

# Ein photochemisches Modell der Retina.

Von  
**Fritz Weigert.**

Mit 3 Textabbildungen.

*(Eingegangen am 21. Juni 1921.)*

## § 1. Einleitung.

Die Frage, durch welchen Mechanismus im Auge die verschiedenen Farben und Helligkeitsstufen des von der Linse entworfenen reellen Bildes der Außenwelt auf der Retina in Licht- und Farbenempfindungen umgewandelt wird, ist noch nicht gelöst. Dies hat seinen Grund zunächst in der äußerst schwierigen experimentellen Behandlung des Problems am lebenden Objekt, dann aber vor allen Dingen darin, daß auch in viel einfacheren Fällen in der unbelebten Materie der Mechanismus der Umwandlung der Strahlung, um die es sich bei jeder Lichtwirkung handeln muß, noch sehr ungeklärt ist, so daß eine Übertragung auf ein sehr kompliziertes lebendes Objekt zu unsicheren Folgerungen führen würde.

Die Lichtempfindungen sind in allen normalen und nicht pathologischen Fällen so zwangsläufig mit dem Eintreten von Strahlung in das Auge verbunden, und sie lassen sich so spezifisch durch Variationen der Intensität und Natur des Lichtes beeinflussen, daß nicht daran gezweifelt werden kann, daß die ersten Wirkungen des Lichtes in den lichtperzipierenden Teilen der Retina rein physikalische oder chemische sind und daß das eigentliche für den lebenden Organismus Charakteristische erst bei der Verarbeitung der ersten Lichtwirkungen zu einer Licht- oder Farbenempfindung in einem späteren Zeitpunkt eingreift. Der Sehvorgang ist daher, wie vielleicht kein anderer Prozeß im lebenden Organismus, ganz scharf zu trennen in einen Physikalischen und Chemischen und einen Biologischen Teilprozeß und die ganz besonders feine Abstimmung beider Teile aufeinander wird vielleicht den besten Einblick in die unbekannten biologischen Vorgänge vermitteln.

In richtiger Erkenntnis der Tatsache, daß nur durch eine Umformung der Strahlungsenergie eine Zustandsänderung im Auge eintreten kann, die als Licht empfunden wird, bewegen sich die meisten Untersuchungen zur Aufklärung des Sehvorganges in photochemischer Richtung. Und zwar sucht man die Erfahrungen der Photochemie auf das Auge zu übertragen. Die Entdeckung des Sehpurpurs und seiner Veränderung durch Boll und Kühne, die Möglichkeit Optogramme herzustellen, die

Veränderung der elektrischen Bestandsströme im Auge durch schwächste Lichteindrücke, die von Holmgren entdeckt und von Garten eingehend untersucht wurden, leiteten ganz von selbst zu Vergleichen mit der Lichtempfindlichkeit der Farbstoffe, mit den photographischen Prozessen und mit den photogalvanischen Erscheinungen. Diese Beispiele seien nur genannt, um die Richtung der ungeheuren und ausgezeichneten Arbeit zu zeigen, die von biologischer Seite hier geleistet ist<sup>1)</sup>.

## § 2. Die Eigenart des Problems.

Wenn der Verfasser als Nichtbiologe und Photochemiker Bedenken hat, ob hier überhaupt ein Erfolg zu erwarten ist, so richten diese sich nur dagegen, daß die Vergleichsobjekte nicht geeignet erscheinen, da sie bei kritischer Betrachtung ebenso unaufgeklärt sind, wie die biologischen Lichtwirkungen selbst. Und dann, daß die charakteristischen Lichtwirkungen im Auge, die spezifische Reaktion auf jede Farbe, gepaart mit einer sehr großen Lichtempfindlichkeit bei den Vergleichsobjekten unbelebter Art bis jetzt überhaupt kaum bekannt ist.

Ein Farbstoff verändert sich nur in solchem farbigen Licht, das dem Spektralgebiet seiner Absorptionsbande entspricht. Aber jede Farbe innerhalb dieser Bande wirkt in derselben Weise beschleunigend im Sinne einer chemischen Zersetzung des Farbstoffes, bei der meistens der Sauerstoff irgendwie beteiligt ist. Eine auf alle Farben abgestimmte Reaktion kann nur in einem schwarzen Farbstoff oder Farbstoffgemisch stattfinden, wie es ja in dem sog. photographischen Ausbleichverfahren zur Abbildung der natürlichen Farben tatsächlich verwendet wird. Nun enthalten aber die Stäbchen kein solches schwarzes Farbstoffgemisch, sondern nur den Sehpurpur mit seinem Absorptionsgebiet zwischen orange und grün und die eigentlich farben-perzipierenden Zapfen sind praktisch farbstofffrei. Diese letzte Eigenschaft der Zapfenaußenglieder ist besonders auffallend, denn eine große Lichtempfindlichkeit ist in allen bekannten einfachen photochemischen Reaktionen mit einer starken Lichtabsorption verbunden. So geht ja bei den photographischen Platten die Steigerung der Lichtempfindlichkeit bei der Reifung mit der Absorption Hand in Hand. Hier haben wir nun ein enorm lichtempfindliches praktisches durchsichtiges Medium!

Auch die photoelektrischen und photogalvanischen Erscheinungen, welche man mit Sicherheit in den Aktionsströmen vor sich hat, sind für die verschiedenen Farben nicht spezifisch qualitativ, sondern nur quantitativ verschieden, man erhält immer einen elektrischen Strom, der sich nur in bezug auf die Stärke und Richtung unterscheidet. Also auch hier

<sup>1)</sup> Vgl. hierzu die Zusammenstellung von Garten im Handbuch der ges. Augenheilkunde von Graefe-Saemisch, 128. u. 129. Lieferung, S. 146—250. 1908.

können wir keine Aufschlüsse für die qualitativ verschiedenen Farbenempfindungen erwarten.

Wenn man endlich zu der einfachsten Grunderscheinung zurückgeht, welche nach den heutigen physikalischen Kenntnissen jede Strahlungsumformung einleitet, der durch das Einsteinsche photochemische Äquivalentgesetz geforderten quantenhaften Aufnahme der Strahlung, so können wir wohl mit Sicherheit sagen, daß sie auch bei dem primären Vorgang bei der Lichtwirkung im Auge eintritt, aber wir haben dadurch nicht viel gewonnen.

Das Einsteinsche Gesetz sagt aus, daß sich die Strahlungsenergie nur in Form kleiner unteilbarer Mengen, den Energiequanten, in andere Energieformen umsetzen kann, und daß diese Quanten für jede Wellenlänge eine ganz bestimmte Größe  $E_\nu$  haben. Sie sind nach der Theorie von Planck umgekehrt proportional der Wellenlänge oder direkt proportional der Schwingungszahl  $\nu$  des Lichtes

$$E_\nu = h \nu$$

wo  $h$  die Plancksche Konstante mit dem Zahlenwert  $6,54 \cdot 10^{-27}$  ist. Hier haben wir allerdings eine spezifisch von der Farbe abhängige Größe, aber nach ihrer Umwandlung ist sie auch gewissermaßen wieder unpersönlich geworden, und kann nur in quantitativen Unterschieden der Temperaturerhöhung, der chemisch umgesetzten Stoffmengen oder von Elektronengeschwindigkeiten<sup>1)</sup> zum Ausdruck kommen. Die wunderbare Erscheinung, warum z. B. Licht von der Wellenlänge  $600 \mu\mu$  mit einem Energiequant  $E_\nu$  von  $3,28 \cdot 10^{-12}$  und Licht von der Wellenlänge  $500 \mu\mu$  mit einem Energiequant  $E_\nu$  von  $3,93 \cdot 10^{-12}$  zwei in keiner Weise vergleichbare Empfindungen des Orange und Blaugrün in uns auslösen, kommt in dem quantitativen Verhältnis 5:6 der Energieelemente in keiner Weise zum Ausdruck.

