

Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Sehorgan bei kurz- und bei längerdauernder Reizung.

Von

C. Hess (Würzburg).

(Mit 4 Textfiguren und Tafel VI.)

I.

§ 1. In einer früheren Abhandlung (Pflüger's Arch. Bd. 95 S. 1) habe ich den Nachweis geliefert, dass nach kurzdauernder Reizung des Sehorgans mit mässig hellem Lichte sechs Phasen des Abklingens der Erregung wahrgenommen werden können, von welchen drei (die erste, dritte und fünfte) deutlich heller, die drei anderen (zweite, vierte und sechste) deutlich dunkler sind, als der passend gewählte Grund.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich zunächst mit eingehenderen Untersuchungen über das Verhalten der Phase 1 bei verschiedener Lichtstärke und verschiedener Färbung von Reizlicht und Grund sowie über ihr foveales und extrafoveales Verhalten bei verschiedenen Adaptationszuständen. Dabei wurde mehrfach auch das Verhalten der ersten negativen Phase (= Phase 2) der Erregung in den Kreis der Untersuchung gezogen.

Ausserdem wurden systematische Untersuchungen angestellt über das Verhalten des Sehorgans bei Beginn und bei Schluss eines nicht momentan, sondern durch längere Zeit in constanter Stärke wirkenden Lichtreizes (§ 8 und 9).

Zu genauerem Studium der Phase 1 war die Ausarbeitung einer Methode erforderlich, welche die Lichtstärken von Reizlicht und Grund sowie die Dauer des Reizes innerhalb genügend weiter Grenzen beliebig zu variiren gestattete, eine directe Vergleichung des fovealen und des extrafovealen Theiles der Erscheinungen leicht ermöglichte und thunlichst auch für messende Beobachtungen verwertbar war.

Gleichzeitig war ich dabei bemüht, die Versuchsanordnung so einfach zu gestalten, dass auch der Ungeübte ohne besondere Apparate in der Lage wäre, die wesentlichsten Beobachtungen nachzuprüfen. Diesen Anforderungen entspricht die folgende Methode, die bei einem grossen Theile der hier beschriebenen Versuche benutzt wurde: Als Reizlicht dienen farbige oder farblose Cartonstreifen von ca. 15—30 cm Länge und 3—10 mm Breite, die von dem Lichte einer passenden regulirbaren Lampe oder, mittels einer regulirbaren Oeffnung im Fensterladen, von Tageslicht beleuchtet werden. Die Belichtungsstärke kann ausser durch Reguliren der Lichtquelle auch durch Variiren des Abstandes des Streifs von dieser geändert werden. Diese Streifen werden mit passender Geschwindigkeit vor dem beobachtenden Auge vorübergeführt; die Bewegung erfolgt bei vielen der einfacheren Versuche mittels der Hand oder aber eines Pendels mit regulirbarer Schwingungsdauer, an dem der Streif befestigt ist. Die Dauer der Belichtung kann durch Variiren der Streifenbreite sowie der Bewegungsgeschwindigkeit leicht (mit passenden Bewegungsvorrichtungen auch messbar) variirt werden.

Die Belichtung des Grundes erfolgt unabhängig von jener des bewegten Streifs durch besondere, gleichfalls regulirbare Lichtquellen. Zu Beobachtungen auf dunklem Grunde dient die mattschwarze Wand eines grossen Dunkelzimmers, zu Beobachtungen auf hellem Grunde eine genügend grosse mattweisse Fläche, die mit farblosem oder farbigem Lichte bestrahlt werden kann.

Bei mehreren Versuchen diente zu Beobachtungen auf dunklem Grunde eine rotirende Trommel mit regulirbarer Umdrehungsgeschwindigkeit. Die Trommel war lichtdicht verschlossen bis auf einen schmalen, zur Achse parallelen, mit weissem Papier hinterlegten Schlitz, hinter dem eine regulirbare elektrische Lampe mit entsprechend langem Glühfaden befestigt war. Der Schlitz konnte in seiner Breite variirt und mit farbigen und farblosen Gläsern versehen werden. Behufs genügend ausgiebiger Variirung der farbigen Lichter konnten für gewisse Versuche senkrecht zu der Längsrichtung des Spaltes farbige prismatische Glaskeile derart verschoben werden, dass der ganze Schlitz bald in gesättigterem, bald in weniger gesättigtem farbigem Lichte erschien. Wurde der Glaskeil mit seiner Basis quer zur Längsrichtung des Schlitzes angebracht, so variirte die Helligkeit (und im Allgemeinen auch die Färbung) des Schlitzes continuirlich von einem Ende zum anderen.

Den vorher beschriebenen entsprechende Methoden wurden zur Untersuchung über die Wirkung länger dauernder Reize benutzt: Statt des schmalen Streifens diente im Allgemeinen eine grössere

geradlinig begrenzte Fläche, die in ähnlicher Weise wie jener vor dem Auge bewegt und gleichfalls mit farblosem oder farbigem Lichte bestrahlt werden konnte.

II.

§ 2. Bewegung (angenähert) farbloser Streifen auf farblosem Grunde. Wird ein schwach belichteter schmaler (ca. 5 mm breiter) weisser Streif über schwarzem Grunde¹⁾ vor dem dunkeladaptirten und ruhig gehaltenen Auge vorübergeführt, so erscheint der Streif nicht scharf begrenzt und zwar an seiner vorderen Grenzlinie wenig, an seiner hinteren meist etwas stärker verwaschen. Entsprechend dem fovealen Gebiete erscheint der Streif meist etwas schmaler und (bei sehr geringer Lichtstärke des Reizlichtes) weniger hell als extrafoveal und zeigt eine deutliche Ausbuchtung nach rückwärts (siehe Fig. 1).

Oft erscheint aber der gesammte foveale Streifentheil nicht schmaler, sondern eher etwas breiter als der extrafoveale, was wesentlich dadurch bedingt ist, dass der erwähnte verwaschene Saum des vorderen Streifenrandes an der ausgebuchteten fovealen Partie etwas verbreitert erscheint: es hat den Anschein, als ob foveal die Erregung etwas langsamer ansteige, später ihren Höhepunkt erreiche und langsamer wieder sinke, als extrafoveal; die vordere und die hintere Grenze des Streifs erscheinen foveal meist merklich weniger scharf begrenzt als extrafoveal.

Die fragliche foveale Ausbuchtung ist bei einer bestimmten mittleren Lichtstärke des Reizlichtes am deutlichsten ausgeprägt; bei allmählich zunehmender oder abnehmender Lichtstärke wird sie bald weniger deutlich bzw. ganz unmerklich. In anschaulicher Weise zeigt dies z. B. der folgende Versuch: Bei einer bestimmten Grösse der Oeffnung im Fensterladen des Dunkelzimmers erschien der weisse Streif nahezu ganz geradlinig, wenn er in einem Abstände von ca. 1—2 m von dem Fenster bewegt wurde; bei einem Abstände von ca. 4—6 m war die Ausbuchtung sehr ausgesprochen, wurde aber bei grösserem Abstände wieder weniger

1) Diese Beobachtungen wurden grossentheils in einem ca. 10 m langen Dunkelzimmer mit mattschwarzen Wänden angestellt. Als Lichtquelle diente meist eine mit Mattglas verdeckte regulirbare Oeffnung in einem gegen Osten gerichteten Fenster oder eine regulirbare Glühlampe.

deutlich und bei ca. 9—10 m Abstand fast oder ganz unmerklich. Dabei zeigt sich, dass bei etwas höherer Lichtstärke ein kleinerer Theil des Streifs ausgebuchtet erscheint als bei geringerer. Mit abnehmender Lichtstärke wird die Ausbuchtung immer flacher, die ausgebuchtete Strecke erscheint aber etwas grösser.

Bei Benutzung des in Textfig. 1 abgebildeten, vielfach unterbrochenen Streifs überzeugt man sich, dass die Ausbuchtung sehr deutlich sichtbar ist bei solchen Lichtstärken, bei welchen das jeweils central und ganz auf stäbchenfreiem Gebiete abgebildete Quadrat des unbewegten Streifs kaum oder gar nicht weniger hell erscheint als die excentrisch abgebildeten (siehe auch S. 235). Die Grösse der ausgebuchteten Partie lässt sich annähernd schätzen, indem man auf dem dunklen Grunde zwei kleine weisse Marken anbringt, deren gegenseitiger Abstand variirt werden kann; während der Streifenbewegung wird die Mitte zwischen beiden Marken fixirt. In ähnlicher Weise bestimmte ich früher die Grösse der ausgebuchteten Partie der Phase 3 und fand damals für den wagerechten Netzhautmeridian, dass, auf einen Abstand von 1 m projicirt, die äussersten Grenzen der Ausbuchtung vielleicht ein wenig mehr als 35 mm, bis höchstens 45 mm voneinander entfernt waren. Für die Ausbuchtung der Phase 1 erhielt ich bei mässiger Lichtstärke des Streifs ähnliche, bei sehr geringer noch etwas grössere Werthe. Durch den allmählichen Uebergang in den gerade verlaufenden Theil des Streifs sind auch hier genauere Messungen sehr erschwert.

Bei anderen Versuchen benutzte ich zur Schätzung der Grösse der ausgebuchteten Partie den vielfach unterbrochenen Streif (vgl. Textfig. 1). Nach einiger Uebung kann man unschwer erkennen, ob die hinteren Grenzen von zwei, drei oder vier Quadraten in der Umgebung der Stelle des directen Sehens weiter nach rückwärts gelegen sind als jene der mehr excentrisch gesehenen. Bei bekanntem Abstände des Streifs vom Auge lässt sich danach die gesuchte Grösse annähernd ermitteln. Die so gefundenen Werthe standen in genügender Uebereinstimmung mit den auf dem ersten Wege erhaltenen.

Um das Verhalten der Erscheinung bei Hell- und bei Dunkeladaptation direct vergleichen zu können, wurde zunächst die Mitte der Grenzlinie zwischen einer schwarzen und einer gleichmässig mattweissen Fläche (z. B. einer von rückwärts von Tageslicht beleuchteten Mattglasscheibe) während $\frac{1}{2}$ —1 Minute fixirt und dann der

Streif senkrecht zur Trennungslinie so bewegt, dass er zur einen Hälfte auf der helladaptirten, zur anderen auf der dunkeladaptirten Netzhaut sich abbildete. Bei vielen derartigen Versuchen wurde excentrisch fixirt, so, dass die Trennungslinie zwischen den beiden Hälften nicht durch die Fovea verlief, sondern extrafoveal. Die mit dunkeladaptirter Netzhaut gesehene, viel heller erscheinende Streifenhälfte erstreckt sich dann meist deutlich weiter nach rückwärts (d. i. der Bewegungsrichtung entgegen) als die mit der helladaptirten gesehene. Die vorderen Grenzlinien beider Streifen liegen dabei meist ungefähr in einer Geraden. Geht die Trennungslinie durch die Mitte der Fovea, so sieht man entsprechend der dunkeladaptirten Hälfte deutlich die Ausbuchtung nach rückwärts, während an der helladaptirten die hintere Grenzlinie mehr geradlinig erscheinen kann.

Benutzt man zur Reizung einen weissen Streif, der in der Mitte auf einer Strecke von ca. 5—6 mm Breite unterbrochen ist¹⁾, so wird hinter dem bewegten Streif und senkrecht zu ihm entsprechend der Unterbrechungsstelle ein verwaschenes helles Band von der Breite der Unterbrechung und von ansehnlicher Länge sichtbar, das sich nach rückwärts allmählich im Dunkel des Grundes verliert.

§ 3. Benützt man zur Reizung einen schwarzen Streif auf dunkelgrauem Grunde, so erscheint ersterer foveal in ähnlicher Weise nach hinten ausgebuchtet und oft in seinem dunkelsten Theile foveal schmaler als extrafoveal. Doch kann auch hier der ganze foveale Theil etwas breiter erscheinen als der extrafoveale (s. o.). Ist die Netzhaut nur zur einen Hälfte dunkeladaptirt, so erscheint hier der dunkle Streif breiter und meist dunkler als auf der helladaptirten Hälfte und erstreckt sich in der Regel etwas weiter nach hinten als der andere; seine hintere Grenzlinie erscheint meist verwaschener als auf der helladaptirten Hälfte.

1) Solche kann man z. B. so herstellen, dass man zwei geeignete Cartonstreifen in passendem gegenseitigem Abstände auf einen reinen Glasstreif aufklebt und diesen dann vor dunklem Grunde am Auge vorüberführt. Ferner kann man aus einem genügend grossen mattschwarzen Carton zwei in einer Geraden gelegene, ca. 6 mm breite und je 10—15 cm lange Streifen so ausschneiden, dass zwischen beiden eine ca. 5—6 mm breite Brücke stehen bleibt. Als Grund dient dabei eine weisse Fläche. Für die in den folgenden Abschnitten beschriebenen Versuche mit farbigen Lichtern macht man die streifenförmigen Ausschnitte aus einem mattweissen Carton, der ebenso wie die als Grund dienende weisse Fläche, aber unabhängig von ihr, mit regulirbarem farblosem oder farbigem Lichte bestrahlt werden kann.

Benutzt man zur Reizung einen in der Mitte unterbrochenen dunklen Streif, so ist bei passend gewählter Lichtstärke des (helleren) Grundes entsprechend der Unterbrechung hinter dieser auf dem Grunde ein verwaschenes dunkles Band sichtbar, das sich nach rückwärts in dem hellen Grunde verliert.

