Ueber die Erregung der Netzhaut.

Von

A. Kunkel, Privatdocent in Würzburg.

Mit zwei Holzschnitten.

Den Ausgangspunkt dieser Untersuchungen bildeten Versuche, durch welche ermittelt werden sollte, wie sich die zugehörigen Empfindungen ändern, wenn Reize zeitlich und räumlich in verschiedener Weise auf der Netzhaut vertheilt werden. Darüber werde ich später berichten. Die Vorfrage, von deren vorheriger Lösung eine erfolgreiche Diskussion der eben formulirten Aufgabe abhängt, ist hiebei, die Erregung der Netzhaut in Abhängigkeit von der Stärke des Reizes und der Zeitdauer seiner Einwirkung bestimmen zu können. Darüber werde ich im Nachfolgenden Einzelnes mittheilen.

Zur experimentellen Lösung dieses Problems benutzte ich den von Helmholtz construirten Apparat, den S. Exner¹⁾ beschrieben und gebraucht hat. Ich selbst habe Versuche, die in diesem Archiv²⁾ mitgetheilt sind, damit angestellt.

Das Wesentliche daran ist eine Scheibe, die mit gleichmässiger, genau bekannter und willkürlich änderbarer Geschwindigkeit rotirt. An diese Scheibe werden Papiersektoren von grösserem Halbmesser, als sie selbst besitzt, aufgesteckt, die also als Bruchstücke von concentrischen Ringen dieselbe überragen. Solcher Papiersektoren werden 2 Sorten, die eine von grösserem, die andere von kleinerem Radius, verwendet. Die kleineren verdecken dem Auge, das hinter der Scheibe (von der Lichtquelle abgewendet) beobachtet, diese letztere zur Hälfte, die grösseren ganz. Als Lichtquelle dient das Bild eines sogenannten Vierordt'schen Doppelspaltes, dessen beide über einander liegende Hälften je für sich beliebig weit geöffnet werden können. Der Spalt lässt, in richtiger Weise beleuchtet, durch eine Convex-Linse in der zugehörigen Vereinigungsweite einen hellen senkrechten Streifen als Bild entstehen, dessen obere

1) Wien. Ak. Ber. Jahr 1868, p. 601.

2) IX. Bd. p. 197.

und untere Hälfte im Allgemeinen verschieden breit sein werden. Dieses Bild fällt in die Ebene der Papiersektoren, genau in den senkrechten Durchmesser der Scheibe und zwar in solche Höhe, dass seine untere Hälfte von den kleineren Papiersektoren, von den grösseren aber das Ganze verdeckt wird. — Hinter der Scheibe kommt in bestimmter Entfernung ein Collimator, der das Licht parallelstrahlig aus sich heraus schickt, das dann durch ein Schwefelkohlenstoffprisma dispergirt wird und endlich in einem Fernrohre zwei über einander liegende Spektra erzeugt, deren Helligkeitsverhältniss dem Verhältniss der Weiten der zwei Spalthälften gleich ist. Im Oculare des Tubus liegt, am Orte des Bildes, ein Diaphragma, das von diesen Spektren eine bestimmte homogene Strahlung isolirt¹⁾.

Fig. 1.

In der beigegebenen Fig. 1 ist der Theil des Apparates, auf den es ankommt, schematisch gezeichnet. Senkrecht über der Axe 0 steht das Spaltbild *sp*. Dessen obere (schmalere) Hälfte bleibt aufgedeckt während des Vorübergangs von *a* bis *e*: die untere (breitere) Hälfte des Spaltbildes bleibt nur sichtbar während der Dauer des Vorübergangs von *d* bis *f*. Die Scheibe *S* dreht sich

1) Cf. die Uebersichtszeichnung in meinem früheren Aufsätze.

im Sinne des Pfeiles: sie trägt eine Kreistheilung. Die schraffirten Parthien bedeuten Theile der Papiersektoren.

Zum Verständniss der nachkommenden Versuche sei Folgendes vorausgeschickt. Wird eine bestimmte Netzhautstelle von Aether-schwingungen, ihrem adäquaten Reize, getroffen, so kommt in ihr ein Bewegungsvorgang zu Stande, den man die Erregung dieser Netzhautstelle nennt. Die Grösse dieser Erregung ist — abgesehen von den Zuständen des Auges selbst — abhängig von der Stärke und der Einwirkungsdauer des Lichtes. Der Verlauf der Erregung bei constantem Reize lässt sich zweckmässig graphisch durch eine Curve darstellen, wenn man auf der Abscisse eines rechtwinkligen Coordinatensystems die Dauer des Reizes, als Ordinaten die zugehörigen

Erregungen aufträgt. Wenn also beispielsweise in Fig. 2 die Linie *Aek* den Verlauf einer solchen Erregungscurve ausdrückte, so wäre damit gesagt, dass ein continuirlicher Reiz von bestimmter Stärke nach der Zeit *Aa* die Erregung *ae* hervorgebracht hat, nach der Zeit *Af* die Erregung *fk*. Diese Curve ist von S. Exner für weisses Licht, von mir für monochromatisches Licht construiert worden. Es ergab sich, dass die Erregung bei stärkerem Reize rascher ansteigt, als bei schwächerem. Wenn also in Fig. 2 einem gewissen Reize die Curve *Aek* entspricht, so käme einem bestimmt schwächeren Reize die Curve *Adi* zu. Weiter zeigte sich, dass jede Helligkeit eine bestimmte, messbare Zeit gebraucht, um die ihr zukommende maximale Erregung zu Stande zu bringen.

