

Über die Funktion der Netzhautstäbchen.

Von

J. VON KRIES.

I.

Unter den Erscheinungen, welche den Gegenstand der folgenden Erörterungen bilden, ist die am längsten bekannte diejenige, welche neuerdings gewöhnlich unter dem Namen des „PURKINJESCHEN Phänomens“ aufgeführt wird. Ich zitiere hier die Beschreibung, welche HELMHOLTZ in der ersten Auflage seiner *Physiologischen Optik* davon giebt. (S. 317.)

„Wenn ein rotes und ein blaues Papier bei Tageslicht gleich hell aussehen, so erscheint bei Einbruch der Nacht das blaue heller, das rote oft ganz schwarz. Ebenso findet man, daß in Gemäldegalerien bei sinkendem Abend (einen trüben Himmel und fehlende Abenddämmerung vorausgesetzt) die roten Farben zuerst schwinden, die blauen am längsten sichtbar bleiben. Und in der dunkelsten Nacht, wenn alle anderen Farben fehlen, sieht man noch das Blau des Himmels. Noch auffallender habe ich diese Erscheinungen gefunden, wenn man prismatische Farben benutzt. Wenn man den im vorigen Paragraphen beschriebenen, in Figur 125 dargestellten Apparat zur Mischung von Spektralfarben benutzt und vor das Feld, welches mit den beiden Farben beleuchtet ist, ein senkrechtes Stäbchen hält, so wirft dieses zwei verschiedenfarbige Schatten. Da nämlich die beiden farbigen Lichter in verschiedener Richtung, nämlich von den beiden Spalten des letzten Schirmes (s. Fig. 125) her, auf das erleuchtete Feld fallen, so entwirft jedes den betreffenden Schatten in verschiedener Richtung. Wäre also z. B. Violett und Gelb gemischt, so würden wir einen Schatten haben, der nicht vom Violett, wohl aber vom Gelb beleuchtet ist, uns also gelb erscheint, einen anderen, der nicht vom Gelb, wohl aber vom Violett beleuchtet ist, uns violett erscheint,

während der Grund weiß oder weißlich wäre. Macht man nun den Spalt des Schirmes breiter, welcher das Violett durchläßt, so wird das Violett, also auch der violette Schatten lichtstärker, und man kann durch eine passende Regulierung der beiden Spalten leicht bewirken, daß der violette Schatten dem Auge ebenso hell erscheint, wie der gelbe. Wenn man nun den einfachen Spalt des ersten Schirmes, durch welchen das vom Heliostaten reflektierte Licht zum Prisma tritt, erweitert oder verengert, so verstärkt oder schwächt man die ganze Lichtmasse, die in den Apparat tritt, und zwar alle ihre einzelnen farbigen Lichter in gleichem Verhältnisse, so auch in gleichem Verhältnisse das Licht des gelben und violetten Schattens. Dabei ergibt sich, daß schon bei einer geringen Verstärkung des Lichtes das Gelb stärker, bei einer geringen Schwächung das Gelb schwächer als das Violett erscheint.“

Man bemerkt, und es sei darauf hier gleich ausdrücklich hingewiesen, daß die Beobachtung hier ganz und gar auf eine Helligkeitsvergleichung verschiedenfarbiger Lichter gegründet wird. Daß bei der Herabsetzung der Lichtstärke auch Veränderungen der Farbe, insbesondere der Sättigung, eintreten, war allerdings bekannt. Doch war nicht gerade in diesem Zusammenhange davon Notiz genommen worden.