Im folgenden sollen die Ergebnisse einer neueren photochemischen Untersuchung kurz mitgeteilt werden, weil sie geeignet sind, gewissermaßen modellmäßig einen Einblick in die Lichtwirkung beim Sehvorgang zu vermitteln. Es gelang nämlich, sehr lichtempfindliche, praktisch farblose Systeme näher kennenzulernen, welche spezifisch auf die verschiedenen Farben reagieren. Es wird so vielleicht möglich sein, experimentell in die analogen Vorgänge im Auge eingreifen zu können.

### § 3. Die Farbenanpassungen der Silberverbindungen.

Auf die Angabe der speziellen experimentellen Anordnungen und der theoretischen Überlegungen, welche zur Sicherstellung der Ergeb-

<sup>1)</sup> Auf den von der Wellenlänge des Lichtes abhängigen Elektronengeschwindigkeiten beruht eine neue Theorie des Farbensehens von J. Joly. Vgl. Anm. am Schluß.

nisse geführt haben, muß an dieser Stelle verzichtet werden, da sie in ausführlichen Mitteilungen in physikalischen und chemischen Zeitschriften niedergelegt sind<sup>1)</sup>. Hier sollen nur die Ergebnisse mitgeteilt werden, soweit sie auf das speziell interessierende biologische Problem Anwendung finden können.

Um diese aber verständlich erscheinen zu lassen, muß zunächst mit wenigen Worten auf eine etwas fernerliegende photochemische Erscheinung eingegangen werden, die chemisch in keiner Weise mit den Vorgängen im Auge verglichen werden kann. Es handelt sich um die schon über 100 Jahre alte Entdeckung Ritters und Seebecks<sup>2)</sup>, daß Chlorsilber, welches sich im Licht dunkel gefärbt hat, die Eigenschaft angenommen hat, die Spektralfarben annähernd richtig wiederzugeben. Diese „Farbenanpassung“ hat häufig das große Interesse der Physiker und Chemiker gefunden und die gewissermaßen abschließenden Untersuchungen Wieners<sup>3)</sup> haben gelehrt, daß die Farben wirkliche „Körperfarben“ sind und keine „Schillerfarben“ oder Farben dünner Blättchen, wie sie in den Farben der Seifenblasen bekannt sind. Über die chemische Natur der farbigen Stoffe haben die Untersuchungen Lüppo-Cramers<sup>4)</sup> und Reinders<sup>5)</sup> insofern Klarheit gebracht, als diese beiden Forscher feststellten, daß die sog. Photochloride, welche man als definierte chemische Verbindungen in den farbigen Systemen vor sich zu haben glaubte, in Wahrheit als Adsorptionsverbindungen von Silber an Chlorsilber in wechselnden Mengenverhältnissen aufzufassen sind<sup>6)</sup>.

Die Farbenanpassung der Photochloride ist eine spezifische Wirkung der verschiedenartigen Strahlungen, d. h. rotes Licht, welches die Systeme rötlich färbt, hat eine qualitativ andere Wirkung als grünes Licht, das eine grünliche Nuance hervorruft. Durch eine quantitative Veränderung der Stärke der einen Wirkung können wir niemals das Resultat der andersfarbigen Erregung erhalten.

#### § 4. Die spezifischen Wirkungen des polarisierten Lichtes.

Es gelang dem Verfasser zu zeigen, daß die spezifische Wirkung der verschiedenen Strahlenarten eine noch viel feinere ist, als sie in der Farbenanpassung zum Ausdruck kommt, wenn man die Photochloride nicht mit natürlichem, sondern mit linear-polarisiertem farbigen Licht

<sup>1)</sup> Fritz Weigert, Verhandl. d. dtsh. physik. Ges. **21**, 479, 615, 623. 1919. — Zeitschr. f. Physik **2**, 1; **3**, 437. 1920. — Kolloid-Zeitschr. **28**, 115, (mit Hans Pohle) 153. 1921. und besonders: Ann. d. Physik **63**, 681. 1920 und Zeitschr. f. Physik **5**, 410. 1921. Kurze Zusammenfassung: Naturwissenschaften **9**, 583; 1921.

<sup>2)</sup> Goethes Werke, Weimarer Ausgabe, II. Teil, Naturwiss. Schriften **4**, 338.

<sup>3)</sup> O. Wiener, Wied. Ann. **55**, 225. 1895.

<sup>4)</sup> Lüppo-Cramer, Kolloid-Zeitschr. **8**, 42, 97. 1911.

<sup>5)</sup> Reinders, Zeitschr. f. physik. Chemie **77**, 213, 356, 677. 1911.

<sup>6)</sup> Weitere Zitate in den in diesem Abschnitt angeführten Arbeiten.

erregte. Das Licht, welches von einer beliebigen Lichtquelle, von der Sonne, von Flammen oder glühenden Körpern ausstrahlt, ist „natürlich“ d. h. die von ihr ausgehenden transversal schwingenden Lichtwellen, bevorzugen keine bestimmte Richtung senkrecht zum Lichtstrahl. Im Gegensatz zum natürlichen schwingt das linear-polarisierte Licht in einer ganz bestimmten Richtung senkrecht zum Strahl. Man kann daher von einer senkrechten und horizontalen Schwingungsrichtung des Lichtes sprechen.

Es zeigte sich nun, daß eine Photochloridschicht verschiedene Eigenschaften annahm, je nachdem man sie mit senkrecht oder horizontal polarisiertem farbigen Licht bestrahlte. In beiden Fällen unterschied sich die Strahlung nur durch die Schwingungsrichtung, Farbe und Intensität blieben ungeändert. Es ergab sich daher auch nur ein Unterschied in der Richtung, der durch Betrachten mit einem Polarisator erkannt werden konnte. Die Schicht hatte die Eigenschaften eines doppelt-brechenden Krystalls angenommen, sie war anisotrop und dichroitisch geworden, und die optische Achse fiel mit der Schwingungsrichtung des Lichtes bei der Erregung zusammen. Die Schicht hat sich also nicht nur an die Farbe, sondern auch an die Schwingungsrichtung der erregenden Strahlung spezifisch angepaßt.

Diese neu aufgefundene Möglichkeit, die Polarisationssebene des Lichtes photographisch festzulegen, hat im Verlauf der Untersuchungen einige theoretische Einblicke in den Mechanismus der Strahlungsumformungen ermöglicht, auf die am Schluß des § 5 kurz eingegangen werden soll. Vor allen Dingen aber erlaubte sie ganz neue Methoden, die zum Teil der Krystallphysik entnommen sind, auf die Untersuchung der Erscheinungen der Farbenanpassungen anzuwenden, so daß es möglich war, die Empfindlichkeit der Messungen auf fast den hundertfachen Betrag gegen früher zu steigern.

#### § 5. Physiologische, photometrische und dichrometrische Farbenanpassungen.

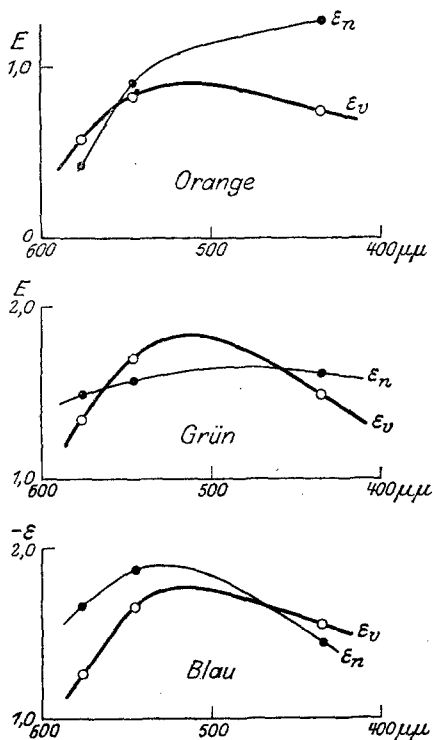
Die neuen, auf die Farbenanpassung der Photochloride angewendeten Methoden zeigten, daß die wirkliche Entstehung neuer Farben in den rötlichblauen Photochloriden, die man als eine „physiologische Farbenanpassung“ bezeichnen kann, sehr grob und unscharf ist. Es findet erst bei längerer Belichtung eine nur geringe Änderung der Farbennuance in Richtung auf die Farbe des erregenden Lichtes statt, die nur im Rot gut ist.