Wenn man desshalb verschieden starke Lichtquellen auf benachbarte Netzhautstellen nur so lange einwirken lässt, dass maximale Erregung noch nicht erreicht ist, so kann man durch den Versuch die Zeit ermitteln, welche die schwächere Lichtquelle gebraucht, um eine ebenso starke Erregung zu produciren, als das stärkere Licht (in bestimmt kürzerer Zeit) auf dem anliegenden Theile der Retina hervorbringt. Das objectiv schwächere Licht braucht längere Zeit. Der Versuch wird mit dem oben kurz beschriebenen Apparate so ausgeführt, dass zuerst durch die rotirende Scheibe nur die obere (schmalere) Hälfte des Spaltbildes aufgedeckt wird: nach einiger Zeit wird durch die fortschreitende Rotation auch die untere (breitere)

Spaltbildhälfte sichtbar: beide bleiben dies durch eine bestimmte Dauer: endlich wird durch das Vortreten eines grossen Sektors das ganze Spaltbild wieder verdeckt (Zeitpunkt der gleich starken Erregungen).

Nach dem Beispiele der Fig. 1 würde also, wenn eben ab senkrecht über 0 steht, zunächst die obere Hälfte von sp (die schwächere Lichtquelle) sichtbar, während die untere Hälfte durch das Ringstück $bc dg$ noch verdeckt bleibt. Kommt cd bei fortschreitender Rotation an den Ort von sp zu stehen, so wird auch die untere Hälfte von sp sichtbar und bleibt dies, bis ef in den senkrechten Durchmesser tritt, wodurch beide Reize plötzlich unterbrochen werden. Die Erregungen sollen in diesem Augenblicke gleich stark sein.

Dies ist der Versuch, auf den es für das Nachfolgende ankommt. Er wurde im Einzelfalle so ausgeführt, dass an der Scheibe die Entfernung ae (i. e. die Einwirkungsdauer der schwächeren Lichtquelle) constant erhalten und die Entfernung df gesucht wurde: diese Entfernung entspricht der Zeit, in der die grössere Lichtmenge gleiche Erregung hervorbringt. Es geschah dies durch Verschieben des Sektorrandes cd . Derselbe wurde erst ab sehr genähert und dann gegen ef allmählig vorgeschoben, bis zur Gleichheit der beiden Lichteindrücke im Momente, wo der Sektor ef die Reizung abschneidet. Darauf wurde umgekehrt der Sektorrand sehr weit gegen ef vorgeschoben und von hier aus durch Rückwärtsschieben die gesuchte Normallage gefunden. Das Mittel aus diesen beiden Bestimmungen ist das Datum zur Berechnung der verlangten Zeit.

Beobachtet wurde bei diesen Versuchen eigentlich die Gleichheit zweier Empfindungen. Aus diesen ist auf die Gleichheit der sie verursachenden Netzhaut-Erregungen geschlossen; denn welches auch immer die Abhängigkeit zwischen Grösse der Empfindung und Grösse der Erregung sein möge: gleichen Erregungen werden im Allgemeinen gleiche Empfindungen zugehören. Die Beziehungen, die unten zwischen Stärke und Dauer des Reizes einerseits und der dadurch im Beobachter ausgelösten Bewegung andererseits aufgestellt werden, gelten nur für die Erregung der Netzhaut, auf welche die Lichtstrahlen einwirken. Es wird also aus der Gleichheit der Empfindungen erst die Gleichheit der Erregungen erschlossen: aber nur auf die letzteren bezieht sich, so lange Gleichheit der Empfindungen beobachtet und die Grösse dieser selbst nicht bestimmt wird, das was der Versuch ergibt. —

In den Versuchsreihen, deren Wiedergabe zunächst folgt, sind die als Einwirkungsdauer bestimmter Lichtintensitäten verwendeten Zeiten sehr kurz gewählt, die bezüglichlichen Erregungen umfassen nur die Anfangsstücke der Erregungcurve.

1. Versuchsreihe. Hier wirkte die schwächere Helligkeit durch Zeiten ein, die einfache multipla von einander waren: gesucht wurden die Zeiten, die die grössere Helligkeit gebraucht, um gleich grosse Erregungen hervorzubringen: es zeigt sich, dass die im Versuche gefundenen Zahlen die gleichen multipla von einander sind. Beispiele sind in Tabelle 1 niedergelegt. Die oberste horizontale Reihe von Zahlen, die einen Versuch umfasst, sagt also, dass die schwächere Lichtquelle während der Dauer des Vorüberganges von 0 bis 15°, also durch 15° auf das Auge einwirkte: die Stellung des kleinen Sektorrandes wurde (durch Verschieben von den kleinen und grossen Zahlen her) bei 7.0° und 7.0° gefunden. Es wirkte also von 7° bis 15°, i. e. durch die Zeit, die 8° zum Vorübergange gebrauchten, die stärkere Lichtquelle ein. Die Bedeutung des 7. Stabes ergibt sich von selbst. — Die rotirende Scheibe macht die in Stab 8 angegebene Zahl von Umdrehungen in einer Zeitsecunde. Die angegebenen Bruchtheile von Graden der Scheibe sind geschätzt.

