Zur Topographie der gefärbten Kugeln der Vogelnetzhaut.

Von

Dr. G. Waelchli.

Hierzu Tafel VI.

Hat man in den farbigen Kugeln der Vogelretina Media, welche nur Strahlengruppen von bestimmten, jeder Kugel eigenen Wellenlängen durchlassen*), so kann man erwarten, dass aus der Vertheilung dieser Medien ein Bild des objectiven farbigen Gesichtsfeldes des Vogels sich ergeben wird, unter zwei Bedingungen: dass den Stäbchen, wie schon Max Schultze angenommen hat, jede Farben-perception abgeht, und zweitens, dass den Kugeln die Eigenschaft zukomme, gewisse farbige Strahlen von der Perception abzuhalten. Die nun folgende Abhandlung sucht ein möglichst treues Bild der Vertheilung der farbigen Kugeln in der Retina einiger Vögel zu geben.

Schon Hannover**) gab uns eine Andeutung von

*) Mikrospektroskopische Untersuchung der gefärbten Kugeln in der Retina von Vögeln, von Dr. G. Waelchli. v. Graefe's Archiv f. Ophthalm. XXVII. Bd. Abth. 2, p. 303. — Onderzoek. gedaan in het physiol. Lab. Utrecht. Derde R. VI., p. 297.

**) Recherches microscopiques sur le système nerveux par Adolph Hannover. 1844. p. 51.

dieser Vertheilung. 6 — 8 gelbe Kugeln, das ist das wesentlichste Resultat seiner Untersuchung, umgeben eine rothe. Die Zeichnung*), welche er von einer nicht näher bezeichneten Stelle der Retina des Huhnes giebt, ist jedoch rein schematisch. Sie entspricht der Natur schon deshalb nicht, weil darin die farblosen Kugeln ganz fehlen.

Auch die Bilder der Retina des Huhnes, die Max Schultze**) zeichnet, befriedigen insofern nicht ganz, als dabei der Ort der Retina, von dem sie stammen, nicht näher bezeichnet ist, während doch, wie schon Schultze wusste und wir später noch genauer nachweisen werden, die Vertheilung der Kugeln mit dem Orte sich bedeutend ändert. Aus dem gleichen Grunde sind Pacini's***) Angaben ungenügend, wonach der Fläche jeder Pigmentzelle 5—6 Stäbchen mit ungefärbten Kügelchen entsprechen, während an jeder Seite des Polygons 3—4 gefärbte Kügelchen liegen sollen.

Schultze bestreitet ausserdem, beim Huhn sowohl als bei der Ente, das Vorhandensein einer Fovea centralis oder einer sonst besonders ausgezeichneten Stelle der Retina. Er unterscheidet mit H. Müller†) in der Taubenretina zwei Hälften: eine gelbliche und eine röthlich durchscheinende. Erstere ist diejenige, welche das Pecten enthält, letztere die laterale, beim Sehen nach vorn allein in Betracht kommende. In der röthlichen Hälfte sind die Durchmesser der Zapfen geringer, die gelben Kugeln

*) *Recherches microscopiques sur le système nerveux* par Adolph Hannover. 1844. p. 51. Pl. V, Fig. 68.

**) Vergl. Arch. f. mikr. Anatomie v. M. Schultze. Bd. II., S. 204 ff. u. Tafel IX, Fig. 6 a. b. c.

***) Pacini, *Sulla Retina*. Bologna 1865.

†) H. Müller's gesammelte und hinterlassene Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges, herausgegeben von Otto Becker, p. 79. 1872.

intensiver gefärbt als in der anderen. Dass diese Angaben nicht ganz zutreffend sind, werde ich später zu beweisen suchen.

Talma*), der den Werth einer genaueren Präcisirung der verschiedenen Orte der Retina einsah, hat uns eine recht genaue Beschreibung der Vertheilung der Kugeln gegeben; indessen scheinen ihm gewisse Prädilectionsstellen entgangen zu sein, auf die ich später zurückkommen werde. Auch fehlen bei ihm Angaben über die Vertheilung im sagittalen Durchmesser vollständig.

Heinemann**), der sehr verschiedene Vogelarten auf die Vertheilung der gefärbten Kugeln untersucht hat, fand bei Siphonornis im horizontalen Netzhautmeridian sehr wenige und kleine farbige Kugeln; namentlich fehlten da fast ganz rothe und gelbe. Im oberen Abschnitt waren die rothen und gelben zahlreicher und auch grösser. Die Netzhautperipherie war ärmer an rothen und gelben. Im Allgemeinen fand er einen wesentlichen Unterschied in der Grösse der Oelkugeln bei ein und demselben Thiere. Er bestätigte auch Krause's Angabe, dass immer eine rothe Kugel sich mit einer gelben zusammenfindet.

