Studien zur Theorie der Reizvorgänge.

VII. Mitteilung.

Das Abklingen der Erregung.

Von

Prof. Dr. phil. et med. **August Pütter** (Bonn).

Mit 3 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. Dezember 1919.)

In den ersten Studien dieser Reihe sind die Erscheinungen bearbeitet, die bei einer Dauerreizung zu beobachten sind. Wir müssen uns jetzt den Vorgängen zuwenden, die an einem reizbaren System ablaufen, wenn eine Dauerreizung unterbrochen wird. Wir bezeichnen sie im weitesten Sinne als das Abklingen der Erregung. Dabei ist zweierlei zu unterscheiden. Einmal der rasch ablaufende Vorgang des Verschwindens der Erregung, und zum zweiten die viel langsamer verlaufende Wiederherstellung des Zustandes, der vor Beginn der Reizung bestand, d. h. der Wiederherstellung der Erregbarkeit.

Soll sich die Theorie auf das menschliche Auge beziehen, so muß sie auch die Erscheinung der Nachbilder als möglichen Sonderfall des Abklingens erkennen lassen. Es werden also auch die Nachbilder in dieser Studie zu behandeln sein.

Es wäre scheinbar das nächstliegende gewesen, diese Untersuchungen über das Abklingen der Erregung unmittelbar an die Theorie des Verlaufs der Dauererregung anzuschließen und so den Kreis der Erscheinungen zu erschöpfen, die bei und nach der Einwirkung eines konstanten Reizes, der beliebig lange auf ein reizbares Gebilde einwirkt, zur Beobachtung kommen.

In dem Beispielsfalle der Vorgänge am menschlichen Auge treten aber im Abklingen der Erregung Erscheinungen hervor, die nur verständlich werden, wenn man bedenkt, daß mehrere Elemente, die verschiedene Eigenschaften haben, an der Leistung des Auges beteiligt sind. Es tritt hier also eine neue Verwicklung ein und daher schien es geboten, zunächst die bisherigen Ergebnisse der Theorie, die die Auffassung zuließen, daß nur die Eigenschaften eines einzelnen Elementes beobachtet wurden, zusammenzufassen und durch einige allgemeine Erörterungen zu ergänzen¹⁾.

¹⁾ Sechste Mitteilung. Archiv f. d. ges. Physiol. **176**, 39–69. 1919.

Es ist besonders zu betonen, daß die bisher entwickelte Theorie nicht erfordert oder beweist, daß die Eigenschaften eines und nur eines Elementes beobachtet werden, sondern daß sie nur eine solche Auffassung zuläßt. Tatsächlich treten ja auch bei der einfachsten Betätigung eines Sinnesorgans stets eine ganze Anzahl von Elementen in Tätigkeit, die in einer Neuronkette hintereinander geschaltet sind. So erstreckt sich der Vorgang der Erregung des Auges, wenn er zum Bewußtsein gelangt, auf mindestens fünf Elemente, nämlich auf eine Stäbchen- oder Zapfenzelle, eine bipolare Ganglienzelle der inneren Körnerschicht der Netzhaut, eine Zelle des Ganglion Nervi optici, eine Ganglienzelle im Mittelhirn und mindestens noch eine Zelle in der Sehsphäre des Occipitallappens. Die Fragen, wie sich die Eigenschaften der einzelnen Elemente an der beobachteten Gesamtleistung der Neuronkette beteiligen, ob die Eigenschaften, die wir dem System beilegen, das wir als einheitlich auffassen, wirklich die Eigenschaften eines Elementes der Neuronkette sind oder ob sie auf verschiedene Elemente verteilt sind, alle diese Fragen werden erst später behandelt werden können.

1. Das Verschwinden der Erregung.

Die bisher entwickelte Theorie gestattet die Berechnung der Erscheinungen, die beim Schwinden einer Erregung nach der Unterbrechung des Reizes zu erwarten sind. Die Grundgleichung der Reizvorgänge,

$$y = \frac{q}{r(p+q)} \left[ap + \frac{c \cdot r \cdot e^{-(p+q)t}}{r-p-q} + d \cdot e^{-rt} \right] \quad (1)$$

beschreibt ja das Schwinden der Erregung ebensogut wie ihr Anklängen und ihren Verlauf. Die jeweilige Konzentration der Erregungsstoffe, die maßgebend für den Zustand des Systems ist, wird durch die Gleichung (1) festgelegt, denn diese Konzentration ist y .

Da die Reaktionskonstante q nur von der jeweiligen Reizstärke abhängt, und diese beim Aufhören der Reizung gleich Null wird, muß q sogleich den Wert annehmen, den es im Grundumsatze hat, d. h. für das Menschenauge den Wert $q = 0,01$.

Der Diffusionskoeffizient r hat dagegen im Anfange des Schwindens der Erregung noch den Wert, den er am Ende der Reizung hatte, und den wir für das Auge ausdrücken konnten durch die Gleichung

$$r = 0,1 [1 + 0,000012 (y - 9,9) J (1 - e^{-\varphi t})].$$

Er kehrt erst allmählich, in gleichsam elastischer Weise, zu dem Werte zurück, den er im Grundumsatz hatte.

Für die Betrachtung der Erscheinungen des Schwindens der Erregung können wir r als unveränderlich ansehen, denn in der kurzen

Zeit, die dieser Vorgang erfordert, macht sich die sehr langsam verlaufende Abnahme von r noch nicht bemerkbar. Der Zustand, der sich unter der Wirkung des Reizes ausgebildet hat, ist jetzt als Anfangszustand für den Vorgang des Verschwindens der Erregung zu betrachten, d. h. die beiden Integrationskonstanten c und d sind mit Hilfe der Werte von x und y zu berechnen, die am Ende der Reizung bestanden.

Die Erregung des peripheren Elementes ist verschwunden, wenn sich die Konzentration der Erregungsstoffe (y) nicht mehr merklich von der Konzentration unterscheidet, die sie im Grundumsatz hat. Für das Auge ist dieser Grundumsatzwert von $y = 9,9$ und die Unterschiedsschwelle ist 0,99, so daß die Erregung unmerklich wird, wenn $y = 10,89$ geworden ist.

Wir wollen annehmen, der Reiz habe unendlich lange eingewirkt, d. h. volle Umstimmung erzielt, und werde nun unterbrochen. Es soll angegeben werden, innerhalb welcher Zeit y von dem Werte y_{∞} , den es am Ende der Reizung hatte, auf den Wert 10,89 absinkt. Die Berechnung erfolgt nach der Gleichung

$$y = \frac{0,0099 \left[100 + \frac{c \cdot r \cdot e^{-1,01t}}{r - 1,01} + d \cdot e^{-rt} \right]}{0,1[1 + 0,000012(y_{\infty} - 9,9)J]}$$

Tabelle 1.

Reiz- stärke J	Wert von y am Ende der Reizung $y_{\infty} =$	Wert von r am Ende der Reizung $r =$	Integrations- konstanten		Zeit bis zum Ver- schwinden der Erregung		Kleinsten Wert von y im Abkling. $y_{\min}$
			$c =$	$d =$	theoretisch $t =$	in Sekunden	
100	92	0,1094	— 8,6	+ 1748,1	45	0,099	9,08
500	122	0,1674	— 28,3	+ 1949,4	18,9	0,0415	5,92
1 000	117	0,228	— 45,5	+ 2566,7	12,4	0,0272	4,35
10 000	74	0,870	— 92,99	+ 5821,0	2,28	0,0050	1,14

In Tabelle 1 sind die Resultate für eine Anzahl von Reizstärken berechnet. Die Zeiten bis zum Schwinden einer merklichen Erregung sind im vorletzten Stabe in Sekunden angegeben. Die absoluten Zeiten sind wieder unter Annahme einer theoretischen Zeiteinheit von 2,2 σ berechnet. Es ist leicht zu erkennen, daß diese Zeiten mit wachsender Reizstärke sehr rasch abnehmen, und daß auch die höchsten Werte die Dauer von $\frac{1}{10}$ Sekunde nicht erreichen.

Hat der Reiz weniger lange eingewirkt, so daß r noch nicht seinen größten Wert erreicht hat, so dauert es länger, bis im Abklingen der Wert $y = 10,89$ erreicht ist, doch geht die längste Zeit, die zum Schwinden der Erregung nötig ist, nur um etwas mehr als 50% über die längste Zeit hinaus, die wir bei unendlich langer Einwirkung des umstimmenden

Reizes berechnet haben. Dabei besteht aber der wichtige Unterschied, daß die Reize um so länger zum Abklingen brauchen, je stärker sie sind.

Wir können wieder an einem Grenzfall die Verhältnisse deutlich machen. Nehmen wir einmal an, daß gar keine Umstimmung stattfindet, bzw. daß die Umstimmung während der Zeit, die nötig ist, um die volle Reizwirkung zu entwickeln, noch unmerklich sei, was nahezu zutrifft, so können wir angeben, wie lange es nun dauert, bis die Konzentration der *R*-Stoffe, die unter der Wirkung der Reize die Werte $y = 50, 100$ usw. erreicht hat, bis zu dem Werte 10,89 abgeklungen ist.

Die folgende Zusammenstellung gibt die erforderlichen Daten.

Tabelle 2.

Reizintensität J	Wert von y	Zeit des Abklingens	
		theoretisch	in Sekunden
21,6	50	39,2	0,087
101	100	45,0	0,100
485	200	52,3	0,117
5000	500	61,9	0,137
∞	1000	69,0	0,152

Die längste Zeit, die überhaupt zum Schwinden der Erregung erforderlich sein könnte, wäre die, die hinreicht, um eine Erregung, die y auf 1000 steigert und dabei $r = 0,1$ ließe, zum Verschwinden zu bringen. Ihre Länge würde $t = 69$, d. h. 0,152 Sekunden betragen. Alle wirklich feststellbaren Zeiten müssen merklich kürzer sein als diese Zeit. Die längsten Zeiten für das Verschwinden der Erregung muß man erhalten, wenn starke Lichtreize sehr kurze Zeit hindurch auf das dunkeladaptierte Auge einwirken (Blitze in der Nacht), da dann bei hohen Werten von y die Größe von r noch keine beträchtliche Zunahme erfahren hat.

Es liegen keine exakten experimentellen Angaben darüber vor, wie lange das Schwinden der Erregung dauert. Die zahlenmäßigen Angaben, die hier gemacht werden, müssen also als Vorhersagen angesehen werden. Aus den Beobachtungen kann man wohl nur qualitativ schließen, daß die Dauer des Schwindens der Erregung sehr kurz ist, und daß bei starken Reizen die Erregung mit größerer Geschwindigkeit absinkt als bei schwachen.

Daß die längsten Zeiten, die das Schwinden der Erregung nach starken, kurz dauernden Reizen erfordert, kürzer als $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{6}$ Sekunde sein müssen, geht aus den Beobachtungen über den zeitlichen Abstand des sekundären Bildes von dem primären hervor. Dieser Abstand beträgt $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{6}$ Sekunde und enthält dabei das Anklingen sowie das Schwinden der Erregung und ein Dunkelintervall, das nur bei starken Reizen sehr klein wird oder ganz schwindet.

Daß die absoluten Zeitwerte für das Schwinden des Erregungs-

zustandes, wie sie hier berechnet sind, nur dann gelten würden, wenn wir es beim Sehen mit der Tätigkeit eines einzigen reizbaren Systems zu tun hätten, und welche Verwickelungen sich daraus ergeben, daß dies nicht der Fall ist, kann erst weiter unten bei der Betrachtung der Merkbarekeit von Lichtlücken näher begründet werden.

