

(Aus dem Physiologischen Institut der Universität Helsingfors)

## Über eine Hemmung der Zapfenfunktion durch Stäbchenerregung beim Bewegungsnachbild

Von

RAGNAR GRANIT

Unter Mitwirkung von T. JÄNTTI, S. LINDSTRÖM, P. PÄIWIÖ  
und L. SALMENHARJU

Mit 6 Abbildungen

Auf Grund einiger Versuche über das foveale Skotom beim Dämmerungssehen hat P. VON LIEBERMANN die Annahme aufgestellt, daß die Erregung der Stäbchen einen hemmenden Einfluß auf die Zapfenfunktion ausübt. Seine Gedanken und Experimente hat G. E. MÜLLER<sup>1</sup> veröffentlicht, der sie nicht nur theoretisch und experimentell bestätigt und z. T. auch weiterentwickelt hat, sondern auch einige Versuche von KOVÁCS<sup>2</sup> und von VOGELSANG<sup>3</sup> über die Empfindungszeit — von MÜLLER „Fröhlichsche Zeit“ benannt — mit Hilfe dieser „von Liebermannschen Hemmung“ (G. E. MÜLLER) erklärt.<sup>4</sup> In einer späteren Arbeit<sup>5</sup> hat MÜLLER auch einige von ENGELKING<sup>6</sup> anlässlich einer Untersuchung über

<sup>1</sup> G. E. MÜLLER, Darstellung und Erklärung der verschiedenen Typen der Farbenblindheit. Göttingen 1924. S. 141 ff.

<sup>2</sup> A. KOVÁCS, Über den Einfluß der Dunkeladaptation auf die Empfindungszeit usw. *Diese Zeitschr.* 54, S. 161. 1923.

<sup>3</sup> K. VOGELSANG, Der Einfluß der Dunkeladaptation auf den zeitlichen Verlauf der Gesichtsempfindung bei Verwendung farbiger Prüflichter. *Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol.* 203, S. 1. 1924.

<sup>4</sup> Dagegen hat sich jedoch VOGELSANG neuerdings geäußert. *Diese Zeitschr.* 58, S. 56 Fußnote. 1926.

<sup>5</sup> G. E. MÜLLER, Ein weiterer Beitrag zur v. Liebermannschen Hemmung. *Nachrichten der Gesellsch. d. Wissenschaften zu Göttingen. Math.-phys. Kl.* S. 1. 1924.

<sup>6</sup> E. ENGELKING, Über den Stereowert und Zeitdifferenzwert verschiedenfarbiger Lichter usw. *Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde* 73, S. 15. 1924.

das sog. Stereophänomen erzielte Ergebnisse durch die Annahme einer derartigen von den Stäbchen ausgehenden Hemmung der Zapfenfunktion verständlich gemacht. Im folgenden sollen einige Versuche über das Bewegungsnachbild beschrieben werden, die im Hinblick auf die von Liebermannsche Hemmung von Interesse sind, sei es, daß die unten geschilderten Phänomene wirklich Ausdrücke einer ganz gleichartigen Stäbchenhemmung der Zapfenfunktion sind, sei es, daß sie sich nur in Analogie zur Liebermannschen Hemmung abspielen.

Zwecks Erhaltung eines guten Bewegungsnachbildes haben wir uns folgender einfacher und viel gebrauchter Methodik bedient. Auf die gewöhnliche Kymographiontrommel ist ein mit je 1 cm breiten, abwechselnd schwarzen und weißen Streifen bezeichnetes Papier aufgezogen. Eine kleine Fixationsmarke ist, an einem dünnen Faden aufgehängt, vor der Trommel in der Mitte ihrer vertikalen Achse angebracht. Den Kopf auf einer Kinnstütze haltend, fixiert die Versuchsperson (Vp.) das Fixierzeichen nicht nur während der Rotationszeit der Trommel — in unseren Versuchen konstant 30 Sek. —, sondern auch, bis das nachher einsetzende, der primären Bewegung entgegengerichtete Bewegungsnachbild vollständig abgeklungen ist. Diese Zeit wird mit einer Stoppuhr gemessen. Wir haben uns demnach einer quantitativen Vergleichung der Dauer (Duration) des Bewegungsnachbildes bedient, wie sie früher von z. B. BORSCHKE und HESCHELES<sup>1</sup>, BASLER<sup>2</sup> und WOHLGEMUTH<sup>3</sup> vorgenommen worden ist. Dabei kann es Schwierigkeiten bereiten, das Ende der Bewegung genau zu bestimmen, weil die Scheinbewegung zum Schlusse außerordentlich langsam aufhört. BASLER bemerkt aber: „Trotz dieser Schwierigkeit läßt sich . . . das Ende des Nachbildes in den meisten Fällen verhältnismäßig sicher festzustellen“ (a. a. O. S. 151—52), eine Beobachtung, deren Richtigkeit durch die unten berechneten mittleren Variationen (S. 110) unserer Versuchsreihen zur vollen Evidenz bestätigt wird. Diesen Variationen liegen in einigen Fällen fünf ( $n=5$ ), in anderen drei ( $n=3$ ) Einzelbestimmungen zugrunde.

BASLER (a. a. O. S. 165) und KINOSHITA<sup>4</sup> geben bezüglich der Duration des Bewegungsnachbildes an, daß sie innerhalb gewisser Grenzen sich mit der Geschwindigkeit der Vorbewegung ver-

<sup>1</sup> A. BORSCHKE und L. HESCHELES, Über Bewegungsnachbilder. *Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane* 27, S. 387. 1902.

<sup>2</sup> A. BASLER, Über das Sehen von Bewegungen. III. Mitteilung. *Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol.* 128, S. 145. 1909.

<sup>3</sup> A. WOHLGEMUTH, On The After-Effect of Seen Movement. *Brit. Journ. of Psychol. Monogr. Suppl.* 1. 1911.

