

## Zur Lehre vom Erregungsvorgange im Sehorgan.

Von

**C. Hess.**

---

### I.

Im 103. Bande dieses Archivs erhebt S. Exner<sup>1)</sup> gegen einige Angaben, die ich über das „Anklingen“ der Erregung bei Reizung mit bewegtem Reizlichte gemacht hatte (dieses Archiv Bd. 101 S. 226), eine Reihe von Einwänden, die im Folgenden kurz besprochen werden sollen.

Exner hatte 1868 eine Curve mitgetheilt<sup>2)</sup>, welche „die Empfindungsstärke“ als Function der Zeit während der ersten 0,659 Sekunden der Reizung darstellen sollte. Diese Curve war auf Grund von Beobachtungen mit ruhendem Reizlichte gewonnen, wurde aber später von Exner wiederholt auch Untersuchungen über die Vorgänge bei bewegtem Reizlichte zu Grunde gelegt<sup>3)</sup>.

Die Erscheinungen, die ich bei Reizung mit bewegtem Reizlichte wahrnahm, habe ich<sup>4)</sup> durch eine schematische Curve wiedergegeben, welche den hierbei beobachteten oscillatorischen Charakter des fraglichen Vorganges (Auftreten hellerer und dunklerer Nachbildphasen) zum Ausdrucke bringen sollte.

Exner schreibt nun: „Ich vermthe, . . . dass meine ganze Curve mit dem Anfang, ca. der ersten Hälfte des ersten Wellenberges in der Curve von Hess identisch ist.“

Es ist leicht, sich durch die von mir beschriebenen Versuche von der Irrigkeit dieser Vermuthung Exner's zu überzeugen:

---

1) S. Exner, Eine Bemerkung zur Untersuchung von C. Hess über das Anklingen der Lichtempfindung. Pflüger's Arch. Bd. 103 S. 107.

2) S. Exner, Ueber die zu einer Gesichtswahrnehmung nöthige Zeit. Sitzungsber. d. Wiener Akad. Bd. 58 S. 601.

3) Vgl. S. Exner, Bemerkungen über intermittirende Netzhautreizung. Pflüger's Arch. Bd. 3 S. 214, und: Ueber den Erregungsvorgang im Sehnervennerv. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Bd. 65. 3. Febr. 1872.

4) l. c. S. 250.

Nach Exner's Angabe stieg bei der von ihm benutzten Lichtstärke „die Empfindungsstärke“ in den ersten 0,166 Secunden nach Beginn der Reizung bis zum Maximum an. Bei Untersuchung mit bewegtem Reizlichte — wenn z. B. eine geradlinig begrenzte weisse Fläche mit bekannter Geschwindigkeit vor dunklem Grunde am Auge vorübergeführt wird — zeigt sich die erste negative Phase des fraglichen oscillatorischen Vorganges als ein im Grossen und Ganzen zur vorderen Grenze der Fläche paralleler dunkler Streif, dessen Abstand vom vorderen Flächenrande um so grösser ist, je geringer die Lichtstärke des Reizlichtes ist<sup>1)</sup>. Aber selbst bei sehr geringer Lichtstärke tritt diese negative Phase beträchtlich früher auf als 0,166 Secunden nach Beginn der Reizung.

Man verfährt dabei z. B. so, dass man einen weissen Sector am Kreisel vor dunklem Grunde mit bekannter Geschwindigkeit rotiren lässt und den Abstand des dunklen Streifs von dem vorderen Rande des Sectors misst. Bei einigen derartigen Versuchen war die zur Reizung benutzte mattweisse Fläche aus einem Abstände von zwei Metern oder noch mehr von einer 16 kerzigen Mattglasbirne belichtet. Auch bei diesen Lichtstärken des Reizlichtes trat die fragliche negative Phase noch früher als 0,1 Secunde nach Beginn der Reizung auf.

Noch vor Ablauf der ersten halben Secunde folgt stets der ersten negativen Phase schon die zweite positive Phase des Erregungsvorganges bei den fraglichen Versuchen. Nach Exner's Messungen aber soll für die von ihm benutzte Lichtstärke die Curve, nachdem sie durch 0,166 Secunden gestiegen war, stetig mindestens bis zu einem Zeitpunkte sinken, der um 0,659 Secunden vom Beginne der Reizung entfernt ist.