T a b e l l e 1.

Nummer der Versuchsreihe.	Öffnung des grossen Sektors von 0° bis —	Stand des kleinen Sektors gefunden		Mittel.	Also ist Öffnung des kleinen Sektors	Diese Zahl ist gleich	Geschwindigkeit der Rotation.	Bemerkungen.
		v. d. klein.	v. d. gross.					
I.	15	7.0	7.0	7.0	8	1×8	4.07 Umdr. in 1 sec.	Grün.
	30	14.3	13.5	13.9	16.1	2×8.05		
II.	15	6.8	6.8	6.8	8.2	1×8.2	do.	Blau-grün.
	30	13.9	13.4	13.6	16.4	2×8.2		
III.	15	8.6	8.2	8.4	6.6	1×6.6	4.2 Umdr. in 1 sec.	Blau-grün.
	30	17.2	16.8	17.0	13.0	2×6.5		
	45	25.1	25.5	25.3	19.7	3×6.6		

2. Versuchsreihe. Hier wurden genau die Weiten der beiden Spalthälften bestimmt. Es wurde wieder durch den Versuch

ermittelt, nach welchen Zeiten gleiche Erregungen zu Stande gekommen waren. Das Ergebniss ist, dass die doppelte Helligkeit die halbe Zeit zu gleicher Erregung gebraucht, als die einfache Lichtstärke u. s. w. — Beispiele sind in Tabelle 2 angegeben. Die Zahlen derselben sind wieder die im Versuch gewonnenen Original-Data: die im Stabe 2, 3, 4, 5, 6 und 7 stehenden Zahlen bedeuten also den Stand der Papiersektoren, abgelesen an der Gradtheilung der rotirenden Scheibe. —

Tabelle 2.

Nummer der Versuchsreihe.	Verhältniss der Spaltweiten.	Oeffnung des grossen Sektors von 0° bis:	Oeffnung des kleinen Sektors		Mittel.	Also ist Oeffnung des kleinen Sektors	Spaltweite mal Zeit.	Geschwindigkeit der Rotation.	Bemerkungen.
			v. d. klein.	v. d. gross.					
I.	1:2	40	19.4	21.7	20.55	19.74	19.74 $\times 2 =$ 39.48 (statt 40)	6.15 Rotation in 1 Sec.	Grün.
			19.0	20.5	19.75				
			19.7	20.4	20.05				
			20.2	21.2	20.7				
					20.26				
II.	1:2	40	20.8	18.8	19.8	19.75	19.75 $\times 2 =$ 39.5 (statt 40)	6.15 Rotation in 1 Sec.	Grün.
			21.7	19.6	20.65				
					20.25				
III.	1:2	40	19.8 (Mittel)	19.2 (Mittel)	19.5	20.5	20.5 $\times 2 =$ 41.0 (statt 40)	do.	Grün.

Die Zahlen dieser Tabelle enthalten grössere Abweichungen von den verlangten Normalzahlen als die in der 1. Tabelle angegebenen und noch weiterhin mitgetheilten Versuche. Indess liegen regelmässig die Abweichungen bald nach der einen bald nach der andern Seite von der theoretisch verlangten Normalzahl: das Mittel aus vielen Versuchen ergibt mit immer vollkommenerer Annäherung das oben ausgesprochene Resultat. Die Schwierigkeit in der Herstellung der nothwendigen Versuchsanordnung besteht darin, einen Spalt von 2 Centimeter Länge durchaus gleichmässig zu beleuchten.

ich habe darauf schon anderwärts aufmerksam gemacht ¹⁾. Um von besonderen Einrichtungen, die die ohnehin verwickelte Versuchsanordnung noch mehr complicirt hätten, unabhängig zu sein, habe ich darum in besonders angestellten Versuchen die Helligkeit auf andere Weise variirt.

3. Versuchsreihe. Es wurde, wie bisher beschrieben, bei verschieden weit geöffneten Spalthälften die Zeit bestimmt, in der die stärkere Lichtquelle gleiche Erregung hervorbringt. Darauf wurde in den Gang der Lichtstrahlen ein absorbirendes (Rauch-)Glas eingeschaltet, das also die ganze ins Auge fallende Lichtmenge um ein Bestimmtes schwächte und jetzt wurden wieder die Zeiten bestimmt, in denen gleiche Erregungen von den beiden Helligkeiten hervorgebracht wurden. Das Resultat war, dass diese Zeiten den im ersten Versuche gefundenen (wo ohne Rauchglas beobachtet wurde) durchaus gleich waren.