<sup>4</sup> T. KINOSHITA, Über die Dauer des negativen Bewegungsnachbildes. *Diese Zeitschr.* 43, S. 434.

längert.<sup>5</sup> Da diese Beobachtung für unsere Versuche von fundamentaler Bedeutung erschien, wollten wir sie durch nochmalige Überprüfung mit unserer Anordnung erhärten. Unten (Abb. 1) sind einige Kurven verschiedener Vpn. (I, II und IV) dargestellt, welche alle in prinzipiell gleicher Weise verlaufen. In der Abszisse ist die Geschwindigkeit des Vorbildes in cm/sec dargestellt, die Ordinate drückt die Duration des Bewegungsnachbildes aus.

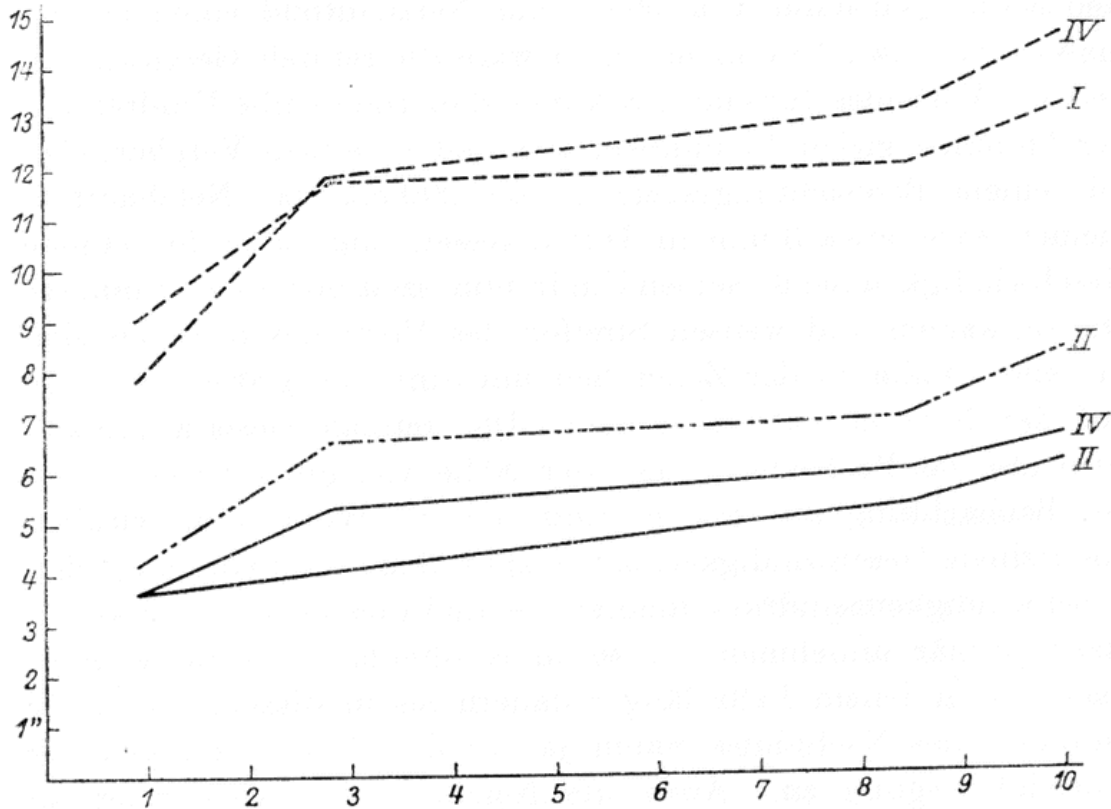


Abbildung 1

Gesichtswinkel: ----- = 3,0°    -·-·-·-·- = 5,6°    ————— = 17,2°  
 Ordinate = Duration des Bewegungsnachbildes in Sek.  
 Abszisse = Geschwindigkeit der Vorbildbewegung in cm/sec.

Die zwei oberen Kurven (I u. IV) sind bei einem Gesichtswinkel des bewegten Objektes von 3,0° erhalten, die mittlere Kurve (II) bei 5,6° und die zwei unteren (II u. IV) bei 17,2° bestimmt worden.<sup>6</sup> Wie ersichtlich, nimmt die Dauer des Bewegungsnachbildes mit der Geschwindigkeit des Vorbildes zu. Von Bedeutung im Hinblick auf unsere Versuche erscheint

<sup>5</sup> Nach WOHLGEMUTH (a. a. O. S. 50) nimmt die Duration des Nachbildes zuerst schnell zu, „but soon reaches a maximum and then gradually diminishes with further increase in speed“.

<sup>6</sup> Die Trommel ist in allen Versuchen dieselbe. Den verschiedenen Winkelgrößen entsprechen verschiedene Beobachtungsabstände.

noch ein anderes Resultat BASLERS (a. a. O. S. 159), dafs nämlich die Duration des Bewegungsnachbildes mit der Ausdehnung der primären Bewegung im Gesichtsfeld zunimmt.

Wenn dem so ist, mufs erwartet werden, dafs eine Vergrößerung des Beobachtungsabstandes einer Verkürzung der Nachbildduration gleichkäme. Denn angenommen, dafs bei einem Beobachtungsabstand von 50 cm das Netzhautbild einen Durchmesser von etwa 15 mm hätte, so wäre die retinale Geschwindigkeit des Vorbildes für eine 1 Sekunde dauernde halbe Umdrehung der Trommel gleich 15 mm/sec, während in einem Vergleichsfall mit einem Beobachtungsabstand von 200 cm das Netzhautbild kleiner wäre, etwa 3 mm im Durchmesser, und daher die retinale Geschwindigkeit bei derselben Umdrehungszeit nur gleich 3 mm/sec. Die schwarzen und weissen Streifen des Vorbildes bewegen sich in jenem Falle in der Zeiteinheit um eine viel grössere Strecke auf der Netzhaut als in diesem. Die retinale Geschwindigkeit wird also bei Beobachtung aus der Nähe viel grösser werden als bei Beobachtung aus einiger Entfernung. Wenn nun wirklich die retinale Geschwindigkeit als reizphysikalische Bedingung den Geschwindigkeitseindruck fundiert — und dies müssen wir wenigstens primär annehmen —, so mufs offenbar das Bewegungsnachbild in jenem Falle länger dauern als in diesem, denn die Duration des Nachbildes nahm ja mit der Geschwindigkeit der Vorbildbewegung zu. Auch die Netzhautbildverkleinerung an sich wirkte verkürzend auf die Duration des Bewegungsnachbildes ein. Es würden demnach bei einer Verlängerung des Beobachtungsabstandes zwei Faktoren im Sinne einer Verkürzung der Nachbildduration wirken: erstens die Verminderung des Gesichtswinkels bei konstanter Umdrehungszeit der Trommel, d. h. die verminderte retinale Geschwindigkeit, zweitens die Gesichtswinkelverminderung der bewegten Fläche an sich. Falls wir nun die Grösse des Gesichtswinkels als Abszisse betrachten, als Ordinate wie oben (Abb. 1) die Duration des Bewegungsnachbildes, so müssen wir also auch denselben Kurvenverlauf wie oben erhalten.

