Studien über das Tapetum lucidum chorioideale.*

Von

Yuji Hosoya.

(細谷雄二)

(Aus dem II. physiologischen Institut der Universität zu Sendai,
Direktor: Prof. Dr. T. Fujita).

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Eigene Beobachtungen.

- I. Strukturelle Beschaffenheiten des Tapetum lucidum und die Entstehungsweise der schönen schillernden Farbe desselben.
 1. Versuchsmaterial und Herstellungsweise der Präparate.
 2. Ausdehnung des Tapetums und Pigmentverteilung in der Pigmentepithelschicht.
 3. Veränderungen des Farbenglanzes von Tapetum durch chemische Einwirkungen.
 4. Tapetumzellen und Tapetumfasern.
 - a. Herstellung der frischen mikroskopischen Präparate.
 - b. Mikroskopische Befunde am Säugetiertapetum.
 - c. Mikroskopische Befunde am Selachiertapetum.
 5. Doppelbrechung der Tapetumsubstanz.
- II. Fluoreszenz des Tapetums.
 1. Die Fluoreszenz des Tapetums und die der in Alkali oder Säure gelösten Tapetumsubstanz.
 2. Herstellung eines Fluoreszenzschirmes aus der Tapetumschicht.
 3. Absorptionsvermögen des Vollauges im Ultraviolett und die Fluoreszenz des Tapetums.

Zusammenfassung.

Einleitung.

Das bekannte Phänomen des Leuchtens der Hunde- und Katzenaugen im Dämmer, das auf dem Vorhandensein einer stark lichtbrechenden

* Der wesentliche Inhalt wurde im 4. (1925) und 5. (1926) japanischen Physiologenkongress mitgeteilt. Vgl. J. of Biophysics, 1927, 2, XXII u. CXVII.

Schicht „Tapetum lucidum“ im Augenhintergrund beruht, hat zwar von alters her die Aufmerksamkeit der Forscher erregt, und man kann zahlreiche diesbezügliche Arbeiten in der Literatur auffinden. Was aber die strukturelle Beschaffenheit des Säugetiertapetums anbetrifft, sind die einzelnen Angaben mehr oder weniger von einander abweichend, und auch über die interessante Erscheinung von Fluoreszenz des Tapetums, die zuerst C. Hess¹⁾ nachgewiesen hat, fehlt weitere Forschung. Betreffs der physiologischen Bedeutung des Tapetums blieb zwar noch bis jetzt die entscheidende Erklärung vorbehalten, aber es wird im allgemeinen als die Vorrichtung der Ausnutzung von geringeren Lichtreizen anerkannt, und, wie auch Hess²⁾ angedeutet hat, handelt es sich bei der Fluoreszenz des Tapetums um eine Umwandlung von Strahlen von kürzerer für die Lichtempfindung wirkungsloser Wellenlänge in solche von längerer, d. h. in die beim Sehen im Dämmer wirksameren, z. B. vom Ultraviolett ins Blau- oder Gelbgrün. Also scheinen die spektralen Versuche der erregenden Strahlen und des erregten Fluoreszenzlichtes mir besonders interessant zu sein. Ich wurde durch diese Umstände zum eingehenden Versuche veranlasst und will hier die erhaltenen Resultate mitteilen.

Eigene Beobachtungen.

I. Strukturelle Beschaffenheiten des Tapetum lucidum und die Entstehungsweise der schönen schillernden Farbe desselben.

1. Versuchsmaterial und Herstellungsweise der Präparate.

Das weit in verschiedenen Gattungen der Wirbeltiere verbreitete Tapetum lucidum lässt in Säuger zwei strukturell ganz verschiedene Arten unterscheiden: Tapetum cellulosum bei Carnivoren und Tapetum fibrosum bei Herbivoren. Auch unter den Fischen besitzen die Selachier das dem der Säugetiere ähnliche Tapetum, und zwar das aus platten Zellen bestehende Tapetum cellulosum.

In dieser Untersuchung ist es mir zwar nötig, ein möglichst reichhaltiges Material sowohl nach Arten als auch nach Individualzahl an der Hand zu haben, aber an den Artenzahlen der Mammalien musste ich mich

1) C. Hess, Arch. f. vergl. Ophthalmol., 1911, II, 3.

2) C. Hess (1), 11.

wegen der leichten Zugänglichkeit mit gewöhnlichen Haussäugetieren, d. h. Rindern, Pferden, Ziegen, Hunden und Katzen* begnügen. Unter den Wasserbewohnern liess ich das Selachier (Cynias und Raja) die Tapetum-besitzenden vertreten.

Aus den lebensfrisch exstirpierten Augenbulbi stellte ich das Tapetum-präparat in folgender Weise her.

Längs des Äquators des Augenbulbus wurde nur die Sklera mit der Schere zirkulär geschnitten, wobei man den Bulbus nicht zu stark drücken darf, da sonst der Inhalt des Auges aus dem entstandenen Loch herauspritzt und weitere Behandlung dadurch erschwert wird. Die halbierte Sklera wurde mit feiner Pinzette nach hinten um den Sehnervenstamm herum zurückgeschlagen, (dabei wurde das Schillern der Tapezierung in der vitralen Fläche der Chorioidea, von hinten her betrachtet, mehr oder weniger angedeutet, besonders an der schwach pigmentierten Chorioidea war die Durchschimmerung sehr deutlich), und am Opticuseintritt abgeschnitten. Der Bulbus, der nun nur von Chorioidea und Retina umhüllt blieb, wurde äquatorial halbiert, die hintere Hälfte im frisch angesammelten Kammerwasser abgewaschen, um sie vom enthaltenen Blut möglichst frei zu machen, und auf eine Objekt-glasplatte, die tapezierte (vordere) Fläche nach oben, geklebt. Die Netzhaut wurde samt der Glaskörpermasse mit mit Kammerwasser befeuchteten Wattestückchen entfernt, was leicht möglich ist, da die erstere fester der letzteren anhaftet als der Unterlage.

2. Ausdehnung des Tapetums und Pigmentverteilung in der Pigmentepithelschicht.

Im Augenhintergrund bildet das Tapetum lucidum bei Säugetieren eine direkt oberhalb der Papilla nervi optici ausgebreitete, glänzende Fläche und hat die Gestalt eines ungleichseitigen Dreiecks, welches in der oberen Hälfte des Hintergrundes steht. Die Hypothenuse dieses Dreiecks bildet eine leicht gebogene Horizontallinie, die mit dem stärksten Punkte der Krümmung die Papilla berührt und nur bei der Katze noch weiter unter die Papilla geht (vgl. Figg. 1, 2 und 3).

Was die Einzelheit der Ausdehnung und Form des Tapetums anlangt, stimmen die Befunde bei den Katzen, Hunden, Rindern und Pferden im wesentlichen mit den Angaben von E. Brücke^{*)} und M. Preusse^{†)} überein, und beim Ziegentapetum sind dieselben ganz ähnlich wie beim Rinde. Bei Cynias und Raja ist der tapezierte Bezirk, wie V. Franz^{‡)} angegeben

*) Die Mehrzahl der Hunde- und Katzenmaterialien stammen von den in dem I. physiologischen Institut andernzwecks gebrauchten Tieren. Herrn Prof. Yasu. Sataké, Direktor des Institutes, spreche ich dafür meinen aufrichtigsten Dank aus.

3) E. Brücke, Arch. f. Anat. u. Physiol., 1845, 387.

†) M. Preusse, Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., 1882, 8, 264.

‡) V. Franz, Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., 1905, 40, 697.

hat, ausgedehnter als bei den Haussäugetieren und nimmt fast den ganzen Augen Grund ein.

Die Pigmentepithelschicht der Netzhaut besteht bei allen von mir untersuchten Säugetierarten aus einer einfachen Lage sechseckiger platter Zellen, und die Pigmententwicklung der einzelnen Teile ist in ein und derselben Netzhaut sehr verschieden. Im nicht tapezierten Gebiete ist das Epithel zwar stark pigmenthaltig, aber das an den Rändern der tapezierten Partie anliegende zeigt sich mehr oder minder pigmentarm. Im mittleren Bereiche des Tapetums sind die Epithelzellen vollständig pigmentfrei (abgesehen vom Pferde), und nach den Rändern zu gehen sie allmählich in die schwarz pigmentierten Epithelien über.