2. Die Wiederherstellung der Erregbarkeit.

Wenn unter der erregenden und umstimmenden Wirkung eines konstanten Dauerreizes sich ein Gleichgewichtszustand herausgebildet hat und die Reizung nun unterbrochen wird, so bleibt nach dem Verschwinden der Erregung das periphere Sinneselement in einem Zustande verminderter Erregbarkeit zurück. Es dauert dann eine geraume Zeit, bis die frühere Erregbarkeit wieder erreicht ist.

Nach unserer Theorie besteht der Vorgang der Erholung, der Wiederherstellung der normalen Erregbarkeit darin, daß die Größe r , der Diffusionskoeffizient für die R -Stoffe durch die Grenzschicht des Reizraumes, der unter der Wirkung der Reize und der erhöhten Konzentration der R -Stoffe größer geworden war, wieder zu seinem ursprünglichen Wert — in gleichsam elastischer Weise — zurückkehrt.

Die einfachste Annahme, die man über den zeitlichen Verlauf dieser Rückkehr zum früheren Zustande, zum Zustande des Gleichgewichts im Grundumsatz, machen kann, ist die, daß die Geschwindigkeit der rückläufigen Veränderung in jedem Augenblick der Größe der noch bestehenden Veränderung, d. h. also der Entfernung vom Gleichgewichtszustande direkt proportional ist.

Wir nehmen also an, daß r durch eine Funktion von der Form $r' = r_0 + (r - r_0)e^{-kt'}$ ausgedrückt werden kann, wenn wir mit r' den Wert von r während der Erholung bezeichnen. Es bedeutet t' die Erholungszeit, t die Zeit, während deren der Reiz eingewirkt hat, und r den Wert, den der Diffusionskoeffizient am Ende der Reizung angenommen hat. Dieser Wert ist für das Auge bestimmt durch die Gleichung

$$r = 0,1[1 + 0,000012(y - 9,9)J(1 - e^{-\varphi t})],$$

in der

$$\varphi = \frac{0,013 t}{\sqrt{J(y_{\infty} - 9,9)}}$$

ist. Der Wert von r_0 ist für das Auge 0,1.

Wir könnten nach einer solchen Gleichung den Wert von y für beliebige Zeiten der Erholung berechnen und daraus den Wert von J , der in jedem Augenblick der Erholung hinreicht, um eine Schwellenreizung zu bewirken. Es ist aber in diesem Falle einfacher, von der Erwägung auszugehen, daß die Reizintensität, die eine Schwellenreizung macht, eine Exponentialfunktion der Erholungszeit sein muß.

Die Erregbarkeit messen wir durch den reziproken Wert der eben wirksamen Reizintensität und wollen sie mit γ bezeichnen. Sie muß gleichfalls eine Exponentialfunktion der Zeit sein, und wir kommen dann zu folgender Form des Zeitgesetzes der Erholung:

$$\gamma = 1 + B(1 - e^{-kt}) \quad (1)$$

Hier bedeutet $(1 + B)$ die Erregbarkeit, die nach unendlich langer Zeit (im Gleichgewichtszustande) im Grundumsatz erreicht wird.

Die Zeit t bedeutet die Zeit der Erholung. Sie sollte theoretisch von dem Augenblick an gemessen werden, in dem die Erregbarkeit im Abklingen der Erregung ihren tiefsten Punkt erreicht hat. Die Erregbarkeit in diesem Augenblick $t = 0$ gilt als Einheit. Messen wir hingegen die Zeit von dem Augenblick an, in dem der Reiz aufhört, so begehen wir einen Fehler, der aber beim Auge praktisch völlig belanglos ist, da ja — wie oben gezeigt — die Zeit des Absinkens von y sehr kurz ist.

Zur Prüfung der Brauchbarkeit unserer Gleichung der Erholung eignen sich die Zahlen über die Adaptationsfähigkeit der Fovea centralis, die Dittler¹⁾ mitgeteilt hat.

Nach der Kurve des Verlaufs der Dunkeladaptation, die er (S. 174) gibt, läßt sich die folgende Tabelle 3 aufstellen. Nennen wir die Erregbarkeit zur Zeit Null 1,0, so ergeben sich die beiden ersten Stäbe der Tabelle 3.

Der dritte Stab ist berechnet nach der Gleichung

$$\gamma = 1 + 35(1 - e^{-0,0286t}) .$$

Die Zeit t ist in Minuten ausgedrückt. Würden wir die Zeit in theoretischem Maß ausdrücken, so wäre die Beizahl von t gleich 0,00000 105, da eine Minute gleich 27 270 theoretischen Zeiteinheiten ist.

Tabelle 3. Dunkeladaptation der Fovea centralis.

Zeit in Minuten t	Erregbarkeit γ in Vielfachen des Anfangswertes	
	beobachtet	berechnet
0	1,0	1,0
1,5	2,5	2,4
3,0	4,0	3,8
5,0	5,0	5,6
10,0	7,8	9,8
15,0	11,0	13,3
30,0	20,0	21,1
∞	—	36,0

Wie die gute Übereinstimmung zwischen Beobachtung und Rechnung zeigt, verhält sich in der Tat die Fovea centralis bei der Dunkel-

¹⁾ K. Dittler und J. Koike, Über die Adaptationsfähigkeit der Fovea centralis. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. **46**, 166—178. 1912.

adaptation so, wie unsere einfachste Annahme es voraussetzte. Die höchste Erregbarkeit, die sie nach unendlich langer Zeit erreichen kann, ist 36,0 mal so groß, wie die Erregbarkeit nach längerer Einwirkung von hellem Tageslicht. Die Kennzahl der Kurve ist 0,0286 (d.h. $\frac{1}{35}$). Nach 30 Minuten ist die Erregbarkeit erst auf das 21fache des Anfangswertes gestiegen, hat also noch nicht viel mehr als die Hälfte (58%) des Weges zum Gleichgewicht zurückgelegt. Wäre die Untersuchung über längere Zeiten ausgedehnt worden, so würde der Wert 36 oder 35, der praktisch etwa die Grenze der Erregbarkeitssteigerung darstellen würden, nach 100 bzw. 180 Minuten gefunden worden sein.

Die Theorie erfordert also, daß die Dunkeladaptation erst nach etwa 2 Stunden nahezu, aber noch nicht vollständig vollendet ist, und daß die Erregbarkeit dann etwa das 35fache des Wertes zu Beginn der Dunkeladaptation beträgt. Diese theoretischen Forderungen stimmen aufs beste mit den Erfahrungen Auberts über den Verlauf der Erregbarkeitssteigerung des Auges überein. Er fand, daß die Lichtempfindlichkeit des Auges in den ersten Minuten sehr schnell, dann immer langsamer zunimmt, und nach etwa 2 Stunden, wenn auch nicht vollständig, so doch annähernd ein Maximum erreicht, das die Lichtempfindlichkeit zu Beginn der Dunkeladaptation um das 35—36fache übertrifft.

Piper hat in seinen ausgedehnten Studien über Dunkeladaptation diese Ergebnisse Auberts abgelehnt, einmal weil die Methodik physikalisch nicht einwandfrei sei, dann aber weil Aubert bei seiner Anordnung die Fovea centralis und paracentrale Netzhautteile benutzt habe. Die letzte Bemerkung ist durchaus richtig, und so war es falsch, diese Erfahrungen als gültig für die ganze Netzhaut anzusehen. Da sie aber mit den neuen Untersuchungen über den Verlauf der Dunkeladaptation der Fovea centralis gut übereinstimmen, scheinen die Mängel der Technik doch nicht derart gewesen zu sein, daß sie das Hauptergebnis gefälscht gätten.

Wir müssen also für die Fovea centralis die Aubertsche Adaptationsregel als richtig ansehen.

Um so bemerkenswerter erscheinen nun Pipers¹⁾ Untersuchungen über die Dunkeleinstellung der Netzhautperipherie. Für sie gilt nicht die Regel, daß die Lichtempfindlichkeit zuerst rasch und dann immer langsamer zunimmt, sondern hier steigt die Erregbarkeit zuerst langsam (etwa während der ersten 7—8 Minuten), dann rasch, und endlich erreicht die Kurve des Adaptationsverlaufs nach 40—60 Minuten eine Strecke, in der sie über sehr lange Zeit äußerst langsam, aber

¹⁾ H. Piper, Über Dunkeladaptation. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane **31**, 161—214. 1903.

stetig immer weiter steigt. Nach 40—60 Minuten beträgt die Lichtempfindlichkeit erst 50—66% des Wertes, der nach 8stündigem Aufenthalte im Dunkeln erreicht wird und der als Grenzwert zu betrachten ist.

Der Umfang der Adaptation ist schon nach etwa einer Stunde sehr viel größer als bei der Fovea. Piper fand die Erregbarkeit auf das 1418fache, ja bis auf das 8393fache des Wertes zu Beginn des Versuchs (bei Helladaptation) gesteigert, woraus zu entnehmen ist, daß nach 8 Stunden Werte zu erwarten sind, die die Erregbarkeit bei Helleinstellung um das 2100—16 800fache übertreffen würden.

Diese Angaben beziehen sich auf die Adaptationsbreite bei binokularer Beobachtung von Objekten, die unter einem Winkel von 26° erschienen. Aus Pipers weiteren Untersuchungen über den Einfluß, den die Beobachtung mit einem oder beiden Augen und die Größe des erleuchteten Feldes auf Verlauf und Umfang der Adaptation haben, können wir wichtige Anhaltspunkte für die theoretische Analyse seiner Versuche gewinnen.

Der Verlauf der Dunkeladaptation bei Beobachtung mit einem und mit beiden Augen unterscheidet sich in den ersten Minuten nicht meßbar, erst nach etwa 10 Minuten nimmt die Lichtempfindlichkeit bei binokularer Beobachtung merklich stärker zu als bei monokularer, und nach etwa 30 Minuten ist die Empfindlichkeit bei Beobachtung mit beiden Augen doppelt so hoch wie für das einzelne Auge.

Es findet also eine Summation der Einwirkungen statt, die die beiden Augen treffen, und diese Summation ist praktisch vollständig, wenn die Erregbarkeit genügend hoch ist, während sie bei geringer Erregbarkeit unmeßbar gering wird. Es handelt sich dabei um die Summation unterschwelliger Reize.

Nach einer Stunde ist die Summation schon lange vollständig. Wenn bei Beobachtung mit beiden Augen die Erregbarkeit nach einer Stunde auf das 1418—8393fache steigt, so sind demnach bei Beobachtung mit einem Auge nur Werte von 709—4196 zu erwarten und nach 8 Stunden als Grenzwerte 1050—8400.

Diese Zahlen gelten für quadratische Felder, deren Diagonale unter einem Winkel von 26° (Seite 18°) erscheint. Wählt man die Felder kleiner, so werden auch die endgültigen Werte der Erregbarkeit geringer, und zwar fand Piper, daß sich der Reizwert von Feldern, deren Seiten zwischen 18° und 1,8° wechseln, wie die Seitenlänge der Felder verhält. Es war von vornherein zu erwarten, daß diese Beziehung nur innerhalb gewisser Grenzen gelten würde. Das haben denn auch die Untersuchungen von Henius und Fujita (*Zeitschr. f. Sinnesphysiol.* 43. 1909) bestätigt.