Einer Aufforderung von Prof. Donders und Prof. Engelmann folgend, habe ich es unternommen, drei im System möglichst weit auseinander stehende Vogelarten einer genaueren Prüfung auf die Vertheilung der gefärbten Kügelchen zu unterwerfen und womöglich eine getreue bildliche Darstellung derselben zu geben. Ich wählte, als hier am leichtesten zugänglich, den Finken (*Fringilla linearis*), die Taube und den Hahn.

*) Onderzoekingen gedaan in het Physiol. Laboratorium te Utrecht. III. Reeks II., 259 ff.

**) Carl Heinemann in Vera Cruz, Beiträge zur Anatomie der Retina. Arch. f. med. Anatomie, Bd. XIV., p. 438.

Die Retina frisch zu untersuchen, führte mich nicht zum gewünschten Ziele, weil die ausserordentliche Verschiebbarkeit und Veränderlichkeit der Netzhautelemente, speciell der Zapfen und Stäbchen, ganz normale Bilder nicht, oder nur für ganz kurze Zeit und immer nur an ganz vereinzelt Stellen der nämlichen Netzhaut zu erhalten gestatten. Es kam aber gerade darauf an, die normalen Eigenschaften der Lagerungsverhältnisse dieser Elemente während der ziemlich langen zur genauen Untersuchung jedesmal erforderlichen Zeit völlig unverändert zu erhalten. Deshalb bediente ich mich folgender Methode.

Das zu untersuchende Thier wurde eine viertel bis halbe Stunde in vollständige Dunkelheit gesetzt, da dann, nach Kühne*), das Abheben der Netzhaut von dem Pigmentepithel leichter möglich ist.***) Das Thier wurde nun in der Dunkelheit geköpft, die Augen enucleirt, oder was noch besser ist, mit der knöchernen Orbita herausgenommen, und die Knochen nachher durch stückweises Abkneipen mit einer Scheere entfernt, wodurch allein größere mechanische Insulte des Augenhintergrundes umgangen werden. Die Stellung des Auges zur Orbita wurde zur nachherigen Orientirung durch ein Zeichen mit einem Lapisstift auf der Cornea markirt.

*) Vergl. Hermann's Handbuch der Physiologie, Bd. III. 1. Th., p. 339.

**) Ich will gleich hier bemerken, dass, wie auch Kühne schon angiebt, der Aufenthalt des Thieres in der Dunkelheit keine absolute Garantie für das Abheben des Pigmentepithels bietet. Am meisten Schwierigkeiten bietet in dieser Hinsicht der gelbe Fleck dar, von dem man nur ganz ausnahmsweise ein gutes Präparat bekommt. Hier sitzen nämlich, wie schon H. Müller angegeben hat, die Ausläufer der Pigmentzellen sehr fest zwischen den Aussengliedern der Zapfen und Stäbchen, so dass sie lieber von den Kuppen der Pigmentzellen abreißen, als zwischen den Aussengliedern herausgleiten.

Das Auge wird nun im Aequator vorsichtig aufgeschnitten und auf 7—10 Minuten in $\frac{1}{2}$ procentige Osmiumsäure gelegt, wodurch die Retina consistenter wird, ohne an Durchsichtigkeit viel einzubüssen. Zerlegt man dann den Augenhintergrund in Segmente, so kann man die Retina stückweise in einen hohlen Objectträger (Modell Engelmann*), s. d. Anmerkung) gleichsam abstreichen, und in hängender Lage, ohne Zusatzflüssigkeit, untersuchen. Um das Verdampfen des Präparates zu verhüten, schliesst man den Objectträger von unten mit einem gewöhnlichen Objectglas, das etwas benetzt ist, ab, und hat so das Präparat in einer feuchten Kammer, in der es 2—3 Tage lang ohne sehr wesentliche Veränderung bewahrt bleiben kann.