Rind

Pferd

Ziege

Fig. 1.

Hintere Hälften der verschiedenen tapezierten Säugetieraugen (rechts) bei entfernter Retina (von vorn, natürl. Grösse).

Nur beim Pferdeauge ist das Epithel auch im tapezierten Teile nicht pigmentfrei, sondern sogar in der Mitte dieses Gebietes wenn auch sehr schwach pigmentiert. Beim Selachier (Cynias oder Raja) ist, wie

Franz⁶⁾ angegeben hat, das Aussenblatt der Netzhaut völlig unpigmentiertes einschichtiges Epithel, soweit es der Pars optica retinae anliegt.

3. Veränderungen des Farbenglanzes von Tapetum durch chemische Einwirkungen.

Beim Rindertapetum wurde von Hess⁷⁾ bestätigt, dass der schön irisierende blaugrüne Farbenglanz des Tapetums beim Trocknen verschwindet und nicht vom übrigen Chorioideateil unterscheidbar wird. Auch bei Pferde- und Katzentapetum konnte ich dieselbe Erscheinung nachweisen, während das Tapetum beim Hunde nach dem Austrocknen grauweisslich (mehr oder minder kreidig weiss) und noch deutlich erkennbar blieb (Fig. 2). Mit dem Einbringen ausgetrockneter Präparate ins Wasser oder in die Ringerlösung tritt die verlorene Farbe sogleich wieder auf, doch hat diese an Glanz ziemlich eingebüsst und zeigt meist einen tiefer bläulichen Ton.

In verschiedenen Säuren, wie Salz-, Schwefel-, Salpeter- und Essigsäure in einer Konzentration von etwa 5–10%, behält das

Rindertapetum seine Farbe bei (Hess), allerdings nach einmaligem Verschwinden und immerhin in dunklerer Nuance; in 10–25% Alkalien wird sie dagegen allmählich grauweisslich und glanzlos. Beim Pferdetapeum ist das Verhältnis etwas anders, und zwar tritt beim Zusatz von Alkalien nach einmaligem Verschwinden eine glänzende dunkelgrüne Farbe auf.

Fig. 2.

Frische Tapeta: rechts (R), befeuchtet und
links (L), getrocknet.

6) V. Franz (5), 769.

7) C. Hess (1), 5.

Katzen- und Hundetapetum verlieren ihre Farbe sowohl in Säuren als auch in Alkalien gänzlich. Das Katzentapetum ist aber widerstandsfähiger gegen solche Agentien als das Hundetapetum. In 5% HCl geht die Farbe des frischen Tapetums des Hundes nach einigen Stunden zu grunde, das der Katze aber bleibt einige Tage lang fast unverändert, und in 10% Konzentration verschwindet die Farbe beim Hunde binnen ca. 2–3 Minuten, bei der Katze erst im Laufe mehrerer Stunden. Beim Aufgiessen von Alkalien (5, 10 und 25% KOH oder NaOH) erfolgt das Verschwinden der Tapetumfarbe ebenso beim Hunde wie bei der Katze sehr rasch, z. B. behält das Tapetum die Farbe der beiden in 10% KOH nur einige Minuten lang bei. Nach dem Austrocknen nimmt die Resistenz der Tapetumfarbe gegen diese Chemikalien stark zu, also widersteht die Farbe des ausgetrockneten Präparats aus der Katze der dauernden Einwirkung der 25% HCl oder KOH einige Stunden lang, um sich dann allmählich zu verlieren. Immerhin ist solches Präparat des Hundes gegen die oben genannten Agentien viel schwächer resistent und verliert die Farbe innerhalb einiger Stunden vollständig. Die so behandelten Präparate gewinnen nach dem Austrocknen auch in Wasser oder Ringerlösung ihre einmal verlorene Farbe nicht mehr wieder.

In 3–5% Formol zeigt die Veränderung des Katzen- und Hundetapetums einen wesentlichen Unterschied; und zwar behält das Tapetum der Katze, gleich wie das des Rindes und des Pferdes, während des längeren Liegens in Formol seine eigentümliche Farbe fast unverändert bei, beim Hunde dagegen wird das im Formol liegende Präparat ganz allmählich grauweiss und glanzlos, und verliert sich endlich, etwa im Laufe von 5–6 Tagen (Fig. 3). Diese Erscheinung des Hundetapetums geht mit einer strukturellen Veränderung einher, worauf ich im nächsten Kapitel noch eingehender zurückkommen werde.

Das Verschwinden der Tapetumfarbe beim Austrocknen oder Auftröpfeln von Alkalien kann man, wie Hess⁸⁾ angab, dadurch erklären,

Fig. 3.

Nach 5 tägiger Aufbewahrung in 5% Formol: Das Tapetum ist beim Hunde verloren gegangen, aber bei der Katze gut erhalten.

8) C. Hess (1), 5.

dass die Tapetumschicht durch diesen Prozess durchsichtig wird und daher die dahinter gelegene Pigmentschicht durchschimmert. Aber die z. B. beim Befeuchten der ausgetrockneten Präparate oder Zusatz von Säure wiedergewonnene Farbe ist niemals gleich wie die ursprüngliche, sondern immer von tiefer bläulichem Ton, und der Glanz wird ziemlich stark beeinträchtigt. Dies beruht darauf, dass durch die oben erwähnte chemische Einwirkung die Tapetumschicht mehr oder weniger getrübt wird. Solche Trübung tritt, wie im nächsten Kapitel angeführt wird, sowohl im Laufe der mikroskopischen Beobachtung der dünnen Tapetumschicht als auch beim ungenügend entwickelten Tapetum des Jungen von Hund, Katze und des Fötus von Rind deutlich auf.

Beim Selachier ist die Farbe des Tapetum cellulosum herrlich glänzend gelbgrün, und mit der Änderung des Lichtreflexionswinkels zeigt die tapetisierte Fläche gleich wie die Perlmutter ein schönes Farbenspiel. Lässt man das Tapetum trocknen, so wird es tief schwarz, aber in passender Neigung zeigt es dunklen Silberglanz. Nach dem Eintauchen des ausgetrockneten Präparates in Seewasser kehrt niemals die ursprüngliche Farbe wieder. Wird es in frischem Zustand in 20% Salzsäure gebracht, so erscheint es nach einigen Minuten tiefschwarz, aber gegen Alkalien, z. B. 10% KOH, hat es ziemlich starke Resistenz; in konzentrierten Alkalien allerdings verschwindet der Farbenglanz sofort. Nach dem Austrocknen geht die ursprünglich schillernde Farbe verloren, indem die charakteristische Anordnung einzelner in den Tapetumzellen eingeschlossenen Kristalle, wie unten zu erörtern ist, infolge der Schrumpfung der Tapetzellmembranen gestört wird.

4. Tapetumzellen und Tapetumfasern.

a. Herstellung der frischen mikroskopischen Präparate.

Am Eingange dieses Versuches nahm ich die mikroskopischen Untersuchungen des Tapetums mit den Schnittpräparaten des fixierten Materials vor; jedoch merkte ich nach einigen Fixationsversuchen, dass sich die Farbe desselben durch das Fixationsverfahren mehr oder minder verändert. Besonders beim Hunde wird der schöne Farbenglanz nicht nur durch die Fixation, sondern auch beim Erfrieren, wie es bei der Herstellung des Gefrierschnittes der Fall ist, merklich beeinträchtigt; die blaugrüne oder gelbgrüne irisierende Farbe des frischen Tapetums wird danach ganz matt kreidig weiss. So nahm ich immer die folgende Ablösungsmethode mit dem

lebensfrischen Material vor.

