

allem das verschiedene chemische Verhalten, z. B. die dem Verf. unbekannte Resistenz der Querlinien gegen verdünnte Säuren, zu berücksichtigen wäre, liegt wol auf der Hand.

Ref. verweist in dieser Beziehung auf den von ihm als Fundamentalversuch bezeichneten Versuch (Die motorischen Endplatten der quergestreiften Muskelfasern, Hannover 1869 und Zeitschrift für Biologie, 1869. Bd. V. S. 415. Taf. I. Fig. 8).

W. Krause (Göttingen).

Zur Anatomie und Physiologie der Retina.

(Schluss.)

Zunächst möchte ich eine Hypothese über die Verteilung der Sehnervenfasern auf die Zapfen vorbringen, welche den Inhalt einer von mir am 4. Mai d. J. der kais. Akademie der Wissenschaften zu Wien vorgelegten kleinen Abhandlung bildet¹⁾.

Die Grundlage dieser Hypothese ist eine Tatsache, welche schon lange bekannt zu sein scheint, da z. B. Helmholtz in seiner physiologischen Optik (S. 66) auf sie wie auf etwas allgemein Bekanntes anspielt. Doch ist meines Wissens zuerst von Sigm. Exner²⁾ auf diese Tatsache ausdrücklich aufmerksam gemacht worden, welche für die Beurteilung der Leistungen der Netzhautperipherie sehr maßgebend ist.

Nach Exner's Beobachtungen, welche ich an meinen eignen Augen vollkommen bestätigt finde, nimmt nämlich mit wachsender Entfernung von der Grube die Fähigkeit der Netzhaut Bewegungen wahrzunehmen bei weitem nicht in demselben Maße wie die eigentliche Sehschärfe ab. Das Vorhandensein eines Gegenstandes, dessen Bild auf die äußerste Peripherie der Netzhaut fällt, kommt zum Beispiel gar nicht in unser Bewusstsein, und dennoch wird unsere Aufmerksamkeit sofort auch auf kleine Bewegungen dieses Gegenstandes gerichtet — wir vermögen absolut kein Urteil über Form und Ausdehnung des Gegenstandes abzugeben, wissen aber mit größter Sicherheit, dass derselbe sich bewegt.

Dies alles wird verständlich und auch der Eingangs erwähnte Widerspruch wird behoben, wenn wir uns zu der an sich keine Schwierigkeit bietenden Annahme entschließen, dass in der Netzhautperipherie die von einer Nervenfasern versorgten

1) Ein genaueres Zitat zu geben ist mir nicht möglich, da der Band der Sitzungsberichte, welcher diese Abhandlung enthält, zur Zeit noch nicht erschienen ist.

2) Sigm. Exner, Ueber das Sehen von Bewegungen u. s. w. Wiener akad. Sitz.-Ber. LXXII. Bd. 3. Abt.

Zapfen nicht auch anatomisch eine Gruppe bilden, sondern mit Zapfen vermischt stehen, welche von andern Nervenfasern versorgt werden. Die Sehschärfe, an der aber ohnedies kaum mehr etwas zu verderben war, wird hierdurch allerdings noch weiter herabgesetzt, denn der Bezirk, von dem aus ein und dasselbe Lokalzeichen gegeben werden kann, wird noch größer; aber dafür wird es unmöglich, dass selbst geringe Bildverschiebungen auf der Netzhaut stattfinden, ohne dass verschiedene Lokalzeichen nacheinander gegeben werden. Sowie das Bild von einem Zapfen, der zu einer bestimmten Nervenfaser gehört, auf einen benachbarten Zapfen überwandert¹⁾, der zu einer andern Nervenfaser gehört, wird unsere Aufmerksamkeit erregt, und es erfolgt unwillkürlich eine Augenbewegung, welche den interessant gewordenen Teil des Gesichtsfeldes auf die Fovea centralis fallen macht. Es wird durch eine solche Anordnung mit einer verhältnissmäßig geringen Anzahl von Lokalzeichen eine Feinheit im Bemerken von Bewegungen erreicht, die sonst, nach der gewöhnlichen Vorstellungsweise, nur durch Anbringung von außerordentlich viel mehr Nervenfasern und Lokalzeichen erreichbar wäre. Auch die eigentümliche fast peinliche Art der Unsicherheit im Urtheil über Konturen und Formen wird durch diese Uebereinanderlagerung von Empfindungskreisen verständlich. Letztere Eigentümlichkeit der Netzhautperipherie ist bei der raschen und vollkommenen Beweglichkeit des Bulbus kein wirklicher Nachteil; hingegen leuchtet es ein, ein wie großer Vorteil im Kampfe ums Dasein durch die Fähigkeit geboten wird, von jeder Bewegung innerhalb eines sehr großen Raumwinkels sofort unterrichtet zu werden, und dieser Vorteil wird unter den von uns gemachten Voraussetzungen mit einem Minimum untereinander verschiedener Lokalzeichen erreicht. Wäre für jeden Zapfen auch in den peripheren Teilen der Retina eine eigne Nervenfaser vorhanden, so müsste deren Anzahl versiebenfacht werden und trotzdem würde die Sehschärfe der Peripherie gegen die der zentralen Grube noch so weit zurückbleiben, dass das Bild eines Gegenstandes, um einigermaßen scharf gesehen zu werden, mittels einer Drehung des Bulbus auf letztere gebracht werden müsste. Es würde durch eine so beträchtliche Vermehrung der Nervenfasern und Lokalzeichen verhältnissmäßig außerordentlich wenig gewonnen. Würde andererseits die Gleichheit der Zahlen für Zapfen und Nervenfasern dadurch hergestellt, dass die Zapfenzahl auf die Zahl der in Wirklichkeit vorhandenen Nervenfasern reduziert würde, so würde, wegen der hieraus folgenden sehr großen Entfernung der Zapfen in der Peripherie der Netzhaut voneinander, eine so minimale Sehschärfe und zugleich eine so geringe Fähigkeit, Bewegungen wahrzunehmen, für das in-

1) Oder auch nur das quantitative Verhältniss der Belichtung beider sich ändert.

direkte Sehen resultiren, dass die ganze übrige Netzhaut als eine ziemlich überflüssige und nutzlose Beigabe zur Fovea und ihrer unmittelbaren Umgebung erscheinen würde.