In zwei wichtigen Beziehungen wurde unsere Kenntnis der einschlägigen Verhältnisse durch die Untersuchungen von HERING und HILLEBRAND¹ erweitert. Sie zeigten nämlich, daß ein sehr lichtschwaches Spektrum von dem gut dunkeladaptierten Auge vollkommen farblos gesehen wird und dabei in einer Helligkeitsverteilung, welche von der gewöhnlichen, dem lichtstarken Spektrum eigentümlichen, sich sehr auffällig unterscheidet, so zwar, daß das Helligkeitsmaximum gegen das brechbarere Ende verschoben ist, das rote Ende unter Umständen ganz unsichtbar sein kann, durchweg, wie man kurz sagen kann, in einem Paar ungleicher Farben von gleicher Helligkeit bei übereinstimmender Abschwächung eine Begünstigung des kürzerwelligen Lichtes eintritt. Die Beobachtung schließt, wie man sieht, das „PURKINJESCHE Phänomen“

¹ HILLEBRAND, Über die spezifische Helligkeit der Farben (mit Vorbemerkungen von E. HERING). *Sitzungsber. d. Wien. Akad. Math.-naturw. Kl. XCVIII. Abt. 3. S. 70. 1889.*

ein, geht aber über die frühere Kenntnis der Erscheinung, wie gesagt, in zwei Punkten hinaus. Erstens nämlich durch die Auffindung der Thatsache, daß bei der Verwendung sehr geringer Lichtstärken, bei denen die Begünstigung der kurzwelligen Lichter am auffälligsten ist, keine Farben mehr gesehen werden, sondern selbst die homogenen Lichter des Spektrums farblos erscheinen. Man konnte daher diese, den geringsten Lichtstärken eigentümliche Helligkeitsverteilung, wie es HERING und HILLEBRAND thaten, als Ausdruck der Lichtwirkung auf die schwarzweiße Sehsubstanz annehmen, welche rein zum Ausdruck kommt, solange die Reizwerte auf die „farbigen Sehsubstanzen“ unter der Schwelle bleiben, während bei höheren Intensitäten die Helligkeitsverteilung sich durch die Mitwirkung der farbigen Bestimmungen modifiziert. Das Helligkeitsverhältnis verschiedenfarbiger Lichter ändert sich, kann man also im Sinne HERINGS und HILLEBRANDS sagen, mit Herabminderung der Intensität, und zwar in genauem Zusammenhange mit der anderen Erscheinung, daß hierbei die farbigen Bestimmungen immer mehr zurücktreten und schließlich die farblose Helligkeitsempfindung allein zurückbleibt. Der andere wichtige Punkt war der, daß die Erscheinung durch Dunkeladaptation des Auges ungemein viel deutlicher wird, und daß namentlich die Erscheinung des farblosen lichtschwachen Spektrums bei hochgradiger Dunkeladaptation in einer Deutlichkeit und Schönheit heraustritt, von der Beobachtungen mit weiß-ermüdetem Auge gar keine Vorstellung geben.

Die letzte Vervollständigung in unserer Kenntnis dieser Erscheinungen wurde dann in der Hauptsache durch Beobachtungen von KÖNIG,¹ zum Teil auch durch solche von mir selbst gegeben; über letztere habe ich an anderer Stelle² kurz berichtet, wo auch bereits die in der gegenwärtigen Arbeit zu entwickelnden Schlussfolgerungen skizziert sind. Einen Teil der dort berührten Versuche will ich hier an geeigneter Stelle wiederum anführen, auf einige gedenke ich erst bei einer späteren Gelegenheit wieder zurückzukommen. — KÖNIG teilte

¹ A. KÖNIG, Über den menschlichen Sehpurpur und seine Bedeutung für das Sehen. *Sitzungsber. d. Berl. Akad.* 1894. S. 577.

² v. KRIES, Über den Einfluß der Adaptation auf Licht- und Farbeempfindung und über die Funktion der Stäbchen. Freiburg i. Br. 1894. (Abdruck aus den *Ber. d. Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. Br.* Bd. IX.)