Eine theoretische Ableitung der Form der Abhängigkeit der Helligkeit von der Flächengröße (bei der Dunkeladaptation) kann zur Zeit

noch nicht gegeben werden, ist aber auch für die hier behandelte Aufgabe nicht notwendig.

Ein Feld von $1,8^\circ$ Seitenlänge läßt die Erregbarkeit bei Dunkeladaptation nur auf $\frac{1}{10}$ des Wertes steigen, den man bei 18° Seitenlänge erhält. Bei einem solchen kleinen Felde steigt also die Erregbarkeit nach 8 Stunden bei monokularer Beobachtung nur auf das 105 bis 840fache des Anfangswertes, nach einer Stunde beträgt die Steigerung das 71—420fache.

Unter diesen Bedingungen steigt also die Erregbarkeit eines peripheren Netzhautteils nur 2,9—23,3 mal stärker als die eines (noch kleineren) Feldes, das im Bereich der Fovea centralis liegt.

Es ist weiter noch die Erfahrung wichtig, daß die Wirkung der verschiedenen Feldgrößen auf den Verlauf der Dunkeladaptation in der ersten Minute ebensowenig meßbar hervortritt wie die Wirkung der binokularen Beobachtung. Erst nach einigen Minuten steigt die Lichtempfindlichkeit bei Verwendung großer Felder merklich rascher als bei kleinen Reizfeldern.

Bei Helladaptation hat die binokulare Betrachtung keinen meßbaren Einfluß auf die Helligkeit eines Lichtes. Die Feldgröße übt einen Einfluß aus, der bei sehr kleinen Feldern ($< 1^\circ$) bedeutend, bei Feldgrößen von $1\text{—}3^\circ$ erheblich und bis zu etwa 10° hin eben noch merklich ist¹⁾.

Aus diesen Erfahrungen geht deutlich hervor, daß wir in der hohen Steigerung der Erregbarkeit der Netzhautperipherie, die man bei Benutzung großer Felder und Beobachtung mit beiden Augen feststellen kann, die Summation der Wirkung einer großen Anzahl reizbarer Elemente vor uns haben.

Es handelt sich mindestens um drei Gruppen von Elementen: 1. die peripheren reizbaren Elemente (die Stäbchenzellen der Netzhautperipherie), 2. die Elemente, durch deren Vermittlung die Beeinflussung der einzelnen Teile des Körpersehfeldes zustande kommt, die wir in der Wirkung der Größe des erleuchteten Feldes auf die Helligkeit sehen, und 3. die Elemente, die die Summation der Eindrücke vermitteln, die von den beiden Augen ausgehen und deren Wirkung in der verschiedenen Helligkeit monokular und binokular aufgefaßter Lichteindrücke zur Beobachtung kommt.

Jedes Element dieser drei Gruppen befindet sich bei Beginn der Dunkeladaptation in einem Zustande herabgesetzter Erregbarkeit und gewinnt bei längerem Dunkelaufenthalt allmählich seine maximale Erregbarkeit zurück. Wir können wieder die nach der Theorie nächstliegende Annahme machen, daß die Erregbarkeit jedes Elementes erst

¹⁾ Siehe Henius, Zeitschr. f. Sinnesphysiol. 43, 99—122. 1909 und Fujita, ebenda S. 243—254.

rasch und dann immer langsamer zunimmt. Um einen theoretischen Ausdruck für den zeitlichen Verlauf der Dunkeleinstellung zu gewinnen, ist dann noch eine Annahme über die Art der Summation der Reize nötig.

Die Erfahrung lehrt, daß bei voller Helladaptation die Summation unmerklich, also Null, ist. Je weiter die Dunkeladaptation fortschreitet, um so stärker wird die Summation.

Schon nach etwa 30 Minuten summieren sich die Eindrücke beider Augen quantitativ. Wenn also die Helligkeit eines binokularen Eindruckes zur Zeit Null, d. h. im Beginn der Dunkeladaptation gleich der Helligkeit des monokularen Eindruckes ist, so ist sie nach 30 Minuten gleich dem monokularen Eindruck mal 2,0.

Die monokulare Empfindlichkeit muß also mit einem Faktor multipliziert werden, der die Form hat $(2 - e^{-xt})$. In ganz entsprechender Weise muß die Summation zum Ausdruck kommen, die innerhalb eines Reizfeldes stattfindet. Der Faktor, mit dem die Empfindlichkeit des einzelnen reizbaren Elementes multipliziert werden muß, um die Lichtempfindlichkeit bei Reizung mit einem Reizfeld bestimmter Größe zu bekommen, hat die Form $[1 + B(1 - e^{-x't})]$. Hier bedeutet B einen Faktor, der von der Größe des Feldes abhängt.

Die Beizahlen der Zeit, die Werte x und x' , müssen einerseits von den Eigenschaften des reizbaren Systems und andererseits von der Erregbarkeit der Elemente abhängen, die dem System Reizimpulse zusenden.

Bezeichnen wir die Lichtempfindlichkeit des einzelnen peripheren Sinneselementes als α , so können wir sie nach den Erfahrungen an der Fovea centralis durch die Gleichung darstellen:

$$\alpha = [1 + A(1 - e^{-xt})]. \quad (2)$$

Hier bedeutet $(1 + A)$ das höchste Vielfache der Erregbarkeit zu Anfang der Dunkeladaptation, das nach beliebig langem Aufenthalt im Dunkeln erreicht wird. Bezeichnen wir die Lichtempfindlichkeit des einzelnen Auges unter Berücksichtigung der Wirkung der Elemente, die die gegenseitige Beeinflussung der Teile in einem Reizfelde vermitteln, als β , so wäre zu erwarten, daß wir sie darstellen können durch die Gleichung

$$\beta = \alpha [1 + B(1 - e^{-x' \cdot k' t})]. \quad (3)$$

B ist abhängig von der Feldgröße, α bedeutet den Ausdruck, den wir eben (Gleichung 2) entwickelten.

Bezeichnen wir endlich mit γ die Lichtempfindlichkeit des binokularen Sehapparates, so können wir sie unter Berücksichtigung der Summation der Eindrücke beider Augen darstellen durch die Gleichung

$$\gamma = \beta [2 - e^{-k' \beta t}]. \quad (4)$$

Für die Zahlenwerte der Größen, die in den Gleichungen 2—4 vorkommen, haben wir eine Reihe von Anhaltspunkten, die aus der Beobachtung entnommen sind. Nur für die Größe A in Gleichung 2 fehlt zunächst jeder Anhalt. Wir setzen $A = 100$, ein Ansatz, dessen Berechtigung sich weiter unten zeigen wird.

Die Größe der Beizahl k in Gleichung 2 läßt sich leicht aus der Angabe ermitteln, daß nach 40—60 Minuten die Elemente der Peripherie 50—60% ihrer größten Empfindlichkeit erreicht haben. Danach muß $k = 0,017$ — $0,026$ sein, also im Mittel $0,020$. Wir erhalten also die Gleichung

$$\alpha = 1 + 100[1 - e^{-0,020 t}] . \quad (5)$$

In der Gleichung 3, die die Größe β , d. h. die monokulare Lichtempfindlichkeit, darstellt, ist der Wert von B aus den Versuchen bekannt. Für ein quadratisches Feld von 18° Seitenlänge liegt B bei den verschiedenen Augen zwischen den Werten $1050/100$ und $8400/100$, also zwischen 10,5 und 84. Wir wollen die Werte von β für die Fälle berechnen, in denen $\beta = 21$, $= 42$ und $= 84$ ist.

Die hohen Werte für B gelten für die Augentypen (Typus I), die rasch an Empfindlichkeit zunehmen und hohe Endwerte erreichen, die niederen für die Augen, bei denen der Umfang der Adaptation gering ist, und die Zunahme der Empfindlichkeit langsam erfolgt (Typus II).

Die Größe k' ergibt sich aus der experimentell festgestellten Tatsache, daß die Einwirkung, die die Flächengröße hat, bereits nach einer Stunde zur vollen Entwicklung gelangt ist. Demnach muß der Ausdruck $\alpha \cdot k' t$ für $t = 60$ etwa den Zahlenwert 4,0 haben. Für $t = 60$ ist $\alpha = 71$, so daß sich $k' = 0,00094$ ergibt. Die Größe β , d. h. die monokulare Lichtempfindlichkeit bei Prüfung mit einem Reizfelde von 18° Seitenlänge, wird demnach dargestellt durch die Gleichung

$$\beta = \alpha[1 + B(1 - e^{-\alpha 0,00094 t})] . \quad (6)$$

In ganz entsprechender Weise berechnet sich die Beizahl k'' der Gleichung 4. Da die Summation der Eindrücke beider Augen schon nach einer Dunkeladaptation von 30 Minuten praktisch vollständig ist, muß der Ausdruck $k'' \cdot \beta \cdot t$ für $t = 30$ etwa den Zahlenwert 4,0 haben. Für $t = 30$ ist β , je nachdem $B = 21$, $B = 42$ oder $B = 84$ ist $\beta = 745$, $\beta = 1470$, $\beta = 2900$, so daß k'' wird: $k'' = 0,000178$, $k'' = 0,00009$, $k'' = 0,000046$. Die binokulare Lichtempfindlichkeit γ ist also für $B = 42$.

$$\gamma = \beta[2 - e^{-\beta 0,00009 t}] . \quad (7)$$

In der folgenden Tabelle 4 sind die Werte für α , β und γ für eine Reihe von Zeitpunkten und für $B = 21$, 42 und 84 berechnet.

Abb. 1 zeigt den so berechneten Verlauf der monokularen (Kurve a in Abb. 1) und binokularen (Kurve b in Abb. 1) Dunkeladaptation für $B = 21$, und den Verlauf der binokularen für $B = 42$ (Kurve c).

Tabelle 4.

Zeit in Minuten t	$\alpha = 1 + 100(1 - e^{-0,02t})$	$B=21$		$B=42$		$B=84$	
		$\beta = \alpha [1 + 21(1 - e^{-\alpha \cdot t \cdot k})]$ $k=0,00094$	$\gamma = \beta \cdot (2 - e^{-\beta \cdot t \cdot k'})$ $k'=0,000178$	$\beta = \alpha [1 + 42(1 - e^{-\alpha \cdot t \cdot k})]$ $k=0,00094$	$\gamma = \beta (2 - e^{-\beta \cdot t \cdot k'})$ $k'=0,00009$	$\beta = \alpha [1 + 84(1 - e^{-\alpha \cdot t \cdot k})]$ $k=0,00094$	$\gamma = \beta (2 - e^{-\beta \cdot t \cdot k'})$ $k'=0,000046$
1	3,0	3,18	3,18	3,36	3,36	3,75	3,75
2	5,0	5,98	5,98	6,98	6,98	8,9	8,9
5	11,0	23,1	24	35	36	59,5	61
10	19,0	84,2	102	152	183	281	340
15	27,0	208,0	300	390	560	760	1080
20	34,0	370	640	715	1230	1400	2410
30	46,0	745	1490	1470	2920	2900	5780
40	56,3	1110	2220	2150	4300	4230	8460
50	64,0	1350	2700	2630	5260	5200	10400
60	71,0	1550	3100	3000	6000	5900	11800
100	87,5	1920	3840	3750	7500	7380	14760
∞	100	2222	4444	4343	8686	8484	16968

Die Tabellen wie die Kurven lassen deutlich erkennen, daß die wesentlichen Merkmale des Verlaufs der Dunkeladaptation der Netzhautperipherie durch die entwickelte Formel richtig dargestellt werden. Die Empfindlichkeit nimmt in den ersten Minuten langsam zu, dann sehr rasch, und endlich, wenn die Adaptationszeit länger als 40—60 Minuten wird, wieder langsam bis zu dem Grenzwert, der erst nach mehreren Stunden erreicht wird.