Abbildung 2 stellt eine Prüfung dieser Verhältnisse mit vier Vpn. (I, II, III und IV) dar. Bei der Verlängerung des Beobachtungsabstandes ist die Duration aus praktischen Gründen immer bei folgenden Winkelgraden gemessen worden: 33,4°,

17,2°, 8,6°, 5,6°, 4,2°, 3,4°, 3,0°, 2,4° und 2,0°. Zuerst wurde jeder Wert fünfmal bestimmt, später, wenn die Vpn. sehr geübt waren, nur dreimal. In diesen Kurven ist bei I und II  $n=3$ , bei III und IV  $n=5$ . Der grösste Gesichtswinkel (33,4°) entspricht einem Beobachtungsabstand von 0,25 m, der kleinste (2,0°) einem solchen von 4,0 m. Die Bewegungsgeschwindigkeit der Trommel war in allen Versuchen etwa 10 cm/sec.

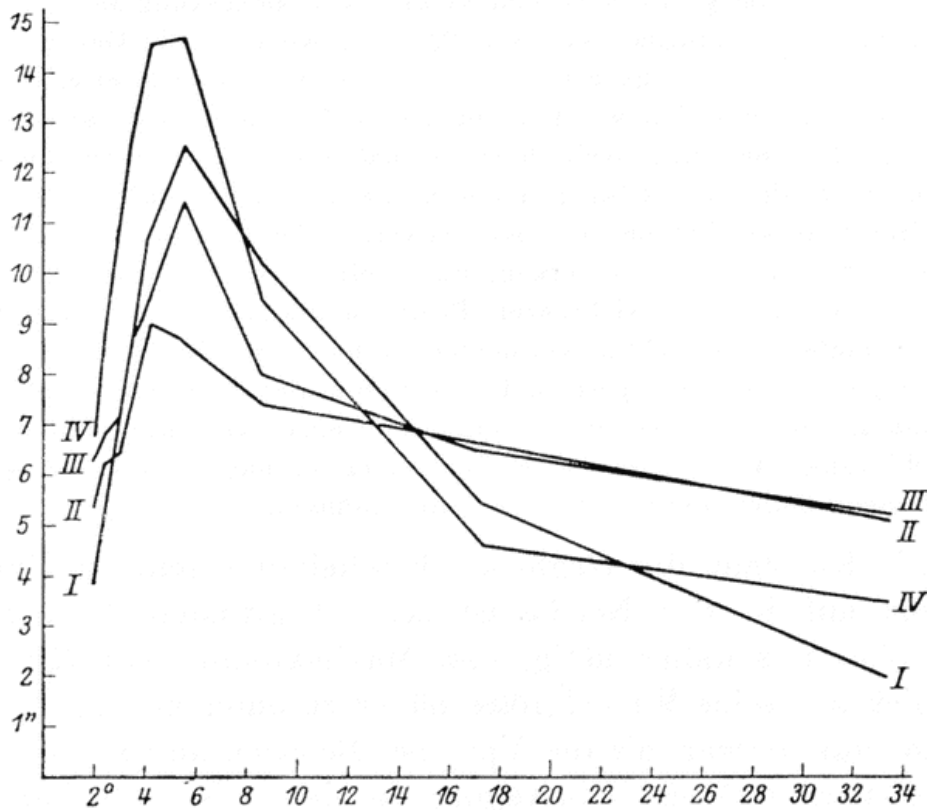


Abbildung 2

Ordinate = Duration des Bewegungsnachbildes in Sek.  
 Abszisse = Gesichtswinkelgrösse der verschiedenen Beobachtungsabstände.

Sogleich ist ersichtlich, dass der Kurvenverlauf gar nicht der Erwartung entspricht. Anstatt eines allmählichen Abfalls gegen den Nullpunkt (vgl. oben Abb. 1) findet eine Steigerung gegen ein Maximum statt, dem ein Sinken nachfolgt. Wenn wir, um bei der Reihenfolge des Versuches zu bleiben, die Kurven von rechts nach links verfolgen, so bedeuten sie, dass bei Betrachtung aus der Nähe das Bewegungsnachbild schnell vergeht, dann bei zunehmender Verlängerung des Beobachtungsabstandes immer länger andauert, am längsten bei einem Gesichtswinkel von 4—5,6° — dort bis auf etwa 14 Sekunden —, um bei noch

größeren Beobachtungsabständen, denen indessen verhältnismäßig geringe Gesichtswinkelverminderungen entsprechen, wieder und zwar sehr schnell kürzerdauernd werden. Von der Richtigkeit dieses theoretisch überraschenden Befundes habe ich mich durch wiederholte Nachprüfungen an im ganzen sechs verschiedenen Vpn. überzeugt.

