



Over den invloed van intensiteit en golflengte van licht op de elektrische verschijnselen van het oog

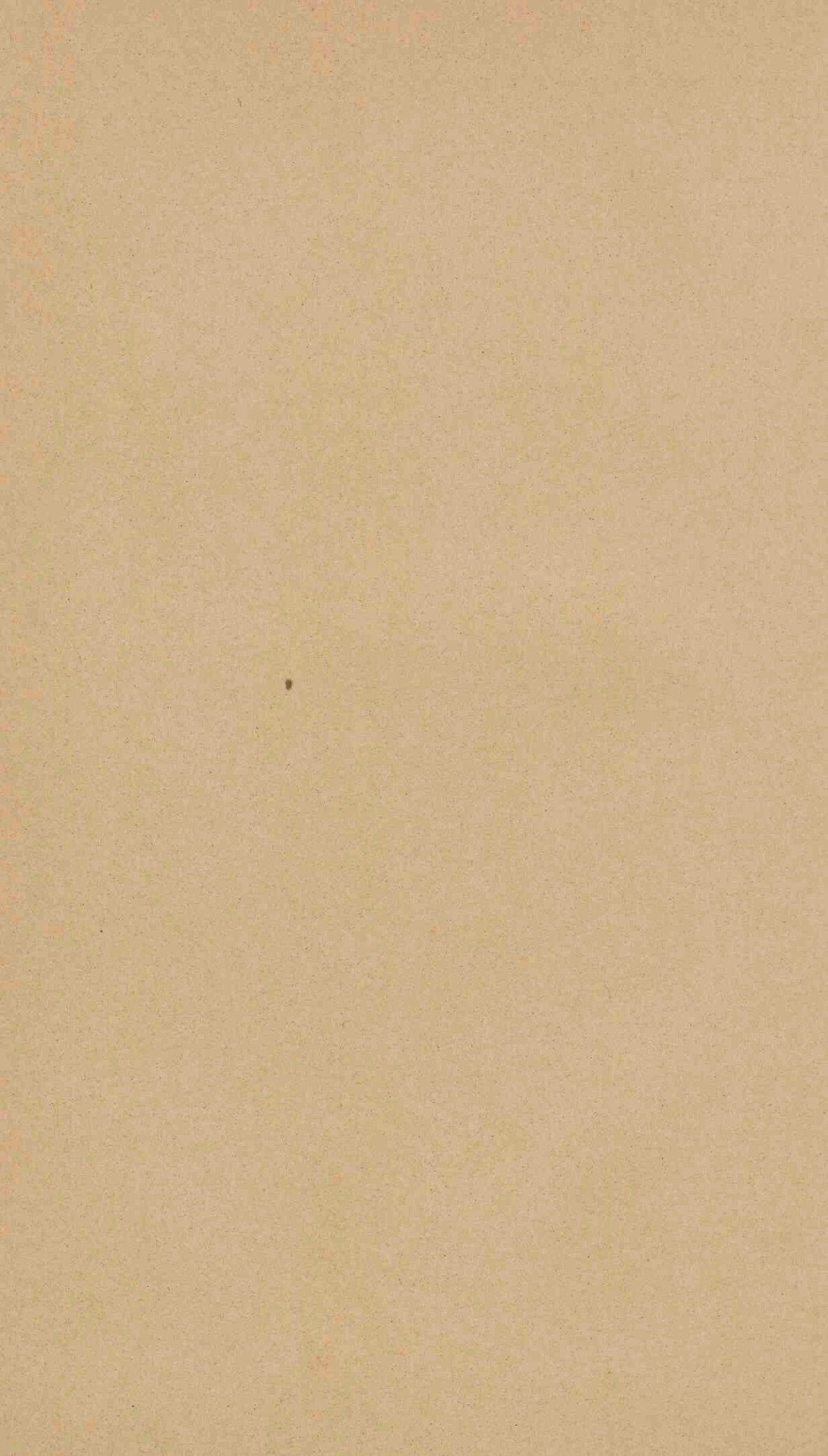
<https://hdl.handle.net/1874/319566>

79 μ. 192. 1934.

OVER DEN INVLOED VAN
INTENSITEIT EN GOLFLENGTE VAN LICHT
OP DE ELECTRISCHE VERSCHIJNSELEN
VAN HET OOG

J. A. SMIT

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.



OVER DEN INVLOED VAN INTENSITEIT
EN GOLFLENGTE VAN LICHT OP DE
ELECTRISCHE VERSCHIJNSELEN VAN
HET OOG

RIJKSUNIVERSITEIT TE UTRECHT



2737 009 1

Diss. Utrecht 1934

**OVER DEN INVLOED VAN
INTENSITEIT EN GOLFLENGTE VAN LICHT
OP DE ELECTRISCHE VERSCHIJNSELEN
VAN HET OOG**

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN
DOCTOR IN DE GENEESKUNDE
AAN DER RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT,
OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS
DR. C. W. STAR BUSMANN, HOOGLEERAAR
IN DE FACULTEIT DER RECHTSGELEERD-
HEID VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAAT
DER UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDEN-
KINGEN VAN DE FACULTEIT DER GENEES-
KUNDE TE VERDEDIGEN OP DINSDAG
16 JANUARI 1934 DES NAMIDDAGS 4 UUR

DOOR

JOHAN ALBERTUS SMIT

ARTS

GEBOREN TE ALMELO



H. VEENMAN & ZONEN — WAGENINGEN — 1934

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

Aan mijn Ouders

Gaarne grijp ik deze gelegenheid aan, om U, Hoogleraren, Oud-Hoogleraren en Docenten der Geneeskundige en Philosophische Faculteiten der Utrechtsche Universiteit te danken voor het van U ontvangen onderwijs.

Hooggeleerde Noyons, hooggeachte Promotor, voor den steun en de leiding, die ik van U bij de bewerking van dit proefschrift gedurende en na mijn assistent-zijn aan het Physiologisch Laboratorium mocht ondervinden, ben ik U zeer erkentelijk. Uw voortdurende belangstelling, Uw groote hulpvaardigheid, niettegenstaande Uw drukke bezigheden, stel ik op hoogen prijs.

Dat ik bij U, Hooggeleerde Weve, mijn opleiding tot oogarts mocht genieten, beschouw ik als een groot voorrecht. Uw rijke ervaring, Uw scherpe klinische blik, Uw onvermoeide werklust en niet in het minst de prettige sfeer, die U in de kliniek weet te scheppen, zullen voor mij onvergetelijk zijn.

Zeergeleerde Jongbloed, Uw nuttige wenken bij talrijke moeilijkheden waardeer ik zeer.

De prettige samenwerking met U, Hooggeleerde Bakker en met U Zeergeleerde Van Heuven, heeft ongetwijfeld gunstig tot mijn oogheeskundige vorming bijgedragen.

Met een gevoel van weemoed denk ik aan het snelnaderende oogenblik, dat ik het Ooglijdersgasthuis zal verlaten. De voortreffelijke verstandhouding met de vroegere en tegenwoordige staf heeft mijn assistententijd tot een bijzonder aangename gemaakt.

Ook de samenwerking met het verplegend personeel liet nooit iets te wenschen over.

Met genoegen herinner ik me den vriendschappelijken omgang met de assistenten en het damespersoneel van het Physiologisch Laboratorium.

Tenslotte mijn hartelijken dank aan het technisch personeel van het Physiologisch Laboratorium, in het bijzonder aan U, waarde Van Hinte, die steeds een open oor had voor mijn talrijke wenschen.

INHOUD

	Blz.
VOORWOORD	1
INLEIDING	2
HOOFDSTUK I. Chemische veranderingen van de retina bij belichting	3
A. Verbleeking van het staafjesrood	3
B. Reactieverandering	8
HOOFDSTUK II. Motorische veranderingen van de retina bij belichting	10
A. Kegelbeweging	10
B. Staafjesbeweging	11
C. Phototrope pigmentverschuiving	11
HOOFDSTUK III. De ruststroom	13
HOOFDSTUK IV. De actiestroom	16
HOOFDSTUK V. Monochromatisch licht en actiestroom..	23
HOOFDSTUK VI. Methodiek	34
Het systeem voor ijking	36
De lichtbron	41
De monochromator	41
Het donker kamertje	43
De electroden	44
Het prepareren van het oog	45
HOOFDSTUK VII. De invloed van monochromatisch licht op den ruststroom	48
HOOFDSTUK VIII. De latente periode	54
HOOFDSTUK IX. De negatieve voorslag	65

	Blz.
HOOFDSTUK X. De vorm van den actiestroom, opgewekt door de verschillende deelen van het spectrum.....	69
HOOFDSTUK XI. De latente periode van den natop.....	84
SAMENVATTING	89
SUMMARY.....	93
ZUSAMMENFASSUNG	96
LITTERATUUROPGAVE	99

VOORWOORD

Een onderzoek over den invloed van monochromatisch licht op den actiestroom van de retina is niet nieuw. Reeds de ontdekkers van den actiestroom Holmgren en de beide Engelschen Dewar en Mac Kendrick interesseerden zich hiervoor. Ook talrijke latere onderzoekers hebben zich hiermee beziggehouden. Sommigen trachtten zich een idee over de verschillende werking te vormen, nadat de intensiteit van de verschillende soorten licht, meestal door middel van filters, gelijk of ongeveer gelijk gemaakt was. Aan deze methodiek kleven vele fouten. Zoo is door filters nooit het uitredende licht zuiver te krijgen en is de bepaling van de intensiteit met behulp van het oog zeer persoonlijk. Het doel van dit onderzoek was dan ook, den actiestroom van het oog bij belichting met verschillende golflengten te toetsen, na de intensiteiten langs exacten, physischen weg gelijk gemaakt te hebben.

INLEIDING

De kennis van de veranderingen, die in het netvlies optreden bij belichting, begint bij de ontdekking van Holmgren in 1865, dat de ruststroom van een geïsoleerd en in het donker geplaatst kikvorschoog versterkt wordt, zoodra er licht toetreedt. Onder ruststroom verstaat men het potentiaal verschil, dat optreedt, wanneer men de cornea en de achtervlakte van den bulbus door middel van twee onpolariseerbare elektroden verbindt met een gevoeligen galvanometer. Deze versterking van den ruststroom noemt men actiestroom; ook spreekt men wel van belichtingsstroom of photo-electrischen stroom.

Later volgden de studies van de pigment-verplaatsing, verbleeking van het staafjes-rood, kegeltjes-contractie en verandering van de reactie. Hoewel het verband tusschen die veranderingen nog slechts gedeeltelijk wordt begrepen, is het toch gewenscht, een kort overzicht te geven omtrent de resultaten van de vele onderzoekingen, die over deze objectieve veranderingen van het netvlies bij belichting zijn verricht. Onder deze processen mag ik in de eerste plaats noemen de chemische veranderingen, die in de retina onder den invloed van belichting optreden. Ook motorische veranderingen in de structuur van het netvlies verdienen hierbij onze aandacht.

HOOFDSTUK I

CHEMISCHE VERANDERINGEN

A. Verbleeking van het staafjesrood

In 1876 ontdekte Boll, dat de kleur van het netvlies van een aan het donker geadapteerd dier een roode kleur vertoont, die door belichting verbleekt. Deze roode kleur dankt de retina aan het staafjesrood, ook rhodopsine genaamd, dat in alle staafjes voorkomt, zoowel van amphibiën, reptielen, visschen als van vogels en zoogdieren. Hoewel door de belangrijke onderzoekingen van Kühne en zijne medewerkers verschillende eigenschappen aan den dag zijn gekomen, ligt de chemische formule nog in het duister. Zoo vond Kühne het eerste oplosmiddel van rhodopsine, nl. gal. Waarschijnlijk is het staafjesrood een colloid of een aan een colloid gebonden lichaam, want in een dialysator blijft het staafjesrood met eiwitlichamen achter in den vorm van een korrelige massa, terwijl de galzure zouten door de dialyse verwijderd worden.

Yuji Hosoya en Bayerl toonden aan, dat door belichting het maximum van absorptie, dat bij de ongebleekte retina ligt op 5000 ¹⁾ met bovendien een vrij sterke absorptie in het blauw en violet, zich verplaatst naar \pm 5800, terwijl de absorptie in het blauw en violet bijna geheel afwezig is.

Door het feit, dat bij locale belichting de bleekende werking streng beperkt blijft tot het belichte gedeelte, is het mogelijk de zoogenaamde purpur-optogrammen te verkrijgen, die door platinachloride of 4% aluinoplossingen zijn te fixeeren.

Het verbleekingsproces is een omkeerbaar proces; in het donker wordt de gebleekte retina spoedig weer rose gekleurd.

¹⁾ In ons proefschrift zullen de golflengten aangegeven worden in Angström-eenheden.

Deze regeneratie van het rhodopsine is gebonden aan het pigmentepitheel. Maakt men de retina los van het pigmentepitheel, dan blijft de regeneratie, ook rhodogenese genaamd, geheel uit. Men stelt zich voor, dat dit pigmentepitheel bepaalde stoffen aan de staafjes afgeeft, dus een secretieproces verzorgt, waardoor regeneratie optreedt. Hiervoor pleit, dat pilocarpine een prikkelende werking uitoefent, dus de regeneratietijd verkort (Ayres en Kühne), atropine is echter onwerkzaam. Wat de nerveuze invloeden betreft, doorsnijden van den N.opticus of N.trigeminus heeft geen invloed (Holmgren, Ayres en Kühne).

Evenmin vonden Ayres en Kühne door prikkeling van den halssympathicus eenig effect.

Door de onderzoekingen van Fridericia en Holm en Tansley werd aangetoond, dat vitamine A-gebrek door vertraging van het regeneratieproces, nachtblindheid geeft.

In verband met de rol, die men aan het staafjesrood moest toekennen in zijn beteekenis tot het zien, dient in de eerste plaats het werk van Trendelenburg genoemd te worden. Uitgaande van de hypothese, dat het staafjesrood de overbrenger van den lichtprikkel voor het staafjesapparaat is, en dat aan het staafjesrood het zien in den schemer verbonden is, interesseerde het hem, in hoever de prikkeldrempel van het spectraallicht bij het zien in den schemer samenhangt met de sterkte van de bleekende werking van het spectraallicht op het staafjesrood. Deze bleekende werking van de verschillende spectraaldeelen werd vergeleken met die van Na-licht (= golflengte 5890). Noemde hij de snelheid in verblekende werking van Na = 1, dan kreeg hij de volgende waarden voor de volgende golflengten:

5890	1.00
5460	3.40
5300	3.62
5190	3.45
5090	3.09
4910	1.69
4740	0.975
4590	0.299

De proeven werden verricht met oplossingen van staafjesrood van konijnen, waarbij volgens de methode van Kühne galoplossing werd gebezigd. Bij de bepaling van de zoogenaamde Dämmerungswerte voor deze zelfde golflengten werd ook weer uitgegaan van de golflengte 5890 (Na-lijn) als eenheid. Uit de gevonden getallen blijkt duidelijk de groote overeenstemming.

5890	1.00
5420	3.62
5300	3.90
5190	3.18
5090	2.67
4910	1.42
4740	0.621
4590	0.346

Dit pleit er dus voor, dat er een nauw verband bestaat tusschen de omzetting van het staafjesrood in het aan het donker geadapteerde oog en de prikkeling van de uiteinden van den N.opticus, die tot gezichtswaarneming leidt. Zeker is dit verband echter nog niet. Het zou immers best kunnen zijn, dat een gedeelte van de geabsorbeerde energie b.v. omgezet wordt in warmte. Victor Henri en Larguier des Bancel's bepaalden met behulp van berekeningen van Pflüger, de hoeveelheid energie voor de verschillende spectraaldeelen, die noodig is, om in een oplossing van staafjesrood dezelfde reactie op te wekken. Zij vonden dat stralen van de golflengte 5090 de sterkste werking hadden. De hoeveelheid energie van golflengte 5090 gelijk 1 stellende, hadden de andere golflengten de volgende waarden noodig om dezelfde reactie te geven:

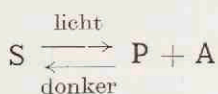
5890	12.5
5420	1.80
5300	1.36
5190	1.11
5090	1.00
4910	1.22
4740	1.36
4530	2.88

Deze cijfers, vergeleken met die van de absorptie van de verschillende golflengten door het staafjesrood, toonde een sterke mate van overeenkomst. Men kan dus zeggen, dat de ontleding van het staafjesrood evenredig is met de hoeveelheid geabsorbeerde energie. Gebruik makende van de onderzoeken van Grijns en Noyons, die aantoonde, dat onder donkeradaptatie en zeer korte belichtingen (0.003–0.004 sec.) met de lamp van Hefner, de drempelwaarde van de lichtzin 4.4×10^{-11} erg bedroeg en rekening houdend met de energie verdeling in het spectrum van de Hefnerlamp door anderen berekend, construeerden Victor Henri en Languier des Bancels een curve van de drempelwaarden voor de verschillende golflengten. Werd deze curve vergeleken met de curve, die de absorptie door het staafjesrood weergeeft, en met een derde curve van de bleekende werking van de spectraaldeelen, dan kwam het verrassende feit voor den dag, dat deze krommen ongeveer samenvielen.

Met andere woorden, de verschillende golflengten geven dezelfde sensatie, als de hoeveelheid stralende energie, die door het staafjesrood geabsorbeerd wordt, dezelfde is.

De staafjeslooze retinae bewijzen wel, dat het staafjesrood zonder meer niet in aanmerking komt voor de overdracht van den lichtprikkel op de uiteinden van den N. opticus. Dat het staafjesrood bij de staafjeshoudende retinae daarbij wel een rol speelt, is op zijn minst wel zeer waarschijnlijk, gezien het bovenstaande. In aanmerking genomen, dat bij donkeradaptatie het oog 5000–10.000 maal gevoeliger wordt zou men het staafjesrood kunnen beschouwen als een photochemische sensibilisator met bijzondere eigenschappen.

Hecht vermoedt door zijn onderzoeken over de donkeradaptatie van den molluscus mya arenaria Linné, dat de lichtgevoelige substantie bij belichting uiteenvalt in twee producten, die in het donker zich weer vereenigen tot de oorspronkelijke stof volgens



De vraag ligt nu voor de hand, of deze chemische verandering in verband kan staan met het optreden van een actiestroom. Dit is ongetwijfeld niet het geval.

Nog afgezien van het te grootte verschil in tijd tusschen begin van bleeking en het optreden van een actiestroom, pleiten de volgende feiten tegen deze opvatting:

1° in de retina van dagdieren als de duif, de kip, komt staafjesrood niet of hoogstens in sporen voor. Toch vindt men hier behoorlijke actiestroomen.

2° belicht men het linkeroog van een proefdier, dan kan men van zijn rechteroog een, zij het ook een zwakken actiestroom afleiden (Grijns en Engelmann). De veranderingen van het staafjesrood zijn beperkt tot het belichte oog.

3° in een geheel gebleekte retina ontstaan bij belichting actiestroomen (Holmgren). Wel bestaat er verschil in actiestroomen van het aan het licht geadapteerde oog en van het aan het donker geadapteerde oog. Niet alleen geven de laatste sterkere actiestroomen, maar er bestaat ook een kwalitatief verschil. Bij het kikvorschoog blijkt, dat, hoe meer een oog aan het licht geadapteerd is (d.w.z. een geëxstirpeerd oog, dat gedurende een half tot één uur aan helder licht blootgesteld is) en hoe sterker de prikkel, des te krachtiger zijn de negatieve fasen. De eerste positieve top wordt lager, maar de tweede top, die ontstaat bij het ophouden van de belichting, wordt hooger.

Het sterkst is de invloed op den secundairen top. Deze is duidelijk uitgesproken bij een kikvorschoog, dat aan het donker geadapteerd is, verdwijnt echter volkomen bij een kikvorschoog, dat eenigen tijd aan het zonlicht blootgesteld is geworden.

Deze verschillen tusschen een aan het licht geadapteerd oog en een oog dat aan het donker geadapteerd is, mag men op rekening van het staafjesrood stellen. Kühne en Steiner toonden dit aan, door gebruik te maken van de wetenschap, dat de regeneratie van het staafjesrood zeer belemmerd wordt door intensieve kou. De reactie op licht van vrij geprepareerde retinae van

kikvorschen, die aan het donker geadapteerd waren en twee uur lang in een ijskast gelegen hadden, onderscheidde zich niet van die bij kikvorschen, welke aan het donker geadapteerd waren, maar van een verblijf in de ijskast waren vrijgebleven. De reactie van vrijgeprepareerde retinae van kikvorschen, die den geheelen ochtend buiten in het daglicht doorgebracht hadden, maar twee uur voor het begin van de proeven in het donker in de ijskast doorgebracht hadden, kwam niet overeen met de zoeven besprokene, maar de retinae vertoonden dezelfde reactie als retinae van aan het licht geadapteerde kikvorschen.

4° een oog, rijk aan staafjesrood maar dood, geeft bij belichting geen actiestroom meer.

Uit deze opsomming blijkt voldoende, dat de photochemische omzetting van het staafjesrood als onmiddellijke oorzaak van het ontstaan van den actiestroom nauwelijks in aanmerking komt.

B. Reactieverandering

De waarneming van Angelucci, dat een aan het donker geadapteerd netvlies alkalisch reageert, terwijl na belichting de reactie zuur wordt, werd door Lodato bevestigd. Dittler zag het reagens van Moleschott door het belichten van de retina met diffuus daglicht bij een aan het donker geadapteerd dier in den loop van ± 10 min. geheel ontkleuren. Lange en Simon stelden aan de netvliesen van karpers vast, dat de reactieverhuiving aan het ontstaan van phosphorzuur te danken was.

Interessant is hier weer de rol van de pigmentlaag. Retinae zonder pigmentepitheel geven deze reactie niet bij een tweede belichting, terwijl het pigmentepitheel als zoodanig niet in staat is phosphorzuur af te scheiden bij belichting.

Of men de reactieverandering evenals de staafjes- en kegeltjesbeweging en de pigmentvershuiving als een proces mag beschouwen, dat geheel gescheiden staat van den actiestroom is niet geheel zeker. De zure reactie is wel in staat tot kegelcontractie en staafjesbeweging (Dittler). Op zich zelf doet het niet

vreemd aan, dat door het optreden van het zuur potentiaalverschillen optreden met als gevolg een actiestroom. Bovendien zijn beide processen dubbelzijdig. Over den tijdsduur heeft men echter nog te weinig gegevens. Het valt daarenboven te betwijfelen of door het optreden van een zuur een dergelijke gecompliceerde potentiaalverandering zou kunnen ontstaan. De overtuiging dringt zich dan ook op, dat de verschillende processen nog niet vanuit een gezichtspunt kunnen beschouwd worden.

HOOFDSTUK II

MOTORISCHE VERANDERINGEN

A. Kegelbeweging

In November 1884 ontdekte Van Genderen Stort, dat onder invloed van het licht het binnenlid van de kegeltjes, sinds Engelmann ook myoid genaamd, zich samentrekt en dikker wordt. Deze bewegelijkheid, die bij visschen en amphibien zich het grootst vertoont, is bij den aap nauwelijks aantoonbaar.

Ook bij eenzijdige belichting treedt de beweging dubbelzijdig op, welke tevens bestaan blijft na hartstilstand. Engelmann stelt zich de overdracht voor langs retinomotorische vezels in den N. opticus, waarvoor pleit:

1° dat de beweging uitblijft na hersenexstirpatie.

2° dat de histologische bouw van den N. opticus tweeërlei zenuwvezels doet onderscheiden en wel dunnere en dikkere.

3° dat de retina ontogenetisch een deel van de hersenschors is, zoodat het zeer goed mogelijk is, dat in den N. opticus zoolwel centripetale als centrifugale geleiding bestaat.

Dat de nerveuze weg niet de eenige is, bewezen de proeven van Dittler. Bij belichting toch ontstaan zure producten, die op zichzelf in staat zijn kegelcontractie te geven.

Wat betreft den invloed van spectraalkleuren, vonden Engelmann en Herzog de sterkste werking bij afnemende golflengte, terwijl Pergens bij het visschenoog de sterkste werking in het groen aantrof.

Niet alleen licht, hetzij langs directen of indirecten weg, is in staat de kegeltjes van vorm te doen veranderen. Ook knijpen in den poot, afkoeling van de rughuid, strychnine-vergiftiging e.a. zijn evenzeer werkzaam. Dit is een van de redenen, waarom men

moeilijk aannemen kan, dat de kegelbeweging iets te maken heeft met de lichtwaarneming. Evenmin pleit hiervoor het verschil in tijd tusschen waarneming en het optreden van de reactie.

B. Staafjesbeweging

Evenals de kegelcontractie is de staafjesbeweging dubbelzijdig, ook bij belichting van één oog. Deze staafjesbeweging openbaart zich bij den kikvorsch als een korter worden; bij de dagdieren is de strekking algemeen volgens Gärten.

Het is nog een onopgeloste vraag, of de staafjesbeweging een actief dan wel een passief proces is.

C. Phototrope pigmentverschuiving

Onafhankelijk van elkaar stelden Boll en Kühne vast, dat onder invloed van het licht het pigment zich in de uitloopers tot aan de membrana limitans externa van het netvlies ophoopt.

De reactie is het duidelijkst bij visschen en amphibien, is echter moeilijk aan te toonen bij zoogdieren.

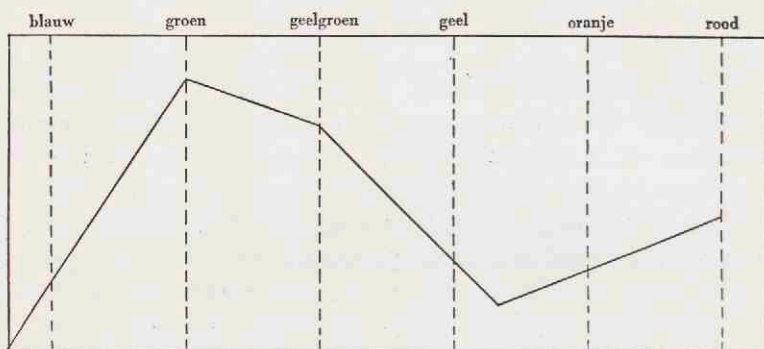
De pigmentverschuiving ontbreekt in de netvliezen van den haai en torpedo, waarvan de netvliezen alleen staafjes bevatten. Men stelt zich de beteekenis van de pigmentbeweging op deze manier voor: in de kegeltjes bevinden zich oliebolletjes, die sterk reflecteeren. Om deze reflectie tegen te gaan vormt het pigment een lichtabsorbeerenden mantel.