Bei den großen Abweichungen, die der Verlauf der Kurve der Dunkeladaptation bei den verschiedenen Versuchspersonen hat, könnten wir uns mit dieser Überein-

Abb. 1. Verlauf der Dunkeladaptation: a) für monokulare Beobachtung und kleines Reizfeld, b) für binokulare Beobachtung und kleines Reizfeld, c) für binokulare Beobachtung und größeres Reizfeld. *lim. a, b, c* bedeuten die Grenzwerte der Erregbarkeit, die nach unendlich langer Zeit erreicht werden würden. Als Abszisse Zeit in Min., als Ordinate Erregbarkeit in willkürlichen Einheiten.

stimmung zwischen Theorie und Beobachtung wohl begnügen, es macht aber doch den Eindruck, als ob ein typischer Unterschied zwischen Beobachtung und Rechnung besteht, und zwar insofern, als die beobachteten Kurven in der Zeit zwischen 10 und 20 Minuten noch steiler ansteigen als die berechneten und andererseits zwischen 60 und 120 Minuten flacher verlaufen. Der Grund hierfür erscheint nach den früheren theoretischen Untersuchungen über die Erregung des menschlichen Auges sehr verständlich. Wir fanden, daß die Zunahme des Diffusionskoeffizienten r nicht nur eine Funktion der Reizstärke J , sondern auch der jeweiligen Konzentration der R -Stoffe, d. h. eine Funktion von y ist. Es liegt daher sehr nahe, anzunehmen, daß der Rückgang der Veränderungen an r gleichfalls in seiner Geschwindigkeit von der jeweiligen Konzentration der R -Stoffe abhängt, und zwar derart, daß die rückläufige Veränderung um so rascher erfolgt, je geringer deren Konzentration, je kleiner y ist. Nach dem Verschwinden der Erregung erreicht y seinen kleinsten Wert, die rückläufige Veränderung von r müßte also am raschesten erfolgen und dann im weiteren Verlauf der Wiederherstellung der Erregbarkeit immer langsamer werden. Da wir diesen Einfluß unberücksichtigt gelassen haben und mit einem konstanten mittleren Geschwindigkeitsfaktor gerechnet haben, muß die berechnete Kurve zuerst langsamer und später rascher ansteigen als die beobachtete. Die rechnerische Durchführung dieser Theorie wäre sehr schwierig und würde uns kaum in allgemeiner Erkenntnis fördern, weshalb sie nicht weiter verfolgt werden soll.

3. Die Nachbilder.

Die Betrachtungen über die Wiederherstellung der Erregbarkeit, über die Dunkeladaptation der Fovea centralis und der Netzhautperipherie gaben von einfachen, der Theorie entsprechenden Voraussetzungen aus die Beobachtungstatsachen in völlig befriedigender Weise wieder. Wenn man aber genauer nachsieht, was für Erscheinungen nach Beendigung einer Dauerreizung zu erwarten wären, so ergibt sich eine Forderung, die mit den tatsächlichen Beobachtungen durchaus nicht übereinstimmt.

Gehen wir wieder von unserem Modell aus und betrachten den Zustand, in den es übergeht, wenn eine Dauerreizung unterbrochen wird, so können wir angeben, wie stark die Erregbarkeit unmittelbar nach dem Ende der Reizung herabgesetzt sein muß.

Die Betrachtung gestaltet sich folgendermaßen: Am Ende der Dauerreizung hat r den Wert $r = r_0[1 + k(y_\infty - y_0)J]$ erreicht. Setzen wir die Konstanten für das Auge ein, wie sie sich in den bisherigen Untersuchungen bewährt haben¹⁾, so ist

$$r = 0,1[1 + 0,000012(y_\infty - 9,9)J].$$

¹⁾ Siehe V. Mitteilung. Archiv f. d. ges. Physiol. **175**, 371—397. 1919.

Die Reaktionskonstante q nimmt nach dem Ende der Reizung sogleich den Wert $q_0 = 0,01$ an, den sie im ungereizten Zustande hat.

Würde sich r während der Zeit des Absinkens von y nicht ändern, so ist leicht zu berechnen, wie tief y von dem Wert y_∞ aus sinkt, bis ein neuer Gleichgewichtszustand erreicht ist. Der Wert, den y in diesem neuen Gleichgewichtszustande hat, ist

$$y = \frac{100 \cdot q}{r(1 + q)} = \frac{0,99}{r}.$$

Es läßt sich dann weiter leicht berechnen, wie groß die Reizintensität J sein muß, die bei diesem Zustande des Systems eine eben merkliche Reizung bewirkt: Eine eben merkliche Erregung soll beim Auge eintreten, wenn die Konzentration der R -Stoffe $= 9,9 + 0,99$, d. h. $= 10,89$ geworden ist. Es muß also die Gleichung gelten:

$$10,89 = \frac{100 \cdot q_0(1 + J)}{r[1 + q_0(1 + J)]}.$$

Da $q_0 = 0,01$ ist, ergibt diese Gleichung nach J aufgelöst

$$J = \frac{10,89 r}{1 - 0,1089 r} - 1.$$

Vom Zustande des Grundumsatzes aus, wenn $y = 9,9$ ist, ist der Schwellenreiz $J = 0,12$. Die Herabsetzung der Erregbarkeit durch eine vorangegangene Reizung kann man demnach leicht durch das Verhältnis ausdrücken, in dem der Reiz $0,12$ zu dem Schwellenreiz steht, der sich für den Zustand nach dem Aufhören einer Dauerreizung berechnet.

Die folgende Tabelle 5 enthält alle Zahlen, die zu einer Übersicht über die Verhältnisse erforderlich sind.

Tabelle 5.

$J =$	$y_\infty =$	$r =$	$y' =$	$R_s =$	Erregbarkeit 1:
0	9,9	0,1	9,9	0,12	1,0
100	90,0	0,108	9,2	0,22	1,84
1 000	127	0,217	4,59	1,44	12
10 000	78,4	0,783	1,26	8,4	70
16 000	70,0	1,00	0,99	12,0	100
100 000	35,6	2,6	0,38	38,8	322
$1 \cdot 10^6$	15,1	5,3	0,187	135	1 130
$10 \cdot 10^6$	10,8	9,1	0,109	9900	82 000

Der erste Stab gibt die Intensität des Reizes, der dauernd gewirkt hat. Der zweite Stab den Wert (y_∞), den y unter der Wirkung dieser Dauerreizung annimmt. Daraus berechnet sich nach der Gleichung

$$r = 0,1[1 + 0,000012(y_\infty - 9,9)J]$$

der Wert von r , den der dritte Stab bringt. Im vierten Stab ist der

Wert von y angegeben, auf den sich das System nach dem Aufhören der Reizung einstellt (bezeichnet als y'). Der fünfte Stab gibt den Wert des Schwellenreizes (R_s), wie er dem Zustande des Systems nach dem Abklingen entspricht. Im letzten Stabe endlich ist das Verhältnis der Erregbarkeit nach dem Ende einer Dauerreizung zu der Erregbarkeit im Grundumsatze angegeben.

Nach der theoretischen Rechnung soll die Erregbarkeit eines Netzhautelementes immer tiefer sinken, je höher die Reizintensität ist, mit der die Umstimmung vorgenommen wird. Nach der Einwirkung einer Reizintensität von etwa 16 000 soll die Erregbarkeit 1 : 100 der Erregbarkeit bei voller Dunkeladaptation sein, nach der Einwirkung von $J = 100\,000$ schon 1 : 322 und nach der Einwirkung von $J = 10^6$ soll sie 1 : 1130 sein.

Im vorigen Abschnitt war von einem solchen Einfluß der Vorbelichtung auf den Umfang der Adaptation nicht die Rede.

Piper hat in seinen schönen Untersuchungen gerade Wert darauf gelegt, daß es ein „physiologisches“ Helladaptationsmaximum gibt, und daß die Erregbarkeit in diesem Zustande nicht mehr merklich von der Lichtintensität abhängig ist, mit der die Vorbelichtung ausgeführt wird. In seinen Versuchen hielten sich die Versuchspersonen $\frac{1}{4}$ Stunde bis mehrere Stunden im Freien auf. Der Himmel war bald klar, bald mäßig bewölkt, die Versuche fanden im Sommer und Herbst statt. Die Schwankungen der Lichtintensität, die hierbei vorkamen, reichten nicht hin, um den Schwellenwert, der bei Beginn der Adaptationsversuche ermittelt wurde, merklich zu beeinflussen. Daß die Zeit des Verweilens im Freien ohne Einfluß war, erscheint uns als Forderung, da die kürzeste Zeit 15 Minuten betrug, und — wie früher ausgeführt — die Umstimmung schon nach etwa 3 Minuten praktisch vollständig ist¹⁾.

Vielleicht waren die Schwankungen der angewendeten Lichtintensität zu gering, um deutlich in Verschiebungen der Schwellenwerte zum Ausdruck zu kommen. Wenn es aber überhaupt möglich wäre, die Erregbarkeit nennenswert unter den Punkt herunterzudrücken, den Piper mit der gewöhnlichen Vorbelichtung erhielt, so müßte das nach Erweiterung der Pupille durch Homatropin gelingen, denn diese kommt in ihrem Erfolge einer Steigerung der Lichtintensität auf etwa das 6fache gleich. War die Erregbarkeit eines einzelnen Elementes vorher auf $\frac{1}{100}$ herabgesetzt ($J = 16\,000$), so müßte sie nach der Erweiterung der Pupille (J etwa gleich 100 000) auf $\frac{1}{322}$ herabgesetzt sein.

¹⁾ W. Lohmann, Zeitschr. f. Sinnesphysiol. **41**, 290—311, 1907 fand bei Umstimmung durch diffuses Tageslicht keine beträchtliche Abnahme der Erregbarkeit zwischen 6 und 10 Minuten. Der steile Absturz der Erregbarkeit erfolgt schon in den ersten 20 Sekunden.

Von einer solchen stärkeren Herabsetzung der Erregbarkeit bei sehr starker Belichtung war nichts zu bemerken, wohl aber trat eine andere Erscheinung auf. Es entwickelte sich ein Zustand der „Blendung“, der sich „weniger durch ein Höherrücken der Anfangsschwelle als durch das Auftreten überaus intensiver subjektiver Lichtnebel und Nachbilder und möglicherweise durch eine Verzögerung des Beginnes der Empfindlichkeitszunahme zu kennzeichnen scheint“¹⁾. Die Empfindlichkeitszunahme setzte in diesen Versuchen erst nach 5 Minuten ein. Eine solche Verzögerung im Beginn der Dunkeladaptation hatte auch Aubert nach längerem Anstarren einer blendend weißen Schneedecke beobachtet.