Sind hingegen, wie wir annehmen, die Zapfen in der Peripherie in der Weise mit dem Zentralorgane verbunden, dass ihrer mehrere oder viele eine physiologische Gruppe bilden, dass sie also alle zusammen mit einer einzigen Nervenfasern in Verbindung stehen, und dass somit von jedem Zapfen einer solchen physiologischen Gruppe aus dasselbe Lokalzeichen ins Zentrum kommt, wie von jedem andern Zapfen derselben Gruppe, so ist damit eine starke Verminderung der Zahl der Lokalzeichen gegeben. Bilden, wie wir ferner annehmen, die Zapfen einer solchen physiologischen Gruppe nicht zugleich eine anatomische Gruppe auf der Netzhaut, sondern sind sie vielmehr innig gemischt mit Zapfen, welche einer oder mehreren andern physiologischen Gruppen angehören und also andere Lokalzeichen auslösen, über einen etwas größern Bezirk der Netzhaut verteilt, so wird hierdurch erreicht, dass schon mit ganz kleinen Bildverschiebungen auf der Netzhautperipherie der Uebergang von einem Lokalzeichen zu einem oder mehreren andern erfolgt — wir somit von dem Vorhandensein einer Bewegung überhaupt unterrichtet werden. Dazu aber, dass wir den Ort, an welchem die Bewegung stattfindet, mit einer hinreichend großen Genauigkeit wahrnehmen, um danach eine zweckmäßige Augenbewegung — möglicherweise reflektorisch — auszuführen, dazu sind auch nach unserer Voraussetzung die Empfindungskreise immer noch klein genug.

Nach einer sehr treffenden Bemerkung Brücke's¹⁾ dürfen die Werke der Natur nicht wie Menschenwerke beurteilt werden, welche letztere immer irgend jemandem Zeit und Mühe kosten; eine Ersparungs-rücksicht in diesem Sinne kann also niemals in einer naturwissenschaftlichen Erwägung geltend gemacht werden. Ganz anders aber steht es mit den Lokalzeichen; diese kosten jemandem Mühe und Zeit, nämlich uns selbst, da wir sie uns erst durch Erfahrung nutzbar machen müssen. Es ist also im Geiste der Theorie von der Zuchtwahl und von der Anpassung eine Einrichtung allerdings wahrscheinlich gemacht, wenn von ihr gezeigt werden kann, dass durch sie ein bestimmter Zweck mit einer auffallenden Ersparung von Lokalzeichen erreicht würde. Die Lokalzeichen und ihre durch Erfahrung erworbenen Deutungen bilden so zu sagen eine kontinuierliche Belastung unseres Gedächtnisses, und mit ihrer Zahl wächst diese Belastung und die Komplizirtheit unserer geistigen Funktionen beim Perzipiren.

Besteht nun die Netzhaut aus einem zum möglichst deutlichen

1) Ernst Brücke, Ueber einige Konsequenzen der Young-Helmholtz'schen Theorie, I. Abhandlung. Wiener akad. Ber. LXXX. Bd. III. Abt. Juli 1879. S. 29 des Sep.-Abdr.

Sehen bestimmten Teile — der Fovea centralis und etwa ihrer nächsten Umgebung — und aus einem andern, hauptsächlich zum Gewahren von Bewegungen bestimmten Teile, durch welchen wir erfahren, wohin wir mit der Fovea centralis schauen sollen, dann wird, die Richtigkeit unserer Vermutung vorausgesetzt, letztere Leistung auf eine solche Weise erreicht, dass hierdurch unser Gedächtniss und unsere auf Verwertung von Lokalzeichen gerichtete psychische Tätigkeit möglichst wenig dauernd belastet ist, dass möglichst wenige Lokalzeichen dazu erforderlich sind.

Soll die von uns vermutete Einrichtung wirklich bestehen, so müssen sich folgende Konsequenzen derselben nachweisen lassen:

1) Es muss sehr viel mehr Zapfen als Nervenfasern geben. — Dass dem so ist, haben die Zählungen Salzer's ergeben¹⁾.

2) Es muss wegen des vielfachen und ausgiebigen Ineinander-greifens der Empfindungskreise eine diesem Umstande entsprechende eigentümliche und besondere Art der Unsicherheit in der Deutung der peripherischen Netzhautbilder existiren. Dass diese Unsicherheit vorhanden ist, ist bekannt; und wie sehr die besondere Art derselben der besondern Ursache entspricht, aus welcher sie nach unserer Voraussetzung herrührt, geht am besten aus folgender höchst charakteristischen Schilderung Brücke's²⁾ hervor:

„Unser indirektes Sehen hat eine ganz andere Art von Unvollkommenheit, als diejenige ist, welche nur von Unvollkommenheit der Netzhautbilder herrührt. Derjenige, welcher die Gegenstände schlecht unterscheidet lediglich wegen Unvollkommenheit der Netzhautbilder, der sieht die unvollkommenen Netzhautbilder an und für sich deutlich; er kann ihre Fehler, wenn er die sonst dazu nötigen Kenntnisse besitzt, sehr bestimmt und sehr im einzelnen beschreiben. Jeder kann sich diese Art des undeutlichen Sehens veranschaulichen, wenn er eine Linse vor sein Auge legt, welche die Einstellung für die jeweilige Objektweite unmöglich macht. Ganz anderer Art ist unser indirektes Sehen. Hier haben wir nicht sowol die Empfindung, dass die Bilder den Objekten nicht entsprechen, als vielmehr die, dass wir von den Bildern überhaupt keine hinreichende Kenntniss erlangen, um sie sicher beurteilen zu können.“

Diese Darstellung enthält einen zu klaren Nachweis davon, dass unser Postulat erfüllt ist, als dass es nötig wäre, denselben noch besonders hervorzuheben, oder überhaupt irgend etwas hinzuzufügen.

3) Es muss der Netzhautperipherie ein auffallend großes, zu ihrer

1) W. Krause, (Allg. und mikroskop. Anatomie 1876) nimmt zwar ganz andere Zahlen an, als Salzer; das Verhältniss der Zapfen und Fasern ist aber auch nach ihm annähernd wie sieben zu eins.

2) l. c. p. 10. — Die gesperrte Schrift im folgenden Zitate rührt von mir her.

geringen Sehschärfe in keinem Verhältniss stehendes Vermögen eigen sein, Bewegungen gewahr zu werden. Dass dieses der Fall ist, geht aus Exner's Versuchen hervor (l. c.). Ich selbst habe mich vielfältig davon überzeugt, und jedermann, der diese Versuche anstellt, wird zugeben, dass diesem Postulat in der Natur genügt ist.