Als einen Vorläufer dieser physiologischen Farbenanpassung kann man eine „photometrische Farbenanpassung“ auffassen, bei der die Absorptionsänderungen in den verschiedenen Farben zu schwach sind, um dem Auge als Nuancenänderung zu erscheinen. Sie lassen

sich mit der Meßgenauigkeit der gewöhnlichen Photometer quantitativ feststellen. In den Teilbildern der Abb. 1 sind die Ergebnisse an drei Photochloridschichten auf Glas graphisch wiedergegeben, die mit dem König - Martensschen Spektralphotometer gewonnen worden sind. Sie geben den spektralen Verlauf der Extinktion  $E$  oder des Logarithmus

des Verhältnisses des eintretenden und durchgelassenen Lichtes [ $E = \log I_0/I$ ] vor und nach der Erregung der Schichten mit rotgelbem, grünem und blauem Licht wieder.

Man ersieht aus den drei Diagrammen, in denen die Extinktionskurven vor der Erregung stark eingetragen sind, die früher noch nicht bekannte Tatsache, die als „Absorptionsverschiebung“ bezeichnet wurde, daß mit einer verstärkten Durchlässigkeit für die Farbe des Erregungslichtes, der eigentlichen „photometrischen Farbanpassung“, eine verstärkte Absorption für die erregungsfremden Farben Hand in Hand geht. Die neuen optischen Eigenschaften der Schichten sind für jede Farbe ganz spezifische, die sich ohne Strahlung nicht ineinander überführen lassen.



In der folgenden Tabelle I sind die Messungen der Abb. 1 noch einmal in der Weise eingetragen, daß für die drei Erregungsfarben Orange, Grün und Gelb das Verhältnis der Extinktionen nach und vor der Erregung ( $E_n/E_v$ ) für die drei Meßfarben Gelb, Grün und Blau ausgerechnet ist.

Tabelle I.

Erregungsfarben	Meßfarben		
	Gelb	Grün	Blau
$E_n : E_v$ Orange	0,69	1,05	1,41
$E_n : E_v$ Grün .	1,10	0,94	1,07
$E_n : E_v$ Blau .	1,29	1,11	0,94

Es geht aus der Tabelle hervor, daß durch die Absorptionsverschiebung immer dann, wenn die Erregungs- und Meßfarben übereinstimmen, das Verhältnis kleiner als 1 war, was einer verstärkten Durchlässigkeit entspricht, in allen anderen Fällen ist es größer als 1, d. h. die Absorption ist verstärkt.

Die quantitative Messung des Dichroismus mittels eines sehr empfindlichen „Dichrometers“ nach Erregung der Schichten mit linear-polarisierter farbiger Strahlung ergab nun auch die Existenz einer „dichrometrischen Farbenanpassung“, die etwas eingehender definiert werden muß.

In der Krystallphysik bezeichnet man mit „Dichroismus“ gewöhnlich die Eigenschaft zahlreicher gefärbter Mineralien beim Betrachten in verschiedenen Lagen verschiedene Farben zu zeigen. Es hat dies seine Ursache darin, daß die absorbierenden Eigenschaften der doppeltbrechenden Krystalle für verschiedene Schwingungsrichtungen des Lichtes verschieden sind. Die Unterschiede bei den dichroitischen Krystallen lassen sich besonders deutlich machen, wenn man sie mit einem Nikolschen Prisma beobachtet, welches nur eine Schwingungsrichtung des Lichtes hindurchtreten läßt. Der Krystall nimmt dann beim Drehen des Nikols verschiedene Farben an. Die Bezeichnung Dichroismus ist meistens nicht ganz richtig, da häufig mehr als zwei verschiedene Farben beobachtet werden. So zeigen zum Beispiel die optisch zweiachsigen gefärbten Krystalle, die also nicht regulär quadratisch oder hexagonal sind, in drei senkrecht zueinander stehenden Schwingungsrichtungen des Lichtes drei verschiedene Absorptionen und Farben. In den Zwischenlagen können noch Mischfarben auftreten. Man spricht daher auch von Tri- und Polychroismus.

Die mit polarisiertem Licht erregten Photochloride zeigen nun auch im linear-polarisierten Licht je nach der Stellung des Beobachtungsnikols verschiedene Farben, die dadurch genau analysiert werden konnten, daß für verschiedene Spektralgebiete das Verhältnis der durchgelassenen Lichtintensitäten gemessen wurde, welche in zwei senkrecht zueinander polarisierten Schwingungsrichtungen durch die auf Glas präparierten Photochlorid-Gelatineschichten hindurchgelassen wurden. Nach der elektromagnetischen Theorie des Lichtes schwingen die elektrischen und magnetischen Vektoren der elektromagnetischen Lichtwelle in zwei zueinander senkrechten Richtungen, die ihrerseits senkrecht zur Strahlrichtung orientiert sind, und die Versuche von Wiener haben gezeigt, daß die „Schwingungsrichtung“ des Lichtes mit dem elektrischen Vektor übereinstimmt.

Wenn man die lichtempfindliche Schicht z. B. mit senkrecht schwingendem roten Licht erregt, so sei die in dieser Richtung nachher bei der Beobachtung hindurchgelassene Lichtintensität mit  $I_e$  und die dazu

senkrechte mit  $I_m$  bezeichnet. Wenn nun  $I_e$  größer als  $I_m$  ist, oder der  $\log I_e/I_m$  positiv, dann sieht die Schicht gegen einen weißen Hintergrund in der  $e$ -Richtung mehr rot aus, als in der  $m$ -Richtung, und wir können von einer dichrometrischen Anpassung an die rote Farbe sprechen.

Es hat sich nun gezeigt, daß der Dichroismus, dessen quantitatives Maß für jede Farbe ganz analog wie die Extinktion der Zahlenwert von  $\log I_e/I_m$  ist, in den ersten Stadien der polarisierten Erregung mit einfarbigem Licht immer am größten für die Erregungsfarbe selbst ist, und für die anderen erregungsfremden Farben sogar negativ werden kann. (Dichrometrische Verschiebung). Es findet also eine scharfe dichrometrische Anpassung an jede Farbe statt. Die spektrale Verteilung des Dichroismus ist also ganz spezifisch abhängig von der Farbe des erregenden Lichtes und es ist nicht möglich, durch Veränderung der Stärke oder Einwirkungsdauer eines bestimmten farbigen Lichtes die dichrometrischen Kurven zu erhalten, welche zu einer anderen Farbe gehören.

Diese vielleicht etwas ungewohnte Untersuchungsart der Objekte hat sich deshalb als sehr wertvoll erwiesen, weil die quantitative Messung des Dichroismus ganz besonders exakt durchzuführen ist. Es konnten so Lichtwirkungen, welche kürzer als  $1/50$  Sekunde waren, quantitativ über das ganze Spektrum analysiert werden, und man kann auf diese Weise noch Strahlungseffekte direkt erkennen, welche sich sonst nur indirekt durch photographische oder elektrische Methoden feststellen ließen<sup>1)</sup>.

Die Wirkung auf die rötlichblauen Photochloride ist nicht für alle Spektralfarben gleich stark. Sie ist im Blau und Violett sehr schwach, nimmt über Grün und Gelb zum Rot zu und wird nach dem Ultrarot wieder schwächer. Die Tatsache, daß die Erscheinung der dichrometrischen Farbenanpassung fast nur auf das sichtbare Spektralgebiet beschränkt ist und in bezug auf die spektrale Verteilung der Stärke annähernd parallel mit der physiologischen Empfindlichkeitskurve des Auges läuft, muß zunächst in Anbetracht der vollkommenen chemischen Verschiedenheit der betrachteten Systeme als zufällig hingestellt werden.