Die Untersuchung wurde mit Zeiss' Objectiv F (mit Correction) und Ocular 3 bei einer Tubuslänge von 186 Mm. angestellt. Die Vergrösserung war dann eine 800-fache. Im Ocular lag ein Quadratmikrometer, der als

*) Dieser Objectträger besteht aus einem gewöhnlichen Objectglase, welches in der Mitte ein rundes Loch von 1,5 Cm. Durchmesser hat. Ueber dieses ist ein hinreichend dünnes Deckglas gekittet. Das Präparat wird nun von innen auf das Deckglas gelegt, und das Objectglas umgekehrt. So befindet sich das Präparat während der Untersuchung in hängendem Zustand, ohne irgendwo gedrückt zu werden. Namentlich bei Anwendung von Immersionslinsen bieten diese Objectträger sehr grosse Vortheile vor den bisher allgemein gebräuchlichen. Das Object geräth bei Höher- oder Tieferschrauben der Linse resp. des Tubus nicht in Bewegung; die Oberfläche des Deckglases kann bequem vom Wasser oder Oel gereinigt werden, ohne dass das Object Gefahr läuft, merklich verschoben oder gar gedrückt zu werden. Hierdurch ist auch abwechselnde Beobachtung desselben Objects mit trocknen und Tauchlinsen ermöglicht. Zur Reinigung der Unterflache des Deckglases wird der Objectträger umgedreht, auf eine mit Hirschleder überzogene Glasplatte gelegt, und nun mit einem weichen Lappen, schliesslich mit trockenem Hirschleder das Deckglas abgerieben. Bei nur mässiger Vorsicht brechen hierbei auch Deckgläser von weniger als 0,1 Mm. nicht.

Rahmen für unsere Zeichnung diene. Der absolute Flächeninhalt, den das ganze, in 25 gleiche quadratische Felder getheilte, Quadrat deckte, betrug dann 5625 μ m. Als Lichtquelle benutzte ich entweder starkes Gaslicht oder Sonnenlicht. Das Mikroskop stand im Dunkelkasten von Engelmann. Die Oeffnung des Lichttrichters war durch ein mit concentrirter Alaunlösung gefülltes, 2 Ctm. weites planparalleles Glasgefäß geschlossen, um die dunklen Wärmestrahlen der Lichtquelle möglichst abzuhalten.

Die Präparate wurden nur dann als völlig brauchbar angesehen, wenn alle im Gesichtsfeld befindlichen Kugeln derselben Gattung in ein und derselben Ebene lagen, also beim Drehen der Mikrometerschraube zugleich verschwanden und zugleich wieder erschienen. Alle Zapfen und Stäbchen standen dann genau vertical zur Objectglasebene. Die Vertheilung der Kugeln war dann, von der Ora serrata abgesehen, stets eine äusserst regelmässige.

Als besonders wichtige Stellen der Retina habe ich die folgenden einer eingehenden Untersuchung unterworfen.

1. Macula lutea.
2. Peripherische Theile der Retina, zwischen Macula und Aequator.
3. Ora serrata.
4. Correspondirende Stellen vor und hinter dem Pecten.
5. Eine Gegend, die als „rothes Feld“ bezeichnet werden mag.

Die letztere tritt besonders deutlich bei der Taube hervor. Sie liegt im hintern obern Quadranten, der Spitze des Pectens gegenüber und hat die Form einer Ellipse, deren längster Durchmesser horizontal gerichtet ist. Bei einer jungen Taube mass der lange horizontale Durchmesser 9 Mm., der kürzere verticale ungefähr 7 Mm. Der

Diameter des Auges betrug am Aequator 15 m. Der untere Rand der Ellipse war 2,6—2,8 Mm. von der Macula entfernt, während der obere Rand sich bis auf circa 0,8 Mm. der Ora serrata näherte. Besonders gut makroskopisch sichtbar zu machen ist diese Zone dadurch, dass man die Retina in situ mit Chorioidea und Sclera in eine 0,6 procent. Na Cl.-lösung taucht. Man sieht sie dann sich mit einem röthlichen Schimmer von der mehr weisslichen Umgebung abheben. Schon H. Müller und Max Schultze haben sie gesehen. Letzterer bezeichnete sie als laterale beim Sehen nach vorn allein in Betracht kommende Stelle*).

Was die Lage des Pecten betrifft, so erstreckt sich dasselbe, wie bekannt, etwas hinter und unterhalb der Macula beginnend, schräg nach vorn und unten zu.

Bevor ich auf die Vertheilung der farbigen Kugeln selbst eingehe, möchte ich folgende Bemerkungen vorausschicken über

Die Farbenverhältnisse der Kugeln.

Die Kugeln der drei Vogelarten Fink, Taube, Hahn lassen sich der Hauptsache nach in vier Classen gruppiren: in rothe, orangene (bis gelbe, Hahn) grünliche und farblose, resp. sehr schwach gefärbte.