Liegt nun schon in dem Umstande, dass alle aus unserer Hypothese abzuleitenden Konsequenzen in so guter Uebereinstimmung mit der Erfahrung sind, etwas, was sie empfiehlt, so wird man hoffentlich um so eher geneigt sein sie gelten zu lassen, als in ihrem Lichte eine an sich so räthelhafte Erscheinung, wie die der großen Uebersahl der Zapfen über die Nervenfasern, einfach und leicht begreiflich wird.

Hier ist nun der Ort, die oben S. 318 in voriger Nummer erwähnte Hypothese von Helmholtz ausführlicher zu besprechen. Sie findet sich vorgetragen in einer kurzen Einleitung, die Helmholtz zu der posthumen Publikation schrieb: „Thesen und Hypothesen zur Licht- und Farbenempfindung²⁾“ von Franz Boll, dem zum größten Schaden der Wissenschaft und zum tiefsten Leide aller, die ihn gekannt, so früh verstorbenen Forscher, dem genialen Entdecker des Sehrot und zahlreicher wichtiger histologischer Tatsachen. Dass diese unvollendete Abhandlung überhaupt abgedruckt wurde, war nicht nur an sich als ein Akt der Pietät, sondern auch durch ihre Fülle an originellen Gedanken vollkommen gerechtfertigt. Wenn ich nun trotzdem in dem vorliegenden Essay den Inhalt jener Abhandlung Boll's nicht vollständig wiedergebe, sondern nur gelegentlich einzelnes daraus vorbringe, so geschieht dies, weil es mir widerstrebt, Ansichten meines verstorbenen Freundes, welche dieser bei seiner großen Gewissenhaftigkeit sicherlich nicht ohne feste Begründung öffentlich vorgebracht hätte, nunmehr mit ihrer oft nur andeutungsweisen Begründung einem größern Publikum zu unterbreiten und hiedurch Proteste hervorzurufen, die — sofern sie sachlich gerechtfertigt sein mögen — Boll selbst gewiss zuerst gegen sich erhoben hätte. Da es ihm leider nicht beschieden war, seine in dieser Schrift ausgesprochenen Gedanken zu völliger Reife durchzuarbeiten, zu beweisen oder zurückzulegen, so mag ich nicht die billige Aufgabe übernehmen, in den Gedankenskizzen des Verstorbenen kritisch zu wählen.

Dieser Abhandlung Boll's hat nun E. du Bois-Reymond einige einleitende Worte und einen Brief von Helmholtz vorangeschickt, welcher Brief sich auf eine Besprechung mit Boll über Gegenstände der betreffenden Abhandlung bezieht; und dieser Brief von Helmholtz enthält jene Hypothese über die Verbindung der lichtperzipierenden Elemente mit den Sehnervenfasern. Ich gebe sie — eine für

1) Du Bois-Reymond's Archiv für Physiologie 1881. Dreizehnte Mittheilung aus dem Laboratorium für vergleichende Anatomie u. Physiologie zu Rom.

uns ganz unbedeutende Auslassung ausgenommen — mit Helmholtz' eigenen Worten. Helmholtz macht die Annahme, „dass die peripherischen Empfindungsfasern . . . ein anastomosirendes Netz bilden, „aus dem nur eine verhältnissmäßig geringe Zahl von zentripetal leitenden Fasern entspringen. Nimmt man an, dass die Erregung jedes peripherischen Punktes¹⁾ sich in dem Netz verbreitet und von den nächst gelegenen zentripetalen Fasern²⁾ stark, von den entferntern schwächer zu den Nervenzentren geleitet werde, so würde die Lokalisation auf Intensitätsabstufungen der Empfindungen benachbarter sensibler Fasern zurückzuführen sein, und dabei könnten für das zwischen den Mündungsstellen von nur drei Fasern liegende Dreieck der empfindenden Fläche viele Hunderte von unterscheidbaren Abstufungen der Gesamtempfindungen hergestellt werden, die den Ortsveränderungen des gereizten Punktes entsprechen. Eine solche Hypothese hatte ich mir längst für den Tastsinn gebildet, um das lückenlose Ineinandergreifen der Empfindungskreise und die feinere Ausbildung der Lokalisation durch die Uebung zu erklären.“

Dass diese Hypothese eine ausreichende Erklärung der großen Ueberzahl der Zapfen über die Fasern enthält, sieht wol jeder auf den ersten Blick. Nichtsdestoweniger glaube ich folgende Argumente vorbringen zu dürfen, welche mir mehr zu gunsten meiner Annahme als der Helmholtz'schen zu sprechen scheinen.

Dass unsere Sehschärfe in der Netzhautperipherie so außerordentlich viel schlechter als im Zentrum ist, lässt sich durch die geringe Anzahl der Zapfen in der Flächeneinheit der Peripherie bei weitem nicht erklären. Ich erkläre es ungezwungen aus dem Umstande, dass in der Peripherie dreißig oder vierzig oder mehr Zapfen nur eine Nervenfaser und ein Lokalzeichen haben, im Zentrum hingegen jeder Zapfen seine eigene Faser hat. Nach Helmholtz müsste man aber annehmen, dass die schlechte Sehschärfe in der Peripherie aus dem Mangel an Uebung herrührt. Dies ist soweit ganz plausibel. Aber dann müsste sich die Schärfe des stark indirekten Sehens durch Uebung auch sehr beträchtlich verbessern lassen, eben bis zu der Grenze hin, die durch die geringere Zapfenzahl gesetzt ist. Dies ist aber nach meiner durch lange Zeit und mit vieler Anstrengung hierauf bedachten Erfahrung keineswegs der Fall. Man erreicht durch alle Uebung nur eine geringe und immerhin zweifelhafte Verbesserung der indirekten Sehschärfe.

Ferner kann man, soviel ich weiß, auch die ganz besondere und eigenthümliche Art der Unsicherheit des Urteils über indirekt Gesehenes, auf welche ich ein besonderes Gewicht lege, nach Helmholtz abermals nur durch Mangel an Uebung erklären. Aber dieser

1) Jedes Zapfens.

2) Sehnervenfasern.

letztere erklärt wol ganz leicht jeden beliebig geringen Grad, aber kaum eine andere Art der Unsicherheit des Urteils. Wie will man es zum Beispiel aus einer andern Hypothese als der meinigen, speziell aus der Helmholtz'schen erklären, dass man, wie ich mich ganz bestimmt überzeugt habe, im stark indirekten Sehen eine sehr kleine Bewegung gewahren kann ohne eine Spur von Urteil über die Richtung der Bewegung?