Der Versuch sagt Folgendes. Wenn die obere Spalthälfte doppelt so weit offen ist, als die untere, so verhalten sich die Helligkeiten der im Fernrohre gesehenen Spektra wie 1:2. Wird dann in den Gang der Lichtstrahlen ein absorbirendes Glas gebracht, das von dem auffallenden Lichte nur $\frac{1}{3}$ durchlässt, so wird dadurch die absolute Helligkeit der gesehenen Spektra auf $\frac{1}{3}$ und bezw. auf $\frac{2}{3}$ der früheren herunter gebracht. Das Verhältniss der absoluten Helligkeiten ist noch dasselbe, nämlich 1:2. Der Versuch zeigt also, dass in gleichen Zeiten gleiche Paare von Erregungen zu Stande kommen, wenn nur das Verhältniss der absoluten Helligkeiten constant bleibt. [Siehe umstehend Tabelle 3.]

Die in Stab 2, 4, 5, 6 u. 7 stehenden Zahlen bedeuten wieder die an der Scheibe abgelesenen Grade. Die beispielshalber citirte Versuchsserie wurde mit grünem Lichte und einem Rauchglase, dessen Absorptionscoëffizient für grünes Licht 0.36 war ²⁾, angestellt. Die im Stabe 3 stehenden Zahlen zeigen die Reihenfolge der Einzelversuche an: es wurde also immer mit und ohne Rauchglas abwechselnd beobachtet. — Das Ergebniss der Versuchsbeispiele in Tabelle 3 ist hier nochmals zusammengestellt: Die Zeiten sind in absolutem Maass eingesetzt. Die Zahlen des 2., 3. und 4. Stabes bedeuten hunderttausend Theile von Sekunden.

1) Bei Gelegenheit der Gallenfarbstoffbestimmung nach colorimetrischer Methode: cf. meine Habilitationsschrift und dies Archiv, Band XIV.

2) Dies heisst, von der immer der Einheit gleichgesetzten auffallenden Lichtmenge wurde 0.36 durchgelassen.

Tabelle 3.

Nummer der Versuchsreihe.	Oeffnung des grossen Sektors von 0 bis:	Nummer des Einzelversuchs.	Stand des kleinen Sektors gefunden		Mittel.	Also Oeffnung des kleinen Sektors	Geschwindigkeit der Rotation.	Bemerkungen.
			v. d. kleinen	v. d. grossen				
			Zahlen her verschoben.					
I.	40		ohne Rauchglas					
		1)	20.0	18.5	19.25			
		3)	20.8	18.4	19.6			
		5)	19.2	19.5	19.35			
					19.4	20.6	1°	rechtes Auge Grün.
			mit Rauchglas				0.000452	
		2)	19.3	19.0	19.15		Sec.	
		4)	20.1	19.7	19.9			
		6)	19.9	18.9	19.4	20.52		
					19.48			
II.	40		ohne Rauchglas					
		1)	21.1	22.1	21.6			
		3)	22.5	21.0	22.75			
		5)	21.6	22.0	21.8		1°	linkes Auge Grün.
					21.72	18.28	entspr.	
			mit Rauchglas				0.000458	
		2)	20.7	21	20.85		Sec.	
		4)	21.5	23.2	22.35			
		6)	21.2	21.2	21.2	18.53		
					21.47			
III.	40		ohne Rauchglas					
		1)	20.5	20.6	20.55			
		3)	21.3	21.6	21.45			
		5)	21.4	20.8	21.1			
					21.03	18.97	do.	linkes Auge Grün.
			mit Rauchglas					
		2)	20.8	19.1	19.95			
		4)	21.9	20.3	21.1			
		6)	21.7	21.7	21.7	19.08		
					20.92			

Tabelle 4 (zu 3 gehörig).

Nummer der Versuchsreihe.	Die schwächere Lichtquelle wirkte mit und ohne Rauchglas.	Die stärkere Helligkeit gebraucht		Verhältniss	
		A mit	B ohne	A	B
		Rauchglas.			
I.	1808	927.5	931.1	99.6	100
II.	1832	848.7	837.2	101.4	100
III.	1832	873.9	868.8	100.6	100

Das Verhältniss A: B in dem 5. und 6. Stab müsste gleich 1 sein.

Alle diese Versuche zusammengenommen lassen eine bestimmte Beziehung zwischen Erregung einerseits, Grösse und Einwirkungs-dauer der Reize andererseits erkennen. Bedeute E immer die Grösse der Erregung, r (resp. R) die Stärke des Lichtes (lebendige Kraft der Aetherschwingungen) und t (resp. T) die Zeit, so sagt die 1. Versuchsreihe aus:

$$\begin{aligned} E_I &= f(R, t) = f(r, T) \\ E_{II} &= f(R, 2t) = f(r, 2T) \\ E_{III} &= f(R, 3t) = f(r, 3T) \end{aligned} \quad \text{I.}$$

Darin bezeichnen, wie leicht ersichtlich, r und t die kleineren, R und T die grösseren absoluten Werthe.

