Organismus (Zeitschrift f. allgemeine Physiologie, 1904, 1; 1905, 1; 1905, 4; 1906, 1) habe ich schon darauf hingewiesen, dass man sich, will man nur einigermaßen genau die Stärke der Einwirkung von Strahlen verschiedener Wellenlänge auf den Organismus festlegen, nicht damit begnügen darf, den

zu bestrahlenden Organismus in die spektralzerlegte Strahlung hineinzubringen und dann die eventuell verschiedenen Reizeffekte der einzelnen Wellenlängenbezirke zu registrieren. Denn in derartigen Untersuchungen ist völlig die grosse Verschiedenheit der Gesamtintensität in den Einzelspektralbezirken übersehen. Von dieser Gesamtintensität ist aber die physiologisch wirksame Energie naturgemäss ein mehr oder weniger grosser Teil. Wenn man nun bei einem Wellenlängenbezirk etwa keine oder eine viel geringere Wirkung erzielt als bei einem andern Bezirk, so braucht das nicht daher zu kommen, dass dieser erstere Bezirk weniger auf den Organismus einwirkt als der zweite, sondern es kann daher kommen, dass die gesamte auf den Organismus auftreffende Energie in dem ersten Bezirk viel schwächer ist, als in dem zweiten, so dass im ersteren Falle auch nur viel weniger Energie physiologisch wirksam werden kann und deshalb auch die erzielte Wirkung nur eine schwache oder gar nicht merkbare sein kann. Diese Differenzen in der Gesamtenergie der einzelnen Spektralstrahlungen müssen also beseitigt werden. Ich will nun nicht des genaueren auf die Versuchsanordnung eingehen, durch die man dieses Ziel erreichen kann, da ich in den schon erwähnten Arbeiten den Untersuchungsgang, der dazu nötig ist, eingehend geschildert habe und bei den jetzigen Experimenten von demselben nicht wesentlich abgewichen bin. Ich will nur kurz erwähnen, dass die einzelnen Spektralbezirke ihrer Gesamtenergie nach thermoelektrisch gemessen wurden und dann durch geeignete Mittel — Regulierung der Funkenstrecke, des primären Stroms, eventuell Abfiltern von zu starken Strahlungsgebieten durch Filter, deren Absorptionsvermögen genau bestimmt wurde usw. — variiert bzw. egalisiert wurden.

Hatte ich mir so die Gewissheit verschafft, dass die auf die zu bestrahlenden Zellen auffallenden Spektralbezirke in ihrer Intensität gleich waren, so ergaben sich doch weitere Schwierigkeiten dadurch, dass ich nicht wissen konnte, wie diese Werte zum Reizschwellenwert der einzelnen Bezirke sich verhielten. Ich habe daher, ähnlich wie auch bei früheren Untersuchungen, die jetzt zu besprechenden Experimente so eingerichtet, dass ich die Reizschwellenwerte für die einzelnen Wellenlängenbezirke bestimmte. Bei den Objekten der früheren Experimente — z. B. Infusorien und Rotatorien — konnte man durch die charakteristische und lebhafte Reaktion dieser Organismen diese Reizschwelle bei einiger Übung ziemlich genau ermitteln. Bei den jetzigen Experimenten war das wegen

der langsam verlaufenden Reaktion der allmählichen Verengung viel schwieriger, namentlich da der erste Anfang der Kontraktion oft nicht leicht festzustellen war. Die Beobachtung der Pupille mit dem binokularen Hornhautmikroskop von Zeiss, das mit Messokularen versehen war, tat mir dabei sehr gute Dienste.

Dazu kam eine weitere Frage: sollte ich die Reizversuche mit den für die Untersuchung herangezogenen Spektralbezirken an dem gleichen Auge oder an verschiedenen Augen vornehmen? Die Benutzung derselben Augen für alle Spektralbezirke hatte die Vorteile, die eine Vermeidung des Objektwechsels bei Reizversuchen stets bietet, aber den Nachteil, dass man nicht wissen konnte, inwieweit die Reaktionsfähigkeit des Gewebes durch die verschiedenen Strahlungen verändert worden war, namentlich war die Nachwirkung des Lichtreizes, über deren Zustandekommen ich schon in meiner zweiten Arbeit S. 119—121 ausführlicher berichtet habe, sehr zu fürchten. Die Benutzung verschiedener Augen für die einzelnen Spektralbezirke brachte dagegen die Nachteile der individuell verschiedenen Reizbarkeit, die, wie sich mir aus einigen orientierenden Vorversuchen mit unzerlegtem Licht ergab, auch für den Lichtreiz durchaus Geltung haben. Ich bestrahlte unter sonst gleichen Bedingungen eine Reihe von Kaninchen mit gleich starkem Bogenlicht und notierte die Stärke der Verengung, die innerhalb bestimmter Zeit eintrat. Es schwankte die Verengung nach einminutenlanger Bestrahlung zwischen 2 und 4 mm, bei dreiminutenlanger Strahlungszeit sah ich bei einem Tier eine Verengung von 4,5 mm, bei einem andern nur von knapp 2 mm. Die grössten Schwankungen zeigten die pigmentierten Tiere, albinotische dagegen liessen weit mehr Konstanz erkennen. Jedenfalls liess sich unter einer grösseren Zahl von Tieren eine ganze Reihe ausfindig machen, die bei derselben Strahlungszeit und derselben Intensität fast genau den gleichen Grad der Verengung der Pupille bot.

Bei den Fröschen war die Differenz in der Reaktionsfähigkeit bei den Vorversuchen nicht so erheblich, wenn man nur darauf achtete, dass die Tiere unter möglichst denselben Bedingungen gehalten wurden. Ich erreichte das dadurch, dass ich nur Frösche benutzte, die lange Zeit in einem verdunkelten Bassin in kühlem Raum aufbewahrt worden waren. Nachdem ich mich überzeugt hatte, dass, wie schon Steinach (6) schreibt, die Pupillenreaktion an dekapitierten Fröschen ebenso gut zu sehen war, wie an den enucleierten Augen, habe ich die Experimente stets an den Augen dekapitierter Frösche vorgenommen, weil die Möglichkeit der Gleichhaltung beider Augen

auf diese Weise viel leichter zu erfüllen war, als wenn man die Augen einzeln enucleiert. Die Dekapitation wurde stets etwa eine Stunde vor Beginn des eigentlichen Versuches vorgenommen und die Köpfe in einem feuchten dunklen Bassin aufbewahrt. Eine Reihe von Stichproben mit unzerlegtem Licht ergaben mir eine sehr gute Übereinstimmung in der Reaktionsfähigkeit der Pupillen nach einer derartigen Behandlung.