Het is een langzaam verloopende reactie, die na ± 1 minuut waarneembaar wordt. Eerst na $\pm 1\frac{1}{2}$ uur vindt men bij een kikvorsch een volkomen uitgesproken reactie. Evenals bij de kegelcontractie speelt het geheele organisme een rol; zoo vond Fick, dat bij belemmerde ademhaling regelmatig pigmentverschuiving optreedt.

Monochromatisch licht en pigmentverschuiving

Engelmann geeft aan, dat de lichtstralen met kleine golf-

lengte de sterkste werking hebben. Pergens vond het minimum in het rood. Voor de pigmentverschuiving stelde hij de volgende curve samen (Fig. 1.):



Figuur 1. Curve der pigmentverschuiving volgens Pergens.

Niet alleen het zichtbare gedeelte van het spectrum doet het pigment verschuiven. Aan Merker bleek, dat ook ultraviolet licht het pigment doet verplaatsen.

Het feit, dat de reactietijden van kegel- en staafjesbeweging en pigmentverschuiving van veel grootere orde zijn dan die van den actiestroom, spreekt reeds genoeg tegen de opvatting, dat deze processen iets te maken zouden hebben met het doen optreden van een actiestroom. Bovendien heeft men nog geen actiestroom kunnen aantoonen bij de andere processen, die pigmentverschuiving en kegelbeweging geven. Een oorzakelijk verband kan men dus wel uitsluiten.

HOOFDSTUK III

DE RUSTSTROOM

Du Bois-Reymond toonde in 1849 aan, dat, bij het afleiden naar een gevoeligen galvanometer van een willekeurige plaats van het bulbusoppervlak en van de dwars- of lengtedoorsnede van den N. opticus, steeds een potentiaalverschil optreedt, waarin de N. opticus altijd negatief was. Zijn onderzoekingen, die voornamelijk op visschenoogen uitgevoerd zijn, hadden het doel na te gaan, of er in de retina vrije zenuw uiteinden bestaan. Naar analogie van wat hij bij de spieren gezien had, moesten deze uiteinden negatief zijn ten opzichte van het lengte oppervlak van den N. opticus. Hierin werd hij teleurgesteld.

De grootte van dit potentiaalverschil bedraagt volgens verschillende onderzoekers van wie we Kühne, Steiner, Waller, Brossa, Kohlrausch en De Haas willen noemen, $\pm 2-15$ millivolt.

Holmgren sneed, teneinde den invloed van de intraoculaire spieren uit te schakelen, de voorste helft van den bulbus eenvoudig af, hield dus een schaalte over. Werd nu de punt van de eene electrode tegen het binnenste holle vlak geplaatst, de andere tegen het buitenste bolle vlak, dan vond hij steeds, zonder uitzondering, de binnenste laag positief tegen de buitenste. Ditzelfde vond hij ook bij geïsoleerde retinae.

Het is niet onverschillig, waar men de elektroden op het oog plaatst. Het optredend potentiaalverschil hangt hier ten nauwste mee samen, wat reeds aan Holmgren bekend was. Uit zijn schema blijkt, dat de grootste potentiaalverschillen bestaan tusschen cornea en het midden van de funduspool en ora serrata en ook tusschen cornea en de doorsnede van den N. opticus. Daarentegen zijn geheel stroomloos afleidingen, die sym-

metrisch ten opzichte van de corneapool, symmetrisch ten opzichte van de uitredingsplaats van den N. opticus of symmetrisch ten opzichte van het midden van den N. opticus en de ora serrata liggen. Deze bevindingen zijn in hoofdzaak door onzen landgenoot De Haas bevestigd.

In het algemeen kan men zeggen, dat het potentiaalverschil tusschen twee plaatsen van het oog grooter wordt, naarmate de eene plaats dichter bij de cornea, en de andere dichter bij de dwarse doorsnede van den N. opticus gekozen wordt.

De ruststroom blijft niet steeds op dezelfde hoogte bij geëxstirpeerde bulbi. Met verloop van tijd neemt het potentiaalverschil af, kan nul worden, zelfs kan de ruststroom omkeeren. Het tijdsverloop, waarin de ruststroom vermindert, is afhankelijk van de diersoort; hij neemt bij geëxstirpeerde oogen van warmbloeders zeer snel af, langzamer bij kikkvorschooogen. Waller heeft hiervoor een curve opgesteld. In den tijd van een uur was de ruststroom van 8.2 mV gedaald tot -5.8 mV, was dus omgekeerd. Tot dezelfde resultaten komt Westerlund, die echter geen waarden opgeeft. Hij onderzocht den invloed van zuurstofgebrek op den actiestroom. Door het vervangen van lucht door stikstof bleek de actiestroom na ongeveer twee uur niet meer op te wekken. Wat den ruststroom betreft, gedurende de verstikking met stikstof nam hij geen karakteristieke veranderingen hiervan waar. De ruststroom, welke gedurende de stikstof, doorleiding uitgesproken negatief geworden was, werd door de zuurstof minder negatief, soms zelfs positief. De actiestroom keert zeer snel terug; de restitutie is afhankelijk van den duur van stikstofdoorleiding. Hoe langer de verstikking geduurd heeft, des te onvolkomener wordt het herstel.

Merkwaardig is het verband tusschen ruststroom en actiestroom. Kühne en Steiner geven reeds aan: „Der Wechsel der Richtung des Dunkelstromes ist ohne Einflusz auf Eintritt, Folge, Verlauf und Grösse der photoelektrischen Schwankungen". Dus, hoewel de ruststroom negatief kan worden, de actiestroom blijft steeds van dezelfde richting. Heeft de rust-

stroom een hooge waarde dan zijn gewoonlijk de actiestroomen ook zeer uitgesproken, hoewel ook dit weer geen regel is. De actiestroom kan van ongeveer dezelfde orde blijven, terwijl de ruststroom nul wordt.

Eenerzijds zou men dan ook den actiestroom als een geheel op zichzelf staand proces willen kenmerken, aan den anderen kant kan men zich toch niet geheel losmaken van de idee, dat beide electriche fenomenen dezelfde basis hebben.

HOOFDSTUK IV

DE ACTIESTROOM

Zooals reeds vroeger vermeld, ontdekte Holmgren in 1865, dat bij belichting een versterking van den ruststroom optreedt, die actiestroom genoemd wordt. Hij zegt: „Wenn Licht auf die im Dunkeln gehaltenen Retina fällt oder von der Beleuchteten entfernt wird, zeigt der Retinastrom eine Schwankung in positiver Richtung.“ Zijn in het Zweedsch gepubliceerde bevindingen bleven vrij lang onbekend en onafhankelijk van hem ontdekten Dewar en MacKendrick, deze electriche reactie op belichting nog eens, en wel bij zeer verschillende dieren, nl. hond, kat, konijn, duif, schildpad, kikvorsch en goudvisch. Evenals Holmgren halveerden ook zij het kikvorschenoog en vonden ook, dat het achterste gedeelte de zetel was van de electromotorische kracht. Stelden ze een electrode op de voorvlakte van de cornea en de andere op de achtervlakte van de lens, dan trad er wel een potentiaalverschil op, dat echter niet beïnvloed werd door belichting.

Kühne en Steiner bevestigden deze waarneming van Holmgren en Dewar en MacKendrick, dat dit potentiaalverschil gebonden is aan het netvlies, en wel aan de epitheliale laag, dus aan de staafjes en kegeltjes. Dit was nauwelijks anders te verwachten. Epitheliale elementen hebben een veel langeren levensduur dan zenuwelementen, wanneer ze uit het lichaam zijn genomen. Terwijl de N. ischiadicus van een duif 7 minuten na den dood van het dier niet meer reageert op prikkeling, doet de bulbus van een duif dit nog 40-50 minuten na zijn isolatie: bij belichting treedt een duidelijke variatie van den ruststroom op. Na 40 minuten kan men dus verwachten, dat de zenuwvezel laag afgestorven zal zijn. Per exclusionem moet dan dit poten-

tiaal verschil in de staafjes en kegeltjeslaag gezeteld zijn.

Fröhlich geeft aan: een asphyctisch konijn verliest na \pm 2 minuten zijn reflexprikkelbaarheid, terwijl het oog nog na 15–20 minuten met duidelijke actiestroomen reageert. Deze tijd komt ongeveer overeen met de bevindingen van Piper bij het geënuceerde oog van een buizerd. Na de exstirpatie bleef het oog nog 10 minuten reageeren, hoewel de stroomvariaties bij belichting steeds kleiner en trager werden.

De opvatting echter van Kühne en Steiner, dat het perifere zenuwstelsel gevoeliger is dan het retina-epitheel, deelt Fröhlich niet. Zijn onderzoekingen bij de Cephalopoden wezen uit, dat eerst het centraal zenuwstelsel dan het netvlies en pas daarna de zenuwen en spieren hun prikkelbaarheid verliezen. Het netvlies staat dan ook wat betreft zuurstofbehoefte en vermoeibaarheid het dichtst bij het centraalzenuwstelsel, waar het tenslotte ook genetisch zoo nauw mee in verband staat.

Hij verdedigt de meening, dat de grootere behoefte aan zuurstof wijst op een grootere intensiteit van de stofwisselingsprocessen en dit weer op een grootere vermoeibaarheid van het centraal zenuwstelsel, want het is een algemeen geldende regel, dat levende substantie des te gemakkelijker vermoeibaar is, naarmate de levensprocessen intensiever verlopen.

Hoe het zij, het experiment bevestigde Kühne's opvatting.

Kühne en Steiner wisten de beide lagen van de retina op de volgende manier te scheiden: de retina werd tusschen 2 bladen zijdepapier glad uitgestreken en met een gewicht van 20–100 gram samengedrukt. Lichtte men nu het bovenste papier op, dan gelukte het dikwijls de beide lagen van elkaar te scheiden. Men krijgt een geheel kleurlooze laag en een laag, die een mooie purperkleur heeft. De kleurlooze laag geeft bij belichting nog een bescheiden galvanometeruitslag met als bijzonderheid, dat de gewoonlijk steeds aanwezige positieve voorafgaande uitslag niet werd waargenomen. De purpergekleurde laag gaf geen uitslag.

Bij microscopisch onderzoek bleek de kleurlooze retinahelft

te bestaan uit het hoekige mozaïk van de binnenleden van de staafjes met daartusschen uitstekende, puntige, glanzende kegels, waarvan de buitenleden in den regel niet waren afgescheurd. De gekleurde laag vertoonde alleen door elkaar geworpene, gedeeltelijk geknikte buitenleden der staafjes, nergens binnenleden of kegeltjes.

Terwijl Kühne en Steiner dit eerst na vele moeizame proeven konden aantoonen, was Beck gelukkiger in zijn proefdieren.

In het cephalopodenoog bestaat de retina alleen uit één soort elementen, die te vergelijken zijn met staafjes. Ze bezitten volgens de onderzoekingen van C. von Hess een op staafjesrood gelijkende stof. De andere retinalagen bevinden zich in de Nervuli optici en in het ganglion opticum. Hier is dus het feitelijke gezichtsepitheel gescheiden van de zenuwvezellaag. Beck vond nu, dat de onbelichte binnenzijde zich electricch negatief verhoudt ten opzichte van de buitenzijde en van alle andere plaatsen van den bulbus. Bij belichting neemt deze negativiteit toe, d.w.z. er treedt een positieve variatie op. Bij het ophouden van de belichting gaat deze versterking weer terug, dikwijls tot het oorspronkelijk potentiaal verschil. Dit is dus een bevestiging van Kühne en Steiner's proeven, dat bij belichting in de epithellaag electriche verschijnselen opgewekt worden.

Ook Gotch komt tot de overtuiging, dat de actiestroom in de staafjes en kegeltjes gelocaliseerd moet worden en wel op grond van de verschillende latente perioden. Hij vond bij het kikvorsch-oog een latente periode van 0.2 tot 0.3 sec. Voor het zenuwweefsel kent men veel kleinere waarden, waarden van de orde van milliseconden. Op de bepaling van de latente perioden door Gotch kom ik later terug.

De sterkte van den actiestroom is ongeveer 3-10% van den ruststroom en bedraagt dus $\pm 0.5-2.8$ mV, afhankelijk van de intensiteit en van den duur der belichting, van den adaptatietoestand van het oog en van de plaats van de elektroden.

Voor al na 1900 is er ontzaglijk veel werk verricht over het verloop van den actiestroom onder de meest verschillende voor-

waarden. Door het gebruik van snelregistreerende galvanometers als de snaargalvanometer van Einthoven, capillair-electrometer en oscillograaf heeft men een nauwkeuriger inzicht gekregen in dit electricisch verschijnsel. Het zou ons te ver voeren de vele onderzoekingen op dit gebied te bespreken. Wij zullen ons moeten beperken tot enkele algemeene opmerkingen, om tenslotte den invloed van monochromatisch licht uitvoeriger na te gaan.

Van groote beteekenis is het feit, dat onder normale omstandigheden de actiestroom in zijn verloop voor alle dieren in wezen dezelfde is (Garten, Piper). Dit verloop is als volgt: na een korte latente periode treedt een geringe, snel optredende vermindering van den ruststroom op (negatieve voorslag), die gevolgd wordt door een snelle vermeerdering (positieve eerste top); hierna daalt de ruststroom iets langzamer, stijgt dan weer langzaam (secundaire top), waarbij de stroom bij lange belichting tenslotte op dezelfde hoogte blijft, totdat bij het ophouden van de belichting weer een snelle versterking van den ruststroom optreedt (de positieve natop). Dus zoowel door het toetreden van licht als door het ophouden van de belichting treedt een plotselinge versterking van den ruststroom op.

Met een geringe variabiliteit geldt deze kromme voor iedere diersoort. Verschillende factoren oefenen hun invloed uit op dit normale verloop. Bij een laesie of door het afsterven van de retina worden de negatieve fasen meer uitgesproken. Tevens wordt de curve eenvoudiger, verliest haar meerphasisch karakter, tot ze eenphasisch wordt. In plaats van een versterking kan de actiestroom zelfs een vermindering van den ruststroom vertoonen en dus negatief worden.

Waller kon bij het afsterven van het kikvorschoog typische veranderingen vaststellen, die zich volgens hem in drie stadia laten indeelen:

1° bij den verschen bulbus vindt men bij belichting een positieve variatie, langzaam toenemend of althans niet verminderend gedurende de belichting en eindigend met een positieven natop;

2° verschillende overgangsvormen treft men aan tot een zuiver negatieve variatie. Meestal begint het afstervingsproces met de volgende curve: bij belichting een positieve versterking, die snel vermindert gedurende de belichting en eindigend met een positieven top bij het ophouden van de belichting;

3° een zuiver negatieve variatie wordt waargenomen.

Wanneer men nu bedenkt, dat deze veranderingen vrij spoedig bij het kikvorschoog kunnen optreden, dan zal het niemand verwonderen, dat men bij warmbloedige dieren in den regel deze reacties ziet, welke overeenkomen met die van een gelaedeerd kikvorschoog. Waller beschrijft, dat hij bij een geheel versch katten-oog in het begin een positieve variatie na belichting zag, die echter spoedig negatief werd.

Men mag dan ook aan den regel vasthouden, dat aan versche bulbi het stroomverloop in principe gelijk is voor de geheele dierenreeks.

Over den invloed van de adaptatie is reeds gesproken.

Wat de lichtsterkte betreft, alle fasen worden versterkt en versneld bij grootere lichtintensiteit. De door zwakke lichtprikkel opgewekte actiestroom bereiken langzamer hun grootste hoogte, stijgen nog gedurende de belichting, terwijl sterke prikkels de curve veel steiler maken; de curve daalt echter weer iets gedurende de belichting. Deze snelle daling treedt waarschijnlijk op tengevolge van vermoeienis.

In dit verband mogen we zeker niet het onderzoek van De Haas vergeten, over de verhouding tusschen stroomsterkte en prikkelsterkte. De sterkte van den actiestroom neemt niet toe evenredig aan de lichtintensiteit, zooals Holmgren meende, maar veel langzamer. Hij vindt, dat de betrekking, die tusschen de intensiteit van den prikkel en de intensiteit van de reactie bestaat, ongeveer overeenkomt met de wet van Fechner. Echter niet geheel. Kiest men een coördinatenstelsel, waarin men op de abscis de intensiteit van de reactie volgens een rekenkundige reeks laat aangroeien en op de ordinaat de prikkelintensiteit in

een meetkundige reeks, dan ontstaat in plaats van een rechte lijn een kromme, die naar onderen bol is. Met zeer veel waarschijnlijkheid vermoedt De Haas, dat bij het toepassen van nog grootere intensiteiten de kromme tenslotte zich zal ombuigen en naar onderen hol worden zal.

Ook de plaats van de electroden is van beteekenis. Chaffee en Sutcliffe experimenteerden met de achterste helft van een gehalveerd oog en leidden de binnen- en buitenzijde af naar een Hindle snaargalvanometer. Ze vonden, dat verplaatsing van de sclera electrode geen invloed had; de sclera is dus practisch aequipotentiaal. Bij verplaatsing van de retina electrode traden wel verschillen op. De actiestroom is het kleinst aan de peripherie van het netvlies, in den regel het grootst aan den bovenkant van de blinde vlek. De verschillen bleken echter niet alleen in grootte te bestaan maar uitten zich ook kwalitatief. Werd de retina electrode in de area centralis geplaatst, dan kwamen er bij den positieven eersten top en in den natop oscillaties, welke ontbraken bij het afleiden van andere plaatsen.

Belangrijk is het onderzoek van Grijns, die bij den kikvorsch aantoonde, dat bij belichting van één oog in beide oogen een actiestroom optreedt. Deze werking van het belichte oog op het onbelichte gaat door de gezichtszenuw. Niet alleen ontstaat door een lichtprikkel een actiestroom in het onbelichte oog, ook een chemische prikkel is hiertoe in staat. Grijns bracht in den geopenden bulbus van het eene oog een keukenzoutkristal en zag toen na een korte latente periode een snelle stijging van den ruststroom van het andere oog.

Tevens vestigde hij de aandacht op de versterking van de huidstroomen, welke bij de belichting van het oog optrad.

Ishihara stelde vast, dat de grootte van den actiestroom heel weinig toeneemt, wanneer men in plaats van één nu van meerdere kaarsen een beeldje op het netvlies ontwerpt, tenminste wanneer men voldoet aan den eisch, dat die beeldjes op hetzelfde oogenblik ontstaan. Dit doet eenigszins vreemd aan, wanneer men denkt aan de proeven van De Haas over het

verband tusschen de grootte van den actiestroom en prikkelsterkte. Ook Ishihara vond bij het varieeren van de lichtsterkte van een 12kaars gloeilamp door middel van een rheostaat, dat er geen evenredigheid bestaat tusschen prikkelsterkte en grootte van den actiestroom. Blijkbaar vindt er dus in de retina geen versterking van den actiestroom plaats, wanneer men de vermeerderde lichtenergie over enkele retinaplekken verdeelt. Het essentiele schuilt wel in het feit, dat de prikkels tegelijkertijd op de retina moeten inwerken. Beweegt men nl. een lamp, dan wordt de electriche uitslag beduidend versterkt.

HOOFDSTUK V

MONOCHROMATISCH LICHT EN ACTIESTROOM

Reeds de ontdekkers van den actiestroom Holmgren en Dewar en MacKendrick zagen de beteekenis in van den actiestroom door licht van verschillende golflengte veroorzaakt, in verband met het kleurenzien. Holmgren vond, dat ultra-roode stralen onwerkzaam zijn, evenmin zijn ultraviolette stralen werkzaam.

Van het zichtbare gedeelte van het spectrum waren de middelste stralen het meest actief. Dewar en MacKendrick maakten gebruik van zoutoplossingen als media om gekleurd licht te krijgen. Ze gebruikten voor rood licht een oplossing van kalium bichromaat, voor rose een oplossing van chroom aluin, voor geel een oplossing van kalium chromaat, voor blauw een oplossing van ammonium kopersulphaat, voor groen een oplossing van nikkelsulphaat. Ze kregen de volgende resultaten: „the greatest effect is produced by those parts of the spectrum, that appear to consciousness to be the most luminous, namely, the yellow and the green. Certain of the colours of the spectrum may be arranged in the following order, in their greater relative power in altering the electromotive force, yellow, green, red, blue.”

Kühne en Steiner geven wel aan, dat ze met verschillende spectraalkleuren een actiestroom kregen, deelen echter niets mee omtrent de grootte van den uitslag.

Waller interesseerde zich voor het vraagstuk, of er eenig antagonisme of verschil te vinden was tusschen rood en geel en groen en blauw. De verschillende kleuren werden verkregen door kaarslicht door verschillende gekleurde glazen filters te laten schijnen. Zijn resultaten vatte hij samen in de volgende

zinnen: „No complementary or antagonistic influence as regards retinal response is to be detected in any of these experiments. All colours seem to act in the same direction, more or less powerfully according as they are more or less luminous.”

Het werk van Himstedt en Nagel verheft zich boven dat van de zoeven genoemde onderzoekers door zijn grotere nauwkeurigheid.

Himstedt en Nagel maakten namelijk gebruik van een dispersiespectrum, dat om verschillende redenen de voorkeur verdient boven filterlicht. Ten eerste is monochromatisch licht door filters verkregen bijna nooit zuiver te krijgen en bovendien is de verhouding van de gebruikte lichtintensiteiten volkomen willekeurig. Ook spectraal licht is in dit opzicht niet volkomen feilloos; toch mag men aan het onderzoek van Himstedt en Nagel meer waarde hechten dan aan de uitkomsten van andere onderzoekers door filterlicht verkregen. Door een dispersiespectrum langs een spleet van 1.25 mm breedte te verschuiven, waren zij in staat het achter de spleet opgestelde kikvorschooft te belichten met een bepaald scherp uit het spectrum gesneden deel. Met pauzen van 2 minuten werd het oog belicht gedurende den tijd van 10 seconden. Om den invloed van vermoeidheid van het preparaat uit te schakelen, werd het oog nog een tweede maal aan de verschillende spectraaldeelen blootgesteld, maar nu in omgekeerde richting. Het gemiddelde van de twee waarden namen zij als de feitelijke waarde aan.

Hun experimenten strekten zich uit over aan het donker geadapteerde kikvorsch en over kikvorsch, die aan het licht geadapteerd zijn.

Daar kikvorsch, die aan het licht geadapteerd zijn, veel minder sterk reageeren op lichtprikkel dan wanneer ze aan het donker geadapteerd zijn, moest de prikkelsterkte vergroot worden. Dit bereikten zij door de spleet op 1.83 mm te brengen, wat natuurlijk gepaard gaat met grotere onnauwkeurigheid.

In de eerste plaats bleek hun, dat in tegenstelling met de

vroegere onderzoekers, het maximum van prikkelsterkte niet lag in het geel, maar in het geelgroen (golflengte 5440). Hier ligt ook de maximum prikkelbaarheid voor het menselijk oog, dat aan het donker geadapteerd is.

In de tweede plaats kwam een belangrijk verschil voor den dag bij het vergelijken van de uitkomsten voor de grootste prikkelsterkte bij kikvorschen, welke aan het donker geadapteerd waren met die bij kikvorschen, welke aan het licht geadapteerd waren. De grootste prikkelsterkte ligt bij de laatste bij een golflengte van ± 5900 , d.w.z. valt samen met de Natriumlijn. Deze golflengte komt weer overeen met het helderheidsmaximum voor het menselijk oog, dat aan het licht geadapteerd is.

Hieruit blijkt dus, dat het verschijnsel van Purkinje zich ook uit langs electricischen weg.

Deze helderheidsverdeeling is niet voor elk dier gelijk. De *eledone moschata* leeft als zeedier voortdurend in een omgeving, waarin stralen met kortere golflengte den boventoon voeren. Roode en gele stralen worden meer door het water geabsorbeerd dan de blauwe. Vandaar de blauwgroene kleur van de zee. Nu bleek Piper, dat bij deze dieren de maximum prikkelbaarheid lag bij een golflengte van 5000. Men zou hier dus kunnen spreken van een aanpassing aan de omgeving.

Gotch ging met behulp van een capillair-electrometer de verschillende werking na van rood en violet licht, dat hij volgens twee verschillende methoden verkreeg, nl. door middel van filters en met behulp van spectraallicht. Bij de eerste methodiek gebruikte hij als filter voor rood licht een sterke oplossing van kaliumbichromaat, dat bij spectroscopisch onderzoek rood licht doorliet tot de D lijn, voor het violet gebruikte hij een sterke oplossing van koperammoniumsulfaat, dat het geheel roode gedeelte van het spectrum met het groen en een groot deel van het blauwgroen absorbeerde.

Hij komt tot de conclusie, dat alle reacties van hetzelfde type zijn, onverschillig welk soort licht gebruikt wordt. De reactie, die hij verkreeg bij belichting (light response) en bij het ophou-

den van de belichting (dark response) zijn gelijk. Hij vindt de latente periode het grootst bij rood licht (bijna 0.3 sec.) het kleinst bij groen (spectraal) licht (0.2 sec.), terwijl hij bij violet licht een waarde kreeg van 0.25 sec. Wat betreft de grootte van de uitslagen, groen gaf een maximum van 0.5 mV, daarop volgde rood met 0.4 mV, vervolgens violet met 2.4 mV. Eigenaardig was het constante van de latente periode bij de „dark response”. Deze bedroeg niet meer dan 0.2 sec en wel onafhankelijk van den aard van de belichting. De hoogte van de „dark response” varieert met den duur en de helderheid van het gebruikte licht. Violet licht bleek de zwakste prikkel te zijn.

Zooals hij zelf reeds aangeeft, mag men niet te veel waarde hechten aan deze uitkomsten, daar de intensiteiten onderling niet bekend zijn. Het blijft dan ook een open vraag of de gevonden verschillen berusten op het verschil in golflengte of dat ze teruggebracht kunnen worden op verschillen in intensiteit.