Die rothen Kugeln haben bei den drei untersuchten Vogelarten überall wesentlich die gleiche Farbe und zeigen nirgends Uebergänge zu den orangenen. Nach der mikrospektralanalytischen Untersuchung**) lassen sie nur Roth und etwas Orange durch.

*) Vergl. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. II., p. 205.

**) Vergl. Mikrospektroskopische Untersuchungen der gefärbten Kugeln in der Retina von Vögeln, von Dr. G. Waelchli. Graefe's Archiv für Ophthalm. XXVII. Bd., Abth. II., p. 303. Onderzoekingen gedaan in het physiol. Lab. Utrecht derde R. VI. p. 297.

Die gelben Kugeln sind beim Finken und der Taube mehr orangefarbig, beim Hahn mehr saturirt gelb. Gleich den rothen kommen auch sie in der ganzen Retina vor, ohne Uebergänge, weder zu den grünen noch zu den rothen. Sie lassen wesentlich nur die langwelligen Strahlen bis zum Grün durch.

Die grossen grünen Kugeln zeigen vielerlei Nuancen zwischen gelbgrün und reingrün, selbst bläulichgrün. Im ganzen sind sie etwas blass, beim Hahn mit deutlicher Beimischung von gelb. Sie absorbiren namentlich Indigo-blau und Violett sehr merklich. Längere Zeit dem Licht ausgesetzt, erblassen sie etwas, eine Eigenschaft, die wir bei den rothen und orangenen nicht bemerkten. Sie kommen in der Macula nicht vor.

Die „farblosen“ oder schwachgefärbten Kugeln sind, wenn farbig, meist sehr blass grünlich. Sie zeigen jedoch auch viele Uebergänge vom blass Gelbgrün, Blaugrün und Blau zum Farblosen.

Talma (l. c.) und Krause *) nehmen ausserdem noch eine blaue Varietät von Kugeln an. Diese finden sich hier unter den schwachgrünlichen (Taube) oder unter den farblosen (Hahn) subsummirt. Sie sind sehr wenig zahlreich, nur sehr schwach gefärbt und stimmen im Durchmesser mit jenen am besten überein. Es ist in manchen Fällen sehr schwer, sie von den farblosen resp. von kleinen grünlichen zu unterscheiden; um so schwieriger, als die, wenn auch sehr geringe mit der kurzen Osmiumsäurebehandlung verbundene Bräunung hinreichen kann, um die Erkennung feiner Farbenunterschiede unmöglich zu machen.

Im Allgemeinen lässt sich in Bezug auf die Farben der Kugeln der drei untersuchten Vögel noch sagen, dass

*) Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XII, p. 771.

die der Taube die gesättigsten sind, die blassesten die des Hahns, während der Fink etwa in der Mitte zwischen beiden steht. *)

Grössenverhältnisse der Kugeln.

Bezeichne ich mit

M. die der Macula lutea entsprechende Stelle,

R. F. das rothe Feld,

P. R. die periphere Retina zwischen Aequator und Macula,

v. P. vor dem Pecten,

h. P. hinter dem Pecten,

Ae. den Aequator,

Or. s. die Ora serrata,

so kann ich für die (in Mikren $\mu = 0,001$ Mm. ausgedrückten) Durchmesser der Kugeln folgende Tabelle aufstellen.

*) In der beigegebenen Tafel sind die feineren Farbenunterschiede nicht angedeutet. Der leichteren Ausführung halber sind nur schlechtweg rothe, gelbe, grüne und farblose wiedergegeben. Auch sind Grössenverhältnisse und räumliche Vertheilung vom Lithographen nicht so genau wiedergegeben, wie sich gehört hätte.

Tabelle I.

	M.	R. F.	P. R.	A. e.	v. P.	• h. P.	Or. s. *)
Fink. Rothe . . .	2,5	< 2,9 { 2,5 äussere 1,8 innere	< 2,8	3,1	< 2,8	< 2,8	—
Orangene . . .	1,5	—	2,45	> 2,8	2,45	2,8	—
Grosse grüne .	—	—	3,15	3,1	3,15	3,15	—
Kleine „ .	1,1	2,5	2,1	2,1	2,1	2,1	—
Taube. Rothe . . .	2,1	4,2	3,15	3,15	3,15	3,15	2,8
Orangene . . .	1,75	{ 3,15 äussere 2,8 innere	2,45	2,8	2,8	2,8—3,15	2,1
Grünl. gelbe .	2,1—2,45	2,1	2,1	2,1	1,75—2,1	2,1—2,45	1,05—1,75
Grosse grüne .	—	—	3,85	3,85—4,2	3,15	3,15—4	2,8—2,5
Farblose . . .	1,05	—	—	—	—	—	—
Rothe . . .	3,11	3,5	3,85	4,9	3,5—4,2	3,85	3,5
Gelbe . . .	> 2,8	3,15	3,15	4,9	3,15—3,5	3,85	4,2
Gelbgrüne . . .	3,44	—	—	—	—	—	—
Grüne . . .	—	3,5—3,85	< 4,2	4,2	4,2	4,2	3,5—1,75
Farblose . . .	2,8	3,15—1,75	3,15—1,75	2,8—4,2	3,15—1,75	3,5	3,15