Bewegt man einen nicht unterbrochenen, zur einen Hälfte hellgrauen, zur anderen Hälfte dunkelgrauen Streifen auf schwarzem Grunde am dunkeladaptirten Auge vorüber, so bleibt die dunkelgraue Streifenhälfte sehr deutlich, unter günstigen Umständen beträchtlich, hinter der hellen zurück (siehe Fig. 2). In unmittelbarer Nähe des hellen Streifs erscheint der dunkle wesentlich weniger hell und schmaler als die übrigen Theile des dunklen Streifs. (Wegen des störenden Einflusses der fovealen Ausbuchtung macht man diese Versuche am besten im indirecten Sehen.) Man kann zu diesen Beobachtungen zweckmässig sehr schmale (2—3 mm breite) Streifen benutzen; die beiden Streifenhälften erscheinen dann noniusartig gegen einander verschoben, und es wird so verhältnissmässig leicht, bei bekannter Geschwindigkeit der Bewegung genauere Zeitangaben zu erhalten. Der Versuch zeigt, dass innerhalb der hier in Betracht kommenden Grenzen der Lichtstärke eine farblose Erregung bei geringerer Lichtstärke des Reizlichtes gegenüber jener bei höherer merklich verzögert erscheinen kann.

In welcher Weise sich eventuell genauere Messungen vornehmen lassen werden, möge hier nur an einem Beispiele angedeutet werden.

Der $\frac{1}{2}$ cm breite, (ca. 6 cm lange), mit weissem Papier hinterlegte Schlitz in der rotirenden Trommel (s. o.) ist auf der einen seitlichen Hälfte von einem rauchgrauen Glase bedeckt, während die andere unbedeckt bleibt; letztere erscheint hellröthlich gelb, die andere dunkelröthlich gelb (etwas mehr röthlich). Wenn die Trommel mit einer Umdrehungsgeschwindigkeit von 1,3 Secunde rotirt, erscheint die dunkle Schlitzhälfte gegen die helle derart nach rückwärts — d. i. der Bewegungsrichtung entgegen — verschoben, dass ihre vordere Grenze ungefähr in einer Geraden mit der hinteren der hellen Hälfte liegt. Da der Trommelumfang 62 cm beträgt, so ergibt sich, dass die der dunkleren Hälfte entsprechende Erregung um ungefähr 0,01 Secunde gegen die der helleren verzögert erscheint.

Dieses Beispiel kann selbstverständlich nicht viel mehr als eine für einen bestimmten Fall geltende Schätzung sein. Die Verzögerung hängt sowohl von der Differenz der Lichtstärken als von deren absoluten Werthen, ferner von dem Adaptationszustande des Sehorgans sowie von den zur Beobachtung benutzten Stellen desselben ab (vgl. auch § 9).

§ 4. Bewegung farbiger Streifen auf dunklem Grunde. Von den Versuchen mit farbigen Streifen auf dunklem Grunde wurde ein Theil in der Weise ausgeführt, dass im Dunkelzimmer ein weisser Streif von dem Lichte einer farbigen Glühlampe bestrahlt wurde; dazu dienten theils die käuflichen Lampen in farbigen Glashüllen, theils gewöhnliche Glühlampen in einem lichtdichten Kasten, an dessen Vorderfläche ein passender Ausschnitt mit geeigneten farbigen Gläsern versehen werden konnte; die Lichtstärke der Lampen war mittels Rheostaten regulirbar; ausserdem wurde durch Variiren von Abstand und Neigung des Streifens zur Lichtquelle dessen Lichtstärke nach Bedürfniss variirt. Bei anderen Versuchen wurden Streifen gesättigt farbigen, auf Carton aufgeklebten Papiers benutzt, die vom Tageslichte oder passendem Lampenlichte belichtet wurden.

Die Beobachtungen mit angenähert lichtlosen Streifen auf farbigem Grunde wurden zum Theile in einem Zimmer mit mattweisser Wand vorgenommen. Eine regulirbare farbige Lichtquelle war so aufgestellt, dass sie nur diese Wandfläche beleuchtete, während der übrige Raum durch passend angebrachte Blenden möglichst dunkel gehalten war; der Beobachter befand sich in diesem dunklen Zimmertheile und bewegte einen mattschwarzen Papierstreif so, dass er auf der farbigen Fläche gesehen wurde. Bei anderen Versuchsreihen benutzte ich den grossen weissen Carton mit streifenförmigem Ausschnitte (s. S. 230 Anm.), der von regulirbarem farbigem Lichte belichtet und vor der ca. 10 m entfernten mattschwarzen Wand des Dunkelzimmers vorübergeführt wurde.

Wird ein nicht sehr gesättigt rother¹⁾ Streif über dunklem Grunde an dem gut dunkeladaptirten Auge vorübergeführt, so erscheint er in seiner vorderen Hälfte schön roth, in seiner hinteren Hälfte weniger gesättigt roth, fast oder unter Umständen ganz farblos, hellgrau bzw. weiss, und zeigt nach rückwärts eine verwaschene Begrenzung; die vordere, rothe Hälfte des bewegten Streifs erscheint dabei viel gesättigter roth als der unbewegte, mit ruhendem Auge betrachtete Streif. Dieser letztere erscheint in seinem foveal abgebildeten Theile im Allgemeinen wenig oder gar nicht verschieden von den extrafoveal gesehenen Theilen.

1) Dazu dienten unter Anderem die käuflichen, leicht gelblich rothen Papiere, theils weisse oder rothe Streifen, die von dem Lichte einer mit rothem Glase versehenen Lampe bestrahlt wurden. Die Lichtstärke muss ziemlich gering sein.

Der Uebergang aus dem rothen in den mehr weisslichen Theil ist kein ganz scharfer; zuweilen hat es den Anschein, als sei ein sehr schmaler dunkler Zwischenraum zwischen beiden vorhanden; doch ist ein solcher nicht immer sicher zu sehen. Entsprechend dem fovealen Bezirke erscheint der vordere rothe Theil wesentlich breiter und oft etwas heller roth als extrafoveal, letzteres hauptsächlich dadurch, dass er sich hier weiter nach rückwärts erstreckt (s. Fig. 3); der hintere, weisse Streifen-theil ist foveal deutlich schmaler und nach rückwärts ausgebuchtet, aber nicht unterbrochen. Auch hier scheint zuweilen zwischen dem rothen und dem weissen Theile ein schmaler dunkler Zwischenraum vorhanden zu sein. Zuweilen hat man den Eindruck, als ob die vordere Grenzlinie des rothen Streifs foveal eine Spur nach vorn ausgebuchtet sei, doch konnte ich ein solches Verhalten nicht mit voller Bestimmtheit feststellen.

Die mehr oder weniger deutliche Färbung des rückwärtigen Theiles des Streifs hängt wesentlich von der Sättigung des Reizlichtes und von der Adaptation des Auges ab: Benutze ich als Lichtquelle eine leicht gelblich rothe Glühlampe und beleuchte damit einen zur einen Hälfte aus gesättigt rothem, zur anderen aus weissem Papier gebildeten Streif, so erscheint, auf dunklem Grunde gesehen, die erstere Streifenhälfte gesättigter roth und dunkler als die andere. Bei der Bewegung erscheint die hintere Hälfte des gesättigt rothen Streifs noch deutlich roth, nur weniger gesättigt, als die vordere (zuweilen mit einem Stich in's Bläulichrothe); dagegen erscheint die hintere Hälfte des weniger gesättigt rothen Streifs sehr blassroth bezw. — nach längerer Dunkeladaptation — so gut wie ganz farblos.

Von besonderem principiellern Interesse ist die Thatsache, dass die vordere Hälfte des bewegten rothen Streifs wesentlich gesättigter roth erscheint als der ruhende, mit unbewegtem Auge betrachtete Streif. Mit geeigneten Methoden lässt sich nachweisen, dass dies nicht nur für das extrafoveale, sondern auch für das stäbchenfreie Gebiet der Fall ist. Die fraglichen Erscheinungen zeigen sich eindringlich z. B. bei Benutzung eines sehr ungesättigt rothen Reizlichtes: Ein weisser Streif wird in dem 10 m langen Dunkelzimmer durch eine mittels Rheostaten regulirbare schwach leuchtende Mattglasbirne beleuchtet; er erscheint bei einem Abstände von etwa 1 m von der Lichtquelle dem dunkeladaptirten Auge sehr ungesättigt röthlich-gelb.

Wird er in diesem Abstände vor dem dunklen Grunde bewegt, so erscheint jetzt der vordere Streifentheil überraschend schön, verhältnissmässig gesättigt (gelblich-) roth, der hintere Streifen- theil ganz oder nahezu farblos, hellgrau bzw. weiss. Die rothe Partie ist entsprechend dem fovealen Gebiete am breitesten und wird extrafoveal rasch wesentlich schmaler; der nachfolgende weisse Theil ist foveal schmaler und nach hinten ausgebuchtet. Entfernt man sich mit dem Streifen langsam von der constant bleibenden Lichtquelle, so wird die vordere rothe Partie allmählich immer weniger deutlich; bei einem bestimmten Abstände von der Licht- quelle sieht man fast nur noch entsprechend dem fovealen Gebiete einen etwas breiteren rothen Theil mit zwei kurzen seitlichen, sich rasch verjüngenden Fortsätzen. Bei noch grösserem Abstände von der Lichtquelle wird das Roth ganz unsichtbar, und man nimmt bei der Bewegung des Streifs nur noch den farblosen, foveal nach hinten ausgebuchteten Streifen (ungefähr in der durch Fig. 1 (Taf. VI) wiedergegebenen Weise) wahr. Dabei ist die Lichtstärke noch immer eine derartige, dass der foveal abgebildete Theil des un- bewegten Streifs noch kaum oder gar nicht weniger hell erscheint als der extrafoveale. Da man gegen diesen Versuch einwenden



Fig. 1.

könnte, die Wahrnehmung des fraglichen fovealen Verhaltens sei bei Benutzung eines continuirlichen Reizstreifs nicht mit genügender Sicherheit möglich, wurden weitere Versuchsreihen in folgender Weise angestellt: Auf einen ca. 20 cm langen, ca. 7 mm breiten, reinen Glasstreifen wurden weisse, quadratische Papierstückchen von 5 mm Seitenlänge derart aufgeklebt, wie obenstehende Figur zeigt. Bewegt man diesen vielfach unterbrochenen, bei passender Licht- stärke des Reizlichtes wieder sehr ungesättigt röthlich-gelb er- scheinenden Streifen in gleicher Weise wie den vorher benutzten continuirlichen vor der entfernten dunklen Wand des Dunkelzimmers, so erscheint jetzt jedes Quadrat aus einem vorderen, verhältniss- mässig gesättigt rothen und einem hinteren, ganz oder nahezu farb- losen Theile gebildet. Entsprechend dem fovealen Gebiete sieht man, je nach dem Abstände des Streifs vom Auge und der Licht-

stärke des Reizlichtes, zwei, drei oder mehr der Quadrate scheinbar etwas in die Länge gezogen, derart, dass ihre hinteren Grenzen weiter nach rückwärts liegen als die der mehr excentrisch gesehenen.

Auch an diesen Vierecken ist die Zusammensetzung aus einem vorderen, verhältnissmässig gesättigt rothen und einem hinteren, farblosen Theile deutlich wahrzunehmen. Fixirt man nun bei der gleichen Lichtstärke ein einzelnes Quadrat des nicht bewegten Streifs, so unterscheidet sich dieses meist nicht merklich von den extrafoveal abgebildeten.

Entfernt man sich wieder so weit von der Lichtquelle, bis das Roth des vorderen Theiles bei der Bewegung eben unsichtbar geworden ist, so kann man sich auch jetzt noch durch abwechselndes Fixiren des einen und anderen Quadrates am unbewegten Streif leicht überzeugen, dass die foveal gesehenen, nun farblos erscheinenden Quadrate noch sehr deutlich sichtbar sind und kaum oder gar nicht weniger hell erscheinen als die extrafoveal gesehenen. Erst wenn man sich noch wesentlich weiter von der schwach glühenden Lampe entfernt, erscheinen die jeweils auf stäbchenfreiem Gebiete abgebildeten Quadrate weniger hell als die anderen und werden schliesslich ganz unsichtbar.

Diese leicht zu constatirenden Thatsachen stehen in Widerspruch mit der Hypothese, nach welcher der Erregungsvorgang in den Zapfen sich gemäss der Dreifasertheorie abspielen soll.

Eine weitere Reihe von Versuchen stellte ich mit ca. 25 cm langen, $\frac{1}{2}$ cm breiten Streifen an, deren eine Hälfte mit gesättigt farbigem, deren andere mit grauem Papier überzogen war. Die Lichtstärke der grauen Hälfte liess sich innerhalb ziemlich weiter Grenzen unabhängig von jener der farbigen variiren. Zu dem Zwecke war der Streif in der Mitte, also an der Grenze zwischen farbiger und farbloser Hälfte, derart geknickt, dass beide Hälften in beliebigem Winkel zu einander gestellt werden konnten. So liess sich leicht das Verhalten z. B. eines rothen Streifs von bestimmter Lichtstärke mit jenem eines bald heller, bald dunkler grau erscheinenden Streifs vergleichen. Bei anderen Versuchen benutzte ich einen Streif, der zur einen Hälfte mit dem gesättigt rothen, zur anderen mit einem passend gewählten dunkelgrauen Papier überzogen war. Mit dem gut dunkeladaptirten Auge konnte ich bei herabgesetzter Beleuchtung einen Unterschied zwischen der farbigen und der farblosen Hälfte

nicht wahrnehmen, ich sah nur einen langen, gleichmässig dunkelgrau erscheinenden Streifen. Bewege ich diesen vor dunklem Grunde, so sind die Erscheinungen die gleichen, wie bei Benutzung eines in seiner ganzen Ausdehnung aus farblos grauem Papier bestehenden Streifens, d. h. es ist in der Wirkung zwischen der rothen und der grauen Streifenhälfte kein Unterschied wahrnehmbar. Wird nun die Lichtstärke langsam so weit gesteigert, dass die rothe Streifenhälfte eben deutlich roth erscheint, so sieht man jetzt bei der Bewegung hinter dieser Hälfte den farblos hellen (grauen) Theil der Phase 1, und zwar ungefähr gleichzeitig mit dem grauen Theile der farblosen Streifenhälfte. Der farbige (rothe) Theil der Phase 1 scheint bei der Bewegung des Streifs der farblosen Hälfte voranzueilen; die hintere Grenze der farbigen und der farblosen Streifenhälfte aber liegt angenähert in einer geraden Linie. (Die foveale Ausbuchtung des farblosen Theiles, die hierbei deutlich wahrnehmbar ist, wurde bei dieser Beschreibung nicht mehr besonders berücksichtigt.)