Evenals Gotch vond Piper, dat de latentietijd voor de belichtingsreactie groter is dan voor de reactie, die optreedt bij het ophouden van de belichting. Voor de eerste vond hij, gemeten met een capillair-electrometer, gemiddeld 0.1476 sec, voor de laatste 0.1287 sec. In tegenstellingen met Gotch zag hij de reactie op het weglaten van de belichting meestal kleiner en vlakker dan het belichtingseffect.

Tevens onderzocht Piper met behulp van een Deprez d'Arsonval galvanometer den actiestroom bij vogels en zoogdieren. Bij deze dieren voerde men gedurende lichte aether-chloroformnarcose tracheotomie uit, dan werden de dieren diep gecurariseerd en werd door rhythmische toevoer van lucht door de tracheaalcanule kunstmatige ademhaling toegepast. Daarna prepareerde men den achtersten bulbuswand zoo ver vrij dat de N. opticus zichtbaar werd, waardoor zoowel voor als achter een electrode aangebracht kon worden.

De latente periode bleek nu bij vogels 0.02 tot 0.03 sec, bij zoogdieren ongeveer het dubbele hiervan te bedragen, dus veel korter dan bij kikvorschen.

Bij zijn onderzoek over de werking van de verschillende deelen van het spectrum vond hij een belangrijk verschil tusschen dagvogels en nachtvogels. Bij de nachtvogels ligt de maximum werking bij een golflengte van 5350, bij de dagvogels bij 6000. Dit komt weer overeen met de bevindingen aan het kikvorsch oog en de helderheidsverdeeling bij den mensch bij het zien in den schemer en overdag. Behalve dus het verschil in anatomischen bouw (kegeltjes bij dagvogels, staafjes bij nachtvogels) vindt men bij dag- en nachtvogels ook een functioneel verschil, een bevinding, die pleit voor de dupliciteitstheorie.

De Haas maakte de photoelectrische reactie, van een aan het donker geadapteerd oog, voor rood en groen gelijk. Daarna werd dit oog continu met rood licht bestraald. Werde de proef nu herhaald, dan was er geen verschil in reactie aan te toonen. Dezelfde uitkomsten kreeg hij met rood en blauw licht. Hij besluit hieruit, dat er in de ontwikkeling van den actiestroom geen specifieke adaptatie of specifieke vermoeienis voor licht van een bepaalde kleur bestaat, en baseert hierop de meening, dat de kikvorsch kleurenblind is. Dat deze laatste meening onjuist is, zal uit de volgende bladzijden blijken.

Dat de verschillende kleuren een verschillenden invloed op den actiestroom hebben, tot deze overtuiging komt Ishihara ook. Hij onderzocht de werking van rood en groen licht, verkregen door middel van gekleurde glazen glaasjes en gekleurde gelatine platen, nadat hij eerst volgens de methode van Brücke de helderheid van deze twee kleuren gelijk gemaakt had. Met den spectroscop onderzocht, bleek in de beste gevallen het rood ook nog geel en het groen ook nog blauwgroen en iets rood te bevatten. Steeds vond hij echter voor het rood een belangrijk kleineren uitslag van den actiestroom.

Brossa en Kohlrausch experimenteerden met homogeen licht verkregen door het dispersiespectrum van een Nernst-lamp, hetwelk een gebied omvatte gelegen tusschen 6330 en 4540. De registratie gebeurde door middel van den grooten snaargalvanometer van Einthoven.

Uit hun proeven blijkt, dat de maximum uitslagen van den positieven eersten top en van den secundairen top en het minimum van de latente periode bij het aan het donker geadapteerde kikvorschoog gelegen zijn tusschen 5350 en 5460. Dit is dus het gebied van de grootste prikkelsterkte. Interessant is hun onderzoek over het verschil in werking van de spectraalkleuren. De verschillende spectraalkleuren zijn in hun intensiteiten zoodanig te regelen, dat ze evengroote eerste positieve toppen geven bij een gegeven spanning van de snaar. Nu bleken de verschillende spectraalgebieden nooit identieke actiestroom te geven, maar steeds traden dezelfde typische verschillen voor den dag. In de eerste plaats bleek, dat nu de latente perioden minder groote verschillen te zien geven, al bleef het middelste gedeelte van het spectrum eene kortere latente periode geven dan het licht met kortere of langere golflengte. Ten tweede wordt de top van de eerste positieve phase des te sneller bereikt, naarmate de golflengte afneemt. Bij licht met lange golflengte is de top meer plateauvormig; hij is spits bij licht met korte golflengte. De daling tusschen den eersten positieven top en den secundairen top wordt dieper en is steiler. Ten derde wordt de secundaire top hooger, hoe korter de golflengte wordt, en hij bereikt vroeger zijn maximale hoogte. Ten vierde neemt de latentietijd voor den natop met het kleiner worden van de golflengte toe en is bij 4550 bijna tweemaal zoo lang als bij 6330. De top wordt hooger met het afnemen van de golflengte. Zonder de beteekenis van dit onderzoek te willen onderschatten, zou ik toch willen wijzen op het willekeurige dat er in ligt, om de intensiteiten te regelen naar de hoogte van den eersten positieven top. De kennis van den gecompliceerden bouw van den actiestroom is nog zeer miniem. Met evenveel recht zou men het zwaartepunt in den natop kunnen leggen en vergelijkende bepalingen kunnen doen door de intensiteiten hierop af te stemmen.

Een betere basis heeft dan ook mijns inziens een vergelijkend onderzoek over de verschillende werking van de spectraalkleuren, wanneer de intensiteiten langs nauwkeurige physische me-

thoden gelijk gemaakt worden.

Fröhlich vond aan het cephalopoden oog, dat de verschillen in de grootte van den actiestroom opgewekt door rood, blauw en wit licht des te grooter zijn naarmate de belichting intensiever is. Hij maakte gebruik van spectraallicht en filterlicht. Als rood filter gebruikte hij een oplossing van lithium karmijn, hetwelk stralen van 6800 tot 6000 doorliet, als blauwfilter diende een oplossing van koperoxydammoniak, hetwelk stralen van 4110-4000 doorliet. De oplossingen, uitgegoten in glazen vaten met platte, twee aan twee evenwijdig loopende wanden, hadden een dikte van 1 cm. De intensiteit werd geregeld door den afstand van de lichtbron t.o.v. het te belichten oog te veranderen.

Nu bepaalde hij den prikkelrempel voor rood en blauw licht. Door versterken van het rood werd een uitslag van bepaalde electromotorische kracht verkregen en tevens de prikkelsterkte van het blauwe licht bepaald, die noodig was om denzelfden uitslag te geven. Bleek nu de prikkelsterkte van blauw en rood bij den prikkelrempel zich te verhouden als 1 : 20, voor een uitslag van 0.2 mV wordt deze reeds 5 : 1020, en voor 0.4 mV 11.2 : 12500.

Ook deed Fröhlich vergelijkende bepalingen over de werking van rood, blauw en wit licht met objectief even sterke prikkels. De prikkelsterkte maakte hij gelijk door den afstand van de lichtbron tot het oog te variëren, terwijl hij daarbij de gegevens in de tabellen van Bush in aanmerking nam. Zijn uitkomsten waren volgens hem zeer wisselend.

In een van zijn tabellen geeft hij aan:

	Proef I	Proef II	Proef III
Wit licht	2.75 mV	3 mV	5 mV
Blauw licht	1.12 mV	1.6 mV	2.1 mV
Rood licht.....	0.12 mV	0.06 mV	0.24 mV

Behalve in de grootte van de potentiaalwisseling uit zich de verschillende werking der verschillende golflengten nog op een andere manier. Fröhlich beschrijft, dat de retina van het

cephalopodenoog, welk netvlies alleen bestaat uit elementen van dezelfde soort ongeveer vergelijkbaar met onze staafjes, bij belichting met een eenvoudige potentiaalversterking reageert, maar dat dit prikkelingsproces tevens van rhythmischen aard blijkt te zijn. De frequentie van deze rhythmische golfbeweging bedroeg 20-100 per seconde, afhankelijk van de prikkelsterkte. Ze neemt toe bij het sterker worden van den prikkel.

Werd het oog belicht met rood, blauw en wit licht, op gelijken afstand van het oog opgesteld, dan veroorzaakte rood rhythmische schommelingen met een frequentie van 25-35, blauw 40-60, wit 50-90 per seconde. Bij versterking van den prikkel nemen de verschillen nog meer toe.

Anders was het bij het kiezen van een zoodanige prikkelsterkte, dat de uitslagen van den galvanometer ongeveer gelijk gemaakt waren. Dan bleek de frequentie van de rhythmien ongeveer gelijk te zijn. In tegenstelling met De Haas vindt Fröhlich, dat de prikkelbaarheid van de retina bij vermoeienis niet in gelijke mate voor de verschillende kleuren afneemt. Het sterkst neemt de werkzaamheid van de stralen met korte golflengte af. Terwijl Piper aangeeft, dat het maximum van werkzaamheid voor het cephalopodenoog in het groenblauwe deel van het spectrum ligt, zegt Fröhlich, dat dit meer naar het violet verschoven is: „In der Mehrzahl der Versuche lag das Maximum der Wirksamkeit im Blauviolett, in einzelnen Versuchen sogar im Violett.”

In een ander onderzoek stelde Fröhlich zich de volgende vraag: In welk opzicht onderscheidt zich de actiestroom, veroorzaakt door een combinatie van verschillende golflengten van den actiestroom door de componenten opgewekt. Als proefobject gebruikte hij weer het cephalopodenoog. Gekleurd licht verkreeg hij door het licht van een Nernstprojectielamp van 1200 kaarssterkte door vloeistoffilters volgens Bush te laten passeeren. Het blauwfilter liet stralen door van een golflengte van 5100-4000, het groenfilter van 4800-6700 met den top op 5500, en het roodfilter van 6200-7000. Wat betreft hun-energie-

verhoudingen, hierover geeft hij aan geen metingen verricht te hebben.

Ging hij nu de verhoudingen na van de lichtintensiteiten, die juist in staat waren een actiestroom te geven dan kreeg hij een verhouding tusschen rood, blauw, groen en wit licht die in cijfers uitgedrukt luidde: 14.5 : 4.5 : 1.5 : 1. Deze proeven zijn evenwel niet zeer overtuigend, daar het aantal proeven veel te klein is om voldoende zekerheid te geven.

Bij zijn proeven over de gecombineerde werking van de verschillende kleuren, belichtte hij eerst het oog met één van de componenten en daarna met beide kleuren tegelijk. Hiervoor had hij twee Nernst-projectielampen opgesteld op twee optische banken, die voor het kastje, waarin zich het oog bevond een hoek van 30° met elkaar maakten. Nu zag hij, dat bij het gelijktijdig belichten een versterking van de werking volgt, dat echter een zuivere additie van de werkingen alleen bij zwakke intensiteiten optreedt. „Die elektromotorische Kraft des durch ein Mischlicht hervorgerufenen Aktionsstromes ist stets grösser als die elektromotorische Kraft der durch jede der Komponenten des Mischlichtes hervorgerufenen Aktionsströme.” Een zuivere additie volgt alleen bij zwakke intensiteiten. Hoe grooter de belichtingsintensiteiten gekozen worden, des te sterker is de potentieering.

In verband met deze potentieerende, respectievelijk addeerende werking van een combinatie van twee verschillende kleuren, wil ik even het interessante onderzoek van Kolhrausch memorereen over den vorm van den actiestroom bij de duivenretina opgewekt door belichting met rood licht en blauw licht, en de combinatie van deze twee (purper). Wanneer men de retina van aan het donker geadapteerde duiven met rood licht van bepaalde intensiteit belicht, dan krijgt men een versterking van den ruststroom van zeer eenvoudigen vorm, ongeveer monofasisch. Bij belichting met blauw vindt hetzelfde verschijnsel plaats, maar nu is de stroomrichting omgekeerd. Hij regelde de intensiteiten van het rood en blauw zoodanig, dat

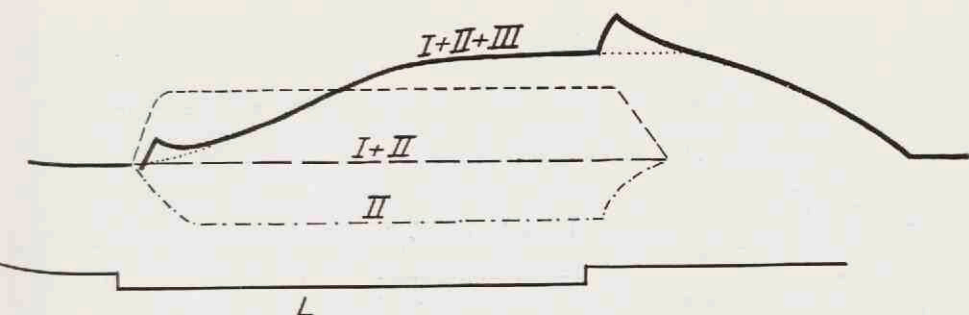
de tegengesteld gerichte stroomkrommen ongeveer gelijke electromotische kracht hadden. Belichtte hij nu met de combinatie rood en blauw dan vond hij een meerphasische interferentiecurve. Deze bevindingen zijn van groote beteekenis voor de verklaring van het samengestelde verloop van den actiestroom. De ingewikkelde stroomcurve wordt volgens de theorie van Piper verklaard door het optreden van 3 elementairstroommen, waarvan er 2 positief zijn, terwijl er een negatief is. Deze stroommen ontstaan ten gevolge van 3 verschillende theoretische retina-processen; deze processen hebben verschillende latenties, zowel bij hun optreden door belichting, als bij het meer of minder langzaam afnemen en bij het ophouden van de belichting. De eerste elementairstroom heeft iets langere latentie dan de tweede, bereikt snel zijn maximum, blijft constant gedurende de belichting en keert bij het ophouden van de belichting langzaam tot zijn beginwaarde terug (Fig. 2).

De tweede elementairstroom, die negatief is, treedt sneller op dan de eerste, krijgt geleidelijk zijn maximale waarde, blijft zich gedurende de belichting op dit maximum handhaven, om bij het ophouden van de belichting snel tot de oorspronkelijke waarde terug te keeren.

De derde elementairstroom heeft zeer lange latenties, en bereikt langzaam zijn maximale waarde; dit maximum blijft gedurende de belichting constant. Bij het ophouden van de belichting daalt de stroom tot zijn oorspronkelijke waarde langzaam af.

Door superpositie van I en II ontstaat door hun verschil in latenties en snelheid van ontwikkeling de negatieve voorslag, de initiaaltop en de natop.

Door superpositie van III ontstaat de secundaire top, waardoor de actiestroom zijn typisch verloop krijgt. Volgens Piper heeft deze derde elementairstroom wegens zijn groote traagheid niets met de feitelijke retinaprikkeling te maken. Hij beschouwt deze stroom meer als een begeleidend verschijnsel, toe te schrijven aan de adaptatie.



Figuur 2. Piper's schema ter verklaring van den actiestroom uit drie elementairstroomen.

Zooals reeds vroeger gezegd is, blijft de secundaire top uit, wanneer de kikvorsch goed aan het licht geadapteerd is.

Wat nu den eersten elementairstroom betreft, dit is de actiestroom, die men verkrijgt bij prikkeling van het netvlies van het cephalopodenoog. Ook den tweeden elementairstroom heeft men zuiver kunnen waarnemen aan de beschadigde retina van een kikvorsch.

De zoeven genoemde onderzoekingen van Kohlrausch pleiten dus wel voor de opvatting van Piper, waarbij de actiestroom door rood licht verkregen, overeenkomt met den elementairstroom I en die door blauw licht verkregen met den elementairstroom II. Ze pleiten tegen de meening, dat de elementairstroom I de uitdrukking van een prikkeling van de staafjes zou zijn, en dat de tweede stroom zou berusten op een prikkeling van de kegeltjes.

Niet alleen het zichtbare gedeelte van het spectrum, ook het ultraviolet licht is in staat actiestroomen op te wekken, zooals Himstedt en Nagel aantoonde. Waarschijnlijk berust de actiestroom op het optreden van een diffusen lichtbron in het oog door fluorescentie. Ook Röntgenstralen bleken een actiestroom te geven. De fluorescentie door Röntgenstralen is zeer gering. Door Thier werd in het Physiologisch laboratorium te Utrecht aangetoond, dat ook radium bij belichting van een kikvorsch een actiestroom opwekt, die in principe overeenkomt met den actiestroom, die optreedt bij bestraling met licht. De actiestroom kon hij localiseeren in de retina.

HOOFDSTUK VI

METHODIEK

Voordat ik overga tot een nauwkeurige beschrijving van de gevolgde methodiek, lijkt het me, terwille van de overzichtelijkheid, gewenscht in het kort weer te geven, op welke manier de verschillende intensiteiten van het spectraallicht werden verkregen en gelijkgemaakt (Fig. 3).

Het licht van een bijzonder lichtsterk lampje (LA_4) wordt gecondenseerd geworpen op de eerste spleet van den monochromator (M) van Van Cittert, geconstrueerd door Kipp te Delft. Het uittredende licht van bepaalde golflengte wordt het oog aangeboden.

Het lampje, een pointolite lamp, gevoed met een stroom van 2 A en 55 V, geeft fraai punctueel licht. De lichtbron, de monochromator en de daarop volgende optische systemen, moeten ten opzichte van elkaar onveranderlijk zijn opgesteld. Dit werd bereikt door verschillende onderdeelen te monteeren op een tweetal rails, die als optische bank fungeeren. Deze rails waren onveranderlijk bevestigd met de grondplaat, waarop de monochromator was opgesteld.

In den monochromator wordt het licht tot een spectrum ontleed. Door de prisma's en spleten den juisten stand te verschaffen ten opzichte van elkander, verkrijgt men uit de laatste spleet van den monochromator het licht van de gewenschte golflengte. De draaiing der prisma's en de juiste plaats der spleten wordt verkregen door middel van regelschroeven.

In een tabel vindt men uitgedrukt, hoe de stand der regelschroeven met een bepaalde golflengte overeenkomt.

Het uit de laatste spleet uittredende licht divergeert en wordt door een achromatisch microscoop-objectief van Leitz (L_2) (een

64 mm lenzenstelsel) nagenoeg evenwijdig gemaakt. Van dezen evenwijdigen lichtbundel laat een diaphragma (D) een grooteren of kleineren bundel door, welke door het tweede Leitz objectief (L_3) (een 80 mm lenzensysteem) convergent gemaakt wordt, waardoor de lichtstralen vereenigd worden tot een klein puntje. In dit brandpunt bevindt zich een thermoziuil (TH), welke toelaat de ontvangen lichtenergie na omzetting in warmte uit de hierbij opgetreden electriche potentiaal te meten, waardoor het spiegeltje van een galvanometer (G_2), waarmee de thermoziuil verbonden is, gaat draaien. Door deze draaibeweging van den spiegel verplaatst zich het beeldje van de lamp (LA_2), die dezen spiegel verlicht. Dit beeldje verplaatst zich over een thermorelais (THR), waardoor de eerste potentiaal ongeveer 100 maal versterkt wordt. Het spiegeltje van een tweeden galvanometer (G_3), waarmee het thermo-relais verbonden is, gaat nu ook een draaibeweging uitvoeren. De uitslag wordt gemeten uit de verplaatsing van het lichtende beeldje, door dit spiegeltje ontworpen op een centimeterschaal (CS), die zich op grooten afstand van den tweeden galvanometer bevindt. Door regeling van de diaphragmaopening kan men de lichtenergie van de verschillende spectraalkleuren, die men onderling vergelijken wil, zoodanig variereen, dat de uitslag op de centimeterschaal gelijk wordt.

Is dit naar wensch geregeld, dan neemt men de thermoziuil weg en verschuift op de optische bank het donkere kastje (K), waarin het oog (P) opgesteld is, zoodanig, dat het oog op dezelfde plaats, d.w.z. in het brandpunt komt te staan. Dezelfde hoeveelheid lichtenergie, die dus in het eerste geval de thermoziuil trof, wordt nu in het te onderzoeken oog geworpen.

Op den cornearand buiten den lichtbundel en op de bulbusachtervlakte bevinden zich de twee onpolariseerbare electroden (E), die in verbinding staan met den grooten snaargalvanometer van Einthoven (G_1) (model Eiga).

De door belichting opgewekte actiestroom wordt langs dezen weg op de snaar overgebracht, die zich in het electricch veld gaat verplaatsen. De snaar zelf wordt belicht door een tweede

pointolite lamp (LA_1) en het scherp gestelde schaduwbeeld der snaar wordt geprojecteerd op de horizontale spleet van een film-camera (C). Achter de spleet wordt de film met de gewenschte regelmatige snelheid bewogen door middel van een precisie-electromotor van Boullitte. Aldus worden de verplaatsingen van de snaar op de film vastgelegd. Wanneer men nu het oog afwisselend met de verschillende spectraalkleuren gaat belichten, kan men de daardoor opgewekte actiestroomen gemakkelijk op de film met elkaar vergelijken.

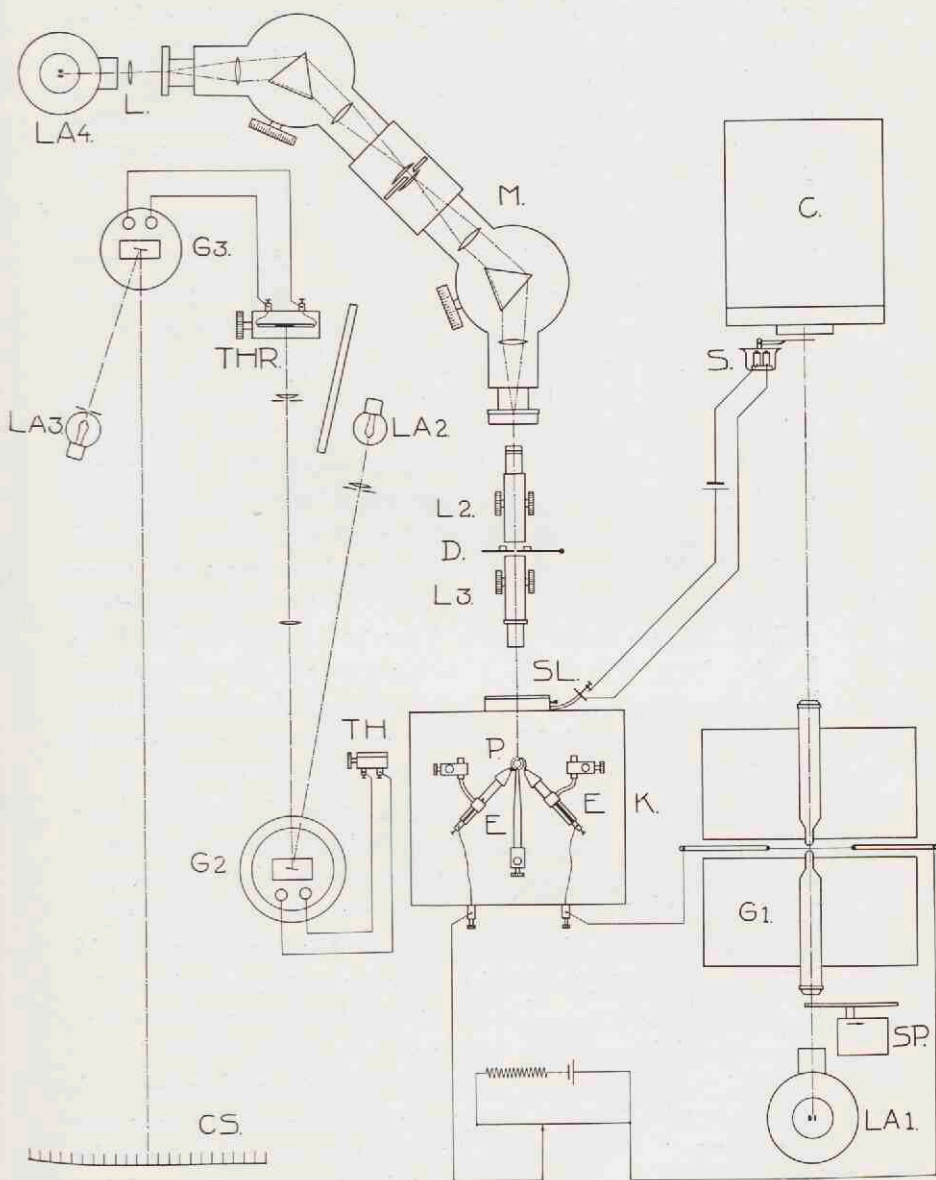
Bijzonderheden over het systeem ten behoeve der ijking

Het systeem voor de ijking aangewend omvat: *a.* een thermozuil, *b.* een eerste galvanometer, *c.* een thermorelais, *d.* een tweede galvanometer en *e.* een centimeterschaal (Fig. 3).

De thermozuil bestaat uit een aantal thermoelementen, die achter elkaar geschakeld zijn. De overeenkomstige contactplaatsen worden door het geabsorbeerde licht, hetwelk in warmte wordt omgezet, op een hogere temperatuur gebracht, vergeleken met de andere contactplaatsen.

Dit temperatuurverschil doet een potentiaalverschil ontstaan (= thermostroom), hetwelk in staat is het spiegelkje van een met de thermozuil verbonden galvanometer een lichte draai beweging mee te deelen, waarvan de grootte afhankelijk is van het opgewekte potentiaalverschil. Om stoornissen uit de omgeving te vermijden, werden de uitstekende contactplaatsen met droge watten omgeven en de verbinding met den galvanometer wordt bewerkstelligd door middel van loodkabels. Nu is de intensiteit van zwak spectraallicht buitengewoon moeilijk te meten, in het bijzonder wat het blauwe en violette gedeelte van het spectrum betreft. De uitslag van het spiegelkje van den galvanometer is dan ook veel te klein om vergelijkingen mogelijk te maken.

Gelukkig beschikt de physica over instrumenten, waardoor dit wel mogelijk wordt. Door inschakeling van een zgn. *thermo-*



Figuur 3. Overzichtsschets van de gebruikte methodiek.