*) Die Angaben der Verteilung in der *Ora serrata* des Finken fehlen deshalb, weil es uns, trotz wiederholter Versuche, der Kleinheit des Objectes wegen, unmöglich war, ein mustergültiges Präparat zu bekommen.

Aus der Tabelle und den ihr zu Grunde liegenden Untersuchungen geht folgendes hervor:

Die Grösse der farbigen Kugeln kann variiren mit der Thierart, mit der Farbe der Kugeln und bei gleicher Farbe mit dem Ort der Netzhaut.

Bei den drei untersuchten Vogelarten nimmt die Grösse der gefärbten Kugeln von der Macula nach der Ora serrata hin zu, wo dann plötzlich eine beträchtliche Verkleinerung derselben bis zur Grenze der Sichtbarkeit eintritt.

Die Grösse wächst am schnellsten im Umfang der Macula, von da an nach der Ora serrata nur langsam. Eine Ausnahme hiervon macht das rothe Feld der Taube, wo die rothen Kugeln wieder sehr gross sind.

Sowohl vor als hinter dem Pecten ist die Grösse der Kugeln der nämlichen Art ungefähr die gleiche.

An der Peripherie sind die grünen Kugeln die grössten, demnächst folgen die rothen, die orangenen und grünlichen. In der Macula sind die Grössendifferenzen nicht so beträchtlich.

Die farblosen Kugeln des Hahns, die den kleinen schwach grünlichen Kugeln der Taube und des Finken zu entsprechen scheinen, sind an der Peripherie nicht gleich gross, sondern wechseln an ein und derselben Stelle zwischen $1,5 \mu$ und 3μ .

Im rothen Felde der Taube und vielleicht des Finken haben wir zwei Lagen von orangenen Kugeln, eine hinter der Ebene der rothen Kugeln liegende mit etwas grösserem Durchmesser der Kugeln, und eine vor derselben mit etwas kleinerem Durchmesser. *)

*) Als näherer Beleg für die Schwankungen in der Grösse der Kugeln an ein und derselben Stelle der Retina diene folgende kleine Tabelle.

Vertheilung der Kugeln in der Fläche nach
ihrer Farbe.

Zählungen der farbigen Kügelchen ergaben für den von einem Quadrat des Ocularmikrometers eingeschlossenen Flächenraum die in der folgenden Tabelle zusammengestellten Werthe.

Macula vom Hahn. Zeiss' Immersionsobjectiv L, Ocular 3
mit Mikrometer. Vergrößerung 2000.

Ocularstriche		Oculartheilstriche	
Rothe Kugel	4,0	Grüngelbe Kugel	4,5
	4,0		4,25
	4,0		4,25
	4,0		4,75
	4,25		4,6
	—		4,5
Mittlerer Werth . . .	4,05	Mittlerer Werth	4,47.
Mittlere absolute Grösse	3,12 μ .	Mittlere absolute Grösse	3,44 μ .

Ausserhalb der Macula, um die Breite eines Gesichtsfeldes (0,08 M.) verschoben.

Rothe Kugel =	5,0	Grüngelbe Kugel =	4,25
	4,75		4,75
	5,0		4,5
	4,8		4,5
	4,6		5,0
Mittlerer Werth . . .	4,83	Mittlerer Werth	4,6.
Mittlere absolute Grösse	3,72 μ .	Mittlere absolute Grösse	3,54 μ .

Tabelle II.