Zuerst wurde die Sklera in der schon besprochenen Weise weggenommen. Dann wird die Chorioideaschicht mit einer feinen Pinzette an der Opticuseintrittsstelle gefasst und mit leichtem Zug von der Tapetumschicht abgelöst. Da in der Gegend des Schnerveneintritts die Zellschicht des Tapetums am mächtigsten ist, nach den Rändern zu immer dünner und am äussersten Rande nur ein- oder zweischichtig wird, so konnte ich aus diesen Randteilen Stückchen der genügend dünnen Tapetumschicht bekommen, die zu mikroskopischen Studien ganz geeignet sind. Solche Stückchen wurden in Kammerwasser auf Objektglas gebracht, mit Deckglas bedeckt und mikroskopiert. In gleicher Weise konnte ich auch das Fibrinpräparat sehr leicht herstellen.

b. Mikroskopische Befunde am Säugetiertapetum.

Tapetum cellulosum besteht bei Hunden und Katzen aus grossen platten Zellen, die ca. 25–60 μ lang, 12–25 μ breit und unregelmässig sechseckig sind. Nach O. Zietzschmann⁹⁾ wären die Tapetumzellen des Hundes kleiner als die der Katze, jedoch ergaben meine zahlreichen Messungen sehr schwankende Zahlen, und auch im Mittel konnte ich keinen einheitlichen Grössenunterschied zwischen beiden bestätigen.

In den Katzentapetumzellen, besonders beim Gebrauche der Ölimmersion, kann man sich leicht davon überzeugen, dass der ganze Zelleib mit nadelförmigen kristallähnlichen feinen ca. 0,4–0,6 μ dicken Gebilden erfüllt ist (vgl. Fig. 4). Solche Zelleinschlüsse kommen nach Zietzschmann¹⁰⁾ nur bei der Katze vor, aber nicht beim Hunde. Bei Brücke¹¹⁾ und M. Schultze,¹²⁾ die auch das Hundetapetum untersuchten, befindet sich keine nähere Beschreibung über seine Zellstruktur.

Ich konnte immer gleiche Gebilde auch in den Hundetapetumzellen nachweisen, soweit diese von ganz frischem Material stammten.

Dass das Protoplasma der Hundetapetumzellen eine deutliche feine

9) O. Zietzschmann, in W. Ellenbergers Handb. d. vergl. mikros. Anat. d. Haustiere, Bd. 1, 1906, 439.

10) O. Zietzschmann (9), 440.

11) E. Brücke (3), 396–398.

12) M. Schultze, Sitzungsber. ü. d. niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilk. (Nachtrag z. Bericht ü. d. Sitzung vom 27. Novem. 1871, gehalten in d. Verhandl. d. naturhist. Ver. d. preuss. Rheinlande u. Westfalens.) Jg. 29, 1872, 210.

Fig. 4.

FrISChe Tapetumzellen (im frischen Kammerwasser abpräpariert) des Hundes (1) und der Katze (2). Zeiss: Obj. 90 (1,25), Okul. 10 $\times$, Leitz Makam.

- (1) Längsstreifung zeigt, wurde schon in 1882 von Preusse¹³⁾ beschrieben und in „Histologie der Haus-säugetiere“ von W. Ellenberger¹⁴⁾ 1887 Wort für Wort zitiert. Zietzschmann ist aber anderer Ansicht, denn er beschreibt mit folgenden Worten: „im Tapetum des Hundes finden sich Zellen ganz anderer Struktur (als die in dem der Katze). Ihr helleres Protoplasma zeigt nur leichte wolkige Trübungen (Fig. 337); sie sind auch kleiner als die der Katze (Fig. 338) usw.“*

Die kristallähnlichen Gebilde sind bei ein und derselben Zelle miteinander fast parallel gereiht. Bei der Katze und beim Hunde finden wir sie in

ähnlicher Anordnung, aber in etwas verschiedener Form; nadelförmig bei der Katze, mehr stäbchenförmig beim Hunde. Jedenfalls ist ihre Dicke bei beiden von gleicher Feinheit, die zur Erzeugung der Lichtinterferenz genügend ist (ca. 0,4–0,6 μ).

Bezüglich der Zellstruktur des Katzentapetums fanden Preusse und auch Zietzschmann, dass die Zellen „eine ganz eigentümliche Streifung, welche parallel den beiden kurzen Seiten des Sechsecks verläuft, zeigt. Jeder einzelne durch diese Streifung hergestellte Abschnitt zeigt wiederum

13) M. Preusse (4), 279.

14) W. Ellenberger, Handb. d. vergl. Hist. u. Physiol. d. Haussäugetiere. Bd. 1 (Vergl. Hist. d. Haussäugetiere), 1887, 591.

*) Vgl. auch Ellenberger u. Schumacher: Histologie der Haussäugetiere. V. Aufl., 1914, 311 u. Landois-Rosemann: Lehrbuch d. Physiol., 18. Aufl., 1923, 760.

eine feine Streifung in der Querrichtung (Figg. 4 u. 5), etc.“ Dieses Bild habe ich auch manchmal gesehen, wenn sich die Präparate in beginnender Mazeration befanden oder von irgend einem Fixationsmittel angegriffen wurden (Fig. 5), aber in der Anordnung der Einschlüsse kann man, so lange die Zellen ganz frisch sind, die von Katze und Hund nicht unterscheiden. Ferner sagte Preusse,¹⁵⁾ dass er nicht bei allen Katzentapetumzellen einen Kern nachweisen könnte und erst nach dem Verschwinden (in Essigsäure) der mikrokristallähnlichen Gebilde die Kerne deutlich hervorträten. Bei meiner Untersuchung mit ganz frischem Präparat sind die Kerne dagegen meist in der Mitte der Zelleinschlüsse gut nachweisbar.

Beim Hunde sind diese Zelleinschlüsse, im Gegensatz zu denen der Katze, gegen die Einwirkung von Säuren und Alkalien, auch von ganz verdünnter Lösung (0,5%), sehr schwach resistent, so verschwinden

Fig. 5.

Katzentapetumzellen: in 5% Formol 24 Stdn. lang aufbewahrt. Zeiss: Obj. 90 (1,25), Okul. 10×, Leitz Makam.

(a)

(b)

Fig. 6.

Hundetapetumzellen: in 5% Formol 24 Stdn. (a) resp. 48 Stdn. (b) lang aufbewahrt. Zeiss: Obj. 90 (1,25), Okul. 10×, Leitz Makam.

15) M. Preusse (4), 279.

sie bei Behandlung mit den Fixier-(Aufbewahr-) flüssigkeiten, wie Formalin (3–5%) oder Sublimatlösung (Sublimat-Essigsäure oder Sublimat-Kochsalz), schon in wenigen Stunden aus dem Gesichtsfeld, wie man sich leicht davon überzeugen kann. Ihr Vorkommen im Hundetapetum war bisher vielleicht deshalb übersehen, weil sie gewöhnlich in fixierten Präparaten untersucht wurden (vgl. Fig. 6). Bei Aufbewahrung im Kammerwasser ist die Zellstruktur sehr lange, ja sogar fünf oder sechs Tage lang haltbar.

Tapetum fibrosum bei Pferden, Rindern und Ziegen besteht aus wellig parallel verlaufenden Fibrillen, die ganz ähnlich wie die feinen Streifen in der Innenfläche von Perlmutter ein schönes Farbenspiel mit der Änderung des Einfallswinkels von Licht zeigen, und von beinahe gleicher Feinheit (0,4–0,6 μ) wie die mikrokristallähnlichen Gebilde des Tapetum cellulosum sind. Aber die Anwesenheit doppelbrechender Mikrokristalle in den Tapetumfasern konnte ich nicht nachweisen. Dieser letzte Befund stimmt mit dem von Hess,¹⁶⁾ aber nicht mit dem von A. Pütter¹⁷⁾ überein.