Schließlich ist aus der Helmholtz'schen Annahme der so scharfe Bewegungssinn der Peripherie neben der geringen absoluten Sehschärfe — soviel ich ermessen kann — gar nicht zu erklären, während dieser merkwürdige Umstand aus meiner Annahme sich ganz von selbst ergibt.

Die Tatsache aber, dass die mikroskopische Anatomie bisher nichts von dem von Helmholtz angenommenen Netze hat entdecken können, darf nicht gegen seine Annahme geltend gemacht werden; denn das Mikroskop hat uns überhaupt noch nichts über die Verbindung der Fasern mit den Zapfen gelehrt, und somit ist einstweilen jede Annahme hierüber eben so berechtigt, wie jede andere.

Eine hierher gehörige Frage ist die nach der Sehschärfe für farbige Objekte; denn alle bisher erwähnten Versuche über die Sehschärfe bezogen sich auf Objekte, an denen weiße mit schwarzen Stellen abwechselten. An solchen Objekten war eine befriedigende Uebereinstimmung zwischen der Sehschärfe und der Feinheit des Zapfenmosaik in der Fovea centralis konstatiert worden. Wie sich diese Verhältnisse gestalten, wenn die zur Ermittlung der Sehschärfe dienenden Objekte farbiger Natur sind, ist eine von den Fragen, mit welchen sich eine vor vier Jahren erschienene Abhandlung E.v.Brück's¹⁾ beschäftigt.

Der uns hier zunächst interessirende Teil dieser Abhandlung verfolgt einen Gedankengang, dessen Basis die Young-Helmholtz'sche Theorie²⁾ ist. Diese nimmt bekanntlich drei verschiedene Arten von lichtempfindlichen Elementen an, von denen jede durch Licht von einer bestimmten Wellenlänge oder Farbe stark, durch anderes Licht aber schwach erregt wird. Gleichzeitige Erregung aller drei Arten von Endorganen in bestimmtem Intensitätsverhältnisse bringt in uns die Empfindung von Weiß hervor, während die ausschließliche Erregung von Endorganen, welche für ein Licht von bestimmter Wellenlänge am empfindlichsten sind, in uns die Empfindung der dieser Wellenlänge entsprechenden Farbe hervorruft.

1) Ueber einige Konsequenzen der Young-Helmholtz'schen Theorie. I. Abhandlung. Wiener akad. Sitzungsberichte. LXXX. Bd. III. Abt.

2) Vergl. meine Darstellung derselben in Band I dieser Zeitschrift S. 499 —513. „Ueber die Theorien der Farbenwahrnehmung.“

v. Brücke, welcher, wie wir es auch im Verlaufe dieser Darstellung getan haben, die Zapfen der Netzhaut als die einzigen das Sehen vermittelnden lichtperzipirenden Endorgane des optischen Apparates ansieht, weist nun zunächst auf zwei mögliche Einrichtungen hin.

Es können nach ihm entweder in jedem Zapfen drei Elemente vereinigt sein, deren jedes für eine der drei oben erwähnten Lichtarten eine charakteristische Empfindlichkeit hat — oder es kann jeder Zapfen als Ganzes für eine der drei Lichtgattungen empfindlich sein. Im letztern Falle wäre dann wieder die nächstliegende Voraussetzung, dass ein Drittel aller Zapfen für rotes Licht, ein anderes Drittel für grünes, das letzte für violettblaues Licht empfindlich ist.

In ersten Falle müsste aber die Sehschärfe für Objekte, die aus verschiedenfarbigen Teilen bestehen, eben so groß als für solche sein, welche aus weißen und schwarzen Teilen bestehen. Dies ist leicht einzusehen. Wir haben ja schon bemerkt, dass die Sehschärfe von der Anzahl der lichtempfindlichen Elemente in der Flächeneinheit der Netzhaut abhängt. Da nun nach Brücke's erstem Falle jeder Zapfen für alle Farben empfindlich ist, so gibt es auf einem bestimmten Areale der Netzhaut ebenso viele für eine beliebige Farbe empfindliche Punkte, als es überhaupt lichtempfindliche Punkte in diesem Areale gibt, und somit wird die Sehschärfe für farbige und für schwarzweiße Muster dieselbe sein müssen.

Im zweiten Falle aber kann nach v. Brücke die Sehschärfe für bloße Farbenunterschiede nur etwa $\frac{3}{5}$ von der Sehschärfe für schwarzweiße Muster, also für Helligkeitsunterschiede betragen. Dies wird durch beistehende Zeichnung ebenfalls leicht eingesehen werden. Hier stellen die einfachen Punkte rot empfindende Zapfen, die von einem kleinen Kreise eingeschlossenen blauviolett empfindende und die kleinen Kreuze grün empfindende Zapfen vor. Wie man sieht, ist hier die Annahme gemacht, dass die Zapfen in regelmäßigster Anordnung auch bezüglich ihrer besondern Farbenempfindlichkeit gestellt sind.

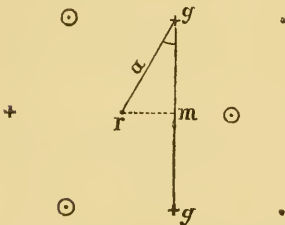


Fig. 1.

Für weißes Licht, für welches alle Zapfen erregbar sind, ist die Sehschärfe gegeben durch den geringsten Abstand zweier Zapfen von einander, also durch die Länge a der Linie rg .

Für grünes Licht aber ist die Sehschärfe gegeben durch den geringsten Abstand zweier grün empfindender Zapfen, denn die andern Zapfen werden durch dasselbe kaum merklich erregt bei den Lichtstärken, für welche diese Betrachtung überhaupt einen Sinn hat. Der geringste Abstand zweier für dasselbe Licht — hier für grünes — erregbaren Zapfen ist aber gleich der Linie gg . Die Länge gg ist

gleich zweimal der Länge gm. Da der Winkel bei g der halbe Winkel eines gleichseitigen Dreieckes ist, so beträgt er 30° und gm ist $a \cdot \cos 30^\circ$, folglich $gg = 2 a \cos 30^\circ$.