Ich habe daher, da die oben angedeuteten Veränderungen der Reaktionsfähigkeit bei Benutzung derselben Augen für alle Strahlenbezirke ganz unkontrollierbar erschienen, mich dazu entschlossen, die Messungen an verschiedenen, und zwar jeweilig unbestrahlten Tieren vorzunehmen.

Im einzelnen gestalteten sich die Versuche, wie folgt. Bei Kaninchen sowohl wie bei Fröschen wurde stets auf dem rechten Auge durch Reizung mit der zur Untersuchung stehenden Spektralzone der Reizschwellenwert bestimmt, d. h. ermittelt, bei welcher Intensität, dargestellt durch die Ausschläge des in den Thermostrom eingeschalteten Galvanometers, sicher die Kontraktion der Pupille festzustellen war. Dann wurde das linke bisher unbelichtete Auge mit dem am rechten Auge ermittelten Schwellenwert gereizt, und die Zeit notiert, in welcher eine gemessene Verengung erzielt wurde. Ich hoffte so alle Fehler, die durch die Verschiedenheit der in den einzelnen Spektralbezirken vorhandenen Gesamtenergie entstehen konnten, zu vermeiden.

Bei Kaninchen habe ich zudem noch zur Kontrolle nach einigen Tagen Pause noch weitere Versuche angestellt: ich verwandte eine dem doppelten Reizschwellenwert entsprechende Intensität der Strahlung und mass die Zeit, in der ein bestimmter Grad der Verengung erzielt wurde.

Mit einem Worte möchte ich schliesslich noch eingehen auf die Wahl der verwendeten Spektrallinien. Wie ich schon in meiner zweiten Arbeit S. 110 mitgeteilt habe, werden Strahlen von 280μ selbst in sehr hoher Intensität von der Cornea ganz oder so gut wie ganz absorbiert, so dass sie hinter der Cornea nicht mehr zur Wirkung kommen können. Dagegen entfalten Strahlen von 383μ durch die Cornea hindurch auf lebende Zellen sicher noch eine lebhafte Wirkung. Ich bin daher über diese Wellenlänge nach der kurzwelligen Seite des Spektrums hin nicht hinausgegangen. Ich schloss daran Untersuchungen mit Strahlen von 398, 459, 486, 523, 560, 605, 676μ .

Als Lichtquellen habe ich für die UV-Strahlen die Funken-

strecke zwischen Metallelektroden benutzt, da diese sehr viel intensivere UV-Linien enthält als konstant brennende Lichtquellen; für die langwelligen Spektralbezirke geben dagegen die elektrischen Bogenlampen viel höhere Werte, es standen mir Kohlenbogenlampen für Gleichstrombetrieb von 20 bis 150 Ampères durch das dankenswerte Entgegenkommen der Firma Zeiss zur Verfügung.

Zur Beobachtung der Pupillen bedurfte es bei langwelligen Strahlen keiner Extrabeleuchtung, bei den kurzwelligen aber, namentlich bei den UV-Strahlen musste eine Beleuchtung eingeführt werden. Dieselbe entnahm ich einer Kerze, deren Licht auf den Ausgang des Versuches, wie ich durch Kontrollmessungen festgestellt hatte, absolut belanglos war.

Versuche an Kaninchen.

Der Einfachheit halber habe ich die Resultate dieser Versuche in einer Tabelle zusammengestellt.

Tabelle II. Versuche an Kaninchen.

Tier Nr.	Wellen- länge in $\mu\mu$	Pupillenverengung begann rechts , wenn	Die Pupillenverengung betrug links , wenn	
1.	383	J = 210 G. Ausschl.	J = 210 G. Ausschl. nach 2 Min. 1,5 mm	J = 420 G. Ausschl. 1,5 mm nach 55 Sek.
2.	398	J = 120 G. Ausschl.	J = 120 G. Ausschl. nach 3 Min. 2,5 mm	J = 250 G. Ausschl. 2,5 mm nach 72 Sek.
3.	459	J = 490 G. Ausschl.	J = 500 G. Ausschl. nach 2 Min. 2,0 mm	J = 1000 G. Ausschl. 2,0 mm nach 60 Sek.
4.	486	J = 740 G. Ausschl.	J = 730 G. Ausschl. nach 2 Min. 3,0 mm	J = 1450 G. Ausschl. 3,0 mm nach 72 Sek.
5.	523	J = 1280 G. Ausschl.	J = 1300 G. Ausschl. nach 1,5 Min. 2,5 mm	J = 2600 G. Ausschl. 2,5 mm nach 70 Sek.
6.	560	J = 1390 G. Ausschl.	J = 1400 G. Ausschl. nach 2,5 Min. 2,7 mm	J = 2800 G. Ausschl. 2,7 mm nach 77 Sek.
7.	605	J = 1450 G. Ausschl.	J = 1450 G. Ausschl. nach 3 Min. 2,4 mm	J = 3000 G. Ausschl. 2,4 mm nach 64 Sek.
8.	676	J = 1620 G. Ausschl.	J = 1600 G. Ausschl. nach 2 Min. 2,5 mm	J = 3300 G. Ausschl. 2,5 mm nach 66 Sek.

Ich habe nach der oben gegebenen eingehenden Schilderung der Versuchsanordnung zu dieser Tabelle nur wenig hinzuzusetzen. Die ersten beiden Kolumnen sind ja an sich sofort verständlich, sie enthalten die nötigen Angaben über die Tiere und Wellenlängen. Kolumne 3 gibt die Reizschwellenwerte in den gemessenen Bezirken. Zu Kolumne 4, welche Angaben über den Grad der mit den Reizschwellenwerten erzielten Verengung in bestimmten Zeiten bringt, muss

ich bemerken, dass diese Zeiten in folgender Weise gefunden wurden. Es wurde mit den ermittelten Reizschwellenwerten gereizt und die Verengerung unter genauer Notierung der Zeit beobachtet, war nun innerhalb einer Minute die beobachtete Pupillenweite konstant geblieben, so wurde der Versuch abgebrochen, da wesentlich weitere Verengerungen auch durch längere Bestrahlung nicht erzielt werden konnten. In der Tabelle sind die Beobachtungszeiten ohne die soeben geschilderten Kontrollbeobachtungszeiten von einer Minute eingeschrieben worden. Bei den Versuchen der Kolumne 5 habe ich mit Intensitäten gereizt, die doppelt so gross waren als die ermittelten Reizschwellenwerte, und habe die Strahlungszeit notiert, die nötig war, um denselben Grad der Verengerung zu erzielen, wie vorher mit der halb so grossen Intensität.