Da das Tapetum cellulosum sowohl bei Katze als auch bei Hund in seinen Zellen feine Büschel von nadel- oder stäbchenförmigen Gebilden von so kleiner Dicke, dass sie zur Erzeugung der Lichtinterferenz genügend fein sind, enthält—obgleich dieses nicht so deutlich den Farbenwechsel wie Fibrosum zeigt, vielleicht weil die Nadelbüschel nicht immer parallel wie Fibrosumfasern angeordnet sind—so liegt es nahe, den Farbenglanz des Säugetiertapetums (in beiden Arten, d. h. sowohl im T. fibrosum und im T. cellulosum) als das Interferenzphänomen durch die Gitterbeugung anzunehmen. Diese Ansicht scheint noch stärker in der Tatsache begründet zu sein, dass das Tapetum neugeborener Tiere, bei dem die Zelleinschlüsse noch amorph sind, keine Irideszenz wie das der ausgewachsenen zeigt.

Schultze¹⁸⁾ fand nämlich beim Katzentapetum, dass die Kristalle zwei Wochen nach der Geburt noch gänzlich fehlen, und in dieser Zeit auch von Metallglanz in der Chorioidea noch keine Spur vorhanden ist.

Ich habe gefunden, dass nicht nur bei den Neugeborenen von Katzen, sondern auch von Hunden die kristallähnlichen Zelleinschlüsse noch nicht erkennbar sind, und der Zelleib mehr oder weniger getrübt ist. Das Tapetum beginnt erst mit der vollen Entwicklung der kristallähnlichen Zelleinschlüsse (2. Lebensmonat bei Katze und Hund) seinen charakteristischen Farbenglanz zu zeigen.

16) C. Hess (1), 4.

17) A. Pütter, Organologie des Auges in Graefe-Saemischs Handb. d. gesamt. Augenheilk., III. Aufl., 1912, 274.

18) M. Schultze (12), 211.

Beim Rinderfötus ist die Tapetumfarbe intrauterin schon hervorgetreten, wenn auch nicht ganz ähnlich wie beim Erwachsenen, sondern mehr zum Gelb geneigt. Neuerdings wurde von E. Murr¹⁹⁾ die Entwicklung des T. fibrosum bei Schaf und Rind ausführlich studiert, und es ergab sich dass die Irideszenz des Rindertapetums erst nach der Verfeinerung von Tapetumfasern (nach 5. Fötalmonat) auftritt. Dieses Resultat stimmt mit meiner Erfahrung mit zwei Rinderföten, von denen einer 3 und der andere 10 Monate alt war, gut überein; es zeigte sich nämlich, dass beim ersteren die charakteristische Tapetumfarbe noch nicht entwickelt, sondern nur grauweisslich, aber beim letzteren gelbgrün gut schillernd war.

Beim Tapetum erwachsener Tiere kommt die matt blaue Farbe manchmal in Betracht, wenn die Zellen ihre eigentümlich streifige Struktur verlieren, wie z. B. bei Erfrieren, Fixieren oder Veralten, und die blaue Färbung stellt nichts anders dar als die Farbe trüber Medien vor einem schwarzen Hintergrund (Chorioidea). In den Tapetumzellen der mit Formol oder Sublimat fixierten Schnittpräparate, wie Zietzschmann²⁰⁾ beschrieben hat, sind freilich die kristallähnlichen Gebilde schon verloren gegangen.

Die frisch abgeschälte dünne Membran des Säugetiertapetums zeigt unter dem Mikroskop in auffallendem (reflektiertem) Lichte eine bunte schillernde Farbe; bei der Zellulosemembran (Katze und Hund) herrscht die glänzend gelbe und grüne Farbe vor, aber bei der Fibrosummembran (Rind, Pferd oder Ziege) ist diese Verfärbung so vielfach, dass den wellenartig gewundenen Fibrillen entlang fast alle Spektralfarben wahrgenommen werden. Wenn man die Membran des Fibrosums oder des Cellulosums mit durchfallendem Lichte beleuchtet, so sieht man leicht, dass alle Teile derselben ihre Farben ändern und zur im auffallenden Lichte erschienenen Farbe komplementär verfärbt werden. Mit dem Veralten des Präparats verändert sich die Farbe des Tapetums, doch bleibt sie in durchfallendem und in auffallendem Lichte stets komplementär; z. B. wird nach stundenlanger Aufbewahrung in Ringerlösung das der Katze oder des Hundes in auffallendem Lichte ungesättigt indigoblau, und zeigt dabei in durchfallendem Lichte gelbliche Farbe. Wenn auch die Farbe der Fibrosummembran in Ringerlösung in noch längerer Stundenanzahl keine Veränderung aufweist, so tritt eine solche doch im Laufe von mehreren Tagen auf.

c. Mikroskopische Befunde am Selachiertapetum.

Wenn der Augenhintergrund von Selachier (Cynias und Raja) bei

19) E. Murr, Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. B. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikros. Anat., 1925, 2, 701. Beim neueren Versuch über die Entwicklung des Hauskatzentapetums (vgl. dieselbe Zeitschr., 1927, 6, 315) hat er bestätigt, dass der Metallglanz des Tapetums in 7. Lebenswoche entsteht.

20) O. Zietzschmann (9), 439.

schwacher Vergrößerung mit auffallendem Licht mikroskopiert wird, so zeigt die tapezierte Fläche einen etwas anderen Befund als die des Säugetier-tapetums. Die glänzende Oberfläche sieht durch die zahlreichen schwarzen Pigmentzellfortsätze, die von der Chorioidea durchtreten, unregelmässig wellig geschlängelt aus, und dazwischen sind Reihen von Tapetumzellen irisierend eingelagert.²¹⁾ Aber in der etwa 1 cm langen schmalen Zone, die sich einige mm oberhalb der Papilla horizontal hinzieht, sind die Pigmentstreifen sehr schwach entwickelt oder fehlen gänzlich. Gerade beim Selachier entspricht diese Zone der streifenförmigen Area, die als die Region des schärfsten Sehens bezeichnet wird.

Beim Selachier scheinen die Kristalle in der Tapetumzellschicht ganz locker enthalten zu sein, da man unter dem Mikroskop deutlich bemerkt, dass sie beim leichten Pressen des mit Seewasser eingebetteten Präparats mit dem Deckglase die eigentliche Zellschicht verlassen und frei schwimmend werden. Sie sind unter 1 μ dick, ca. 5 μ breit, 10 μ lang und stellen im grossen und ganzen rhombische Täfelchen dar. Im auffallenden Licht zeigen diese einen schönen, blaugrün schillernden Glanz und verschwinden bisweilen durch Molekularbewegung für Augenblicke aus dem Gesichtsfeld, erscheinen dann wieder, indem sie, durch reflektierendes Licht in dunklerem Gesichtsfeld flimmernd, allmählich die Stelle verändern. Im durchfallenden Licht sind die Kristalle durchsichtig und farblos. Werden die frisch vom Tapetum isolierten Kristalle unter dem Mikroskop in 5% HCl oder Formol eingetaucht, so verlieren sie allmählich die schöne Irideszenz und werden zu schmutzig schwarzen Trümmern.

Beim Selachier ist es sehr wahrscheinlich, dass das schöne Schillern nach dem Prinzip von Lichtinterferenz an dünnen Schichten entsteht, da die Tapetumzellen, wie oben erwähnt, mit sehr dünnen durchsichtigen Täfelchen gefüllt sind.

Beim Eingiessen der Salzsäure löst sich die Tapetumsubstanz, und zwar nach Pütter²²⁾ unter Gasbildung (CO₂), ich konnte jedoch solche Gasentwicklung, wie auch Hess,²³⁾ weder makroskopisch noch mikroskopisch wahrnehmen.

Die Prüfung auf Guaninreaktion nach Capranica,²⁴⁾ welche der Mikrokristalle von Guaninkalk zugrunde liegt, gelang mit der Tapetumsubstanz der Säugetiere nicht, wohl aber mit den Kristallen des Selachiertapetums (E. Berger),²⁵⁾ was die Verschiedenheit der chemischen Natur der beiden Arten des Tapetums (von Säugern und von Selachier) beweist.

21) V. Franz (5), 769-770.

22) A. Pütter, Organologie des Auges in Graefe-Saemischs Handb. d. gesamt. Augenheilk., II. Aufl., 1908, 256.

23) C. Hess (1), 4.

24) S. Capranica, Zeitschr. f. physiol. Chem., 1880, 4, 233.