nämlich mit, daß diejenige Erscheinung, welche seit den Beobachtungen von HERING und HILLEBRAND als vorzugsweise wichtig gelten konnte, das Farbloserscheinen schwachen Lichtes von nicht zu großer Wellenlänge, nicht mehr zu bemerken sei, sobald es sich um kleine leuchtende Felder handelt, deren Bild vollständig in die Fovea centralis fällt. Hier werde vielmehr mit alleiniger Ausnahme von einem Gelb (etwa $580 \mu\mu$ Wellenlänge) jeder Lichtpunkt, sobald er überhaupt wahrnehmbar sei, auch sogleich in seiner Farbe erkannt. Ich kann mich dem in der Hauptsache nur anschließen. Wenigstens unterliegt es auch für mich gar keinem Zweifel, daß das Auseinanderrücken der Helligkeits- und der Farbenswellen, wie es beim dunkel adaptierten Auge und Beteiligung peripherer Netzhautpartien so leicht und charakteristisch zu sehen ist, bei genau fixierten kleinen Objekten gänzlich fehlt. Ob ein Spatium des Farbloserscheins für das Zentrum überhaupt gar nicht oder in einem ganz minimalen Umfange existiert, ist aus naheliegenden Gründen sehr schwierig zu sagen; denn es kommt dabei immer darauf an, ob das Objekt, dessen Farbe noch nicht erkennbar ist und welches bei seitlich gewandtem Blick bemerkbar wird, zentral vollständig verschwindet oder auch auf der Fovea noch farblos sichtbar ist. Und zwar muß dabei noch darauf geachtet werden, ob es bei Fixation sogleich (nicht etwa erst durch Ermüdung) verschwindet. Ich beschränke mich daher auch hier auf die Konstatierung, daß ein solches Spatium, sei nun das Auge für Hell oder für Dunkel adaptiert, jedenfalls von allergeringstem Umfange ist. Den so leicht zu konstatierenden weiten Spielraum des Farbloserscheins erhält man beim dunkel adaptierten Auge nur, wenn periphere Teile mit ins Spiel kommen. Gleichermassen aber kann man behaupten, daß auch das PURKINJESCHE Phänomen in seinem ursprünglichen engeren Sinne für die Stelle des deutlichsten Sehens nicht existiert. Ich setzte, um dies zu untersuchen, in den früher von mir beschriebenen Spektralapparat¹ ein kleines Diaphragma ein, so daß von einem kleinen Kreise die obere und die untere Hälfte mit verschiedenem homogenen Licht, z. B. Rot und Blau,

¹ v. FREY und v. KRIES, Über Mischung von Spektralfarben. *Arch. f. Physiol.* 1881. — Der jetzt von mir benutzte Apparat unterscheidet sich von dem älteren nur durch einige, der bequemeren Handhabung dienende Hinzufügungen.

erhellt werden konnten. Die Höhe des Okularspaltes konnte durch eine Schraube reguliert und so beide Lichter gleichmäfsig in ihrer Intensität variiert werden. Überdies konnte die Helligkeit jedes Feldes für sich durch die Weite des betreffenden Spaltes am Spaltenschirm geändert werden. Wenn ich hier die beiden letztgenannten Spaltweiten in das Verhältnis bringe, dafs bei allmählicher Verschließung und Öffnung des Okularspaltes das rote und das blaue Feldchen zugleich verschwinden und auftauchen, so kann ich auch bei hoher Intensität (immer natürlich Fixation vorausgesetzt) nicht finden, dafs das eine heller oder dunkler als das andere erschiene.¹

Die uns beschäftigenden Erscheinungen lassen sich bei diesem Stande der Dinge sogleich noch unter einem anderen Gesichtspunkte darstellen, wobei sie übrigens wiederum mit altbekannten Thatsachen in eine neue Beziehung treten. Zeigte sich nämlich in der Netzhautperipherie eine Begünstigung der kurzwelligen Lichter, die für das Zentrum fehlte, so konnte man andererseits von einer Überlegenheit der Peripherie über das Zentrum reden, welche vorzugsweise für kurzwellige Lichter bestände, übrigens natürlich auch vorzugsweise für das gut dunkel adaptierte Auge bemerkbar sein mußte. In gewisser Beziehung