Hat die farblose Streifenhälfte eine zu kleine weisse Valenz (ich benutzte hierzu unter Anderem einen Streif, dessen farblose Hälfte aus schwarzem Wollpapier gebildet war), so erscheint das Grau dieser Hälfte etwas schmaler als das der farbigen und gegen dieses ein wenig nach rückwärts verschoben. Wird die Lichtstärke der farblosen Streifenhälfte allmählich gesteigert, so wird der zugehörige graue Streif heller und etwas breiter gesehen; diese Breitenzunahme erfolgt wesentlich dadurch, dass seine vordere Grenze weiter nach vorn rückt, so dass diese bald mit der vorderen Grenze der rothen Hälfte eine gerade Linie bildet. Dieses Verhalten bleibt im Wesentlichen unverändert, wenn nun die Lichtstärke beider Hälften innerhalb gewisser Grenzen weiter gesteigert wird.

Die geschilderte Methode gibt uns in verhältnissmässig einfacher Weise die Möglichkeit, die weissen Valenzen farbiger Lichter mit Hülfe der Phase 1 zu untersuchen, deren nahezu oder ganz farbloser Theil ja mehr oder weniger rein den weissen Valenzen jener Lichter entspricht und hier von dem farbigen Antheile räumlich gesondert erscheint. (Ich behalte mir vor, hierüber bei anderer Gelegenheit eingehender zu berichten.)

Wird ein in seiner ganzen Ausdehnung gleichmässig rother Streif in der oben angegebenen Weise mit zur einen Hälfte helladaptirter, zur anderen dunkeladaptirter Netzhaut beobachtet, so zeigt sich bei

der Bewegung der hintere blassrothe bezw. weisse Streifenantheil nur auf der dunkeladaptirten Netzhaut, während auf der helladaptirten nur der vordere, rothe, Streifenantheil, schön roth und nach hinten weniger verwaschen begrenzt, erscheint.

Sehr lehrreich für den Nachweis der in den verschiedenen Netzhauttheilen ungleich rasch vor sich gehenden Dunkeladaptation ist der folgende Versuch: Man beginne mit der Bewegung des Streifs sofort nach Eintreten aus dem Hellen in's Dunkelzimmer: Zunächst erscheint der Streif fast ganz gleichmässig roth, ohne Spur von Weiss an der hinteren Grenze. Wiederholt man den Versuch nun öfter bei fortschreitender Dunkeladaptation, so tritt der hintere weisse Streif zunächst nur an den beiden seitlichen Enden des rothen Streifs auf, derart, dass er sich beiderseits gegen die Mitte hin zuspitzt und hier auf einer beträchtlichen Strecke — zunächst ist diese noch viel grösser, als dem fovealen Bezirke entspricht — deutlich unterbrochen erscheint. Mit zunehmender Dunkeladaptation rücken die weissen Streifentheile gegen die Stelle des directen Sehens hin vor, lassen diese aber zunächst auch noch frei. In diesem Stadium erscheint die hintere Grenze des bewegten Streifs foveal nach vorn ausgebuchtet; erst bei noch weiter fortschreitender Dunkeladaptation sieht man dann die weissen Streifen bis zur gegenseitigen Berührung vorrücken und dabei gleichzeitig sich in der vorher geschilderten Weise foveal nach rückwärts ausbuchten. (Analoge Erscheinungen sind auch bei Bewegung farblos heller Streifen auf dunklem Grunde sowie auch lichtloser Streifen auf weniger dunklem Grunde festzustellen.)

Wird der gleiche und in gleicher Weise belichtete rothe Streif über einen hellen Grund von passender Belichtungsstärke gebracht, so erscheint er, wenn er unbewegt ist, dunkler als der Grund; wird er bewegt, so erscheint seine hintere Grenze nicht mehr weiss, sondern tief dunkel, fast schwarz; dieser dunkle Streif ist gleichfalls wieder foveal deutlich schmaler und nach hinten ausgebuchtet, aber ohne Unterbrechung sichtbar.

Bei Beobachtung mit einem in der Mitte unterbrochenen rothen Streif auf schwarzem Grunde sieht man entsprechend der Unterbrechung hinter dem Streif und senkrecht zu ihm ein dunkelrothes, verwaschenes Band von oft ansehnlicher Länge herlaufen.

§ 5. Bewegung dunkler Streifen auf farbigem Grunde. Bewegt man einen angenähert lichtlosen Streif (s. o.)

vor einer rothen Fläche von passender (im Allgemeinen ziemlich geringer) Lichtstärke vorüber, so sieht man zunächst einen schön gesättigt, fast leuchtend grünen Streif; hinter ihm, sich unmittelbar an ihn anschliessend, einen tief dunklen, nach rückwärts verwaschen begrenzten Streif, an welchem eine Farbe im Allgemeinen kaum oder gar nicht wahrzunehmen ist.

Foveal ist der grüne Theil wesentlich breiter als extrafoveal; der dunkle Theil ist foveal schmaler und nach hinten ausgebuchtet, aber bei genügender Dunkeladaptation nicht unterbrochen.

Bei Beobachtung mit zur einen Hälfte helladaptirtem Auge stellt sich die Erscheinung ungefähr in der durch Fig. 4 wiedergegebenen Weise dar: Nur auf der dunkeladaptirten Hälfte zeigt sich der verwaschene dunkle Streif hinter dem vorausziehenden Grün, welches letztere auf beiden Netzhauthälften ungefähr gleichzeitig erscheint. (Auf geringe Verschiedenheiten der Färbung, wie sie durch Ermüdung mit nicht ganz farblosem Tageslichte bedingt sein können, sowie der Helligkeit des Grundes ist hier nicht Rücksicht genommen.)

Bei Beobachtung mit einem in der Mitte unterbrochenen schwarzen Streif sieht man entsprechend der Unterbrechung auf dem rothen Grunde hinter dem Streif, senkrecht zu ihm, ein grünlich-graues Band von oft ansehnlicher Länge, im Allgemeinen dunkler als der Grund, herlaufen.

Die Untersuchung mit anderen als rothen Reizlichtern ergibt im Wesentlichen analoge Ergebnisse. Die Farben erscheinen aber hier, hauptsächlich in Folge der geringeren Sättigung der verfügbaren gelben, grünen und blauen Lichter, nicht so lebhaft und eindringlich, als bei rothem Reizlichte; bei Anwendung blauer und violetter Lichter kann durch die maculare Absorption die Beobachtung des entsprechenden Theiles der Erscheinung störend beeinflusst werden.

In sehr auffälliger Weise machte sich mir dieser Einfluss der macularen Absorption bei Benutzung eines röthlich-blauen Grundes geltend, wie ich ihn durch Beleuchtung der weissen Fläche mit einer der käuflichen Glühlampen mit violettem Glase erhielt. Ein weisser Papierstreif, von dem röthlich gelben Lichte einer Mattglasbirne passend belichtet, erschien bei Bewegung vor dieser Fläche in schön grünlich-gelbem Lichte und war nach rückwärts von einem tief dunklen Saume begrenzt. Entsprechend der Maculagegend erschien an Stelle dieses grünlichen Gelb ein wesentlich helleres und wenig gesättigtes Grün. Der hintere dunkle Saum war in dieser Gegend wieder schmaler und nach rückwärts ausgebuchtet, aber nicht unterbrochen (vgl. Fig. 5).

§ 6. Bewegung farbiger Streifen auf andersfarbigem Grunde. Zu den folgenden Beobachtungen wurden zwei Lichtquellen benutzt; die erste (im Folgenden kurz als 1 bezeichnet) diente zur Belichtung des Grundes (matt-weiße Wand des Beobachtungszimmers) und war derart mit einer passenden Hülle versehen, dass das übrige Zimmer möglichst dunkel blieb. Die zweite Lichtquelle (= 2) diente zur Belichtung des bewegten Streifs. Sie war in ihrer Stärke regulierbar, gleichfalls mit passenden Blenden versehen und genügend weit hinter der ersten so angebracht, dass sie keinen störenden Einfluss auf die Belichtung des hellen Grundes durch die erste Lichtquelle ausüben konnte und andererseits der von 2 belichtete Streif kein störendes Licht von 1 erhielt. Das Verfahren gestattet die Beobachtung mit solchen Streifen, die vorwiegend „subjectiv“, durch Contrast mit dem farbigen Grunde gefärbt erscheinen.

Wird z. B. der Grund durch eine gesättigt rothe bezw. gelblich-rothe Lichtquelle (1) gefärbt, so erscheint ein weisser Papierstreif, der von dem röthlich-gelben Lichte einer gewöhnlichen Mattglasbirne (2) passend belichtet wird, grün bezw. bläulich-grün. Bei leichter Neigung des Streifs zu seiner Lichtquelle hin bezw. von ihr weg erscheint er bald wesentlich heller, bald dunkler als der rothe Grund; dabei erscheint er dann weniger gesättigt grün, schliesslich ganz oder fast ganz farblos hell- bezw. dunkelgrau. Hat der unbewegte (und zweckmässig recht schmal gewählte) Streif ungefähr jene mittlere Stellung, bei der seine (durch Simultancontrast hervorgerufene) Grünfärbung am gesättigtesten erscheint, so sieht man den fovealen Theil des Streifens deutlich dunkler und eine Spur gesättigter grün als den mehr weisslich-grünen extrafovealen, während bei Betrachten des gleichmässig rothen Grundes das foveale Gebiet nicht merklich von der Umgebung sich abhebt.

Bewegt man den passend belichteten und grün erscheinenden Streif über dem rothen Grunde, so erscheint ersterer in seinem vorderen Theile verhältnissmässig gesättigt grün, in seinem hinteren Theile weisslich-grün oder fast bezw. ganz farblos weiss und verwaschen begrenzt; das Grün des vorderen Theiles erscheint deutlich gesättigter als das Grün des unbewegten Streifs. Der weisse Theil ist foveal nach hinten ausgebuchtet und schmaler als extrafoveal, aber (bei passender Belichtung und genügender Dunkeladaptation) nicht unterbrochen.

Benützt man einen in der Mitte unterbrochenen Streif zur Reizung, so ist, wenn er genügend gesättigt grün erscheint, hinter

der Unterbrechungsstelle ein verwaschenes grünes Band sichtbar, das senkrecht zu dem Streif hinter ihm her läuft und sich rückwärts in dem rothen Grunde verliert (Fig. 6).

Entsprechende Ergebnisse erhält man bei Bewegen eines blau gefärbten Streifs über gelbem Grunde.

Bewegt man einen roth oder gelb gefärbten Streif von passender Lichtstärke über angenähert gegenfarbigem Grunde, so erscheint der vordere Streifentheil schön roth bzw. gelb, der hintere aber im Allgemeinen, bei den von mir meist benutzten Lichtstärken, tief dunkel, ganz oder fast farblos. Auch hier ist der vordere, gesättigt farbige Theil foveal breiter als extrafoveal, der nachfolgende dunkle Streif foveal schmaler und nach hinten ausgebuchtet, nicht unterbrochen.

Bei Bewegung eines central unterbrochenen farbigen Streifs erscheint entsprechend der Stelle der Unterbrechung ein verwaschenes Band von der Färbung des Streifs, aber viel weniger gesättigt als dieser, senkrecht zu ihm hinter ihm herlaufend.

Bewegt man einen zur einen Hälfte blau, zur anderen Hälfte roth gefärbten, von schwachem Tageslichte belichteten Streif von ca. 5 mm Breite über dunklen Grund, so erscheint (Fig. 7a) bei passender Lichtstärke die verwaschene hintere Grenze der blauen Streifenhälfte hell blassblau oder fast farblos und liegt beträchtlich weiter nach rückwärts als die hintere Grenze der rothen Streifenhälfte; die vordere Grenze der blauen Streifenhälfte erscheint bei geeigneter Belichtung verhältnissmässig gesättigt blau und ungefähr in einer Geraden mit jener der rothen Streifenhälfte; diese letztere kann dabei in toto angenähert gleichmässig roth erscheinen. Wird die Belichtungsstärke genügend vermindert, so erscheint der vordere, dunkelblaue Theil der blauen Streifenhälfte dunkler und kann im Grenzfalle von dem dunklen Grunde kaum oder gar nicht mehr unterschieden werden. Dann erscheint die blaue Streifenhälfte in toto gegen die rothe etwas nach rückwärts verschoben.

Wird nun bei unveränderter Belichtungsgrösse des rothen und blauen Streifs dieser über einen hellen Grund von passender Lichtstärke bewegt, so erscheint jetzt (Fig. 7b) der blaue Streif ganz oder fast ganz gleichmässig blau bzw. an seiner hinteren Grenze nur wenig ungesättigter als vorn.