Sehen wir uns jetzt die in Kolumne 3 registrierten Reizschwellenwerte etwas genauer an, so erkennen wir leicht, dass die Werte zunehmen mit der Zunahme der Wellenlänge in den einzelnen Strahlenbezirken. Nur bei $383 \mu\mu$ finden wir eine Ausnahme insofern, als hier der Schwellenwert höher liegt, als der des nächstfolgenden Bezirks bei $398 \mu\mu$. Es findet das seine einfache Erklärung darin, dass Strahlen von $383 \mu\mu$ zwar die Cornea passieren und auch eine Wirkung auf die dahinter liegenden Teile ausüben, aber an der Cornea doch stärker geschwächt werden als Strahlen von $398 \mu\mu$. Es ist also der Verlust an Energie an der Cornea verantwortlich zu machen für den erhöhten Energieaufwand, dessen wir benötigten, um eine Pupillenverengerung mit Strahlen von $383 \mu\mu$ zu erzielen. Die sonst bei Zunahme der Wellenlänge durchaus eindeutige Steigerung der Energiewerte war eine ganz enorme, namentlich war der Sprung zwischen den Gebieten von $486 \mu\mu$ und $523 \mu\mu$ sehr gross. Ich habe unter Zugrundelegung der gefundenen Werte diese Zunahme graphisch als Kurve darzustellen versucht. Diese findet sich S. 124 und wird dort mit der Kurve, die aus den entsprechenden Werten bei Fröschen sich ergab, besprochen werden.

Kolumne 6 zeigt, dass unter Berücksichtigung dieser grossen Differenzen in den Reizschwellenwerten die Reizeffekte annähernd dieselben sein können; gewisse Schwankungen sind bei derartigen Experimenten an lebenden Objekten trotz aller Vorsicht nie auszuschliessen, doch hielten sich, wie die Zahlen zeigen, die Werte überall innerhalb gewisser eng gezogener Grenzen, deren leichte Unregelmässigkeiten wohl als unvermeidbar zu betrachten waren. Vergleicht man die in Kolumne 5 aufgestellten Werte zunächst mit den ent-

sprechenden Werten gleicher Wellenlängenbezirke aus Kolumne 4, so ergibt sich, wie ja zu erwarten, dass bei der Steigerung der Intensität auch die Effekte entschieden grösser wurden. Es war zur Erzielung derselben Verengerungsgrade mit der verwendeten doppelten Energie in Kolumne 5 eine viel geringere Bestrahlungszeit nötig als in Kolumne 4. Vergleicht man die erhaltenen Zeitmasse in Kolumne 5 für die verschiedenen Wellenlängenbezirke untereinander, so sieht man, dass die Werte unter sich nur wenig variieren, es hatte also die gleichmässig durchgeführte Energieerhöhung auf das Doppelte des Reizschwellenwertes auch eine gleichmässige Erhöhung des Effektes erzielt.

Versuche an Fröschen.

Die Resultate dieser Versuche finden sich in Tabelle III zusammengestellt. Die Anordnung der Rubriken in dieser Tabelle ist genau der über die Kaninchen aufgestellten Versuche gleich, ich brauche daher nur auf das oben Gesagte zu verweisen.

Tabelle III. Versuche an Fröschen.

Tier Nr.	Wellen- länge in $\mu\mu$	Pupillenverengung begann rechts, wenn	Die Pupillenverengung betrug links, wenn
1.	383	J = 138 G. Ausschl.	J = 140 G. Ausschl. nach 1,5 Min. 1,5 mm
2.	398	J = 98 „ „	J = 100 „ „ „ 1 „ 2,3 „
3.	459	J = 150 „ „	J = 150 „ „ „ 2 „ 2 „
4.	486	J = 260 „ „	J = 260 „ „ „ 2 „ 2,0 „
5.	523	J = 300 „ „	J = 300 „ „ „ 1,5 „ 2,0 „
6.	560	J = 905 „ „	J = 900 „ „ „ 1,3 „ 2,5 „
7.	605	J = 1290 „ „	J = 1300 „ „ „ 1,75 „ 1,9 „
8.	676	J = 1410 „ „	J = 1400 „ „ „ 2 „ 2,5 „

Wir sehen aus Kolumne 2, dass auch bei Fröschen die Schwellenwerte für die zu erzielende Reizwirkung um so höher lagen, je grösser die Wellenlänge in den betreffenden Bezirken war. Nur 383 $\mu\mu$ machte wie bei den Kaninchen eine scheinbare Ausnahme, die sich auch hier wieder durch die Hornhautabsorption erklärte. Auf S. 124 findet sich die graphische Darstellung der Steigerung der Reizschwellenwerte in den einzelnen Wellenbezirken. Kolumne 3 zeigt, dass unter Berücksichtigung der mit zunehmender Wellenlänge stets steigenden Schwellenwerte die Reizeffekte innerhalb unvermeidbarer Fehlergrenzen gleiche waren.

Wir haben damit durch die beiden Versuchsreihen an Fröschen und Kaninchen übereinstimmende Resultate insofern gewonnen, als wir, um mit Strahlen aus verschiedenen Wellenlängenbezirken annähernd gleiche Reizeffekte zu erzielen, die Intensitäten dieser Strahlen sehr verschieden wählen mussten, und zwar im allgemeinen um so höher, je grösser die Wellenlängen der Strahlen waren.