Die Sehschärfe für weißes Licht war gemessen durch a, die für grünes durch $2 a \cdot \cos 30^\circ$, die beiden verhalten sich also zu einander umgekehrt, wie 1 zu $2 \cos 30^\circ$, denn die Sehschärfe ist umso größer, je kleiner die Distanz der Zapfen ist, durch die wir sie messen. Obiges Verhältniss ist aber ziemlich nahe gleich dem Verhältnisse von 3 zu 5. Wenn also die zweite Annahme v. Brücke's die richtige sein soll, so muss die Sehschärfe für schwarzweiße Muster ungefähr $1\frac{2}{3}$ mal so groß sein, als die für farbige. In Wirklichkeit hat sich nun bei zahlreichen in dieser Richtung angestellten Versuchen, an welchen sich außer v. Brücke selbst noch andere Beobachter beteiligten, das genannte Verhältniss mit aller zu erwartenden Genauigkeit als das mittlere herausgestellt.

Diese zu erwartende Genauigkeit ist nun allerdings keine sehr große, und zwar aus folgenden Gründen.

Erstens müssen, wenn die angenommenen Distanzen ihre Berechtigung haben sollen, die zwischenliegenden Zapfen merklich unerregt bleiben, das heisst: die zur Prüfung verwendeten Farben müssen mit den physiologischen Grundfarben der Young-Helmholtz'schen Theorie merklich übereinstimmen, welcher Bedingung aus vielen hier nicht zu erörternden Gründen schwer oder gar nicht zu genügen ist.

Zweitens aber müssen bei der Prüfung der Sehschärfe für Farben wirklich bloße Farbenunterschiede und nicht auch gleichzeitig Helligkeitsunterschiede dem Auge dargeboten werden. Gleiche Helligkeiten verschiedener Farben herzustellen ist aber eine Aufgabe, die nicht nur eine sehr beschränkte Lösbarkeit, sondern überhaupt nur einen sehr beschränkten Sinn hat — Umstände, welche von v. Brücke in dieser, sowie besonders in einer zweiten Abhandlung¹⁾, über die nächstens referirt werden soll, sehr genau erwogen worden sind.

Soviel haben die Versuche v. Brücke's jedenfalls sichergestellt, dass, wenn man die Zapfen als die lichtperzipirenden Elemente ansieht und sich der Young-Helmholtz'schen Hypothese anschließt, die weitere Annahme unausweichlich ist: dass es dreierlei Zapfen gibt, von denen jede Art für eine der drei Grundfarben erregbar ist.

In diesem Aufsätze, in welchem wir uns die Aufgabe gestellt haben, die unmittelbaren Konsequenzen der Annahme, dass die Zapfen die eigentlich lichtempfindlichen Elemente sind, zu entwickeln und zu prüfen, muss noch eines Phänomenes gedacht werden. Es ist dieses Phänomen von Helmholtz entdeckt und von ihm aus der anatomi-

1) Ueber einige Konsequenzen der Young-Helmholtz'schen Theorie. II. Abhandlung. Wiener akad. Berichte LXXXIV. Bd. III. At. 1881.

sehen Anordnung der Zapfen und aus ihrer physiologischen Funktion als lichtperzipierende Elemente erklärt werden. Helmholtz's schöne Idee hat allgemeinen Anklang gefunden und seine klassische Darstellung ist in viele Arbeiten aufgenommen worden, so auch in die oben erwähnten von Claude du Bois-Reymond und von Franz Boll. Auch hier soll zunächst Helmholtz's Gedanke mit seinen eigenen Worten wiedergegeben werden. Bei Besprechung der Erscheinungsweise von Stabgittern, die sich in relativ großer Entfernung vom Auge befinden, gibt Helmholtz¹⁾ folgende Beschreibung und Abbildung.

„Bei diesen Versuchen bemerkte ich eine auffallende Formveränderung der geraden hellen und dunkeln Linien. Die Breite jedes hellen und jedes dunkeln Streifen des von mir gebrauchten Gitters betrug $13/24 = 0,4167$ mm. In dem Abstand von 1,1 bis 1,2 Meter fing die Erscheinung an sichtbar zu werden. Das Gitter bekam etwa das Ansehen wie in Fig. 102 A (s. d. nebenstehende Fig. 2 A), die weißen Streifen erschienen zum Teil wellenförmig gekrümmt, zum Teil perlschnurförmig mit abwechselnd dickern und dünnern Stellen. Es seien in Fig. 102 (2 B) die kleinen Sechsecke Querschnitte der Zapfen des gelben Flecks, a, b und c drei optische Bilder von den gesehenen Streifen; diese sind

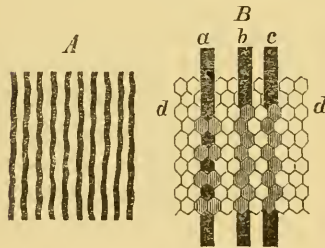


Fig. 2.

oberhalb dd in ihrer wirklichen Form dargestellt, unterhalb dd aber sind alle Sechsecke, deren größere Hälfte schwarz war, ganz schwarz gemacht, deren größere Hälfte weiß war, ganz weiß, weil in der Empfindung immer nur die mittlere Helligkeit jedes Elements wahrgenommen werden kann. Man sieht, dass dadurch in der untern Hälfte von Fig. 102 (1) B ähnliche Muster entstehen wie in A.“

Gegen diese Erklärungsweise des sehr auffallenden Phänomens möchte ich mir nun einige Einwendungen erlauben²⁾.

Warum erscheint nicht jede gut fixirte und scharf gesehene geradlinige Grenze zwischen zwei Farben oder zwei Helligkeiten gewellt? Und wie ist es zu verstehen, dass man Details am Rande eines gewellt erscheinenden Gitterstabes noch erkennt, welche feiner sind als die Wellenfigur selbst? Ich werde im weitem Verlaufe dieser Darstellung die Bedingungen mittheilen, unter denen man die Stäbe und

1) H. Helmholtz, Handbuch der physiologischen Optik, S. 217.

2) Die nun folgende Darstellung ist meiner Abhandlung: „Physiologisch-optische Notizen, 2. Mitteilung“ Wiener akad. Berichte LXXXVI. Bd. III. Abt. 1882, entnommen.