Dagegen erscheint jetzt die verwaschene hintere Grenze des rothen Streifs tief dunkel, fast oder, im Grenzfalle, ganz farblos und zugleich beträchtlich weiter nach rückwärts gelegen als die

blaue Streifenhälfte. Die vordere Grenze der rothen und der blauen Hälfte liegt wieder angenähert in einer geraden Linie; bei passend gewählter Lichtstärke des Grundes (den man zu diesen Versuchen auch röthlich wählen kann) lässt es sich erreichen, dass die vordere Grenzlinie der rothen Streifenhälfte sich kaum mehr vom Grunde unterscheidet. Bei raschem Hin- und Herbewegen des Streifs über dem hellen Grunde scheint insbesondere die hintere Grenze des Roth deutlich gegen das Blau zurückzubleiben, während umgekehrt bei Hin- und Herbewegen des Streifs über dunklem Grunde das Blau deutlich gegen das Roth zurückzubleiben scheint.

Dieser Versuch zeigt, dass man die scheinbaren (relativen) Reactionsgeschwindigkeiten eines rothen und eines blauen Reizlichtes lediglich durch Aenderung der Lichtstärke des Grundes, über dem die Bewegung erfolgt, vollständig umkehren kann.

Ferner möge noch der folgende Versuch hier angeführt werden:

An der schwarzen Wand des Dunkelzimmers ist je ein grosser Bogen gesättigt rothen bezw. blaugrünen Papiers so befestigt, dass beide in einer verticalen Grenzlinie einander berühren. Die Belichtung erfolgt durch eine regulirbare Glühlampe. Ein ca. 4 mm breiter Cartonstreif ist zur einen Hälfte mit dem blaugrünen, zur anderen mit dem rothen Papier beklebt und wird so vor den beiden farbigen Flächen bewegt, dass das die Mitte ihrer verticalen Trennungslinie fixirende Auge die rothe Streifenhälfte über der grünen Fläche, die grüne über der rothen bewegt sieht. Bei passender Belichtungsstärke sieht man die hintere Grenze des rothen Streifens durch einen breiten, verwaschenen, tief dunklen Saum gebildet, die des grünen durch einen ungefähr ebenso breiten hellen Saum; vordere und hintere Grenze beider Streifenhälften liegen bei passender Belichtung ungefähr in einer Geraden. (Mit passender Blickrichtung lässt sich auch hier der etwa störende Einfluss der fovealen Ausbuchtung leicht ausschalten.)

§ 7. Endlich möge noch ein Versuch hier Erwähnung finden, der durch seine Beziehungen zu dem sogenannten Purkinje'schen Phänomen von Interesse ist.

Ueber eine gleichmässige, gesättigt (bläulich) rothe Fläche ist ein langer, ca. 5 mm breiter Streif eines gesättigt blauen Papiers gespannt¹⁾; bei hellem Tageslichte erscheinen Grund und Streif ungefähr gleich hell. Fixirt man nun bei passend herabgesetzter Beleuchtung eine Stelle des (unbewegten) Streifs, so erscheint diese tief dunkelblau, während die excentrisch gesehenen Streifentheile mit

1) Am besten dienen hierzu Glasplatten von etwa 13×18 cm Grösse, die mit dem rothen Papier glatt bespannt sind; der blaue Streif ist über der Mitte der Platte parallel zu deren schmaler Seite befestigt und muss dem Grunde fest anliegen.

zunehmendem Abstände vom Fixirpunkte wesentlich heller und weniger gesättigt erscheinen. Durch diese Anordnung lässt sich in sehr anschaulicher Weise das verschiedene Verhalten des Purkinjeschen Phänomens auf den verschiedenen Netzhautstellen demonstrieren.

Wird nun die farbige Fläche mit dem darauf befestigten Streifen senkrecht zur Blicklinie hin und her bewegt, so tritt an dem bewegten Streifen die Sonderung in einen vorausgehenden, dunkel und gesättigt blauen Theil und in einen nachfolgenden, viel weniger gesättigten oder ganz farblosen, hellgrauen Theil sehr deutlich hervor. Die foveale Strecke des blauen Theiles erscheint dunkler und breiter als die extrafoveale; die foveale Strecke des farblos hellen Theiles erscheint wieder nach rückwärts ausgebuchtet, schmaler und oft etwas weniger hell als die übrige, aber, bei passender Versuchsanordnung, nicht unterbrochen. Bei Benutzung eines schmalen rothen Streifens auf blauem Grunde erscheint die jeweils fixirte Partie des unbewegten Streifens beträchtlich heller als die excentrisch gesehenen. Bei Bewegung der Fläche tritt die Sonderung in einen voranziehenden rothen und einen nachfolgenden tief dunklen Streifentheil hervor. Foveal ist der vordere, rothe Theil beträchtlich heller und breiter als extrafoveal. Der nachfolgende dunkle Streifen ist foveal deutlich nach hinten ausgebuchtet und schmaler, aber nicht unterbrochen.

Bei diesen Versuchen ist also der das sogenannte Purkinjesche Phänomen wesentlich mitbedingende farblose Antheil des fraglichen Vorganges räumlich von dem farbigen gesondert, und es ist damit möglich, in anschaulicher Weise zu zeigen (was von Hering früher schon auf anderem Wege nachgewiesen worden ist), dass das Purkinje'sche Phänomen, wenn auch in geringerem Maasse als extrafoveal, auch auf der Fovea vorhanden ist, und nicht, wie behauptet wird, hier fehlt.

III.

§ 8. Ueber das „Anklingen“ der Erregung bei längerdauernder Belichtung. Wenn eine „ausgeruhte“ Netzhautstelle von einem bestimmten Augenblicke an durch einen Lichtreiz von constant bleibender Stärke getroffen wird, so soll nach der herrschenden Anschauungsweise diese „constante Beleuchtung eine im Anfang schnell steigende Empfindung geben, die dann ein Maximum erreicht, später wieder sinkt“ (Helmholtz, *Physiol. Opt.* 2. Aufl. S. 513).

Exner hat (1868) die untenstehend verkleinert reproducirte Curve (Textfig. 2) angegeben, welche die „Empfindungsstärke“ als Function der Zeit darstellen soll. Fast alle späteren Beobachter stimmen in der Angabe überein, dass die eine Lichtempfindung bei constant bleibendem Reize darstellende Curve aus einem kurzen ansteigenden und einem langen absteigenden Aste gebildet sei. Nachdem mir der Nachweis eines oscillatorischen Abklingens der Erregung nach kurzdauernder Reizung des Sehorgans gelungen war, schien es wichtig, zu untersuchen, ob nicht auch bei längerdauernder und gleichmässig bleibender Belichtung eines bis dahin vor Lichteinfall geschützten Sehorgans und nach Aufhören einer solchen längerdauernden Belichtung oscillatorische Vorgänge nachweisbar wären.

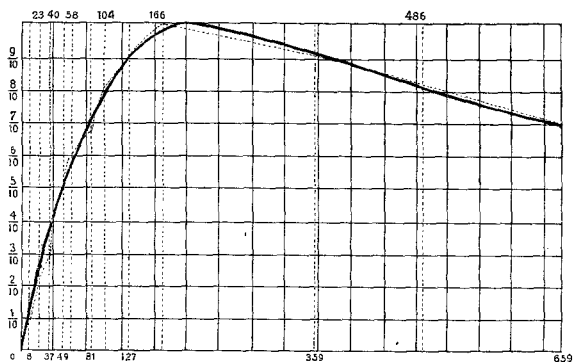


Fig. 2.

Ich konnte mich davon überzeugen, dass weder für verhältnissmässig geringe noch für sehr hohe Lichtstärken jene eben erwähnten Angaben der Helmholtz'schen Schule zu Recht bestehen. Es lässt sich leicht zeigen, dass der Verlauf des „Anklingens“ der Erregung bei constant bleibendem Reizlichte wesentlich complicirter ist, als bisher ziemlich allgemein angenommen wurde.

Auch bei diesen Untersuchungen bietet die Benutzung einer bewegten Lichtquelle wesentliche Vortheile. Am einfachsten kann man der doppelten Anforderung der bewegten Lichtquelle und constanten, gleichmässigen Belichtung entsprechen, indem man eine genügend grosse, mattweisse, geradlinig begrenzte Fläche senkrecht zur Gesichtslinie vor dunklem Hintergrunde an dem ruhig gehaltenen Auge (bei verschlossenem zweiten) derart vorüberführt, dass die Belichtung der Fläche während der Bewegung sich nicht merklich ändert.

Eine Reihe von Beobachtungen stellte ich in der Weise an, dass

ein quadratischer, mattweisser Carton von etwa 20 cm Seitenlänge mit der Hand oder mittels des mehrerwähnten Pendels an dem auf die entfernte, gleichmässig dunkle Wand des Dunkelzimmers gerichteten, ruhig gehaltenen Auge vorübergeführt wurde¹⁾. Zur Belichtung diente eine gewöhnliche Mattglasglühlampe, deren Abstand von der weissen Fläche bei den verschiedenen Beobachtungsreihen zwischen ca. $\frac{1}{2}$ und 6—8 m wechselte. Bei den verhältnissmässig kleinen Excursionen der bewegten Fläche blieb deren Lichtstärke für unsere Zwecke genügend constant. Zwischen den einzelnen Beobachtungen müssen genügende Pausen liegen. Durch passende Brillen kann man erreichen, dass die Fläche sich in dem in bequeme Entfernung verlegten Fernpunkte des Auges befindet, so dass ihre Ränder möglichst scharf abgebildet werden.

Schon bei diesen Versuchen zeigte sich, dass die Erregung sich nicht in der bisher fast allgemein angenommenen Weise entwickelt, sondern ausgesprochen oscillatorisch: Der unmittelbar an den vorderen (d. i. in der Bewegungsrichtung vorangehenden) Rand angrenzende Theil der weissen Fläche erscheint auf einer schmalen Strecke verhältnissmässig sehr hell; ihm folgte ein im Allgemeinen ungefähr ebenso breiter oder ein wenig breiterer Streif, der wesentlich dunkler ist als der erste, aber im Allgemeinen heller als der dunkle Grund (vergl. aber unten S. 249). Nach rückwärts wird dieser Streif weniger dunkel und geht allmählich in die angenähert gleichmässig erscheinende Helligkeit des nachfolgenden Theiles der weissen Fläche über. Foveal erscheint der vordere, schmale, helle Streif meist etwas weniger hell als extrafoveal; der dunkle Streif ist foveal oft schmaler und weniger scharf begrenzt als extrafoveal und ein wenig nach hinten ausgebuchtet, nicht unterbrochen. Die vordere Begrenzungslinie der weissen Fläche erscheint bei dieser Versuchsanordnung angenähert geradlinig, foveal oft etwas weniger scharf als extrafoveal.

Der Abstand des dunklen Streifs vom vorderen Rande der Fläche wird unter sonst gleichen Verhältnissen wesentlich durch die Lichtstärke der Fläche beeinflusst, und zwar wird er im Allgemeinen um so kleiner, je grösser letztere ist. Vergleichende Beobachtungen lassen sich allenfalls schon derart anstellen, dass man den weissen Carton in der Mitte bricht und so zur Lichtquelle orientirt,

1) Bei diesen Bewegungen wurde in 1 Secunde im Allgemeinen eine Strecke von ungefähr 20—50 cm durchlaufen.

dass die eine Hälfte der Fläche weniger hell erscheint als die andere.

Bei anderen Versuchsreihen diente als Lichtquelle ein mit Milchglas verdeckter rechteckiger Ausschnitt in einem geschwärzten Blechkasten, in dem sich eine regulirbare Glühlampe befand; das Verfahren hat den Vortheil, dass etwa störende Nebeneindrücke beseitigt sind: der Beobachter befindet sich im Dunkeln und sieht nur die gleichmässig helle, rechteckige Fläche, deren Lichtstärke während der Beobachtung selbst leicht variirt werden kann. Auch hier lässt sich durch Vorlegen geeigneter rechteckiger Papier- oder Cartonstücke die Fläche in zwei verschieden lichtstarke Hälften theilen.

Eindringlicher zeigt der folgende Versuch den Einfluss der Lichtstärke auf den zeitlichen Ablauf der fraglichen Erscheinungen: Eine quadratische Milchglasplatte von ca. 45 cm Seitenlänge wird im Dunkelzimmer vertical aufgestellt und von rückwärts mittels regulirbarer Glühlampe belichtet. Durch passend angebrachte Blenden ist Sorge getragen, dass die Umgebung des Schirmes möglichst gleichmässig dunkel erscheint. Stellt man das Licht nahe dem einen, z. B. rechten Rande der Milchglasplatte auf, so erscheint diese dem Beobachter in einer von rechts nach links hin allmählich abnehmenden Helligkeit. Bewegt man nun einen geradlinig begrenzten schwarzen Schirm derart von oben nach unten vor dem Auge vorüber, dass seine hintere Grenzlinie immer angenähert waagerecht bleibt, so ist hinter dieser Grenzlinie der fragliche dunkle Streif auf dem hellen Grunde deutlich wahrnehmbar. Er erscheint bei dieser Versuchsanordnung an den hellsten Stellen der Fläche im Allgemeinen als ein verhältnissmässig sehr schmales, dunkles und ziemlich scharf begrenztes Band, das nach der weniger hellen Seite der Fläche allmählich breiter, relativ weniger dunkel und weniger scharf begrenzt erscheint und sich gleichzeitig nicht unbeträchtlich von dem Rande des Schirmes entfernt.