Sehen wir uns nun aber die erhaltenen Zahlen noch etwas genauer an, so ergeben sich zwischen den Werten, die bei Kaninchen gefunden sind und denen bei Fröschen gefundenen, doch nicht unwesentliche Unterschiede. Zunächst zeigt ein Blick auf die Zahlen der Reizschwellenwerte, dass diese bei Kaninchen im ganzen höher liegen als bei Fröschen. In den erzielten Verengungen tritt dieser Unterschied nicht so klar hervor, wenn auch die Millimeterzahlen bei Kaninchen im ganzen etwas grösser sind als wie bei Fröschen, allerdings ist das um so mehr zu beachten, als auch die Strahlzeiten bei den Kaninchen grösser sind als bei den Fröschen. Würden wir gar keine Rücksicht auf die Wellenlängendifferenzen nehmen und nur die aufgewendete Energie gemessen durch Galvanometerausschläge in Rechnung stellen, so würde sich für die Kaninchen ergeben, dass, um 1 mm Verengung in einer Minute hervorzubringen, ein Energieaufwand benötigt wurde, der einem Thermostrom von 6936 Galvanometerausschlägen entsprechen würde, für die Frösche würde dagegen die Höhe des Thermostroms durch 2899 Galvanometerausschläge repräsentiert.

Es würde das also dafür sprechen, dass bei der Froschiris zur Erzielung der charakterisierten Pupillenverengung weniger strahlende Energie aufgewendet werden muss, als bei der Kanincheniris. Inwieweit diese Differenz ihre Begründung darin findet, dass wir bei dem Kaninchen volllebendes Gewebe, bei den Fröschen zwar auch noch reaktionsfähiges, aber doch nur überlebendes Gewebe zum Experimentieren benutzten, mag dahingestellt bleiben. Dass aber in dieser verschiedenen Vitalität der Gewebe nicht der einzige, ja nicht einmal der Hauptgrund für die gefundenen Differenzen in der zur Reizwirkung benötigten Energie bei den beiden verschiedenen Tierklassen zu suchen ist, das ergibt die genaue Analyse dieser Differenzen unter sorgfältiger Berücksichtigung der Wellenlängen der einzelnen Energiebezirke.

Am leichtesten wird der Überblick über die erhaltenen Zahlen und der Vergleich derselben untereinander, wenn man die gefundenen Werte in ein Koordinatensystem einträgt, dessen Abscissen durch die

Wellenlängen und dessen Ordinaten durch die Energiewerte gebildet werden. Man erhält dann für die beiden Tierklassen Kurven, die — Kurve für Kaninchen, die Kurve für Frösche. Der Verlauf der Kurven spricht für sich selbst. Beide zeigen die schon besprochene Energiezunahme entsprechend der Wellenlängenzunahme, die Kaninchenkurve liegt gemäss den im allgemeinen höher befundenen Werten höher als die Froschkurve. Doch sieht man, dass dieser Lagenunterschied nicht ein gleichmässiger ist, sondern eine ganz be-

stimmte Anordnung erkennen lässt. Am Beginn der Kurve im UV-Teil des Spektrums liegen die Werte nahe aneinander, aber schon in violett und noch mehr in blau sehen wir dann die Kurven sich voneinander entfernen, wobei jedoch die Kaninchenkurve viel schneller steigt als die Froschkurve. Am stärksten ist diese Differenz in grün, während in gelb die Differenz etwas abnimmt und in orange und rot sich die Kurven wieder sehr nähern, wenn auch die Kaninchenkurve immer über der Froschkurve stehen bleibt.

Es war also zur Entfaltung einer Reizwirkung durch die Strahlen von kurzer Wellenlänge (UV) bei beiden Tier-

arten die gleiche oder wenigstens annähernd die gleiche Energie nötig gewesen — die geringe Differenz zwischen den Werten erklärt sich durch die stärkere Absorption durch die dickere Kaninchencornea gegenüber der dünneren Froschcornea. Bei den längerwelligen Strahlen unterschieden sich dagegen die zur Reizwirkung nötigen Intensitäten bedeutend und zwar waren sie bei den Kaninchen ganz beträchtlich höher als bei den Fröschen; erst gegen das Ende des Spektrums hin in orange und rot kamen sich die Reizschwellenwerte wieder ganz nahe.

Wie soll man sich nun erklären, dass auf ein und dasselbe Organ, wenn auch bei verschiedenen Tieren, einzelne Spektralbezirke gleich oder annähernd gleich wirkten, andere wieder so gewaltige Unterschiede in ihrer Wirkungskraft erkennen liessen? Aus meinen Untersuchungen über die physiologische Wirkungskraft der verschiedenen Spektralbezirke (*Zeitschrift f. physikal. u. diätet. Therapie*, Bd. X) hatte sich ergeben, dass Strahlen aus allen Spektralbezirken eine gleiche Wirkung auf den Organismus entfalten können. Das wirk-same Prinzip war lediglich in der durch die Zuführung von strahlender Energie hervorgerufenen Störung des Energiegleichgewichtes der Zellen zu suchen. Mit der Wellenlänge der diese Störung hervor-rufenden Strahlen hing die resultierende Reizwirkung nur insofern zusammen, als die Stärke der auffallenden Strahlen naturgemäss abhängig war von der in den einzelnen Strahlengebieten verschiedenen Gesamtintensität, und weil die Möglichkeit, die Strahlen in sich auf-zunehmen, für die Zellen im allgemeinen umgekehrt proportional der Wellenlängen der Strahlen war. Je kürzer also die Wellenlängen waren, desto weniger Intensität war zur Wirkungsentfaltung nötig und desto mehr bestand die Möglichkeit, auf die Zellen gleiche Wir-kungen auszuüben. Mit der Zunahme der Wellenlänge waren die Absorptionsbedingungen im allgemeinen viel ungünstiger, also mussten höhere Werte zur Reizwirkung herangezogen werden. Davon ausge-nommen waren nur Organe, deren chemisch-physikalischer Bau die Aufnahme langwelliger Strahlen besonders gut gestattete, wie z. B. die Retina, ferner chlorophyllhaltige oder pigmenthaltige Organe, oder auch solche, deren Absorptionsvermögen künstlich erhöht worden war (biologische Sensibilisation). Derartige Organe konnten aller-dings durch viel geringere Intensitäten schon gereizt werden, die bei andern, wo absorptionsbefördernde Stoffe nicht vorlagen, keine Wir-kung hervorzubringen vermochten.