Wir treffen hier auf eine Erscheinung, die die bisherige Theorie nicht erklärt: die Erregbarkeit der Netzhautelemente scheint bei Vorbelichtung mit starken Lichtintensitäten nicht beliebig zu sinken, sondern einen Grenzwert zu erreichen, und zwar erfolgt die Begrenzung dadurch, daß Nachbilder auftreten und für einige Minuten die Bestimmung der Reizschwelle für äußeres Licht unmöglich machen. Aus den Eigenschaften der Stäbchen oder Zapfenzellen, wie wir sie bisher kennengelernt haben, ist ein solches Verhalten völlig unverständlich. Wir gelangen hier wieder an einen Punkt, wo die Annahme unabweisbar ist, daß in den Leistungen des Auges, wie wir sie beobachten, die Eigenschaften verschiedener physiologischer Elemente zum Ausdruck kommen. Diese Vorstellung, die im Sinne der v. Kriesschen Zonentheorie liegt, kann keine Theorie der Vorgänge im Auge entbehren. Es kann hier nicht die Aufgabe sein, eine allgemeine Theorie der Nachbilder zu entwickeln, die auf große, zur Zeit noch nicht überwundene Schwierigkeiten stößt, wohl aber muß gezeigt werden, daß die grundsätzliche Möglichkeit zum Verständnis der Erscheinung der (positiven) Nachbilder, wie sie uns hier begegnen, auf Grund meiner Theorie der Reizvorgänge sehr wohl besteht.

Da wir in den Veränderungen, die das periphere Sinneselement beim Abklingen einer Dauerreizung erfährt, nichts finden, was uns das Vorkommen von Nachbildern verständlich machen könnte, müssen wir daran denken, daß wir ja gar keine unmittelbare Kunde von dem Zustande dieses Systems erhalten, sondern daß die Zustandsänderung, die unter der Wirkung und Nachwirkung des Lichtes in den Außengliedern der Stäbchen und Zapfen vor sich geht, erst dadurch sinnlich erfahrbar wird, daß sie auf weitere, zentraler gelegene Systeme einwirkt, und diese verändert.

Wir wollen nur den einfachen Fall betrachten, daß der Erregungszustand der Stäbchen- oder Zapfenzelle auf eine mit ihr verbundene Nervenzelle einwirkt. Wie früher betont, müssen wir jede derartige

¹⁾ l. c. S. 173.

Wirkung eines erregbaren Elementes auf ein anderes als einen chemischen Reizvorgang auffassen. Die besonderen Möglichkeiten im Ablauf solcher chemischen Reizungen haben wir in der vorigen Abhandlung¹⁾ schon erörtert. Wir sahen sie besonders dadurch ausgezeichnet, daß schwache Reize den Wert von y verkleinern können, d. h. als Hemmung wirken können, während stärkere erregen und sehr starke endlich lähmen. Wir wollen jetzt annehmen, der Erregungszustand der Sinneszelle wirke auf ein reizbares System, dessen Eigenschaften dem Modellbeispiel ähnlich sein sollen, das wir in der vorigen Abhandlung²⁾ (S. 54ff.) durchgerechnet haben. Seine Eigenschaften seien gekennzeichnet durch die Werte

$$r = 0,01 [1 + J^{0,25}(1 - e^{-0,01 t})],$$

$$q = 0,1(1 + 0,1 J').$$

Da es sich zunächst nicht um den zeitlichen Verlauf der Erregung in diesem System handelt, können wir seinen Zustand für $t = \infty$ durch die Gleichung bestimmen:

$$y' = \frac{1000(1 + 0,1 J')}{(1 + J'^{0,25})(1 + 0,1(1 + 0,1 J'))}.$$

Der jeweilige Erregungszustand der Sinneszelle wirkt als Reiz auf dieses System ein. Bezeichnen wir mit J die Intensität des Lichtes, das als Reiz auf die Sinneszelle wirkt, und mit y die Konzentration der R -Stoffe in ihr, dann ist die Reizintensität, die die nächste Nervenzelle trifft, und die wir J' nennen wollen, eine Funktion von y . Wir können sie bestimmen durch die Gleichung

$$J' = k \cdot y.$$

k setzen wir = 0,455.

Ist die Lichtintensität $J = 0,0$, d. h. befindet sich das Auge im Dunkeln, so ist $y = 9,9$. Bei Abwesenheit des äußeren Reizes wirkt also auf die Nervenzelle ein Reiz J' , dessen Intensität wir nach der eben aufgestellten Gleichung durch den Zahlenwert

$$J' = 0,455 \cdot 9,9 = 4,50$$

ausdrücken. Unter der Wirkung eines solchen Reizes hat die Konzentration der R -Stoffe in der Nervenzelle — wir nennen sie y' — den Wert $y' = 514,85$. Dieser Konzentration entspricht subjektiv das dunkle Grau, das wir als Eigenlicht der Netzhaut bezeichnen. Eine Steigerung des Wertes von y' über 514,85 bedeutet subjektiv Helligkeit, eine Empfindung, die auf dem Weg von Dunkelgrau zum Weiß liegt; eine Herabsetzung muß dementsprechend als Schwarz empfunden werden.

¹⁾ Archiv f. d. ges. Physiol. **176**, 39—69. 1919.

²⁾ VI. Mitteilung. Archiv f. d. ges. Physiol. **176**, 39—69. 1919.

Der Lichtreiz von der Intensität $J = 0,00$, das Fehlen jeden objektiven Lichtes, läßt y' nur auf 514,85, auf den Wert sinken, den wir als Eigengrau der Netzhaut empfinden. Wie ist eine weitere Herabsetzung des Reizes J' möglich?

* Offenbar durch die Nachwirkung einer stärkeren Reizung mit Licht! Wir sahen ja oben (S. 273), daß nach dem Abklingen einer stärkeren Lichtreizung der Wert von y tiefer sinkt als 9,9, daß er nach einer Reizintensität von $J = 1080$ den Wert 4,40 annimmt, nach der Einwirkung eines Reizes $J = 10^6$ den Wert 0,187.

Berechnen wir nun, welchen Zahlenwert die Konzentration der R -Stoffe in der Nervenzelle (y') annimmt, wenn $J' = 0,455 \cdot 4,4 = 2,00$ und $J' = 0,455 \cdot 0,187 = 0,085$ wird.

Dem Werte $J' = 2,00$ entspricht ein $y' = 490$. Dem Werte $J' = 0,085$ entspricht ein $y' = 590$. Das ist ein sehr wichtiges Ergebnis: während bei völliger Dunkeladaptation und Abwesenheit alles äußeren Lichtes der Wert $y' = 514,85$ ist, wird er während der Zeit der Nachwirkung eines mittelstarken Reizes ($J = 1080$) niedriger, d. h. als Nachwirkung eines solchen Reizes muß Schwarz empfunden werden. Unter der Nachwirkung eines sehr starken Reizes ($J = 10^6$) aber sinkt y' nicht weiter, sondern nimmt höhere Werte an, als bei völliger Dunkelheit, es muß also als Nachwirkung sehr starker Reize Licht empfunden werden.

Hier haben wir die theoretische Erklärung der Nachbilder.

Wenn diese Ausführungen auch nicht eine vollständige Theorie der Nachbilder ergeben, so machen sie doch eine Anzahl von Tatsachen aus der Lehre von den Nachbildern so gut verständlich, daß es lehrreich ist, den Beispielsfall noch etwas näher durchzurechnen. Zunächst müssen wir feststellen, welchen Zahlenwert die Schwelle bei der Nervenzelle hat.

Die Überlegung, die uns zur Kenntnis dieser Größe verhilft, ist einfach: Der Schwellenreiz für das Sinneselement war $J = 0,12$, unter seiner Wirkung stieg die Konzentration der R -Stoffe in der Nervenzelle um 0,99 Einheiten, von 9,9 auf 10,89. Ein Reiz von der Intensität $J' = 0,45$ ($9,9 + 0,99$) = 4,95, der auf die Nervenzelle einwirkt, läßt die Konzentration y' hier von 514,85 auf 522,0, d. h. um 7,15 Einheiten steigen. Das ist die Unterschiedsschwelle für die Nervenzelle. Erst wenn ein Reiz so stark ist, daß unter seiner Nachwirkung y' von 514,85 bis 507,7 sinkt, tritt als Nachwirkung ein „Nachbild“ auf, und zwar ein negatives Nachbild, das bei völlig verdunkeltem Auge erscheint, ein Nachbild, daß sich von dem Eigenlicht der Netzhaut dadurch unterscheidet, daß es eben merklich dunkler ist. Wie sich leicht berechnen läßt, entspricht dem Wert $y' = 507,7$ die Intensität

$J' = 4,0$, d. h. der Reiz, der als Nachwirkung ein eben merkliches negatives Nachbild erzeugt, muß den Wert von y auf $\frac{4,0}{0,455} = 8,80$ herabsetzen. Das tut ein Reiz von der Intensität $J = 130$ (in theoretischem Maß), also ein Reiz von der 1100fachen Stärke des Nullschwellenreizes.

Steigert man die Reizintensität weiter, so ergibt die Rechnung, daß ein Reiz $J = 1080$, dem ein $y = 4,40$ nach dem Abklingen entspricht, das tiefste erreichbare Schwarz als negatives Nachbild bei völlig verdunkeltem Auge hervorruft, ein Schwarz, das durch den Wert $y' = 490$ gekennzeichnet ist, d. h. das 3,5 merkliche Empfindungsschritte dunkler ist als das Eigengrau der Netzhaut.

Bei weiter steigender Reizintensität erreicht man bei $J = 8000$ den Punkt, wo y' nur noch 507,7 erreicht, d. h. wo zunächst nach dem Ende der Reizung nur eben noch ein negatives Nachbild zu sehen ist.

Für eine Reizintensität von $J = 14\,000$ soll zunächst nach dem Abklingen überhaupt kein Nachbild erscheinen, sondern das Eigengrau, da y' hier wieder gleich 514,85 wird. (Natürlich muß dann im weiteren Verlauf der Wiederherstellung der Erregbarkeit das negative Nachbild erscheinen s. u.)

Wenn wir endlich die Umstimmung des Auges mit Reizen vornehmen, die stärker als $J = 17\,000$ sind, so sinkt y beim Abklingen auf 0,92 und darunter, so daß $J' = 0,420$ und kleiner wird: allen Werten von J' , die kleiner als 0,42 sind, entsprechen Werte von y' , die größer als 522,0 sind, d. h. alle solche Reize müssen positive Nachbilder erzeugen, die merklich heller sind, als das Eigenlicht der Netzhaut.

Die maximale Helligkeit, die die Nachbilder erreichen können, ergibt sich aus der Theorie in ihrer jetzigen einfachen Form nicht. Wohl kann man leicht berechnen, welchen Wert y' annehmen würde, wenn die Umstimmung im peripheren System dauernd bestehen bliebe (d. h. wenn y seinen Wert nicht änderte), und wenn dadurch dem zentralen System Zeit gegeben würde, sich auf seinen Gleichgewichtszustand einzustellen; aber die Werte für y' , die man so erhält, und die in Tabelle 6 im letzten Zahlenstabe aufgeführt sind, entsprechen nicht den maximalen Helligkeiten der Nachbilder. Immerhin wird man aus ihnen einen qualitativen Schluß auf die Helligkeit der Bilder ziehen können, nämlich den, daß sie mit wachsender Intensität des äußeren Reizes zuerst schnell, dann immer langsamer an Helligkeit gewinnen.