Sehr geeignet erwies sich endlich die folgende, von mir oft benutzte Anordnung: Ein ca. 3 cm breites, 6 cm langes Prisma aus rauchgrauem Glase ist in die entsprechend grosse und mit Mattglas verlegte Oeffnung eines lichtdichten Blechkastens eingepasst, in dem sich eine regulirbare 25 kerzige Glühlampe befindet. Der Beobachter sieht also eine rechteckige, schwach röthlich gelbe Fläche, deren Helligkeit von der einen Seite zur anderen continuirlich abnimmt. Die Gesamthelligkeit der Fläche kann durch Regu-

liren der Glühlampe in weiten Grenzen variirt werden. (Die geringe Färbung kommt hier nicht störend in Betracht, wovon ich mich durch besondere Versuche überzeugt habe, bei welchen dieselbe durch passend angebrachte farbige Gläser oder Papiere mehr oder weniger beseitigt war.) Bei Bewegten des Kastens in der Richtung der Prismenbasis sieht man (Fig. 9) hinter dem vorderen Rande der hellen Fläche den dunklen Streif, der wiederum entsprechend dem dunkleren Theile der Fläche weiter von deren vorderem Rande entfernt, breiter, verwaschener und relativ weniger dunkel erscheint. Der Abstand des dunklen Streifs von dem vorderen Rande der Fläche kann entsprechend ihrem dunkleren Theile mehr als drei Mal so gross sein als entsprechend dem helleren Theile. Bei diesen Versuchen sieht man bei passender Gesammthelligkeit auch den ersten, schmalen, hellen Streifen (= Phase I) entsprechend den dunkleren Theilen der Fläche breiter werden und sich scheinbar weiter vom vorderen Rande entfernen als an den helleren, was der (oben auf anderem Wege festgestellten) Thatsache entspricht, dass bei geringerer Lichtstärke des Reizlichtes die Erregung wesentlich langsamer „anklingt“ als bei höherer.

Die zuletzt beschriebene Methode gestattet, in ziemlich einfacher Weise das verschiedene Verhalten des oscillatorischen Erregungsvorganges bei verschiedenen Lichtstärken messend zu untersuchen.

Eine besondere Besprechung erfordern die Erscheinungen bei Anwendung verhältnissmässig sehr hoher Lichtstärken und extremer Helladaptation. Bei einem Theile der hierhergehörigen Versuche bewegte ich einen von Sonnenlicht beleuchteten mattweissen Carton vor dunklem Hintergrunde. (Zur Erreichung einer gleichmässigen Beleuchtung der Fläche ist es nöthig, bei geöffnetem Fenster zu untersuchen, da die Unregelmässigkeiten des Fensterglases leicht zum Auftreten störender heller und dunkler Flecke auf dem Carton Anlass geben können.) Bei anderen Versuchen wurde ein grosser, geradlinig begrenzter mattschwarzer Carton vor dem gegen den gleichmässig hellen Himmel gerichteten Auge vorübergeführt.

Bei diesen Versuchen fällt (Fig. 8) zunächst in der Nähe des vorderen Randes der hellen Fläche ein zu diesem Rande paralleler schmaler Streif (2) auf, der viel dunkler und wesentlich schärfer begrenzt erscheint, als der bei den vorhergehenden Versuchen beschriebene dunkle Streif.

Der Theil der weissen Fläche zwischen ihrem vorderen Rande

und diesem Streif erscheint viel heller als der übrige, nachfolgende Theil der Fläche. Entsprechend dem fovealen Gebiete sieht man den dunklen Streif schmaler und weniger scharf begrenzt als extrafoveal und oft beträchtlich nach rückwärts ausgebuchtet.

Der vordere Rand der hellen Fläche erscheint im Allgemeinen angenähert geradlinig, doch ist in der Regel der foveale Theil des ihm unmittelbar angrenzenden hellen Streifs (1) weniger hell als der übrige; zwischen diesem dunkleren Theile und der ausgebuchteten Partie des nachfolgenden dunklen Streifs (2) findet sich, oft wenig ausgesprochen, eine schmale helle Partie derart, dass der helle Streif (1) gleichfalls foveal nach rückwärts ausgebuchtet erscheint. Auf den dunklen Streif (2) folgt eine ungefähr 4—6 Mal so breite, sehr verwaschen begrenzte Partie (3), die wesentlich heller als 2, aber viel weniger hell als 1 ist; ihr folgt ein gleichfalls sehr verwaschener und nur unter günstigen Bedingungen und bei aufmerksamer Beobachtung deutlich wahrnehmbarer Streif (4), der etwas dunkler als der Theil 3, aber viel weniger dunkel und viel breiter als 2 ist. Er geht nach rückwärts allmählich in das bei der fraglichen Anordnung im Allgemeinen angenähert gleichmässig erscheinende Weiss (5) der übrigen Fläche über, das deutlich weniger hell als 3 und viel weniger hell als 1 erscheint. Bei den Phasen 4 und 5 konnte ich einen deutlichen Unterschied zwischen fovealen und extrafovealen Theilen nicht mit Sicherheit feststellen. (Auf geringfügige Färbungen der einzelnen Theile ist hier nicht Rücksicht genommen.)

Der dunkle Streif (Ph. 2) ist in ähnlicher Weise wie bei farblosem auch bei gesättigt farbigem Reizlichte von genügender Lichtstärke sichtbar. Dies lässt sich z. B. in der Weise zeigen, dass man durch gesättigt farbige Gläser das Auge gegen den hellen Himmel richtet und dann (ähnlich, wie früher beschrieben) eine genügend grosse, schwarze, geradlinig begrenzte Fläche vor dem Auge vorüberbewegt.

Bei diesen Versuchen sind genügend lange Pausen zwischen den einzelnen Beobachtungen erforderlich; bei zu rascher Aufeinanderfolge der Reize wird es insbesondere schwer, das foveale Verhalten der einzelnen Phasen genauer zu beobachten¹⁾. Bei den ersten Bewegungen der Fläche sind aber die geschilderten Erscheinungen in der Regel auch vom Ungeübten bald wahrzunehmen.

1) Oft kann man sogar den Eindruck haben, als ob die negative Phase (2) foveal mehr oder weniger vollständig fehle, da sie hier meist weniger dunkel erscheint als extrafoveal.

Bei einer Reihe von Versuchen brachte ich an dem Rande der weissen Fläche feine schwarze Marken an (bei Benutzung des schwarzen, vor dem hellen Himmel bewegten Cartons kleine, nach rückwärts vorragende Zacken an dessen hinterem Rande), deren gegenseitiger Abstand dem auf die Fläche projecirten Durchmesser des stäbchenfreien Bezirkes nach den üblichen Maassangaben entsprach (36 mm für einen Abstand von 1 m). Die Blickrichtung wurde so gewählt, dass sie bei Bewegung der Fläche auf die Mitte zwischen beiden Marken traf. Man kann sich auf diese Weise leicht überzeugen, dass auch innerhalb des stäbchenfreien Gebietes der dunkle Streif (2) deutlich sichtbar, sowie dass seine nach hinten gerichtete Ausbuchtung in den mittleren Theilen des fovealen Gebietes weitaus am stärksten ist und nach der Peripherie hin rasch abnimmt. Die gesammte ausgebuchtete Strecke erweist sich dabei wesentlich kleiner, als dem Durchmesser des stäbchenfreien Bezirkes nach den üblichen Maassangaben entsprechen würde. So waren z. B. bei einer Versuchsreihe die beiden Marken an der 1 m entfernten Fläche nur ca. 27 mm von einander entfernt; die ausgebuchtete Partie des dunklen Streifs war aber noch beträchtlich kleiner als diese Strecke.

Macht man eine gleichmässig helle Fläche dem ungefähr auf ihre Mitte gerichteten Auge momentan sichtbar — entweder durch rasches Wegziehen und Wiedervorschieben der vor ein Auge gehaltenen Hand (bei verdecktem zweiten) oder mittels eines geeigneten Momentverschlusses —, so sieht man, je nach Lichtstärke der Fläche und Dauer des kurzen Reizes sowie nach dem Adaptationszustande des Auges, den fovealen Bezirk bald als dunklen, verwaschenen Fleck, bald als dunklen Fleck, der von einem mehr oder weniger vollständigen, schmalen, hellen Ringe umgeben ist, bald als hellen Fleck auf weniger hellem Grunde. Alle diese bisher unverständlichen Erscheinungen werden durch das vorstehend Mitgetheilte leicht verständlich, wie ein Blick auf Fig. 8 zeigt.

Hierher gehören wohl auch die folgenden Beobachtungen von Maxwell und Helmholtz. Letzterer macht bei Besprechung des sogen. Maxwell'schen Fleckes folgende Angaben (Physiol. Optik 2. Aufl. S. 568): „Dabei ist es eigenthümlich, dass, wie schon Maxwell bemerkt hat, der Lichteindruck in den centralen Stellen der Netzhaut einen Moment später zur Empfindung kommt als in den peripherischen Theilen. Maxwell liess zu dem Ende eine Reihe dunkler Streifen vor einem blauen Felde mit gewisser Geschwindigkeit vorbeigehen. Man sieht es aber auch beim einfachen Aufschlagen der Augen. Das Dunkel der

geschlossenen Augen schwindet deutlich von der Peripherie des Gesichtsfeldes nach dem Centrum hin, und der letzte Rest desselben bleibt als der Maxwell'sche Fleck bestehen. Bei gewissen Helligkeitsgraden, namentlich dem oben bezeichneten des Himmels, wenn die ersten Sterne sichtbar werden, ist die Erscheinung beim Aufschlagen der Augen noch complicirter. Während nämlich in der beschriebenen Weise das Dunkel von der Peripherie nach dem Centrum schwindet, sieht man auch noch entweder die Netzhautgrube allein oder den ganzen Maxwell'schen Fleck hell aufblitzen. Vielleicht geht das helle Aufblitzen der dunklen Erscheinung etwas voraus, aber die Zeit ist so kurz, dass Beides scheinbar gleichzeitig eintritt . . .“ „Endlich muss ich bemerken, dass ich den Maxwell'schen Fleck oft zufällig des Morgens nach dem Aufstehen, wenn ich das Auge zuerst auf ein helles Fenster mit breiter lichter Fläche geheftet hatte und es dann nach einem dunklen Orte wendete, hell auf dunklem Grunde gesehen habe. Absichtlich die Erscheinung hervorzurufen, ist mir bis jetzt noch nicht gelungen. Es erscheint hierbei ein blendend heller Kreis von der Grösse des gefässlosen Hofes, nach den Rändern hin abschattirt und mit Andeutungen der strahligen Zeichnung. Diese letztere Erscheinung lässt schliessen, dass, wenn das Auge recht erholt und reizbar ist, der Lichteindruck im gelben Fleck länger anhält als in den übrigen Theilen der Netzhaut, während andererseits der Lichteindruck an derselben Stelle auch später zu beginnen scheint, wie die beschriebenen Erscheinungen beim Oeffnen des Auges zeigen.“

Die von mir oben geschilderten Erscheinungen nimmt man nicht nur bei Bewegung der hellbeleuchteten weissen Fläche vor dunklem Grunde wahr, sondern auch z. B. vor hellgrauem, sofern nur der Unterschied in der Lichtstärke zwischen bewegter Fläche und Grund gross genug bleibt. So ist z. B. bei der Bewegung eines von der Sonne beschienenen weissen Cartons vor einer von diffusum Tageslichte beleuchteten, gleichmässig hellgrauen Wand der dunkle Streif (2) gut sichtbar; er erscheint in diesem Falle deutlich dunkler als der hellgraue Grund.

Aus unseren Beobachtungen geht hervor, dass bei constanter Reizung einer bis dahin „ausgeruhten“ Netzhautstelle die Erregung nicht in der bisher fast allgemein angenommenen Weise continuirlich ansteigt, sondern sich oscillatorisch entwickelt, und zwar im Allgemeinen, unter den günstigsten von mir benutzten Versuchsbedingungen, in der Weise, dass zunächst bei Beginn des Reizes eine positive Phase der Erregung auftritt; ihr folgt sehr rasch eine negative Phase (= dunkler Streif [2]), auf diese wieder eine positive Phase von ca. 4—6 Mal längerer Dauer (3); danach eine zweite dunkle Phase (4), danach die angenähert gleichmässig erscheinende Helligkeit (5) der nachfolgenden Fläche. Wollte man versuchen, den

hier beobachteten Verlauf der Erscheinungen für den farblosen Empfindungsantheil (und ohne sehr genaue Berücksichtigung der zeitlichen Verhältnisse) zu verzeichnen, so würde sich ungefähr ein Diagramm von nebenstehender Form ergeben. Für den fovealen Bezirk wäre der Typus der Curve im Allgemeinen ein ähnlicher, doch mit etwas anderen zeitlichen Verhältnissen und etwas anderen Ordinatenhöhen. Selbstverständlich kann ein solches Diagramm, wie ich schon bei anderer Gelegenheit auseinandergesetzt habe, nur

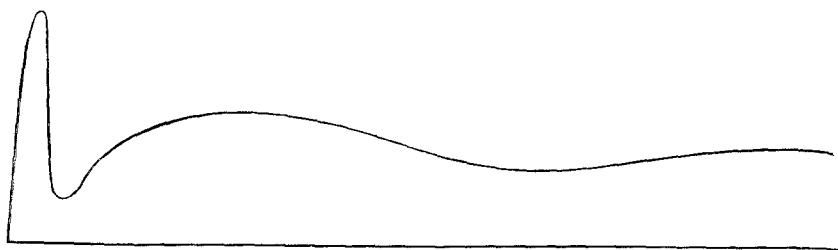


Fig. 3.

sehr bedingten und auch gewissermaassen nur provisorischen Werth haben; es möge hier aber Platz finden, um den wesentlichen Unterschied der von uns beobachteten Thatsachen von der bisher fast allgemein gültigen Auffassung der Helmholtz'schen Schule wenigstens in der Hauptsache zu veranschaulichen.