¹ Aus dem Fehlen des PURKINJESCHEN Phänomens für das Netzhaut-Zentrum erklärt sich auch eine Erscheinung, die mir seit Jahren bekannt war, ohne dafs ich ihr die Beachtung geschenkt hätte, die sie wohl verdiente. Als ich nämlich zuerst das PURKINJESCHE Phänomen in der Vorlesung demonstrieren wollte, fiel mir auf, wie schlecht dasselbe von den hinteren Bänken des Hörsaales aus zu sehen war. Es zeigte sich alsbald, dafs die Farbfelder für die ziemlich grofse Entfernung zu klein waren, und ich fand notwendig, um die Erscheinung recht deutlich zu machen, den blauen und roten Feldern gröfsere Ausdehnung zu geben. Entsprechend fand ich denn auch, wenn ich ein rotes und blaues Feld herstellte, die, bei mäfsiger Beleuchtung und nur kleinem Abstand betrachtet, gleich hell erschienen, wie das Helligkeitsverhältnis sich immer mehr zu Ungunsten des Blau veränderte, wenn ich mich von dem Objekte mehr und mehr entfernte. Wie die Verminderung der Lichtstärke das Blau, so schien Verkleinerung des Gesichtsfeldes das Rot zu begünstigen. Mir entging aber damals, dafs dies nur so lange gilt, als man die kleinen Felder genau oder doch annähernd fixiert; in der That ist die Gröfse des Gesichtsfeldes nur deswegen von Einflufs auf die Erscheinung, weil bei gröfseren Feldern eben stets Seitenpartien der Netzhaut mit ins Spiel kommen. Das kleine Feld verhält sich anders nur wenn es fixiert wird, aber ebenso wie das grofse, wenn man es indirekt betrachtet.

war dies, wie gesagt, bekannt; denn man wufste schon aus den Beobachtungen der Astronomen, dafs lichtschwache Objekte nur gesehen werden, wenn man an ihnen vorbeiblickt, und verschwinden, sobald man ihnen den Blick direkt zuwendet. Der Versuch lehrt aber leicht (und damit ist die Beziehung zu jenen anderen Beobachtungen hergestellt), dafs dies nur dann gilt, wenn man zu einer Beobachtung dieser Art nicht zu langwelliges Licht wählt; ferner, dafs solche Lichter, die bei direkter Fixation verschwinden, peripher zwar sehr deutlich, aber stets farblos gesehen werden,¹ und endlich, dafs homogenes Rot in beiden Hinsichten eine Ausnahmestellung einnimmt; es wird auch bei kleinster Intensität stets sogleich in seiner Farbe erkannt, und es läfst sich bezüglich seiner Wahrnehmung niemals eine Überlegenheit der Peripherie über das Zentrum, weder bei hell- noch bei dunkel-adaptiertem Auge, konstatieren.

Die angeführten Thatsachen lassen sich, ohne zunächst den Boden irgend einer hypothetischen Erklärung zu betreten, etwa folgendermafsen zusammenfassen: Bei geringer Lichtstärke und gut für das Dunkel adaptiertem Auge tritt (mit alleiniger Ausnahme der Stelle des deutlichsten Sehens) eine Art des Sehens hervor, welche 1. durch das Fehlen der Farben, 2. durch eine besonders hoch gesteigerte Empfindlichkeit für schwaches Licht, 3. endlich dadurch charakterisiert ist, dafs im Vergleich zum gewöhnlichen Sehen bei mittleren und hohen Lichtstärken eine Begünstigung des kurzwelligen Lichtes gegenüber dem langwelligen stattfindet, so zwar, dafs jene Steigerung der Empfindlichkeit überhaupt nur für mittel- und kurzwelliges Licht vorhanden ist, für das Rot aber fehlt. Wir haben es hier in der That mit einem ganz eigenartigen, von der gewöhnlichen verschiedenen Funktionsweise unseres Sehorgans zu thun, einer Funktionsweise, welche allein dem Zentrum abgeht. Auf der anderen Seite wissen wir seit lange von einem allein im Netzhaut-Zentrum fehlenden physiologisch-optischen Apparat, den Stäbchen. Es dürfte also wohl schon allein auf Grund des soeben Zusammengestellten ein sehr naheliegender Gedanke sein, dafs wir in dem PUR-

¹ Über die in dieser Beziehung zu machenden Vorbehalte vergl. u. S. 109.

