Über zentrale Hemmung und die Wechselwirkung der Sehfeldstellen.

Von
U. Ebbecke.

(Aus dem Physiologischen Institut in Göttingen.)

(Eingegangen am 11. Oktober 1920.)

Durch die Arbeiten Sherringtons über Rückenmarksreflexe ist in den physiologischen Begriff der Hemmung größere Klarheit gebracht worden. Nachdem der physikalische Hemmungsbegriff von Herbart¹⁾ in die Psychologie übernommen war, wo er die Erscheinungen der Aufmerksamkeit, die „Enge des Bewußtseins“, durch das gegenseitige Sichverdrängen der widerstreitenden Vorstellungen erklären sollte, wurden von den Physiologen periphere (Weber, Eckhard) und zentrale (Setschenow, Goltz) Hemmungserscheinungen aufgefunden, so daß nunmehr der Begriff der Erregung durch den ihm gegenüberstehenden aber eng mit ihm zusammengehörigen Begriff der Hemmung ergänzt ist. Zentrale Hemmungen pflegen, wie aus der Rückenmarksphysiologie hervorgeht, als negative Begleiterscheinungen mit zentralen Erregungen einherzugehen.

Für die Entwicklung der Anschauung von den physiologischen Hemmungserscheinungen möchte ich hier auf die Zusammenstellung von H. E. Hering²⁾ verweisen und nur hervorheben, daß, zum mindesten bei dem heutigen Stand der Kenntnisse, zentrale Hemmung und periphere Hemmung scharf voneinander zu scheiden sind. So sicher es spezifische periphere Hemmungsnerven gibt, so unwahrscheinlich ist die Existenz spezifischer zentraler Hemmungsfasern oder Hemmungszentren. Daher ist jedes Problem für sich in Angriff zu nehmen. Während bisher die Rückenmarksphysiologie aus den motorischen Äußerungen reflektorischer Erregungen ihre Schlüsse gezogen hat, soll hier versucht werden, die sensiblen und sensorischen Reizreaktionen zur Frage der zentralen Hemmung heranzuziehen.

¹⁾ Herbart, Psychologie als Wissenschaft. Versuch einer Statik und Mechanik des Geistes. 1824.

²⁾ H. E. Hering, Die intrazentralen Hemmungsvorgänge in ihrer Beziehung zur Skelettmuskulatur. Ergebnisse der Physiologie I, 2, S. 503.

Sensible Hemmung.

Bei der Untersuchung der Temperaturempfindungen¹⁾ wurde ich auf den Antagonismus aufmerksam, der zwischen entgegengesetzten Temperaturerregungen besteht. Durch Anbringen dicht benachbarter thermischer Reize, Anlegen verschieden temperierter kleinflächiger Metallscheiben oder Quecksilberkuppen, läßt sich zeigen, daß ein stärkerer Kältereiz einen schwächeren Wärmereiz in der Nachbarschaft hemmt und umgekehrt; die schwächere Erregung kommt nicht zu Bewußtsein oder wird, wenn sie vorher empfunden war, ausgelöscht. Auf dieser, normalerweise wirksamen, antagonistischen Hemmung beruht es, daß eine einheitliche Temperaturempfindung resultiert, obgleich eine thermische Einwirkung häufig sowohl die Kältepunkte wie die Wärmepunkte der Haut reizt. Noch auffälliger nun kommen solche sensiblen Hemmungen zur Beobachtung, wenn man als zu hemmende Empfindung das eigentümliche Gefühl von Kribbeln, Vibrieren, Ameisenlaufen nimmt, wie es sich bei Nervendruck entwickelt, und als hemmenden Reiz das breite sanfte Überstreichen der Haut.

Bei dem sog. Einschlafen eines Armes oder Beines gibt es ein Stadium, in dem Hand oder Fuß unempfindlich geworden sind und eine temporäre sensible Drucklähmung eingetreten ist. Bevor es hierzu kommt, oder wenn eine Lähmung wieder zurückgeht, treten die Parästhesien und Schmerzen als Reizerscheinungen auf, wie sie jedem aus Erfahrung bekannt sind und sich experimentell leicht durch einen langsamen, anhaltenden Druck auf einen Nervenstamm oder durch Umlegen einer schnürenden Binde hervorrufen lassen. Dabei werden die durch den Druck in den Nervenfasern bald hier, bald dort entstehenden Reizwirkungen im Gebiet der Nervenendigungen, am Arm hauptsächlich in den Fingerspitzen, lokalisiert. Bei mäßigem Druck kommen die Parästhesien in den verschiedensten Abstufungen vor, als ein Gefühl von Schwere, Müdigkeit und dumpfem Schmerz, als Stechen und Prickeln oder als ein leises, rasches, innerliches Vibrieren. Außer von der Stärke des Druckes und individuellen Unterschieden hängt der Grad der Parästhesien auch von der Dauer der Einwirkung ab. Ist der Schnürdruck von geringer Stärke, so setzen die Parästhesien erst nach zwei, drei Minuten ein, nehmen zunächst zu, dann aber trotz Fortdauern des Druckes wieder ab und sind nach mehreren Minuten verschwunden, um erst nach Abnehmen der Binde für wenige Minuten wieder aufzutauchen. Wie es hiernach scheint, braucht der Reiz eine gewisse Latenzzeit, bis er durch Summierung wirkt, danach kommt es zu einer Art Adaptation, und erst die Aufhebung des Druckes ist wieder ein neuer Reiz, indem, wie man sich etwa vorstellen kann, innere Verschiebungen, die zum Ausgleich führten, plötzlich rückgängig gemacht

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. **169**, 395.

werden. Eine Parallele hierzu bieten die Erregung eines, von längerem Druck plötzlich befreiten motorischen Nerven, die sich als „Entlastungszuckung“ (v. Uexüll) des zugehörigen Muskels am Nervmuskelpräparat äußert, und verwandte Erscheinungen auf dem Gebiet des Tastsinns, wo eine nicht zu starke gleichmäßige Belastung von langer Dauer allmählich nicht mehr empfunden wird und erst das Abheben und die damit verbundene, entgegengesetzt gerichtete Deformation eine neue Empfindung verursacht. Ähnlich beschreibt Goldscheider¹⁾, wie eine quetschende Hautklemme, die einen lebhaften, unter Umständen anfänglich noch anschwellenden Schmerz erzeugt, nach wenigen Minuten reizlos wird und bei ihrer Abnahme der Schmerz neu aufflammt. Eine entferntere Ähnlichkeit findet sich auch in dem Verhalten eines Nerven gegenüber dem konstanten Strom.

Abgesehen von den aus inneren Ursachen eintretenden Schwankungen läßt sich ein solches leises, rasches, innerliches Vibrieren durch gleichzeitige Hautreize beeinflussen. Breitflächiges Bestreichen der Hand schwächt oder unterdrückt das Gefühl des Vibrierens, welches aber beim Aufhören des Streichens sogleich wiederkehrt. Es ist also deutlich die eine Empfindung durch die andere gehemmt. Umgekehrt ist auch die andere Empfindung beeinflusst, das Streichen wird dumpfer, „taub“ empfunden. Nähere Untersuchung dieser sensiblen Hemmung ergibt: Es handelt sich nicht um eine Aufmerksamkeitsablenkung. Denn abgesehen davon, daß es nicht schwer ist, trotz des Streichens die Aufmerksamkeit auf das Gefühl des Vibrierens konzentriert zu halten, was bei dem Versuch Voraussetzung ist, macht es keinen Unterschied, ob die Versuchsperson selbst oder eine zweite Person das Bestreichen vornimmt; dagegen bleibt der Erfolg aus, wenn das Streichen über die Hand der anderen Seite oder eine andere Körperstelle geführt wird, wobei auch die Aufmerksamkeit abgelenkt würde. Wie hieraus hervorgeht, ist die Hemmung eine Nachbarschaftswirkung. Bestreichen des gleichseitigen Oberarms hat eine ganz geringe, des Unterarms eine stärkere Wirkung, Bestreichen der Hand hat vollen Erfolg. Ähnlich wie das Streichen wirkt ein kräftiges Drücken der Fingerspitzen.