Nach der Einwirkung eines Reizes $J = 50\,000$ nimmt y' den Wert 549 an, nach Einwirkung von $J = 10^5$ nur 555, nach $J = 10^6$ wird $y' = 590$ und eine weitere Steigerung der Reizstärke um das 10fache, d. h. auf $J = 10^6$ läßt y' nur auf 618 steigen.

In seinen quantitativen Untersuchungen über positive Nachbilder kommt Goldschmidt¹⁾ zu dem Ergebnis (l. c., S. 232): „Je stärker ein Reiz ist, um so größer ist der Helligkeitswert des durch ihn ausgelösten positiven Nachbildes; in zwei korrespondierenden Reihen von Reizstärken und Nachbildhelligkeiten wachsen aber die Reizstärken durchgängig erheblich schneller als die Helligkeitswerte der positiven Nachbilder, im Bereich der schwachen Reize ist die Progression in den Helligkeitswerten der positiven Nachbilder verhältnismäßig noch am größten, und nimmt mit zunehmender Reizstärke allmählich immer mehr ab.“

Das wäre qualitativ das Verhalten, das auch unser Modellsystem zeigt, aber quantitativ kann keine Übereinstimmung verlangt werden.

Die folgende Tabelle 6 zeigt in übersichtlicher Zusammenstellung die Wirkungen und Nachwirkungen der verschiedenen Reize, wie sie auf Grund der Vorstellung zu erwarten sind, daß die Sinneszelle auf ein zentrales System, mit dem es verknüpft ist (einer Nervenzelle, die auf dem Wege zur Großhirnrinde liegt), einen chemischen Reiz ausübt, dessen Intensität von der jeweiligen Konzentration der *R*-Stoffe im Sinneselement abhängt.

Tabelle 6.

	<i>J</i>	<i>y</i>	<i>J'</i>	<i>y'</i>	
Reizung mit $J =$	0,12	10,89	4,95	522,0	Schwelle für objektives Licht = hell
	0,00	9,9	4,50	514,85	Eigenlicht der Netzhaut = dunkelgrau
Nachwirkung der Reizin- tensität $J =$	130	8,8	4,0	507,7	Schwelle für Schwarz
	1080	4,4	2,0	490,0	tiefes Schwarz
	8000	1,32	0,6	507,7	Schwelle für Schwarz
	14000	1,05	0,475	514,85	Eigenlicht der Netzhaut = dunkelgrau
	17000	0,92	0,420	522,0	Schwelle für positives Nachbild = hell
	50000	0,488	0,367	549,0	positives Nachbild = hell
	10^5	0,38	0,174	555,0	" " = "
	10^6	0,187	0,085	590,0	" " = "
	10^7	0,109	0,0495	618	" " = "
	∞	0	0	910	" " = "

Das System, das aus der Sinneszelle und der Nervenzelle besteht, zeigt sehr gut die Eigenschaften, die sich aus den Beobachtungen über die Dunkeladaptation und die Nachbilder ergeben:

Wir sahen, daß die Erregbarkeit des einzelnen Sinneselementes nur im Verhältnis von 1 : 100 herabgesetzt werden soll. Eine solche Herabsetzung erfordert die Vorbelichtung mit einem Reiz von der Intensität

¹⁾ R. H. Goldschmidt, Quantitative Untersuchungen über positive Nachbilder. In: Psychologische Studien, herausgeg. v. W. Wundt 6, 159—251. 1910.

$J = 16\,000$. Diese Intensität liegt gerade unterhalb der schwächsten Intensität, die nach unserer Theorie ein positives Nachbild erzeugen soll. Wird durch die Erweiterung der Pupille die Lichtintensität auf etwa 100 000 gesteigert, so entsteht ein helles Nachbild, und es ist zunächst nicht möglich, die Reizschwelle für äußeres Licht zu bestimmen. Diese Bestimmung wird erst möglich, wenn mit zunehmender Dunkeladaptation y den Wert 0,92 überschritten hat, und dann findet man wieder, daß die Erregbarkeit etwa $\frac{1}{100}$ der höchsten Erregbarkeit ist.

Das Modell erklärt also das physiologische Helladaptationsmaximum, dessen Vorhandensein Piper nachgewiesen hat.

An das positive Nachbild schließt sich, wie Beobachtung und Theorie übereinstimmend ergeben, das negative Nachbild (bei völlig verdunkeltem Auge) an. Um diese Art der negativen Nachbilder leicht sichtbar zu machen, gibt v. Kries¹⁾ folgende Anweisung: man tut gut, „nicht gar zu helle Vorbilder zu benutzen (nicht Kerzen- oder Lampenflammen oder noch hellere Lichtquellen, sondern etwa weiße Objekte in gewöhnlicher Tagesbeleuchtung auf dunklem Grunde), diese aber etwas länger, 20—60 Sekunden zu fixieren. In diesem Falle ist nach Verdunkelung des Auges das positive Nachbild nur von geringem Betrage und schwindet bald ganz, um dem dann während längerer Zeit beobachtbaren negativen Platz zu machen.“

Die Theorie läßt leicht erkennen, daß ein mäßig starker umstimmender Reiz das negative Nachbild schon in vollster Entwicklung zeigt, ohne daß überhaupt ein positives aufzutreten brauchte.

Diese Übereinstimmungen zwischen Theorie und Beobachtung genügen hier, wo es sich nur darum handelt zu zeigen, daß das Auftreten von Nachbildern ein Sonderfall des Abklingens ist, der dann zur Beobachtung kommt, wenn das Sinneselement dauernd einen schwachen, hemmenden Reiz auf eine Nervenzelle ausübt. Fällt diese Hemmung dadurch fort — oder wird sie geringer —, daß die Konzentration der R-Stoffe in dem peripheren Element nach dem Aufhören einer stärkeren, umstimmenden Dauerreizung unter den Wert sinkt, den sie im Grundumsatz hat, so tritt nunmehr die Eigentätigkeit der Nervenzelle ungehemmt hervor.

Die Hemmung, die die Sinneselemente auf die zentraler gelegenen Ganglienzellen ausüben, kann auch dadurch fortfallen, daß die peripheren Elemente absterben oder wenigstens funktionsunfähig werden. Die Theorie erfordert dann ein ungehemmtes Hervortreten der Eigentätigkeit der zentralen Elemente. Die Beobachtung Brewsters, daß im Bereich von Skotomen das Eigenlicht der Netzhaut lebhafter, heller ist als in den normalen Teilen, scheint im Sinne dieser theoretischen Forderung zu sprechen.

¹⁾ In Nagels Handbuch Bd. III, S. 208.

Ist der dauernd wirkende Reiz nicht so schwach, daß er eine maximale Hemmung bewirkt, so ist der erste Erfolg einer Herabsetzung des hemmenden Impulses nicht eine Steigerung, sondern eine noch weitere Herabsetzung der Eigentätigkeit der Nervenzelle, und erst eine erheblichere Verminderung der hemmenden Wirkung läßt eine verstärkte Eigentätigkeit hervortreten.

Auch über die Dauer der Nachbilder gestattet die Theorie einige Aussagen, die gut zu den Beobachtungen passen.

Zunächst ist qualitativ zu sagen, daß das helle Nachbild von dem primären Bilde durch einen dunklen Zwischenraum getrennt sein muß, denn den Zahlenwerten $y = 9,9$ bis $y = 1,05$, die im Schwinden der Erregung der Sinneszelle eine gewisse Zeit lang herrschen, entsprechen Werte von y' , die zwischen 514,85 und 490 liegen, d. h. Werte, die dem dunklen Grau des Eigenlichtes der Netzhaut bzw. dem Schwarz des negativen Nachbildes (bei völlig verdunkeltem Auge) entsprechen.

Wie lange es nach dem Aufhören des äußeren Reizes dauert, bis das positive Nachbild auftritt, läßt sich zur Zeit nicht exakt berechnen, da die Theorie nur den Zustand bei konstanter Reizung darstellt, und es sich hier um eine Reizung handelt, bei der die Reizstärke mit der Zeit abnimmt. Ebenso wenig läßt sich genau angeben, welche Zeit das positive Nachbild zu seiner vollen Entfaltung braucht.

Jedenfalls aber läßt die Theorie qualitativ richtig erkennen, daß das positive Nachbild erst eine gewisse Zeit nach dem Ende der Belichtung auftritt und dann zunächst rasch heller wird, bis die größte Helligkeit erreicht ist.

Etwas genauer läßt sich — aber auch nur näherungsweise — angeben, wie lange das positive Nachbild bestehen bleibt. Sein Ende ist ja erreicht, wenn y den Wert 1,05 erreicht. In dem Abschnitt, der von der Wiederherstellung der Erregbarkeit handelte, sahen wir, daß das Sinneselement in der Weise zu seiner vollen Erregbarkeit zurückkehrte, daß die jeweilige Erregbarkeit durch die Gleichung (5): $\alpha = 1 + 100(1 - e^{-0,02t})$ darstellbar war, wobei t in Minuten gemessen war.

Wir können mit großer Annäherung annehmen, daß der Wert von y nach einer entsprechenden Gleichung seinem Grenzwert 9,9 zustrebt, den er nach unendlich langer Zeit bei völliger Dunkelheit erreicht, und können setzen $y = 9,9(1 - ce^{-0,02t})$.

Hier bedeutet c eine Integrationskonstante, die die Gleichung für $t = 0$ erfüllt.

Die folgende Zusammenstellung zeigt für die drei Intensitäten 10^5 , 10^6 und 10^7 die Dauer der positiven Nachbilder, und zwar im zweiten Stabe die Zeit, zu der das Nachbild nur noch die Stärke des Eigenlichtes der Netzhaut hat, und im dritten die Zeit, zu der das positive Nachbild in das negative umschlägt.

Stärke des umstimmen- den Reizes	Positives Nachbild nur noch gleich dem Eigen- licht der Netzhaut	Umschlag des positiven Nachbildes in das nega- tive
$J = 10^5$	3,60 Minuten	3,86 Minuten
10^6	4,75 „	6,10 „
10^7	5,05 „	6,50 „

Die Dauer eines solchen positiven Nachbildes würde also zwischen $3\frac{1}{2}$ und $6\frac{1}{2}$ Minuten liegen. Hierbei ist zu bedenken, daß in der Geschwindigkeit der Wiederherstellung der Erregbarkeit erhebliche individuelle Unterschiede beobachtet werden, so daß die Zeiten ebensogut um 20—30% länger oder kürzer sein können, also sich leicht bis $6\frac{1}{2}$ bzw. $8\frac{1}{2}$ Minuten ausdehnen könnten. Goethe¹⁾ gibt die Dauer des positiven Nachbildes, das er erhielt, nachdem er 5 Sekunden lang ein blendend helles Sonnenbild betrachtet hatte, auf 7 Minuten an, und Helmholtz berichtet, daß nach kurzem direkten Sehen in die Sonne das positive Nachbild mehrere Minuten dauerte. Diese Zeiten sind also gerade von der Größenordnung, die die Theorie erfordert.

Der Fall der Beziehung zweier verschiedener erregbarer Systeme zueinander, bei dem die Konzentration der R-Stoffe des einen der Reiz für das andere ist und je nach seiner Intensität hemmend oder fördernd wirken kann, scheint mir von grundsätzlicher Bedeutung für die Physiologie des Nervensystems.