KINJESchen Phänomen, besser gesagt, in der eigentümlichen Art des Sehens bei schwachem Licht und dunkel-adaptiertem Auge die Funktion desjenigen Teiles unseres Gesichtesapparates vor uns haben, der die Stäbchen als Endapparat führt. Fragen wir zunächst, welche Eigenschaften wir im Sinne einer solchen Hypothese dem Stäbchenapparate zuschreiben müssen. Es wären die folgenden: 1. Totale Farbenblindheit, die Eigenschaft, bei Reizung mit jeder beliebigen Lichtart nur farblose¹ Lichtempfindungen zu liefern. 2. Eine Erregbarkeit vorwiegend durch mittel- und kurzwelliges Licht, so zwar, daß im prismatischen Spektrum das Wirkungsmaximum im Grün liegt, während das rote Ende nahezu oder ganz unwirksam ist. 3. Eine sehr hochgradige Adaptationsfähigkeit, so daß, wenn wir aus vollem Tageslicht uns in einen sehr schwach erhellenen Raum begeben, die Erregbarkeit, anfangs schnell, später langsamer ansteigend, allmählich Werte erreicht, die die im Hellen stattfindenden um ein Vielfaches übertreffen.

Stellt man sich auf den Boden dieser Hypothese, so ergibt sich eine ebenso einfache als interessante Vorstellung von der Teilung der optischen Funktionen zwischen dem Stäbchenapparat einer- und dem Zapfenapparat andererseits. Dieser letztere stellt einen farbentüchtigen (trichromatischen) Apparat dar, welcher bezüglich seiner Funktion auf eine etwas größere Lichtstärke angewiesen ist und in seinen Empfindungseffekten sehr hohe Werte erreichen kann. Die Stäbchen stellen einen noch bei weit geringeren Lichtstärken funktionsfähigen

¹ Es ist, wie später noch zu berühren sein wird, keineswegs selbstverständlich, daß die durch Reizung der Stäbchen bewirkte Empfindung genau mit dem zusammentrifft, was wir gewöhnlich farblos nennen, nämlich mit der Empfindung, die das gemischte Tageslicht, auf den wohl ausgeruhten (neutral gestimmten) Zapfenapparat wirkend, hervorruft; ist doch die letztere durch kosmische und meteorologische Verhältnisse, sowie auch durch wechselnde Beschaffenheiten der Augenmedien bestimmt, also im physiologischen Sinne etwas einigermaßen Zufälliges. Es wäre also vielleicht richtiger, nicht zu sagen, daß die Stäbchen farblose Empfindungen, sondern daß sie einen nur einsinnig veränderlichen Empfindungseffekt liefern. Da indessen der Stäbchen-effekt sich schwerlich in erheblichem Maße von der Farblosigkeit im gewöhnlichen Sinne unterscheidet, so schien es mir besser, den obigen, seine Bedeutung jedenfalls sehr viel anschaulicher kennzeichnenden Ausdruck beizubehalten.