Daß spezifische Hemmungszentren oder Hemmungsfasern für die Hemmung des ungewöhnlichen Vibriergefühls beständen, ist von vornherein unwahrscheinlich. Es liegt die Annahme nahe, daß die zweite Erregung im Zentrum irradiierend eine negative Wirkung auf die erste ausübt, wobei die Stärke der Hemmungswirkung mit der Entfernung sehr rasch abnimmt. So fand sich auch bei der antagonistischen Hemmung der Temperaturempfindungen die Reichweite der Hemmung nur sehr gering. Allgemein lehrt eine daraufhin gerichtete Durch-

¹⁾ Über Irradiation und Hyperästhesie. Arch. f. d. ges. Physiol. **165**, 1.

musterung der Hemmungserscheinungen, daß in vielen Fällen die Nachbarschaft der sich beeinflussenden Erregungen offensichtlich, in anderen wenigstens nicht unwahrscheinlich ist. Wie schon bei den Temperaturempfindungen (l. c. S. 452ff.) erörtert wurde, sind als Sitz dieser Hemmungen, die ohne Einfluß von Willkür und Bewußtsein reflexmäßig analog den motorischen Hemmungen am Rückenmarkstier vor sich gehen, spinale Zentren zu vermuten. Schließlich ist bei dem Versuch erwähnenswert, daß gerade die breitflächige Reizung den besten Erfolg gibt, während ein viel stärkerer, aber räumlich beschränkterer Reiz, wie Stechen oder Quetschen einer Handstelle, das Vibriergefühl kaum oder gar nicht beeinflusst. Im allgemeinen ist gerade die Hemmungswirkung von Schmerzreizen am häufigsten und am besten bekannt, wenn durch einen starken Schmerz eine andere Empfindung „übertönt“ und „betäubt“ wird. Um so mehr ist hervorzuheben, daß der einfache, aber ausgedehnte Berührungsreiz unter Umständen noch stärkere Hemmung gibt. Das gleiche gilt auf motorischem Gebiet, wo ein Krampf oder eine rhythmische Bewegung durch einen Schmerzreiz, aber auch durch milden ausgebreiteten Hautreiz unterbrochen wird.

An der hier geschilderten sensiblen Hemmung lassen sich nun zwei Eigentümlichkeiten demonstrieren, die für Hemmungserscheinungen charakteristisch sind. Erstens wirkt derselbe Reiz, der unter Umständen hemmt, unter anderen Umständen verstärkend. Zweitens kann die Hemmung von einer deutlichen, entgegengesetzt gerichteten Nachwirkung gefolgt sein.

Hemmungsänderung. Starkesensible Reizerscheinungen durch Nervendruck werden durch gleichzeitiges Streichen verstärkt. Jede Berührung oder Bewegung der Hand ist dann lästig, ja schmerzhaft; die beruhigende Wirkung des Streichens hat sich in ihr Gegenteil verkehrt. Außer den Versuchen mit Nervendruck oder dem natürlichen „Eingeschlafensein“ lassen sich die Erfahrungen der ärztlichen Praxis heranziehen über den wechselnden Einfluß, den gleichzeitiger Hautreiz auf Nervenschmerzen ausübt. Die beruhigende und schmerzlindernde Wirkung des leichten wiederholten Streichens, der sanften Massage, oder von Kälte- und faradischen Reizen wird ja häufig therapeutisch angewendet. So können etwa Kopfschmerzen auf diese Weise beseitigt, geheilt werden. Ebenso zweckmäßig ist das unwillkürliche Verhalten eines Kindes, das sich einen schmerzenden Körperteil, an den es sich gestoßen hat, zu reiben pflegt. Dagegen wird in allen Fällen, wo die Schmerzen hochgradig sind, von den Kranken jede Berührung der schmerzenden Stelle ängstlich vermieden. Die verschiedenen Stadien der Empfindlichkeit lassen sich gut an Fällen beobachten, wo, etwa durch eine Schußverletzung, ein N. ischiadicus zeitweise gelähmt ist und allmählich unter häufigen Schmerzanfällen

seine Funktion wiedergewinnt. Zu der Zeit, wo die Empfindung wiederkehrt und die Schmerzhaftigkeit groß ist, verträgt der kranke Fuß nicht einmal den leisen Druck der Bettdecke, er muß in Watte gewickelt und durch einen Bügel vor Berührung geschützt sein. Später, wenn die Besserung schon weiter vorgeschritten ist, zieht der Kranke es umgekehrt vor, sich auf die schmerzende Seite zu legen, weil er dann — infolge der gleichzeitigen, ausgebreiteten Druckempfindungen des Beines — den leisen, dumpfen, ziehenden Schmerz weniger spürt, und liebt es, sich den kranken Fuß lange Zeit reiben zu lassen. So wird es auch verständlich, warum über schmerzenden Körperstellen bald ein warmer, bald ein kalter Umschlag angenehmer empfunden wird. Denn abgesehen von der hyperämisierenden und anämisierenden Wirkung, die sich erst nach einiger Zeit einstellt, wirkt die Wärmeapplikation unmittelbar hauptsächlich als Ausschaltung von Hautreizen, während die Kälteapplikation selbst ein ausgebreiteter Hautreiz ist, und es kommt auf das Stadium der Empfindlichkeit an, ob das eine oder andere erwünscht ist.

Wieder läßt sich diese Erscheinung der Umkehr einer Hemmungswirkung in Beziehung setzen mit den Erscheinungen auf motorischem Gebiete, wo bekannt ist, daß beispielsweise ein Schmerzreiz reflektorisch die Vasoconstrictoren erregt und den Blutdruck steigert, dagegen nach Ermüdung, Alkohol oder Chloralwirkung die Gefäße erweitert oder daß die Reizung eines afferenten Beinnerven, die gewöhnlich eine Erschlaffung der Streckmuskeln des Beines bewirkt, im Zustande der Strychninvergiftung die Strecker zur Kontraktion bringt. In diesen Fällen pflegt man von Reflexumkehr zu sprechen und kann analog bei der sensibeln Hemmung die Erscheinung als Hemmungsumkehr bezeichnen oder, um einer Verwechslung mit dem gleich zu besprechenden Hemmungsrückschlag vorzubeugen, als Hemmungsänderung.

Hemmungsrückschlag. Die zweite charakteristische Eigentümlichkeit, die bisher nur bei den Reflexen gefunden war und nun auch für die sensible Hemmung nachgewiesen wird, ist der Hemmungsrückschlag.

Das leise Vibriergefühl, das durch den Streichreiz unterdrückt war, kehrt im Augenblick, wo das Streichen aufhört, mit einer anfänglichen, kurz dauernden Verstärkung wieder. Der Name Rückschlag ist recht bezeichnend, indem er an eine gespannte Feder erinnert, die heruntergedrückt war und mit Beseitigung des Druckes in ihre Anfangslage zurückschnellt, dabei aber im ersten Augenblick noch etwas nach der entgegengesetzten Richtung hinauschießt. Das leise „Summen“, wie das Gefühl in der Hand wohl auch charakterisiert wird, schweigt, solange die Hand bestrichen wird; sobald das Streichen aufhört, surrt es laut auf, um gleich danach mit der ersten

gleichmäßigen Stärke fortzufahren. Sogar dann, wenn das Summen schon so schwach geworden war, daß es kaum oder eben nicht mehr merklich ist, wird es mit dem Aufhören des Streichens, das selbst ohne besondere Wirkung war, durch sekundäre Wirkung für einen Augenblick wieder zur deutlichen Empfindung aufgefrischt.