Die Untersuchung der verschiedenen Farbenanpassungen der Photochloride mit den neuen empfindlichen Methoden hat folgende Resultate ergeben: Die Veränderungen spielen sich in sehr kleinen Molekülkomplexen ab, deren Größe unterhalb der ultramikroskopischen Auflösungsgrenze liegt. Die Farbenänderungen sind nicht durch chemische Umwandlungen bewirkt, da die Menge des vorhandenen Silbers un-

<sup>1)</sup> Die Veränderungen sind in zahlreichen Diagrammen in den eingangs zitierten Abhandlungen wiedergegeben.



verändert bleibt; dagegen sind sie auf die häufig beobachteten Farbenänderungen in dispersen Systemen zurückzuführen.

Die große Variabilität der Farben- und Richtungsanpassung läßt sich durch die Annahme deuten, daß die räumliche Lagerung der zahlreichen in einem derartigen amikroskopischen Teilchen vorhandenen Chlorsilber- und Silbermoleküle durch das Licht veränderlich ist. Und zwar finden durch die polarisierte einfarbige Strahlung zunächst Elektronenverlagerungen statt, die in bestimmter Weise zur Schwingungsrichtung des Lichtes orientiert sind. Hierdurch werden sekundär mechanische Verschiebungen in bestimmter Richtung und je nach der Erregungsfarbe in verschiedenen Zonen des Teilchens hervorgerufen. Die dadurch bewirkten kleinsten Druck- und Zugwirkungen lassen sich durch die Untersuchung der Doppelbrechung indirekt nachweisen.

Alle diese Veränderungen treten in natürlichem Licht genau in der gleichen Weise ein. Nur wird hier keine bestimmte Richtung bevorzugt, wodurch die genaue optische Analyse erschwert wird. Die Erregung mit polarisiertem Licht bedeutet in diesen Fällen also hauptsächlich eine feinere analytische Methode.

#### § 6. Gerichtete Lichtwirkungen in Farbstoffschichten.

Die genauere Untersuchung zahlreicher lichtempfindlicher Systeme mit polarisiertem Licht hat nun ergeben, daß die gerichteten Wirkungen nicht auf die Photochloride beschränkt sind, sondern daß sie sich auch in anderen kolloiden Silbersalzen und besonders auch in Farbstoffschichten wiederfindet. Die qualitative Prüfung hat in Kollodiumschichten, welche mit Cyanin- und cyaninähnlichen Farbstoffen, mit substituierten Fluoresceinen, wie Eosin und Erythrosin, mit Triphenylmethanfarbstoffen, wie Methylviolett, Fuchsin, Malachitgrün und mit Methylenblau gefärbt waren, mehr oder weniger stark einen Dichroismus und eine Doppelbrechung bei Erregung mit polarisiertem Licht ergeben. Es scheint fast, als ob dies eine allgemeine Eigenschaft lichtempfindlicher Farbstoffe in geeigneten festen Schichten ist.

Die Untersuchung dieser lichtempfindlichen Farbstoffsysteme ist erheblich schwieriger als die der Photochloridschichten, weil bei ihnen eine chemische Veränderung, die in vielen Fällen zum Ausbleichen und Verschwinden des Farbstoffs führt, nicht wie bei den Photochloriden auszuschließen ist.

Die einzigen bisher genauer untersuchten Systeme sind Kollodiumschichten, welche mit Cyanin blaufärbt waren. An diesen Schichten wurden schon früher von Lasareff<sup>1)</sup> sehr interessante Messungen angestellt. Lasareff fand, daß immer eine Ausbleichung des Farbstoffes

<sup>1)</sup> P. Lasareff, Ann. d. Physik **24**, 661. 1909. Zeitschr. f. physik. Chem. **78**, 657. 1912.

eintritt, wenn das Licht überhaupt absorbiert wird, und daß die Geschwindigkeit der Ausbleichung nur abhängig von der in den verschiedenen Spektralgebieten absorbierten Lichtenergie ist. Hiernach muß also rotes und grünes Licht, wenn es nur in demselben Betrage absorbiert wird, dieselbe Wirkung auf die Schicht ausüben. Für eine spezifische Wirkung der verschiedenen Farben lassen also die Lasareffschen Ergebnisse keinen Raum.

### § 7. Farbenanpassungen bei Farbstoffen.

Nun findet sich aber in der Literatur eine kurze Angabe von Garbasso<sup>1)</sup>, daß im Licht ausgebleichte Cyaninschichten eine rötliche oder bläuliche Nuance beibehalten, je nachdem sie mit rotem oder grünblauem Licht bestrahlt worden waren. Dasselbe soll auch für ein bestimmtes Nachtblau gelten.

Diese Beobachtung einer „physiologischen“ Farbenanpassung konnte durch Abbildung eines sehr lichtstarken Spektrums auf einer Cyaninkollodiumschicht bestätigt werden. Der kleine ausgebleichene Spektralstreifen wurde nicht vollständig farblos, sondern behielt auf der roten Seite eine gelblichrote, und auf der blauen eine bläuliche Nuance bei. Dasselbe Resultat ergaben übrigens auch die anderen schnell ausbleichenden photographischen Sensibilisierungsfarbstoffe, wie Pinacyanol, Ortochrom usw., die anderen im § 6 genannten Farbstoffe behalten sehr lange ihre Eigenfarbe und lassen daher diese physiologische Farbenanpassung nicht erkennen.

Die Erscheinung wurde dann mittels des König-Martensschen Spektralphotometers gemessen und auch als „photometrische Farbenanpassung“ nachgewiesen. In der folgenden Tabelle II ist für das Gelb (579  $\mu\mu$ ), Grün (546  $\mu\mu$ ) und das Blau (436  $\mu\mu$ ) des Quecksilberlichtbogens die Extinktion einer Cyaninkollodiumschicht vor ( $E_v$ ) und nach dem Ausbleichen ( $E_n$ ) mit intensivem gelben Licht eingetragen.

Tabelle II.

	Gelb	Grün	Blau
$E_v$ . . . . .	2,440	1,132	0,041
$E_n$ . . . . .	0,134	0,121	0,114
$E_n : E_v$ . . .	0,055	0,107	2,8

Es war also das ganze Licht wirksam, welches von der zwischen Rot und Grün liegenden Cyaninbande absorbiert wird, dagegen kein blaues Licht. Aus der letzten Zeile der Tabelle geht hervor, daß durch die Ausbleichung die Extinktion im Gelb und Grün ab-, im Blau dagegen

<sup>1)</sup> Garbasso, Nuov. Cim. [4] 8, 263. 1898.

zugenommen hat. Es hat also eine „Absorptionsverschiebung“ in der Weise stattgefunden, daß die Absorption aus dem langwelligen Spektralgebiet der Erregung nach dem Blau verschoben wird. Die im § 6 beschriebene Absorptionsverschiebung an den Photochloriden sind viel ausgesprochener, weil dort kein eigentliches Ausbleichen in einer chemischen Reaktion stattfindet.

Bei Erregung mit linear-polarisiertem Licht findet nun auch eine dichrometrische Farbenanpassung statt, und es hat sich genau so wie bei den Photochloriden gezeigt, daß sie um so schärfer ist, je kürzer die Erregungsdauer war. In diesen Anfangsstadien ist die „photometrische“ Farbenanpassung so gering, daß sie mit den gewöhnlichen Photometern nicht nachzuweisen ist und die „physiologische“ kommt überhaupt nicht in Betracht, weil die Schicht bei der kurzen Belichtung immer rein blau aussieht.