Mit diesen Resultaten früherer Versuche stimmten die Ergebnisse der uns jetzt interessierenden Lichtreizversuche an der Iris der Kaninchen und Frösche sehr gut überein. Bei beiden Tierarten waren in den von allen Geweben sehr lebhaft aufgenommenen kurzwelligen Spektralgebieten die wenigste, und zwar wenigstens innerhalb der UV-Strahlen eine annähernd gleiche Intensität zur Reizwirkung auf die Iris nötig. Mit dem Wachsen der Wellenlängen stieg bei beiden Arten die Intensität, bei der eine Wirkung beobachtet werden konnte. Daraus nun, dass diese Steigerung bei den Kaninchen ganz bedeutend schneller vorwärts schritt als bei den Fröschen, musste nach obigen Auseinandersetzungen geschlossen werden, dass die Bedingungen für die Aufnahme der Strahlen im langwelligen Teil des Spektrums jedenfalls bis zum grün hin bei Fröschen besser waren als bei Kaninchen.

Und das ist in der Tat der Fall. Denn es ist namentlich durch die ausführliche Arbeit von Steinach(6), auf die ich später noch genauer einzugehen haben werde, nachgewiesen, dass die Sphinkterfasern der Amphibien- und Fischiris pigmenthaltig sind, während bekanntlich die Irissphinkteren der Kaninchen, wie wohl bei den meisten Warmblütern, abgesehen vom Rind, wo ich spärliches Pigment finden konnte, pigmentfrei sind. Es konnten also bei ersteren wegen der durch das Pigment verstärkten Aufnahmefähigkeit die Strahlen schon in einer Intensität eine Wirkung hervorbringen, die bei letzteren, wo die begünstigte Aufnahmestation für die strahlende Energie — das Pigment — fehlte, wirkungslos blieben; erst eine ganz wesentliche weitere Steigerung der Energie brachte die Wirkung hervor.

Dass die Kurven der Frösche namentlich in orange und rot sich der der Kaninchen wieder stark näherten, die nötigen Intensitätswerte also wieder mehr gleich wurden, erklärte sich durch das Absorptionsvermögen des Pigments in den Froschsphinkteren. Konnte ich dasselbe auch nicht so genau bestimmen, wie seinerzeit bei den verschiedenfarbigen Zellen von *Loligo*exemplaren, bei denen ich mit Engelmanns Mikrospektrometer ziemlich genaue Werte für die verschiedene Absorption durch die verschiedenfarbigen Pigmente bekam, so ging doch aus meinen zahlreichen Messungsversuchen so viel hervor, dass die Absorption des Irissphinkterpigmentes in gelb schon nachlässt und dass sie in orange und rot nur noch ziemlich schwach ist. Es ist also für diese letzten Strahlen die Erhöhung der Aufnahme der strahlenden Energie durch das Irisgewebe mit Hilfe des Pigmentes eine

relativ geringe. Es näherten sich somit die Bedingungen für die Strahlungswirkung bei der Froschiris in diesen Strahlengebieten wieder sehr denen bei den Kaninchen, was darin seinen Ausdruck fand, dass die zur Strahlungswirkung nötigen Intensitäten annähernd gleiche waren.

Es dürfte damit das bei den geschilderten Versuchen beobachtete Verhalten der Pupillen unter der Einwirkung verschiedener Spektralstrahlung erklärt sein, und vor allem auch die Differenz, die sich zwischen Warm- und Kaltblütern konstatieren liess, verständlich erscheinen.

In diesen differenten Reaktionen des Irisgewebes bei Warm- und Kaltblütern auf die verschiedenen Spektralstrahlen liegt nun aber auch der Grund für das im ersten Teile der Arbeit geschilderte verschiedene Verhalten dieser Iriden bei Gas- und Tageslicht gegenüber dem elektrischen Licht. Die ersteren, arm an UV-Strahlen, vermochten nur die leicht durch langwelliges Licht erregbare Kaltblüteriris zu reizen, während das elektrische Bogenlicht durch seinen Reichtum an UV-Strahlen auch die Warmblüteriris erregte. Die langwelligeren Strahlen des Gas- und Tageslichtes waren viel zu schwach, um eine Wirkung auf die Warmblüteriris auszuüben, dazu gehörten, wie wir bewiesen haben, ganz enorme Energiemengen in diesen Bezirken.

Verstehen wir jetzt die Wirkung der verschiedenen Lichter auf die Iris als begründet in der verschiedenartigen Wirkung der Spektralstrahlung verbunden mit anatomischen Differenzen in der Pigmentierung, so haben wir dadurch auch gleichzeitig einen wichtigen Fingerzeig für die Erklärung des Zustandekommens der ganzen Erscheinung der beobachteten Pupillenverengung überhaupt. Es handelt sich offenbar um eine direkte Einwirkung des Lichtes auf das Irisgewebe, speziell auf die Sphinktermuskeln.

Schon Brown-Séguard(2) und H. Müller(5) hatten, als sie gesehen hatten, dass bei Amphibien und Fischen die Pupillen auch an enucleierten Augen auf Licht sich noch verengern können, die Ansicht ausgesprochen, dass diese Erscheinung wohl durch eine direkte Wirkung des Lichtes auf das Irisgewebe zu erklären sei. Später waren dann Gysi(11) und vor allem Steinach(6) für diese Erklärung lebhaft eingetreten. Letzterer hatte auch an ausgeschnittenen Iriden und an atropinisierten Augen von Amphibien und Fischen die Verengung auf Licht festgestellt und aus seinen Experimenten,

namentlich in Hinblick auf den von ihm exakt erbrachten Nachweis von Pigment in der Kaltblüteriris gefolgert, dass das Licht bei den Amphibien und Fischen direkt die Sphinkteren zur Kontraktion brächte.

In anderer Weise hatte Budge (4) die von ihm ebenfalls beobachtete Erscheinung zu erklären gesucht. Er nahm an, dass sie auf einem intraokularen Netzhautpupillenreflex beruhe, eine Anschauung, der sich auch Edgren (12) anschloss. In neuester Zeit hat dann namentlich Magnus (7) auf Grund seiner Experimente die Ansicht vertreten, dass sich die in Frage stehende Pupillenverengung bei Kaltblütern nicht durch eine direkte Wirkung des Lichtes auf die Sphinkteren, dagegen wohl aber als eine Reflexerscheinung, die innerhalb des Irisgewebes zu stande kommen sollte, erklären lasse, jedenfalls sei auch nach den Experimenten Steinachs kein Grund vorhanden, eine direkte Erregbarkeit der glatten Muskulatur des Sphinkter Iridis (bei Fischen und Amphibien) für Licht anzunehmen.