Bei dieser Nachwirkung ist die Ähnlichkeit mit den von Sherrington beschriebenen motorischen Rückschlagserscheinungen ohne weiteres klar. Als Beispiele seien angeführt das Verhalten der rhythmischen Pendelbewegungen, des Kratzreflexes und des Kniereflexes nach zeitweiliger Hemmung. Die Freusberg'schen Zeitmarkierbewegungen des Rückenmarkshundes mit herabhängenden Hinterbeinen lassen sich durch faradische pathische Reizung des Schwanzes unterdrücken; sobald die Hemmung aufhört, kehren sie mit anfänglich gesteigerter Lebhaftigkeit, vergrößerter Amplitude und etwas beschleunigtem Rhythmus wieder. Die gleiche anfängliche Verstärkung zeigt ein durch geeignete Reizung einige Zeit hindurch unterhaltener Kratzreflex, nachdem er durch eine eingeschaltete Hemmung, durch pathischen Fußreiz, unterbrochen war. Wird in regelmäßigen Abständen am Rückenmarkstier ein Kniereflex hervorgerufen und die Kontraktion des Kniestreckers registriert, so zeigen sich die Kontraktionen nach einer zwischengeschalteten antagonistischen Hemmung zunächst größer als zuvor. So wird auch ein Streckreflex lebhafter und anhaltender, wenn kurz vorher ein Beugereflex vorangegangen war. Es kann sogar vorkommen, daß eine, längere Zeit reflektorisch unterhaltene Beugerkontraktion ohne äußeren Reiz durch eine „spontan“ auftretende Streckerkontraktion unterbrochen wird, indem die antagonistische Hemmung durch Rückschlag zeitweilig in eine Gegenhemmung umschlägt. Diese Rückschlagserscheinungen haben dadurch besondere Bedeutung erlangt, daß sie das Auftreten rhythmischer Bewegungen erklären, die durch den Wechsel von Hemmung und Gegenhemmung entstehen und die sich durch gleichzeitige und ungefähr ausgeglichene Reizung antagonistischer Zentren künstlich erzielen lassen [Sherrington¹⁾, Forbes²⁾, Graham-Brown³⁾].

Hemmung, Hemmungsänderung und Hemmungsrückschlag sind demnach gemeinsame Eigentümlichkeiten nervöser, sensibler und motorischer, Zentren. Daher ist zu fordern, daß eine vollständige Erklärung der Hemmung sich auch auf die zugehörigen Erscheinungen von Hemmungsänderung und Hemmungsrückschlag erstreckt. Ohne daß hier auf die strittige Natur der Hemmung näher eingegangen werden kann, sei, um nur die Hauptrichtungen, die vertreten sind, zu nennen,

¹⁾ C. S. Sherrington, Journ. of physiol. **47**, 196. 1913.

²⁾ A. Forbes, Proc. of the Roy. Soc. **85**, 278. 1912.

³⁾ T. Graham-Brown, Ergebnisse der Physiologie. 1913, S. 279; 1916, S. 480.

bemerkt, daß die Assimilations-Dissimilationstheorie von Hering und Gaskell die Hemmungsänderung nicht beachtet, während die Interferenztheorie von Verworn¹⁾ und die Drainierungstheorie von Mc. Dougall²⁾ den Hemmungsrückschlag unerklärt läßt.

Gerade der Hemmungsrückschlag spricht stark gegen die Auffassung der Hemmung als einer durch schwache, schnell aufeinanderfolgende Erregungen bedingten, rasch einsetzenden und nach Aufhören der Reizung rasch verschwindenden relativen Ermüdung, wie sie Verworn und F. W. Fröhlich vertreten. Ja, der Rückschlag übertrifft sogar die Wirkung einer Erholung; die rhythmischen Pendelbewegungen beim Rückenmarkshund, durch Ausschalten des Reizes (Aufheben der herabhängenden Hinterbeine) sistiert, kehren danach in der vorigen Stärke, durch Einschalten eines Hemmungsreizes (Schwanzreizung) sistiert, kehren mit gesteigerter Lebhaftigkeit wieder. Der Befund von Veszi³⁾ läßt sich, wie auch Baglioni⁴⁾ tut, als typische Antagonistenhemmung deuten, da eine schwache Reizung des Antagonistenzentrums sich bereits in der Hemmung des tätigen Agonistenzentrums äußern kann, ohne noch selbst zu einer antagonistischen Muskelkontraktion zu führen.

Jedenfalls ist, bei Berücksichtigung von Hemmungsänderung und Hemmungsrückschlag, noch immer der alte Herbartsche Gedanke in Form eines Wettstreites, einer Konkurrenz benachbarter nervöser Bezirke möglich, wie er auch in der Drainierungstheorie zum Ausdruck kommt⁵⁾, wenn auch nicht gesagt werden kann, welche physikalische Energie oder chemische Substanz es sein soll, die sich benachbarte Bezirke streitig machen. Vielleicht sind Erscheinungen am Nerven — Anodenhemmung mit „Rückschlag“ bei Unterbrechung des konstanten Stromes — in Analogie zu setzen. Die Tatsache der Hemmungsänderung führt zu der Annahme, daß gleichzeitig, auf zweierlei Weise, erregende und hemmende Einflüsse von einem Zentrum auf ein anderes irradiieren können, so daß es von den Umständen abhängt, welcher Effekt überwiegt. Für unsere folgenden Betrachtungen ist es wichtig, auf die Gegenhemmung hinzuweisen, die sich in dem gehemmten Zentrum B durch das Ansteigen seiner Erregbarkeit entwickelt und die Erregungshöhe des primär hemmenden Zentrums A nach Art einer „Ermüdung“ herabsetzt. Die Gegenhemmung verhindert, wenn sie kräftig genug ist, eine nach dem Aufhören der Reizung in A fortgehende Nachentladung (kompensatorischer Effekt) oder führt, wenn sie noch kräftiger ist und Stärke und Reizungsgrad in A und B sich einigermaßen die Wage halten, zu einer abwechselnden Entladung (alternierender Effekt). Eine in

¹⁾ Verworn, Erregung und Lähmung. Jena 1914; Allgemeine Physiologie. Jena 1915; Artikel „Erregbarkeit“ in Zeitschr. f. allg. Physiol. **12**, 1911.

²⁾ Mc Dougall, The nature of inhibitory processes within the nervous system. Brain 1903, S. 153.

³⁾ Der einfachste Reflexbogen im Rückenmark. Zeitschr. f. allg. Physiol. **11**. 1910.

⁴⁾ Die Hautreflexe der Amphibien. Ergebnisse der Physiologie **13**, 528. 1913.

⁵⁾ Vgl. auch James, Principles of psychology. Bd. 2, S. 579ff.

Gang befindliche Erregung kann besonders leicht gehemmt werden, wenn die zweite, andere Zentren in Tätigkeit setzende Reizung ungewöhnlich stark ist (pathische Hemmung); aber die zweite Reizung kann auch, wenn sie schwach ist, ohne selbst das antagonistische B in Tätigkeit zu setzen, nur durch Ausgleich der Erregungshöhe von A und B hemmend wirken, wobei beide Erregungen unterschwellig sind, und kann durch Verteilung und Zerstreuung der Erregungen hauptsächlich als Beruhigung wirken, wie es bei ausgebreiteten sanften Reizen der Fall ist (taktile Hemmung).

Um die allgemeinere Verbreitung der Hemmungseigentümlichkeiten zu zeigen, seien Beispiele von sekretorischer Hemmung und psychophysischer Hemmung angeführt.

Sekretorische Hemmungen.

Pawlow¹⁾ berichtet, wie ein Versuchshund mit Speichelfistel auf einen passenden Reiz hin reflektorisch oder durch bedingten Reflex Speichel sezerniert, wie die Sekretion stockt, wenn der Hund geärgert und abgelenkt wird, und sehr reichlich fließt, wenn der Hund in große Wut versetzt wird. Hier hat also dieselbe Wirkung, deren Erfolg einmal in einer Störung, Ablenkung, Hemmung besteht, das andere Mal einen verstärkenden Erfolg auf die sekretorische Innervation, wenn die von der zunächst antagonistischen Erregung ausgehende Irradiation stark genug ist, um allgemein die Erregbarkeit zu erhöhen. Auch Pawlow spricht davon, wie der bedingte Reflex auf den Fremdling (Anfallreflex) im einen Fall den Nahrungsreflex mitauflädt, während bei geringerer Intensität die Erregung auf jenem Reflex konzentriert bleibt und den Nahrungsreflex herabsetzt. Ähnlich läßt sich das Verhalten der Schweißsekretion betrachten. Erregung der Schweißzentren und der Vasoconstrictorenzentren pflegen einander entgegengesetzt zu sein; schwitzende Haut ist gewöhnlich rot und reichlich durchblutet, blasse, kalte Haut ist trocken. Dagegen können bei ungewöhnlicher Erregungsstärke auch beide Zentren zugleich tätig sein beim kalten Schweiß der Angst, der Erstickung und der größten Aufregung. Daß nach einer länger dauernden, reflektorisch oder zentral bedingten, Vasoconstriction das Nachlassen des Gefäßtonus häufig von Schweißausbruch begleitet wird, ist vielleicht die Folge einer leichten Wärmeretention bei engen Hautgefäßen. Mehr auf Hemmungsrückschlag aber deutet die Erfahrung, daß mitunter schon das Eintreten des Schlafes und das damit verbundene Absinken des Gefäßtonus genügt, um bei unveränderter Außentemperatur Schwitzen herbeizuführen, wie es besonders an sehr heißen Tagen zu bemerken ist oder bei erschöpften, kachektischen oder tuberkulösen Menschen auffällt.