Die 2. Versuchsreihe heisst:

$$E = f\left(r, \frac{t}{2}\right) = f\left(\frac{r}{2}, t\right) \quad \text{II.}$$

Die 3. Versuchsreihe sagt:

$$\begin{aligned} E_I &= f(R, t) = f(r, T) \\ E_{II} &= f(\alpha \cdot R, t) = f(\alpha r, T) \end{aligned} \quad \text{III.}$$

In den Gleichungen III bedeutet α denselben Coëffizienten von R und r, der kleiner (oder grösser) als die Einheit sein kann: (natürlich, wie sich dies hier von selbst versteht, zwischen bestimmten endlichen Grenzen bleiben muss).

Aus diesen Gleichungen ist ersichtlich, dass als Grundvariable das Produkt aus r und t in die Funktion eingeht. Die allgemeine Functionengleichung lautet also:

$$E = f(R \cdot T) \quad \text{IV.}$$

d. h. die Erregung der Netzhaut ist eine Funktion des Produktes aus Reiz und Zeitdauer¹⁾ der Einwirkung desselben. — Wenn für dieses Produkt der Name Reizmenge (oder Reizquantum) angenommen würde, so lautete der Satz: Die Erregung ist eine Funktion der Reizmenge²⁾.

1) Dies gilt, wie ja oben wiederholt bemerkt ist, nur bis zu ganz bestimmten ziemlich kleinen Werthen der Einwirkungszeit durchaus genau.

2) Demnach ist auch die Empfindung irgend eine Funktion der Reizmenge.

Mehr sagen die Versuche nicht aus. Ueber die Natur dieser Funktion selbst geben sie gar keinen Aufschluss und es scheint mir, dass der in dieser Abhandlung dargelegte Weg dazu überhaupt nicht führen kann. Die angewandte Methode ergibt nämlich immer nur die Gleichheit zweier Erregungen: über deren absolute Grösse oder auch nur über das Verhältniss der Grössen zweier Erregungen ist es unmöglich etwas zu erfahren. — Ich übergehe deshalb, weitere Versuchsanordnungen und Versuche zu beschreiben, da sie nichts Neues lehren: den obigen Satz stützen sie durchaus.

Weiter folgt, dass aus diesen Daten allein es ohne weitere Annahme nicht gestattet ist, die sogen. Erregungscurve construiren zu wollen. Es ist dies von mir aus Versuchen geschehen, die in den Gleichungen I. definirt sind: die Stärke des Lichtes blieb constant: die Zeit wurde variirt. Die Art der Konstruktion setzt voraus, dass die Gleichungen umgeschrieben werden aus $E=f(R, T)$ in $E=Tf(R)$. Wenn aber $E=f(R.T)$, so kann die Beziehung $E=Tf(R)$ nur bestehen unter der Annahme, dass $E=R.T$ (resp. $=\text{Const. } R.T$), eine Folgerung, die in den Versuchen von vorneherein durchaus nicht liegt.

Die bisher definirte Beziehung gilt nun für sehr kurze Einwirkungszeiten des Lichtes, also für so kleine absolute Zeitwerthe, wie sie oben verwendet sind. Nimmt man die Dauer der Einwirkung länger, so treten Abweichungen auf, die noch besprochen werden sollen.

Bevor ich dazu gehe, sei es mir gestattet, über den Gang der Netzhauterregung folgendes Hypothetische vorzuschicken. Ich halte dafür, dass die obige Funktion, die Erregung und Reizmenge verbindet, die erste Potenz sei, dass also die fragliche gesetzmässige Beziehung eigentlich lautet: Die Netzhauterregung ist der Reizmenge proportional ($E=\text{Const. } RT$).

Ich führe nur nebenher an, dass für den motorischen Nerven die direkte Proportionalität zwischen Erregung und Reiz bewiesen ist; denn darum handelte sich's ja gerade, zu zeigen, dass Nervenverlauf und Nervenendausbreitung das gleiche Verhalten gegen den Reiz besitzen. Was mich neben Anderem mit zu der obigen Ansicht bestimmt, ist folgende Ueberlegung. Wäre die Abhängigkeit der Erregung von der Reizmenge durch irgend eine andere Gleichung als die des ersten Grades definirt, so wäre doch mit grösster Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass die durch die bezügliche Funktion

bestimmte Erregungcurve concav zur Abscissenaxe verliefte und entweder ein Maximum besässe oder einer mit der Abscissenaxe Parallelen asymptotisch sich näherte. Wäre diese durchaus plausible Meinung zutreffend, so ist nicht abzusehen, warum die in den oben mitgetheilten Versuchsreihen ausgesprochene einfache Beziehung ¹⁾ nicht für den ganzen Verlauf der Erregung bis zum Gipfel oder doch für den allergrössten Theil derselben gültig sein sollte. Sie gilt aber in Wahrheit nur für den Anfang, indess hier mit durchgehender Genauigkeit.