Magnus (7) kommt zu diesem Schluss auf Grund seiner Nachprüfung der Experimente von Steinach (6), und zwar beschäftigt er sich zuerst mit den Bestrahlungsversuchen, die Steinach (6) mit spektralzerlegtem Lichte anstellte, deren Anordnung er als nicht ganz einwandfrei bezeichnet. Steinach (6) hatte mittels Prisma ein Spektrum des Sonnenlichtes entworfen und Froschaugen der Reihe nach in die einzelnen Bezirke gebracht, er erzielte dadurch verschiedene Reizeffekte, repräsentiert durch verschiedene Grade der Pupillenverengung. Er hat die Wirkung der Spektrallinien durch eine Kurve zu veranschaulichen gesucht, welche etwa bei der Fraunhoferschen Linie $C + \frac{1}{2} Cd$ ansteigt, bei F die grösste Höhe erreicht und dann allmählich abfallend hinter G wieder in die Abscisse einlenkt.

Nach meinen obigen Ausführungen kann eine derartige Versuchsanordnung keine einwandfreien Resultate über die Wirkungsstärke der einzelnen Spektralbezirke auf die Iris geben, denn die verschiedenen Intensitäten in den einzelnen Bezirken sind nicht berücksichtigt worden, diese hätten gemessen und die dabei gefundenen Differenzen in oben angedeuteter Weise ausgeglichen werden müssen.

Die Ungenauigkeit der Versuche hat aber keineswegs, wie Magnus (7) meint, ihren Grund darin, dass Steinach (6) ein Refraktionspektrum benutzte, und Magnus (7) befindet sich darum auch im Irrtum, wenn er der Ansicht ist, dass seine Versuche genauer seien, weil er statt des Refraktionsspektrum sein Diffraktionsspektrum setzte.

Der Unterschied beider Spektren beruht bekanntlich vor allem darin, dass beim Prisma die Ablenkung der Strahlen umgekehrt proportional im Quadrate der Wellenlängen wächst, d. h. also mit abnehmender Wellenlänge immer schneller zunimmt, während sie beim Gitter direkt proportional der Wellenlänge ist, so dass man also aus der Lage einer Linie im Gitterspektrum sofort auch die Wellenlänge derselben erhält, was ja beim Prismaspektrum nicht der Fall ist. Aber die Differenzen in der Intensität der einzelnen Spektrallinien bleiben bestehen, ob man das Spektrum nun durch ein Prisma oder mit einem Gitter entwirft. Es enthalten also die Untersuchungen von Magnus(7) dieselbe Ungenauigkeit wie die von Steinach(6), dass die Intensitätsdifferenzen zwischen den einzelnen Spektralbezirken nicht in Rechnung gezogen worden sind; es sind daher auch seine Zahlen und die daraus konstruierte Kurve keineswegs als der alleinige Ausdruck der verschieden starken Reizwirkung der untersuchten Wellenlängenbezirke anzusehen, vielmehr lässt sich unschwer zeigen, dass die erhaltenen Resultate durch die Nichtberücksichtigung von den verschieden starken Intensitäten in den einzelnen Wellenlängenbezirken beeinflusst worden sind. So fand Magnus(7) das Maximum der Wirkung bei seinen Versuchen zwischen 517 bis 540 $\mu\mu$, es trifft das fast zusammen mit dem Maximum der Energie im sichtbaren Sonnenspektrum, das nach den Messungen von Langleih(13) und Mouton(14) etwa zwischen 500 bis 550 $\mu\mu$ liegt. Alle andern Strahlen wirkten bei den Magnusschen Versuchen schwächer, hatten aber auch schwächere Intensitäten; am schwächsten ist dieselbe unter den von Magnus(7) herangezogenen Spektralbezirken in dem in seiner Tabelle zuletzt aufgeführten Wellenlängenbereich entsprechend der Fraunhoferschen Linie $G = 430 \mu\mu$, und hier finden sich auch die geringsten oder auch gar keine Wirkungen bei den Reizversuchen von Magnus(7).

Bei Steinach(6) finden wir ja auch diesen Abfall der Kurve nach dem kurzwelligen Teil des Spektrums zu; er war sich aber bewusst, dass dieser jedenfalls zum Teil auf Rechnung der geringeren Intensität dieses Spektralteiles zu setzen war, wenn ich auch Magnus(7) darin zustimmen muss, dass der Versuch, dieses Intensitätsdefizit durch Konzentrierung der Strahlen mittels einer Konvexlinse auszugleichen, nicht sehr glücklich gewählt war.

Sind also auch die Versuche Steinachs mit spektralzerlegtem Licht nicht als genügend beweiskräftig anzusehen für die Annahme einer direkten Reizung der Kaltblütersphinkteren in der Iris durch

Licht, so sind andererseits die soeben besprochenen Versuche von Magnus (7) keineswegs geeignet, das Gegenteil von dieser Annahme zu beweisen. Da die Resultate beider Autoren zu sehr abhängig waren von den Schwankungen der Energieverteilung in den entworfenen Spektren, was um so mehr ins Gewicht fällt, als beide mit Sonnenspektren arbeiteten, deren Strahlungsenergie in den einzelnen Spektralbezirken nach der Jahres- und Tageszeit, nach der Luftbeschaffenheit usw. so ausserordentlich variiert, sagen sie über die Reizwirkung der Strahlen verschiedener Wellenlängen auf das Irisgewebe zu wenig bestimmtes aus, als dass man sie ohne weiteres als entscheidend für oder gegen die Annahme einer direkten Muskelreizung durch Licht verwenden könnte.

Die von mir unter Berücksichtigung der verschiedenen Intensitäten und der Absorptionsverhältnisse der einzelnen Spektralbezirke durch das lebende Gewebe angestellten vergleichenden Untersuchungen an Warm- und Kaltblütern und der dadurch gewonnene Einblick in die Wirkung der Spektralstrahlen auf die Iris, die Gleichheit der Wirkung in den Teilen der Spektralbezirke von gleicher Absorption, die Ungleichheit derselben in Bezirken, die ungleich absorbiert wurden, zu gunsten der Iriden, in denen Pigment war, sprechen dagegen im Sinne von Steinach durchaus für eine direkte Reizung der Muskelsubstanz in der Iris durch das Licht.