Eine Fehlerquelle könnte in den Augenbewegungen liegen. Indessen kann sie nur beim größten Gesichtswinkel von Bedeutung sein, denn nur bei einem Beobachtungsabstand von 0,25 cm, wo auch die Gesichtswinkelberechnung nicht mehr ganz exakt sein dürfte, war es schwierig, die Marke zu fixieren. Bekanntlich wirkt ungenügende Fixation im Sinne einer Herabsetzung des Bewegungsnachbildes<sup>1</sup>, so daß die kurze Duration bei diesem Abstand z. T. davon abhängen könnte. Es mag sein, daß dieser Faktor dort eine Rolle gespielt hat, den Kurvenverlauf kann er aber nicht erklären. Erstens ist nämlich zu bemerken, daß beim Beobachten der Augen der Vpn. sich keine direkt sichtbaren Blickbewegungen konstatieren ließen, zweitens müßten die nicht zu vermeidenden unmerklich kleinen Augenbewegungen bei den längeren Beobachtungsabständen auf die Nachbild-duration in noch höheren Grade verkürzend einwirken, weil dort das Netzhautbild einen viel kleineren Retinalbezirk einnahm und geringe Verschiebungen daher mehr hätten bedeuten müssen.

Die Konstanz der fraglichen Erscheinung deutet meines Erachtens auf in der Netzhautstruktur begründete Verhältnisse. Es schien uns daher nötig, den Maximalpunkt der Kurve im Hinblick auf seine Winkelgröße näher zu untersuchen, und zwar um so notwendiger, als die Vpn. bei Beobachtung aus der Nähe eine flatternde Nachbildbewegung in der äußersten Peripherie sahen, während das Zentrum sowie die Trommel still standen. Bei der Verlängerung des Beobachtungsabstandes griff die Bewegung immer mehr auf das Zentrum über und erhielt eine zur primären Bewegung deutlich entgegengesetzte Richtung. Zugleich wurde die ganze gestreifte Fläche in die Bewegung mit hineingerissen, bis schliesslich auch ein deutlicher Tiefeneffekt des Bewegungseindruckes entstand. Diesen Tiefeneffekt galt es zu isolieren, um den Bewegungseindruck reiner zu erhalten. Dies wurde einfach erreicht durch Vorsetzen weißlich grauer Schirme, die mit quadratischen Löchern versehen waren. Abbildung 3 sind einige derartige Bestimmungen mit einer Vp reproduziert worden. Die Seitengröße der quadratischen Öffnung ist (in den Kurven von oben nach unten) bzw. 12, 9 und 6 cm.

<sup>1</sup> Vgl. z. B. WOHLGEMUTH (a. a. O. S. 27).



steigt die Duration des Nachbildes zuerst, um von einem gewissen kleinen Winkelmafs an eine Verkürzung aufzuweisen. Dabei ist zu bemerken, dafs auch die Verminderung der retinalen Geschwindigkeit in diesem letzten Falle im Sinne einer Verkürzung der Nachbildduration hätte einwirken müssen.

Um zunächst bei dem typischen Verlauf der hier reproduzierten Kurven zu bleiben, können wir auf Grund dieser Versuche den Maximumpunkt derselben etwas genauer bestimmen. Er liegt bei einem Gesichtswinkel von  $2,3-3,8^{\circ}$ . Eine gröfsere Genauigkeit läfst diese Methode wohl nicht zu.<sup>1</sup> Denn wenn die Duration, wie bei dem kleinsten Rechteck, maximal etwa 5 Sek. ist, so bedeuten die zufälligen Fehler schon so viel, dafs eine Verminderung des Gesichtswinkels um  $1^{\circ}$  von ihnen überkompensiert werden kann. Am zuverlässigsten scheinen mir die Werte bei 12 und 9 cm<sup>2</sup> der Bildgröfse. Das Mittel dieser wäre im oben dargestellten Versuch  $3,2^{\circ}$ . Der entsprechende Wert einer anderen Vp. (IV) war genau derselbe, was z. T. auch darauf beruhen mufs, dafs die Messungen an bestimmten Gradzahlen (Abständen) erfolgten. Von diesem Punkte ab erhalten also die Kurven die theoretisch zu erwartende Richtung: sie sinken gegen den Nullpunkt des Koordinatensystems.

Wie verhält sich nun dieser Wert zur Verteilung der Stäbchen und Zapfen? Der stäbchenfreie Bezirk scheint kleiner zu sein. Nach KOSTER<sup>2</sup>, der Augen histologisch untersucht hat, umfaßt die Fovea etwa 0,5 mm; das würde einer Ausdehnung von ca.  $2^{\circ}$  entsprechen. Die physiologischen Bestimmungen von v. KRIES und NAGEL<sup>3</sup> ergaben kleinere Werte:  $1^{\circ} 24'$  bzw.  $1^{\circ} 48'$  im horizontalen Durchmesser, die von DIETER<sup>4</sup>  $1^{\circ} 30'$ . Indessen hoben die genannten Autoren hervor, dafs Fixationsschwankungen wahrscheinlich die Fovea zu klein erscheinen liefsen. FRÖHLICH

<sup>1</sup> Eine Analyse des Kurvenmaximums unter Anwendung kleinerer Gesichtswinkelvariationen gab keine genaueren Resultate.

<sup>2</sup> W. KOSTER, Untersuchungen zur Lehre vom Farbensinn. *v. Graefes Arch. f. Ophth.* 41 (4), S. 1. 1895.

<sup>3</sup> J. VON KRIES und W. NAGEL, Über den Einfluss von Lichtstärke und Adaptation auf das Sehen des Dichromaten. *Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg.* 12, S. 26. 1896.

<sup>4</sup> W. DIETER, Über das PURKINJESCHE Phänomen im stäbchenfreien Bezirk der Netzhaut. *v. Graefes Archiv f. Ophth.* 112, S. 141. 1924.

und VOGELSANG<sup>1</sup> fanden einen horizontalen Durchmesser von bzw. 2° 25' und 2° 10'. Wie ersichtlich, sind oben die Begriffe Fovea centralis und stäbchenfreier Bezirk identifiziert worden. Außerhalb der Fovea, jedoch innerhalb der Macula lutea, findet sich aber ein Gebiet, wo die Zapfen in dem Maße überwiegen, daß es von den Histologen als beinahe stäbchenfrei bezeichnet wird. HERING<sup>2</sup> gibt eine Übersicht der einschlägigen Literatur und berechnet auf Grund dieser Daten den stäbchenfreien Bezirk viel größer; einem Gesichtswinkel von 4° entsprechend. Nach KOSTER (vgl. oben) und WOLFRUM (zit. nach DIETER a. a. O.) wäre diese Zahl zu hoch. Mit Sicherheit dürften wir jedoch schließen können, daß innerhalb einer Area von 4° der Anteil der Stäbchen beim Sehakt im Verhältnis zum Anteil der Zapfen sehr gering sein muß. D. h. unsere Kurven schlagen eine andere Richtung — und zwar die theoretisch zu erwartende — gerade dort ein, wo das Netzhautbild auf einen praktisch stäbchenfreien Bezirk fällt und der Bewegungseindruck demnach unter Vermittlung eines annähernd homogenen Zapfenmechanismus entsteht.