Exner gibt ferner an, seine Curve stelle nur etwa das erste Achtundzwanzigstel meiner Curve dar. Auch diese Angabe ist unrichtig. Seine Curve entspricht den ersten 0,659 Secunden nach Beginn der Reizung; daher müsste nach dieser Exner'schen Angabe meine Curve den Vorgängen während der ersten 18 Secunden nach Beginn der Reizung entsprechen. Die einfache Wiederholung meines Versuches zeigt, dass die von mir beschriebenen Vorgänge, soweit ich sie in der Curve wiedergegeben habe, im Allgemeinen in kaum einer Secunde oder noch kürzerer Zeit, nicht aber in 18 Secunden ablaufen.

---

1) Exner's Vermuthung, dass die von mir mitgetheilten Thatsachen „vielleicht nur für gewisse Menschen“ auftreten, lässt sich gleichfalls mit den einfachen von mir angegebenen Methoden leicht als irrig erweisen.

In zweiter Linie bestreitet Exner die Berechtigung zur Voraussetzung, dass die Untersuchung mit bewegtem Reizlichte genau dieselben Resultate geben müsse wie die mit ruhendem.

Aus dem Vorhandensein oscillatorischer Vorgänge bei bewegtem, constant bleibendem Reizlicht ist allerdings nicht zu schliessen, dass solche auch bei ruhendem nachweisbar sein müssten. Exner übersieht aber, dass der Vorwurf, den er hier gegen mich erhebt, in viel höherem Maasse ihn selbst trifft, der nicht nur bisher bei allen seinen Untersuchungen die für ruhendes Reizlicht ermittelte Curve ohne Weiteres auch seinen Erörterungen über die Vorgänge bei bewegtem zu Grunde gelegt hat, sondern auch heute, trotz seines Einwandes, Untersuchungen gegen mich in's Feld führt, die sich auf jene jetzt von ihm selbst beanstandete Voraussetzung gründen.

Wenn Exner weiter andeutet, wie ein verschiedenes Verhalten der Vorgänge bei ruhendem und bei bewegtem Reizlichte nach Hering's Lehre von der Wechselwirkung der Sehfeldstellen verständlich werden kann, so übersieht er, dass die Ableitung seiner eigenen Curve überhaupt nur möglich ist unter der Voraussetzung, dass eine derartige Wechselwirkung nicht existire (vgl. Abschnitt II).

In dritter Linie bespricht Exner einige mit dem Talbot'schen Satze zusammenhängende Fragen. Er schreibt: „Ehe die bestehenden Lehren über Anklingen und Abklingen der Lichtempfindung über Bord geworfen werden, hätte sich Hess darüber Klarheit verschaffen müssen, wie seine neuen Lehren mit dem Talbot-Plateauschen Satze in Einklang zu bringen sind.“

Talbot hat seinen Satz bekanntlich<sup>1)</sup> rein empirisch zunächst aus der Beobachtung einer im Kreise geschwungenen glühenden Kohle abgeleitet und dann an schnell rotirenden Scheiben geprüft. Dieser Satz ist also lediglich auf Grund von Versuchen mit bewegten Reizlichtern aufgestellt worden. Ebenso ist das von mir mitgetheilte Schema über den Erregungsablauf bei Reizung mit (relativ langsam) bewegtem Reizlichte lediglich eine Wiedergabe jederzeit leicht zu controlirender Thatsachen und besteht daher gleichfalls unabhängig von jeder Theorie zu Recht; von einem Widerspruche meiner Befunde mit dem Talbot'schen Satze kann daher keine Rede sein.

---

1) Talbot, Experiments on light, § 2 On Photometry. Philosoph. magaz. p. 327. Nov. 1834.

Exner fährt fort: „Ich erkläre, es wäre wissenschaftliche Pflicht von Hess gewesen, zu sagen, was hier falsch sei, meine Betrachtungen, die Rechnung meines Bruders oder der Talbot'sche Satz, bevor er das Ganze für falsch erklärt.“

Hierüber ist Folgendes zu sagen:

1. Von der Frage nach der Richtigkeit des Talbot'schen Satzes sind, wie sich aus dem Gesagten ergibt, meine Untersuchungen gänzlich unabhängig. Dagegen stehen sie in innigem Zusammenhange mit gewissen theoretischen Erörterungen, die Exner an den Talbot'schen Satz knüpfte. Da Talbot seinen Satz zunächst nur für bewegte Reizlichter ermittelt hat und die grosse Mehrzahl der bisherigen Untersuchungen über denselben mit rotirenden Scheiben, also bewegten Reizlichtern, angestellt ist, wird man bei Erörterungen über ihn und über die Schlüsse, die aus ihm wieder für bewegte Reizlichter gezogen werden, zunächst jene Erfahrungsthatfachen zu Grunde legen müssen, die an bewegten Reizlichtern gewonnen sind, nicht aber, wie dies Exner that, die für ruhendes Reizlicht ermittelten, sobald man — wie Exner — anerkennt, dass die mit beiden Verfahren erhaltenen Ergebnisse wesentlich von einander verschieden sein können.