Zwischenräume eines Gitters, welches aus feinsten Laubsägeblättern zusammengesetzt ist, deutlich wellenförmig und dabei doch noch die Zähnelung mit einem solchen Grade von Deutlichkeit sieht, dass man wenigstens mit Leichtigkeit angeben kann, nach welcher Seite die Zähne sehen — obwohl die letztern ein in jeder Beziehung feineres Muster bilden als die Wellen. — In Wirklichkeit ist die Bedingung, dass das Netzhautbild des Gitters von derselben Feinheit sei wie die Zapfenmosaik, gar keine Bedingung für das Gewellter-scheinen des Gitters; und in Wirklichkeit erscheint allerdings jede geradlinige Grenze zwischen zwei Farben oder Helligkeiten gewellt, sobald sie unter die wahren Bedingungen des Versuches gebracht wird. Ehe ich zur Aufzählung meiner übrigen Einwendungen gegen die von Helmholtz gegebene Erklärung übergehe, will ich jene Bedingung namhaft machen, welche ich für die wahre Bedingung des Versuches halte.

Jedes Gitter, jeder Stab, jeder geradlinige Rand erscheint gewellt, sobald sein Netzhautbild — von welcher Größe es immer sei — mit einer mäßigen Geschwindigkeit über die Netzhaut hingeleitet.

Man zeichne sich irgend ein Stabgitter auf einen Streifen Papier, etwa indem man mit der Reißfeder eine Schar paralleler Linien zieht, und wickle das Papier so um den Zylinder eines Kymographions, dass die Streifen vertikal stehen. Ich habe mich gelegentlich jener im Handel vorkommenden Schreibunterlagen bedient, welche mit dicken äquidistanten Linien bedeckt sind und vielfach verwendet werden, um Zeilenlänge und -Abstand regelmäßig zu machen. Besonders mit einer solchen rastrirten Unterlage, bei welcher die Dicke der schwarzen Linien ca. 1,6 mm, die Breite der weißen Streifen aber ca. 5,5 mm betrug, habe ich einen großen Teil der im folgenden zu beschreibenden Versuche angestellt.

Ist der mit vertikalen Linien bedeckte Streifen um die Trommel des Kymographions befestigt, so setzt man sich in bequemer Sehweite vor die gut beleuchtete Seite derselben und lässt sie durch das Laufwerk des Apparates drehen. Die schwarzen Streifen erscheinen nach wie vor geradlinig. Bringt man nun aber vor der Trommel auf einem eigenen Stativ ein kleines ruhendes Fixationszeichen an und fixirt es gut, während sich die Streifen hinter ihm vorüberbewegen, so erscheinen letztere im ganzen Felde des direkten Sehens wellenförmig verkrümmt. Dieses Phänomen tritt, wie gesagt, immer ein; es ist aber deutlicher und wird von Ungeübten leichter bemerkt, wenn für das Muster und die Umdrehungsgeschwindigkeit gewisse Verhältnisse nicht zu weit überschritten werden. Bei einer Breite der Streifen von etwa 7 mm, der Intervalle von etwa 1,5 mm und einer Geschwindigkeit von beiläufig 15—20 mm in der Sekunde ist das Phänomen, aus einer Entfernung von 30—40 cm betrachtet, so in die

Augen fallend, dass es nicht leicht von jemand unbemerkt bleiben wird. Es müsste denn eine des Fixirens vollkommen unfähige Person sein, und solcher Menschen gibt es allerdings mehr als man glaubt. Man überzeugt sich bei dieser Anordnung des Versuches leicht davon, dass man die Wellen nur in jenen Momenten sieht, in denen die Fixation gut ist; sobald man mit dem Auge den sich bewegenden Linien folgt, erscheinen diese wieder einfach geradlinig. Bei einiger Uebung im Beobachten dieses Phänomenes wird man desselben sehr häufig gewahr — sobald nur einigermaßen die Bedingung des Versuches vorhanden ist. So habe ich z. B. die armdicken Stäbe des kolossalen Gitters vor St. Peter in Rom, in der Loggia in 2 Schritt Entfernung vor ihnen stehend, deutlich wellenartig gekrümmt gesehen, als ich die Spitze meines Spazierstockes quer in Augenhöhe an ihnen vorüberführte und dieselbe mit den Augen fixirte.

Dass die von Helmholtz an entfernten feinen Gittern beobachtete Erscheinung mit der von mir an bewegten Gittern von beliebiger Größe und Entfernung beobachteten identisch ist, scheint allerdings noch eines Beweises bedürftig. Ich finde denselben aber in folgenden Umständen.

Die Erscheinungsweise des Phänomenes ist in beiden Fällen ganz die gleiche — es ist mir nicht gelungen, irgend einen Unterschied in dem Charakter der Wellen aufzufinden.

Das Auftreten der Erscheinung bei der Helmholtz'schen Anordnung lässt sich sofort unterdrücken, sobald es gelingt, die Bedingung, welche sich nach meiner Anordnung als für das Zustandekommen der Erscheinung maßgebend herausgestellt hat, zu eliminiren. Sieht man also die Stäbe eines Gitters nur mehr unter Gesichtswinkeln von ca. $1'$, so verschwindet das Wellenphänomen in den Zeiten absoluter Fixation des Blickes oder in den Zeiten, während welcher die Blickbewegung den Stäben merklich parallel ist.

Die Meinung, dass man die Wellen nur dann sieht, wenn die Netzhautbilder so fein sind wie die Zapfenmosaik, hat sich offenbar auf folgende Weise gebildet. Solange man ein Gitter mühelos deutlich sieht, hat man gar keine Veranlassung, das Auge regelmäßig quer zu den Stäben zu bewegen; das Auge findet an den deutlich gesehenen Linien hinlängliche Anhaltspunkte zum Fixiren und macht höchstens einigermaßen regelmäßige Bewegungen in der Richtung der Linien. Erst wenn bei zunehmender Entfernung die Linien anfangen undeutlich zu werden, hören sie auf, gute Fixationsobjekte für das beobachtende Auge abzugeben, und dieses schwankt nun an einem keine Anhaltspunkte darbietenden Objekte nach allen Richtungen umher, wobei jedesmal, wenn sich die Richtung der Augenbewegung mit der der Stäbe unter einem etwas größern Winkel schneidet, die Wellenfigur erscheint.