Denn die von Magnus (7) gegen Steinach geltend gemachte Erklärung der Erscheinung, dass es sich bei der an enucleierten Fisch- und Amphibienaugen zu beobachtenden Pupillenverengung um eine Wirkung auf intrairidal-nervöser Reflexbahn handle, ist mit der wohlbegründeten Verschiedenartigkeit des Verlaufes unserer Reizversuche nicht vereinbar. Ist auch die Entfaltung einer Reizwirkung durch Lichtstrahlen auf die Nervensubstanz nach meinen Untersuchungen (*Zeitschrift für allgemeine Physiologie*, 1906, 1) am Bauchstrang des Regenwurms und von *Sipunculus* durchaus möglich, so wäre doch durch die Annahme einer derartigen Reizwirkung bei den beschriebenen Irisexperimenten der verschiedene Ausfall der Reizversuche bei Warm- und Kaltblütern unerklärt geblieben. Trotzdem habe ich Versuche an Katzen, bei denen durch reichliche Atropinisierung eine vollständige Mydriasis erzielt worden war, also auch die Nervenendigungen im Irisgewebe gelähmt worden waren, eine Reihe von Strahlungsversuchen angestellt und vermochte gerade so wie bei den nichtatropinisierten Tieren eine durchaus eindeutige Verengung der Pupille durch elektrisches Bogenlicht zu

erzielen. Ich brauche auf diese Versuche, die ich auch durch solche an ausgeschnittener Kaltblüteriris ergänzte, nicht näher einzugehen, weil ja auch schon Guth (15), ein Schüler Steinachs, darauf hingewiesen hat, dass Magnus's Annahme eines intrainridalen Reflexes auf Grund von Experimenten an atropinisierten Iriden nicht haltbar ist.

Ich möchte zu diesen Untersuchungen nur eine kurze Bemerkung hinzufügen. Magnus (7) sowohl wie Guth (15) haben die atropinisierten Iriden vergleichsweise mit Licht und mit dem elektrischen Strom gereizt. Magnus (7) fand nun, dass die Lichterregbarkeit an Iriden erloschen war, die auf elektrische Reize noch reagierten, er folgerte daraus, dass, da die für die Lichtwirkung in Betracht kommenden Nerven des von ihm supponierten intrainridalen Reflexes durch Atropin gelähmt wären, die Verengerung auf Licht nicht mehr stattfinden könne, wohl aber sei noch eine durch die elektrische Reizung hervorgerufene direkte Kontraktion der Muskeln möglich. Ganz abgesehen davon, dass Guth (15) zeigen konnte, dass das Erlöschen der Erregbarkeit auf Lichtreize durchaus nicht immer dem Erlöschen der Erregbarkeit durch den elektrischen Strom vorauszugehen braucht, so haben derartige Folgerungen, die sich auf den Vergleich zweier unter sich nicht ohne weiteres kommensurablen Reizqualitäten stützen, stets etwas missliches, wie ich schon früher einmal kurz ausgeführt habe, als es sich um den Vergleich zwischen photischen und taktilen Reizwirkungen handelte. Denn unterwirft man die Objekte den beiden zur Verfügung stehenden Reizen, so kann man, da man lediglich auf den Effekt — in unsern Fällen die Pupillenkontraktion — als Gradmesser für die Intensität des aufgewendeten Reizes angewiesen ist, niemals darüber ins Klare kommen, ob dieser oder jener Reiz nicht nur deshalb wirkungslos blieb, weil er an und für sich für den vorliegenden Fall zu schwach war, eine Wirkung auszulösen, oder aber ob die Wirkung ausblieb, weil wirklich die Reaktionsfähigkeit des Organes auf den betreffenden Reiz vermindert oder aufgehoben war. Man kann also nur ganz bedingte Resultate durch derartige Experimente beibringen, die für Vergleichsuntersuchungen nur Wert haben, wenn möglichst genaue Angaben über die energetische Situation der zu reizenden Organismen unter möglichst exakter Bestimmung der Intensität der einwirkenden Reize gemacht werden.

Mit genau denselben Gründen, mit denen wir die Annahme einer reflektorischen Wirkung der Lichtstrahlen auf intrainridalen Reflexbahnen zurückweisen konnten, lässt sich auch der Einwurf, den

ich mir namentlich in Hinblick auf meine Experimente an Cephalopoden selbst machen musste, dass es sich bei der beobachteten Pupillenverengung etwa um eine Wirkung der Strahlen auf die motorischen Nervenendigungen in der Iris gehandelt haben könne, entkräften. Das Unerklärbleiben der Verschiedenartigkeit des Verlaufes der Reizkurven an Warm- und Kaltblütern, der Verlauf der Experimente an atropinisierten Iriden liess eine derartige Deutung nicht aufkommen.

Schliesslich muss ich noch darauf eingehen, dass ich nach Abschluss meiner Versuche, deren Gesamtergebnisse ich bereits im Dezember 1905 in meiner Arbeit über die Bedeutung des Pigmentes für die physiologische Lichtwirkung kurz mit erwähnt habe, durch die Arbeiten von Abelsdorf (16) und Schreiber (17) auf die Mitteilung Marenghis (18) aufmerksam wurde, welcher nach intrakraniellen Optikusdurchschneidungen bei Kaninchen eine langsame Verengung der Pupille auf Licht beobachtet hatte. Er erklärt diese mit der Annahme einer Art intraokularen Reflexes zwischen Netzhaut und Iris, also etwa ähnlich wie seinerzeit Budge (4) und Edgren (12) die Wirkung des Lichtes auf die Kaltblüteriris erklären wollten. Abelsdorf (16) hat die Experimente Marenghis (18) kontrolliert, konnte aber die Pupillenverengung nicht finden, ebenso wenig hat Schreiber (17) dieselbe bei seinen Versuchen an Kaninchen gesehen. Ferner schreibt Tschirkowsky (19) in seiner kürzlich erschienenen Mitteilung im Archiv für Augenheilkunde, dass er Marenghis (18) Angabe vom Erhaltenbleiben der Pupillarreaktion nach Optikusdurchschneidung nicht bestätigen könne. Tschirkowsky (19) und Schreiber (17) sind der Ansicht, dass man in den Fällen, in denen Pupillenreaktionen bei durchschnittenem Optikus gesehen werden, Störungen in den sensiblen Reflexbahnen der Pupille annehmen müsse.