Man wird gegen diese Auseinandersetzung vielleicht Folgendes einwenden: »Die eben ausgesprochene Beziehung $E=f(r,t)$ ist nur eine erste Annäherung. Sie gilt allerdings für sehr kleine Werthe von t (r ist ja immer (relativ) sehr gross gewählt), aber nur als erste Annäherung. Nimmt man grössere Werthe von t , so sind die weiter unten sogenannten Abweichungen erst durch den Versuch nachweisbar. Also $E=f(r,t)$ ist nicht der eigentliche gesetzmässige Ausdruck des Zusammenhangs zwischen E , r und t , auch nicht für kleine Werthe von t .«

Ich glaube, den Einwand kann man zurückweisen. Ich erinnere zuerst an die vorzügliche Uebereinstimmung der oben (pag. 31 bis 34) beschriebenen Versuche. Man vergleiche damit nur die bedeutenden Abweichungen von der Beziehung $E=f(r,t)$, die für grössere Werthe von t der Versuch ergibt. Ich verweise auf die Beispiele der Tabelle 2 bis 4 meiner früheren Arbeit ²⁾: man wird es bei Würdigung der Bedeutung der dort mitgetheilten Zahlen unwahrscheinlich finden, dass in den oben mitgetheilten Versuchsergebnissen eine erste Annäherung an das, was der spätere Verlauf der Erregung gibt, zu suchen sei. — Dann ist der Einwand auch sachlich nicht zutreffend: denn es handelt sich in den Versuchen durchaus nicht um sehr kleine Werthe von t . Zum Beweise dessen erinnere ich kurz an die blendende (subjective) Helligkeit, die dem im Dunkeln ausgeruhten Auge der unmessbar kurze Zeit dauernde elektrische Funken erregt. Weiter führe ich aus einer früher ³⁾ mitgetheilten Versuchstabelle die folgenden Zahlen beispielshalber an: bei einer Belichtungsdauer des Auges von 0.0003 Sec. mit grünem spectralen Lichte ⁴⁾ entstand

1) $E=f(RT)$ z. B. $E=(RT)^\alpha$ wo $\alpha < 1$.

2) Dies Archiv Bd. IX. pag. 217—219.

3) l. c. p. 219.

4) Die Lichtquelle ist eine Petroleumflamme: auch die übrigen Versuchsbedingungen sind dieselben wie in den oben beschriebenen Versuchen.

sehr deutlich die Empfindung grün. Diese Zeit durfte bei der Grösse der in (den jetzigen und) früheren Versuchen verwendeten absoluten Helligkeit noch beträchtlich verkleinert werden und immer noch kam eine Empfindung zu Stande. Diesen Zeitgrössen gegenüber waren die in den obigen Versuchen verwendeten Zeiten von relativ grossem Werthe. — Dem entsprechend waren auch die Erregungen nach dieser Einwirkungszeit sehr stark.

Alle die obigen Versuche sind ja im vollständig verfinsterten Raume mit ausgeruhtem Auge angestellt. Die Empfindungen, welche die Spektralfarben nach Einwirkungsdauer von 0.01 Sec.¹⁾ auslösten, stehen mir als weit stärker im Gedächtnisse, als z. B. die Empfindungen sind, die ich in meinem um die Mittagszeit von diffusum Tageslicht erleuchteten Zimmer von allen Gegenständen empfangen; d. h. sie übertreffen (und sogar weit) den mittleren Werth der Empfindungen, die für gewöhnlich die Grundlage unserer Vorstellungen sind.

Ich halte desshalb für das eigentliche Grundgesetz der Netzhauterregung das Folgende. Die Erregung ist der Reizmenge direkt proportional. Dasselbe ist nur mit vollständig intakter (gut ausgeruhter) Retina und nur durch kurze Dauer des Erregungsverlaufes zu constatiren. Nach sehr kleiner Einwirkungszeit treten, um die Netzhaut vor zu tief gehender Veränderung²⁾ zu bewahren, Schutzapparate in Wirksamkeit. Diese Schutzvorrichtungen liegen in der Netzhaut selbst, mit dazu gehört die Contraktionsfähigkeit der Iris. Durch alle diese Einwirkungen zusammen wird der Verlauf der Erregung so bestimmt, dass dieselbe sehr bald einen Maximalwerth erreicht, von dem aus sie dann sogar sehr rasch zu niedrigeren Erregungswerthen absinkt. Ich habe schon früher auf die folgende merkwürdige Beobachtung aufmerksam gemacht. Unterbricht man den Verlauf einer Erregung in der Gegend des maximum, so hat man eine ungemein glänzendere lebhaftere Empfindung, als sie das continuirliche Betrachten derselben Lichtquelle dem gleich beschaffenen Auge liefert. Wenn also z. B. die grüne Strahlung eines Spectrum durch

1) Dies ist so die mittlere in den Versuchen angewendete Zeit.

2) Dass die Erregung der Netzhaut eine chemische Aktion des Lichtes ist, wissen wir jetzt sicher durch die glänzenden Entdeckungen Boll's.