2. Die von S. Exner erwähnte Arbeit seines Bruders Karl enthält (soweit sie hier für uns in Betracht kommt) mathematische Erörterungen über jene Curve des Abklingens der Erregung, welche Ersterer nach theoretischen (an die Erscheinungen bei rotirenden Scheiben anknüpfenden) Ueberlegungen für bewegtes Reizlicht auf Grund seiner Messung des Ansteigens der Curve bei ruhendem Reizlichte construirt hat, also unter Voraussetzungen, deren Berechtigung er selbst jetzt nicht gelten lässt. Zudem entspricht diese Curve des Abklingens, wie wir oben sahen, nicht den Thatfachen; denn die dunkle (= erste negative) Phase des oscillatorischen Vorganges tritt viel früher auf, als das Ende des Abklingens der Erregung nach der von Exner bzw. seinem Bruder theoretisch construirten Curve des Abklingens.

3. Die Frage nach der Richtigkeit oder Unrichtigkeit der Exnerschen „Betrachtungen“ erledigt sich durch den Nachweis, dass letztere sich auf Voraussetzungen gründen, die Exner selbst jetzt beanstandet, und dass sie zu Ergebnissen führen, die mit den Thatfachen in Widerspruch stehen.

## II.

Exner meint, „im Interesse einer ernsten Pflege unserer experimentellen Wissenschaften“ fordern zu müssen, dass zunächst die von ihm gefundenen Thatsachen „mit den zu ihrer Feststellung verwendeten Methoden nachzuprüfen“ gewesen seien. Eine solche Forderung wäre nur dann gerechtfertigt, wenn die Richtigkeit oder Unrichtigkeit der Angaben Exner's über das, was bei seiner Versuchsanordnung wahrzunehmen war, Gegenstand der Erörterung gewesen wäre. Dies ist aber nicht der Fall. Meine Einwände gelten vielmehr den Schlussfolgerungen, die Exner aus seinen Beobachtungen auf den Ablauf des Erregungsvorganges gezogen hat.

Es würde uns hier zu weit führen, wollten wir auf das Princip der Exner'schen Versuchsanordnung näher eingehen. Ich beschränke mich darauf, die Unhaltbarkeit gewisser, für die Construction seiner Curve wesentlicher Voraussetzungen kurz anzudeuten, um zu zeigen, warum ich auf die Wiederholung jener Messungen verzichtet habe.

Bei Bestimmung der einzelnen Punkte seiner Curve beobachtete Exner die Helligkeit der Nachbilder, die nach zwei neben einander wirkenden Reizungen von ca. 0,1—0,6 Secunden sichtbar waren. Dabei nimmt er an, dass das Abklingen der Erregung, welche diesen Nachbildern zu Grunde liegt, in Form einer Curve erfolge, die vom Augenblicke der Reizunterbrechung an stetig absinke und sich der Abscissenachse asymptotisch nähere (vergl. Fig. 2 seiner Abhandlung).

Die Schlüsse, die Exner aus seinen Versuchen zieht, gründen sich auf die beiden Voraussetzungen, dass

1. das Abklingen der Erregung bei seiner Versuchsanordnung wirklich angenähert in der durch jene Curven versinnlichten Weise erfolge, und dass
2. der Verlauf der durch die erste Reizung erzeugten Curve unabhängig sei von den Vorgängen, die sich auf den benachbarten Netzhautstellen abspielen, wenn diese durch die zweite Reizung in Erregung versetzt werden, sowie andererseits, dass der Verlauf der durch die zweite Reizung erzeugten Curve unbeeinflusst bleibe von den Vorgängen auf den benachbarten, durch die erste Reizung alterirten Netzhautstellen.

Diese Voraussetzungen treffen aber beiden nicht zu.

Zu 1. Dass nach Aufhören kurzdauernder Reizung auch mit ruhenden Reizlichtern oscillatorische Vorgänge im Sehorgan nachweisbar sind, lässt sich bekanntlich auf verschiedene Weise zeigen; ich habe z. B. früher derartige Erscheinungen mit Hilfe des elektrischen Funkens sowie mittels photograpischen Momentverschlusses untersucht und damals gezeigt, dass nach einer ungefähr 0,005—0,01 Secunden dauernden Reizung solche oscillatorischen Vorgänge wahrnehmbar sind. (Auch der Helmholtz-Exner'sche Apparat eignet sich gut zum Nachweise dieser That-sachen.)