#### § 8. Einfluß der Farbstoffkonzentration.

Die Untersuchung verschieden dunkel angefärbter Schichten hatte folgendes Ergebnis: Bei Verwendung dunkelblauer Cyaninschichten und längeren Erregungsdauern beobachtet man bei Erregung mit rotem, gelbem oder grünem Licht einen Dichroismus, der am stärksten im Gelb, schwächer im Grün und am geringsten im Rot ist. Der Dichroismus verläuft also parallel mit der Absorptionsbande des Cyanins, welche für die Extinktion dieselbe Reihenfolge zeigt. Es ist also keine eigentliche dichrometrische Farbenanpassung vorhanden. Je verdünnter die Färbung und je kürzer die Erregungszeit mit polarisiertem Licht ist, um so deutlicher wird die dichrometrische Farbenanpassung, welche sich in einem Überwiegen des Dichroismus für die Erregungsfarbe ausdrückt. Außerdem wächst mit zunehmender Verdünnung die dichroitische Lichtempfindlichkeit für das Rot und die langwelligen Strahlen schneller als für Gelb und Grün. Umgekehrt nimmt die Empfindlichkeit für Rot bei zunehmender Farbstoffschicht am stärksten ab.

Es findet also in helleren Schichten eine Annäherung der Eigenschaften der Farbstoffschichten an diejenigen statt, die bei den Photochloriden eingehender untersucht worden sind, und die eigentliche Farbstoffnatur, welche sich in einer ausgeprägten selektiven Absorption mit einem Maximum im Gelb-Orange andeutet, tritt in den hellen Schichten immer mehr zurück. Extreme Verhältnisse konnten realisiert werden durch Eintrocknen einer ganz hell blauen Kollodiumlösung auf Glasplatten. Durch das Eintrocknen verschiebt sich die Absorption des Farbstoffes durch einen Vorgang, auf den hier nicht eingegangen werden kann, etwas, und die trockene Schicht war praktisch farblos. Die Absorptionsmessungen sind in diesen extrem hellen Systemen ganz unsicher, aber bei Erregung mit polarisiertem farbigem

Licht konnte auch hier eine merkliche dichrometrische Farbenanpassung festgestellt werden.

Die Lichtwirkungen in den Farbstoffschichten verlaufen so, als ob sich über das eigentliche Absorptionsspektrum des Farbstoffes eine zweite Absorption lagert, die kein ausgeprägtes Maximum enthält und mit der die spektrale Verteilung der Empfindlichkeit parallel geht. Sie tritt mit zunehmender Verdünnung des Farbstoffs immer mehr hervor, bedingt die spezifischen Farbenanpassungen und ihre Analogie mit den Veränderungen in den Photochloriden, machte es wahrscheinlich, daß sie physikalisch durch mechanische Veränderungen in der Schicht hervorgerufen sind. Daneben führt ein photochemischer, nicht spezifischer Prozeß, besonders in den dunklen Schichten, zu einem Ausbleichen des Farbstoffs.

#### § 9. Die Abhängigkeit der Lichtempfindlichkeit von der Bestrahlungszeit.

Eine weitere Beobachtung an den Cyaninschichten war zunächst vom photochemischen Standpunkt wichtig, weil sie eine häufig ausgesprochene Anschauung als unrichtig nachwies. Sie wird aber auch im § 11 eine biologische Anwendung finden. Es wurde für alle Farben, in denen überhaupt eine Veränderung der Schichten stattfand, beobachtet, daß sowohl die Ausbleichung als auch die dichroitischen Effekte bei polarisierter Bestrahlung mit der Dauer der Belichtung ganz außerordentlich viel schwächer wurden, während die absorbierte Lichtmenge nur wenig abnahm. Die Geschwindigkeit des Vorgangs ist also nicht, wie Lasareff vermutete, einfach proportional der absorbierten Lichtmenge, sondern auch abhängig von der Vorgeschichte der Systeme. Wenn sie schon stark durch längere oder intensivere Lichtwirkung erregt waren, kann die Lichtempfindlichkeit trotz starker Absorption auf einen geringen Bruchteil der anfänglichen absinken. Eine helle frische Schicht kann also eine absolut größere Empfindlichkeit gegen Licht einer bestimmten Intensität aufweisen, also eine dunklere, die schon erregt ist.

#### § 10. Biologische Anwendungen.

Die im vorstehenden beschriebenen neu aufgefundenen Wirkungen des Lichtes sind wahrscheinlich nicht auf die beiden untersuchten Fälle beschränkt. Ihr Eintreten bei den beiden großen Klassen von lichtempfindlichen Systemen, den Silberverbindungen und den Farbstoffen zwingt wahrscheinlich zu einer weitgehenden Revision der herrschenden photochemischen Anschauungen.

Für die Biologie haben sie insofern ein besonderes Interesse, weil sie gerade in den sichtbaren Teil des Spektrums eindringen, mit denen

wir bei allen normalen Lichtwirkungen im Leben zu rechnen haben. Denn das Ultraviolett der Höhenstrahlung und der künstlichen Lichtquellen kommt weder im Auge noch bei der Kohlensäureassimilation der Pflanzen in Betracht.

### § 11. Die Vorgänge in der Retina.

Auf Grund der mitgeteilten Ergebnisse können wir uns nun die Lichtwirkung in den Außengliedern der Stäbchen und Zapfen der Retina auf folgende Weise modellmäßig vorstellen. Beide Elemente enthalten einen Farbstoff, der ähnlich wie das Cyanin und wahrscheinlich alle lichtempfindlichen Farbstoffe im Lichte veränderlich ist. Es ist am natürlichsten, in diesem Farbstoff den Sehpurpur zu sehen, wofür folgende Anzeichen sprechen. Beim Ausbleichen des Sehpurpurfarbstoffs sowohl in der Netzhaut selbst, wie in der Lösung in gallensauren Salzen findet kein gleichmäßiges Ausbleichen im ganzen Spektrum statt, sondern eine Nuancenveränderung, und das Endprodukt der Ausbleichung ist nicht farblos, sondern gelb gefärbt. Man spricht hier von dem Sehgelb und die Frage, ob in diesem ein neuer Farbstoff vorliegt, bildet einen sehr eingehend behandelten Diskussionsgegenstand der Physiologie. Nun zeigen aber die Abb. 1 (oben) und die Versuche der Tab. I u. II an, daß wir beim Ausbleichen von Photochlorid und Cyaninkolloidumschichten genau dieselbe Erscheinung vor uns haben. Die Bande im Orange verschwindet, und es entsteht eine neue Absorption im Blau. Ich führte dies auf eine Absorptionsverschiebung zurück, für welche kein neuer Farbstoff angenommen zu werden braucht, sondern nur eine Verlagerung der Einzelmoleküle in den amikroskopischen Micellen.

Die im § 8 erwähnte Tatsache, daß die dichrometrischen Farbanpassungen in den Cyaninschichten mit abnehmender Farbstoffmenge immer photochloridähnlicher werden, macht es fast sicher, daß die primäre Wirkung in beiden Fällen die gleiche ist, so daß man jetzt direkt die Absorptionsverschiebungen in den Photochloriden mit den Farbänderungen des Sehpurpurs vergleichen kann. So ist die schöne Tafel, welche Garten veröffentlicht hat <sup>1)</sup>, um die verschiedenen Farben zu demonstrieren, die der Sehpurpur während der Ausbleichung annehmen kann, direkt auch dazu zu verwenden, die verschiedenen Farben der Photochloride wiederzugeben, welche beim Bestrahlen einer Schicht mit gelbem Licht auftreten; und die Abb. 6, 7 und 10, 11 auf S. 162 und 165 der Arbeit Gartens, in denen er seine Untersuchungen über die photometrischen Veränderungen der Sehpurpurlösungen vom Bley und von der Eule graphisch darstellt, entsprechen ganz den Werten der Tabelle II.

<sup>1)</sup> Garten, Graefes Arch. f. Ophthalmol. **63**, Tafel VII. 1906 und Graefes-Saemisch, Handb. d. ges. Augenheilk., I. Teil, III. Bd., XII. Kap., Anhang.

Um dies zu zeigen, sind die Absorptionskoeffizienten  $A_v$  und  $A_n$  aus den Sehpurpurlösungen von Bley (Abramis brama) für einige Wellenlängen vor und nach dem starken Ausbleichen sowie die Quotienten in der Tabelle III ähnlich wie in Tabelle II eingetragen <sup>1)</sup>, woraus der analoge qualitative Verlauf der Erscheinung der Absorptionsverschiebung hervorgeht.