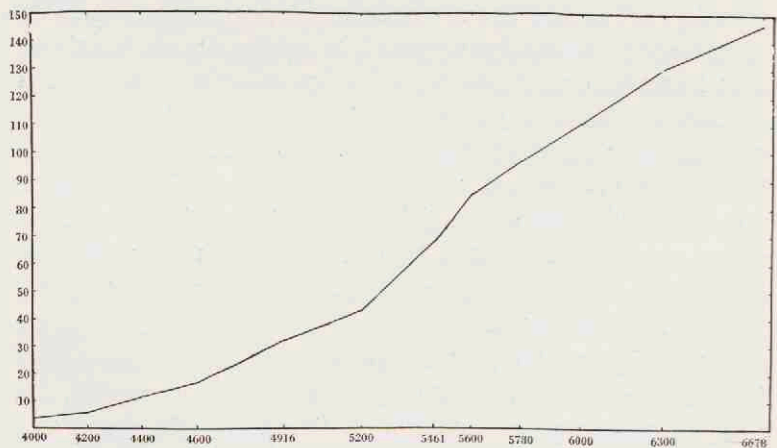
relais verkrijgt men een versterking van ± 100 . Hiervoor heeft men een tweeden galvanometer nodig. De spiegel van den eersten galvanometer, een galvanometer van Moll, type V, die een gevoeligheid heeft van 1 mm uitslag op 1 m afstand bij het doorleiden van 2×10^{-8} A, wordt belicht door een lichtbron, bestaande uit een Philips 4 V lampje, dat een stroomsterkte van 3 A levert, met als bijzonderheid, dat de gloeiende draad den vorm heeft van een verticaal gericht bandje. Het gereflecteerde licht wordt als een smalle lichtbundel op de thermorelais geprojecteerd. Een smalle lichtbundel verkrijgt men op de volgende manier. Een diaphragma, met een opening in den vorm van een rechthoek, 1,5 mm breed en 5 mm lang, is onmiddellijk achter den condensor op 55 mm van de lichtbron geplaatst en laat aldus slechts een smalle bundel passeeren, waardoor de galvanometerspiegel belicht wordt; op den terugweg naar het thermorelais passeert deze bundel achtereenvolgens een positieve spherische lens en een positieve cylinderlens met horizontale as, waardoor de 3 mm breede en 10 mm hooge lichtbundel samengeknepen wordt tot een 3 mm breeden en 2 mm hoogen bundel. Deze gecomprimeerde bundel treft het thermorelais. Het thermorelais zelf is niet anders dan een thermoelement bestaande uit de combinatie constantaan-manganine-constantiaan met een breedte van 0.5 mm en een dikte van 0.001 mm. Om nauwkeurige bepalingen mogelijk te maken is het relais ingesloten in een luchtledige glazen buis (Kipp, Delft). Wordt nu de door den spiegel van den eersten galvanometer gereflecteerde lichtbundel door een lichte draaiing van den galvanometerspiegel of, wat gemakkelijker is, door het thermorelais door middel van een schroefmechanisme te verschuiven, precies op het midden van de manganine-strook gericht, dan worden door de warmtegeleiding van het manganine de beide contactplaatzen hiervan met het constantaan even sterk verwarmd, en de tweede galvanometer, die met het thermorelais verbonden is, geeft geen uitslag. Bij de minste draaiing echter van den spiegel van den eersten galvanometer, valt de lichtbundel niet meer symmetrisch

t.o.v. de contactplaatsen op het manganine; de eene contactplaats wordt iets meer verwarmd dan de andere, waardoor in het relais een temperatuurverschil optreedt, met als gevolg een thermostroom, die een draaiing van den tweeden galvanometerspiegel veroorzaakt, een draaiing, waarvan de grootte afhankelijk is van de meer of minder asymmetrische plaats ingenomen door het lichtende punt op de strook manganine ten opzichte van de contactplaatsen en tevens van de intensiteit van den lichtbundel. De spiegel van den tweeden galvanometer (systeem Siemens Halske), die een systeemweerstand bezit van 10Ω en die bij het aanbieden van 120×10^{-10} A een uitslag geeft van 1 mm op 1 m, wordt door een lampje verlicht, dat zijn lichtstralen door een Y-vormig diaphragma zendt. Door een spherisch lensje wordt een scherp beeld van dit diaphragma op een centimeterschaal geprojecteerd, die op 3.20 m afstand van den galvanometer in het vertrek opgesteld is. De lengte van de centimeterschaal bedraagt 1.60 m. De verplaatsing van dit beeldje geeft dus de grootte van de draaiing van den spiegel aan. Voor een vergelijken van de verschillende krommen is het nu zeer gewenscht, dat het thermorelaisysteem steeds dezelfde gevoeligheid heeft. Dit was niet moeilijk te controleren. Door de op het relais aanwezige schroef $1 \times$ rond te draaien verschuift deze 1 mm ten opzichte van den lichtbundel. Uitgaande van den 0-stand kregen we bij 1 mm verplaatsing een uitslag van den tweeden galvanometerspiegel, die te groot bleek voor de schaal. Om dit te voorkomen, werd een shuntbankje ingeschakeld, waardoor we in staat waren $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{5}$, $\frac{1}{10}$, $\frac{1}{100}$ of $\frac{1}{1000}$ van den te meten stroom af te takken. Voor ons doel was $\frac{1}{2}$ voldoende. Nu gaf 1 mm verplaatsing gemiddeld een uitslag van 80–90 cm. Werd nu het thermorelais weer op zijn 0-stand gebracht, de shunt verwijderd en de thermozuil belicht met blauw licht (golflengte 4250), terwijl het diaphragma geheel geopend is, dan sloeg de tweede galvanometer ± 6 –12 cm uit, afhankelijk van de lichtsterkte van de gebruikte lamp, deed ik hetzelfde met rood licht (golflengte 6678) dan was de uitslag zoo groot, dat

het shuntbankje weer gebruikt moest worden. Ter illustratie van het feit, dat de energetische waarde van het spectrum van rood naar blauw sterk afneemt, heb ik voor de verschillende golflengten den uitslag bepaald van den galvanometer, wanneer de thermozuil bij volle opening van het diaphragma met licht van deze golflengten belicht werd. Zoo vond ik voor:

golflengte	4000	een uitslag van	3.5	cm
„	4200	„ „ „	6.0	„
„	4400	„ „ „	12	„
„	4600	„ „ „	16.5	„
„	4916	„ „ „	31.5	„
„	5200	„ „ „	42	„
„	5461	„ „ „	68	„
„	5600	„ „ „	84.5	„
„	5780	„ „ „	96.5	„
„	6000	„ „ „	110	„
„	6300	„ „ „	130	„
„	6678	„ „ „	146	„

Deze getallen kan men onderbrengen in de volgende curve (Fig. 4):



Figuur 4. Kromme, voorstellend de energetische verhoudingen der belichting in functie der golflengte.

Door de opening van het diaphragma te verkleinen of te vergroten, is het nu vrij eenvoudig de andere golflengten op een bepaalde, gewenschte golflengte af te stemmen.

De lichtbron

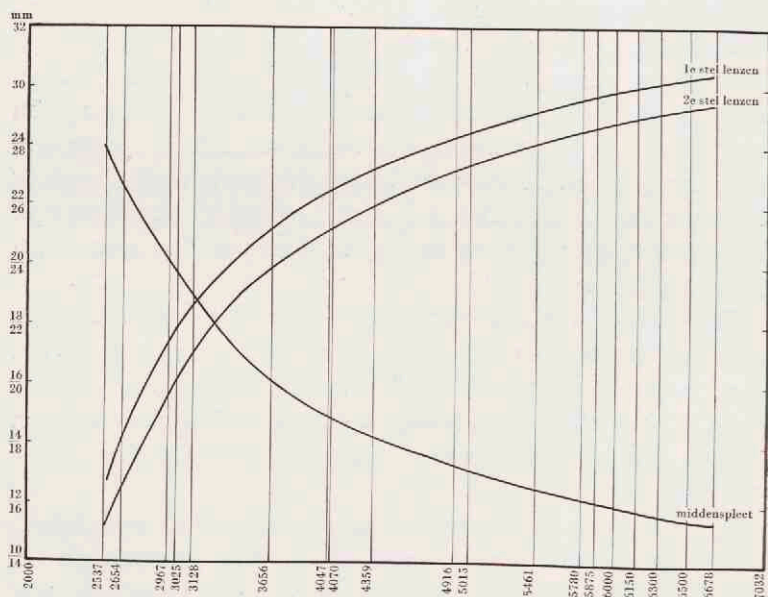
Van bijzonder belang is de lichtbron. Deze moet aan den moeilijken eisch voldoen, om naast een constant branden een groote lichtsterkte te verzekeren. De grootste lichtsterkte produceren ongetwijfeld koolspitslampen. Deze geven echter geen constante lichtsterkte. Om deze reden viel de koolspitslamp voor een vergelijkend onderzoek buiten beschouwing. Een lamp van groote lichtsterkte is een dwingende eisch, daar de intensiteit van het blauw en het blauwviolette gedeelte van het spectrum een buitengewoon kleine energetische waarde bezit. Tenslotte viel de keus op een pointolite lamp, type Osram, functionneerend met 2 A bij 55 V.

Het gloeiende kleine bolletje wierp een groote hoeveelheid licht in het vertrek. Dit schadelijk licht werd tegengehouden door een zwart gelakte blikken bus, die aan den voorkant een ronde opening heeft, waarin een buisje van 5.5 cm lengte met een diameter van 3.5 cm past. Langs dit buisje wordt het licht door een lens van 22 D (L), geconcentreerd tot een klein zeer lichtsterk bolletje juist op de eerste spleet van den monochromator van Kipp.

Deze *monochromator* was de zoogenaamde kwarts-dubbel-monochromator. De bijvoeging kwarts duidt er reeds op, dat deze monochromator ook geschikt is voor het ontleden van het licht in het violette en ultra-violette gebied. Hiermede kunnen zelfs metingen in het gebied der golflengten tusschen 2000-2700 uitgevoerd worden.

Het beeld van den besproken lichtbron wordt door de lens L op de eerste spleet geprojecteerd. Is dit op de juiste manier ingesteld, dan wordt de eerste lens geheel gevuld met licht, wat gemakkelijk gecontroleerd kan worden met behulp van een fluorescentieschermpje. Voor een goede breking van het licht

is het nl. een eisch, dat het licht loodrecht op deze lens valt. Door de lens wordt het licht weer geconcentreerd op het eerste prisma. Het uittredende, ontlede licht wordt door de tweede lens nog eens samengeknepen op de middenspleet. Deze spleet kan door een schroefmechanisme langs dit spectrum bewogen worden en alleen het gevraagde stralengebied doorlaten. Hierna passeert het nu monochromatische licht het tweede optische systeem, dat aan het eerste volkomen identiek is. Het belangrijke is nu, dat de lichtbundel, die uit de eindspleet treedt, dit volkomen onafhankelijk van de plaats van de middenspleet doet. Het voordeel van den dubbel monochromator is, dat het uittredende monochromatische licht veel minder met valsch licht, d.w.z. licht van een andere golflengte, dat ontstaat door reflexie en verstrooiing in de verschillende deelen van het instrument, verontreinigd is. Het is gewenscht, de begin-, midden-



Figuur 5. Deze figuur geeft voor den monochromator de standen van het eerste en tweede lenzenstelsel en van de daarbij passende middenspleet aan bij verschillende golflengten.

en eindspleet even groot te kiezen. Het spreekt vanzelf dat, hoe breeder de spleten gekozen worden, hoe intensiever het uittredende licht is, maar ook hoe grooter het spectraalgebied dat doorgelaten wordt, m.a.w. des te onreiner wordt het uittredende licht. Door de firma Kipp zijn de in Fig. 5. weergegeven krommen gemaakt, waaruit men gemakkelijk den stand van de beide lenzensystemen en middenspleet kan aflezen voor een bepaalde golflengte. Het uit den monochromator komende licht treedt divergent uit. Het was dus noodzakelijk door middel van een lens of lenzen dit licht convergent te maken. Dit werd bereikt door twee achromatische lenzensystemen van Leitz. Door het eerste, een 64 mm lenzensysteem, wordt het licht bijna evenwijdig gemaakt (een lichte divergentie bleef nog bestaan), de tweede, een 80 mm lenzensysteem, maakt het licht convergent en vereenigt het tot een klein puntje op 85 cm achter de lens. Het was nu van gewicht na te gaan, of het brandpunt van de roode stralen practisch samenviel met dat van de violette.

Voor een juiste vergelijking van de werking van de verschillende golflengten was het toch zeer gewenscht, dat alle gebruikte golflengten op dezelfde plaats van de retina vallen. Wanneer men op 1.25 m achter de lens een wit scherm plaatst, dan krijgt men hierop een rond beeld van het uittredende licht met een doorsnede van 20 cm. Nu bleek de rand van het roode beeld volkomen samen te vallen met die van het violette. We kunnen er dus van overtuigd zijn, dat de brandpunten op dezelfde plaats vallen. Voordat de lichtstralen nu in het oog vallen, dat in het donker kamertje is opgesteld, moet het een sluiters van een fotografische camera passeeren (SL), die in den voorwand van het donker kamertje is aangebracht.

Het donker kamertje

Dit donker kamertje bestaat uit twee deelen: uit een bodem 27 cm breed en 30 cm lang, gemonteerd op twee ruiters, die passen op de optische bank, en uit een bovenstuk, dat de wan-

den en het dak omvat. De bodem heeft een rand, zoodanig uitgesneden, dat het bovenste deel van het kastje daarin past, waardoor tevens een goede afsluiting van licht uit de omgeving verkregen wordt. Het kastje gemaakt van hout, is als zoodanig als vochtig kamertje niet ideaal. Het hout absorbeert immers graag water, waardoor de kans op uitdrogen van het preparaat zeer bevorderd wordt.

Door de zwartgeverfde wanden van binnen te paraffineeren, konden we echter deze moeilijkheid uit den weg ruimen. Bovendien heeft de paraffine nog een ander voordeel. Daar we bij het meten van actiestroomen te maken hebben met kleine stroompjes met een zeer gecompliceerd verloop, is iedere kans op stoornis te vermijden. Nu is paraffine een uitstekend isolatiemiddel en was ons ook hierom zeer nuttig. Op deze manier vulde de paraffine een tweeledig doel.

Op den bodem zijn twee statieven gefixeerd, waaraan de onpolariseerbare electroden door middel van looden staafjes bevestigd zijn. Een derde statief draagt een 20 cm lange glazen staaf, die aan het vrije eind voorzien is van een glazen ringetje met een diameter van 7 mm, waarop het te onderzoeken oog gelegd wordt. De bevestiging van de glazen staaf aan het statief en evenzoo die van de looden staafjes aan de daarbij behorende statieven, geschiedt door middel van barnsteen.

De overblijvende ruimte op den bodem werd ingenomen door glazen bakjes gevuld met water, waarin sponsjes gelegd waren om het verdampend oppervlak zoo groot mogelijk te doen zijn.

Ofschoon tevens lucht, resp. zuurstof in het kastje geblazen werd, die eerst 2 waschfleschjes gepasseerd was en hierdoor rijk aan waterdamp geworden was, bleek toch na eenige uren een lichte uitdroging op te treden; de weerstand van de electroden, waartusschen het oog ingeschakeld was, nam beduidend toe.

De electroden

Na lang experimenteren gaf ik tenslotte de voorkeur aan het volgende model van onpolariseerbare electroden, geïnspireerd op het model van Du Bois-Reymond. De electroden bestaan uit 2 gedeelten: een rechte glazen buis van 9 cm lengte en 9 mm diameter past met zijn geslepen ondereinde (7 mm diameter) nauwkeurig in een conisch toeloopend glazen dopje, dat aan de punt een opening heeft van $1\frac{1}{2}$ mm. Door deze opening wordt een in 0.7% NaCl gedrenkt katoendraadje getrokken; het uitstekende gedeelte wordt met een fijne punt op de vereischte lengte geknipt. Verder wordt het glazen dopje opgevuld met bolus alba, die van te voren met 0.7% NaCl, niet te dun en niet te dik is aangemaakt. Niet te dun om een diffusie van het zinksulfaat naar het katoentje tegen te gaan. Niet te dik om den weerstand niet onnoodig te verhoogen. Het ondereind van de glazen buis wordt afgesloten met bolus alba aangemaakt met een verzadigde zinksulfaatoplossing, die, om een mogelijk overmaat van zwavelzuur te neutraliseeren, vooraf met zinkoxyde wordt gekookt. Door het buisuiteinde in het dopje te draaien, onder vermindering van het optreden van luchtbellens, brengt men de keukenzout-bolus-alba met de zinksulfaatbolus-alba in innig contact. De glazen buis wordt verder gevuld met de verzadigde zinksulfaat-oplossing, waarin een geamalgameerd zinkstaafje wordt gedompeld. Voor iedere proef werd het zinkstaafje opnieuw geamalgameerd.

Deze zinkstaafjes staan weer in verbinding met den snaar-galvanometer van Einthoven door middel van behoorlijk geïsoleerde draden. De gemiddelde weerstand van de electroden bedroeg 6000–7000 Ω . De electroden worden door middel van een looden staafje bevestigd aan een statief, hetwelk door een schroefmechanisme toelaat excursies uit te voeren, zoowel in verticale als horizontale richting. De grove instelling gebeurt door de directe verbuiging der looden staafjes, de fijnere door de schroefbeweging. Aldus kan men zich een nauwkeurig ge-

wenscht contact van de katoenen draden met het oog verzekeren.

De weerstand tusschen de electroden was bij het begin van de proef ongeveer 10.000–12000 Ω , aan het eind dikwijls 14.000 tot 16.000 Ω . Dit moet hoofdzakelijk op rekening van de katoentjes geschoven worden, want het is voornamelijk de weerstand van de electroden, die grooter wordt.

Het groote voordeel van het afneembaar bovenstuk van het kastje is wel hierin gelegen, dat nu een rustig opstellen van het oog op het glazen ringetje met de electroden voor en achter mogelijk wordt, wat vooral bij de noodzakelijk zwakke verlichting heel prettig is. Is de opstelling geheel naar wensch, dan wordt voorzichtig het bovenstuk op en in den gefixeerden bodem geschoven. Twee handvaten in de zijwanden geplaatst, vermakkelijkten deze manoeuvre.

De hoogte van het bovenste deel bedraagt 25 cm. In den achterwand bevindt zich een opening, waarin een doorboorde kurk past. Door deze kurk loopt een glazen buisje, waarlangs de zuurstof in het kastje geblazen wordt.

Aan de voorzijde is middenonder een ronde opening gezaagd, waarin een sluiters van een fotografische camera aangebracht is.

Het prepareeren van het oog

Meestal werd gebruik gemaakt van kikvorschen, die een dag voor de te nemen proeven 's avonds in het donker werden gezet, hoewel voor een goede donkeradaptatie een verblijf van 2 tot 3 uur in het donker ruim voldoende is. Het prepareeren geschiedde gewoonlijk in de donkere kamer bij zwak rood licht, omdat rood licht de minste werking op de verschillende retinaprocesen heeft.

Het eene blad van een stevige schaar werd in den bek gebracht tegen de beide mondhoecken en met een enkelen knip werd nu de bovenkaak afgesneden. Met een fijne sonde kostte

het weinig moeite het ruggemerg te verwoesten. Later volgde ik meestal de omgekeerde methodiek; eerst werd met een sonde het centraal zenuwstelsel verwoest en daarna werd de bovenkaak afgeknipt.

Het belangrijkste van het prepareeren is het vermijden van druk en mechanische laesies (Waller). Door een knip voor en achter het oog kan men het oog met het orbitale vet, spieren en nog een gedeelte van de huid gemakkelijk uit de orbita verwijderen. Aanbevelenswaard is het nu het oog op filtreerpapier te leggen, waaraan het vastkleeft, wat het wegprepareeren van de omgevende deelen zeer vergemakkelijkt. Alle spierresten worden zorgvuldig verwijderd en de N. opticus wordt vlak achter den bulbus doorgesneden. Toch blijven er steeds kleine bindweefselresten achter. Door met een fijn pincetje zoo'n bindweefselvliesje vast te pakken, kan men het oog zonder verder laesies overbrengen op het glazen ooghoudertje in het donkere kastje.

HOOFDSTUK VII

DE INVLOED VAN MONOCHROMATISCH LICHT OP DEN RUSTSTROOM

Het lag in mijn bedoeling, naast den invloed op den actiestroom, ook de werking van verschillende golflengten op den ruststroom te vergelijken. Uitgaande van de veronderstelling, dat de ruststroom naast andere invloeden zijn ontstaan te danken heeft aan de stofwisselingsprocessen in de retina, zou men mogen verwachten, dat bij prikkeling van de retina door opvallend licht, deze processen versterkt zouden worden met als gevolg een sterkere ruststroom. Hieraan zou zich dan aansluiten een vergelijkend onderzoek van de verschillende golflengten.

De eerste proeven waren erop gericht, het verloop van den ruststroom na te gaan, zonder dat eenige lichtprikkel het oog trof. Verschillende kikvorschoogen werden volgens de beschreven methode opgesteld en met den galvanometer van Eindhoven werd de grootte van den ruststroom bepaald, aanvankelijk om de 10 min, later telkens na grootere pauzen. Waller geeft hiervoor als regel aan, dat de ruststroom snel daalt; zoo zou na 15 min reeds het nulpunt bereikt zijn. Ook Westerlund komt tot deze overtuiging. Kühne en Steiner zijn het met Waller's vondst absoluut niet eens, want hun proeven wezen uit, dat de ruststroom heel langzaam daalt. Onze proeven doen ons de zijde van Kühne en Steiner kiezen.

Ter illustratie worden hier eenige curven afgebeeld (Fig. 6). Als resultaat van deze 10 waarnemingen zou ik willen besluiten, dat in de overgrote meerderheid van de gevallen de ruststroom langzaam daalt. Slechts in enkele gevallen passeert hij snel het nulpunt, zet de daling nog eenigen tijd voort, om daarna gedurende uren ongeveer stationnair te blijven. Deze bevindingen

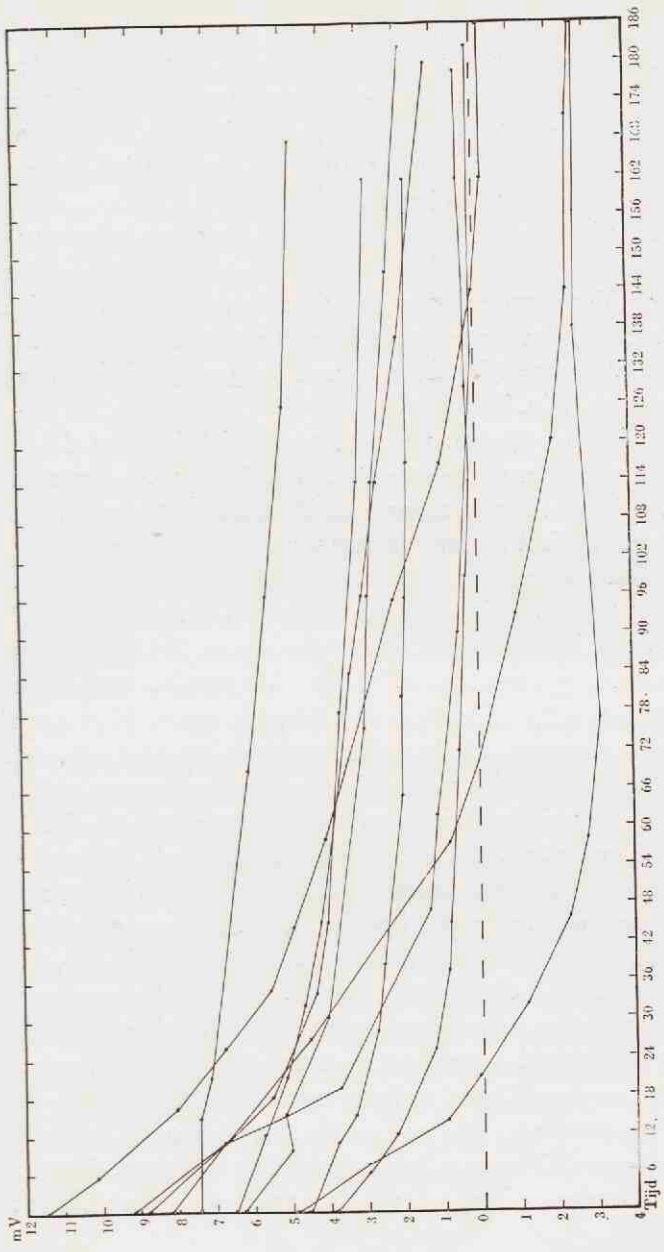


Fig. 6. Het verloop van den ruststroom bij eenige geëxstirpeerde kikvorschogen.

worden volkomen gesteund door de aantekeningen gemaakt bij het bestudeeren van den actiestroom. Daar we met geëxstirpeerde oogen werken, leek het niet onwaarschijnlijk hiervoor de oplossing te moeten zoeken in zuurstofgebrek of degeneratie van het oog, al zagen Kohlrausch en Brossa ook aan oogen in situ den ruststroom langzaam dalen.

De bevindingen van Westerlund dat zuurstoftoevoer den ruststroom minder snel doet dalen, kunnen we geheel bevestigen; onderstaande curven zijn geheel overtuigend. Het is niet ondenkbaar, dat de zuurstof hier den stofwisselingsprocessen nieuw leven heeft ingeblazen, met als gevolg stijging van den ruststroom (Fig. 7).

De hierop volgende proeven met belichting van de retina werden echter een teleurstelling. Niet alleen monochromatisch licht, ook wit licht in zeer verschillende intensiteiten, had niet het minste effect op het verloop van den ruststroom.

Bij het naslaan van het materiaal, verkregen bij de bestudeering van de actiestroom, bleek me, dat slechts in enkele gevallen na belichting een kleine voorbijgaande stijging van den ruststroom opgetreden was. In bijna alle gevallen trad een meer of minder snelle daling van den ruststroom op. Men zou zich kunnen afvragen, of die enkele positieve bevindingen, waarbij na lichtprikkeling een versterking van den ruststroom optreedt, niet meer bewijzend zijn dan alle andere negatieve. Dit gaat echter hier niet op. Evenals men in het algemeen bij een succes na een bepaalde therapie steeds met de mogelijkheid van andere invloeden rekening moet houden, zoo zou men ook hier als men het normale verloop van den ruststroom niet kende, op een dwaalspoor gebracht kunnen worden. Uit de krommen over het verloop van den ruststroom kan men zien, dat hier niet zelden een lichte versterking van den ruststroom voorkomt, zonder dat men het oog aan één of anderen invloed blootstelt.