Ich möchte ausdrücklich betonen, dass derartige Störungen bei meinen Experimenten nicht für die beobachteten Pupillenverengungen verantwortlich gemacht werden konnten. Denn einmal wurden die Experimente derartig angestellt, dass bei sonst völlig unveränderter Lage der Tiere lediglich ein Lichtwechsel vorgenommen wurde, durch den dann ganz verschiedene Effekte je nach Wahl des Lichtes und je nach Wahl des Tieres erzielt wurden, die ihre Erklärung in der verschiedenen spektralen Zusammensetzung der Lichter und der verschiedenen anatomischen Beschaffenheit der Iris-sphinkteren fanden. Doch selbst angenommen, es hätten sich bei

diesen Versuchen trotzdem unbeabsichtigte Einflüsse auf sensiblen Bahnen geltend machen können, so wäre doch nicht zu erklären, dass bei den Kaninchen, bei denen gleichzeitig beide Augen aber mit verschiedenem Licht belichtet wurden, stets die mit Gas- und Tageslicht belichtete Pupille weit blieb, die mit elektrischem Bogenlicht bestrahlte aber enger wurde.

Gegen die Anschauung endlich von Marengi (18), es könne sich bei der beobachteten Verengerung womöglich um eine unbekannte, intraokulare Beziehung zwischen der Netzhaut und Iris handeln, sprachen das Fehlen der Pupillenkontraktion bei Richtung des Belichtungskegels direkt in die Pupille, ferner das Lokalbleiben der Anfangskontraktion im Irisgewebe unter dem auf das Gewebe gerichteten Lichtkegel des konzentrierten Bogenlichts, weiter der Umstand, dass die Experimente gleich verliefen, ob die Kaninchen kurz nach der Durchschneidung oder erst zu einer Zeit bestrahlt wurden, wo man schon atrophische Degenerationsprozesse auch in den nervösen Elementen der Netzhaut annehmen musste, schliesslich die Experimente an ausgeschnittenen Iriden und an einzelnen Teilen derselben [Steinach (6), Guth (15)].

Auch Magnus (7) kommt zu dem Schluss, dass die Netzhaut-elemente zum Zustandekommen der in Frage stehenden Verengerung bei den Kaltblüterpupillen jedenfalls nicht nötig sind, wenn er auch die Anschauung vertreten hat, dass die von ihm im Spektrum erhaltene Kurve der Pupillarreaktion des ausgeschnittenen Aalaauges im grossen ganzen der Absorptionskurve des Aalsehpurpurs entspreche. Dass das letztere nicht zutreffend ist, glaube ich aber bewiesen zu haben, da ja die Kurve von Magnus nicht lediglich der Reizkurve der Kaltblüteririsreaktion entsprach, sondern wesentlich von den verschiedenen Intensitäten des entworfenen Sonnenspektrums beeinflusst worden war.

Als Resultat aller unserer Betrachtungen ergibt sich also, dass wir die auch bei Warmblütern nach Unterbrechung der Optikusbahnen auslösbare Pupillenverengerung auf Licht zu betrachten haben als eine direkte Wirkung der Lichtstrahlen auf die Sphinkteren der Iris.

Inwieweit diese Beobachtung praktisch von Bedeutung sein kann, wird ganz von den betreffenden, zur Untersuchung stehenden Fällen abhängig sein. Meist wird ja beim Erhältensein des gewöhnlichen Netzhautpupillenreflexes die durch die Bestrahlung der Iris hervorgerufene Verengerung der Pupille nicht in Erscheinung treten, dazu

ist ihr Eintritt und ihr Verlauf viel zu langsam. Aber bei Fällen von träger Reflexreaktion der Pupille könnte sie eventuell doch in Frage kommen. Jedenfalls erfordert bei allen Pupillenuntersuchungen die Art der Beleuchtung grosse Beachtung. Vor allem kommt das in Betracht bei den experimentellen Arbeiten über Pupillenverengerung auf Lichtreize. Man muss, wie bei andern Reizen, auch bei Arbeiten mit Lichtreizen viel mehr Rücksicht nehmen auf die verwendeten Intensitäten und Qualitäten der Lichtquellen. Es dürften sich dann, wie auch aus den soeben besprochenen Experimenten wieder hervorgeht, viele Differenzen in den Resultaten der Experimente erklären lassen, die bisher wohl einer supponierten exceptionellen Stellung des Lichtreizes gegenüber andern Reizqualitäten zugeschoben wurden.

Literaturverzeichnis.

- 1) Arnold, Fr., Physiologie. Bd. II. 1841.
 - 2) Brown-Séguard, Journal de la Physiologie. 1859.
 - 3) Reinhardt, Okens Isis. 1843. (Citirt nach Steinach.)
 - 4) Budge, Über die Bewegung der Iris. 1854—1855.
 - 5) Müller, H., Würzburger Verhandlungen. 1859. Bd. X.
 - 6) Steinach, E., Pflügers Archiv. 1892. Bd. LII.
 - 7) Magnus, R., Zeitschrift f. Biologie. 1899. Bd. XXXVIII.
 - 8) Wagenmann, A., v. Graefe's Arch. f. Ophthalm. Bd. XXXVI. 4.
 - 9) Hertel, E., v. Graefe's Arch. f. Ophthalm. Bd. XLVI.
 - 10) Biedermann, Elektrophysiologie. Bd. I.
 - 11) Gysi, Inaugural-Dissertation. Bern 1879.
 - 12) Edgren, Upsala läkareförs. Förhandl. XI. XIII. (Citirt nach Steinach.)
 - 13) Langleih, Ann. chim. et phys. 1889. Tom. XVII.
 - 14) Mouton, Compt. rend. 1879. Tom. LXXXIX.
 - 15) Guth, Pflügers Archiv. 1901. Bd. LXXXV.
 - 16) Abelsdorf, Arch. f. Augenheilk. 1905. Bd. LII.
 - 17) Schreiber, v. Graefe's Arch. f. Ophthalm. Bd. LXI. 3.
 - 18) Marengi, Archives italiennes de biologie. 1902. XXXVII.
 - 19) Tschirkowsky, Arch. f. Augenheilk. Bd. LV. 1.
 - 20) Hertel, E., Die Hydrotherapie der Augenerkrankungen. 1903.
 - 21) Müller, H., Würzburger naturwissenschaftliche Zeitschrift. 1861.
-