Tabelle III.

Farbe	Orange	Gelb	Grün		Blau			Violett
$\lambda$ . . . . .	610	583	536	501	471	440	423	410
$A_v$ . . . . .	0,283	0,567	0,667	0,617	0,308	0,392	0,583	0,617
$A_n$ . . . . .	0,208	0,237	0,275	0,367	0,400	0,584	0,725	0,842
$A_n : A_v$ . . . . .	0,74	0,42	0,41	0,59	1,60	1,49	1,124	1,37

Noch charakteristischer ist die Absorptionsverschiebung aus den Messungen Königs <sup>2)</sup> an Lösungen von menschlichem Sehpurpur zu erkennen, die von Trendelenburg <sup>3)</sup> und von Garten in der zitierten Zusammenfassung graphisch wiedergegeben werden. König bleicht den Sehpurpur teilweise mit monochromatischem grünem Licht aus, dessen Wellenlänge größer als  $520 \mu\mu$  ist, und beobachtet dabei eine Abnahme der Extinktion im Grün und eine Zunahme im Orange und Blau. In der Tabelle IV sind die Ergebnisse dieser Messungen in derselben Weise, wie in Tabelle III für einige Wellenlängen wiedergegeben.

Tabelle IV.

Farbe	Orange		Grün			Blau	
$\lambda$ . . . . .	600	560	540	520	500	460	$420 \mu\mu$
$A_v$ . . . . .	0,02	0,15	0,24	0,31	0,38	0,32	0,45
$A_n$ . . . . .	0,03	0,18	0,22	0,28	0,36	0,43	0,62
$A_n : A_v$ . . . . .	1,50	1,20	0,92	0,90	0,95	1,34	1,38

<sup>1)</sup> Die Zahlen sind den Originaltabellen von Garten (Graefes Arch. f. Ophthalmol. **63**, 160, 1906) entnommen. Sie stellen die Absorptionskoeffizienten  $A$  dar, also den Bruchteil der absorbierten Lichtmenge. Die Extinctionen  $\log I_0/I$ , welche in den früheren Tabellen verwertet wurden, berechnen sich daraus mittels  $\log 1/(1-A)$ . Da es sich jedoch bei diesen Betrachtungen im wesentlichen nur darum handelt, ob die Quotienten der letzten Zeile der Tabellen größer oder kleiner als 1 sind, wurde von einer Umrechnung abgesehen.

<sup>2)</sup> Die Zahlen sind aus den Durchlässigkeitskoeffizienten  $D$ , also den Bruchteilen des durch die absorbierende Lösung hindurchgelassenen Lichtes, der Tabellen I und II Königs (Berliner Akademieberichte 1904, S. 580 und 581) durch Subtraktion von 1 als Absorptionskoeffizienten  $A = 1 - D$  wie in der obigen Tabelle III nach Garten berechnet. Die Extinctionen wären  $\log 1/(1-A)$  oder direkt  $\log 1/D$ .

<sup>3)</sup> Trendelenburg, Zeitschr. f. Physiol. u. Psychol. d. Sinnesorg. **37**. 1904.

Es liegt hier also eine typische photometrische Farbenanpassung an die grüne Erregungsfarbe vor, die sich qualitativ nicht von der analogen Erscheinung an den Photochloriden, welche in Abb. I und in der zweiten Zeile der Tabelle I wiedergegeben ist, unterscheidet.

Der Sehpurpur, dessen spezielle Untersuchung mit den neuen Methoden beabsichtigt und in eingetrockneten festen Schichten durchaus möglich ist, scheint also ganz analoge Eigenschaften zu haben, wie die Photochloride und unsere einfacheren organischen lichtempfindlichen Farbstoffe. Er ist merklich nur in den Stäbchen nachgewiesen worden und fehlt in den Zapfen. Ich vermute nun, daß dieses Fehlen nur ein scheinbares ist, und daß derselbe Farbstoff in den Zapfen auch vorhanden ist, aber in einer so großen Verdünnung, daß ein analytischer Nachweis versagt<sup>1)</sup>. Hiermit stimmt die Grundlage der v. Kriesschen Duplizitätstheorie überein, daß die Zapfen farbenempfindlich sind, während den Stäbchen diese Eigenschaft fehlt. Diese absorbieren durch ihre größere Farbstoffkonzentration mehr Licht als die mit dem verdünnten Farbstoff angefüllten Zapfen und reagieren daher schon auf schwache Erregung, aber nicht spezifisch für die verschiedenen Farben, sie vermitteln also das Dämmerungssehen.

Aus der Übertragung der im § 9 kurz beschriebenen Abnahme der Lichtempfindlichkeit mit der Erregungszeit und Intensität auf den Sehpurpur kann man direkt eine Erklärung für die Ausschaltung der Stäbchen bei starker Erregung der Netzhaut ableiten. Da immer eine Regeneration des verbrauchten Farbstoffes stattfindet, enthalten die Zapfen bei hellem Licht immer frischeren Farbstoff als die im Anfang durch die stärkere Absorption weit erregten Stäbchen. Ihre Lichtempfindlichkeit ist also, da sie noch viel schon erregten Farbstoff enthalten, stark herabgesetzt. Es arbeiten also im hellen Licht die Zapfen mit ihrer geringen, aber frischeren Farbstoffmenge vorteilhafter als die Stäbchen. Im Dunkeln füllen sich auch die Stäbchen wieder mit frischem Farbstoff und die plötzliche farblose Blendung bei Wiederbelichtung findet in den Stäbchen statt, deren Lichtempfindlichkeit sich wie bei den Cyaninschichten schnell selbst bremst. Hierin liegt eine photochemische Deutung der Adaptation.

Die Analogie mit dem Cyanin geht aber noch weiter. Wir sahen im § 8, daß mit zunehmender Dunkelfärbung der Schichten die Empfindlichkeit für das Rot besonders stark abnimmt. Wenn also im Auge die Lichtperzeption in der Dämmerung den Zapfen durch die Stäbchen abgenommen wird, macht sich dies zunächst in einer Abnahme der Empfindlichkeit im Rot bemerkbar. Es ist dies das Purkinje-Phänomen. In geringem Maße wird dieses auch in den Zapfen

<sup>1)</sup> Diese Annahme wurde schon von Hering gemacht, ohne daß er allerdings die hier mitgeteilten Konsequenzen daraus zog.

allein eintreten können, denn ihre, allerdings geringe, stationäre Farbstoffkonzentration ist bei niederen Lichtintensitäten größer als bei hohen, die Empfindlichkeit für Rot im schwachen Licht also geringer. Es steht dies in Beziehung zu Beobachtungen von Heß<sup>1)</sup> und Hering<sup>2)</sup>, die auch foveal, wenn auch nur schwach, das Purkinje - Phänomen feststellen konnten.

Die Diskussion der verschiedenen farbigen Lichterscheinungen und ihre Veränderung mit der Erregungszeit und Intensität vom Standpunkt der Verschiebung des Empfindlichkeitsspektrums der Farbstoffe mit ihrer Konzentration bedarf als Grundlage weitere spektralphotometrische und dichrometrische Versuche. Als einzige Beispiele sollen außer der Deutung des Purkinje - Phänomen nur zwei Beobachtungen Königs<sup>3)</sup> herangezogen werden. Es ist dies die zuerst von Fick<sup>4)</sup> beschriebene Erscheinung, daß außerhalb der Fovea centralis langsam ansteigende Lichtintensitäten zuerst farblos empfunden werden, mit Ausnahme des Rot, welches sofort rot erscheint. Innerhalb der Fovea werden auch die anderen Strahlenarten bei geringer Intensität mit ihren richtigen Farben gesehen. Umgekehrt wird das Blau in der Fovea überhaupt nicht wahrgenommen, sondern erst dann, wenn das blaue Licht auf die extrafovealen Bezirke der Retina fällt. Die Fovea ist blaublind.