Bei Durchsicht der Arbeiten Charpentier's fand ich nach Abschluss der in diesem Abschnitte mitgetheilten Versuchsreihen, dass er bereits einzelne der hier beschriebenen Erscheinungen beobachtet und auf Schwingungen der Stäbchen- und Zapfen-Enden bezogen hat. Es finden sich in verschiedenen wichtigen Punkten wesentliche Unterschiede zwischen unseren Beobachtungen. Ich stelle daher das hier für uns Wichtigste aus Charpentier's Angaben (nach seinen Abhandlungen in: Arch. de physiol. norm. et pathol. 1892 u. 1896) zusammen. Bei langsamen Umdrehungen eines von der Sonne beschienenen weissen Sectors auf dunklem Grunde (am Farbenkreisel) sah Charpentier die dunkle negative Phase (2); die charakteristischen Unterschiede zwischen fovealem und extrafovealem Erregungsablauf sind ihm entgangen, denn er gibt ausdrücklich an, unter gleichen Versuchsbedingungen unterschieden sich die peripherischen Netzhautpartien in der Schnelligkeit der Oscillationen nicht von den übrigen. Bei geeigneter Versuchsanordnung sah Charpentier in der Regel hinter diesem ersten noch einen oder zwei weitere dunkle Streifen. Die beiden letzteren sind nach ihm schmaler als der erste, alle drei gleich weit und ebenso weit von einander entfernt, wie der erste Streifen vom vorderen Rande des Sectors. Dagegen konnte ich nie mehr als zwei dunkle Streifen wahrnehmen, und von diesen war der zweite stets viel breiter und viel weiter von dem ersten entfernt als dieser vom vorderen Rande der weissen Fläche (vgl. z. B. Fig. 8).

Hinsichtlich der von ihm benutzten Lichtstärken gibt Charpentier (1892) an, dass die Erscheinung bei Sonnenlicht am deutlichsten sei. Künstliches Licht sei im Allgemeinen nicht hinreichend; mit einem 10 cm von der Scheibe entfernten Zirkonlichte habe er das Vorhandensein des dunklen Streifens kaum erkennen können. Später (1896) erwähnt er, der dunkle Streif sei zwar besonders bei hohen Lichtstärken sichtbar, aber auch bei geringen mehr oder weniger blass wahrzunehmen; bei künstlichem Lichte sei er verhältnissmässig weniger schön als bei Sonnenlicht, weil er hauptsächlich durch die stärkstrebrechenden Strahlen hervorgerufen werde. Ich selbst konnte den dunklen Streifen noch ganz deutlich erkennen, wenn ich einen mattweissen Carton 7—8 m von einer gewöhnlichen Mattglasglühlampe entfernt im Dunkelzimmer am Auge vorüberführte.

Auch hinsichtlich der zeitlichen Verhältnisse weichen meine Ergebnisse wesentlich von jenen Charpentier's ab (vielleicht wegen Anwendung anderer Lichtstärken). Die von ihm nach besonderen Methoden gemessene Frequenz der fraglichen Netzhautoscollationen soll nur wenig variiren; Steigerung der Lichtstärke könne sie ein wenig steigern; er habe sie bis zu 40 in der Secunde steigen und bis zu 34 heruntergehen sehen. Demgegenüber verweise ich auf unsere Versuche (S. 246), wonach die einzelnen Phasen bei etwas höherer Lichtstärke mehr als drei Mal so schnell ablaufen können als bei geringerer.

Ueber die Beziehungen der Erscheinung des fraglichen dunklen Streifs zu den positiv-gegenfarbigen Nachbildern nach Momentanreizung äussert sich Charpentier dahin, dass diese Erscheinungen gar nichts mit einander zu thun hätten. (Die theoretischen Anschauungen, die Charpentier auf die erwähnten Beobachtungen gründet, sind am Schlusse von § 10 kurz zusammengestellt.)

§ 9. Nach unseren im vorhergehenden Paragraphen mitgetheilten Beobachtungen war es von Interesse, mit analogen Methoden den Erregungsablauf nach Aufhören eines nicht momentan, sondern durch einige Zeit in constanter Stärke auf das Auge wirkenden Reizes zu untersuchen. Eine sehr einfache Versuchsanordnung ist folgende: Eine genügend grosse, quadratische, mattweisse Fläche wird, aus einem Abstände von ca. 1—2 m von einer Mattglasbirne bestrahlt, vor gleichmässig dunklen Hintergrund gehalten. Man fixirt durch 1—8 Secunden die Mitte der zunächst ruhig gehaltenen Fläche und bewegt diese dann bei unveränderter Blickrichtung langsam am Auge vorüber. Im Anschlusse an den hinteren Rand der Fläche nimmt man auch jetzt auf dem dunklen Grunde die sämmtlichen von mir nach Momentanreizung beschriebenen sechs Phasen des Abklingens der Erregung in ähnlicher Weise wahr, wie dort: Phase 3, von der Reizfläche durch einen dunklen Zwischenraum getrennt, ist bei röthlichgelbem Reizlichte schön grünlichblau; Phase 2 und 4 sind

wieder deutlich dunkler als der passend gewählte Grund. Die Phase 5 hat etwas längere Dauer als nach der Momentanreizung. Die folgende Versuchsanordnung ist besonders geeignet, die Aehnlichkeit des Verhaltens der Phase 3 nach kurzdauernder und nach etwas längerer Reizung darzuthun: Man benutze zur Reizung eine matt-weiße, von einer Mattglasglühlampe aus 1—2 m Entfernung bestrahlte Fläche von nebenstehender Form, die in der Pfeilrichtung am Auge mässig schnell vorübergeführt wird, so dass die Netzhaut entsprechend der Hälfte *b* länger, entsprechend der Hälfte *a* nur sehr kurz gereizt wird. (Man kann den Versuch mit wesentlich

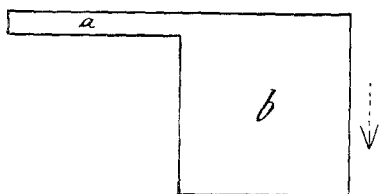


Fig. 4.

gleichem Ergebnisse auch so anstellen, dass man die Mitte der Fläche *b* einige Sekunden lang fixirt, bevor mit der Bewegung begonnen wird.) Bei der Bewegung wird sowohl hinter *b* wie hinter *a* die Phase 3 als im Allgemeinen grünblauer, verwaschener Streif

sichtbar; bei passend gewählten Versuchsbedingungen erscheinen beide Streifen nahezu oder ganz in dem gleichen Abstände von der hinteren Grenzlinie der Fläche und können auch nahezu gleich breit erscheinen. So stellt sich die Erscheinung in der Regel dar, wenn ich den Versuch sofort nach dem Eintritte aus dem Hellen in's Dunkelm anstelle, oder wenn ich, Abends an meinem Schreibtische sitzend, nach längerem Lesen die Fläche vor einem dunklen Grunde vorüberführe. Wird bei den ersten Versuchen die Phase 3 hinter *b* etwas breiter gesehen als jene hinter *a* (was oft der Fall ist), so kann man oft durch verschieden starke Belichtung von *a* und von *b* es dahin bringen, dass beide Theile der Phase 3 ungefähr gleich breit erscheinen (die verschieden starke Belichtung von *a* und *b* wird in einem für die vorliegenden Zwecke genügenden Maasse erreicht, wenn man den Carton an der Grenze zwischen *a* und *b* einknickt, den Theil *a* in stumpfem Winkel zum Theile *b* stellt und nun beide passend zur Lichtquelle orientirt).

Zuweilen ist ein kleiner Farbenunterschied zwischen der Phase 3 hinter *b* und jener hinter *a* wahrnehmbar. Die foveale Ausbuchtung der Phase 3 hinter *b* ist im Allgemeinen in ähnlicher Weise, wenn auch oft nicht so deutlich, wie jene hinter *a* nachweisbar. Mit zunehmender Dunkeladaptation wird in der Regel die Phase 3 hinter

b breiter und rückt näher an *b* heran, und es kann kommen, dass die dunkle Phase 2 hier nicht mehr deutlich sichtbar ist. Die oben erwähnte längere Sichtbarkeit der hellen Phase 5 ist mit dieser Methode leicht nachweisbar, am besten dann, wenn man nach Vorüberführen der Fläche das Auge schliesst. Ich behalte mir vor, auf die Einzelheiten dieser Versuche zurückzukommen. Ich habe sie hier wesentlich deshalb erwähnt, um zu zeigen, dass die Phase 3 keineswegs, wie bisher stets angenommen wurde, nur nach momentaner Reizung, sondern in ganz ähnlicher Weise auch nach einer mehrere Secunden dauernden Reizung wahrgenommen werden kann.

Nach kurzdauernder Reizung mit gesättigt rothem Reizlichte von passender Lichtstärke erscheint die Phase 3, wie ich früher zeigte, nicht gegenfarbig, sondern gleichfalls roth¹⁾, bei Benutzung gelblich-rothen Reizlichtes oft bläulichroth. Auch diese Thatsache ist in ähnlicher oder gleicher Weise nach länger dauernder Reizung mit rothem Reizlichte leicht wahrzunehmen.

Aus den vorstehenden Untersuchungen ergibt sich der folgende Satz:

Wenn ein Lichtreiz von constant bleibender Stärke durch einige Secunden auf das Sehorgan wirkt, so lässt sich innerhalb der hier in Betracht kommenden Grenzen der Lichtstärke sowohl bei Beginn als bei Aufhören des Reizes ein oscillatorischer Erregungsvorgang wahrnehmen, der im Wesentlichen ein ähnliches Verhalten zeigt wie jener, den ich nach momentaner Reizung des Auges mit mässigen Lichtstärken früher nachgewiesen habe.

Ueber die theoretische Bedeutung dieser Beobachtungen für einige schwebende Streitfragen mögen hier folgende Bemerkungen genügen. Helmholtz selbst hat sich bekanntlich gegenüber der Annahme derartiger oscillatorischer Vorgänge direct ablehnend verhalten (vgl. § 10). Die eigentliche Helmholtz'sche Dreifasertheorie wird heute meines Wissens kaum mehr ernstlich vertreten. Auch ihre eifrigsten Vertheidiger haben sie für die etwa $\frac{18}{19}$ aller percipirenden Elemente²⁾ ausmachenden Stäbchen aufgegeben, indem sie jetzt im Anschlusse an M. Schultze u. A. annehmen, dass die

1) Diese leicht zu beobachtende Thatsache wird von einem Rotgrünblinden für das gesunde Auge in Abrede gestellt.

2) Bekanntlich wird die Zahl der Stäbchen in der menschlichen Netzhaut auf ca. 130 Millionen, die der Zapfen auf ca. 7 Millionen geschätzt. (W. Krause.)

Stäbchen nur farblose Lichtempfindung vermitteln. Die Dreifasertheorie wird danach nur noch für die etwa $\frac{1}{10}$ aller percipirenden Elemente betragenden 7 Millionen Zapfen in Anspruch genommen. Die Anhänger dieser neuen Hypothese nehmen an, dass bei momentaner Reizung des Sehorgans die Stäbchen zwei zeitlich auseinanderfallende Empfindungseffekte liefern sollen, und zwar soll der zweite dieser Effekte, der um etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ Secunde gegenüber jenem der Zapfenerregung verzögert sei, das Zustandekommen des positiv gegenfarbigen Nachbildes (= Phase 3) nach kurzdauernder Reizung bedingen. Danach dürfte auf der stäbchenfreien fovealen Netzhaut diese Phase nicht zu Stande kommen; in der That wird ein foveales Fehlen derselben noch immer behauptet. Andererseits nimmt jene Hypothese an, dass bei hellem Lichte die Reizungseffekte der Zapfen in einem grossen Uebergewichte seien, dass in der purpurarmen Netzhaut die Leistung der Stäbchen gegenüber den Zapfen nicht mehr erheblich in Betracht komme.

Durch meine früheren Untersuchungen ist die fragliche Hypothese über das Zustandekommen der Phase 3 schon genügend widerlegt; da sie trotzdem noch vertheidigt wird, so möge kurz auf Folgendes hingewiesen werden:

Die schlagendste Widerlegung jener Hypothese ist die Thatsache, dass die helle Phase 3, durch ein deutliches, dunkles Intervall von der primären Erregung getrennt, auch dann nachweisbar ist, wenn das Reizlicht nicht momentan, sondern eine oder mehrere Secunden lang auf das Auge gewirkt hat. Eine um etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ Secunde nach der Zapfenerregung auftretende zweite Erregung im Stäbchenapparate kann unter diesen Umständen für das Auftreten der Phase 3 natürlich gar nicht in Betracht kommen.