De groote vraag, die nog steeds niet opgelost is, of de ruststroom werkelijk bestaat, blijft verschillende onderzoekers intrigeeren. Anders uitgedrukt: is het potentiaalverschil, dat aan

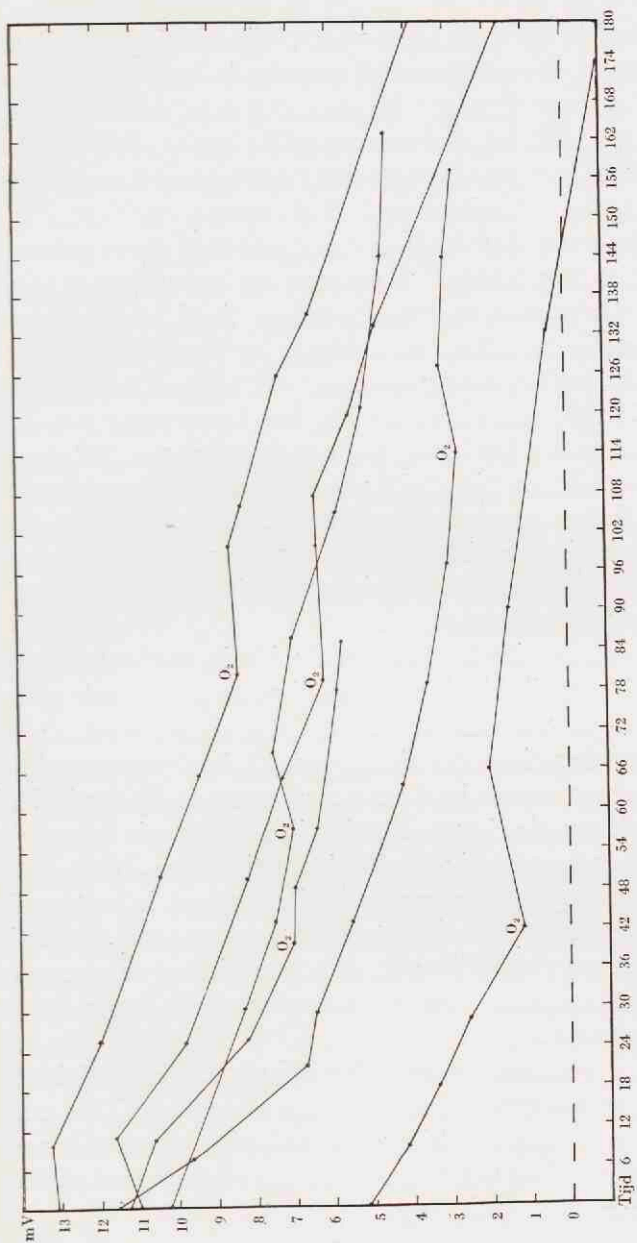


Fig. 7. De invloed van zuurstof op het verloop van den ruststroom.

het onbelichte oog gemeten wordt, afkomstig van de levensprocessen in de retina, waarbij men dan in het bijzonder denkt aan de laag van staafjes en kegeltjes, of moet de stroom toegeschreven worden aan de onvermijdelijke laesies, die bij het vrij-prepareeren van het oog optreden; met andere woorden, is de ruststroom een laesiestroom? Een derde mogelijkheid is de combinatie van deze twee opvattingen. Nog gecompliceerder wordt dit vraagstuk door de proeven van Lehmann en Meesmann, die aantoonde, dat tusschen bloed en kamerwater, welke een verschillend eiwitgehalte bezitten, een Donnan-evenwicht bestaat, dat gepaard gaat met een potentiaalverschil van 6-15 mV, waarbij regelmatig het kamerwater positief is ten opzichte van het bloed, wat dus overeenkomt met de normale bevindingen bij afleiden van de cornea en achtervlakte van den bulbus naar een galvanometer. Het beste bewijs, dat de ruststroom niet identiek is met de Donnanpotentiaal, is wel het feit, dat de laatste nooit negatief wordt. Toch zal men er rekening mee moeten houden.

De groote moeilijkheid bestaat dus hierin, dat het potentiaalverschil klaarblijkelijk de resultante is van verschillende processen. Dit klopt volkomen met het feit, dat ook bij den snel dalenden ruststroom de actiestroom niet in grootte behoeft te verminderen.

Dat de ruststroom niet alleen aan de retina te danken is, blijkt ook uit de voordracht van Kreidl in 1907, waarin hij zegt dat de ruststroom aanwezig is vóór den actiestroom. Eerst als het staafjes en kegeltjesapparaat geheel aangelegd is, wat op het andere oog microscopisch vastgesteld werd, treedt bij belichting een actiestroom op. Hij vermeldt echter niet, of de grootte van den ruststroom verschillen vertoont vóór of na het optreden van een actiestroom.

Het meest eenvoudige zou natuurlijk zijn, de retina uit het oog vrij te prepareren en hiermee te experimenteren. Ten eerste maakt men echter ook hier weer laesies en ten tweede sterft zoo'n retina, geheel verstoken zijnde van voeding, snel af, waardoor ook deze methodiek vervalst.

Er komen bij den ruststroom te veel onbekende factoren, die de beoordeeling of er werkelijk een ruststroom bestaat, zoo moeilijk maken, dat het met de tegenwoordige kennis van dit electricisch verschijnsel onmogelijk is, zich positief ten opzichte van een der standpunten uit te spreken.

HOOFDSTUK VIII

DE LATENTE PERIODE

Niet alleen voor een onderling vergelijken van de verschillende golflengten in verband met hun invloed op den actiestroom, is de latente periode van groote beteekenis. Men behoeft slechts terug te denken aan de belangrijke onderzoeken van Adrian en Matthews en Fischer die de groote beteekenis van den actiestroom voor de optische gewaarwording op den voorgrond stelden, om overtuigd te worden van de groote waarde van dit electrisch verschijnsel. Hierin toch bezitten we een objectief aantoonbare, in zijn geheele verloop uit te meten uiting van retinaprikkeling. Alvorens over te gaan tot een bespreking van de resultaten van eigen proefnemingen, is het niet ongewenscht, een overzicht te geven van wat vroegere onderzoekers op dit gebied gevonden hebben.

De eerste onderzoeken over de grootte van de latente periode zijn verricht door Fuchs met behulp van een rheotoom. Hij zegt: „auch aus ihnen (d. h. den Versuchen IV, V, VI, XII) ergibt sich vor Allem, dass zwischen dem Momente der Reizung und dem merklichen Beginne des positiven Vorschlages eine meszbare Zeit vergeht, welche beziehungsweise 0.0020, 0.0005, 0.0005, 0.0025 Sekunden beträgt.“ Deze kleine waarden zijn door geen der volgende onderzoekers gevonden, wat o.a. toegeschreven wordt aan zijn methodiek.

Zoo kreeg Gotch die met een capillairelectrometer werkte 100 maal grootere latentietijden. Hij vond, dat na het invallen van het licht een vrij lange tijd verliep, deels door inertie van de kwikbewegingen, voor dat een merkbare actiestroom optrad.

Op de latente periode volgde de positieve variatie. Deze eerste verheffing die Gotch „on effect“ noemt, treedt op bij

12° na 0.21 sec; bij 16° na 0.185 sec; bij 17° na 0.175 sec; bij 22° na 0.17 sec, terwijl hij voor den na-top („off effect”) de volgende waarden vindt: bij 12° 0.19 sec; bij 16° 0.176 sec; bij 17° 0.15 sec en bij 22° 0.15 sec, dus een en ander geschiedt na kortere latentie dan voor het „on effect” geldt.

Later vergeleek Gotch de latentietijden bij verschillend gekleurd licht en vond toen, dat groen licht dezelfde latente periode heeft als wit licht, nl. 0.16–0.2 sec., voor rood licht 0.26–0.30 sec. Voor violet lag de latentietijd tusschen deze waarden in. Zooals ik reeds vroeger aangegeven heb, zijn de gebruikte intensiteiten niet bekend, zoodat het onzeker is of de gevonden waarden te danken zijn aan verschillen in golf lengte, of dat hier een intensiteitsverschil de grootste rol speelt. Behalve deze opmerkingen is er nog iets, wat van niet minder belang is. Gotch bepaalde nl. de verschillende latente periodes vanaf het moment van belichting tot het optreden van den eersten positieven top. Zooals reeds vroeger opgemerkt is, begint de actiestroom niet met een positieven, doch met een negatieven top.

Piper kreeg resultaten, die ongeveer overeenstemden met die door Gotch vermeld; hij stelde echter iets kortere waarden vast dan Gotch; de latente periodes varieerden tusschen 0.133–0.164 sec. Ook hij vond het „off effect” iets sneller optredend dan het „on effect”, de latente periode bedroeg hiervoor gemiddeld 0.128 sec (0.117 minimaal 0.137 maximaal bij 10 metingen). Voor het vogeloog vond hij 0.02–0.03 sec en voor het zoogdieroog 0.04–0.06 sec. gemeten met den capillair-electrometer. Daar hij echter zelf aangeeft, dat dit instrument niet geheel feilloos werkt, moet men zijn waarden dan ook met zekere reserve aannemen. Tevens geeft hij aan, dat bij zoogdieroogen met toenemende beschadiging de latentietijd groeit.

Brücke en Garten maakten eveneens gebruik van een capillairelectrometer. Om grootere uitslagen te krijgen, schakelden ze 4–10 bulbi achter elkaar, belichtten ze gelijktijdig, waardoor ze een behoorlijke versterking van den actiestroom verkregen, die nu in alle onderdeelen goed te registreeren was. Ook zij

geven den latentietijd aan, als zijnde de tijd, die verloopt tusschen het oogenblik van belichten en het optreden van den eersten positieven top van den ruststroom. Hun bevindingen waren, dat de latentietijd wisselt tusschen 0.121 sec. en 0.244 sec.; dus de latentietijd zou iets kleiner zijn dan de door Gotch opgegeven waarden.

De resultaten, die ze met deze methode kregen, stemden volkomen overeen, met datgene, wat de metingen met den snaargalvanometer van Einthoven leerden.

Zij konden niet begrijpen, dat Fuchs waarden kreeg, die veel kleiner waren dan de hunne. Daar Fuchs werkte met momentbelichtingen, hebben ze de proeven nog eens gedaan en nu met korte belichtingen. Thans kregen ze latente perioden van 0.108 sec, ook weer berekend naar den positieven top. In de meeste curven, opgenomen met den snaargalvanometer, zagen ze een klein negatief topje, dat voorafging aan den positieven top. Bepaalden ze de latente periode naar dit topje, dan bleek deze bij den kikvorsch te varieeren tusschen 0.078–0.099 sec. De kleinste waarde vonden zij bij den uil, zijnde 0.031 sec. Bepalingen omtrent latente periode voor den natop hebben ze niet verricht.

Brossa en Kohlrausch maakten bij hunne bepalingen gebruik van een Nernstlicht dispersiespectrum; de actiestroomen werden afgeleid naar een grooten snaargalvanometer van Einthoven. De kortste latente periode vonden ze bij een golf-lengte 5460 (overeenkomende met een gebied tusschen 5435 en 5490 gelegen. Deze latentietijd bedroeg 0.114 sec. De grootte van de latente periode neemt naar beide kanten van het spectrum toe; voor 6330 (gebied 6290–6370) vonden ze 0.153 sec. voor 4540 (gebied niet aangegeven) 0.141 sec. Dit gebied van de kortste latente periode is identiek met het gebied, dat de maxima van een positieven primairen top en secundairen top geeft, wanneer het oog aan het donker geadapteerd is.

Brossa en Kohlrausch geven niet aan, welk punt als eindpunt gold voor de bepaling van de latente periode. Uit hun be-

langrijk onderzoek over de vergelijkende werking van de spectraalkleuren, nadat de positieve eerste top door het variëren van de intensiteiten gelijk was gemaakt, bleek, dat de latente perioden minder sterk verschilden. Toch bleef het middelste deel van het spectrum de kortstelatente periodes geven. Uit hun tabellen berekend, is de gemiddelde waarde van de latente periode voor:

Golflengte	6330	(12 opgaven)	0.157 sec.
„	5950	5 „	0.153 „
„	5780	6 „	0.150 „
„	5290	4 „	0.142 „
„	4540	10 „	0.157 „

Voor den natop vonden ze een met het korter worden van de golflengte toenemende latente periode. Uit hun tabellen blijkt de gemiddelde waarde voor:

Golflengte	6330	(9 opgaven)	0.087 sec.
„	5950	5 „	0.111 „
„	5780	2 „	0.123 „
„	5290	4 „	0.137 „
„	4540	7 „	0.162 „

Eindhoven en Jolly geven aan, dat de latente periode afhankelijk is van de intensiteit van de belichting. Hoe sterker licht, hoe kleiner latente periode. De door hen vastgestelde afhankelijkheid der latente periode van de prikkelsterkte, was reeds aangegeven door Brücke-Garten. Bij heel sterke belichting vonden deze een latente periode van 0.01–0.02 sec. Hetzelfde geldt voor de latente periode van den na-top. Bij zeer sterke belichting geven ze een waarde van 0.04 sec en minder op. Bij zwakke belichting vonden ze een latente periode van 22 sec.

Eigen onderzoek

Voor een nauwkeurige bepaling van de latente periode moet men kunnen voldoen aan de volgende voorwaarden:

1° de beschikking hebben over een instrument, geschikt om plotselinge potentiaalwijzigingen aan te geven. Voor dit doel is de snaargalvanometer van Einthoven zeer geschikt. De snelheid der snaarbeweging kan men nog verhoogen door de snaar een flinke spanning te geven, want hoe meer deze gespannen is, des te sneller zij reageert. Aan den anderen kant mag zij ook weer niet al te zeer gespannen worden, daar dan de uitslagen te klein worden. Van niet minder beteekenis is een andere eisch, waaraan de snaar moet beantwoorden. De snaar mag nl. niet te dik zijn. Hoe dunner de snaar, hoe vlugger en scherper de oogenblikken van potentiaalwijzigingen zich openbaren, en hoe gemakkelijker het meten wordt. Ik had voor mijne onderzoekingen de beschikking over een snaar, die een dikte had van 1,2 micron;

2° de papierfilm, waarop de snaar vergroot geprojecteerd wordt, moet met een regelmatige behoorlijke snelheid langs de horizontale spleet in de camera bewogen kunnen worden. Hoe sneller de film draait, hoe grooter de onderlinge afstanden worden. Het nadeel van een snel voortlopende film is wel dit, dat nu elk topje vervlakt wordt, zoodat het begin van een uitslag moeilijk te bepalen is. Loopt de film langzaam, dan worden de toppen op elkaar gedrongen, wat de bepaling eveneens bemoeilijkt. Bij ons filmtoestel (voor dit doel gebruikten we een filmtoestel gemaakt door de firma Eiga te Leiden) kon de snelheid opgevoerd worden tot 10 cm per sec, een snelheid, waarbij de film volkomen regelmatig bleef loopen. Genoemde voorwaarden bleken het meest voor ons doel geschikt.

Als tijdsignaal gebruikten we een draaischijf met 5 spaken (SP), die 120 omwentelingen per minuut maakte. De spaken hadden een breedte van $1\frac{1}{2}$ mm, die op de met deze snelheid voortlopende film als fijne lijntjes afgebeeld werden. Voor het registreeren van den belichtingstijd diende een signaal, dat voor de spleet van de filmcamera opgesteld was. Op het oogenblik dat de sluiters van het kastje, waarin het oog is opgesteld, wordt

geopend, wordt tevens de stroomkring gesloten, waardoor het signaal (S) een uitslag maakt. Bij het dichtvallen van den sluiters wordt de stroomkring weer verbroken, waardoor het signaal tot zijn oorspronkelijken stand terugkeert.

De verschillende golflengten werden weer geijkt op de vroeger reeds beschreven manier, waarbij als uitgangspunt golflengte 4250 genomen werd, die bij de intensiteitsmeting een uitslag van 10 cm vertoonde. Op denzelfden uitslag werden door regeling van het diaphragma de golflengten 4916, 5461, 5600, 5780, 6000, 6300, 6678 gesteld.

De gebruikte methodiek stelt ons in staat, ook de absolute hoeveelheid van de gebruikte licht-intensiteit te bepalen. Dit gelukt met behulp van de Hefnerlamp. Het is Angström geweest, die met den pyrhelimeter de totale hoeveelheid energie bepaalde, die door deze lamp uitgezonden wordt. Op 1 m afstand straalt de lamp uit: $0.0000215 \text{ gcal} = 900 \text{ erg/sec}^{-1} \text{ cm}^{-2}$.

Nu geeft de Hefnerlamp op 1 m afstand van de thermoziil opgesteld, een uitslag van den galvanometerspiegel ter grootte van 46 cm, als 1 mm verplaatsing van het relais weer 90 cm uitslag geeft.

Bij onze proeven gingen we uit van een lichtintensiteit, die 10 cm uitslag van den galvanometer gaf. Dit vertegenwoordigde dus een energie van $10/46 \times 900 \text{ erg/sec}^{-1} \text{ cm}^{-2}$. Het lichtpuntje heeft een oppervlak van $\frac{1}{3} \text{ mm}^2$. Daar het oog 10 sec belicht werd, had de lichtprikkel die het oog trof, dus een waarde van: $10/46 \times 900 \times 10 \times 5/1000 = 9.8 \text{ erg}$.

Bij sommige bepalingen werd een kikvorschoog, dat op de vroeger beschreven manier opgesteld was, achtereenvolgens met de zoeven genoemde golflengten geprikkeld, te beginnen met 4250, bij andere werd de omgekeerde volgorde toegepast. Voordat tot de feitelijke waarnemingen werd overgegaan, werd het oog enkele keeren belicht. Reeds eerder heb ik beschreven, dat door de eerste belichtingen het oog als het ware gemakkelijker en intensiever reageert, een verschijnsel te vergelijken met het trap-phenomeen van Bowditch bij de spier, waardoor ook

bij gelijkblijvende intensiteit der prikkels, de toppen hooger worden.

In de tweede plaats werd het oog, om mogelijke fouten door vermoeienis of uitputting ontstaan, te vermijden, nog eens geprikkeld bij dezelfde golflengten, maar nu in omgekeerde volgorde.

Uit de eerste curven bleek al ras, dat er een groot verschil bestond tusschen de uitersten van het zichtbare spectrum. De latente perioden voor den negatieven voorslag schommelden tusschen 0.019 sec en 0.069 sec, waarbij opgemerkt dient te worden, dat de grootste latente periode voorkomt bij licht van grootere golflengten. Hoe grooter de golflengte, hoe langer de latente periode. Het omgekeerde bleek uit de eerste curven niet zoo sprekend. Van golflengte 6678 tot 4916 neemt de latente periode duidelijk af, van 4916 waren ze te wisselend om zekere conclusies te trekken. Om hierover voldoende zekerheid te krijgen werd een kikkeroog, dat aan het donker geadapteerd was, gedurende $\frac{1}{300}$ sec afwisselend belicht met licht van de golflengten 4916 en 4250. Tusschen elke belichting werd 2 minuten gepauzeerd. De curven gaven als uitkomst:

voor golflengte	4916	0.0270 sec.
„	„	4250 0.0224 „
„	„	4916 0.0340 „
„	„	4250 0.0290 „
„	„	4916 0.0246 „
„	„	4250 0.0286 „
„	„	4916 0.0334 „

Hieruit blijkt, dat de kortste latente periode toegekend moet worden aan het spectraallicht met de kortste golflengte.

In het zichtbare spectrum neemt dus de grootte van de latente periode voortdurend af met de grootte der golflengte.

De groote invloed van de prikkelsterkte op de latente periode, reeds door *Einthoven* en *Jolly* en *Garten* aangegeven, blijkt duidelijk uit de volgende curven: een kikvorschoog, 24 uur aan

het donker geadapteerd en op de vroeger beschreven manier geprepareerd, werd gedurende $\frac{1}{300}$ sec aan licht met een golflengte 5600 blootgesteld. De eerste curve stelt den actiestroom voor bij volle opening van het diaphragma, de tweede, dien bij die opening, waarbij de intensiteit de helft was van de voorafgaande, de derde curve geeft den actiestroom bij een intensiteit van $\frac{1}{4}$ van de het eerst gebruikte intensiteit, terwijl bij de vierde curve het oog blootgesteld werd aan $\frac{1}{8}$ van de oorspronkelijke intensiteit. Tusschen de belichtingen werd 2 min gepauzeerd. (Fig. 8).

Om een mogelijken invloed van beschadiging of vermoeidheid van het preparaat uit te schakelen, werd het oog daarna nog eens belicht, maar nu in omgekeerde volgorde. De latente perioden waren als volgt:

Opening diaphragma	Tijd
1/1	0.0230 sec.
1/2	0.0358 „
1/4	0.0455 „
1/8	0.0510 „
1/8	0.0560 „
1/4	0.0470 „
1/2	0.0354 „
1/1	0.0256 „
1/8	0.0566 „

Hieruit blijkt duidelijk, dat, hoe zwakker de prikkel gekozen wordt, hoe langer de latente periode duurt. De laatste getallen zouden even kunnen doen denken aan een vermoeidheid of beschadiging van de retina, welke gedachte versterkt zou kunnen worden bij het meten van de hoogte van de toppen bij het begin en aan het einde der opnamen.

De verklaring geeft echter de uitslag van de snaar bij het aanbieden van 0.1 mV vóór en na de proef. Dit voltage gaf aan het begin van de proef een uitslag van 22 mm, aan het eind van 18 mm. Dat wil zeggen, dat de weerstand in de keten voor ongeveer 22% toegenomen is. De hoogte van den eersten positieven

top bedraagt 27 mm bij de eerste opname, met het diaphragma geheel open, op het eind 19 mm. Was de weerstand gelijk gebleven dan was de hoogte geworden $22/18 \times 19 \text{ mm} = 22.1 \text{ mm}$. We kunnen dus rustig zeggen, dat er van vermoeidheid of beschadiging van de retina geen sprake is.

Dat de negatieve voorslag bij de nauwere openingen van het diaphragma kleiner wordt, is geen wonder. We weten immers, dat de hoogte van dezen top afhankelijk is van de intensiteit van den prikkel.

Tevens kan men uit de curven aflezen, dat er geen evenredigheid bestaat tusschen de vermindering der prikkelsterkte en de vergrooting van de latente periode.

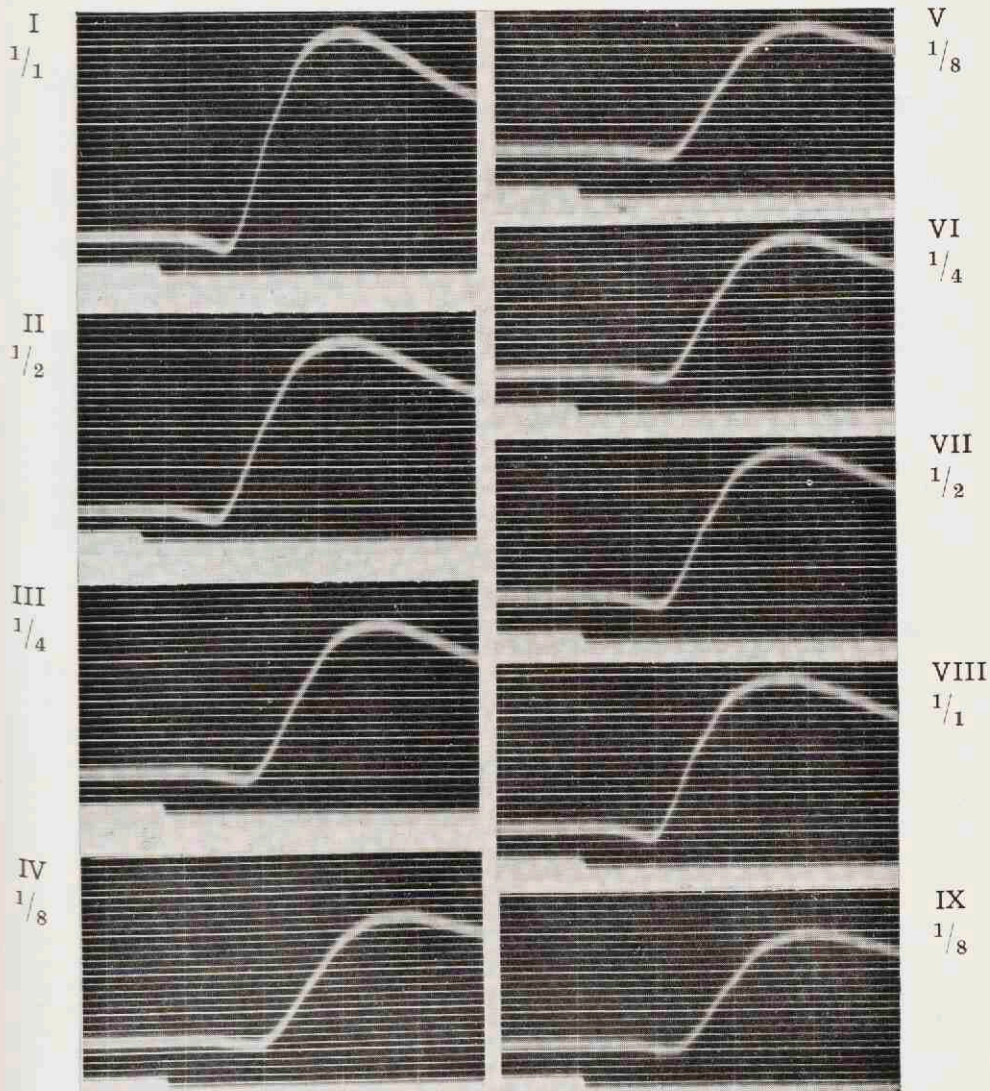
Dat de prikkelduur m.a.w. de tijd van doorgaan van den prikkel een invloed op de latente periode heeft, blijkt uit de volgende curven (Fig. 9).