Im Hinblick darauf ist wohl die nächstliegende Erklärung jenes eigentümlichen Verhaltens des Bewegungsnachbildes bei Verlängerung des Beobachtungsabstandes in einer Hemmung der Zapfenfunktion durch Stäbchen-erregung zu suchen. Diese Annahme erhält eine gewisse Bestätigung in der oben erwähnten phänomenalen Beobachtung, daß bei Betrachtung aus der Nähe in der Peripherie des Gesichtsfeldes eine Art Bewegung wahrgenommen werden konnte, obwohl ihre Richtung nicht leicht zu bestimmen war. Es würden also die peripher gelagerten Stäbchen der Entwicklung des zentralen Zapfen-nachbildes der Bewegung entgegenwirken, und zwar um so mehr, je weiter peripher das Vorbild ragt. Daher die kurze Nachbildduration bei den kleinen Beobachtungsabständen.

---

<sup>1</sup> F. W. FRÖHLICH und K. VOGELSANG, Über eine physiologische Methode, die Ausdehnung der Fovea centralis zu bestimmen. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* 207, S. 110. 1925. Dort die neuere Literatur.

<sup>2</sup> E. HERING, Über angebliche Blaublindheit der Zapfen-Sehzellen. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* 61, S. 106. 1895. Dort die ältere Literatur. Die Arbeit von NEUMANN (Über die Fovea centralis bei Affen und beim Menschen. Inaug.-Diss. Leipzig 1922) ist mir nicht zugänglich gewesen.

Von diesem Gesichtspunkt aus wäre es von großem Interesse, den gleichen Versuch mit peripherer Bildprojektion zu machen. Bei genügend hoher Exzentrizität würde die Bewegungswahrnehmung unter Vermittlung eines annähernd homogenen Stäbchenmechanismus zustande kommen und demnach ein allmähliches Sinken der in gleicher Weise erhaltenen Kurve zu erwarten sein, weil dabei der Antagonismus zwischen Stäbchen- und Zapfenerregung in Wegfall gebracht würde. Abbildung 4 stellt einen derartigen Versuch mit drei Vpn. dar. Die Vorbildgröße ist  $12 \times 12$  cm, die Exzentrizität  $20^\circ$  nasal. Um eine Zapfenerregung möglichst vollständig auszuschließen, ist mit der Beobachtung bei einer Gesichtswinkelgröße von  $13,6^\circ$  angefangen worden. Die Beobachtungsabstände sind dieselben wie im vorigen Versuch. Es konnte jedoch aus den größten Abständen kein deutliches Vorbild erhalten werden, was schon daraus hervorgeht, daß die Verlängerung der Kurven schon vor dem Nullpunkt die Abszisse schneidet. Wie ersichtlich, entspricht der Kurventypus der Erwartung und ist prinzipiell von demjenigen des Versuches mit zentraler Fixation verschieden. Gemäß den eingangs erwähnten Gesetzmäßigkeiten nimmt hier mit der Verminderung des Gesichtswinkels und der retinalen Geschwindigkeit der Bewegung die Duration des Bewegungsnachbildes ab.<sup>1</sup> Diese annähernd reine „Stäbchenkurve“ verläuft in prinzipiell derselben Weise wie die annähernd reine „Zapfenkurve“ (Abb. 2 vom Maximum bis zum Nullpunkt). Es liegt auf der Hand, daß dieser Versuch unsere theoretischen Annahmen vollends bestätigt.

Noch mit einer anderen Modifikation unserer Anordnungen versuchten wir den Stäbchen-Zapfenantagonismus zu untersuchen. Da bekanntlich rote Strahlen die Stäbchen nur schwach reizen, machten wir einige vergleichende Versuche, in denen abwechselnd die Trommel mit und ohne Rotglas bei zentraler Fixation binokulär beobachtet wurde. Das Glas liefs Rot

---

<sup>1</sup> Diese Versuche bestätigen auch einen Befund von A. v. SZILY (Bewegungsnachbild und Bewegungskontrast. *Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg.* 38, S. 81. 1905), daß nämlich die Nachbewegung in der Peripherie länger dauert als im Zentrum. WOHLGEMUTH (a. a. O. S. 70) behauptet das Gegenteil, was auf seinen besonderen Versuchsbedingungen beruhen muß. Die große Bedeutung der Gesichtswinkelgröße für die Nachbild-duration macht es nicht unwahrscheinlich, daß bei gewissen Konstellationen das zentrale Bewegungsnachbild länger andauert als das periphere und umgekehrt.

und ein wenig Gelb hindurch.<sup>1</sup> Durchweg dauerte das Bewegungsnachbild 1—3 Sekunden länger, wenn durch das rote Gläschen aus nicht zu großer Entfernung beobachtet wurde, bei großem Gesichtswinkel prozentuell eine nicht unbedeutende Verlängerung. Bei den kleinen Gesichtswinkelgrößen trat dieses Verhältnis nicht zutage. Eine vollständige Ausschaltung der Stäbchen läßt sich bei Helladaptation wahrscheinlich nicht mit Hilfe eines Rotglases erzielen. Es blieb daher der typische Kurvenverlauf unverändert, wenschon die Verlängerung der Nachbildduration im Rotglasversuch bei Beobachtung aus der Nähe unzweideutig für eine Abschwächung der Stäbchenhemmung spricht.