Zweitens konnte ich zeigen, dass den fraglichen Nachbildern (Phase 2 und 3) entsprechende Phasen des Erregungsvorganges auftreten einerseits bei relativ enorm hohen Lichtstärken und hochgradiger Helladaptation, also unter Bedingungen, unter welchen die Leistung der Stäbchen gegenüber den Zapfen nach jener Annahme nicht mehr erheblich in Betracht kommen soll, andererseits aber in ähnlicher Weise bei verhältnissmässig geringen Lichtstärken, nach vielstündiger Dunkeladaptation, sowie auch beim total Farbenblinden. Die in Rede stehenden Oscillationen findet man also ebensowohl dann, wenn — nach jener Annahme — lediglich Stäbchen functionsfähig sein sollen (total Farbenblinde), als auch dann, wenn

die Leistungen der Zapfen sich in einem grossen Uebergewichte befinden sollen, ferner, wie ich gezeigt habe, in dem nur Zapfen führenden fovealen Bezirke des normalen Auges. Von principiellern Interesse ist hier noch, dass wir in beiden Fällen (d. h. einerseits beim total Farbenblinden, andererseits beim extrem helladaptirten Normalen) ähnliche Unterschiede zwischen fovealer und extrafovealer Erregung finden¹⁾.

Drittens endlich sei darauf hingewiesen, dass man bei Aufstellung jener Hypothese den der Zeit nach weitaus grössten Theil des ganzen oscillatorischen Vorganges nach kurzdauernder Reizung (die von mir beschriebenen langdauernden Phasen 4, 5 u. 6) ganz übersehen hat und noch nicht wusste, dass die Phase 2 bei geeigneter Versuchsanordnung deutlich dunkler gesehen wird als der Grund, über dem die Bewegung erfolgt.

Man hat früher die Angabe gemacht, das angebliche foveale Fehlen der Phase 3 hätte sich aus der hier in Rede stehenden Theorie über das Zustandekommen dieser Phase voraussagen lassen. Demgegenüber zeigte ich, dass nach dieser Hypothese die Phase 3 foveal nicht fehlen, sondern in einem im Vergleiche zur Umgebung sehr gesättigten Farbentone, dunkler als die Umgebung, gesehen werden müsste. Daraufhin hat man die Möglichkeit zugegeben, dass eine Angabe von Hamaker richtig sein könne, wonach die Phase 3 bei Anwendung von rothen und grünen Lichtern foveal sehr dunkel erscheinen sollte.

Mit den früher von mir angegebenen Methoden zu kurzdauernder Reizung des Sehorgans ist es leicht, sich zu überzeugen, dass die Phase 3 foveal weder fehlt noch als tiefdunkles negatives Nachbild gesehen wird, wie die Anhänger jener Hypothese annehmen. Mit den im Vorstehenden mitgetheilten Beobachtungen bei längerdauernder Reizung ist jener Hypothese selbst der Boden entzogen.

§ 10. Historische Bemerkungen. Die ersten thatsächlichen Angaben über ein oscillatorisches Abklingen der Erregung überhaupt hat — soweit mir bekannt — Plateau (1833) gemacht. Er fixirte mit einem Auge durch eine schwarze, 50 cm lange und 3 cm weite Röhre, während das andere gut verschlossen war, anhaltend, wenigstens eine Minute lang, ein rothes Papier in vollem Tageslicht; danach nahm er die Röhre fort und betrachtete, ohne

1) Ueber den Nachweis des foveal verspäteten Auftretens der Phasen 1 und 3 beim total Farbenblinden vgl. Pflüger's Arch. Bd. 98 S. 464.

das andere Auge zu entblößen, die weisse Decke des Zimmers. „Als dann sehe ich ein rundes, grünes Bild, dem einige Zeit hernach ein rothes Bild folgt, zwar von geringerer Stärke und kürzerer Dauer, aber doch vollkommen sichtbar; darauf erscheint die grüne Farbe wieder, welche kurze Zeit hernach abermals durch ein röthliches Bild ersetzt wird, und so fort 3—4 Mal, wobei die beiden entgegengesetzten Eindrücke immer schwächer und schwächer werden.“

Dieser Versuch Plateau's ist Fechner nicht gelungen, und auch Aubert konnte von dem positiven Bilde nichts sehen; doch gibt Letzterer ausdrücklich an, dass ein gleichmässiges Abnehmen der Nachbilder in vielen Fällen nicht stattfindet, und dass er die Oscillationen Plateau's als sicher constatirt ansehen zu können glaube.

Ein phasisches Abklingen der Erregung ist dann insbesondere von Hering betont worden.

Den Angaben Plateau's sind Fechner und Helmholtz bestimmt entgegengetreten. Letzterer schreibt (Ph. Optik 2. Aufl. S. 510): „Ich selbst kann in dieser Beziehung nur Fechner beistimmen, dass in den meisten Fällen Wechsel der Beleuchtung, Bewegungen des Auges oder des Körpers u. s. w. Veranlassung zu diesem Wechsel geben. Aber natürlich kann zu einer Zeit, wo sich zwei entgegengesetzte Einflüsse gerade im Gleichgewichte halten, der kleinste Nebenumstand nach der einen oder der anderen Seite einen Ausschlag geben.“ Weiter (S. 535) wendet er gegen die Plateau'schen Oscillationen Folgendes ein: „Dagegen ist eben zu erinnern, dass die negativen complementären Nachbilder nicht in einer activen Thätigkeit der Netzhaut bestehen, sondern im Gegentheil als Verminderungen der schon vorher bestehenden inneren Lichtempfindung sichtbar werden; und dass ferner jene Wechsel zwischen positiven und negativen Bildern, wie man bei genauer Aufmerksamkeit fast immer erkennt, von äusseren Umständen, namentlich von schwachen Aenderungen in der Beleuchtung des Augengrundes, abhängen.“ Die Nachbilder zur Zeit ihres Kampfes zwischen positiv und negativ im dunklen Gesichtsfelde bezeichnet Helmholtz als „äusserst schwankende Erscheinungen“.

Gerade im Hinblick auf diese noch vielfach für richtig gehaltenen Angaben sei auf die Ergebnisse unserer früheren Beobachtungen nach kurzdauernder Reizung hingewiesen¹⁾: Auch der Ungeübte

1) Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 95 S. 1.

sieht mit den dort angegebenen Methoden leicht, dass es sich hier durchaus nicht um äusserst schwankende, sondern um streng gesetzmässige Erscheinungen handelt, und dass der fragliche Wechsel zwischen positiven und negativen Bildern bei dieser Versuchsanordnung sich ganz unabhängig von äusseren Umständen und von Aenderungen in der Belichtung des Augengrundes vollzieht. Am lehrreichsten und einfachsten ist wohl die Beobachtung mittels einer rechteckigen, weissen, mässig hell beleuchteten Fläche, die vor gleichmässig dunkelgrauem Grunde vorübergeführt wird. Für den farblosen Empfindungsantheil zeigt sich, dass hierbei der oscillatorische Charakter des Abklingens deutlich in dem Auftreten von sechs Phasen zu Tage tritt, von welchem Phase 1, 3 und 5 heller, Phase 2, 4 und 6 dunkler sind als der Grund.

In den letzten Jahren hat Charpentier eigenartige Anschauungen über oscillatorische Erregungsvorgänge in der Netzhaut entwickelt, die er zum Theile auf seine vorher (S. 250) erwähnten Beobachtungen gründet.

Nach Charpentier (Arch. de physiol. norm. et pathol. 1896) soll die Netzhaut eine natürliche Neigung zeigen, in Schwingungen von bestimmter Periode versetzt zu werden. Insbesondere sei diese Neigung deutlich zu Beginn von Lichtreizen und bei einem Wechsel ihrer Intensität. Im Mittel betrage die Zahl dieser Schwingungen ungefähr 36 in der Secunde; sie sollen sich gleichzeitig in zwei verschiedenen Weisen ausbreiten, woraus sich zwei verschiedene Geschwindigkeiten und zwei Wellenlängen ergeben: Bei der einen, schnelleren Ausbreitungsweise sei die Oscillation in einer einzigen Richtung, gegen den gelben Fleck hin, „polarisirt“; bei der zweiten sollen die Oscillationen nach allen Richtungen ausstrahlen und sich langsamer fortpflanzen. Diese Oscillationen sollen nach Charpentier die beweglichsten Elemente betreffen, wahrscheinlich die freien Enden der Stäbchen und Zapfen, welche sie in transversale Schwingungen versetzen sollen.

IV.

§ 11. Zusammenfassung. Aus unseren in den vorhergehenden Abschnitten mitgetheilten Beobachtungen ergibt sich Folgendes ¹⁾:

Für sämmtliche farbigen Reizlichter (auch die gesättigt rothen von genügender Lichtstärke) lassen sich an der der Phase I

1) Die grosse Mehrzahl der von mir mitgetheilten Versuche lässt sich auch vom Ungeübten fast ohne besondere Hilfsmittel anstellen. Eine Zusammenstellung der hauptsächlich benutzten Utensilien, farbigen Streifen, Flächen etc., ist durch H. Hecker, Kapuzinergasse, zu beziehen.

entsprechenden Erregung bei genügender Dunkeladaptation zwei zeitlich mehr oder weniger deutlich von einander getrennte Antheile unterscheiden, die der Kürze halber als Ia und Ib bezeichnet werden mögen.

Phase Ia stellt sich als verhältnissmässig gesättigt farbige Empfindung dar, die ziemlich rasch, aber im Allgemeinen stetig in den wesentlich weniger gesättigten, weiterhin fast oder — im Grenzfalle — ganz farblosen, je nach der Lichtstärke von Reizlicht und Grund weisslichen bezw. schwärzlichen Theil Ib übergeht.

Das gegenseitige Verhältniss der Dauer beider Theile ist wesentlich von der Sättigung der Reizlichter und von der Adaptation des Auges abhängig; je gesättigter der farbige Reizstreif erscheint und je geringer die Dunkeladaptation ist, desto mehr tritt der (vorwiegend oder ganz) farblose Theil Ib der Erscheinung gegenüber dem färbigen zurück.

Im fovealen Gebiete tritt der farbige Theil Ia im Allgemeinen ungefähr zur gleichen Zeit auf, wie extrafoveal — jedenfalls nicht nennenswerth später —, aber er ist hier wesentlich länger, unter günstigen Umständen fast doppelt so lang sichtbar, als extrafoveal. Der farblose Theil Ib der Erscheinung erreicht foveal wesentlich später sein Maximum als extrafoveal und dieses hat hier merklich kürzere Dauer; er erscheint daher hier nach rückwärts ausgebuchtet und schmaler, aber nicht unterbrochen. Auch bei Anwendung farblosen Reizlichtes von geeigneter Lichtstärke erreicht die Erregung im dunkeladaptirten Auge foveal merklich später ihr Maximum als extrafoveal. (Das Gleiche gilt für die von mir untersuchten total Farbenblinden.) Damit ist eine Hypothese schon genügend widerlegt, welche den fraglichen farblosen Theil (Ib) auf eine verspätete Erregung der Stäbchen zurückführen wollte; denn mit den geschilderten Methoden (vgl. insbesondere S. 235) ist es leicht, sich davon zu überzeugen, dass im gesunden Auge die Phase Ib auch auf dem stäbchenfreien Bezirke zu Stande kommt.

Wollte Jemand etwa behaupten, die Phase Ib sei thatsächlich foveal unterbrochen und scheine nur continuirlich, so wäre ein solcher Einwand leicht zu widerlegen, z. B. schon durch den Hinweis auf die Beobachtung (S. 237), dass bei nicht sehr hochgradiger Dunkeladaptation der farblose Streif thatsächlich foveal deutlich unterbrochen gesehen werden kann, und dass bei fortschreitender Dunkeladaptation diese Unterbrechung immer kleiner wird und schliesslich voll-

kommen verschwindet, indem der foveale Theil sich nach rückwärts ausbuchtet. Ferner wäre auch nicht zu verstehen, warum die Phase Ib, wenn sie wirklich unterbrochen und nur scheinbar continuirlich wäre, nicht geradlinig, sondern foveal nach rückwärts ausgebuchtet erscheint. Endlich sei auf die Versuche mit dem vielfach unterbrochenen Reizstreif (S. 229 und 234) hingewiesen.

Die der Phase Ib entsprechende foveale Erregung tritt um so später auf, je näher der gereizte Punkt der Mitte der Fovea liegt; die Form der Ausbuchtung verzeichnet gewissermaassen graphisch die verschiedenen Reactionsgeschwindigkeiten der einzelnen Punkte des fovealen Bezirkes.

Man hat bekanntlich früher vielfach Messungen über die „Dauer einer Lichtempfindung“ in der Weise angestellt, dass man bei rotirenden, aus verschiedenen hellen bzw. verschiedenfarbigen Sektoren gebildeten Scheiben die Umdrehungsgeschwindigkeit bestimmte, bei der die Scheiben ein ganz gleichmässiges Aussehen zeigten. Der Werth derartiger Messungen muss als ein sehr bedingter erscheinen, nachdem sich gezeigt hat, wie verwickelt der Erregungsablauf selbst bei einmaliger kurzdauernder Reizung mit mässig starken Lichtern ist: Eine deutlich wahrnehmbare Aenderung des Erregungszustandes nach raschem Vorüberführen eines schmalen, mässig stark belichteten weissen Cartonstreifs vor dem Auge lässt sich, wie ich früher zeigte, oft durch 10 Secunden und noch länger nachweisen.

Jene früheren Messungen können aber auch für die Dauer der Phase I keine genügend genauen Werthe ergeben, da die Versuchsbedingungen durch die sehr rasche Aufeinanderfolge der einzelnen Reize zu sehr verwickelt sind. Unsere im Vorhergehenden mitgetheilten Methoden ermöglichen eine genauere Bestimmung der Dauer der einzelnen Phasen der Erregung unter wesentlich einfacheren Bedingungen, bei nur einmaliger kürzer- oder längerdauernder Reizung des Sehorganes mit farblosem Lichte; insbesondere ist durch diese Methoden auch die Möglichkeit gegeben, den Einfluss der verschiedenen Lichtstärke des Reizlichtes und der verschiedenen Adaptationszustände des Sehorganes genauer zu verfolgen und auch die zeitlichen Differenzen zwischen fovealer und extrafovealer Erregung messend zu untersuchen. Bei Untersuchung mit farbigen Lichtern ergibt sich die Möglichkeit, das zeitliche Verhältniss zwischen den Phasen Ia und Ib unter verschiedenen Bedingungen genauer zu verfolgen.