Ebenso wie die Forderung der Kleinheit der Netzhautbilder muss

ich auch die an demselben Orte ausgesprochene Forderung einer genauen (nötigenfalls durch Brillen zu unterstützenden) Akkomodation des Auges für die Entfernung des Gitters für unwesentlich halten. Arbeitet man unter den von Helmholtz angegebenen Bedingungen, dann ist natürlich scharfe Einstellung des Auges unerlässlich, da ja unter diesen Verhältnissen bei ungenauer Einstellung überhaupt keine Linien, also auch keine gewellten, gesehen werden; macht man aber den Versuch mit sich bewegendem Gitter und fixirendem Auge, dann kann das Fixationszeichen sehr viel näher am Auge liegen als das Gitter, ohne dass die Erscheinung an Deutlichkeit abnimmt; ja ein gewisser Grad von Ungenauigkeit der Akkomodation ist ihrem Zustandekommen sogar günstig. So sehe ich die Wellen z. B. sehr schön, wenn die Entfernung des sich bewegenden Gitters von einem meiner (emmetropischen) Augen 400 mm, die Entfernung des Fixationszeichens vom Auge hingegen 280—320 mm beträgt.

Wie eine sehr einfache Ueberlegung ergibt, ist auch die Tatsache, dass das Vorhandensein so beträchtlicher Zerstreungsbilder, wie sie unter den zuletzt besprochenen Verhältnissen auftreten, die Erscheinung keineswegs behinderte, jenem Erklärungsversuche nicht günstig, welcher sich auf die Zapfenmosaik beruft. Absolut unvereinbar mit dieser Erklärung sind aber die Resultate der Messung (oder besser Schätzung) der Dimensionen des Wellenphänomenes.

Unter Zugrundelegung der Helmholtz'schen Annahme würde sich ergeben, dass die Länge der Wellen der doppelten Breite und die Höhe derselben (vom höchsten bis zum tiefsten Punkte) der halben Breite eines Zapfens gleich sein muss; es würde sich danach für die Länge einer Welle ein Gesichtswinkel von ungefähr $2'$, für ihre Höhe ein Gesichtswinkel von ungefähr $30''$ ergeben.

Wie groß ist nun der Gesichtswinkel, unter welchem die Wellen wirklich erscheinen?

Um diese Frage zu beantworten habe ich zwischen dem Auge und der Kymographiumtrommel, ziemlich nahe an letzterer, einen schwarzen Schirm angebracht, in welchem sich ein Fenster von etwa 5 cm Breite und 2 cm Höhe befand.

Das Fixationszeichen war in der Mitte des Fensters angebracht, und man sah durch letzteres auf die sich langsam vorbei bewegenden Gitterstäbe hin.

Es wurde nun durch möglichst sorgfältige Schätzung zu bestimmen gesucht, wieviel ganze Wellen auf der durch das Fenster gesehenen Länge eines Stabes sich befanden — eine Aufgabe, welche weder leicht noch angenehm und gewiss nicht sehr genau zu lösen war.

Sowie man sich anstrengt die Wellen auf dem Stabe zu zählen, entwickelt sich natürlich die Tendenz diesem mit dem Blicke zu folgen; und sobald man dieser Tendenz nachgibt, verschwinden augenblicklich die Wellen. Nichtsdestoweniger war die Uebereinstimmung

unter meinen Resultaten eine für den nächsten Zweck ausreichende und der Wert meiner Schätzungen wurde für mich noch wesentlich durch den Umstand erhöht, dass einige Schätzungen, welche H. Hofrath v. Brücke und H. Prof. Sigm. Exner für mich vorzunehmen die Güte hatten, sehr gut mit den meinigen übereinstimmten.

Um ein Beispiel zu geben, will ich anführen, dass ich an einem 630 mm von meinem Auge entfernten Gitter auf jedem der 18 mm langen Stäbe 6 ganze Wellen zählte. Hieraus ergibt sich ein Gesichtswinkel von etwa $\frac{1}{4}^\circ$ für die Welle — und die Tatsache, dass eine Welle auf der Netzhaut ungefähr 15 Zapfen bedeckt. Dies aber scheint mir jede Möglichkeit, die Wellen aus der Zapfenmosaik zu erklären, auszuschließen.

Zahlen, welche zu ganz ähnlichen Resultaten führten, erhielt ich nun bei allen in dieser Richtung angestellten Beobachtungen, wobei die Entfernung des Auges vom Gitter, die Länge des sichtbaren Teiles der Stäbe, ihre Breite, die Winkelgeschwindigkeit ihrer Bewegung und insofern auch die Methode der Beobachtung variiert wurde, als auch in einigen Fällen ruhende Gitter aus einiger Entfernung betrachtet wurden und die Anzahl der Wellen abgeschätzt wurde, welche (infolge der Augenbewegungen) auf jedem Stabe sichtbar wurden.

Die auf diese verschiedenen Arten erhaltenen Zahlen variierten um das oben angegebene Mittel in scheinbar unregelmäßiger Weise und um Beträge, welche aus der Unsicherheit solcher Abschätzungen vollkommen erklärt werden. Die geringsten Wellenlängen, welche bei absichtlich nach dieser Richtung übertriebener Schätzung und unter den ungünstigsten Umständen erhalten wurden, übertrafen immer noch um ein Vielfaches jene Länge, welche ein Postulat der Erklärung des Phänomenes aus der Zapfenmosaik ist.

Ich will hier bloß noch anmerken, dass bei Beobachtungen aus größerer Entfernung die geschätzten Werte der Wellenlängen im allgemeinen geringer ausfielen, als bei geringerer Distanz, ohne dass ich für diesen Umstand irgend einen Grund anzuführen vermöchte.

Die Höhe der Wellen versuchte ich entweder so zu schätzen, dass ich sie an dem entwickelten Phänomene mit der Breite der gewellten Streifen verglich; oder so, dass ich eine möglichst vollkommene Zeichnung von dem Phänomen anfertigte, dieselbe wiederholt korrigierend mit letzterm verglich und dann an der Zeichnung (unter gehöriger Reduktion auf die Entfernung) die gesuchte Größe maß. Auf diese Weise erhielt ich abermals untereinander mit hinreichender Genauigkeit übereinstimmende Werte, deren kleinster, 2,5 Zapfenbreiten für die Höhe der Welle, ebenfalls mit der Helmholtz'schen Erklärung, welche eine Höhe der Wellen von $\frac{1}{2}$ Zapfenbreite bedingen würde, in keinen Einklang zu bringen ist.

Ich habe nun verschiedene Versuche gemacht, das Phänomen auf

eine befriedigende Weise zu erklären — doch ist mir dieses bis jetzt nicht gelungen.