	M.	R. F.	P. R.	A. e.	v. P.	h. P.	Or. s.
Fink. Rothe . . .	60	58—75	34	23	33	33	
Orangene . . .	92	{ 70 60	35	25	33	33	
Grosse grüne .	—	—	88	56	99—91	87	
Kleine " . . .	254	144	39	20	11	21	
Total	406	349	196	124	176	174	
Summe, berechnet auf 1 qmm	82000	63050	34848	22047	31292	30937	
Taube. Rothe . . .	179	87	20	16	20	19	3
Orangene . . .	86	{ 119 hintere 108 vordere	25	11	26	16	5
Kleine grüne .	350	72	21	14	32	31	22
Ungefärbte . .	58	—	—	—	—	—	—
Grosse grüne .	—	—	96	61	96	78	62
Total	673	386	162	102	174	144	92
Summe, berechnet auf 1 qmm	119059	68630	28803	18135	30937	25603	16357
Hahn. Rothe . . .	106	52	23	16	21	19	4
Gelbe	81	58	22	17	23	19	1
Gelbgrüne . . .	164	—	—	—	—	—	—
Farblose	50	46	19	19	22	17	—
Grosse grüne . .	—	114	50	42	53	45	{ 29
Total	401	270	114	94	119	100	34
Summe, berechnet auf 1 qmm	71297	48006	20289	16713	21158	17780	6045

Zur Veranschaulichung der in den Tabellen I und II enthaltenen Resultate gebe ich auf Tafel VI Abbildungen von Flächenansichten der wichtigsten Stellen.

In der Macula sind, wie man bemerkt, relativ die meisten Kugeln. Davon liefern die gelblich grünen bei weitem das grösste Contingent*). Bezeichne ich die Anzahl der rothen Kugeln für jeden Vogel mit 100, so ist die der orangenen bei der Taube etwa 60, beim Hahn 80, die der gelbgrünen 250 bei der Taube, 150 beim Hahn. Beim Hahn und der Taube sind ausserdem noch ungefärbte Kügelchen in geringer Anzahl vorhanden.

Im rothen Feld wird das Verhältniss ein ganz anderes. Die absolute Zahl der farbigen Kugeln beträgt noch nicht zwei Drittel von der auf gleichem Raume in der Macula vorhandenen. Während ferner die rothen, den Fink ausgenommen, etwas weniger zahlreich sind als in der Macula, ist die Menge der orangenen relativ bedeutend. Dabei treffen wir hier eine sehr eigenthümliche Anordnung der Kugeln an. Wie Fig. 10 vom Finken zeigt, sehen wir die rothen Kugeln fast immer von zwei orangenen eingeschlossen und zwar so, dass verzweigte Ketten von abwechselnd rothen und orangenen Kugeln entstehen. Diese Ketten bilden dadurch, dass sie bald mehr gerade, bald mehr bogenförmig oder sogar ringförmig verlaufen, dabei im Allgemeinen einen constanten Abstand von einander innehalten, sehr auffällige labyrinthische Figuren. In den kleinen, durch die Ketten abgeschlossenen Räumen befinden sich dann die gelbgrünlichen Kugeln. Aehnliche Verhältnisse finden wir im rothen Feld der Taube wieder. In der Vogelnethzhaut haben wir also keinesfalls eine spitzbogenförmige Anordnung der Sehelemente, wie uns dieselbe M. Schultze, l. c. Tafel XII, für die menschliche Retina angiebt. Das Verhältniss der orangenen zu den rothen im rothen Felde ist, die Anzahl der rothen bei jedem Vogel = 1 gesetzt, für die Taube = 2,5, Hahn = 1, Fink

*) Vielleicht sind in meiner Tabelle etwas zu wenig orangene Kügelchen angegeben. Sie sind wegen ihrer tieferen Lage oft etwas schwierig zu sehen.

=1,5. Beim Hahn haben wir ausserdem noch etwa 2 mal so viel grüne von grossem Durchmesser und ausserdem noch farblose. Das grüne Element sehen wir beim Finken und der Taube vertreten, in einer Ansammlung von kleinen Kugelchen, die bei der Taube an Zahl ungefähr den rothen gleich, beim Finken beinahe 3 mal so zahlreich als diese sind. Bei der Taube sehen wir ausserdem allein in diesem Feld das bekannte rothe körnige Pigment in den Zapfennengliedern auftreten.

An der Peripherie der Macula, gegen den Aequator hin, ändert sich das Verhältniss plötzlich sehr beträchtlich. Wie unsere Tabelle angiebt, treten hier bei allen drei Vogelarten grosse grüne Kugeln in den Vordergrund und zwar in bedeutender Ueberzahl über die rothen und orangenen. Beim Finken und der Taube hatten wir in der Macula und im rothen Feld hiervon noch keine Andeutung. Das Verhältniss ist hier

	Rothe	Orange	Grüne
beim Finken . . .	1	1	2 ¹ / ₂
bei der Taube . . .	1	1	4
beim Hahn . . .	1	1	2.