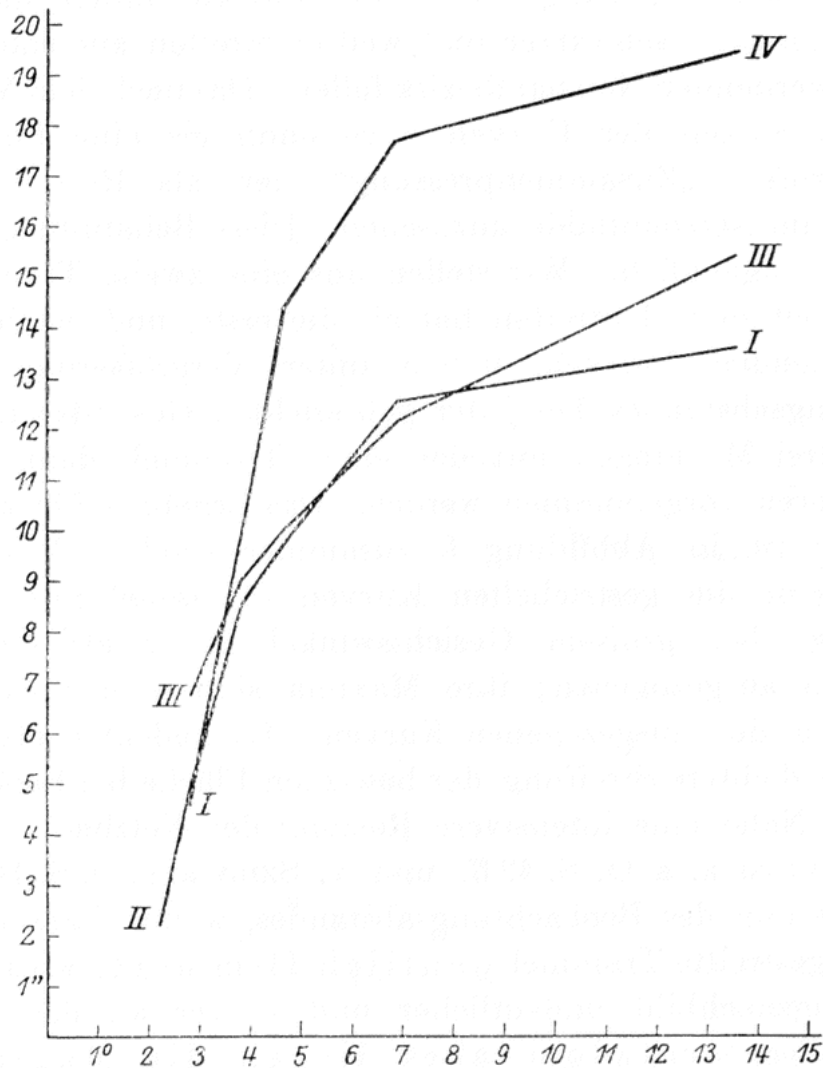


Abbildung 4

Exzentrizität = 20° nasal.

Ordinate = Duration des Bewegungsnachbildes in Sek.

Abszisse = Gesichtswinkelgröße der verschiedenen Beobachtungsabstände.

<sup>1</sup> Die Gläschen waren spektralphotometrisch analysiert. Ihre Absorptionskurve in meiner Arbeit: Farbentransformation und Farbenkontrast. *Skandinav. Archiv f. Physiol.* 48, S. 157. 1926.

Obwohl die Annahme einer Stäbchenhemmung der Zapfenfunktion in unserem Falle recht wohl begründet scheint, ist es doch notwendig, eine bisher unberücksichtigt gebliebene Fehlerquelle experimentell auszuschließen. Die figuralen Besonderheiten der gebrauchten Bewegungsfläche könnten den Kurvenverlauf im Sinne unseres Hauptversuches (Abb. 2) beeinflussen, und zwar so, daß die Verminderung des Netzhautbildes bei der Verlängerung des Beobachtungsabstandes bis zum Maximum der Kurven eine intensivere Reizung der Retina bewirkte, indem dabei dieselbe Anzahl schwarzer und weißer Streifen auf einen immer kleiner werdenden Netzhautbezirk fallen. Das nach dem Maximum folgende Sinken der Kurven wäre dann als eine Folge einer allzu großen „Zusammenpressung“ der als Reiz dienenden Streifen im Netzhautbilde anzusehen. Diese Behauptung ist einer Prüfung zugänglich. Wir stellen uns eine zweite Trommel her, die doppelt so viel Streifen hat als die erste, und machen einen vergleichenden Versuch, indem unter Vergrößerung des Beobachtungsabstandes bei jeder gebrauchten Gesichtswinkelgröße zuerst drei Messungen mit der einen Trommel, dann drei mit der anderen vorgenommen werden. Das Ergebnis für zwei Vpn. (I u. IV) ist in Abbildung 5 zusammengestellt. Wie ersichtlich, liegen die gestrichelten Kurven (Trommel mit dichterem Streifen) bei großem Gesichtswinkel höher als die zugehörigen ausgezogenen; ihre Maxima sind aber niedriger als diejenigen der ausgezogenen Kurven. Es bedeutet also in der Tat eine dichtere Streifung der bewegten Fläche bei Beobachtung aus der Nähe eine intensivere Reizung der Netzhaut (vgl. z. B. WOHLGEMUTH a. a. O. S. 42 ff. und v. SZILY a. a. O. S. 149). Bei Verlängerung des Beobachtungsabstandes, wenn phänomenal die dichter gestreifte Trommel deutlich flimmert, wird auch ihr Bewegungsnachbild undeutlicher und kürzer als das des Vergleichsfalles, trotzdem aber liegen die Maxima der Kurven in den beiden Konstellationen am selben Ort. Der spezifische Verlauf der Kurve kann also nicht auf diesen Faktor bezogen werden.