25) E. Berger, Morphol. Jahrb., 1883, 8, 97.

5. Doppelbrechung der Tapetumsubstanz.

Wie die meisten organischen Substanzen doppelbrechende Eigenschaft besitzen,²⁶⁾ so kommt diese auch den kristallähnlichen Gebilden des Säugertapetums zu.

Ich wandte zu der Untersuchung dieser Eigenschaft einen Polarisationsapparat und ein Mikroskop mit drehbarem Objektisch (Zeiss, Stativ IPh C 10) an. Bei der Beobachtung wurde jedes störende Nebenlicht durch einen den Objektisch umgebenden Schirm aus schwarzem Karton abgehalten.

An den Mikrokristallen des Selachiers konnte ich die Doppelbrechung nicht konstatieren. Schultze²⁷⁾ beobachtete, dass die durch Zerzupfung isolierten Kristalle des Tapetum cellulosum der Säugetiere Doppelbrechung zeigen. Auch ich habe gefunden, dass sowohl die isolierten kristallähnlichen Gebilde des Cellulosums als auch die zerzupften Tapetumfasern schwach doppelbrechend sind. Bei den nicht zerzupften Tapetumzellen und -fasern tritt diese Erscheinung deutlicher auf, und noch stärker wurde dieselbe von der dünnen Schicht des Cellulosums und Fibrosums gezeigt.

Wenn die beiden Polarisations Ebenen parallel stehen, so erscheint die Zellulosumschicht der Katze oder des Hundes gleichmässig hell, und je mehr sich die Drehung des Analysators der rechtwinkligen Kreuzung nähert, desto dunkler wird das Gesichtsfeld, in welchem aber hier und dort helle kleine Felder glänzend geblieben sind. Diese hellen kleinen Felder scheinen auf den ersten Blick den einzelnen Tapetumzellen zu entsprechen, jedoch zeigen sie durchaus nicht die einheitliche Form und Grösse derselben. Wenn man das Bild irgend eines dieser Hellfelder zuerst in hellem und dann in dunklem Gesichtsfeld genauer betrachtet, so erkennt man leicht, dass bei letzterem immer ein bestimmter Protoplasmateil, in welchem die nadelförmigen Zelleinschlüsse in gleicher Richtung nebeneinander gereiht sind, hell erscheinen und der übrige Teil des Zelleibs ganz dunkel. Die einzelnen hellen Partien im Gesichtsfelde stehen miteinander ungefähr parallel oder annähernd in einem Winkel von 45 Grad.

Um die Abwechslung von Hell und Dunkel in den Tapetumzellen etwas näher zu betrachten, wurde der Objektisch von einer dunklen Stellung ausgehend um die Axe des Polarisationsmikroskops nach und nach 360 Grad gedreht, wobei mit jeder 45 Grad Drehung die helle Partie dunkel und die dunkle hell wurde.

26) K. v. Erlach, Arch. f. Anat. u. Physiol., 1847, 313.

27) M. Schultze (12), 211.

Ebenso wie die Zellulosum- zeigt die Fibroschicht doppelbrechende Eigenschaft, und es ist sehr merkwürdig, dass sie beim Drehen des Analysators sog. „Pleochroismus“ zeigt. Das bei hellem Gesichtsfeld sichtbare Rot verändert sich im Laufe der Drehung des Analysators, und wenn die Drehung den 90 Grad erreicht, tritt die Komplementärfarbe desselben (Blaugrün) auf.

Da die Schicht des Cellulosums diese optische Eigenschaft nach dem Verschwinden der Zelleinschlüsse nicht mehr beibehält, und gleichzeitig damit auch die Schillerfarbe derselben zugrunde geht, kann man die Vermutung aussprechen, dass sie bei der Entstehung der eigentümlichen Tapetumfarbe eine Rolle spielt.

Die Mikrokristalle des Selachiertapetums zeigen keine Doppelbrechung.

Es scheint, wie K. v. Erlach²⁸⁾ und Helmholtz²⁹⁾ hervorgehoben haben, diese Doppelbrechung, welche besonders bei pflanzlichen Membranen und Fasern auffallend ist, eine allgemeine optische Eigenschaft der organischen Substanzen zu sein.*

II. Fluoreszenz des Tapetums.

Es war Hess,³⁰⁾ der zuerst das Vorhandensein der Fluoreszenz am Tapetum der Säugetiere mit dem Blau-Uviolglas und dem elektrischen Bogenlichte bemerkte, aber diese interessante Erscheinung ist seither noch recht vernachlässigt worden. Diese optische Eigenschaft ist, wie eingangs erwähnt, für das Tier, welches in der Dämmerung tätig ist, als ein sehr wichtiges Hilfsmittel zum Sehen durch Ausnutzung geringer Lichtmengen zu betrachten. So habe ich die Fluoreszenz des Tapetums spektroskopisch und spektrographisch eingehender untersucht.**

Bei den Versuchen muss man darauf achten, dass die mässige Fluoreszenz des zu prüfenden Materials auch durch geringe Beimengung der sichtbaren Strahlen des im Versuchsraum befindlichen Nebenlichtes in hohem Masse verdeckt wird, und dass man diese daher am bequemsten im Dunkelmuseum anzustellen hat. Als Lichtquelle, die bei genügender Intensität nur ultraviolettes Licht gibt, habe ich einen H. Lehmannschen³¹⁾

28) K. v. Erlach (26), 336.

29) H. v. Helmholtz, Handb. d. physiol. Optik, 1896, II. Aufl., 571.

*) Es sei nebenbei bemerkt, dass für die Entstehung der schönen Interferenzfarben an gitterartigen Systemen von lebenden Organismen z. B. Perlmutter, Federn der Insekten oder Vögel und Hautschuppen der Schlangen u. s. w. die schon bestätigten Annahmen über die Rolle der Gitterstruktur gelten, dass aber sehr interessanterweise die Hautschuppen der Schlange, wie H. Nagao^{ka} und T. Futagami (Bulletin of the Institute of Physical and Chemical Research, 1924, 6, 914. Jap.) neuerdings mitteilte, nicht nur gitterförmige feine Streifung, sondern auch doppelbrechende Eigenschaft zeigen.

30) C. Hess (1), 10.

**) Hier drücke ich Herrn Dr. J. Okubo, Professor der Physik der hiesigen Universität, für seine wertvollen Ratschläge über die spektrographischen Untersuchungen meinen herzlichsten Dank aus.

31) H. Lehmann, Verhandl. d. Deutsch. Phys. Ges., 1910, 12, 890.

Ultraviolettstrahlenfilter (U-V-Filter), der vor einer Nickelbogenlampe gesetzt wird, benutzt; die eine der Doppelkuvette des Apparats, deren Wand aus Jenaer Blau-Uviolglas, das die Strahlen von 4500—3000 A. E. Wellenlänge und das Rot durchlässt, besteht, ist mit verdünnter wässriger Lösung von Nitrosodimethylanilin, welches für Strahlen von 4000—2800 A. E. Wellenlänge durchlässig ist, und die andere mit 20% Kupfersulfatlösung, welche das Rot zurückhält, zu füllen. Die gefüllte Kuvette hat also die Eigenschaft, nur ultraviolettes Licht aus dem Spektralgebiet von 3000—4000 A. E. durchzulassen, und die durchgelassenen Strahlen sind von grosser Reinheit (Fig. 7). Zu photographischen Versuchen brauchte ich ein Quarzspektrograph E. 37 von A. Hilger und panchromatische Platten von Ilford.

Fig. 7.

a. Nickelbogenlicht. b. Durch den U-V-Filter passiertes Licht (bei verschiedener Expositionsdauer. Kollimatorspalte: 0,046 mm breit).