¹⁾ Die Erforschung der höheren Nerventätigkeit, Festrede. Groningen 1913. S. 11.

Psychophysische Hemmungen.

Auf psychophysischem Gebiet läßt sich der Schlaf, oder vielmehr das Einschlafen, als eine Hemmung auffassen. Unstreitig wirken als Ursachen des Schlafes, des allgemein herabgesetzten funktionellen Nerventonus, sowohl die Ausschaltung erregender Reize als die Ansammlung von Ermüdungsstoffen. Für jene Wirkung dienen die gewöhnlichen, das Einschlafen befördernden Veranstaltungen und der Strümpell'sche Versuch, für diese die höchsten Grade einer Ermüdung, die den Menschen wie durch Narkose übermannt, als Beispiel. Aber diese beiden Erklärungen versagen dort, wo ein Mensch, wie es häufig geschieht, sich zum Schlafen anschickt, ohne müde zu sein und ohne daß die äußeren Bedingungen günstig sind, nur weil es die gewohnte Stunde des Schlafes ist oder weil er einschlafen will. Hier erscheint das Einschlafen als ein Willensakt, so daß von einigen Nervenärzten die nervöse Schlaflosigkeit, das Nichteinschlafenkönnen, als ein Symptom von Aboulie bezeichnet ist. Ein besonderes subcorticales Schlafzentrum anzunehmen, wie es geschehen ist, dessen Erregung die übrige Gehirntätigkeit ausschaltet, wäre wohl nur eine Worterklärung, die einen neuen unbekannten Faktor einführt. Dagegen fügt sich das Einschlafen den anderen bekannten Hemmungserscheinungen ein, wenn wir uns die Herabsetzung der allgemeinen Erregungshöhe als eine gleichmäßige Verteilung und Ausgleichung der Einzelerregungen vorstellen, ähnlich wie sie durch sanfte ausgebreitete und unbestimmte periphere Reize erzielt wird. Für den einschlafenden Menschen bedeutet der Gedanke an Schlaf, Ruhe, tatenlos wohliges Hingegebensein zugleich das Gegenteil von Aufmerksamkeitsanspannung und Konzentrierung, eine „Zerstreuung“, die sich in der Ideenflüchtigkeit des Denkens vor dem Einschlafen äußert und der wohl eine Zerstreuung in der Verteilung der psychophysischen Erregungen entspricht. Indem die Erregungen zugleich „oberflächlich“ und mannigfaltig werden, hemmen sie einzelne stärkere Erregungen, die als innere Weckreize wirken würden, und führen durch Nivellierung zu einem Absinken, das sich dann, sobald die Reizschwelle passiert ist, automatisch weiter vertiefen kann. Die Analogie der Beseitigung eines mäßigen Schmerzes durch leichtes Bestreichen gäbe ähnliche Verhältnisse in kleinem Maßstabe.

Daß die psychischen Erscheinungen bei der Aufmerksamkeitswirkung physiologisch zu den Hemmungserscheinungen zu rechnen sind, ist von verschiedenen Seiten betont. Denn hier geht die Verstärkung einer Vorstellung oder Vorstellungsgruppe gewöhnlich mit der Abschwächung, Ablenkung, Verdrängung, Unterdrückung einer anderen Vorstellung einher, wobei die Hemmung wechselseitig sein kann, so daß durch Rückschlag periodische Unterbrechungen, unwillkürliche „Aufmerksamkeitsschwankungen“ entstehen. Während inten-

sive Aufmerksamkeitsanspannung unempfindlich für andere Eindrücke macht, hat andererseits die noch intensivere Anspannung zuweilen eine allgemeine Aufgeregtheit und Erregbarkeitserhöhung zur Folge. Um recht einfache Beispiele für psychophysische Hemmungswirkung zu haben, denke man an den sog. Wettstreit der Gesichtsfelder, wenn dem rechten und linken Auge gleichzeitig zweierlei nicht verschmelzbare Bilder unter dem Stereoskop dargeboten werden und nun in unregelmäßigem, unwillkürlichem Wechsel bald der eine, bald der andere Eindruck obsiegt, oder an die umkehrbaren, in zweierlei Sinn plastisch deutbaren geometrischen Figuren (Neckerscher Würfel, Schrödersche Treppe), wo dieselbe Zeichnung bald vor-, bald zurückzuspringen scheint, je nachdem welche, in wechselseitiger Hemmung auftauchende, Deutung sich gerade dem Bewußtsein aufdrängt.

Für die Hemmung willkürlicher Bewegungen sei als Beispiel angeführt die Unterbrechung einer in Gang befindlichen Tätigkeit infolge eines plötzlichen Einfalls oder eines, die Aufmerksamkeit fesselnden, überraschenden Eindruckes, wenn etwa zwei Menschen, die sich im Gehen unterhalten, durch ein besonders spannendes Thema veranlaßt werden, stehenzubleiben, oder wenn ein Mensch durch eine wichtige, unvermutete Nachricht gleichsam statuenhaft versteinert wird. Auch hier kann der „Stupor“ sich bei gesteigertem Erregungsgrad in eine „Agitation“ verwandeln. Dafür, daß die Nachbarschaftswirkung einer hemmenden Erregung am stärksten ist, gibt es hier mehrere Belege. So ist der, an der Reaktionszeit meßbare, Störungseffekt eines Nebenreizes am stärksten, wenn der störende Reiz demselben Sinnesgebiet angehört wie der zu beachtende Reiz. Es ist nicht schwer, gleichzeitig einem Gespräch aufmerksam zu folgen und den eigenen Namen zu schreiben, dagegen nicht möglich, mit dem Fuß eine Acht, mit der Hand den Namen zu schreiben, und schon schwierig, während die rechte Hand eine bestimmte gleichförmige Bewegung ausführt, mit der linken Hand eine andere Bewegung zu machen, ohne unwillkürlich in die der rechten Hand symmetrische Bewegung zu geraten.

· Wechselwirkung der Sehfeldstellen.

Es ist kein Zufall, daß Hering seine allgemeinbiologische Assimilations-Dissimilations-Theorie sowohl für die Erklärung der Hemmungserscheinungen wie der optischen (und thermischen) Erscheinungen spezialisierte. Die Ähnlichkeit zwischen beiden Gebieten ist in der Tat groß. Zwar bei den Temperaturempfindungen scheinen, nach den Untersuchungen über den Einfluß der Hautdurchblutung, Kontrast und Adaptation rein peripher, durch Veränderungen der Hauttemperatur bedingt. Beim Lichtsinn ist eine ähnlich einfache Deutung nicht möglich. Doch handelt es sich sowohl beim Lichtsinn wie beim Temperatursinn

um antagonistische (Warm-kalt-, Schwarz-weiß-) Erregungen. Und gerade die Wechselwirkung der Sehfeldstellen zeigt dasselbe Verhalten, das von der reziproken Innervation der Reflexe bekannt ist, in auffälliger Weise.

Die Auffassung von der physiologischen Natur der gegensätzlichen Beeinflussung bei den Lichtempfindungen, die hier Voraussetzung ist, war schon von Johannes Müller ausgesprochen und von Plateau betont, wurde dann von Helmholtz verlassen, der die Erscheinungen teils als Ermüdung, teils als unbewußte Urteilstäuschung erklärte, und ist von Hering mit neuen Beweisen wohl endgültig sichergestellt. Außer den Heringschen Arbeiten seien von dahinzielenden Untersuchungen zitiert die von Tschermak¹⁾, Sherrington²⁾, Hess³⁾, Ebbecke⁴⁾.