Een kikvorschoog, 24 uur aan het donker geadapteerd wordt volgens de vroeger beschreven methode geprepareerd en in het donker kamertje opgesteld. Het oog wordt nu afwisselend belicht met licht van de golflengte 5600, terwijl het diaphragma een zoodanige opening heeft, dat $1/8$ van de volle lichtintensiteit wordt doorgelaten en wel gedurende den tijd van $1/300$ sec en gedurende 5 sec.

De latente perioden bedroegen respectievelijk :

voor $1/300$ sec.	0.051 sec.
„ 5 „	0.035 „
„ $1/300$ „	0.050 „
„ 5 „	0.035 „
„ $1/300$ „	0.048 „

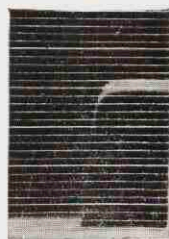
Ook hier bleek de weerstand aanmerkelijk toegenomen te zijn, wat de kleine toppen aan het eind verklaart. Bij het doorleiden van 1 mV sloeg de snaar voor het begin van de proef 18 mm uit, aan het eind werd een uitslag vastgesteld van 11 mm.



A

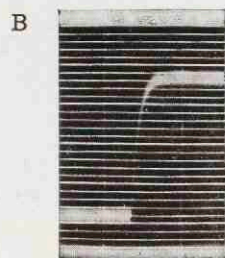
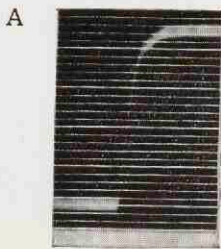
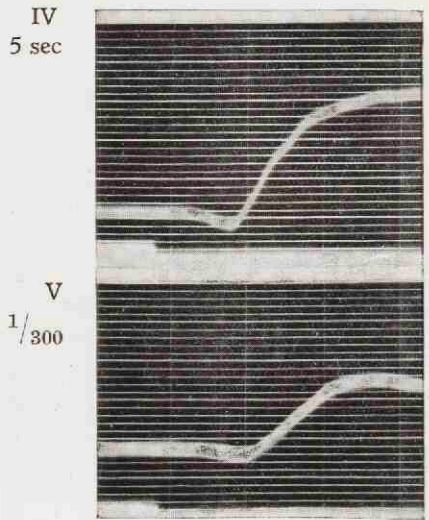
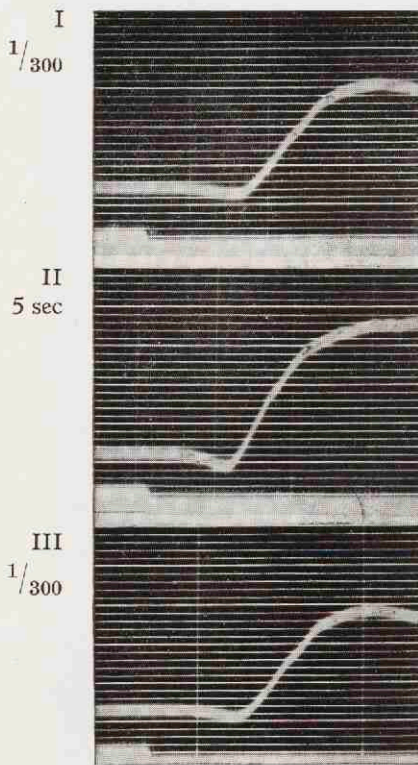


B



Figuur 8. De krommen I—VIII geven aan de grootte der latente periode bij verschillende prikkelsterkten die zich onderling verhouden als 8 : 4 : 2 : 1.

A en B duiden aan den uitslag van den snaargalvanometer van 0,1 mV respectievelijk bij het begin en einde van de proef.



Figuur 9. De krommen I—V geven weer de grootte der latente periode bij verschillenden prikkelduur. A en B duiden aan den uitslag van den snaargalvanometer respectievelijk bij het begin en het einde van de proef.

HOOFDSTUK IX

DE NEGATIEVE VOORSLAG

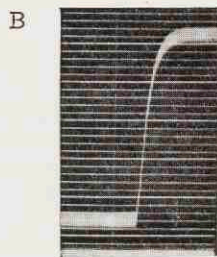
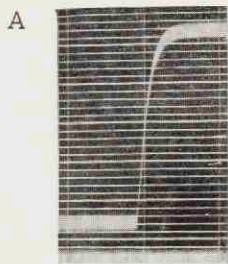
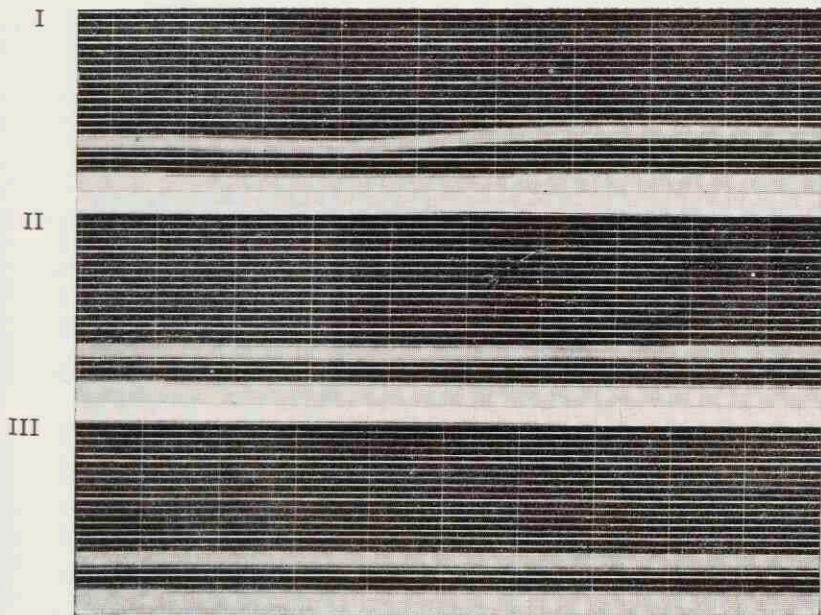
Evenals Einthoven en Jolly beschrijven Brossa en Kohlrausch, dat het optreden van het negatieve topje, dat voorafgaat aan den positieven eersten top, afhankelijk is van de intensiteit van de belichting. Bij zwakke belichting is hij afwezig en eerst bij een bepaalde intensiteit komt hij te voorschijn. Vooral bij belichting met spectraallicht zagen ze de negatieve phase dikwijls ontbreken. Zij schrijven: „es scheint aber der negatieve Vorschlag mit Spektrallichtern überhaupt schwerer auslösbar zu sein als mit weissem Licht.“ Bij zwakke belichting heeft de actiestroom dus een eenvoudiger verloop.

Bij de eerste opnamen, die ik maakte met de snelloopende film viel me op, dat ook bij zeer geringe lichtsterkte steeds een negatief topje, zij het dan ook een kleine, vooraf ging.

Het systematisch onderzoek, dat hierop volgde, bevestigde deze waarneming volkomen. Niet alleen wit licht, maar ook elk deel van het spectrum, geeft bij iedere intensiteit een negatief topje, mits de prikkel groot genoeg zij, om een actiestroom op te wekken. De zwakste prikkel voor het doen ontstaan van een actiestroom is, zooals we vroeger reeds opmerkten het roode licht. Door een combinatie van dit gedeelte van het spectrum en snelle momentbelichting krijgt men den zwaksten prikkel voor de retina. Bijgaande curven zijn gemaakt met rood licht van de golflengte 6678 met nauwe opening van het diaphragma en momentbelichting van $\frac{1}{300}$ sec. (Fig. 10).

De eerste belichting geeft een duidelijken actiestroom met een even duidelijke negatieve variatie. Door het nauwer maken van het diaphragma wordt de uitslag in II minimaal maar de negatieve top is nog goed te zien. Bij III is de prikkel te zwak om een

actiestroom op te wekken. Hieruit volgt dus, dat het negatieve topje een altijd aanwezig deel is van den actiestroom. Theoretisch is niet anders te verwachten. Feitelijk is deze negatieve variatie nog het best te begrijpen deel van den ingewikkelden vorm van de actiestroomcurve. Wanneer we eraan denken, dat de ruststroom in de retina van de staafjes-kegeltjeslaag naar de vezellaag verloopt, dus de eerste zich positief verhoudt ten opzichte van de laatste en daar we van de algemeene physiologie weten dat, wanneer op een plaats in een orgaan een prikkelings-toestand ontstaat, deze plaats ten opzichte van een ander gedeelte negatief wordt, dan is het niet wonderlijk, dat de ruststroom door een lichtprikkel een negatieve variatie ondergaat. Klaarblijkelijk is deze negatieve phase dan ook de uitdrukking van de overdracht van den prikkel; hieruit volgt weer, dat metingen van latente perioden alleen dan waarde hebben, als die bepalingen geschieden van het moment van belichten tot het begin van de negatieve phase.



Figuur 10. De negatieve voorslag bij belichting van een kikvorschooog met golflengte 6678 gedurende $\frac{1}{300}$ sec met steeds nauwer diaphragma.

A en B geven respectievelijk den uitslag van den galvanometer weer bij het begin en het einde van de proef.

HOOFDSTUK X

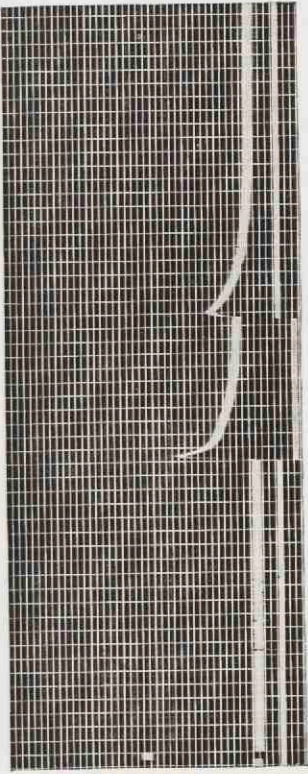
DE VORM VAN DEN ACTIESTROOM, OPGEWEKT DOOR DE VERSCHILLENDE DEELLEN VAN HET SPECTRUM

Bleek reeds uit het vorige hoofdstuk, dat er belangrijke verschillen bestaan in de latente perioden, ook de vorm van den actiestroom varieert met de gebruikte golflengte. Het groote voordeel van een onderzoek over de werking van de verschillende golflengten op den actiestroom, waarbij de intensiteiten gelijk gemaakt zijn, is wel dit, dat men nu zuiver kwalitatieve verschillen op het spoor komt. Men behoeft zich nu niet af te vragen, of de gevonden verschillen geheel of gedeeltelijk door verschil in intensiteit opgetreden zijn. Voor een juiste waardeering van de uitkomsten moet men een streng onderscheid maken tusschen experimenten betreffende kikvorschen, die aan het donker geadapteerd zijn, en kikvorschen, die eenigen tijd vóór het experiment aan zonlicht of helder daglicht blootgesteld zijn. Hiertusschen bestaat namelijk een interessant verschil in actiestroom en wel in dien zin, dat de retinae van eerstgenoemde proefdieren een veel meer samengestelden actiestroom geven dan die van de laatste. Het netvlies van een kikvorsch, die eenigen tijd aan zonlicht is blootgesteld ($\frac{1}{2}$ uur is voldoende) geeft bij belichting een actiestroom met een zeer eenvoudig verloop. Na de latente periode treft men ook hier den negatieven voortop aan, waarop een snelle positieve variatie volgt, die iets langzamer tot zijn oorspronkelijk niveau daalt, waarbij een kromming ontstaat met de bolle zijde naar beneden. Bij het ophouden van de belichting ontstaat een gelijksoortige curve met uitzondering van den negatieven voortop; deze ontbreekt hier.

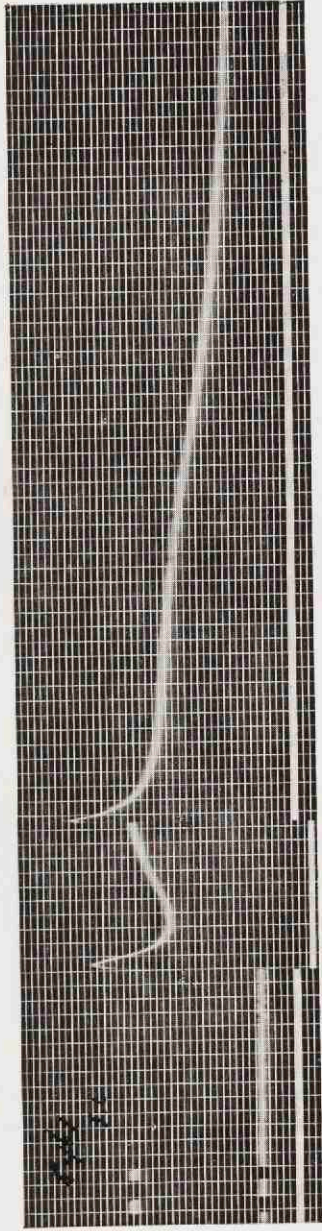
Een belangrijk verschil bestaat in de grootte van den uitslag. Onderstaande curven stellen de actiestroomen voor van een kikvorschoog, dat op de gewone gebruikelijke manier was opgesteld en gedurende 10 seconden belicht werd met licht van de golflengte 5461. De eerste curve werd genomen, onmiddellijk nadat het oog was opgesteld. Voor den dood en de daarop volgende exstirpatie was de kikvorsch een uur blootgesteld aan zonlicht. De ijking stelt voor den uitslag, dien de snaar maakt bij het aanbieden van 0.1 mV. De grootste uitslag is die van den eersten positieven top en bedraagt $\frac{12}{17}$ van 0.1 mV. Na $1\frac{1}{2}$ uur werd de tweede curve gemaakt, nadat aan de snaar een bijna 10 maal grootere spanning gegeven was. De ijking stelt namelijk den uitslag voor, dien de snaar maakt bij doorleiden van 1 mV. (Fig. 11).

Nu geeft de snaar, wat den eersten positieven top betreft, een uitslag, die overeenkomt met het doorleiden van $\frac{26}{18}$ mV. Hieruit blijkt duidelijk de groote invloed van adaptatie, zoowel wat betreft de grootte van den uitslag als wat den vorm van den actiestroom aangaat.

Bij het vergelijkend onderzoek van de werking van de verschillende golflengten op de grootte van den uitslag bij de aan het licht geadapteerde retinae valt dadelijk op, dat de grootte ook bij gelijke intensiteit varieert met de golflengte. Terwijl volgens de opgave van Himstedt en Nagel in het dispersie-spectrum van gaslicht de maximale werking bij de golflengte 5860 lag, is dit niet zoo duidelijk na het gelijkmaken van de intensiteiten. Uit deze proeven blijkt, dat de sterkste werking gelegen is in het gebied tusschen 5200 en 5600, waarbij meestal het maximum lag bij 5600. Eigenaardig was de werking van het gedeelte van het spectrum met kleinere golflengten. Terwijl de werking van golflengte 4916 tot 4400 voortdurend daalt, vindt daarna weer stijging plaats. Verschillende keeren was de uitslag bij golflengte 4000 anderhalf maal zoo groot als die bij 4400. Daar mijn experimenten zich niet verder uitstrekken dan tot golflengte 4000, kan ik geen verdere

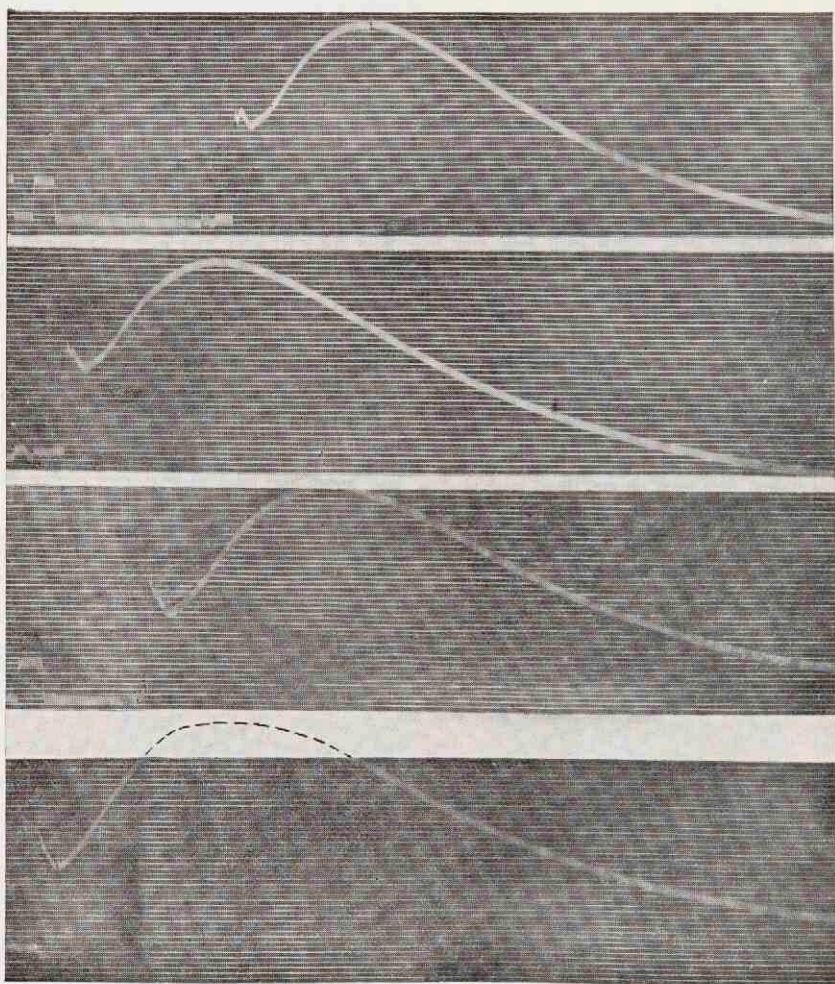


A



B

Figuur 11. De invloed van de adaptatie op den actiestroom. De kromme A werd gewonnen bij een oog aan het licht geadaptieerd, terwijl B werd verkregen bij het zelfde oog na donker adaptatie.



Figuur 12. Veranderlijkheid van de actiestroomen bij onveranderde golflengte, prikkelsterkte en belichtingsduur. De krommen werden achtereenvolgend gewonnen met tusschenpauzen van 3 minuten.

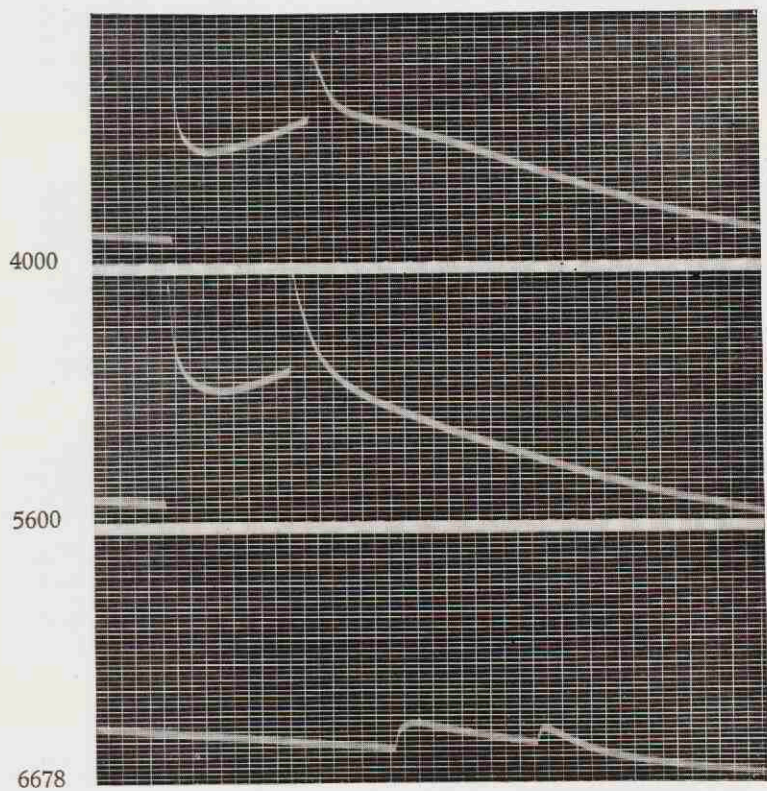
mededeelingen doen omtrent de werking van nog kleinere golflengte. Een variatie in de hoogte van den tweeden positieven top, die ontstaat bij het ophouden van de belichting, vindt haar verklaring in het interessante schema van Piper. Dikwijls ziet men bij de aan het licht geadapteerde dieren, dat, terwijl de eerste top geleidelijk in hoogte afneemt, deze daling bij den tweeden top minder snel gebeurt, doordat de laatste relatief grooter wordt. Wanneer men nu aanneemt, dat de tweede (d.w.z. de negatieve) elementairstroom meer uitgesproken wordt, d.w.z. nog meer negatief wordt, dan moet bij het ophouden van de belichting de tweede top hoger worden. De tweede mogelijkheid is, dat zoowel de eerste elementairstroom als de tweede afneemt in grootte, maar de eerste meer dan de tweede. Dat we hier te maken zouden hebben met een overwegen van den tweeden elementairstroom, vindt steun in het feit, dat de negatieve top aan het eind toegenomen is.

Interessanter zijn de verschillen bij de aan het donker geadapteerde dieren, waarbij we niet alleen een verschil in hoogte van de toppen vinden, maar tevens een verschil in vorm. Deze verschillen zijn zoo typisch, dat men veilig kan zeggen, dat iedere golflengte zijn eigen actiestroom heeft. De gecompliceerde bouw komt dus op rekening van de adaptatie.

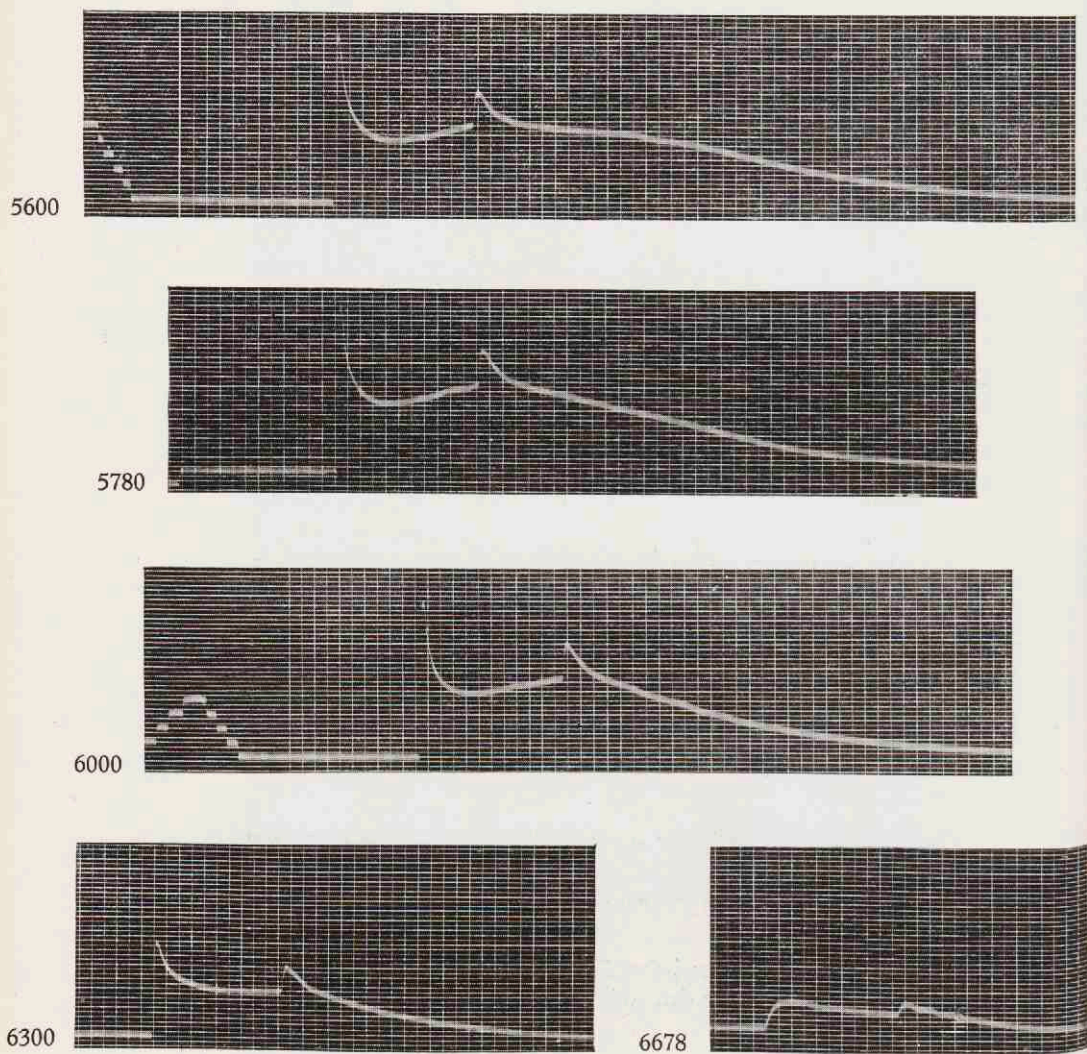
Een juiste vergelijking van de verschillende golflengten stoot op de volgende moeilijkheden:

In de eerste plaats moet men er rekening mede houden, dat bij dezelfde belichting de uitslagen soms grooter worden bij de eerste belichting, een verschijnsel, dat in de algemeene physiologie meer voorkomt; men denke bijvoorbeeld ook hier aan het trapverschijnsel van Bowditch uit de spier-physiologie. Onderstaande curven zijn gemaakt door een aan het donker geadapteerd kikker oog gedurende $\frac{1}{5}$ seconde met golflengte 4000 te belichten (Fig. 12). Na elke belichting werd 3 minuten gepauzeerd om mogelijke vermoeienis tegen te gaan. Terwijl de weerstand gelijk gebleven is, wat bij de ijking duidelijk uitkomt, is zoowel de eerste top als de natop in hoogte toegenomen.