1. Die Fluoreszenz des Tapetums und die der in Alkali oder Säure gelösten Tapetumssubstanz.

Die Fluoreszenz des Tapetums kann man in folgender Weise sehr leicht nachweisen: Lässt man auf einer tapezierten Chorioideaschicht, gleichgültig ob in frischem (z. B. die hintere Hälfte des frisch enukleierten Auges) oder in veraltetem Zustand, das Licht der gewöhnlichen Bogenlampe (Kohlenelektroden) durch ein Blau-Uviolglas fallen, so leuchtet das tapezierte Gebiet in einem schönen gelbgrünen Lichte. Die Intensität derselben ist am stärksten bei Katzen-, schwächer bei Hunde- und am schwächsten bei Pferde-, Rinder- und Ziegentapetum. Beleuchtet man dagegen durch gelbes oder rotes Glas, am besten durch Ultrazinglas,³²⁾ so verschwindet die

32) Ultrazin ist ein Derivat von Phenylglukosazon und nur für die sichtbaren Strahlen durchlässig. Vgl. T. Suzuki u. S. Sakurai, Bulletin of the Institute of Physical and Chemical Research, 1922, 4, 332 (Jap.).

Fluoreszenz. Wenn auch das Tapetum des Selachiers bei Tageslicht schöne Irideszenz ähnlich wie beim Säugertapetum zeigt, fluoresziert es doch bei der Bestrahlung mit Ultraviolett nicht.

Die Fluoreszenzerscheinung kommt am schönsten heraus, wenn man das Licht der Nickelbogenlampe durch den oben besprochenen U-V-Filter auf das ausgetrocknete Tapetum fallen lässt. Dieses starke Fluoreszenzlicht des Hunde- resp. Katzentapetums zeigt, mit einem Spektroskop betrachtet, ein kontinuierliches Spektrum, welches sich von 6500 bis 4500 A. E. (bei breiter Kollimatorspalte 7000—4150 A. E.) erstreckt. Die Helligkeitsverteilung desselben verhält sich ähnlich wie die des gewöhnlichen Sonnenspektrums und ist verschieden je nach dem Adaptationszustand des beobachtenden Auges. Beim helladaptierten Auge erscheint das Gebiet von 5800 A.E. und beim dunkeladaptierten das von 5400 A.E. maximal hell, und die Helligkeit nimmt nach beiden Enden des Spektrums allmählich ab. Das Helligkeitsmaximum ist beim Photogramm (Fig. 8) nach noch kurzwelligerer Seite verschoben und liegt in der Gegend 4800 A.E., welche dem Gebiete des Empfindlichkeitsmaximums der panchromatischen Emulsion³³⁾ entspricht.

Fig. 8.

Spektrogramm der Fluoreszenz des Katzentapetums (etwa 5,5 fach vergrößert).

Da die schillernde Farbe des Tapetums mit dem Auslösen der Zelleinschlüsse durch Säuren oder Alkalien verschwindet, also jene von der Gegenwart der Zelleinschlüsse abhängig ist, so untersuchte ich auch die Wirkung solcher Agentien auf die Fluoreszenz. Er ergab sich, dass beim mit 10% NaOH oder 20% HCl behandelten Tapetum die selbstleuchtende Eigenschaft verloren geht, während die Lösungen der Tapetumsubstanz deutlich fluoreszieren.

33) E. C. Baly, Spectroscopy, 1927, Bd. 2, 362.

Diese Fluoreszenz ist in Alkali stärker als in Säure, und beide geben ein ganz ähnliches Spektralbild wie das der Tapetumschicht (Fig. 9). Somit ist es erwiesen, dass die fluoreszierende Substanz des Tapetums bei Behandlung mit Säuren oder Alkalien auf die letzteren übergeht.

Die fluoreszierende Kraft der alkalischen resp. sauren Lösung der Tapetumsubstanz bleibt lange unverändert, übersteht die Siedehitze. Dagegen zeigt die entsprechende Auflösung aus den tapetumfreien Teilen der Chorioidea kaum Fluoreszenz.

Bei der Fluoreszenz handelt es sich um eine Verwandlung des ins Tapetum eindringenden kurzwelligen Lichtes in ein solches von anderer Farbe resp. Brechbarkeit. Wenn man nun das Auge eines Hundes, bei dem die Pigmententwicklung der Chorioidea schwach ist, nach der früher erwähnten Entfernung der Sklera in der hinteren Hemisphäre mit dem mit Blau-Uviolglas filtrierten Licht von vorn bestrahlt und von hinten betrachtet, so findet man, dass die Chorioidea in dem nicht tapezierten Teil wie eine halbdurchsichtige Membran relativ hell, in dem tapezierten dagegen als dunklerer Schatten erscheint. Es ist ziemlich merkwürdig, dass eine von vorn gesehene hell fluoreszierende Partie, von hinten betrachtet, dunkler erscheint. Dieselbe Erscheinung ist auch bei einer auf einen Objektträger flach aufgeklebten Chorioideaschicht sichtbar. Sie wird wenigstens zum Teil darauf beruhen, dass, abgesehen von der Reflexions- und Dickenverschiedenheit, die Tapetumschicht mehr Violett- und Ultraviolett-absorbiert als andere Chorioideateile, um dies in längerwellige Strahlen umzuwandeln.

Hier folgen Photogramme der Spektren von erregenden und emittierenden Lichtstrahlen.

Fig. 9.

E_1-E_3 : Erregende Lichtstrahlen.

E_1 : CuSO_4 (20%, 8 mm dick) + Blau-Uviolglas.

E_2 : " + U-V-Glas.

E_3 : " + Crookesglas.

F_1-F_3 : mit E_1-E_3 erregten Emissionsspektren d. Katzentapetums.

Kollimatorspalte; bei F_1-F_3 0,9 mm, bei E_1-E_3 0,046 mm.

Man sieht in Fig. 9 oben die Bänder des blaugrünen Fluoreszenzlichtes des Tapetums, unten die Spektren des erregenden, durch verschiedene Filter

gekommenen Nickelbogenlichtes, das sich weit über 4500 A. E. nach Ultraviolett erstreckt. Diese Beobachtung spricht für die Gültigkeit der Stokes'schen Regel, da sie unmittelbar die Umwandlung violetter und ultravioletter Strahlen in gelbe, grüne und blaue zur Anschauung bringt.

Ferner wurde das Tapetum oder seine Alkalilösung (s. oben) mit verschieden breitem Ultraviolett bestrahlt, um das innerste Ende des ultravioletten Gebietes, welches die Fluoreszenz erregen kann, zu bestimmen. Beim Versuche diente ein mit Ultrazinklösung (die zwar ultraviolette Strahlen zurückhält, aber bei starker Verdünnung mehr oder weniger durchlässt) gefüllter Glastrog als Filter. Dabei absorbiert das Glas natürlich die Strahlen von kürzer als 3000 A. E. gänzlich (Fig. 10), aber diese Absorption ist für diese Untersuchung von keinem Belang.

Fig. 10.

- (1) Nickelbogenlicht.
 - (2) Absorptionsspektrum d. leeren Glastrogs.
 - (3) Absorptionsspektrum d. mit Wasser gefüllten Glastrogs.
- Kollimatorspalte : 0,046 mm. Expositionsdauer : 30%.

Wenn das Licht der Nickelbogenlampe durch die verschieden dünne Ultrazinklösung mit Quarzspektrograph auf die panchromatische Platte genommen wird, so tritt erst bei $\frac{1}{3} \times (\frac{1}{2})^4\%$ Verdünnung eine Spur von Ultraviolett ca. 3100—3550 A. E. auf, und mit weiterer Verdünnung nimmt die Breite des filtrierbaren ultravioletten Gebietes schnell zu (Fig. 11). Das durch diese verdünnte Ultrazinschicht kommende Ultraviolett kann die Fluoreszenz des Tapetums erregen.

Mit den im hiesigen Handel käuflichen Kobalt- und den Jenaer Blaugläsern, die als Filter für die Regulierung des hier in Frage stehenden Bezirks von Ultraviolett gut anwendbar sind, führte ich noch mehrere Bestimmungen durch. Ein 3 mm dickes Kobaltglas lässt Rot (7200—6700

Fig. 11.

Kollimatorspalte : 0,092 mm. Expositionsdauer : 1'.