Die Fovea enthält lediglich Zapfen mit kleiner Farbstoffkonzentration, während die Stäbchen mit ihrem hohen Sehpurpurgelbgehalt erst in den äußeren Bezirken hinzutreten. Im Sinne der Befunde des § 8 an den unbelebten Farbstoffschichten ist daher die spezifische Farbenanpassung in den hellen Zapfenaußengliedern hoch im Rot und gering im Blau, und in den Stäbchenaußengliedern umgekehrt sehr gering im Rot und groß in Blau, so daß das rote Licht nur von den Zapfen, welche immer eine spezifische rote Farbenempfindung vermitteln, aufgenommen wird.

Die außerordentlich schnelle Reaktion der Netzhautelemente auf rasche Lichtwechsel ist notwendig, um eine Bewegung mit dem Auge erkennen zu können.

Auch diese große Lichtempfindlichkeit finden wir in den Farbstoffsystemen und den Photochloriden wieder. Gerade im ersten Moment des Einsetzens der Erregung ist die Reaktion am schärfsten. Ebenso kommen die Anomalien bei längerer Belichtung der Farbstoffschichten in den Blendungserscheinungen bei zu starken Lichtintensitäten analog zum Ausdruck.

1) C. Hess, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **101**, 241. 1904.

2) E. Hering, Arch. f. Ophthalm. **90**, 1; 1915.

3) A. König, Berliner Akademieberichte 1894, S. 590.

4) A. E. Fick, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **43**, 441. 1888.



## § 12. Die Übertragung der Lichtwirkungen auf die Nervenendigungen.

In der Einleitung wurde das Problem der Lichtwirkung im Auge ganz scharf in ein physikalisches und chemisches und ein biologisches getrennt. Für den Verfasser als Nichtbiologen ist natürlich nur die erste einfachere Hälfte des Problems zugänglich. Es sollte gezeigt werden, daß nach neueren Untersuchungen ganz spezifische Wirkungen der verschiedenen Farben in der unbelebten Natur vorkommen, welche in ihrem ganzen qualitativen und quantitativen Verlauf die charakteristischen Erscheinungen zeigen, die man sich bei den Vorgängen in der Retina vorstellen muß. Wie die Übertragung der spezifischen physikalischen Wirkungen der verschiedenen Farben auf die Nervenendigungen in den Stäbchen- und Zapfenaußengliedern zustande kommen, darüber lassen sich zunächst nur Vermutungen anstellen.

Elektronenbewegungen sind, wie an anderer Stelle gezeigt wurde, notwendig mit den ersten Lichtwirkungen bei der Absorption der Strahlung verbunden und es ist wahrscheinlich, daß die Aktionsströme der belichteten Netzhaut mit diesen primären Elektronensprüngen zusammenhängen. Dauernde Wirkungen, wie sie in dem neuen Strahlungseffekt des polarisierten Lichtes vorliegen, können jedoch nicht auf Elektronenverlagerungen allein zurückzuführen sein. Diese haben vielmehr mechanische Dilatations- und Kompressionswirkungen in den amikroskopischen Micellen zur Folge, die je nach der Erregungsfarbe ganz spezifisch lokal orientiert sind. Die spezielleren auf Grund der Messungen bei den Photochloriden durchgeführten Diskussionen ergaben nun, daß z. B. bei Roterregung die kugelförmig gedachten Mizelle im Zentrum dilatiert und in den äußeren Zonen komprimiert werden. Bei Grün-Erregung findet die Dilatation in den mittleren und die Kompression in den inneren und äußeren Zonen statt. Man braucht dann nur anzunehmen, daß die Nervenendigungen eine mechanische Veränderung im ersten Sinne als Rotempfindung, im zweiten Sinne als Grün vermitteln, um sich eine Vorstellung von einer Verbindung der qualitativ verschiedenen physikalischen Lichtwirkungen mit dem psychischen Vorgang zu machen. Diese gibt dann ohne weiteres auch eine Deutung für die farbigen Nachbilder, denn beim Aufhören der Rot-Erregung findet eine Rückwanderung der Teilchen eines Micells in einer ähnlichen Art statt, als ob eine grüne Erregung stattgefunden hätte.

Mit derartigen Überlegungen, welche, wenigstens in ihrem physikalischen Teil, auf ziemlich breiter experimenteller Grundlage stehen, wird vielleicht auch die Hering'sche Theorie der Gegenfarben etwas greifbarer, da es jetzt möglich ist, die Assimilations- und Dissimilationsvorgänge auf entgegengesetzte mechanische Verschiebungen in einem

einigen Mizell zurückzuführen, die direkt durch die farbige Strahlung in den Zapfen ausgelöst werden. Ob nun die Nervenendigungen auf Veränderungen in einer bestimmten Richtung oder auf bestimmte Zustände in den Micellen reagieren, ist auf dem bisher eingeschlagenen Wege nicht zu erweisen.

Hier hören die Vergleichsmöglichkeiten mit den untersuchten nicht belebten Systemen auf. Denn diese sind fest und nur im Verlauf längerer Zeit verändern sie sich im Sinne eines Übergangs in den Anfangszustand. Dieser Prozeß wird bei der halbflüssigen Konsistenz der Stäbchen und Zapfen, besonders bei der relativ hohen Körpertemperatur erheblich schneller verlaufen. Hierzu kommt die rasche Regeneration des Farbstoffes, durch welche dauernd eine annähernd konstante stationäre Konzentration desselben gewährleistet wird<sup>1)</sup>. Die Aufklärung aller dieser Vorgänge, welche auf die Erregung durch das Licht folgen und für die dauernde Erhaltung der Reaktionsfähigkeit von fundamentaler Bedeutung sind, muß dem physiologischen Chemiker und dem Physiologen vorbehalten bleiben.

### § 13. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die vorstehenden Ausführungen bezwecken zu zeigen, daß die charakteristischen Wirkungen des Lichtes im Auge sehr weitgehende Vergleichsmöglichkeiten mit Veränderungen besitzen; welche die Strahlung in gewissen unbelebten lichtempfindlichen Systemen hervorruft. Diese Vergleiche konnten früher nicht gezogen werden, weil die physikalische Technik noch nicht genügend empfindliche Beobachtungsmethoden besaß, um die „Farbeanpassungen“, die einzigen Vorgänge, bei denen das Licht verschiedener Farbe ähnlich spezifisch wirkt wie im Auge, genügend fein zu analysieren.

Durch einen neu aufgefundenen Strahlungseffekt konnte gezeigt werden, daß das spezifische Anpassungsvermögen der betreffenden Objekte nicht nur für die Farbe, sondern auch für die Schwingungsrichtung der linear-polarisierten Strahlung gilt, daß es also möglich ist, die Polarisationssebene zu photographieren. Hierauf konnten neue, erheblich feinere Untersuchungsmethoden gegründet werden.

Es konnte nachgewiesen werden, daß die altbekannten Photochloride nicht nur die Farbe des Erregungslichtes annehmen, also eine „physio-

<sup>1)</sup> Über die Rolle des Sehgelbs bei dieser Regeneration, die aus den Untersuchungen Gartens (l. c.) hervorgeht, können wahrscheinlich weitere photochemische Versuche Aufschluß geben, nachdem es im § 11 wahrscheinlich gemacht worden ist, daß das Sehgelb keinen eigentlich neuen Farbstoff darstellt, sondern nur optisch durch eine Absorptionsverschiebung in dem Mizell in die Erscheinung tritt. Die im Gang befindlichen Messungen an farbig erregten Photochloriden, die mit einer anderen Farbe nacherregt wurden, scheinen auch auf diese biologischen Fragen anwendbar zu sein.

logische Farbenanpassung“ zeigen, sondern auch, daß ihr eine „photometrische“ und bei polarisierter Erregung eine „dichrometrische Farbenanpassung“ parallel geht. Besonders läßt sich die dichrometrische Farbenanpassung, welche in einer stärkeren Ausbleichung für die Erregungsfarbe in der Schwingungsrichtung des Lichtes besteht, sehr frühzeitig und bei so geringen Belichtungen zeigen, bei denen sich das System überhaupt noch nicht sichtbar verändert.