Ein Umstand soll noch erwähnt werden, dessen experimentelle Erforschung einer späteren Mitteilung vorbehalten werden muß. Es ist dies die oben erwähnte Diskrepanz im Verhalten der Nachbildduration, wenn die Gesichtswinkelverminderung einerseits bei konstantem Beobachtungsabstand unter Verminderung des Vor-

bildes, andererseits bei konstantem Vorbild unter Verminderung des Beobachtungsabstandes erfolgt. Im ersten Fall nahm die Duration der Nachbildbewegung ab, im zweiten bis zu einem gewissen Maximum zu. In Abbildung 3 waren diese beiden Gesetzmäßigkeiten nebeneinander zu sehen. Bei den größeren Figuren lag die Kurve höher im Koordinatensystem als bei den kleineren; in allen Kurven war ihr spezifischer Verlauf unverkennbar.

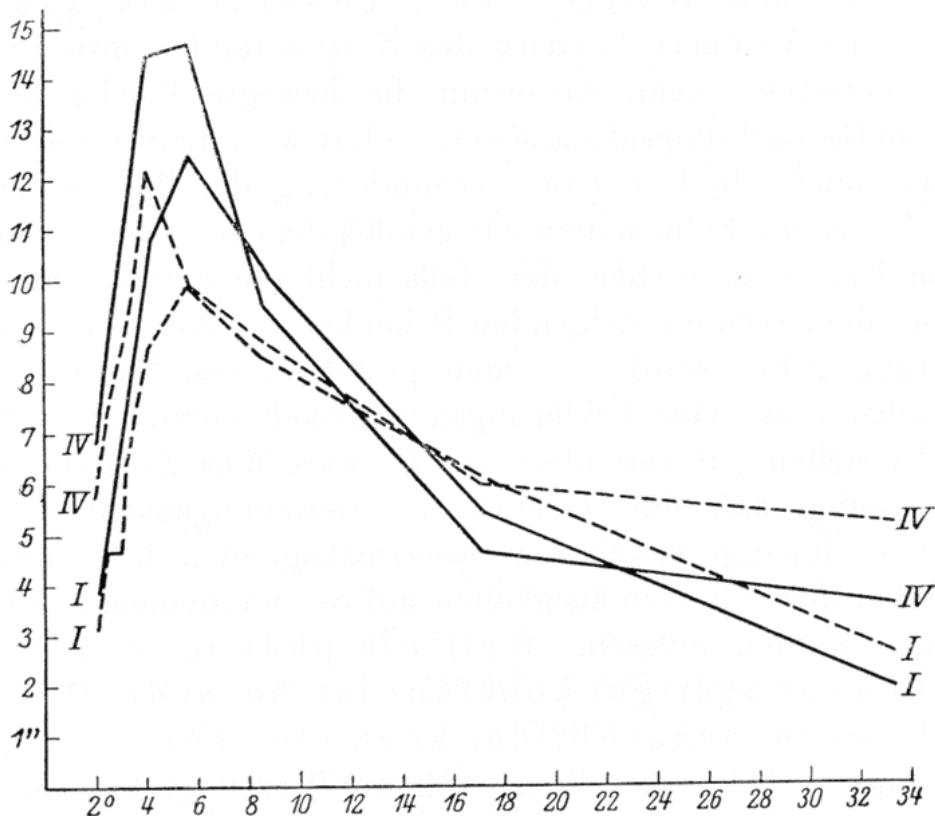


Abbildung 5

———— = Trommelstreifung 1 cm. - - - - = Trommelstreifung 0,5 cm.  
 Ordinate = Duration des Bewegungsnachbildes in Sek.  
 Abszisse = Gesichtswinkelgröße der verschiedenen Beobachtungsabstände.

Wenn dem so ist, entsteht die folgende Frage: warum wirkt die von den Stäbchen ausgehende Hemmung nicht gleich kräftig, wenn von einer gewissen Vorbildgröße ausgehend diese durch Verlängerung des Beobachtungsabstandes retinal verkleinert wird, wie wenn sie bei konstantem Beobachtungsabstand objektiv und retinal verkleinert wird? In jenem Falle nahm die Duration zu, in diesem ab, obwohl die Verminderung

des gereizten Retinalbezirkes in beiden Fällen von derselben Anfangsgröfse ausgehend folgte. In welcher Hinsicht sind m. a. W. diese beiden retinal annähernd gleichwertigen Veränderungen verschieden? Nachdem wir schon oben (S. 106) die von den schwarzen und weifsen Streifen herrührenden, reizphysikalischen Veränderungen ausschließen konnten, gibt es nunmehr nur einen Unterschied der beiden Konstellationen, auf den es ankommen könnte: der der Gröfsenkonstanz. Wenn der Beobachtungsabstand verlängert wird, bewahrt die Trommel trotz der Verminderung des Netzhautbildes ihre scheinbare Gröfse, wenn wiederum die bewegte Fläche bei konstantem Beobachtungsabstand vermindert wird, tritt sowohl subjektiv wie auch objektiv eine Verminderung der Bewegungsfläche ein. Im ersten Falle hätten wir gemäß dem oben Gesagten nach einem Faktor zu suchen, der, falls nicht die Stäbchenhemmung wirkte, dem rechten steigenden Schenkel der Kurve eine andere Richtung geben würde, — man gestatte diese Ausdrucksweise. Mir scheint nur eine Erklärungsmöglichkeit vorzuliegen, die mit den Tatsachen gut vereinbar ist. Es wäre dies die naheliegende Behauptung, daß die Duration des Bewegungsnachbildes zwar von den eingangs erwähnten Gesetzmäßigkeiten bestimmt wird, daß aber diese Gesetzmäßigkeiten auf die phänomenale Situation bezogen werden müssen. Weil die phänomenale Gröfse der Bewegungsfigur konstant ist, so ist die Duration des Bewegungsnachbildes auch eine konstante, denn sie hängt in bekannter Weise von der Vorbildgröfse ab. Dazu wäre vielleicht noch zuzufügen: solange die bewegte Fläche ihrer Gröfse nach unverändert ist, scheint sie sich auch mit einer konstanten Geschwindigkeit zu bewegen (Geschwindigkeitstransformation!). Jedenfalls ist es schwierig, allein auf Grund phänomenaler Beobachtungen festzustellen, ob die Trommel wirklich in den ersten zwei Metern eine Veränderung ihrer Geschwindigkeit erfährt. Ich hoffe auf diese Fragen in einer späteren Arbeit eingehen zu können. Hier sei nur bemerkt, daß früher festgestellt worden ist, daß Bewegungsnachbilder auch nach vorangegangener Scheinbewegung auftreten<sup>1</sup>, so daß der Annahme einer Abhängigkeit der Nachbildduration von phänomenalen Tatsachen nichts Unwahrschein-