A.E.), Gelbgrün (5650–5450 A.E.) und von Blaugrün bis Ultraviolett (5200–3300 A.E.) durch, und zwar wird von beiden Enden des Spektrums um so mehr abgeschnitten, je mehr die Glasplatten geschichtet werden ; durch die Schicht von 4 Kobaltgläsern passieren nur Strahlen von Wellenlänge 4500–3450 A. E. Beim 2,5 mm dicken Jenaer Blauglas erstreckt sich die Durchlässigkeit auf Gelb (5750–5450 A.E.) und von Grün bis Äusserstviolet (5300–3750 A.E.), durch 2 Gläser aber wird sie im Gebiete von Blaugrün bis Äusserstviolet (5100–3800 A.E.) beschränkt, und das Licht auf einer Strecke 3950–3900 A.E. sogar abgehalten (vgl. Fig. 12).

Die genannten Durchlässigkeitsgrenzen, die spektroskopisch gemessen wurden, sind ziemlich verschieden von den spektrographisch nachweisbaren, und vor allem kommt das Gebiet von Rot und Gelb beim Spektrogramm (Fig. 12) in dieser Expositionszeit noch nicht zum Vorschein.

Wird das Tapetum durch die genannten Filter mit Nickelbogenlicht bestrahlt, so tritt die Fluoreszenz in verschiedener Intensität auf. In Fig. 12 sind die Spektren der erregenden Lichtstrahlen und die der dadurch erregten Fluoreszenz zusammengestellt.

Bei der Beleuchtung durch eine Blauglasplatte (Fig. 12, E₇) bemerkte ich eine Spur von der Fluoreszenz des Tapetums. Diese war aber äusserst schwach, so dass das Fluoreszenzlicht auch nach 5 minutiger Beleuchtung bei der ganz offenen Spalte des Kollimators auf panchromatische Platte gar nicht wirkte, und nach der Addition eines zweiten Blauglases (Fig. 12, E₆) kaum mehr sichtbar wurde. Dies beruht nicht etwa auf der Stärkeab-

Fig. 12.

Lichtquelle : Nickelbogenlampe (Äusserstrot mit CuSO_4 -Lösung absorbiert).

Kollimatorspalte :	Exposition :
F ₁ -F ₅ 0,9 mm	5'
E ₁ -E ₇ 0,092	2'

nahme der erregenden Strahlen, sondern auf der Absorption des Glases in der Wellenlänge 3880–3800 A. E., die fluoreszenzerregend wirkt, was durch die nächsten Experimente noch genauer klargestellt wird.

2. Herstellung eines Fluoreszenzschirmes aus der Tapetumschicht.

Um die Strahlengattungen, welche das Selbstleuchten des Tapetums verursachen, genau zu bestimmen, stellte ich eine Art von Fluoreszenzschirm in der Weise her, dass die frisch abpräparierte Chorioidea der Katzen-, Hunde- oder Rinderaugen auf einer photographischen Glasplatte ohne Gelatinhaut mit der tapezierten Fläche nach der Glasseite geklebt, und nach dem Austrocknen die pigmentierte Aderhaut mit Messer vorsichtig abgeschabt und nur die Tapetumschicht zurückgelassen wurde. Auf diese Weise kann man einen auf einer Glasplatte aufgeklebten lediglich aus einer halbdurchsichtigen Tapetumschicht bestehenden Schirm bekommen.

Wenn man diese Platte im Dunkelzimmer im Rahmen des Quarzspektrographs einsetzt und das Licht der Nickelbogenlampe durch die Spalte des Kollimators darauf einwirken lässt, so sieht man, dass mehrere fluoreszierende Linien, die der Spektrallinien des Nickels entsprechen, durch die halbdurchsichtige Tapetumschicht schimmern. Bringt man dabei das Blau-Uviolglas zwischen Lichtquelle und Spalte, so werden nun die Fluoreszenzlinien ganz auffallend, da die sichtbare Strecke des Spektrums grössten-teils abgeschnitten wird.

Bei der Bestrahlung ohne Filter kann man mit blossen Auge auf diesem Schirm 4 Gruppen der leuchtenden Streifen, die in den bestimmten Gebieten des Spektrums lokalisieren, wahrnehmen und der Intensität nach in folgender Reihe aufzählen: 3950–3800 A.E., 3700–3400 A.E., 2540–2500 A.E. und 4250–4100 A.E., und zwar istunter diesen fluoreszierenden Gruppen die erste auf den ersten Blick deutlich bemerkbar, aber die letzte so minimal, dass sie erst nach maximaler Dunkeladaptation ganz schwach in die Augen fällt. Wenn man hinter dem leuchtenden Tapetumschirm eine panchromatische Platte einsetzt, so können die Fluoreszenzstreifen samt dem erregenden Spektrum photographiert werden (vgl. Fig. 13 (a). In Fig. 13 (b) ist ein Spektrogramm gesehen, auf dem auch die Strahlengattungen, die die Fluoreszenz des Tapetums stark erregen, durch Vergleichen der Fluoreszenz- und Spektrallinien ersichtlich sind. Aber die schwächst fluoreszierende Strecke kommt darauf nicht zum deutlichen Vorschein.

Fig. 13 (a).

Schema der Schichtungsweise der Platten beim Photographieren. P_1 : Präparatglasplatte. P_2 : Panchromatische Platte. T: Tapetumschicht.

Fig. 13 (b).

Spektren des erregenden Lichtes und Fluoreszenzstreifen der Tapetumschicht (auf P_2 photographiert). E_1 : Spektrum des durch P_1 gekommenen Lichtes. E_2 : Spektrum des durch P_1 u. T (in der Mitte) gekommenen Lichtes. E_3 : Spektrum des ohne P_1 u. T direkt aufgenommenen Lichtes. Die Verschiebung der Banden E_1 und E_2 von der E_3 (um den Betrag $a-a'$) beruht auf der Vorschaltung der Glasplatte P_1 , die zur Richtung des dispergierten Strahlenganges schief steht.

Hieraus geht hervor, dass die Fluoreszenz des Tapetums auch bei sichtbarem Violett erregbar ist.

3. Absorptionsvermögen des Vollauges im Ultraviolett und die Fluoreszenz des Tapetums.

Die Ultraviolettabsorption von brechenden Medien des Auges beim Tier oder Menschen wurde seit Brücke³⁴⁾ von mehreren Forschern untersucht, und über die der sämtlichen Augenmedien resp. des Vollauges—Cornea, Kammerwasser, Kristalllinse und Glaskörper—bei tapezierten Augen liegen die Arbeiten von Brücke³⁵⁾ (beim Rind), F. Schanz und K. Stockhausen³⁶⁾ (beim Kalb), Y. Shoji³⁷⁾ (bei Rind und Pferd) und S. Russ³⁸⁾ vor. Vor allem hat Y. Shoji eine ganz genaue spektrographische Bestimmung ausgeführt und auch die Absorption der Netzhautschicht gemessen. Ferner fand Russ, dass das Auge der im Dämmer tätigen Tiere, z. B. Tiger, Katzen, Bären, Löwen und Eulen, ultraviolette Strahlen gut durchlässt, und sprach die Vermutung aus, dass von solchen Tieren das die Retina erreichende Ultraviolett zur Tätigkeit in der Nacht benutzt werden könne. Aber auf das Wie ging er nicht ein. Nun sind die oberen Ergebnisse der Absorptionsmessung des tapezierten Auges im kurzwelligen Teil des Spektrums sehr interessant, da das Tapetum bei der Beleuchtung mit diesem Spektralgebiet stark fluoresziert, was aber bisher von niemand berücksichtigt worden ist.

Zur Beobachtung bohrte ich, wie Shoji³⁹⁾ und Russ, am hinteren Pol des frisch enukleierten Auges ein kleines Fenster durch; wenn man nach der Durchbohrung der Sklera die Chorioidea mit stumpfer Nadel vorsichtig ablöst, so klappt die kleine Wunde der Chorioidea von selbst; dabei muss die Retina frei von Schädigung sein. Das Fenster wird mit einem Deckglas bedeckt, worauf dieses ganze Präparat von vorn (mit Cornea nach der Lichtseite) mit dem Nickelbogenlicht bestrahlt und von hinten spektrographiert wird.