Es muß in diesem Zusammenhange nochmals betont werden, daß es sich hier nicht um eine vollständige Theorie der Nachbilder handelt. Die bisher gemachten einfachen Annahmen vermögen sie nicht zu geben. Die positiven Nachbilder, von denen hier die Rede ist, dürften dem tertiären Bilde entsprechen, das man bei kurzdauernder Reizung des Sehorgans erhält.

Wenn es auch nahe liegt, in ähnlicher Weise wie hier diese Nachbilder, auch andere Erscheinungen dieser Art aufzufassen, so liegen doch nicht genug quantitativ ausgeführte und entsprechend verarbeitete Erfahrungen vor, die eine genauere Gestaltung des allgemeinen Schemas ermöglichen.

Daß sich aus einer solchen theoretischen Auffassung, wie sie hier entwickelt ist, oder einer grundsätzlich ähnlichen die Erscheinung der negativen Nachbilder erklärt, die man nach entsprechender Vorbelichtung bei Einwirkung eines einheitlichen Reizes erhält, hat Schjelderup²⁾ betont. Der Reiz muß ja auf dem durch Reizung umgestimmten Felde einen geringeren Erfolg haben als auf dem vorher unbelichteten, das seine volle Erregbarkeit besitzt.

Auf diese Erscheinungen soll hier aber nicht näher eingegangen werden.

Die Geschwindigkeit, mit der die Rückkehr zum Anfangszustande erfolgt, ist sehr gering im Vergleich mit der Geschwindigkeit, mit der das

¹⁾ Farbenlehre § 41.

²⁾ Zeitschr. f. Psychol. 80, 232. 1918.

reizbare System seinen Zustand im Anklingen einer Reizung ändert, und auch noch erheblich geringer als die Geschwindigkeit der Umstimmung. Ein Maß für diese Geschwindigkeit ist der Zeitfaktor, die Beizahl von t . Sie ist beim Anklingen der Erregung in dem Beispielsfalle des menschlichen Auges = 0,1. Der Zeitfaktor der Umstimmung, d. h. die Beizahl, die die Geschwindigkeit mißt, mit der der Diffusionskoeffizient r seine Größe ändert, ist beim Auge für die verschiedenen Reizintensitäten verschieden. Wie früher¹⁾ gezeigt wurde, ist diese Beizahl, die wir als φ bezeichneten, bei einer Reizstärke

$$J = 6800; \varphi = 0,0000185$$

bei

$$J = 235\,000; \varphi = 0,00000682.$$

Die Beizahl endlich, die die Geschwindigkeit der Wiederherstellung der Erregbarkeit mißt, schwankt zwischen den Werten 0,00000105 und 0,000000625²⁾, d. h. sie ist noch 10 bis 20 mal kleiner als die Geschwindigkeitszahl der Umstimmung.

4. Die Merkbarkeit von Lichtlücken.

Es muß hier noch eine Frage erörtert werden, die theoretisch von großem Interesse ist, das ist die Frage der Merkbarkeit von Lichtlücken. Wirkt ein Lichtreiz auf das Auge ein, und wird er für kurze Zeit geschwächt oder unterbrochen, so wird die Lichtlücke merkbar nur, falls die Unterbrechung eine gewisse Zeit gedauert hat. Beobachtungen über die Dauer solcher eben merklicher oder eben unmerklicher Lichtlücken geben Anhaltspunkte für den Verlauf des Abklingens der Erregung in den ersten Augenblicken nach dem Aufhören des Reizes. Merkbar kann nach unserer Theorie die Lichtlücke nur dann werden, wenn sie so lang ist, daß während ihrer Dauer die Konzentration der R-Stoffe um den Betrag der Unterschiedsschwelle sinkt.

Legen wir das System, das wir bisher für das Auge mit Erfolg angewandt haben, der Rechnung zugrunde, so erhalten wir die folgenden Zeiten, die bei den verschiedenen Reizstärken nötig sind, um den Wert von y um 0,99 Einheiten, d. h. um die Unterschiedsschwelle sinken zu lassen.

Reizstärke	Theoretische Zeit, bis y auf den Wert $(y-0,99)$ gesunken ist	
$J = t$	$t =$	$J \cdot t$
1,0	1,83	1,83
21	0,307	6,45
101	0,11	11,0
5000	0,011	55,0

¹⁾ Archiv f. d. ges. Physiol. **175**, 378. 1919.

²⁾ Die Beizahlen sind 0,017 bis 0,0286, wenn die Minute als Zeiteinheit gewählt wird. Nimmt man die theoretische Zeiteinheit 2,2 σ als Einheit, so ergeben sich die obigen Werte.

Die Zeiten, nach denen eine Lichtlücke wahrnehmbar werden müßte, sollen also nach der Theorie mit abnehmender Reizstärke wachsen. Das entspricht den Beobachtungen. Es entspricht ferner den Beobachtungen, daß die Verkürzung der Zeit einer eben wahrnehmbaren Lichtlücke bei steigender Reizintensität nicht der Reizstärke proportional ist, d. h. daß das Produkt von Lichtstärke $\times$ Lichtpause nicht konstant bleibt, sondern mit steigender Reizstärke steigt, wie die Werte $J \cdot t$ deutlich erkennen lassen. Trotz dieser Übereinstimmung mit den Beobachtungen von Gildemeister¹⁾ und Rutenburg²⁾ über die Wahrnehmbarkeit von Lichtlücken zeigt sich hier eine ganz wesentliche Unstimmigkeit der Theorie in ihrer bisherigen einfachen Form. Diese Unstimmigkeit liegt darin, daß die Dauer der eben wahrnehmbaren oder eben nicht mehr wahrnehmbaren Lichtlücken, die die Theorie ergibt, ganz bedeutend kürzer ist, als die Beobachtung sie zeigt. Bei einem schwachen, schwelennahen Reize ($J = 1$) sollte schon eine Unterbrechung von 1,83 Zeiteinheiten, d. h. von $1,83 \cdot 2,2 = 4,05 \sigma$ (theoretische Zeiteinheit = $2,2 \sigma$) merkbar sein. Reize von $J = 21$ oder 101, die auch noch recht schwach sind, würden schon durch Lichtlücken von $0,675$ — $0,242 \sigma$ merkbar unterbrochen werden. Demgegenüber lehrt die Beobachtung, daß bei mäßigen Lichtstärken die eben merklichen Lichtlücken etwa 3,2 bis fast 30 σ lang sein müssen, wenn die Lichtintensität im Verhältnis von 4,65 zu 1,0 variiert wird (Gildemeister, l. c.).

Wie erklärt sich dieses Versagen der einfachen Theorie?

Wir müssen wieder daran denken, daß wir nicht ein einzelnes reizbares System vor uns haben, sondern eine Kette solcher Systeme, und daß sinnlich erfahrbare nur der Zustand des letzten Gliedes dieser Kette ist. Wir hatten bisher angenommen, daß in dem Augenblick, in dem der Lichtreiz unterbrochen wird, der Reiz, der auf das reizbare System wirkt, gleich Null wird. Das gilt aber nur für das periphere System, für die Stäbchen oder Zapfenzelle der Retina. In ihr müßte also die Konzentration der R-Stoffe in der Weise sinken, wie wir es berechnet haben. In der Kette reizbarer Systeme aber muß der Verlauf anders sein. Als Reiz für jedes zentraler gelegene Element wirkt ja die Konzentration der R-Stoffe in dem nächsten peripheren System, und diese wird in dem Augenblick, in dem das Licht unterbrochen wird, keineswegs gleich dem Werte im Grundumsatz, sondern beginnt in diesem Augenblick erst zu sinken. Wir können also für das zentrale

¹⁾ Martin Gildemeister, Über die Wahrnehmbarkeit von Lichtlücken. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. 48, 256—267. 1914.

²⁾ D. Rutenburg, Über die Netzhautreizung durch kurzdauernde Lichtblitze und Lichtlücken. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. 48, 268—284. 1914.

System (Ganglienzelle) überhaupt nicht den einfachen Fall verwirklichen, daß wir den Reiz momentan ausschalten. Das Absinken des Erregungszustandes in den zentralen Gliedern der Neuronkette ist immer ein Absinken bei einer mit der Zeit abnehmenden Reizstärke, nicht ein Absinken nach einer momentan verschwindenden Reizeinwirkung.

Welche Schwierigkeiten sich der Berechnung der Konzentrationsänderungen in einem System, das durch die Konzentration der R-Stoffe eines anderen Systems erregt wird, entgegenstellen, mag ein ganz vereinfachter Beispielfall zeigen.

Wir betrachten eine Vereinigung von nur zwei Systemen, A und B . A ist das periphere, B das zentrale. In dem Augenblick, in dem die Reizeinwirkung auf A aufhört, sei die Konzentration der R-Stoffe in ihm $y = 100$, der Wert im Grundumsatz sei $y_0 = 9,9$ und in zwei Zeiteinheiten falle die Konzentration in A immer um die Hälfte des Wertes, um die sie noch vom Zustande des Grundumsatzes entfernt ist. Der Verlauf der Werte von y wird dann ausgedrückt durch die Kurve A (Abb. 2).

Die jeweilige Konzentration der R-Stoffe im System A wirkt als Reiz auf das System B , in der Weise, daß q' (die Reaktionskonstante in dem System B) gleich ist $q' = q'_0(1 + y)$. Um den Fall nicht zu verwickeln, sei von der Umstimmung, d. h. von der Veränderung von r ganz abgesehen. Die Konzentration der R-Stoffe im System B nennen wir y' und drücken sie durch eine Formel von ganz derselben Struktur aus, wie wir sie immer für y benutzt haben, also

$$y' = \frac{q'}{r' \cdot (p' + q')} \left(a' p' + \frac{c' \cdot r' \cdot e^{-(p'+q')t}}{r' - p' - q'} + d' \cdot e^{-r't} \right).$$

In dieser Gleichung treten dieselben Werte auf wie bisher immer, nur mit dem Index versehen. Um zu berechnen, wie hoch die Konzentration y' in jedem Augenblick ist, müssen wir eine Vereinfachung einführen, die eine näherungsweise Berechnung ermöglicht. Wir zerlegen die stetige Kurve A in eine Treppenkurve in der Weise, wie es in Abb. 2 angedeutet ist, und rechnen nun, daß die Intensität des Reizes, der auf das System B wirkt, sich von Zeit zu Zeit unstetig ändert und dazwischen konstant ist. Für einen Reiz von dieser Form können wir nach unserer Gleichung für y' den Wert dieser Größe in jedem Augenblick berechnen. Die Kurve B zeigt sehr deutlich, wie sich das Absinken des Erregungszustandes verhält. Die Konzentration y' fällt zuerst sehr langsam, dann rascher und zum Schluß wieder langsamer, wir haben eine S-förmige Kurve. Die beistehende Tabelle 7 gibt die Werte von y und y' für die Systeme A und B für eine Anzahl von Zeitpunkte.

Tabelle 7.

Zeit t	System A $y =$	System B $y' =$
0	100	501
2	65	499
4	33	463
6	21,5	416
10	13	325
14	10,9	255
18	9,9..	206
20	9,9..	187
22	9,9..	172
37	9,9..	100,3

Wie lange es dauert, bis die Erregung um einen eben merklichen Betrag in beiden Systemen abnimmt, hängt davon ab, wie groß der Schwellenwert ist. Aus den Kurven können wir näherungsweise abnehmen, wie lange Zeit es dauert, bis die Kurven um bestimmte Beträge gefallen sind, z. B.:

Größe der Schwelle d. h. Betrag des Absinkens der Kurve	Zeit vom Aufhören des äußeren Reizes bis zur Erreichung der Schwelle im Abklingen		$\frac{B}{A}$
	System A	System B	
2	0,1	2,0	20
5	0,25	3,5	14
10	0,50	4,5	9
20	0,90	6,6	7,34
30	1,35	7,8	5,8
88	12,0	37,0	3,09

Abb. 2. Verlauf des Abklingens der Erregung in einem zusammengesetzten System, in dem die Konzentration der R-Stoffe im System A als Reiz auf das System B wirkt.