---

<sup>1</sup> v. SZILY, a. a. O. S. 131.

liches anhaftet. Auch ist es eine schon mehrmals konstatierte Tatsache, daß die ausführlicher untersuchten negativen Nachbilder in mannigfacher Weise von Veränderungen der phänomenalen Situation beeinflusst werden. Analogien lassen sich überdies heutzutage aus beinahe jedem Sinnesgebiet anhäufen.<sup>1</sup>

Unter Berücksichtigung der phänomenalen Tatsachen ist die in Frage stehende Diskrepanz unserer Ergebnisse leicht zu erklären. Wenn bei konstantem Beobachtungsabstand die Verminderung der bewegten Fläche bei jedem Abstand (vgl. die Höhe der Kurven in Abb. 3) zur Verkürzung der Nachbildduration führt, so ist dies eine direkte Folge der verminder- ten Ausdehnung des Reizes. Daß dabei auch die Stäbchen- hemmung abnimmt, wirkt auf die allgemeine Tendenz dieser Veränderung nicht entstellend ein. Es ist offenbar die Reizaus- dehnung für die Dauer der Nachbewegung von größerer Be- deutung als ihre Hemmung durch Stäbchen-erregung. Nur wenn sehr große Reizflächen gebraucht werden, tritt die Einwirkung der Stäbchenhemmung auf die Nachbildduration zutage.<sup>2</sup> Durch Vorsetzen von Brillengläsern von  $+10$  D konnte ich in meiner Anordnung die Trommel aus einer Entfernung von etwa 6 Zenti- metern beobachten, wobei kein Bewegungsnachbild entstand.

Bei der Verlängerung des Beobachtungsabstandes würde wiederum wegen der Größenkonstanz der Bewegungsfigur (und vielleicht auch wegen ihrer Geschwindigkeitskonstanz) die Nachbildduration innerhalb weiter Grenzen unverändert sein oder nur sehr allmählich kürzer werden. Es ist klar, daß die

---

<sup>1</sup> Vgl. z. B. die Ausführungen über Farbentransformation und Feld- größensätze in meiner oben zitierten Arbeit S. 210.

<sup>2</sup> Es geben z. B. WOHLGEMUTH (a. a. O. S. 72) und v. SZILY (a. a. O. S. 124 ff.) an, daß die Duration der Nachbewegung bei sehr großen Be- wegungsflächen wieder kürzer wird. Die Bewegung des ganzen Gesichtsfeldes liefert nach WOHLGEMUTH kein Nachbild, nach v. SZILY eine zur Vor- bewegung gleichgerichtete Nachbewegung (paradoxe Scheinbewegung; nach v. SZILY als Kontrast zu deuten). In diesem Zusammenhang hat schon v. SZILY an Hemmung seitens der Peripherie gedacht. Er sagt: „Die Ur- sache der paradoxen Scheinbewegung nach der Anschauung einer weit ausgedehnten gleichmäßigen Bewegung liegt hingegen nur darin, daß die reaktiven Vorgänge in jenen Partien des Sehorgans, die zur Peripherie des Sehfeldes in Beziehung stehen, in höherem Maße zur Geltung gelangen, als in jenen, welchen das zentrale Gebiet des Sehens entspricht“ (S. 125). Er hat sich wahrscheinlich die Hemmung mehr psychologisch gedacht.

Stäbchenhemmung in diesem Falle nachweisbar sein muß, denn sie hat keine oder eine nur kleine Veränderung gegensinniger Natur zu überwinden. Bei Beobachtung aus der Nähe würde die Hemmung am stärksten ausgeprägt sein, dann bei zunehmender Entfernung allmählich schwächer werden. Dabei muß gerade die Kurve unseres Hauptversuches resultieren. Anstatt einer konstanten Höhe oder eines sehr wenig ausgeprägten Sinkens der Kurve bis zum Gebiet der annähernd reinen Zapfenerrregung muß sich ein Steigen des Kurvenverlaufes bemerkbar machen, was auch deutlich aus unseren Versuchen (Abb. 2 u. 3) hervorgeht.

Zum Schluß sei eine Übersicht (Tabelle 1) der Werte aus verschiedenen Tafeln entnommener Kurven nebst zugehörigen mittleren Variationen reproduziert. Die Auswahl ist willkürlich. Die Tabelle dürfte ohne weiteres verständlich sein.

Tabelle 1

Gesichtswinkel	Tafel II Vp. I n = 3		Tafel V Vp. IV n = 3		Gesichtswinkel	Tafel III Vp. III n = 5		Tafel III Vp. II n = 5		Tafel IV Vp. III n = 3	
	Mittelwert	Mittlere Variation	Mittelwert	Mittlere Variation		Mittelwert	Mittlere Variation	Mittelwert	Mittlere Variation	Mittelwert	Mittlere Variation
17,2	5,46	0,45	6,0	0,13	13,6	2,96	0,31	2,88	0,27	15,46	0,99
8,6	10,2	0,53	8,81	0,23	6,8	5,08	0,59	4,22	0,44	12,13	1,24
5,6	12,23	0,36	9,9	0,27	4,6	8,72	0,34	6,94	0,67	10,06	0,35
4,2	10,8	0,4	12,5	0,05	3,8	12,2	0,56	7,24	1,07	9,0	0,53
3,4	8,33	0,76	10,03	0,29	2,8	9,2	1,4	7,1	0,32	6,73	0,38
3,0	7,0	0,27	8,83	0,22	2,2	7,4	0,28	5,7	0,44	—	—
2,4	4,86	0,18	7,86	0,25	2,0	6,2	0,52	5,66	0,57	—	—
2,0	3,93	0,09	5,83	0,15	1,5	5,64	0,26	5,2	0,48	—	—