De hoogte van den eersten positieven top steeg van 20 op 22.5 mm bij de derde belichting, terwijl de natop van 37 mm op 41 mm kwam. Bij de vierde belichting was de natop zoo hoog, dat de breedte van de film te klein was om den geheelen uitslag te registreeren. Om deze fout uit te schakelen, werd ieder opgesteld oog, voordat tot de vergelijkende bepalingen werd overgegaan, eenige keeren belicht. Verder moeten we niet vergeten, dat we met een geëxstirpeerd kikvorschenoog werken, dat door dezen volkomen onphysiologischen toestand op den duur moet gaan lijden. In vergelijking met een zoogdierenoog is het kikvorschoog bijzonder weerstandskrchtig. Een zoogdieroog geeft reeds zeer kort na de exstirpatie geen actiestroom meer, het kikvorschoog doet dit nog na uren. Toch zal men met een eventueel optredende vermoeienis of degeneratie rekening moeten houden. Daarom werd als regel aangenomen, iedere serie belichtingen te herhalen, maar nu in omgekeerde volgorde. Pauzen van 2 tot 5 minuten, afhankelijk van den belichtingsduur, dienden om vermoeienis tegen te gaan. Deze pauzen zijn aan den ruimen kant gehouden. Uit één van mijn proeven blijkt duidelijk, dat een oog niet gauw door lichtprikkels vermoeid wordt. Toch ben ik aan deze pauzen trouw gebleven en wel in verband met een mogelijke adaptatieverandering door de op elkaar volgende belichtingen, wat zooals ik reeds heb laten uitkomen, van groote beteekenis is bij het verloop van den actiestroom. Daarom is een groot materiaal curven aangewezen om een goed denkbeeld te krijgen over de werking van de verschillende golflengten. Het beste vergelijkingsmateriaal krijgt men door de belichtingen langer dan 1 seconde te kiezen. Bij korte belichtingen valt de secundaire top samen met den eersten positieven top, wat de overzichtelijkheid niet gemakkelijker maakt. Dat de verschillende golflengten een meer of minder sterke variatie in actiestroom geven, blijkt uit de volgende curven (Fig. 13). Een kikvorschoog is op de vroeger beschreven manier opgesteld, en werd belicht met de uiterste deelen en met het centrale deel van het spectrum,

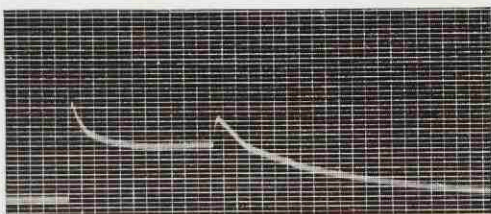


Figuur 13. De invloed van licht uit verschillende delen van het spectrum op den actiestroom van het kikvorschooq.

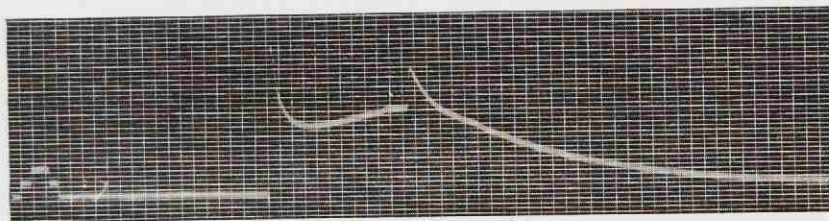


Figuur 14. Verandering van gedaante van den actiestroom van het kikvorschooog bij achtereenvolgende belichtingen met langgolvig licht van de volgende golflengte: 5600-5780-6000-6300-6678. Filmsnelheid 1.8 mm per sec.

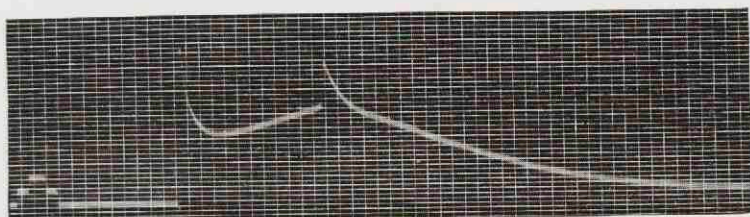
6300



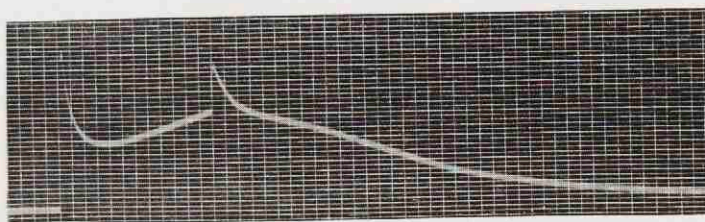
6000



5780



5600



Figuur 14. Links zijn afgebeeld de retinogrammen bij klimmende, rechts bij dalende golflengten.

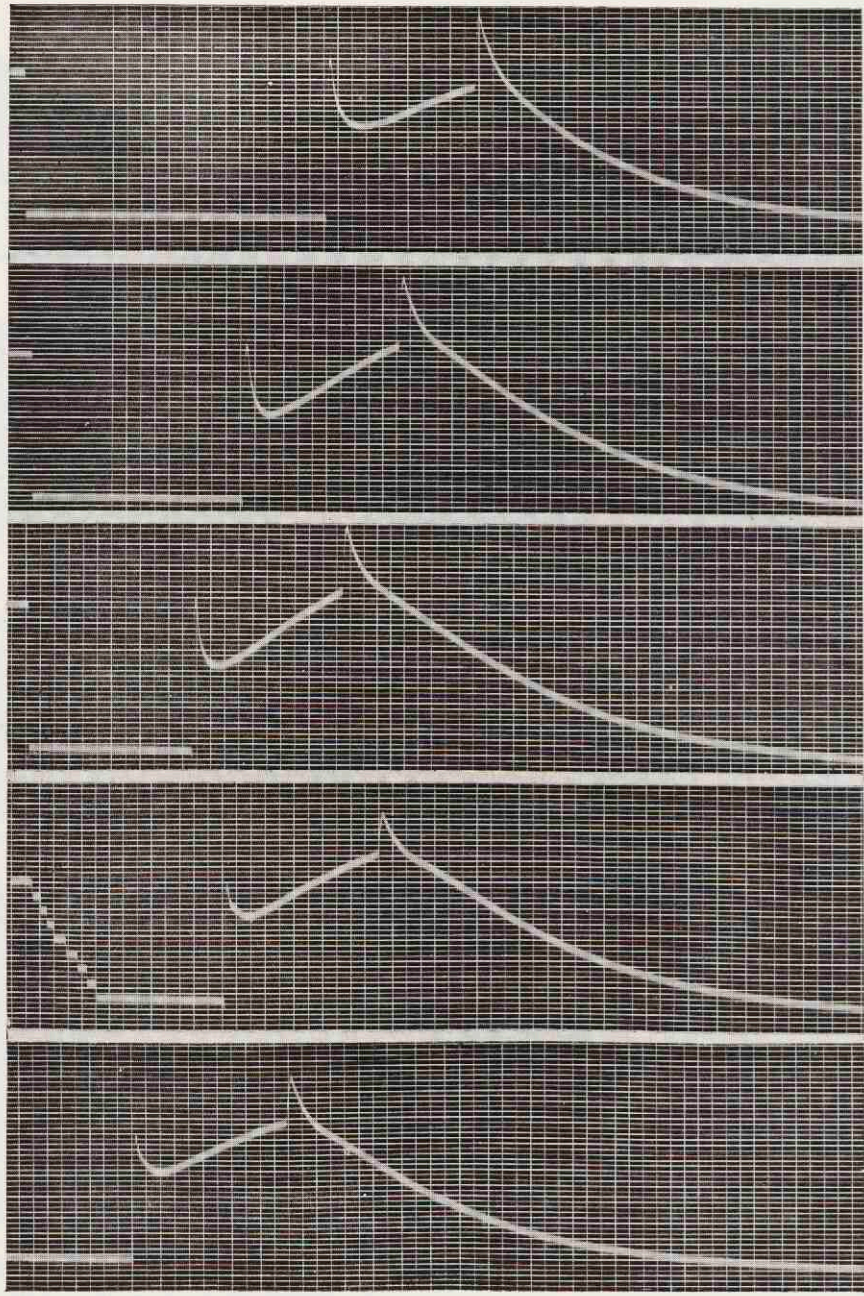
5600

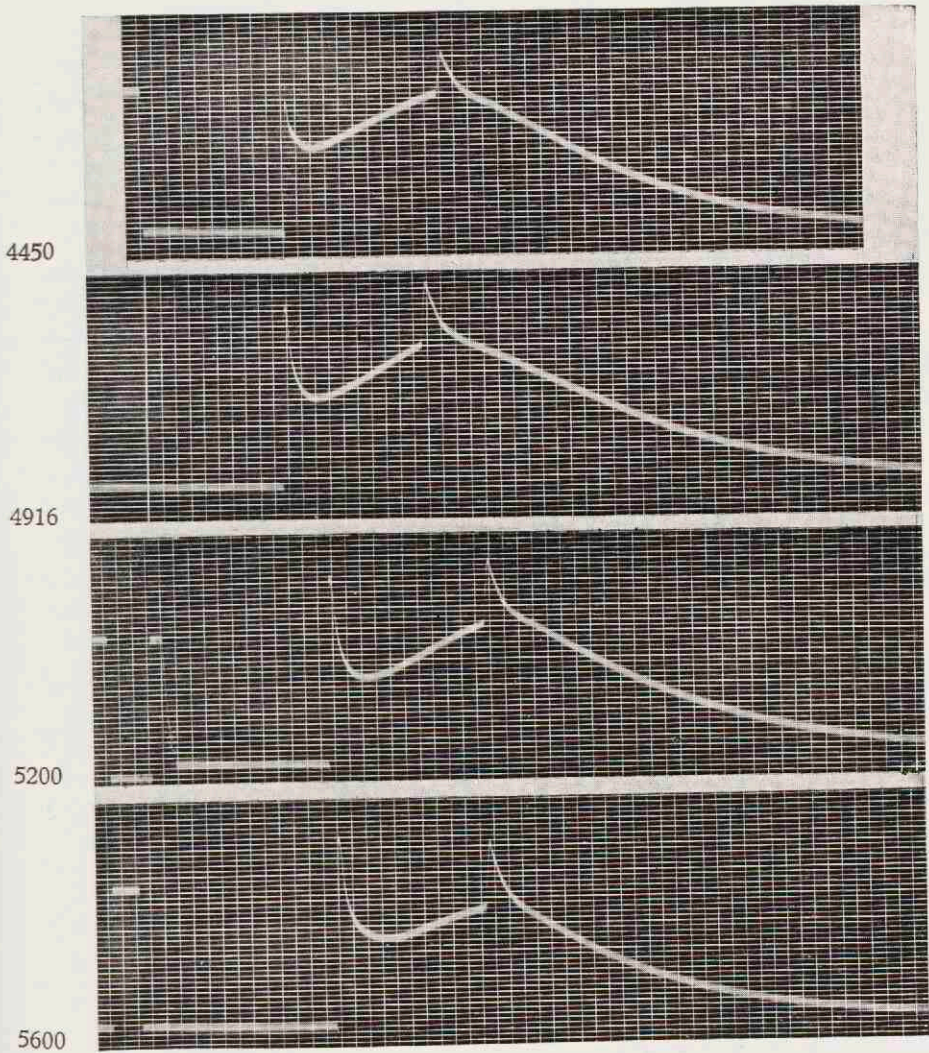
5200

4916

4400

4000





Figuur 15. Verandering van gedaante van den actiestroom van het kikvorsch-
oog bij achtereenvolgende belichting met kortgolvig licht van de golflengten
5600-5200-4916-4400-4000. Filmsnelheid 1,8 mm per sec.

nl. met golflengte 4000, 5600 en 6678. De intensiteiten van de golflengten zijn gelijkgesteld. De belichtingsduur was 10 seconden. Oogenblikkelijk valt de geringe werking van golflengte 6678 op. Niet alleen zijn de toppen veel lager, maar ook het geheele proces heeft een trager verloop. Op den eersten top volgt een langzame daling zonder poging tot herstel. Met dit traag en juist aantoonbaar proces vormen de actiestroomen van 5600 en 4000 wel een scherpe tegenstelling. Niet alleen zijn de uitslagen veel grooter, maar de curven hebben tevens een veel steiler verloop. Het eerste oogenblik gelijken de actiestroomen van 4000 en 5600 zeer veel op elkaar. Bij nadere beschouwing vindt men echter typische verschillen. Zoowel de eerste als de secundaire top zijn voor golflengte 4000 lager. Bij 5600 volgt op de snelle stijging een snelle daling, die bij 4000 veel bescheidener is; ook treedt hier veel eerder herstel op, waardoor de bodem van de komvormige holte tusschen den eersten en den tweeden top een anderen vorm krijgt. Na den tweeden top daalt de curve bij golflengte 5600 snel tot zijn vroegere hoogte, waardoor een kromming ontstaat met de concave zijde naar boven; bij 4000 ziet men een kromming met een lichte convexiteit naar boven. Dit laatste feit is echter geen regel. Ook bij golflengte 5600 vindt men meermalen een lichte convexiteit. Dit blijkt o.a. uit de volgende curven (Fig. 14), waarin men den overgang ziet van golflengte 5600-6678. Achtereenvolgens is het oog belicht met golflengte 5600-5780-6000-6300-6678-6300-6000-5780-5600. Hier vindt men bij 5600 een lageren tweeden top met een duidelijke convexe daling. Om verwarring te voorkomen, wil ik hier dadelijk bijvoegen, dat de lage tweede top en de convexe daling niet onafscheidelijk met elkaar verbonden zijn. In mijn materiaal heb ik verschillende curven van 5600 met een hoogen tweeden top en tevens convexe daling. Ondanks den lagen tweeden top ziet men het karakter van den bodem van de holte tusschen de twee toppen behouden blijven. Behalve het lager en vlakker worden van de toppen, blijft met het langer worden van

de golflengten het herstel tusschen de twee positieve toppen steeds langer uit, totdat het ten slotte bij 6300 geheel verdwijnt. Evenals de positieve toppen neemt ook de hoogte van het negatieve topje, dat aan den eersten positieven top voorafgaat, af totdat het ten slotte bij 6300 nauwelijks aantoonbaar wordt. Uit de proeven met de snelloopende film weten we echter, dat dit slechts schijn is en dat bij iedere golflengte een negatief topje behoort.

Wanneer we nu de golflengten van 5600-4000 met elkaar gaan vergelijken, wat we het best met behulp der afgebeelde curven kunnen doen, dan zien we, dat er van den negatieven top weinig te zeggen valt (Fig. 15). Deze blijft ongeveer gelijk voor alle golflengten. De positieve eerste top is bij 5600 en 5200 het hoogst. Deze bedraagt in de oorspronkelijke opnamen bij het begin der proef voor 5600 30 mm, bij het einde 35.5 en respectievelijk voor 5200 29 en 35.5 mm. De top daalt bij 4916 iets (29 mm en 34.5 mm), wordt echter bij 4400 plotse-ling veel minder (23 mm en 24.5 mm), terwijl hij bij 4000 een hoogte van 23 mm heeft. De daarop volgende daling volgt ongeveer dezelfde regels. Zij bereikt haar maximum bij 3600, haar minimum bij 4000. Het daarop volgende herstel vertoont interessante verschillen. Op de daling volgt bij 5600 een herstel van 8 mm (in het begin) en van 5.5 mm (aan het einde).

Men registreerde in de oorspronkelijke opnamen:

voor 5200	13 mm	bij het begin	en	10 mm	bij het einde
„ 4916	15 mm	„ „ „ „	„	9.5 mm	„ „ „
„ 4400	11.5 mm	„ „ „ „	„	10 mm	„ „ „
„ 4000	9.5 mm				

Hieruit volgt, dat het maximum van herstel optreedt bij 4916. De hoogte van den secundairen top wisselde als volgt:

voor 5600	14 mm	bij het begin	en	12 mm	bij het einde
„ 5200	13 mm	„ „ „ „	„	12 mm	„ „ „
„ 4916	12 mm	„ „ „ „	„	11.5 mm	„ „ „
„ 4400	7.5 mm	„ „ „ „	„	7 mm	„ „ „
„ 4000	8.5 mm				

De weerstand der electroden bleef gedurende de proef constant. Wanneer we deze gegevens met het schema van Piper willen vergelijken, dan blijkt dus hieruit, dat de maximale werking op den derden elementairstroom door golflengte 4916 wordt teweeggebracht, want hierdoor verklaart Piper de stijging na den eersten positieven top. We kunnen uit de verschillende metingen concludeeren, dat bij golflengte 5600 de hoogste toppen voorkomen en dat het maximum van herstel bij golflengte 4916 ligt.

HOOFDSTUK XI

DE LATENTE PERIODE VAN DEN NATOP

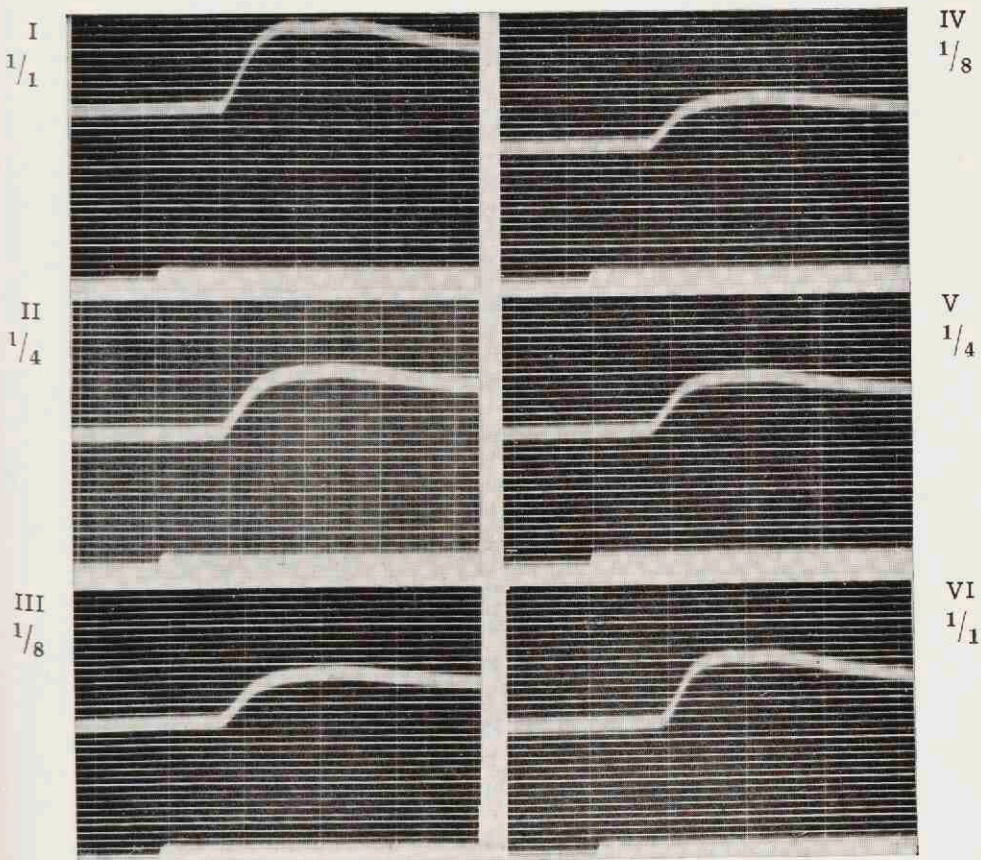
Bij het bestudeeren van de latente periode van den natop blijkt ons het zeer merkwaardige feit, dat deze veel langer is dan die van den eersten negatieven top, wat o.a. door Gotch reeds aangegeven werd.

Terwijl de latente periode van den eersten negatieven top varieert met de gebruikte lichtintensiteit, blijkt dat deze periode voor den natop hiervoor geheel onverschillig is. Bijgaande curven stellen de actiestroomen voor, opgewekt bij een geëxstirpeerd oog van een kikvorsch, die gedurende 24 uur aan het donker geadapteerd is. Deze actiestroomen werden verkregen door licht van de golflengte 5600 bij een belichting van 5 seconden en wel met intensiteiten, die zich verhielden als 8 : 2 : 1. Om fouten, aan vermoeienis toe te schrijven, uit te schakelen, werd het oog nog eens later met deze intensiteiten belicht, maar nu in omgekeerde volgorde. Ook hier vindt men duidelijke verschillen in de latente periode van den eersten negatieven top, terwijl we voor den natop de volgende waarden respectievelijk noteerden: 0.08, 0.08, 0.079, 0.08, 0.08, 0.08, 0.08 sec, gemiddeld dus 0.0798 seconde (Fig. 16.)

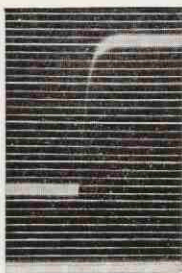
Wel speelt de belichtingsduur een rol, al zijn de verschillen niet erg groot. Een geëxstirpeerd oog van een kikvorsch, die 24 uur aan het donker geadapteerd is, werd achtereenvolgens gedurende 1 en 10 seconden met golflengte 5600 belicht. De resultaten zijn vastgelegd in het eerste staatje op de volgende bladzijde.

De latente periode zou dus iets korter worden met het langer worden van de belichting.

Ook de verschillende golflengten bleken van verschillenden invloed op den duur van de latente periode van den natop.

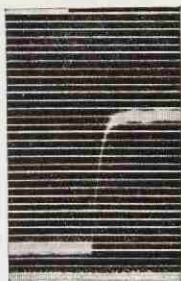


A



1 mV

B



Figuur 16. De grootte van de latente periode van den natop is onafhankelijk van de gebruikte lichtintensiteit. In de krommen I—VI verhouden zich de lichtintensiteiten als 8 : 2 : 1 en omgekeerd

A en B geven den uitslag aan van den snaargalvanometer voor 1 mV respectievelijk bij het begin en het einde van de proef

Bij belichting gedurende 1 seconde	Latente periode 0.01 seconde
10 "	0.093 "
1 "	0.094 "
10 "	0.088 "
1 "	?
10 "	0.086 "
1 "	0.09 "
10 "	0.088 "
1 "	0.091 "
10 "	0.084 "

Evenals bij den negatieven voortop vindt men ook hier, dat de grootste latente perioden voorkomen bij belichting met langere golflengte, al zijn ook hier de verschillen tusschen de uitersten van het spectrum niet groot. Terwijl echter de kortste latente periode voor den negatieven voortop gevonden werd bij een golflengte 4250, bleek dit niet het geval voor den natop.

Een serie curven, gemaakt voor het vergelijkend onderzoek tusschen golflengten 4250 en 4916, gaven als uitkomsten voor den natop:

Voor golflengte 4250	0.10 seconde
" " 4916	0.097 "
" " 4250	0.093 "
" " 4916	0.090 "
" " 4250	0.104 "
" " 4916	0.090 "
" " 4250	0.095 "
" " 4916	0.090 "
" " 4250	0.0896 "
" " 4916	0.083 "

Andere curven wezen uit, dat het minimum niet bij golflengte 4916 lag, maar nog meer verschoven was naar het roode gedeelte van het spectrum. Bij de eerste curven, die gemaakt wer-

den bij prikkeling met golflengte 4250, 4916, 5600, 6300, lag het minimum meestal bij golflengte 5600. Nauwkeurig onderzoek leerde, dat echter bij golflengte 5461 de kortste latente periode voor den natop waargenomen kan worden. Dit alles geldt voor den eersten top van den natop, want de snelloopende film leerde, dat de natop uit twee toppen bestaat, waarvan de tweede top iets hooger is dan de eerste. Niet in alle curven is dit feit even duidelijk. In het algemeen is een behoorlijke uitslag in toto een vereischte. In enkele opnamen, waar de natop niet hooger is dan 1 à 2 mm, is de beoordeeling te moeilijk.

Terwijl nu de latente periode voor den natop geen verschillen te zien geeft ten opzichte van de aangeboden intensiteit, blijkt de hoogte van de natoppen zich wel hieraan te storen. Op de weergegeven kromme komt dit duidelijk uit, hoewel de verschillen niet zeer groot zijn.

SAMENVATTING

Om een behoorlijk begrip te krijgen van het optreden van een actiestroom in de retina, is het zeer gewenscht, zich een idee te vormen van de andere processen, die zich in de retina openbaren door belichting van het oog. Om deze reden is in hoofdstuk I en II een kort overzicht gegeven van de voornaamste feiten, waarbij de kwantitatieve en kwalitatieve energetische verhoudingen naar voren werden gebracht. Uit verschillende, genoemde feiten werd de conclusie getrokken, dat het zeer onwaarschijnlijk is, dat er direkt verband bestaat tusschen het optreden van den actiestroom en de overige objectieve veranderingen van het netvlies.

In hoofdstuk III en IV volgt een korte beschrijving van den ruststroom en van den bij belichting optredenden actiestroom, waarbij erop gewezen wordt, dat, wat betreft den ruststroom, het verband tusschen ruststroom en actiestroom nog een open vraag blijft, en dat, wat den actiestroom aangaat, deze, door de onderzoekingen van Kühne en Steiner, e.a. in de retina gelocaliseerd kan worden. Tevens werd beschreven, dat de actiestroom in zijn verloop voor alle dieren in wezen dezelfde is. Voorts werd nagegaan, hoe de intensiteit en de duur van de belichting, de adaptatietoestand van het oog, en de plaats van de elektroden hun invloed doen gelden.

Een afzonderlijk hoofdstuk (hoofdstuk V) werd gewijd aan het literatuuroverzicht over de werking van monochromatisch licht in verband met den actiestroom. Er werd op gewezen, dat aan vele onderzoekingen de fout kleeft, dat de betreffende onderzoekingen met onrein licht of met een minder geschikt instrumentarium uitgevoerd werden. Van de menigvuldige onderzoekingen verdienen die van Himstedt en Nagel, Brossa en

Kohlrausch, Fröhlich en Piper het meest de aandacht.

In hoofdstuk VI werd de gebruikte methodiek uitvoerig beschreven.

In de volgende hoofdstukken werd het resultaat van de eigen onderzoeken vastgelegd. Met name werd in hoofdstuk VII het aandeel besproken, dat de retina heeft in het potentiaalverschil tusschen cornea en achtervlakte van den bulbus, welk potentiaalverschil men gewoonlijk ruststroom noemt. Bij prikkeling van de retina met licht, bleek de ruststroom niet in potentiaal te veranderen, waardoor de meening, dat er geen werkelijke ruststroom van de retina zou bestaan, veld wint.