Exner schreibt: „Uebrigens muss ich erklären, dass ich die Frage des Anklingens und Abklingens einer Netzhautbewegung<sup>1)</sup> nicht zu jenen rechne, die sich auf Grund der Erfahrungen an bewegten Netzhautbildern, die Hess allein benutzte, befriedigend beantworten lassen.“

Diese Angabe Exner's ist, soweit die Frage des Abklingens in Betracht kommt, unrichtig. Gerade Exner hat die Frage des Abklingens nur mit bewegten Netzhautbildern erörtert, während ich selbst sie sowohl mit ruhenden als mit bewegten Reizlichtern nach verschiedenen Methoden untersucht habe. [Dabei habe ich auch früher hervorgehoben, dass die „Methoden mit unbewegter Lichtquelle jenen mit bewegter nicht direct vergleichbar sind“ (Arch. f. Ophth. Bd. 51, 2 S. 239).]

Bei den hier in Rede stehenden Versuchen Exner's (S. 616 seiner Abhandlung) kamen im Allgemeinen Reizungsdauern in Anwendung, die ungefähr zwischen 0,1 und 0,3 Secunden sich bewegten; bei weiteren Versuchen (S. 620 seiner Abhandlung), welchen ähnliche Voraussetzungen über das Abklingen der Erregung zu Grunde liegen wie den hier besprochenen, kamen Reizdauern von 0,0081—0,659 Secunden in Anwendung.

Es lässt sich nun (z. B. auch mit Hilfe des Exner'schen Apparates) leicht zeigen<sup>2)</sup>, dass nach Reizung mit ruhendem Reizlichte die Erregung auch dann nicht in der von Exner vorausgesetzten Weise abklingt, wenn die Reizungsdauer etwa 0,1—0,6 Secunden beträgt.

Die Schlüsse, die Exner aus der verschiedenen Helligkeit der Nachbilder auf die relativen Curvenhöhen im Augenblicke der

1) Soll vermuthlich „Netzhauterregung“ heissen.

2) Für die freundliche Ueberlassung des Apparates bin ich Herrn Professor von Frey sehr zu Danke verpflichtet.

Reizunterbrechung zog, sind nicht mehr zulässig, nachdem erwiesen ist, dass auch hier beim Abklingen der Erregung oscillatorische Vorgänge in Betracht kommen. Ueber die Einzelheiten des Verlaufes dieser Oscillationen, über die Abhängigkeit der Dauer der einzelnen Phasen und der relativen Höhe der verschiedenen Curventheile von der Dauer und der Stärke des Reizlichtes wissen wir so gut wie nichts, und es ist schon desshalb nicht angängig, aus dem Verhalten einer Phase des Abklingens der Erregung Schlüsse auf das Verhalten der Erregung im Augenblicke der Reizunterbrechung in der von Exner geübten Weise zu ziehen.

Zu 2. Aber selbst dann, wenn jene Annahmen zutreffend wären, die Exner über das Abklingen der Erregungen machte, und die der Feststellung der verschiedenen Punkte seiner Curve zu Grunde liegen, könnte doch die von ihm gezeichnete Curve des Anklingens der Erregung kein zutreffendes Bild von den wirklichen Verhältnissen geben, weil alle seine Versuche unter der weiteren Voraussetzung angestellt sind, dass die Erregungsvorgänge an einer Stelle des Sehfeldes vollständig unabhängig von jenen an den benachbarten Sehfeldstellen ablaufen sollen. Die Unhaltbarkeit dieser Voraussetzung ist durch Hering's classische Untersuchungen über die Wechselwirkung der Sehfeldstellen genügend dargethan, und es ist daher wohl nicht nothwendig, im Einzelnen den Einfluss dieser Wechselwirkung bei den Exner'schen Versuchsreihen zu erörtern.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich einmal, dass die Voraussetzungen, von welchen Exner bei seinen messenden Versuchen ausging, unhaltbar sind, und andererseits, dass auch die Betrachtungen, die er auf Grund seiner Curve angestellt hat, zu Ergebnissen führen, welche nach verschiedenen Richtungen mit leicht festzustellenden Thatsachen in Widerspruch stehen; zudem stützen diese Betrachtungen sich zum grossen Theile auf Voraussetzungen, deren Berechtigung Exner selbst heute nicht gelten lässt.