Sherrington⁵⁾ hebt in mehreren Bemerkungen bei Besprechung der spinalen Induktion die Ähnlichkeit im Verhalten der Beuge- und Streckreflexe und des visuellen Kontrastes hervor und McDougall⁶⁾ und Starling⁷⁾ haben sich ihm angeschlossen. Auch bei Langendorff⁸⁾ findet sich ein solcher Hinweis, und neuerdings bezeichnet Brücke⁹⁾ die Parallele zwischen Lichtsinn und motorischer Innervation als vielversprechend und fruchtbar. Diesem Gedanken nachzugehen und ihn genauer auszugestalten, wurde ich veranlaßt durch den anfangs geschilderten Befund, der deutlich zeigt, wie groß die Übereinstimmung im Verhalten der motorischen und sensiblen Innervationen ist, und durch die Erwägung, daß diese das Verständnis der optischen Kontrastercheinungen erleichternde Auffassung zugleich einige Konsequenzen für die Lehre vom Lichtsinn ergibt. Denn da Hering, wie er selbst betont, sich zunächst auf die Feststellung der physiologischen Wechselwirkung beschränkt und darauf verzichtet hat, etwas über deren Natur auszusagen, erscheint eine Fortführung in der angegebenen Richtung erwünscht. Wir setzen also im folgenden an Stelle der von afferenten Nervenfasern zugeleiteten Erregung des Reflexzentrums

¹⁾ A. Tschermak, Kontrast und Irradiation. *Ergebnisse der Physiologie* II, 2, S. 726.

²⁾ C. S. Sherrington, On reciprocal action of the retina. *Journ. of physiol.* **21**, 33.

³⁾ C. Hess, Untersuchungen zur Lehre von der Wechselwirkung der Sehfeldstellen. *Arch. f. d. ges. Physiol.* **179**, 50.

⁴⁾ U. Ebbecke, Über das Augenblicksehen und Über das Sehen im Flimmerlicht. *Arch. f. d. ges. Physiol.* **185**, 181 u. 196. 1920.

⁵⁾ Sherrington, Schaefer's textbook of physiology. Bd. 2, S. 840. The integrative action of the nervous system. London 1910. S. 208.

⁶⁾ McDougall, The nature of inhibitory processes. *Brain* 1903. S. 153.

⁷⁾ E. H. Starling, Principles of human physiology. 1912. S. 652.

⁸⁾ O. Langendorff, Physiologie des Rückenmarks in Nagels Handb. d. Physiol. Bd. 4, S. 282.

⁹⁾ E. Th. Brücke und H. Wastl, Zur Kenntnis der antagonistischen Reflexe des Froschrückenmarks. *Zeitschr. f. Biol.* **70**, 395. 1919.

die durch den Lichtreiz bewirkte Erregung der optischen Bahnen und beurteilen die Erregung statt nach der motorischen Äußerung der Muskulatur nach der Empfindungsäußerung des Bewußtseins. Von diesem Standpunkt aus entspricht das positive Nachbild der bekannten Nacherregung oder Nachentladung, die besonders bei stark erregbaren Reflexzentren den Reiz einige Zeit überdauern kann; der Simultankontrast zeigt, daß benachbarte Sehfeldstellen im Verhältnis reziproker Innervation zueinanderstehen; und der Sukzessivkontrast oder das negative Nachbild ist ein Hemmungsumschlag.

Das positive Nachbild ist von der Heringschen Theorie am schwersten zu erklären und auch wohl am wenigsten berücksichtigt; denn die Annahme, daß dabei die sonst einsetzende Selbststeuerung und das Zustandekommen der gegensinnigen Stoffwechselphase beeinträchtigt sei, weil die Reizung das zur Assimilation dienende Material erschöpft habe, ist bei der kurzen und schwachen Reizung, die zumal bei vollausgeruhtem dunkeladaptiertem Auge für ein positives Nachbild (tertiäres Bild) genügt, nicht recht wahrscheinlich. Steht es aber auf gleicher Stufe mit der gewöhnlichen Nachentladung, so ist ohne weiteres verständlich, warum es besonders dann auftritt, wenn der Reiz absolut oder im Verhältnis zum Reizzustand der Nachbarschaft sehr stark ist und die primäre Wirkung die sekundäre Gegenwirkung überwiegt. Eine Analogie des dunkeladaptierten Auges etwa mit dem Rückenmark eines Winter- und Eisfrosches träfe wenigstens in dem einen Punkte zu, daß in beiden Fällen reichlich zerfallsfähiges Material angesammelt ist.

Der Simultankontrast, zum Beispiel das Grünerscheinen eines kleinen grauen Fleckes auf rotem Untergrunde, bedeutet hiernach: Die auf äußeren Reiz erfolgte Roterregung einer Sehfeldstelle hemmt die ihr entgegengesetzte, antagonistische Grünerregung der gleichen Gegend und hemmt zugleich in der Umgegend die gleichnamige Roterregung oder vielmehr, da Hemmung nur die sekundäre Folge einer Erregung ist, sie erregt in der Nachbarschaft die entgegengesetzte Grünerregung, so wie die Erregung spinaler Beugezentren mit Hemmung der gleichseitigen und Erregung der ungleichseitigen Streckzentren einhergeht.

Hört die primäre Reizung auf, so erfolgt im Sukzessivkontrast der Hemmungsrückschlag oder Umschlag, indem die vorher gehemmten Erregungen nun ihrerseits, auch ohne entsprechende äußere Reizung, hervortreten. Hierin kommt zum Ausdruck, was zu beweisen Hering sich besonders angelegen sein ließ, daß das negative Nachbild mehr ist als eine bloße Ermüdung und eine aktive Gegenwirkung bedeutet, der zufolge ein grauer Fleck für eine rotermüdete Stelle des Auges gesättigter grün erscheinen kann als ein grüner Fleck für eine unbelichtete, ausgeruhte Stelle.

Zur anschaulichen Erläuterung diene der Hering'sche Versuch¹⁾. Man lege auf eine schwarze (oder auch weiße) Unterlage zwei breite Blätter bunten, z. B. roten Papiere, schiebe sie so zusammen, daß sie nur einen schmalen Spalt zwischen sich lassen, und fixiere einen Punkt des Spaltes mehrere Sekunden lang. Während man immer weiter fixiert, schiebe man langsam die beiden roten Blätter beiseite. Nun sieht man den Spalt als schönen roten Streifen und kann die Färbung durch Annäherung der roten Blätter wieder hemmen. Daß beim Wegziehen der roten Blätter auch der Untergrund ein wenig getönt ist, wird gewöhnlich gar nicht bemerkt; ebensowenig wird der Spalt zwischen den roten Blättern durch Simultankontrast grünlich gesehen, weil die Helligkeitsdifferenzen dafür ungünstig sind. Nach Helmholtz müßte hier der vorgestellte, auf Urteilstäuschung beruhende, aber nicht bewußt wahrgenommene Kontrast das Auge für Grün ermüdet haben. Nach unserer Anschauung erklärt sich der Versuch als ein Hemmungsumschlag, verstärkt durch die vom matt getönten Umfeld ausgeübte antagonistische Erregung.

Ist die physiologische Natur des Simultankontrastes und die im Sukzessivkontrast neben der Ermüdung enthaltene aktive Gegenwirkung zugestanden, so ist damit zugleich festgestellt, daß es Gegenfarben, gegensätzlich angeordnete Paare von Farben gibt. Freilich führt hier, soviel ich sehe, die Auffassung über die Hering'sche Lehre hinaus oder entfernt sich von ihr. Denn da es sich bei zentralnervösen Hemmungen immer um mindestens zwei Neurone oder Neuronengruppen handelt — einzellige Hemmungen etwa eines Infusors, dessen Galvanotaxis durch gleichzeitige Thigmotaxis gehemmt wird²⁾, kommen hier kaum in Frage —, so heißt das, daß Roterregung, Grünerregung, Blauerregung, Gelberregung selbstständige, nur in paarweisem Antagonismus und reziproker Beziehung zueinanderstehende Erregungen sind. Die Gegenfarbenpaare werden in selbstständige antagonistische Einzelglieder zerlegt, statt daß sie einheitliche Substanzen mit Assimilierung-Dissimilierung wären. Aber diese Konsequenz, möchte ich meinen, ist nicht zu scheuen. Dieselbe Veränderung wurde vor längerer Zeit in der Lehre vom Temperatursinn vorgenommen. Sie ist dem Satz von den spezifischen Sinnesenergien gemäß, und sie behebt die Schwierigkeit, assimilative Erregungen oder gar die Fortleitung assimilativer Erregungen annehmen zu müssen. Experimentell einzelne Blaupunkte oder Rotpunkte durch Abtasten der Netzhaut mit punktförmigen Lichtreizen nachzuweisen, wie versucht worden ist, kann deshalb nicht gelingen, weil ein Punktreiz für die Buntempfindung unterschwellig bleibt oder bei Verstärkung nur durch Irradiation wirkt. Vielleicht, daß die subjektiv entoptisch beim Druck auf das geschlossene Auge wahrgenommenen bunten Punkte auf die spezifische Erregbarkeit der einzelnen Elemente hindeuten. Jedenfalls ist die verschiedene Farbempfindlichkeit der einzelnen Zapfen durchaus möglich und wahrscheinlich.