Hoofdstuk VIII was aan de latente periode gewijd. Met de snelloopende film, die zeer voor dit doel geschikt bleek, kon aangetoond worden, dat de kortste latente periode toegekend moest worden aan het spectraallicht met de kortste golflengte.

De invloed van de prikkelsterkte openbaarde zich in dezen zin, dat de grootte van de latente periode toeneemt, wanneer de prikkel zwakker gekozen wordt. Ook de prikkelduur bleek van invloed; bij het aanbieden van een langer durenden prikkel wordt de latente periode korter.

Dat de negatieve voorslag een wezenlijk bestanddeel van den actiestroom vormt, kon in hoofdstuk IX aangetoond worden.

In hoofdstuk X werd het grootte verschil in vorm van den actiestroom onder invloed van de adaptatie beschreven. Actiestroommen van aan het licht geadapteerde retinae zijn zeer eenvoudig van vorm. De grootste uitslagen werden hierbij waargenomen bij belichting met licht van de golflengte 5600. Bij de bespreking van de actiestroommen van aan het donker geadapteerde kikvorschoogen, viel op te merken, dat de actiestroom, opgewekt door licht met langere golflengte een zeer eenvoudigen en tragen vorm bezit, wat een merkwaardig contrast oplevert met den actiestroom door de prikkeling met licht van kortere golflengten verkregen. Elk deel van het spectrum geeft een bepaalde, typischen actiestroom, die zich niet alleen in hoogte maar ook in vorm van andere spectraalgebieden onderscheidt.

In het laatste hoofdstuk werden verschillende eigenschappen van de latente periode van den natop onderzocht. Deze bleek interessante verschillen op te leveren met die van de eerste negatieve phase. Zoo varieert de latente periode van den eersten negatieven top met de intensiteit van het gebruikte licht, terwijl die van den natop hiervoor geheel onverschillig is. Ook de duur van de latente periode van den natop is veel langer. De verschillen, door verandering van den belichtingsduur verkregen, zijn, hoewel aanwezig, niet sprekend; terwijl toch bij het vergelijken van de verschillende golflengten de kleinste waarden van de latente perioden van den eersten negatieven top bij de kortste golflengten gevonden werden, bleken deze voor den natop te liggen op golflengte 5461.

Verder werd de aandacht gevestigd op het feit, dat de natop bij een eenigszins behoorlijken uitslag in toto, uit 2 toppen bestaat.

Verschillende keeren is in dit proefschrift de hypothese van Piper, die zegt, dat de actiestroom van de retina opgebouwd is uit drie elementairstroomen, getoetst. Wanneer we nu aan de hand van dit schema de uitkomsten nog eens nagaan, dan blijkt, dat de kortste latente periode van den eersten negatieven top bij spectraallicht met de kortste golflengte ligt, terwijl de grootste uitslagen bij golflengte 5600 gevonden worden. Dit behoeft ons niet te verbazen. Zoo zou men de lage toppen bij licht van korte golflengte kunnen verklaren, door het verloop als resultante van positieve en negatieve stroomen op te vatten met een overwicht van den negatieven stroom. Dit geldt niet voor de andere golflengten. Inderdaad is de negatieve voortop bij kortere golflengte in den regel iets dieper. Verder zou men, de hypothese volgend, kunnen besluiten, dat licht van de golflengte 4916 klaarblijkelijk den grootsten prikkel geeft voor den elementairstroom III, daar hier het maximum van herstel ligt. Geheel anders gedraagt zich echter de natop. Volgens de hypothese van Piper behooren negatieve voortop en secundaire positieve top bij elkaar; de eerste dankt zijn ontstaan aan het optreden,

de laatste aan het verdwijnen van den negatieven tweeden elementairstroom. Het is dan echter moeilijk in te zien, dat voor het verdwijnen andere wetten zouden gelden dan voor het komen. Ook het optreden van twee toppen in den natop vindt geen verklaring door Piper's schema.

Alleen als de tweede natop steeds lager was dan de eerste zou men zich kunnen voorstellen, dat na het ophouden van den negatieven stroom door het verdwijnen van den positieven een tweede topje zou kunnen optreden. Gezien het vermoeden voor de hand ligt, dat het retinogram evenals het electrocardiogram een resultante is van vele simultaan of successief verloopende electriche potentialen, kan het schema van Piper, die alle verschijnselen wil verklaren door middel van de drie elementairstroom, ons niet bevredigen.

SUMMARY

In order to get a good understanding of an action current in the retina, it is necessary to consider also every other change in the retina, which occurs in response to a light stimulus. Chapter I and II deal briefly with those variations in quality and quantity of energy; it appears to be probable, that there exist no direct relation between the action current and the other objective changes of the retina.

Chapter III and IV contain a review of the conditions, concerned with the so called current of rest and the action current. As to the current of rest it is pointed out, that the relation between the latter and the action current still remains questionable, and as to the action current it has been shown by Kühne and Steiner and others, that a definite localisation in the retina is possible. Moreover the action current appears to be similar in different types of animals, and finally variations in different details of the experiments are discussed such as those in intensity, time of illumination, adaptation and position of the electrodes.

Chapter V gives the literature on the action of monochromatic light in connection with the action current, criticising different authors, who did not use monochromatic light and more or less inadequate apparatus.

Chapter VI deals firstly with the particular method of apparatus used.

While in Chapter VII the current of rest has been discussed, being the difference in potential between cornea and the hindpart of the globe, it is shown, that in stimulation of the retina by light no change occurs in the Shape of the current of rest, which is in agreement with the opinion, that even the existence

of a real current of rest is doubtful.

In the next chapter the latent period has been described. By means of a fast moving photographic film, it was proved, that the shortest latent period belongs to the shortest wavelength.

As to the relation between the stimulus and its latent period it appeared, that on decreasing the stimulus the latent period is found to be increased. Further it was proved that, when the duration of the stimulus was increased the latent period was decreased.

It could be proved in Chapter IX that the initial fast negativity forms an essential part of the action current.

In the 10th Chapter a description is given of the important differences in the action current, which follow variations in adaptation. Action currents produced by retinae in the condition of light adaptation present a simple curve. Largest amplitudes were seen in illumination with light of a wavelength of 5600 AU. Light of a long wavelength gives rise to a simple and gradually sloping down curve of the action current in eyes of frogs, which were dark adapted. This shows a remarkable contrast with the action current, produced on stimulation with light of a shorter wavelength. Every part of the spectrum produces a definite, typical action current. In the last chapter different properties of the off effect were investigated.

Between the latent period of the initial fast negativity and that of the off effect the following differences are found.

In varying the intensity of the light stimulus used, the latent period of the initial fast negativity also varies. In the second it is almost inconstant. While the smallest values of the latent period of the initial fast negativity are found in the shortest wavelength, appear those of the off effect to be at a wavelength of 5461 AU. Furthermore it could be shown, that when there is a decent excursion of the off effect curve, this appears to be composed of two separate tops.

I had the opportunity of testing on several occasions Piper's hypothesis, that the action current has been built up from

three elementary currents. In agreement with Piper's hypothesis is found, that the shortest latent period of the initial fast negativity in illumination of spectral light appears to be at the shortest wavelength. The greatest excursion of curve are found at a wavelength 5600 AU.

Possibly the low tops found in illumination with light of short wavelength can be explained by taking it for granted, that these are combinations of positive and negative currents, in which the negative current dominates.

It is probable, that light of a wavelength 4916 stimulates most intensively concerning the elementary current III, as at wavelength 4916 the maximum of recovery is found. The off effect shows quite a different picture. According to Piper's hypothesis, the initial negativity and the off effect are related with each other. The former is raised by the appearance of the negative II current, and the latter by its disappearance. There remains a difficulty however, that the disappearance and appearance should obey different laws. Piper's hypothesis also does not hold good in explaining the two separate tops in the off effect. If always the conditions were fulfilled, that the second top of the off effect were lower than the first, one would be able to explain matter by supposing, that after the negative current has ceased, the second top appears by the disappearance of the positive current. I can not quite agree with Piper's hypothesis, explaining everything by accepting three elementary currents though nothing is against accepting, that we have to consider the retinogram as being built up from numerous electrical processes occurring simultaneously or successively.

ZUSAMMENFASSUNG

Um einen genauen Ueberblick zu bekommen von dem Entstehen des Aktionsstromes der Netzhaut, ist es wünschenswert, eine klare Vorstellung zu entwickeln von den andern Prozessen, die durch Belichtung der Netzhaut in Gang gebracht werden. Ueber diese wird im Kapitel 1 und 2 eine kurze Uebersicht gegeben, wobei das Hauptaugenmerk auf die verschiedenen quantitativen und qualitativen energetischen Verhältnissen gelegt wird. Es ergibt sich aus dieser Betrachtung, dass ein direkter Zusammenhang zwischen dem Netzhautaktionsstrom und den andern objektiv nachweisbaren Netzhautveränderungen bei Belichtung höchstwahrscheinlich nicht besteht.

Im Kapitel 3 und 4 wird eine kurze Beschreibung des Ruhestroms und des bei Belichtung entstehenden Aktionsstroms gegeben, wobei daraufhingewiesen wird, dass die Beziehung zwischen Ruhestrom und Aktionsstrom noch nicht klargestellt ist. Der Aktionsstrom muss nach den Untersuchungen von Kühne und Steiner u.a. in der Netzhaut entstehen. Weiter wird ausgeführt, dass der Verlauf des Aktionsstroms bei allen Tieren gleich ist. Hierauf wird der Einfluss der Belichtungszeit und Intensität, des Adaptationszustandes und der Elektrodenlage auf den Aktionsstrom studiert.

In einem besonderen Kapitel wird eine genaue Literaturübersicht über den Einfluss des monochromatischen Lichtes auf den Aktionsstrom gegeben. Diese Literaturübersicht zeigt, dass viele Untersuchungen mit nicht monochromatischem Licht und ungenügendem Instrumentarium durchgeführt sind, was ihre Resultate entscheidend beeinflusst hat. Strengeren Anforderungen genügen allein die Arbeiten von Himstedt und Nagel, Brossa und Kohlrausch, Fröhlich und Piper,

auf die deshalb genauer eingegangen wird.

Im Kapitel 6 wird die gebrauchte Methodik ausführlich beschrieben.

In den folgenden Kapiteln wird das Resultat der eigenen Untersuchungen geschildert. Im Kapitel 7 wird der Anteil besprochen, den die Netzhaut an der Potentialdifferenz zwischen Hornhaut und hinterem Pol des Bulbus hat, welche Potentialdifferenz man bekanntlich als Ruhestrom bezeichnet. Bei der Reizung der Netzhaut mit Licht bleibt der Ruhestrom unverändert, woraus wohl abgeleitet werden muss, dass ein wirklicher Ruhestrom der Netzhaut nicht besteht.

Im Kapitel 8 wird die Latenzzeit studiert. Mit Hilfe einer schnelllaufenden Filmkamera konnte nachgewiesen werden, dass die kürzeste Latenzzeit bei Belichtung mit den kürzesten Wellenlängen vorkommt. Je grösser die Reizstärke, desto kürzer die Latenzzeit.

Im letzten Kapitel werden Eigenheiten der Latenzzeit der positiven Verdunkelungsschwankung untersucht. Diese Latenzzeit zeigt interessante Unterschiede gegenüber der Latenzzeit der ersten negativen Phase. So variiert z.B., die Latenzzeit des negativen Vorschlages mit der Reizstärke, was bei der Verdunkelungsschwankung nicht der Fall ist. Auch ist die Latenzperiode der Verdunkelungsschwankung viel grösser.

Ebenso sind die Unterschiede, die man durch Aenderung der Belichtungsdauer erhält, nur gering. Der kleinste Wert der Latenzzeit der Verdunkelungsschwankung wird bei Belichtung mit der Wellenlänge 5461 erzielt. Bei Belichtung mit kleineren und grösseren Wellenlängen verlängert sich die Latenzzeit. Ferner wird nachgewiesen, dass bei einigermaßen kräftigem Ausschlag die Verdunkelungsschwankung zweigipflig wird.

Hierauf wird die Anwendbarkeit des Piperschen Schema's vom Aufbau des Netzhautaktionsstroms aus 3 Elementarströmen untersucht.

Das Schema ist wohl geeignet, das anscheinend widersprechende Verhalten zu erklären, dass bei der kürzesten Latenzzeit

des negativen Vorschlages (Belichtung mit kurzen Wellenlängen) nicht die höchsten Ausschläge vorkommen. Der höchste Ausschlag kommt nämlich vor bei Wellenlänge 5600. Es kann auch der zweite negative Elementarstrom bei Belichtung mit verschiedenen Wellenlängen verschieden ausfallen. In der Tat hat der negative Vorschlag bei kürzeren Wellenlängen einen viel tieferen Gipfel. Ferner kann man so gar aus dem Piperschen Schema folgern, dass Licht von der Wellenlänge 4916 als grösster Reiz wirkt auf den Elementarstrom 3, da man hier die grösste sekundäre Erhebung findet. Nicht in das Pipersche Schema fügt sich aber die Verdunkelungsschwankung. Nach der Hypothese von Piper gehören der negative Vorschlag und die positive Verdunkelungsschwankung zu einander. Der erste verdankt sein Entstehen dem Auftreten, die zweite dem Verschwinden des zweiten negativen Elementarstromes. Es ist schwer einzusehen, wieso denn für das Verschwinden andere Gesetze gelten sollten wie für das Kommen. Auch das Auftreten von zwei Gipfeln in der Verdunkelungsschwankung findet keine Erklärung durch das Pipersche Schema. Nur wenn der zweite Nachgipfel immer tiefer läge als der erste, könnte man sich vorstellen, dass nach dem Aufhören des negativen Stroms durch das Verschwinden des Positiven ein zweites Gipfelchen auftritt.

Da doch die Vermutung sehr nahe liegt, dass das Retinogramm sowie das Elektrokardiogram die Resultante ist von vielen gleichzeitig und nach einander ablaufenden elektrischen Potentialen, kann das Schema von Piper doch nicht alle Eigentümlichkeiten mit Hilfe der drei Elementarströme befriedigend erklären.

LITERATUUR

1. Adachi, A., Pigmentwanderung durch Licht in der embryonalen Netzhaut. Acta Soc. Ophthalm. Jap. 34, Ref. Ber. über d. ges. Physiol. 1931, Abt. 3 blz. 623.
2. Adrian, E. D. and Matthews, R., The action of light on the eye. Jrn. of Physiol. 63, 1927.
3. Ayres, W. C. u. Kühne, W., Ueber die Regeneration des Sehpurpurs beim Säugethiere. Untersuch. a. d. Physiol. Inst. der Univ. Heidelberg, 2, 1879.
4. Angström, K., Energy in the visible spectrum of the Hefner standard. Physical Rev. 17, 1903.
5. Batschwarowa, S., Unters. über die Beeinflussung der Pigmentwanderung in der Froschnetzhaut durch locale Anwendung von Adrenalin und Zeozon. v. Graefe's Arch. f. Ophthalm, 116, 1926.
6. Beck, A., Ueber die bei Belichtung der Netzhaut von *Eledone moschata* entstehenden Aktionsströme. Pflüg. Arch. 78, 1899.
7. Bennitt, R. and Dickson Merrick, A., Migration of the proximal retinal pigment in relation to oxygen deficiency. Zool. lab. Univ. Missouri, Columbia Biol. Bull. 62, 1932.
8. Boll, F., Ber. Akad. Wiss. z. Berlin, 1877.
9. Bois-Reymond, E. du, Unters. über thierischer Electricität, Bnd II, 1. Verlag G. Reiner, Berlin 1849.
10. Brossa, A. u. Kohlrausch, A., Die Aktionsströme der Netzhaut bei Reizung mit homogenen Lichtern. Arch. f. Physiol. 1913.
11. Brücke, E. Th. von und Garten, S., Zur vergleichenden Physiologie der Netzhautströme. Arch. f. d. ges. Physiol. 120, 1907.

12. Chaffee, E. L. and Sutcliffe, E., The differences in electrical response of the retina of the frog and horned toad according to the position of the electrodes. *Am. Jrn. of Physiol.* 95, 1930.
13. Dewar, J. and Kendrick, J. Mac, The physiological action of light. *Jrn. of Anatomy and Physiol.* 7, 1873.
14. Dewar, J. and Kendrick, J. Mac, On the physiol. action of light, *Transact. of the roy. Soc. of Edinburgh Part I*, 27, 1876.
15. Dittler, R., Ueber die Zapfenkontraktion a. d. isolierten Froschnetzhaut. *Pflüg. Arch.* 117, 1907.
16. Dittler, R. Ueber die chemische Reaktion der isolierten Froschnetzhaut. *Arch. f. d. ges. Physiol.* 120, 1907.
17. Ducret, S. u. Kogo, S., Unters. über den Einfluss der Sympathicusreizung auf die Retina. *Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol.* 227, 3, 1931.
18. Einthoven, W. and Jolly, W., The form and magnitude of the electrical response of the eye to stimulation by light at various intensities. *Quart. Jrn. of exp. Physiol.* 1, 1908.
19. Engelmann, Th. W., Ueber Bewegungen der Zapfen und Pigmentzellen der Netzhaut unter den Einfluss des Lichtes und des Nervensystems. *Arch. f. d. ges. Physiol.* 1885.
20. Ewald, A. u. Kühne, W., Unters. über den Sehpurpur. *Unters. a. d. Physiol. Inst., Heidelb.* 1878.
21. Fick, A. E., Unters. über die Pigmentwanderung i. d. Netzhaut des Frosches, *Graefe's Arch.* 37/II 1891.
22. Fischer, M. H., Elektrobiologische Erscheinungen an der Hirnrinde. *Pflüg. Arch.* 161, 230, 1932.
23. Fridericia, L. S. and Holm, E., Experimental contribution to the study of the relation between nightblindness and malnutrition. *Am. Jrn. of Physiol.* 73, 1925.
24. Fröhlich, F. W., Weitere Beiträge zur allgem. Physiologie d. Sinnesorgane, *Zts. f. Psych. u. Physiol. d. Sinnesorg.* Abt. II, Bd. 48, 1914.

25. Fröhlich, F. W., Beiträge zur allgemeinen Physiologie der Sinnesorgane, Zts. f. Sinnesphysiol, II. Abt. Bd. 48, 1914.
26. Fuchs, S., Unters. über die im Gefolge der Belichtung auftretenden galvanischen Vorgänge in der Netzhaut und ihren zeitlichen Verlauf. 1° Mitt. Arch. f. d. ges. Physiol. 56, 1894.
27. Fuchs, S., Idem, 2° Mitt. Arch. f. d. ges. Physiol. 84, 1901.
28. Garten, S., Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht. v. Graefe Saemisch Handb. der ges. Augenheilk.
29. Gotch, F., The time relations of the photo-electric changes produced in the eyeball of the frog by means of coloured light. Jrn. of Physiol. vol. 31, 1904.
30. Grijns, G., Bijdrage tot de physiologie van den N.opticus. Onderz. Physiol. lab. Utrecht, IV, 1891.
31. Grijns, G. en Noyons, A. K. M., De absolute gevoeligheid van het menschelijk oog voor licht. Ned. Tijdschr. voor Geneesk. 1904, dl. II, no 24.
32. Haas, H. K. de, Lichtprikkel en retinastroom in hun kwantitatief verband. Proefschr. Leiden, 1903.
33. Haffer, E., Unters. über den Mechanismus der retinalen Umstimmung. Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol. 229, 3, 1932.
34. Hecht, S., The darkadaptation of the human eye. Jrn. of gen. Physiol. II, 1920.
35. Hecht, S., Photochemistry of visual purple. Jrn. gen. Physiol. III, 1921.
36. Hecht, S., Sensory equilibrium and dark adaptation. Jrn. gen. Physiol., Vol. I, 1919.
37. Hecht, S., Photochemistry of visual purple. Jrn. gen. Physiol. 1921.
38. Henri, V. et Larguier des Bancel, Photochimie de la rétine. Jrn. de Physiol. et de Pathol. gen. III, 1911.
39. Herzog, H., Experimentelle Unters. zur Physiologie der Bewegungsvorgänge in der Netzhaut. Engelmann's Arch. f. Physiol. 1905, 413.

40. Hess, W. R. u. Lehmann, T. E., Der Einfluss vegetativer Reizstoffe auf dem Adaptationszustand der Retinae. Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol. 2, 11, 1920.
41. Himstedt, F. u. Nagel, W. A., Die Verteilung der Reizwerte f. d. Froschnetzhaut. Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg (Br.), Bd. 11, 1901.
42. Himstedt, F. und Nagel, W. A., Festschrift der Univers. Freiburg i. Br., 1902.
43. Holmgren, Fr., Ueber Sehpurpur und Retinaströme. Untersuchungen a. d. Physiol. Institut der Univers. Heidelberg 3, 1880.
44. Holmgren, Fr., Ueber die Retinaströme. Unters. a. d. Physiol. Inst. der Univ. Heidelberg, 3, 1880.
44. Ishihara M., Versuch einer Deutung der photoelektrischen Schwankungen am Froschauge. Arch. f. d. ges. Physiol. 114, 1906.
46. Klug, F., Verhalten des Sehpurpurs gegen dunkle Wärmestrahlen. Unters. a. d. Physiol. Inst. d. Univ. Heidelb., 111 1880.
47. Kogo, S., Weitere Unters. über den Einfluss der Reizung des Sympathicus auf die Retina. Pflüg. Arch. f. d. Ges. Physiol. 227, 3, 1931.
48. Kohlrausch, A., Die Netzhautströme der Wirbeltiere in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes und den Adaptationszustand des Auges. Arch. f. Physiol. u. Anat. 1928.
49. Kreidl, A. und Ishihara, M., Photoelektrische Schwankungen an embryonalen Augen. 7. intern. Physiol. Congr. Heidelb. 1907.
50. Krethlow, A., Physikalisch-technisches Praktikum für Mediziner. Berlin, Julius Springer, 1930.
51. Kühne, W. u. Steiner, Ueber das elektromotor. Verhalten der Netzhaut. Unters. a. d. Physiol. Inst. der Univers. Heidelberg, 3, 1880.
52. Kühne, W., Ueber das Sehpurpur. Unters. a. d. Physiol.

- Inst. Heidelberg I, 1877.
53. Kühne, W., Zur Photochemie der Netzhaut. *Unters. a. d. Physiol. Inst. Heidelb.*, 1878.
 54. Kühne, W. u. Steiner, Ueber elektrischen Vorgänge im Sehorgan. *Unters. a. d. Physiol. Inst. Heidelb.*, Bd. IV, 1881.
 54. Lange, H. u. Simon, M., Ueber Phosphorsäure-ausscheidung der Netzhaut bei Belichtung. *Hoppe Seylers Zts. f. Physiol. Chem.* 120, 1922.
 55. Lehmann, G. u. Meesmann, A., Ueber das Bestehen eines Donnangleichgewichtes zwischen Blut und Kammerwasser, *Pflüg. Arch.* 205, 1924.
 57. Lodato, Les changements de la rétine sous l'influence de la lumière des couleurs et d'autres agents physiques et chimiques. *Arch. di Ottal.* 7, 1891 (Ref. *Arch. d'Ophthalm.* 1901).
 58. Merker, E., Die Pigmentverschiebungen in der Netzhaut der Insekten unter dem Einfluss vom Ultravioletten Licht. *Zool.* 76 Abt. Allg. Zool. und Physiol. 46, 1929.
 58. Nagel's Handb. d. Physiol. des Menschen, Bd. III, blz. 99.
 60. Nahmmacher, W., Ueber dem Einfluss reflekt. und zentraler Optikreizung auf die Stellung der Zapfen in der Froschnetzhaut. *Pflüger's Archiv* 53, 1893.
 61. Pergens, E., Action de la lumière colorée sur la rétine. *Travaux de lab. inst. Solvay*, 1895-1896.
 62. Piper, H., *Arch. f. Physiol.* 85, 1911.
 63. Piper, H., Elektromot. Verhalten der Retinae bei *Eledone moschata*. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1904.
 64. Piper, H., Verlauf und Theorie der Netzhautströme. *Zentrallblatt f. Physiol.*, Bd. 24, 1911.
 65. Tansley, K., Regeneration of visual purple. *Jrn. of Physiol.* 71, 1931.
 66. Thier, P. F. X., Over actiestroomen van de retina bij bestraling met radium. *Academ. Proefschrift, Utrecht* 1933.

67. Trendelenburg, W., Quantitative Unters. über die Bleichung des Sehpurpurs in monochromatischem Licht. Zts. f. Psych. u. Physiol. der Sinnesorg. 37, 1904.
68. Waller, A. D., On the retinal currents of the frog's eye excited by light and excited electrically. Philos. Transact. Roy. Soc. of London, 193, 1900.
69. Westerlund, A., Photoelektrische Fluctuationen des isolierten Froschauges. Skand. Arch. f. Physiol. 19, 1907.
70. Yyji Hosoya u. V. Bayerl, Spektraler Absorption des Sehpurpurs vor und nach der Belichtung. Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol. 231, 1932.

STELLINGEN

I

De retina heeft geen eigen ruststroom.

II

Het schema van Piper als verklaring van den ingewikkelden vorm van het retinogram is ondeugdelijk.

III

Bij het beoordeelen van de leverfunctie door middel van de galactosebelastingsproef wordt nog dikwijls, hoewel ten onrechte, de galactose-uitscheiding met de urine nagegaan.

IV

Bij atonische na-bloedingen geve men secale per os.

V

Elken vorm van dysmenorrhoe behandelde men met corpus luteum-extract.

VI

Bij den exsudatieven vorm van uveitis tuberculosa passe men nooit tuberculine-therapie toe.

VII

De traumatische verscheuring van den meniscus ontstaat gewoonlijk in een gedegeneerde bandschijf.

VIII

Het oorzakelijk verband tusschen het optreden van carcinoom van de bovenkaak en het dragen van een tandprothese ontbreekt geheel.

IX

De osteoclasten zijn niet verantwoordelijk voor het normale proces der beenresorptie.

X

Wanneer een epilepsie niet luistert naar de medicamenteuze en dieet-therapie, passe men lumbale lucht-inblazing toe.



U
19