Von den Formelementen der Netzhaut würden als die breitesten die Zellen des Pigmentepithels¹⁾ in betracht kommen, doch reichen selbst die Durchmesser dieser Gebilde zur Erklärung des Gesichtswinkels, unter welchem die Wellen erscheinen, nicht ganz aus. Doch könnte man sich, wenn nur sonst ein ausreichender Grund vorläge, den Pigmentzellen eine derartige Funktion beim Sehen zuzuschreiben, in Erwägung der großen Unsicherheit in der Ermittlung dieses Gesichtswinkels immerhin selbst dazu entschließen anzunehmen, man habe denselben durchgehends noch einmal so groß geschätzt, als er in Wirklichkeit ist — eine Annahme, die notwendig wäre, um die Erscheinung unter der Voraussetzung zu erklären, dass die Zellen des Pigmentepithels, „Sehelemente“ (Boll) sind. Boll hat nämlich in jener mehrfach zitierten Abhandlung Gründe für die Anschauung beizubringen versucht, dass nicht nur die Zapfen, sondern auch die Stäbchen und die Pigmentzellen lichtempfindliche Elemente (Sehelemente) sind.

Uebrigens ist es, um das Pigmentepithel zur Erklärung des Phänomenes heranzuziehen, nicht gerade notwendig, dasselbe für lichtperzipirend zu halten in der Art, wie wir die Zapfen für lichtperzipirend halten. Es würde zum Beispiel vollkommen ausreichen anzunehmen, dass sich in jeder Pigmentzelle, sobald dieselbe an einem kleinen Teile ihrer Oberfläche von Licht getroffen wird, ein chemischer Prozess abzuspielen beginnt, der sich mit sehr großer Geschwindigkeit über die ganze Zelle verbreitet und der auf irgend eine Weise die vor dieser Pigmentzelle gelegenen Zapfen beeinflusst²⁾.

Allerdings würde eine derartige Einrichtung eigentlich einen Apparat zur Herabsetzung der Sehschärfe darstellen, aber es ist ja nicht ausgeschlossen, dass die Rückwirkung vom Epithel auf die Zapfen für gewöhnlich eine so schwache ist, dass sie nur unter besonders günstigen Verhältnissen bemerkbar wird — wie hier bei Bewegung des Bildes auf der Netzhaut, wobei ein steter periodischer Wechsel zwischen Erregung und Ruhe für jede Zelle stattfindet.

Ohne auf die Verfolgung dieses Gedankens weiter einzugehen, und indem ich einige andere entschieden unglückliche Erklärungsversuche ganz übergehe, will ich nur noch einer Idee Erwähnung tun, von der ich mir durch längere Zeit schmeichelte, sie würde zu einem Verständniss der Erscheinung führen.

Man denke sich nahe vor einem Schirme, auf welchem ein opti-

1) Vergl. Franz Boll, Thesen und Hypothesen zur Licht- und Farbenempfindung. Arch. f. [Anat. u.] Physiologie 1881.

2) Vgl. die Darstellung W. Kühne's von der Tätigkeit des Pigmentepithels beim Sehen in dessen „Chemische Vorgänge in der Netzhaut“. Hermann's Handb. der Physiologie III. Bd. 1. Teil.

sches Bild aufgefangen wird, parallel mit ihm ein Netz mit rundlichen Maschen aufgestellt. Die Fäden des Netzes bestehen aus dicken durchsichtigen Zylindern, deren Brechungsindex sich nur wenig von dem des umgebenden Mediums unterscheidet. Das Bild eines Stabgitters, welches auf den Schirm fällt, wird durch das vorgestellte Netz verzerrt werden, und zwar werden die Stäbe durch die schief zu ihrer Richtung gestellten Zylinder mehrfach gebogen und geknickt erscheinen. Ein solches Netz ist nun vor der lichtperzipirenden Schichte der Netzhaut in Form ihres Blutgefäßsystemes aufgespannt, und man kann allerdings an eine solche Beeinflussung des Bildes seitens der Gefäße durch Brechung, Biegung oder Reflexion denken.

Die Größe der Maschen des Kapillarnetzes in meinen Augen würde ganz gut mit dem Gesichtswinkel des Wellenphänomenes stimmen, aber es dürften die Stäbe, wenn diese Erklärung das Richtige getroffen haben sollte, in unmittelbarer Umgebung des Fixationspunktes nicht gewellt, sondern sie müssten gerade erscheinen, da bekanntlich die Stelle des deutlichsten Sehens auf der Netzhaut gefäßlos ist. Vielleicht ist aber diese Stelle so klein, dass dieses kurze gerade Stückchen der Beobachtung entgeht, besonders bei den schwierigen Umständen, unter denen diese vorgenommen wird. Ich habe also die Größe der gefäßlosen Stelle in der Netzhaut meines rechten Auges bestimmt, und zwar auf folgende Weise.

Ich blickte in das helle leere Gesichtsfeld eines Mikroskopes unter beständiger Bewegung meines Kopfes. Das auf diese Weise hervorgerufene äußerst scharfe Bild¹⁾ der Blutgefäße in der Netzhaut wurde mittels eines auf das Okular aufgesetzten Zeichenprismas auf eine in gemessener Entfernung aufgestellte Papierfläche projiziert und die gefäßlose Stelle mit verschiedenen großen, auf das Papier gezeichneten Kreisen dadurch verglichen, dass man sie der Reihe nach mit den Kreisen zur Deckung zu bringen suchte. Aus der Größe des passenden Kreises und seiner Entfernung wurde dann der Gesichtswinkel, unter dem die gefäßlose Stelle gesehen wird — und folglich auch sieht — bestimmt, und zwar bei mir etwa gleich 85'. Auf der gefäßlosen Stelle haben folglich 4—6 ganze Wellen des Phänomenes Platz, und ich glaube ganz bestimmt sagen zu dürfen, dass es mir nicht entgangen wäre, wenn das Phänomen in solcher Ausdehnung gerade an der Stelle des deutlichsten Sehens gefehlt hätte. Demnach habe ich auch diese Erklärung wieder fallen gelassen.

So bin ich denn in der unerquicklichen Lage, die Richtigkeit der Erklärung der Helmholtz'schen Wellenphänomenes aus der Zapfenmosaik bestreiten zu müssen, ohne an die Stelle dieser Erklärung eine andere setzen zu können.

Ernst von Fleischl (Wien).

1) Vergl. Helmholtz, physiologische Optik, S. 161. Fleischl, physiologisch-optische Notizen, erste Mitteilung II. diese Berichte LXXXII. Bd. III. Abt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1883-1884

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Fleischl Ernst von Marxov

Artikel/Article: [Zur Anatomie und Physiologie der Retina. \(Schluss.\) 331-346](#)