In zwei einfachen Fällen, bei Photochloridschichten und bei Cyaninkolloidumschichten wurden die Verhältnisse genauer untersucht und sie verlaufen, besonders in dem letzten Fall, der den Prototyp für die meisten lichtempfindlichen Farbstoffe darstellt, so weitgehend ähnlich, wie man sich die Lichtwirkungen im Auge vorstellen muß, daß eine Farbstoffkolloidumschicht gewissermaßen als ein Modell der Retina anzusehen ist. Die Analogie ist besonders ausgesprochen, weil die bekannten durch Licht bewirkten Veränderungen des Sehpurpurs, der im Auge als lichtempfindlicher Farbstoff auftritt, sehr weitgehende Ähnlichkeit mit den neu aufgefundenen Lichtwirkungen in den Farbstoffen und den Photochloriden zeigen.

Die neue Auffassung der Lichtwirkungen in der Retina, welche man vielleicht als eine „Anpassungstheorie“ des Farbensehens bezeichnen kann, nimmt zunächst an, daß die Außenglieder der Zapfen nicht, wie bisher vermutet, farbstofffrei sind, sondern daß sie nur den Sehpurpur in einer solchen Verdünnung enthalten, daß er mit den gewöhnlichen analytischen Hilfsmitteln nicht nachzuweisen ist. In den Stäbchenaußengliedern ist er dagegen in merklicher Menge zugegen. Die Versuche mit den Cyaninschichten haben nämlich gezeigt, daß die dunkleren Systeme sehr geringe farbenanpassende Eigenschaften haben, daß diese aber um so mehr hervortreten, je verdünnter der Farbstoff ist. Die kaum merklich gefärbten Zapfen sind daher zur Farbenperzeption geeignet, während die Stäbchen allerdings lichtempfindlicher sind, aber unspezifisch nur auf die Stärke und die absorbierte Menge des Lichtes reagieren.

Die Lichtempfindlichkeit der Farbstoffschichten ist in den ersten Anfangsstadien der Belichtung am größten und nimmt sehr schnell auf einen geringen Wert ab, trotzdem ihre Lichtabsorption noch bedeutend sein kann. Auf die Retina übertragen muß man hieraus folgern, daß die Erregung der Stäbchen durch helles Licht im Anfang sehr stark ist, daß die Empfindlichkeit sich aber sehr schnell automatisch bremst. Die dauernde Regeneration des Farbstoffs bedingt, daß er in den Zapfen stationär in geringer Menge, aber frischer vorhanden ist, als in den Stäbchen, so daß die Zapfen dann absolut lichtempfindlicher werden und praktisch allein die Lichtperzeption, die sich hier auch spezifisch auf die Farben erstreckt, übernehmen. Es ist dies eine

Deutung der Adaptation. Erst im Dunkeln und in der Dämmerung füllen sich auch die Stäbchen so reichlich wieder mit frischem Farbstoff auf, daß sie jetzt durch ihre stärkere Lichtabsorption, allerdings farblos, die Lichtperzeption übernehmen.

Bei den unbelebten Farbstoffsystemen zeigte es sich, daß mit zunehmender Färbung der Schichten die spezifische Wirkung am stärksten für das Rot und am schwächsten für die kurzwelligen Strahlen abnimmt. Wenn also beim Dämmerungssehen die Stäbchen den Zapfen die Arbeit abnehmen, verschwindet die spezifische Wirkung zuerst im Rot. Eine Tatsache, die im Phänomen von Purkinje zum Ausdruck kommt.

Die physikalische Untersuchung der Photochlorid- und Farbstoffsysteme hat zu der Folgerung geführt, daß die erste Wirkung des Lichtes nach der Abtrennung von Elektronen in einer mechanischen Verschiebung in sehr kleinen Komplexen besteht, deren Dimensionen unterhalb der ultramikroskopischen Auflösungsgrenze liegen. Diese Strukturveränderungen sind für die verschiedenen Farben ganz spezifisch. Wenn man dieses Resultat auf den Sehpurpur überträgt, liegt es nahe anzunehmen, daß die Nervenendigungen in den Zapfenaußengliedern die mechanischen Veränderungen mit der Vermittlung einer bestimmten Farbenempfindung beantworten.

Die Richtigkeit dieser Annahme läßt sich nicht mit physikalischen und chemischen, sondern nur mit biologischen Untersuchungsmethoden prüfen, sie erscheint jedoch nicht unwahrscheinlich, weil sie einen ziemlich weitgehenden Parallelismus zwischen spezifischen psychischen Empfindungen und spezifischen mechanischen Effekten enthält. Diese nämlich sind an den untersuchten unbelebten lichtempfindlichen Systemen teilweise reversibel, und die Wiederherstellung des ursprünglichen Zustandes entspricht derselben Strukturänderungen, als wenn eine andere Farbe eingewirkt hätte. Die Rückverwandlungen, welche in dem halbflüssigen Substrat der Zapfenaußenglieder unvergleichlich viel schneller ablaufen als in den bisher untersuchten einfacheren festen Versuchsobjekten, werden dann von den Nervenendigungen ebenso registriert, als ob eine Farbe eingewirkt hat, die derjenigen komplementär ist, welche das betreffende Element erregt hatte. Die weitere Durchführung dieses Gedankens erlaubt eine experimentelle Prüfung der Heringschen Theorie der Gegenfarben an einfachen unbelebten lichtempfindlichen Systemen.

Zum Schluß muß noch einmal darauf hingewiesen werden, daß die im vorstehenden diskutierten Vergleiche zunächst nur Gültigkeit beanspruchen in den Fällen, wo die Lichtempfindung in direkter Beziehung zur Absorption von Strahlung in den lichtperzipierenden Elementen der Netzhaut steht. Die Licht- und Farbenwahrnehmung unter

pathologischen und abnormen Bedingungen, z. B. bei Druckwirkungen auf Teile des Auges und des Sehnervs oder beim Anlegen elektrischer Potentiale müssen vorläufig von der Diskussion ausgeschlossen werden. Dasselbe gilt zunächst auch von den zeitlichen Änderungen der Lichtempfindungen, die natürlich mit der Regeneration des Sehpurpurs, einem noch unaufgeklärten, teilweise biologischen Prozeß, in Beziehung stehen, trotzdem auch beim Studium der unbelebten lichtempfindlichen Systeme Zeitphänomene aufgefunden sind, die in gewisser Beziehung zu den bekannten Umstimmungserscheinungen zu stehen scheinen, welche bei länger wirkender weißer oder farbiger Belichtung auftreten. Sie verlaufen aber wesentlich verwickelter als die einfachen Anfangswirkungen des Lichts.

Photochemische Abteilung des Physikalisch-chemischen Instituts der  
Universität Leipzig, Juni 1921.

Anmerkung bei der Korrektur: Erst nach Abschluß des Manuskripts erhielt ich Kenntnis von den wichtigen Untersuchungen von U. Ebbecke über das Sehen im Flimmerlicht, Arch. f. d. ges. Physiol. 185, 186. 1920, welche es ermöglichen, gerade die ersten Lichtwirkungen im Auge leicht zu analysieren, und die daher zur Prüfung der obigen neuen Auffassung über das Farbsehen verwertet werden können. Hierauf soll in einer späteren Mitteilung eingegangen werden.

Dann erschienen kürzlich zwei interessante Versuche einer photoelektrischen und einer Quantentheorie des Farbsehens von J. H. J. Poole, Phil. Mag. (6), 41, 347. 1921 und von J. Joly, Phil. Mag. (6) 41, 289, 1921, welche gleichfalls eine Beteiligung des Sehpurpurs in den farbentüchtigen Zapfen vorsehen, die aber, wie es scheint, keine eigentliche Spezifität erklären können, was gerade durch die hier versuchte Anpassungstheorie möglich ist. Auch diese Arbeiten müssen noch besprochen werden, wenn auf die speziellen Unterschiede der neuen Auffassung gegen die bekannten Farbentheorien eingegangen wird.

---