Ausser diesen drei Kugelarten sehen wir noch eine vierte auftreten, welche aus kleinen grünlichen besteht und wahrscheinlich den kleinen grünlichen in der rothen Zone und den intensivergelbgrünlichen der Macula entspricht. Sie kommen an Zahl den rothen und orangenen ungefähr gleich. Dies Häufigkeitsverhältniss bleibt mit Ausnahme der Macula, des rothen Feldes und der Ora serrata in der übrigen Retina dasselbe. Beim Hahn und der Taube finden wir sie auch in der Uebergangsgegend zwischen Macula und rothem Feld, wie auch zwischen Ora serrata und rothem Feld, überhaupt im ganzen Umfang des letztern. Beim Finken ist es, der Kleinheit der Netzhaut-

dimensionen wegen, etwas schwerer, diese Uebergänge nachzuweisen.

Gegen den Aequator zu nimmt die absolute Menge der Kugeln ab, während die relative Häufigkeit der verschiedenen farbigen Elemente sich gleich bleibt.

Sowohl vor als hinter dem Pecten bleibt die relative Anzahl die gleiche. Nach meiner Tabelle scheint dagegen die absolute Anzahl, namentlich bei der Taube, hinter dem Pecten etwas geringer als vor demselben.

Dicht an der Ora serrata wird das Verhältniss ganz unregelmässig. Zeigt schon die Grösse der Kugeln unter sich keine Uebereinstimmung mehr, indem wir hier eine Volumsabnahme bis zur Grösse von kleinen Pigmentkörnchen wahrnehmen, so ist dies noch in viel höherem Masse mit der Vertheilung der Farben der Fall. Die alle andern überdauernden Kugeln sind die grünen, die hier ohne Gesetzmässigkeit in vielerlei Grössen und Nuancen vorkommen. Bei der Taube bleibt ein schmaler, ungefähr 0,08 Mm. breiter Rand übrig, wo nur grüne vorkommen. Beim Hahn findet man einige, wenn auch nur wenige rothe und orangene Kügelchen sporadisch bis an den äussersten Rand. In jedem Falle überwiegt auch hier das Grün. Beim Finken war es mir unmöglich, ein hinreichend gutes Präparat der Ora serrata zu bekommen.

Tiefenvertheilung der farbigen Kugeln in der Netzhaut.

Die Tiefenvertheilung wurde an Flächenpräparaten bestimmt mittelst der Mikrometerschraube des Mikroskop-tubus, an welcher zu dem Zweck eine Kreistheilung und ihr gegenüber ein feststehender spitzer Zeiger angebracht war. Eine Drehung um einen Theilstrich entsprach einer Hebung bezüglich Senkung des Focus um $\frac{1}{220}$ Mm. Der

Focus wurde jedesmal so genau wie möglich auf den grössten Umkreis des Kugelhens eingestellt.

Es ergab sich nun Folgendes:

Im peripherischen Theil der Netzhaut liegen am weitesten nach aussen, der Chorioidea zu, die grossen grünen Kugeln; ihnen folgen die rothen, diesen die orangenen, mit welchen letzteren ungefähr im selben Niveau, vielleicht etwas mehr nach innen, die kleinen schwachgefärbten liegen. Beim Hahn ist der Verticalabstand der rothen von den grünen $2\text{--}3\ \mu$, der orangenen von den rothen $1\text{--}3\ \mu$. Bei einem Zeisig, den ich auf die Höhendifferenz untersuchte, fand ich den Abstand zwischen den grünen und rothen ungefähr $1\text{--}2\ \mu$, zwischen den rothen und orangenen $0,5\text{--}1\ \mu$, kleine schwachgefärbte im selben Niveau mit den orangenen. Bei der Taube ist die Höhendifferenz zwischen den grünen und rothen $2,36$ (im Mittel aus 8 Beobachtungen), derjenige zwischen den rothen und orangenen $0,54\ \mu$, der Verticalabstand zwischen den grünlichen und orangenen $0,47\ \mu$.

Im rothen Feld ändert sich die Tiefenvertheilung beträchtlich. So haben wir beispielsweise bei der Taube, von aussen beginnend, eine Lage orangene, darauf folgen nach innen zu in einem Abstand von $2,6\ \mu$ (Mittel aus 6 Messungen) die rothen Kugeln, auf diese in einem Abstand von $0,6\ \mu$ eine zweite Lage orangener, worauf kleine grünliche in einem Abstand von $0,4\ \mu$ die innerste Lage farbiger Kugeln bilden.