Die Versuche mit unterbrochenem Reizstreif zeigen, dass auch bei sehr geringer Lichtstärke des Reizlichtes der Erregungs-

vorgang keineswegs mit dem Abklingen der Phase I abgeschlossen ist, wie es zunächst den Anschein haben kann und wohl auch vielfach angenommen wird; vielmehr zeigt sich, dass auch nach dem Abklingen dieser Phase I die Erregung eine verhältnissmässig beträchtliche Zeit fortdauert, und dass das Sehorgan sich dann in einem Erregungszustande befindet, der im Allgemeinen sowohl hinsichtlich der farblosen wie der farbigen Componente jenem während der Dauer der Phase I entgegengesetzt ist und wesentlich längere Dauer haben kann als die Phase I selbst.

Mit zunehmender Lichtstärke des Reizlichtes wird im Allgemeinen die Dauer der Phase 2 kürzer. Wenigstens dauert diese Phase, wenn die Lichtstärke genügend gross geworden ist, dass die Phase 3 deutlich sichtbar wird, nur noch ebenso lang oder wenig länger als Phase 1; bei noch weiterer Zunahme der Lichtstärke des Reizlichtes wird sogar die Dauer der Phase 2 wesentlich kürzer als jene von Phase 1.

Ein etwaiger Versuch, die bei Beobachtung mit unterbrochenem Reizstreif auftretenden Erscheinungen „psychologisch“ zu erklären, muss vollständig versagen gegenüber der Thatsache (S. 240), dass eine Netzhautstelle, die während des ganzen Versuches gleichmässig z. B. von rothem Lichte getroffen wird, eine Grünempfindung von ansehnlicher Dauer vermitteln kann, nachdem einen kleinen Bruchtheil einer Secunde vorher an benachbarten Stellen die Rotherregung für sehr kurze Zeit durch Vorüberführen eines lichtlosen Streifs unterbrochen worden war. (Ueber ein ähnliches Verhalten bei der Phase 4 habe ich früher [Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 27 S. 1] eingehender berichtet.)

Die Erscheinung der sogenannten „flatternden Herzen“ wird durch unsere Beobachtungen dem Verständnisse etwas nähergerückt. „Flattern“ wird im Allgemeinen wahrgenommen, wenn bei Phase I eine deutliche Sonderung in einen farbigen und einen vorwiegend farblosen Theil auftritt; es wird um so deutlicher, je günstiger die Bedingungen für eine solche Sonderung sind. Die fraglichen Erscheinungen sind auch foveal deutlich sichtbar, wenn auch in etwas anderem Tempo und in weniger hohem Grade. Sie können daher nicht mehr auf eine angebliche verspätete Reaction der Stäbchen gegenüber jener der Zapfen (s. o.) zurückgeführt werden.

Die vielerörterte Hypothese, welche die positiv gegenfarbige Phase 3 auf eine verspätete Erregung im Stäbchenapparate zurück-

führen wollte, ist endgültig erledigt durch den Nachweis, dass diese Phase nicht nur nach momentaner Reizung sichtbar ist (wie bisher allgemein angenommen wurde), sondern auch nach einer mehrere Secunden dauernden Reizung, wobei die angebliche Verspätung des Stäbcheneffectes um Bruchtheile einer Secunde gar nicht in Betracht kommen kann.

Die Beobachtungen an dem über rothem Grunde bewegten blauen Streifen (S. 241) gestatten, in einfacher Weise das verschiedene Verhalten des Purkinje'schen Phänomens auf verschiedenen Netzhautstellen sowie die noch immer bestrittene Thatsache zu demonstrieren, dass dasselbe auch foveal, wenn auch in geringerem Grade als extrafoveal, vorhanden ist.

Von principiellern Interesse ist ferner die mit den herrschenden Anschauungen in Widerspruch stehende Thatsache, dass ein oscillatorischer Erregungsvorgang von ganz ähnlicher Art wie der früher von mir nach kurzdauernder Reizung beschriebene jedes Mal sich nachweisen lässt, wenn innerhalb der hier in Betracht kommenden Grenzen die Lichtstärke eines durch einige Zeit constant gewesenem Reizlichtes plötzlich um einen genügenden Betrag gemehrt oder gemindert wird, um dann wieder einige Zeit constant zu bleiben. Hier wie dort sind die Oscillationen zu Beginn verhältnissmässig sehr steil und werden weiterhin rasch sehr flach; in beiden Fällen finden sich ähnliche Unterschiede zwischen fovealem und extrafovealem Erregungsablaufe sowie eine ähnliche Abhängigkeit der Dauer der einzelnen Phasen von der Lichtstärke des Reizlichtes.

Erklärung der Abbildungen (Taf. VI).

In meinen früheren Abhandlungen habe ich schon die Bedenken hervorgehoben, die gegen die Wiedergabe der flüchtigen Phänomene erhoben werden können, um welche es sich hier handelt. In besonderem Maasse macht sich bei den vorliegenden Versuchen der Uebelstand geltend, dass eine Abbildung jeweils nur eine einzige unter der grossen Fülle der nach Färbung und Lichtstärke des Reizlichtes, Dauer der Reizung und Stimmung des Sehorgans mannigfach variirenden Erscheinungsformen wiedergeben kann. Diese Nachtheile werden aber, wie ich glaube, aufgewogen durch die Erleichterung, welche die Abbildung dem Leser für das Verständniss und für etwaige Nachuntersuchungen bietet.

Bei allen Figuren gibt der Pfeil die Richtung an, in welcher der Streif bzw. die Fläche am Auge vorübergeführt wird.

- Fig. 1. Schwach belichteter weisser Streif, vor dunklem Grunde an dem fovealen Gebiete des dunkeladaptirten Auges vorübergeführt. (Siehe S. 228.)
- Fig. 2. Ein zur linken Hälfte dunkelgrauer, zur rechten hellgrauer Streif, vor dem dunkeladaptirten Auge vorübergeführt. (Siehe S. 231.)
- Fig. 3. Ein nicht gesättigt rother Streif, vor dunklem Grunde an der Fovea des dunkeladaptirten Auges vorübergeführt. (Siehe S. 232.)
- Fig. 4. Ein dunkler Streif, vor lichtschwachem und nicht gesättigt rothem Grunde vorübergeführt. Die linke Hälfte des Streifs bildet sich auf dunkeladaptirter, die rechte auf helladaptirter Netzhaut ab. (Siehe S. 238.) (Die dabei meist wahrzunehmenden, gleichfalls periodisch schwankenden Helligkeitsdifferenzen zwischen beiden Hälften des Grundes sind hier nicht berücksichtigt.)
- Fig. 5. Ein von (röthlich)gelbem Lichte belichteter Streif, vor violetterm Grunde an der Fovea des dunkeladaptirten Auges vorübergeführt. (Siehe S. 238.)
- Fig. 6. Ein in der Mitte unterbrochener grüner Streif, vor rothem Grunde bei mässiger Dunkeladaptation vorübergeführt. (Siehe S. 240.)
- Fig. 7. Ein zur linken Hälfte rother, zur rechten blauer Streif, vor dunklem (Fig. 7a) bzw. hellem (Fig. 7b) Grunde vorübergeführt. (Siehe S. 241.)
- Fig. 8. Von der Sonne beleuchtete mattweisse Fläche, vor dunklem Grunde an dem fovealen Gebiete des Auges vorübergeführt. (Siehe S. 246/247.)
- Fig. 9. Eine farblose Fläche, deren Helligkeit von unten nach oben allmählich abnimmt, vor dunklem Grunde am Auge vorübergeführt. (Siehe S. 246.)
-

Fig. 1.

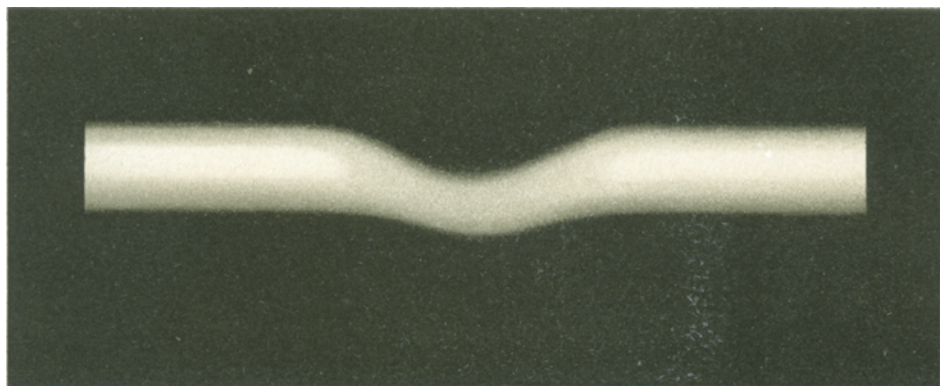


Fig. 2.

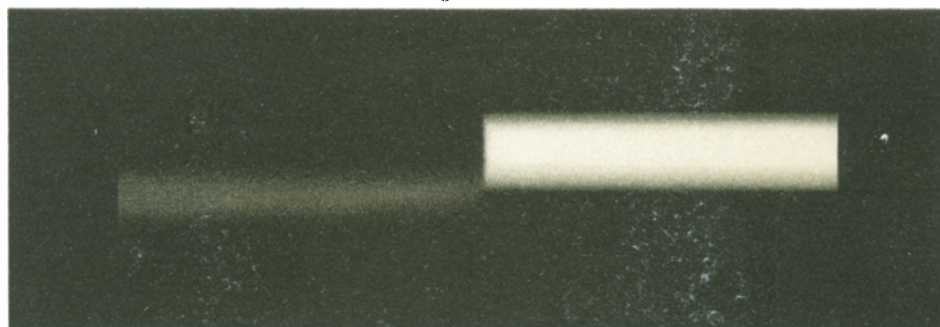


Fig. 8.

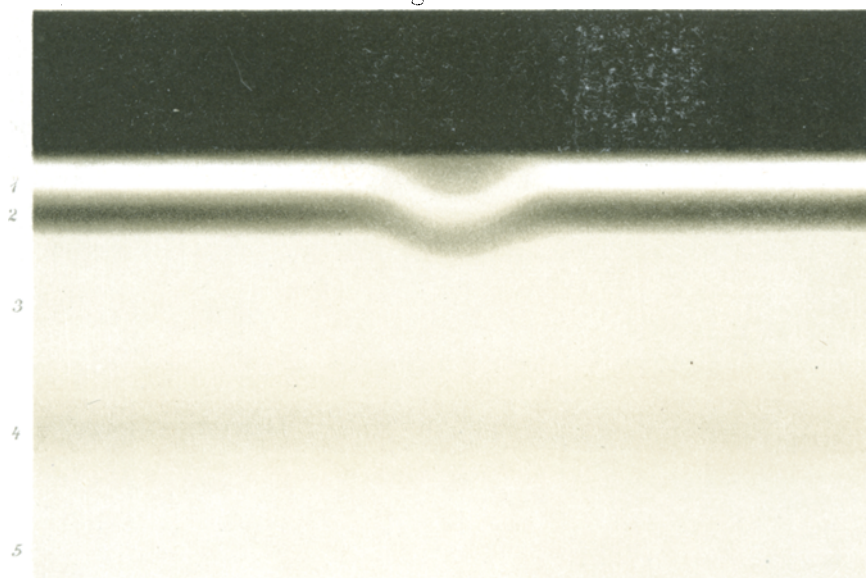


Fig. 3.

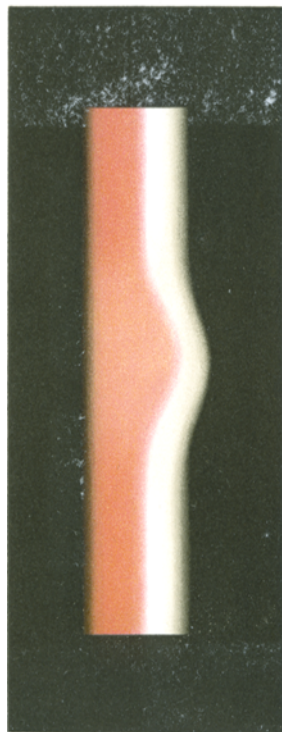


Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.



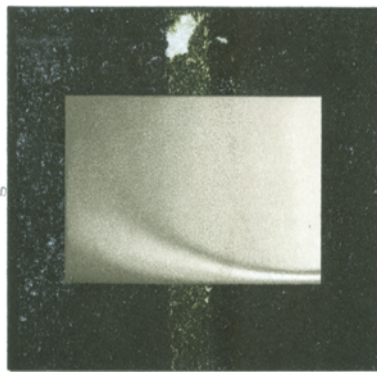
Fig. 7b.



Fig. 7a.



Fig. 9.



Notiz zu Fig. 7b.

In Fig. 7b erscheint in dem unteren dunkelgrauen Streif ein grünliefer Ton, der weiter im Original noch in dem Prof. Hess vorangetriebene Zufälligkeit nicht auszufüllen ist. Um die Ausgabe des Hofes nicht zu verzerrern, wurde die Tafel trotzdem ausgegeben und wird von Fig. 7a dem Prof. Hess ohne eigene Tafel als Beigabe zum 7. und 6. VI beigefügt.

Fig. 7b.