Das gewöhnliche Glas hält zwar das Ultraviolett in weitem Masse zurück, doch lässt die von mir gebrauchte dünne Deckglasplatte (0,15 mm dick) Strahlen bis 2750 A.E. gut und hinunter bis 2700 A.E. schwach durch (Fig. 14).

34) E. Brücke, Arch. f. Anat. u. Physiol., 1845, 262.

35) Derselbe, Ebenda, 1846, 379.

36) F. Schanz u. D. Stockhausen, Arch. f. Ophthalmol., 1909, 69, 452.

37) Y. Shoji, Mitteil. aus d. med. Fakult. Kaiserl. Univers. Tokyo, 1922, 29, 61.

38) S. Russ, Nature, 1925, 16, 394.

39) Y. Shoji (37), 95–96.

Fig. 14.

Zwei Absorptionsspektren des Deckglases und ein Nickelbogenspektrum.
Kollimatorspalte : 0,046 mm.

Über die mikroskopisch gemessenen Absorptionsgrenzen der verschiedenen Tieraugen gibt die folgende Tabelle Aufschluss (vgl. auch Fig. 15).

Versuchstier	Absorptionsgrenze des Vollauges	Anmerkung
Hund	3220 A. E.	Lichtquelle : Nickelbogenlicht, Konst. Str. 110 V. 5 Amp. Kollimatorspalte : 0,092 mm breit, Ab- stand des Präparates von der Lichtquelle: 50 cm.
Katze	3225	
Rind	3355	
Pferd	3710	
Ziege	3525 (3700-3525 A. E. nur minimal durchlässig)	

Daraus ist ersichtlich, dass das Ultraviolett, welches die Fluoreszenz des Tapetums erregt, durch sämtliche Augenmedien hindurch die Tapetumschicht im genügend breiten Umfang erreichen kann. In der Tat konnte ich nachweisen, dass die Tapetumschicht, sei es in frischem oder getrocknetem Zustande, deutliche Fluoreszenz zeigte, wenn sie mit dem durch das ganze hinten gefensterte Auge hindurch filtrierten Ultraviolett, das aus dem durch Blau-Uviolglas filtrierten Nickelbogenlicht stammt, bestrahlt wurde.

Daher lässt es sich vermuten, dass die Bedeutung des Tapetums nicht nur in der auf der Lichtreflexion beruhenden Reizverstärkung, sondern auch in der Ausnutzung der gewöhnlich schwer sichtbaren kurzwelligen Strahlen durch die oben besprochene Strahlenumwandlung (Hess) liegt, vorausgesetzt, dass auch für die genannten Säugetiere das für den Menschen sichtbare Spektralgebiet allein oder wenigstens besser als das andere sichtbar ist, da sonst eine Strahlenumwandlung unnötig oder gar unzweckmässig sein muss.

Fig. 15.

Absorptionsspektren des Vollauges von verschiedenen Säugetieren
(Kollimatorschlitze: 0,046 mm).

Zusammenfassung.

(1) Das Netzhautpigmentepithel der meisten tapezierten Säugetieraugen ist in der mittleren Partie des Augenhintergrundes pigmentlos und nur beim Pferde stets, wenn auch ganz spärlich pigmenthaltig.

(2) Bei Rinder-, Pferde-, Ziegen- und Katzentapetum verschwindet der Farbenglanz mit dem Austrocknen, so dass dasselbe nicht vom übrigen Chorioideateil unterscheidbar wird, während es beim Hunde grauweisslich und deutlich erkennbar bleibt. Beim Befeuchten ausgetrockneter Präparate von den genannten Tieren erscheint der Farbenglanz sogleich wieder meist in tiefer bläulichem Ton.

(3) In Säuren kehrt die Farbe des Rindertapetums nach einmaligem Verschwinden in einer verdunkelten Nuance wieder zurück, wird dagegen in Alkalien allmählich grauweisslich und glanzlos. Beim Pferd tapetum tritt beim Zusatz von Alkalien nach einmaligem Verschwinden ein dunkelgrüner Farbenglanz auf. Katzen- und Hundetapetum verlieren ihre Farbe sowohl in Säuren als auch in Alkalien gänzlich, und nach dem Austrocknen gewinnen die so behandelten Präparate auch in Wasser oder Ringerlösung dieselbe nicht mehr wieder. Beim Auflösen der Tapetumsubstanz in Salzsäure wurde die Entwicklung des Gases, das nach Pütter CO_2 sein soll, nicht nachgewiesen.

(4) Die mikrokristallähnlichen Gebilde ($0.4\text{--}0.6\mu$ dick) sind nicht nur in den Katzen-, wie bisher geglaubt, sondern auch in den frischen Hundetapetumzellen nachweisbar. Diese Gebilde sind beim Hunde sehr schwach resistent gegen die Fixier- oder Aufbewahrflüssigkeiten (Formol oder Sublimat), und vielleicht war ihr Vorkommen auch im Hundetapetum bisher deshalb übersehen, weil sie gewöhnlich in fixierten Präparaten untersucht wurden.

(5) Da das Tapetum fibrosum aus $0.4\text{--}0.6\mu$ dicken parallel verlaufenden Fasern besteht und das Tapetum cellulosum in seinen Zellen feine Büschel von streifig angeordneten mikrokristallähnlichen Gebilden von ebensolcher Feinheit enthält, so liegt es nahe, den Farbenglanz des Säugetiertapetums als ein Interferenzphänomen durch die Gitterbeugung anzunehmen.

(6) Im Tapetum neugeborener Katzen und Hunde oder beim Fötus der Rinder ist diese feine Streifung nicht erkennbar. Erst mit voller Entwicklung der letzteren beginnt es seinen charakteristischen Farbenglanz zu zeigen.

(7) Die Tapetumzellen des Selachiers (Cynias und Raja) sind mit

feinen, kleiner als $1\ \mu$ dicken, durchsichtigen Täfelchen erfüllt, und damit wird die Schillerfarbe nach dem Prinzip von Lichtinterferenz an dünnen Schichten verursacht. Die Tapetumsubstanz des Selachiers zeigt Guaninreaktion, während diese beim Säuger fehlt.

(8) Frisch abgeschälte Tapetumschicht zeigt sich unter dem Mikroskop in durchfallendem und auffallendem Licht komplementärfarbig. Sowohl die Zelleinschlüsse des T. cellulosum wie auch die Fibrillen des T. fibrosum haben doppelbrechende Eigenschaft und beim letzteren wechselt die Farbe mit der Drehung des Analysators.

(9) Die Fluoreszenz des Säugertapetums ist durch die folgenden 4 Strahlengruppen erregbar: Am stärksten bei 3950–3800 A.E., schwächer bei 3700–3400 A.E. und am schwächsten bei 2540–2500 A.E. und 4250–4100 A.E. Die alkalische Auflösung geschabter Tapetumsubstanz zeigt besonders starke Fluoreszenz, dagegen die Lösung aus den tapetfreien Teilen der Chorioidea kaum eine solche.

(10) Wenn auch das Tapetum des Selachiers ähnlich wie das der Säugetiere schöne Schillerfarbe zeigt, ist diese etwas anderer Natur, indem die Mikrokristalle desselben weder fluoreszierende noch doppelbrechende Eigenschaft besitzen.

(11) Das Fluoreszenzlicht des Tapetums zeigt ein sich über 6500–4500 A.E. erstreckendes kontinuierliches Spektrum, dessen Helligkeitsmaximum, mit dem dunkeladaptierten Auge beobachtet, bei 5400 A.E. liegt und sich zu beiden Seiten allmählich abschwächt.

(12) Bei allen untersuchten Säugetieraugen lassen sämtliche optische Medien die die Fluoreszenz des Tapetums stark erregenden ultravioletten Strahlen gut durch, die erst auf dem letzteren in die sichtbaren umgewandelt werden.

Zum Schluss sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. T. Fujita, für seine freundliche Anregung zur Ausführung dieser Arbeit meinen herzlichsten Dank auszusprechen.