Beim Hahn und Finken sind die am weitesten nach aussen gelegenen die grünlichen Kugeln; ihnen folgen die rothen, diesen grüne und schwachgefärbte (beim Hahn auch die farblosen), und die innerste Schicht bilden die orangenen.

In der Macula liegen die farbigen Kugeln alle ungefähr im selben Niveau oder ist die Höhendifferenz doch

so gering, dass sie sich nicht deutlich mit der Mikrometerschraube bestimmen lässt.

Fassen wir nun die Ergebnisse unserer Untersuchung zusammen, so kommen wir zu folgenden Resultaten.

Bei jeder der drei untersuchten Vogelspecies kann man im Grossen und Ganzen vier Typen von farbigen Kugeln unterscheiden:

1. Rothe Kugeln, die in der ganzen Retina vorkommen;
2. Orangene, beim Hahn mehr gelbe, gleichfalls allerwärts in der Retina.
3. Gelblichgrüne, grosse Kugeln, die nur in der Peripherie vorkommen;
4. Farblose und Schwachgefärbte, meist sehr kleine, überall in der Retina. Beim Hahn fallen in diese Gruppe bläuliche, blaugrünliche, gelbgrünliche und farblose. Diese mit wechselndem, jedoch im Allgemeinen kleinen Durchmesser.

In der Macula finden wir die kleinsten, aber auch die meisten Sehelemente. Kleine rothe, orangene, intensiv gelblich grüne, ungefärbte Kugelchen reihen sich hier aneinander. Die gelbgrünlichen, den andern an Zahl bei Weitem überlegen, haben eine entschieden viel intensiver gelbe Nuance als die entsprechenden Kugeln der Peripherie. Dürfte dies nicht einiger Beachtung werth sein? Scheint es doch hiernach, dass die Natur auch in der Macula des Vogelauges eine Einwirkung blauer Strahlen möglichst zu vermeiden sucht, indem sie hier dem Gelb in den Kugeln eine stärkere Sättigung zuertheilt, als in der Peripherie? Vielleicht wird hierdurch ein ähnlicher physiologischer Effect erzielt, wie durch die Anhäufung diffusen gelben Pigments in der Macula lutea des Menschen.

Die peripherischen Theile der Netzhaut bis dicht an die Ora serrata heran, jedoch mit Ausnahme des rothen Feldes, enthalten auf gleichem Raum etwa 4mal weniger Kugeln als die Macula. Die Kugeln sind grösser, und im Verhältniss zu den rothen oder orangenen (die sich an Zahl ungefähr gleich sind) finden wir mehr grüne, daneben auch kleine blassbläuliche und blassgrünliche, sowie farblose Kügelchen.

Was lassen uns diese Verhältnisse vermuthen? Eine im Allgemeinen verminderte Localisation der Farbermpfindung in der Peripherie gegenüber der Macula, gepaart mit einer stärkeren Empfindlichkeit für die brechbareren Strahlen. Unsere mikrospektralanalytische Untersuchung ergab ja schon für die grossen grünen Kugeln des Hahns ein anscheinend ungeschwächtes Durchlassen des Blau bis F $\frac{1}{2}$ G.

Ganz eigenthümlich, allen bisherigen physiologischen Vorstellungen befremdlich gegenüber, steht der von uns als rothes Feld bezeichnete Theil der Netzhaut da, mit seiner enorm vermehrten Anzahl rother und besonders orangener resp. gelber (Hahn) Kugeln, und dem Zurücktreten der grossen grünen. Warum an dieser Stelle, die dem Sehen nach vorne zu dient, die Einwirkung der gelben, orangenen und rothen Strahlen so sehr bevorzugt ist, scheint vorläufig nicht erklärlich zu sein.

Dass das Pecten für die Farbenperception irgendwelche Bedeutung habe, muss nach unseren Untersuchungen bezweifelt werden. Vor wie hinter demselben bleiben Grösse, Farbe, relative Menge der Kügelchen gleich. Nur die absolute Anzahl scheint hinter dem Pecten, namentlich bei der Taube, etwas vermindert zu sein. Die Bedeutung des Pecten muss also in einer anderen Richtung liegen. Diese zu ermitteln wird vielleicht der vergleichend-morphologischen Forschung eher gelingen als dem physiologischen Versuch.

Erklärung der Abbildungen.

(Vergrößerung 500mal.)

Figg. 1—4 vom Hahn, 5—8 von der Taube, 9—11 vom Fink.

Figg. 1. 5. 9 Macula,

„ 2. 6. 10 Rothes Feld,

„ 3. 7. 11 Peripherie der Netzhaut,

„ 4. 8 An der Ora serrata.