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. 43, 266. 1888.³

²⁾ Jennings (unter Verworn), Journ. of physiol. 21, 305.

Bei den Sauropsiden, Reptilien und Vögeln haben die Untersuchungen von Hess und Gärten sowohl das Vorkommen roter und gelber Ölkügelchen, die zwischen Innen- und Außenglied der Zapfen eingeschaltet sind, als die größere Rotgelbempfindlichkeit im Sehen dieser Tiere nachgewiesen. Auf die Reizrezeptoren der Zapfenaußenglieder wirken die Ölkügelchen wie kleine vorgesetzte Farbbrillen, so daß hier Rotzapfen und Gelbzapfen anzunehmen wären. Sind auch solche Ölkügelchen im Säugetierauge nicht vorhanden, so ist doch wohl denkbar, daß die verschiedene Verteilung der photochemisch beeinflussbaren Reizstoffe eine Differenzierung der Zapfen bedingt, so daß sie zwar für Licht alle empfindlich bleiben, für bestimmte Teile des Spektrums aber besonders sensibilisiert sind.

Zu berücksichtigen ist hierbei nach der v. Kries'schen Zonentheorie und den Ausführungen von G. E. Müller¹⁾, daß die Lehre von den Gegenfarben nicht unbedingt schon ein Urteil über die Verteilung der Farbempfindlichkeit in den primär rezipierenden Netzhautelementen enthält, sondern daß sehr wohl weiter zentral eine Umordnung stattfinden kann.

Eine wesentliche Erleichterung erfährt das Verständnis der rhythmischen optischen Reizreaktionen, indem sie mit den rhythmischen Reflexen in Parallele gesetzt werden. Abgesehen von den unregelmäßigen Schwankungen, die ein im Verschwinden begriffenes negatives Nachbild zeigt und die den Aufmerksamkeitsschwankungen beim Betrachten eines Schwellenreizes zu vergleichen sind, kommen periodische Nachbildschwankungen beim Übergang eines positiven Nachbildes in ein negatives vor, worauf besonders Plateau²⁾ Wert gelegt hat. Am deutlichsten wird der rhythmische Erfolg im Anschluß an eine ganz kurzdauernde Netzhautreizung. Da aus neuer Zeit viele ausgedehnte Beobachtungen über die periodischen Nachbilder vorliegen³⁾, darf die Erscheinung hier als bekannt vorausgesetzt werden. Es handelt sich um das primäre, sekundäre und tertiäre Bild oder, nach der anderen Bezeichnung, um die sechs aufeinanderfolgenden Phasen abwechselnder Erhellung und Verdunklung, die innerhalb der ersten Sekunden als Wirkung einer Momentbelichtung oder eines bewegten Reizlichtes zu beobachten sind. v. Kries meint, daß der Stäbchenapparat mit einer dreimaligen, der Zapfenapparat mit einer zweimaligen Erregung antwortet, gibt aber zu, daß damit weder die mehrfache Reaktion noch das exakte Zusammenfallen des komplementären Zapfennachbildes mit der zweiten Stäbchenrerregung erklärt ist. Von unserem Standpunkt aus entspricht der rhythmische Reizerfolg den alternierenden Reflexen mit Hemmung und Hemmungsrückschlag,

¹⁾ G. E. Müller, Zur Psychophysik der Gesichtsempfindungen. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **10** u. **14**.

²⁾ Annalen d. Physiol. u. Chemie **32**, 543. 1834.

³⁾ Zusammenfassende Darstellungen bei v. Kries, Nagels Handb. d. Physiol. Bd. 3, S. 220—226. — Hamaker, Über Nachbilder nach momentaner Helligkeit. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **21**, 1. 1899. — C. Hess, Zur Kenntnis des Ablaufs der Erregung im Sehorgan. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **21**, 1.

ähnlich wie Hess den oszillatorischen Charakter des Reizerfolges hervorhebt.

Es ist charakteristisch, daß der Reiz dabei nicht übermäßig stark sein darf, wenn nicht die primäre Erregung, unbeeinflußt durch die Gegenhemmung, bestehen bleiben soll. Ist der Unterschied im Reizzustand der belichteten Stelle gegenüber der Umgebung geringer, so treten eine Art Pendelbewegungen auf, wobei mit jedem Male die Ausschläge kleiner, die Helligkeiten geringer und die Zeiten, die eine Phase anhält, größer werden, wie Schwingungen eines aus dem Gleichgewicht gebrachten Systems, die erst steiler, dann flacher sind. Dabei sind einerseits die Gegenfarben als Antagonistenpaare, andererseits aber auch die Schwarzempfindung als der Weiß- und der Buntempfindung antagonistisch anzusehen. Während gewöhnlich das sekundäre Bild komplementär gefärbt ist, bleibt bei besonders starker Bunterregung, bei ganz gesättigt buntem Reizlicht, die Farbgegenwirkung aus, so daß das sekundäre Bild ausnahmsweise gleichfarbig ist [Hess¹]. Die schlechtere Sichtbarkeit des sekundären Bildes im fovealen Gebiet läßt sich außer durch die Besonderheiten der Dunkeladaptation vielleicht auch dadurch verständlich machen, daß man die von Hermann gefundene foveal geringere Wirksamkeit des Simultankontrastes heranzieht. In einem Gitterwerk horizontaler und vertikaler schwarzer Streifen auf weißem Grunde, oder farbiger Streifen auf andersfarbigem Grunde, erscheinen durch Binnenkontrast kleine unscharfe, hellgraue Kreise in den Kreuzungsstellen; aber jeder solcher Kreis verschwindet, sobald man ihn fixiert. Ähnlich finde ich den Sukzessivkontrast unter Umständen zentral schwächer als parazentral, so daß nach Augenblicksehen ein negatives Nachbild hinter den perpalpebral belichteten Lidern nur dann zum Vorschein kommt, wenn der Blick seitlich neben das Objekt gerichtet war. Auf Grund der Hering'schen Feststellung, daß der Kontrast die optischen Fehler, die durch physikalische Irradiation entstehende Unschärfe, korrigiert, ist es wahrscheinlich, daß der Kontrastmechanismus dort, wo die optischen Fehler aus physikalischen Gründen am geringsten sind, im zentralen Sehen, am wenigsten entwickelt ist. Doch gelten die Gesetzmäßigkeiten der simultanen und sukzessiven Induktion und des Alternierens antagonistischer Wirkungen sowohl für die zentralen wie für die peripheren Bezirke des Sehens.

Die Wichtigkeit der auf die primäre Wirkung unmittelbar folgenden Gegenwirkung wird dadurch größer, daß sie, wie ich an einem deutlichen Falle beweisen konnte²), nicht nur im Rückschlag nach Aufhören des Reizes, sondern noch während des Reizes einsetzt. Sie entspricht daher der in späteren Stadien sichtbar werdenden Gegenwirkung, die nach Aufhören des Reizes zu dem gewöhnlichen negativen Nachbild, während des Reizes aber zur lokalen Adaptation und gleichsinnigen Induktion führt. Bei längerem Fixieren wird ein graues, zunächst grünlich erscheinendes Infeld auf rotem Grunde rötlich getönt, während das rote Umfeld an Sättigung verliert, so daß beide einen gleichen grau-roten Eindruck machen; allgemeiner verwischen sich dabei die ursprünglichen Unterschiede der Färbung und Helligkeit. Wie nun das Sehen im Flimmerlicht zeigt, setzt diese, die primäre Wirkung dämpfende

¹) C. Hess, Untersuchungen zur Lehre von der Wechselwirkung der Sehfeldstellen. Arch. f. d. ges. Physiol. **179**, 69. 1920.