0.1 Secunde auf mein (ausgeruhtes) Auge einwirkt, so habe ich am Ende der Lichteinwirkung die geradezu blendende Empfindung eines (grünlich) gelben Lichtes. Betrachte ich aber die gleiche Strahlung unter sonst gleichen Umständen continuirlich, so werde ich mir nur der Empfindung eines mässig starken, angenehmen grünen Lichtes bewusst. Natürlich folgen bei lange dauernder Lichteinwirkung die gleichen Phasen des Erregungszustandes auf einander, wie bei der Einwirkung durch eine abgegrenzte kürzere Dauer. Aber die hohen Erregungswerthe gehen sehr rasch vorüber und machen niedrigeren Platz, die auf gleichem Werthe länger anhalten: nach diesen Werthen wird dann erst die objective Lichtstärke taxirt. Es ist diese Thatsache physiologisch und psychologisch interessant. Physiologisch zeigt sie die enorme Reizbarkeit der Retina und zugleich die Promptheit der Einrichtungen, wodurch die Nervenhaut sich selbst schützt. Dies ist noch Gegenstand unserer Untersuchung. Psychologisch sei vorderhand an diese Thatsache nur die Folgerung geknüpft, dass nicht der absolute Werth der Erregung (und der Empfindung selbst) für das Bewusstsein das Ausschlaggebende ist, sondern dass auch die Dauer derselben wesentlichen Einfluss hat. Es kann die schwächere Empfindung von längerer Dauer die stärkere aber nur kurze Zeit währende vollständig aus dem Bewusstsein verdrängen ¹⁾.

Es handelt sich jetzt weiter darum, durch Versuche zu ermitteln, in welchem Sinne die oben postulirten, in die Netzhaut verlegten Schutzvorrichtungen wirken. Meine bisher verwendeten Ver-

1) Noch eine Bemerkung sei hier vorläufig angefügt. Wenn wir direkt beim Betrachten verschieden heller Objekte von dem einen Gegenstand zum andern mit dem Auge weitergehen, so ist mit aller Wahrscheinlichkeit anzunehmen und durch weiter unten beschriebene Versuche sogar erwiesen, dass das Auge, welches den hellen Gegenstand betrachtet, ein ganz anderes ist, als es in dem Augenblicke war, wo es den dunkleren Gegenstand fixirte. Schon die verschiedene Weite der Pupille bedingt eine ganz grobe Aenderung abgesehen von dem, was in der Netzhaut selbst vor sich geht. Ich erwähne dies, weil es mir vollständig ausreichend erscheint, alle Thatsachen, die auf dem Gebiete der Empfindungen zu constatiren sind, aus Einrichtungen zu erklären, die in der Netzhaut liegen. Die scharfe Kluft, die künstlich zwischen Erregung und Empfindung gerissen ist, wird sich mit der Zeit durch das Experiment immer mehr einebnen lassen.

suchsmethoden waren dazu nicht die günstigsten: ich kann darüber folgende Mittheilungen machen.

Es ist oben wiederholt gesagt, dass, wenn die Einwirkungs-dauer des Lichtes einen bestimmten Werth überschreitet, die dort definirte einfache Beziehung ($rt = qz$) nicht mehr gilt. Es geht nun aus einem grossen Versuchsmaterial unzweideutig hervor, dass die Abweichung um so früher eintritt, je grösser der absolute Werth der schon bestehenden Erregung ist. Es ist leider nicht möglich, dies durch einige wenige Versuchsbeispiele zu belegen. Weil ja in grösseren Sprüngen die Variirung der Zeit erfolgt, ist die Uebergangsperiode in der Erregungscurve, die nach allen unseren Erfahrungen sicher keine Discontinuität besitzt, schwer zu fixiren. Es ergibt sich desshalb nur aus einer grossen Zahl von Versuchen als Mittel das obige Resultat. Der absolute Unterschied in dem Intervall dieser Abweichung bei grosser und kleiner Lichtintensität ist indess nicht gross: d. h. es tritt bei grosser Lichtintensität nur um Weniges früher die Abweichung von der eben definirten Beziehung ein, als bei kleiner. Es scheint mir wichtig, dass diese Abweichung nicht gross ist, dass also die Erregungscurven kleiner Helligkeiten fast nach eben so kurzer Zeit, wie dies bei grossen objektiven Helligkeiten der Fall, ihren Verlauf ändern.

Zweitens zeigen Versuche, dass die Abschwächung des Ansteigens der Erregung im einzelnen Zeitmomente um so grösser ausfällt, je höher der absolute Werth der Erregung selbst schon gestiegen war. Dies war die a priori wahrscheinliche Annahme.

Der Versuch wurde ganz in der gleichen Weise wie oben die 3. Reihe ausgeführt, d. h. es wurden die Zeiten bestimmt, in der verschiedene Helligkeiten gleiche Erregungen hervorbrachten. Abwechselnd wurde mit und ohne Rauchglas beobachtet. Nur waren die Zeiten grösser gewählt, als in den Versuchen auf pag. 34, etwa doppelt so gross. Es ergab sich, dass in der ganzen Versuchsreihe, in der das Verhältniss der absoluten Helligkeiten constant blieb, die stärkere Lichtquelle um so längere Zeit zu gleicher Erregung gebrauchte, je grösser ihr absoluter Werth war. — Beispiele in:

Tabelle 5.