Auf alle Fälle muß die Zeit, die bis zum Eintritt einer Änderung gleicher Größe an dem System *B* vergeht, beträchtlich länger sein als die Zeit, die die gleiche Veränderung an *A* erfordert. Nach dem Aufhören des Reizes scheint die Erregung im System *B* zunächst noch eine Weile ungeschwächt zu bestehen, so lange nämlich, bis im Abklingen die Unterschiedsschwelle erreicht ist. Die gesamte Zeit des Abklingens wird in diesem Beispiel etwa verdreifacht, sie wird in ihrer Länge viel weniger beeinflußt als die Dauer einer bestimmten geringen (eben merklichen) Abnahme der Erregung.

Diese Überlegungen machen es verständlich, daß mit der einfachen Theorie, die nur von einem reizbaren System spricht, die Länge der Lichtlücken, die eben merklich werden, sich grundsätzlich nicht berechnen lassen.

Wie bei allen den Erscheinungen, die in dieser Studie behandelt werden, kommen wir wieder auf den theoretisch so außerordentlich wichtigen Fall, in dem die Beobachtungen nur durch eine „Zonentheorie“ (v. Kries) dargestellt werden können.

Eine weitere Ausführung der Theorie der Vorgänge, die nach Beendigung von Reizungen verschiedener Dauer und verschiedener Stärke in einem System ablaufen, das sich aus zwei (oder mehr) Gliedern zusammensetzt, soll erst später versucht werden. Hier genügt der Nachweis, daß die Beobachtung über die Unterschwelligkeit verhältnismäßig langer Lichtlücken kein Argument gegen meine Theorie der Reizvorgänge abgeben kann.

5. Schlußbemerkungen.

Die einfache Annahme, daß die Wiederherstellung der Erregbarkeit eines einzelnen Elementes nach vorhergehender umstimmender Reizung mit um so größerer Geschwindigkeit erfolgt, je weiter das Element noch von dem Zustande höchster Erregbarkeit entfernt ist, hat sich gut bewährt.

Der Verlauf der Dunkeladaptation der Netzhautperipherie, der dieser Annahme zu widersprechen schien, hat seine Aufklärung gefunden. Es handelt sich im Auge um die Summation der Wirkungen mehrerer Arten reizbarer Elemente, deren jedes in der angegebenen Weise seine Erregbarkeit wiedergewinnt.

Der Verlauf der Dunkeladaptation bei Pferd und Hund¹⁾ ist grundsätzlich gleich dem beim Menschen, nur verlaufen die Vorgänge, besonders beim Pferd, etwas träger.

Auch für Vögel und Reptilien scheint der Verlauf ganz ähnlich zu sein, soweit man es nach den Zahlen beurteilen kann, die v. Hess²⁾ für Eule und Schildkröte gibt. Auch bei ihnen erfolgt die Zunahme der Erregbarkeit im Dunkeln in den ersten Minuten langsamer als in den folgenden, in denen ein steiler Anstieg der Kurve eintritt, worauf dann wieder langsamere Zunahme erfolgt.

¹⁾ Alois Dressler, Archiv f. d. ges. Physiol. **153**, 137—195 1913.

²⁾ C. Hess, Gesichtssinn in Wintersteins Handb. d. vergleich. Physiol. Bd. 4.

Es wäre sehr lehrreich, genauere Adaptationskurven für eine größere Anzahl, vor allem auch wirbelloser Tiere, zu besitzen. Die Möglichkeit, sie zu gewinnen, ist durch die grundlegenden Arbeiten C. v. Hess' gegeben, der in vortrefflicher Anpassung an die Eigenart der verschiedenen Tiere eine ganze Anzahl von Methoden entwickelt hat, die die erforderlichen Feststellungen gestatten.

Bei Krebsen und Muscheln scheint nach v. Hess der Verlauf der Dunkeladaptation anders als bei den höheren Wirbeltieren in der Netzhautperipherie zu sein, indem hier die Erregbarkeit schon in den ersten Minuten rasch und dann immer langsamer zunimmt, wie wir es für die kleinen Felder der Fovea centralis (monokular) beim Menschen fanden.

Dafür, daß auch an anderen reizbaren Systemen die Wiederherstellung der Erregbarkeit nach einem Exponentialgesetz erfolgt, sei nur ein Beispiel angeführt und durchgerechnet: die Wiederherstellung der Erregbarkeit der peripheren motorischen Nerven des Forschers nach vorhergehender Reizung.

Adrian¹⁾ bestimmt die Intensität des Reizes, der eben eine Summation der Zuckung gibt, die ein kurz vorhergehender Reiz ausgelöst hat. Die eben wirksame Reizstärke nimmt rasch ab mit wachsendem Zeitabstand zwischen dem umstimmenden und dem Prüfungsreiz. Aus den Abb. 3 und 4 seiner Abhandlung lassen sich die Zahlen entnehmen, die wir brauchen. Sie sind in Tabelle 8 zusammengestellt. Die Angaben beziehen sich auf den Froschischiadicus, und zwar bei 5° und 16°.

In jeder der beiden Tabellen 8a und b enthält der erste Stab die Zeit zwischen dem ersten und dem zweiten Reiz, der zweite die Reizstärke, die eine Summation bewirkt. Als Einheit der Reizstärke dient die Stärke des Schwellenreizes beim vorher ungereizten Präparat. Als Erregbarkeit ist der reziproke Wert der Reizstärke (im dritten Stabe) aufgeführt.

Bei der Berechnung der Erregbarkeit zu verschiedenen Zeitpunkten gehen wir von der Erwägung aus, daß die Erregbarkeit eine gewisse Zeit nach dem Ende der Reizung noch Null ist, denn wir kennen ja beim Nerven ein „absolutes Refraktärstadium“. Bei 5° setzen wir die Zeit des absoluten Refraktärstadiums gleich 0,0047 Sek. und bekommen gute Übereinstimmung zwischen Beobachtung und Berechnung, wenn wir die Annahme, daß die Erregbarkeit um so rascher wiederkehrt, je weiter sie von ihrem Grenzwert — den wir = 100 setzen — entfernt ist, durch die Gleichung

$$E = 100[1 - e^{-0,082(t-t')}]$$

zum Ausdruck bringen. In dieser Gleichung bedeutet t die Zeit, die seit der ersten Reizung verstrichen ist, und t' die Dauer des absoluten Refraktärstadiums.

¹⁾ Adrian, Wodensky inhibition in relation to the „all-or-none“ principle in nerve. Journ. of. Physiol. 46, 384—412. 1913.

Die Beizahl 0,082 mißt die Geschwindigkeit der Rückkehr der Erregbarkeit, die sich dem Werte 100 nähert.

Die zweite Beobachtungsreihe ist bei 16° gemacht, also bei einer 11° höheren Temperatur als die erste. Es ist daher zu erwarten, daß das absolute Refraktärstadium nur etwa halb so lang ist und die Geschwindigkeit der Wiederherstellung der Erregbarkeit doppelt so groß. In der Tat bekommt man sehr gute Übereinstimmung zwischen Beobachtung und Berechnung, wenn man das absolute Refraktärstadium zu 0,00235 und die Beizahl der Erholungszeit zu 0,164 setzt, wie aus Tabelle 8 b) zu ersehen ist. Wenn eine Temperaturerhöhung um 11° die Zeit des absoluten Refraktärstadiums halbiert und den Geschwindigkeitsfaktor k verdoppelt, so können wir den Verlauf der Wiederherstellung der Erregbarkeit auch für 27° und 38° berechnen.

Wir haben zu setzen bei:

5°	$t' = 0,0047$	$k = 0,082$
16	0,00235	0,164
27	0,001675	0,328
38	0,0008375	0,656

Abb. 8. Wiederherstellung der Erregbarkeit des motorischen Nerven des Frosches. — ● berechnete Punkte ○ beobachtete Punkte. — Abszisse ist die Zeit in s. Ordinate die Erregbarkeit in Prozenten der Erregbarkeit des frischen Präparates.

Tabelle 8.

a) 5°: $t' = 0,0047$ $E = 100[1 - e^{-0,082(t-t')}]$				b) 16°: $t' = 0,00235$ $E = 100[1 - e^{-0,164(t-t')}]$			
Zeit in Sekunden t	J	Erregbarkeit in Proz. der normalen beobachtet berechnet		Zeit in Sekunden t	J	Erregbarkeit in Proz. der normalen beobachtet berechnet	
0,0055	16,0	6,25	6,58	0,00273	16,0	6,25	7,0
0,0060	12,0	8,34	10,0	0,00300	7,4	13,5	11,0
0,0073	6,0	16,7	18,5	0,00485	2,9	34,5	34,0
0,0105	2,64	38	38,0	0,00636	1,82	55,0	48,7
0,0132	2,0	50	50,3	0,0088	1,51	66,2	65,6
0,0173	1,44	69,5	64,6	0,0123	1,23	81,3	80,6

Die Kurven für 27° und 38° sind ebenso wie die mit den Beobachtungen zu vergleichenden für 5° und 16° in Abb. 3 eingezeichnet. Die theoretische Analyse der Beobachtungen bei 5° und 16° gestattet Voraussagen über die Beobachtungen, die bei höheren Temperaturen zu erwarten sind, vorausgesetzt, daß die Vorgänge bei diesen Temperaturen noch „ähnlich“ mit denen bei niederen Temperaturen sind, d. h. daß nicht bereits Vorgänge als begrenzende Faktoren wirksam werden, die bei niederen Temperaturen noch unwirksam sind.

Ergebnisse.

1. Die Höhe der Erregbarkeit eines einzelnen reizbaren Systems nach dem Aufhören einer Dauerreizung ist eine Exponentialfunktion der Erholungszeit. Ebenso ist die Geschwindigkeit, mit der sich die Erregbarkeit mit der Zeit ändert, eine Exponentialfunktion der Erholungszeit.

2. Der Verlauf der Dunkeladaptation der Netzhautperipherie, der diesem Gesetz zu widersprechen scheint, erklärt sich daraus, daß mehrere Elemente zusammenarbeiten, von denen jedes seine Erregbarkeit nach dem angegebenen Gesetz wieder gewinnt.

3. Die Erscheinungen der positiven Nachbilder sowie der negativen Nachbilder, die bei völlig verdunkeltem Auge auftreten, finden ihre Erklärung auf Grund der Theorie, wenn man ein System annimmt, das aus der Sinneszelle und einer Ganglienzelle besteht, und wenn man die Konzentration der Erregungsstoffe in der Sinneszelle als den (chemischen) Reiz betrachtet, der auf die Ganglienzelle einwirkt.

4. Die Beobachtungen über die relativ lange Dauer unterschwelliger Lichtlücken findet ihre grundsätzliche Erklärung gleichfalls darin, daß für die Gesamtleistung des Auges das Zusammenarbeiten mehrerer reizbarer Systeme maßgebend ist.