²) Ebbecke, Über das Sehen im Flimmerlicht. Arch. f. d. ges. Physiol. **185**, 196. 1920.

teilweise sogar überwiegende Gegenwirkung mit Abnahme von Helligkeit, Irradiation und Kontrast schon innerhalb der ersten halben Sekunde ein. So behält die Reizwirkung nur einen Augenblick ihre ursprüngliche Stärke und ist das Auge, seiner Bestimmung gemäß, höchst empfindlich für Veränderungen und wenig empfindlich für gleichbleibende Reize.

Als ein Faktor der Adaptation betrachtet wird nun die Schwarzempfindung in ihrer Sonderstellung unter den Gesichtsempfindungen verständlich. Ihr entspricht keine äußere physikalische Reizart, und es gibt keine Schwarzrezeptoren. Aber deswegen das Schwarz nicht für eine echte Empfindung zu halten, wäre ein Trugschluß. Auch die vielvertretene Ansicht, Schwarz sei die Empfindung optischer Ruhe und Reizlosigkeit, läßt sich nicht aufrechterhalten. So wenig die physikalische Zusammengesetztheit des weißen Lichtes etwas über eine Zusammengesetztheit der Weißempfindung und Weißerregung aussagt oder das Grün deswegen als Mischfarbe zu erklären ist, weil bekanntlich die Maler das Grün aus Blau und Gelb mischen, so wenig darf das Wissen vom Fehlen eines direkten äußeren Reizes das Urteil über die Natur der Schwarzempfindung und Schwarzerregung beeinflussen. Wie notwendig die strenge Trennung physikalischer und physiologischer Betrachtung ist, zeigte seinerzeit die Newton-Goethe'sche Polemik. Niemand zweifelt, daß Kälte eine recht starke Empfindung ist, obgleich es physikalisch nur ein Weniger an Wärme und immer noch eine erheblich lebhaftere, weit vom absoluten Nullpunkt entfernte Molekularbewegung ist. So ist auch das Schwarz ein Weniger an Licht. Der vollkommenste Lichtabschluß, etwa eines geschlossenen Auges bei Nacht, bringt nicht Schwarz, sondern Grau hervor; wie der Lichtnebel und das Eigenlicht der Netzhaut zeigt, unterliegt die Netzhaut auch bei Fehlen äußerer Reize den inneren chemischen Reizen, so daß eine völlige optische Ruhe niemals im Leben vorkommt. Schwarze Buchstaben auf weißem Papier strahlen, wie Hering zeigte, bei guter Tagesbeleuchtung das Mehrfache des Lichtes aus, wie das weiße Papier bei einer, zum Lesen noch ausreichenden, Dämmerbeleuchtung. Selbst bei Betrachtung eines physikalisch ideal schwarzen Körpers sehen wir intensives Schwarz nur dann, wenn es sich von einem hellen Untergrunde abhebt, und unter dieser Bedingung sind die „schwarzen“ Netzhautstellen doch durch Dispersion in den etwas trüben Augenmedien und durch Reflexion vom Augenhintergrund beleuchtet. So muß man sagen: Eine Sehfeldstelle empfindet Schwarz, wenn die auf sie wirkenden Lichtreize beträchtlich geringer sind als die auf die Umgebung wirkenden; Schwarzempfindung ist nur die Folge eines simultanen oder sukzessiven Kontrastes, das heißt, sie ist eine Lichtwirkung, wenn auch eine indirekte.

Damit sind wir soweit, das Ergebnis in den Ausdrücken der Reflexphysiologie formulieren zu können. So wie pathische Reizung eines Beines den Beugereflex dieses Beines und den Streckreflex des anderen, nicht direkt gereizten Beines hervorruft und wie die Roterregung einer Stelle mit Grünhemmung dieser Stelle und Grünerregung der Umgebung einhergeht, so hemmt eine Weißerregung die gleichlokalisierte Schwarzerregung und fördert die Schwarzerregung der Nachbarschaft. Umschlag und Gegenhemmung wirken bei den primär gehemmten Schwarzerregungen genau so wie bei den antagonistischen Bunterregungen. Wenn es also auch keine spezifischen Schwarzrezeptoren gibt, so muß es doch in irgendeiner anderen, weiter zentral gelegenen Region der optischen Bahn ebensoviel Schwarzneurone wie Weißneurone geben. Eine ähnliche Stellung nehmen die amakrinen Zellen der Netzhaut ein, die wie nebengeschaltete Relaisstationen ohne direkte Beziehung zum Sinnesepithel in der inneren Körnerschicht liegen und über deren Funktion sich sonst noch keine Anhaltspunkte finden.

Der Sitz der Kontrastwirkung ist, wie hieraus hervorgeht, nicht in den Rezeptoren, sondern weiter zentral zu suchen, zu welcher Schlußfolgerung auf andere Weise auch Tschermak¹⁾, Brückner²⁾ und Köllner³⁾ gelangten. Da neben der monokularen Hauptkontrastwirkung auch binokularer Kontrast vorkommt, ist zu schließen, daß die gegenseitige hemmende und erregende Beeinflussung antagonistischer Bahnen auf verschiedenen Stufen der vielgliedrigen Neuronenleiter zur Wirkung kommt.

Wenn aber die Schwarzneurone immer nur indirekt, nie direkt erregt werden und insofern doch ihre Sonderstellung behalten, so wird ein Lichtreiz sozusagen doppelt, durch seine direkte und seine indirekte Wirkung, empfunden, und es ist zu fragen, wozu diese unökonomisch scheinende Verdoppelung nötig oder nützlich ist. Die Antwort ist, wie ich meine, daß nur so gegenüber der Helligkeitswirkung ein Kontrast möglich ist. Nur durch Randkontraste werden trotz der Irradiation scharfe Grenzen geschaffen, und nur durch Sukzessivkontrast wird das Auge für Veränderungen empfindlich gehalten und gegen Dauerreize abgestumpft, mit anderen Worten adaptiert. Diese letztere Aufgabe ist um so wichtiger, als die optischen Rezeptoren eine sehr geringe Dämpfung und sehr lange Nachwirkung haben im Vergleich zu den physikalisch vollkommen gedämpften akustischen Rezeptoren, wodurch das Auge ohne die Gegenregulierung für Erkennung plötzlicher Helligkeitsverminderung untauglich wäre. Wie auf Seite 200 gesagt, verhindert die Gegenhemmung, wenn sie kräftig genug ist, eine nach dem Aufhören der Reizung fort-

¹⁾ Tschermak, Kontrast und Irradiation. Ergebnisse der Physiologie II, 2. S. 774—778.

²⁾ A. Brückner, Zur Lokalisation einiger Vorgänge in der Sehsinnsubstanz. Arch. f. d. ges. Physiol. **142**, 241. 1911; Zeitschr. f. Augenheilk. **38**, 1. 1917.

³⁾ Köllner, Arch. f. Augenheilk. **80**, 63. 1916.

gehende Nachentladung (kompensatorischer Effekt) oder führt, wenn sie noch kräftiger ist und Stärke und Reizungsgrad von Agonist und Antagonist sich einigermaßen die Wage halten, zu einer abwechselnden Entladung (alternierender Effekt). Die nervöse Adaptation durch Gegenhemmung kommt als dritter Faktor zu der äußeren physikalischen Adaptation durch Pupillenreflex und der im Sehepithel selbst gelegenen, verhältnismäßig langsam wirkenden chemischen Adaptation durch Schwinden und Ansammeln von Sehpurpur hinzu.