Nummer der Versuchsreihe.	Oeffnung des grossen Sektors.	Stand des kleinen Sektors		Mittel.	Die gefundene Zahl ist Mittel aus . . . Versuchen.	Oeffnung des kleinen Sektors.	Geschwindigkeit einer Rotation.	Bemerkungen.
		v. d. kleinen	v. d. grossen					
		Zahlen her verschoben.						
I.	0—90	ohne Glas						
		39.0	39.0	39.0	2	51.0	4.2 Umdr. in 1 Sec.	Roth.
		mit Glas						
		40.5	40.7	40.6	6	49.4		
II.	0—60°	ohne Glas						
		32.9	32.9	32.9	6	27.1	do.	Roth.
		mit 1 Glas						
		34.2	34.2	34.2	6	25.8		
		mit 2 abs. Gläsern						
		34.9	34.1	34.5	6	25.5		
III.	0—60	ohne Glas						
		28.7	29.6	29.1	6	30.9	do.	Roth.
		mit Glas						
		31.0	31.0	31	2	29		

Die absoluten Werthe der Zeiten sind so gewählt, dass sie nicht viel über den Werthen liegen, für die die Gleichung $E = f(R, T)$ noch genau gilt. Ich that dies, um vielleicht auf einfache Beziehungen zwischen E , T und R bei weiterer Variirung der Zeit zu kommen. Meine bisherigen Versuche lassen solche noch nicht erkennen. Ich gebe sie desshalb auch nicht ausführlicher hier an: es ist nothwendig einfachere und für den speciellen Zweck empfindlichere Methoden anzuwenden.

Die Angaben der Tabelle 5 sind leicht verständlich. Die im 2., 3., 4., 5. und 7. Stabe stehenden Zahlen bedeuten wieder Grade der rotirenden Scheibe. Die 1. Versuchsreihe sagt also beispielsweise, dass mit eingeschaltetem Rauchglase die stärkere Lichtquelle schon in der Zeit des Vorübergangs von 49.4 Graden gleiche Erregung hervorgebracht hatte, während sie ohne Rauchglas durch 51 Grade einwirken musste. Da nun bei kürzerer Einwirkungsdauer des Lichtes (vielleicht bis zu 45°) immer in gleichen Zeiten gleiche Erregungspaare zu Stande kommen, so sagt der Versuch aus, dass die Erregungcurve von gewissen Ordinatenwerthen an so verläuft, dass die Zunahme im kleinsten Zeittheilchen nicht nur von der Zeit der Einwirkung, sondern auch von der absoluten Reizgrösse

(oder aber von dem schon vorhandenen Erregungswerthe) abhängt. Es versteht sich von selbst, dass man das Eintreten der Schutzvorrichtungen, die den Verlauf der Erregungscurve ändern, sich nicht plötzlich geschehend vorzustellen habe. Indess sollen erst weitere Versuche über die Richtigkeit dieser Anschauungen entscheiden.

Aus diesen Vorversuchen ist über den eigentlichen Vorgang in der Netzhaut selbst, resp. über die Natur der dorthin verlegten hypothetischen Schutzapparate gar nichts zu erschliessen. Indess sei doch, da man ja mit chemischen Aenderungen der Netzhaut als einer sicheren und wohlgegründeten Thatsache rechnen kann, noch Folgendes hier angefügt. Die Netzhaut besteht aus einer Reihe anatomisch wohl unterscheidbarer Schichten. Diejenige, in der wir die Erregung entstehen lassen (Schicht der Stäbchen und Zapfen), wird sicher durch Lichteinwirkung stark chemisch verändert. Ich glaube nun, dass auch noch in tieferen (den Opticus-Fasern näheren) Schichten der Retina chemische Veränderungen, und zwar Trübungen der vorher pelluciden Substanz zu Stande kommen, die natürlich das Durchdringen von Licht bis zur letzten empfindlichen Schicht erschweren. Dadurch wird die Lichtmenge, die auf die Stäbchen- und Zapfenschicht selbst fällt, verringert und so die letztere vor zu tief gehender Einwirkung geschützt. Diese Annahme von gleichzeitig in verschiedenen Netzhautschichten vor sich gehenden chemischen Einwirkungen (und Trübungen) halte ich (abgesehen von aprioristischen Zweckmässigkeitsgründen) für nothwendig zur Erklärung einmal des zauberhaft schnellen Abfalles der Erregung (pag. 38 und 39): dann aber besonders all' der Erscheinungen, die als Ermüdungsphänomene zusammengefasst werden, zumeist der sogenannten positiven und negativen Nachbilder. Es spielen sich ja sicher in der Netzhaut lebhafte chemische Vorgänge ab, die eine *restitutio ad integrum* der durch das Licht gesetzten Veränderungen bezwecken. Indem man diese *Restitutio* in den verschiedenen chemisch veränderten Schichten, die wir eben hypothetisch angenommen haben, zeitlich in verschiedener Weise vor sich gehen lässt, gelangt man zu annehmbaren Theorien über die Nachbilder.