Zur Erläuterung einer derartigen Adaptation diene im folgenden Schlußabschnitt der Nachbildwechsel bei Belichtungsänderung. Wie bekannt, erscheint ein und dasselbe Nachbild auf dunklem Grunde hell, auf hellem Grunde dunkel, und es ist leicht, durch abwechselndes Schließen und Öffnen der Augen ein Nachbild beliebig positiv oder negativ zu sehen. Das bedeutet nach der Fechner-Helmholtzschen Erklärung, daß nach der Einwirkung von Licht erstens Reizung fortbesteht, zweitens die Empfänglichkeit für neue Reize vermindert ist¹⁾. Die Nacherregung geht mit herabgesetzter Erregbarkeit einher. So ausgedrückt, besteht aber ein scharfer Gegensatz zu dem Verhalten der spinalen Reflexerregungen, bei denen eine schwache Reizung für einige Zeit eine gesteigerte Erregbarkeit hinterläßt und gerade die Reizsummation eine wichtige Rolle spielt. Liegt der Widerspruch in der Tatsache oder in ihrer Deutung? Daß die Deutung zum mindesten nicht alle Fälle von Nachbildwechsel trifft, zeigt ein Beispiel, auf das ich in den letzten Jahren aufmerksam wurde, und das ich auch als Gegenstück zu einer neuerdings von Hess geschilderten Beobachtung²⁾ hier anführen möchte.

Hat man sich durch einen kurzen Blick in die Sonne ein starkes, längerdauerndes Nachbild entworfen, das nun beim Blick gegen den Himmel dunkel, bei geschlossenen Augen hell erscheint, so kann man den Wechsel der Belichtung auch dadurch wahrnehmen, daß man abwechselnd vor die geschlossenen Augen die Hände hält und dadurch das Licht, das sonst durch die Lider ins Auge dringt, größtenteils abblendet, und die Hände wieder abhebt. Nach mehrmaligem Wechsel sieht man nun bei doppelt verdunkelten Augen das helle, bei einfach geschlossenen Augen aber das dunkle Nachbild. Wechselt man wieder einige Male zwischen Öffnen und Schließen der Augen, so ergibt Augenschluß wie zuerst das positive Nachbild und so fort. Dieselbe Belichtung also bedingt bald das positive, bald das negative Nachbild, je nachdem, welche Belichtung vorausgegangen und welcher Adaptationsgrad der Augen vorhanden war.

¹⁾ Helmholtz, *Physiol. Optik.* 3. Aufl. Bd. 2, S. 199.

²⁾ C. Hess, *Untersuchungen zur Lehre von der Wechselwirkung der Sehfeldstellen.* Arch. f. d. ges. Physiol. **179**, 63. 1920.

Natürlich kann man nicht annehmen, daß die Netzhautstelle, wenn sie wegen Ermüdung auf die stärkere Belichtung schlechter reagierte als ihre Umgebung, sich während dieser Zeit erholt hätte, oder daß während der Dauer des positiven Nachbildes ihre Ermüdung zugenommen hätte. Zur Erklärung verhilft aber die Trennung der Rezeptorenstation als Ort der Reizumsetzung und Nacherregung und der weiter zentral gelegenen Station als Ort der Beeinflussung durch antagonistische Induktion. Wenn ein schwaches Nachbild auf gleichmäßigem, unverändertem Hintergrunde bald verschwindet und sein Erfolg, am Bewußtsein gemessen, aufgehört hat, so ist deswegen die Nachwirkung selbst keineswegs aufgehoben. Das lehrt ein Belichtungswechsel, der das Nachbild sogleich wieder auffrischt; wie bekannt, werden schwache oder verschwundene Nachbilder durch abwechselndes Öffnen und Schließen der Augen wieder sehr deutlich. Was das Nachbild vorher zum Verschwinden gebracht hatte, war die Gegenwirkung der gleichsinnigen Induktion oder lokalen Adaptation. Denken wir uns bildlich ein Antagonistenpaar als zwei Schalen einer Wage, so können wir der Schiefstellung der Wage, dem Ausschlag des Zeigers nicht ansehen, ob die Verschiebung durch Belastung der einen oder Entlastung der anderen Seite entstanden ist. Nehmen wir in dem Bilde die Belastung als Reizwirkung, so geht zunächst mit der Senkung (Erregung) der Schale A die Hebung (Hemmung) der Schale B einher (Simultankontrast) und die Gegenwirkung besteht in einem Zufügen von Gewichten zu der Schale B, oder in einem Umladen von Gewichten von A auf B, bis ein neuer Ausgleich geschaffen (lokale Adaptation) oder doch die Gewichts-differenz verkleinert ist. Für die Betrachtung ist es gleichgültig, ob der Belastung eine äußere Reizung oder eine Nacherregung der Rezeptorenstation entspricht; beim Nachbild ist das zweite der Fall. Es möge A zugleich das Infeld, B das Umfeld, a und b die entsprechenden Rezeptorenstellen bedeuten. Dann ist zwischen A und B ein Ausgleich hergestellt, obgleich zwischen a und b erhebliche Erregungsdifferenzen bestehen bleiben. Folgt nun auf die Dunkelheit Belichtung, so werden a und b auf ungefähr gleiche Erregung gebracht, die von a mag sogar durch Summation etwas größer sein; trotzdem ist der Zuwachs von Gewicht in B erheblich größer, Schale B sinkt, und das Infeld wird dunkler gesehen (negatives Nachbild). Nachdem die Differenz von B und A in umgekehrter Weise ausgeglichen ist, erfolgt mit dem Aufhören der Belichtung eine Erregungsverminderung in a und b, die aber in a, wo die Nacherregung weitergeht, beträchtlich geringer ist; Schale A ist wieder schwerer und das Infeld heller. Solange aber das Nachbild noch gesehen wird, ist der Ausgleich unvollkommen und in diesem Zustande gibt es, wie schon Fechner findet, einen mittleren Belichtungsgrad, in dem das Nachbild gerade verschwindet. Im Bereich

der mittleren Belichtung kann, wie meine Beobachtung zeigt, ein Nachbild positiv oder negativ erscheinen, je nachdem der Hemmungsrückschlag in Addition oder Subtraktion zu bringen ist. Daß dabei der Rückschlag anfänglich am stärksten ist, lehrt die Hess'sche Beobachtung. Ähnlich geht die Pupille bei ihrer Reaktion gleichsam über das Ziel hinaus, bevor sie ihre endgültige Einstellung erreicht.

Für die Wirkungsweise der nervösen Adaptation ergibt sich daraus folgender Schluß. Da zentraler gelegene Mechanismen vorhanden sind, die längerdauernde „tonische“ Erregungsdifferenzen der einzelnen Netzhautstellen ausgleichen, so kommt von der peripheren Erregung jeweils nur derjenige Teil zur Wirksamkeit im Bewußtsein, der sich auf die schon vorher bestehende, zugrunde liegende Erregung aufsetzt und der um so kleiner ist, je näher die vorherige Erregung bereits dem überhaupt erreichbaren Maximum war. Allgemein hat ein Lichtreiz für das Bewußtsein eine geringere Wirksamkeit, wenn er auf eine, durch Belichtung oder auch durch andere Reize, in Erregung gehaltene Netzhaut trifft, nicht weil die Netzhauterregung geringer wäre — sie ist im Gegenteil größer, wie Aktionsstrommessungen zeigen¹⁾ — sondern weil nur die Erregungsdifferenz, nicht die absolute Erregungshöhe zur Wirkung im Bewußtsein kommt.

Zusammenfassung.

Das durch Reizung der Armnervenstränge hervorgerufene Vibrationsgefühl wird durch breitflächiges Bestreichen der Hand ausgelöscht, kehrt aber danach mit einer anfangs vermehrten Lebhaftigkeit wieder. Der Befund dient zur Erläuterung der zentralen sensiblen Hemmung.

Hemmung, Hemmungsrückschlag und Hemmungsänderung sind gemeinsame Eigentümlichkeiten nervöser, motorischer und sensibler, Zentren.

Sie finden sich ebenfalls auf sekretorischem Gebiet (Innervation der Speichel- und Schweißsekretion) und auf psychophysischem Gebiet (Schlaf, Aufmerksamkeit).

Die Lehre von der zentralen Hemmung und reziproken Innervation ist auf die optischen Erregungen anwendbar, wie an verschiedenen Kontrast- und Nachbilderscheinungen gezeigt wird, und führt zu einer Weiterbildung der Gegenfarbentheorie mit Zerlegung der „Sehsubstanzen“ in einzelne, nebeneinander und hintereinander geschaltete Neuronenglieder. Es ergeben sich Konsequenzen für die Erklärung der Schwarzempfindung und Schwarzerregung und für den nervösen Mechanismus der Adaptation.

¹⁾ A. Kohlrausch, Die Netzhautströme der Wirbeltiere in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes und dem Adaptationszustand des Auges. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1918, S. 195.