Apparat dar, welcher aber farbenblind ist, nur Hell und Dunkel zu unterscheiden gestattet, vermutlich auch keine sehr intensiven Lichtempfindungen zu liefern vermag. Im allgemeinen werden wir bei hellem Lichte mehr mit den Zapfen, bei geringem mehr mit den Stäbchen sehen, und man könnte wohl kurzweg jene unseren Hellapparat, diese unseren Dunkelapparat nennen, womit jedoch selbstverständlich nicht gemeint wäre, daß im hellen Lichte die Stäbchen gar nicht funktionierten, sondern nur, daß ihre Effekte gegenüber denjenigen der Zapfen dann mehr zurücktreten. Es wird sich noch Gelegenheit finden, auf diese Funktionsteilung überhaupt und auch auf die Ausschließung der Stäbchen an der Stelle des deutlichsten Sehens vom Gesichtspunkte der Zweckmäßigkeit aus einige Blicke zu werfen. Zunächst aber wird hier der Ort sein, darauf hinzuweisen, daß die theoretische Vorstellung, zu der wir hier geführt werden, in ihren wichtigsten Punkten genau zusammentrifft mit den Anschauungen, welche MAX SCHULTZE bereits im Jahre 1866 auf Grund von nur dürftigen physiologischen Thatsachen, dafür aber einer um so beachtenswerteren Reihe vergleichend anatomischer Konstatierungen entwickelt hat.¹ M. SCHULTZE konnte damals seine Ansicht, daß die Stäbchen der farblosen Lichtempfindung dienten, nur ganz im allgemeinen auf den Umstand gründen, daß unsere Farbenempfindungen in der Netzhautperipherie sehr viel unvollkommener als im Zentrum sind. Dagegen lehrte ihn die vergleichend anatomische Untersuchung, daß sowohl bei Säugtieren als bei Vögeln diejenigen, welche nach ihrer Lebensweise besonders für das Sehen bei sehr geringem Licht eingerichtet sein müssen (Maus, Fledermaus, Katze, Igel, Maulwurf, Eule), eine an Stäbchen vorzugsweise reiche Netzhaut besitzen, während die Zapfen sehr zurücktreten oder sogar gänzlich fehlen. Die Anschauung, daß die Stäbchen einen Dunkelapparat darstellten, der aber der Farbendifferenzierung ermangele, liefs sich hierauf ohne Zweifel mit einigem Recht gründen. Gegenwärtig kann man sagen, daß sich die Funktion der Stäbchen in der physiologischen Beobachtung weit schärfer, als es damals möglich war, heraussondern läfst, und zwar 1. durch die für

¹ M. SCHULTZE, Zur Anatomie und Physiologie der Retina. *Arch. f. mikrosk. Anat.* II. 1866. Besonders S. 255 f.

sie geltenden Helligkeitsverhältnisse der verschiedenen Lichtarten, 2. durch den sehr großen Einfluß der Adaptation und die damit gegebene Möglichkeit, bei gut dunkel-adaptiertem Auge diejenige Art des Sehens, welche wir auf die Stäbchen zu beziehen geneigt sind, in ganz vollkommener Trennung von der des trichromatischen Apparates aufzuweisen. Kein Zweifel also, daß wir gegenwärtig die ganze Anschauung auf eine sehr viel gesichertere Basis stellen können, als dies vor nahezu 30 Jahren möglich war; trotzdem aber wird man in den vergleichend anatomischen Thatsachen wohl eine interessante Bestätigung der aus anderen Gründen sich aufdrängenden Vermutung erblicken dürfen.¹

II.

Nach der soeben entwickelten Theorie kann die Empfindung des Weißens oder einer farblosen Helligkeit im allgemeinen auf zwei verschiedene Weisen hervorgerufen werden, nämlich erstens durch beliebige Erregung der Stäbchen, zweitens durch Reizung des trichromatischen Zapfenapparates mittelst bestimmter Licht-

¹ Es ist merkwürdig, wie wenig Beachtung die Lehre M. SCHULTZES gerade bei denjenigen Physiologen gefunden hat, die sich speziell mit der Theorie des Farbensehens beschäftigten. Vielleicht erklärt sich dies zum Teil daraus, daß gerade diejenige Thatsache, durch welche M. SCHULTZE vornehmlich zu seiner Annahme geführt war, nämlich die Farbenblindheit der Netzhautperipherie, sich durchaus nicht ganz glatt und einfach aus ihr erklären läßt. Den Anatomen ist dagegen die Auffassung, daß die Zapfen die Organe des Farbensinnes seien und die Stäbchen nur farblose Helligkeitsempfindung vermitteln, seit lange, wie es scheint, geläufig gewesen und geblieben. CAJAL spricht davon wie von einer sichergestellten und bekannten Thatsache. (*Die Retina der Wirbeltiere*. Herausgegeben von GREEFF. 1894. S. 166.) Soviel ich sehe, kann dies in letzter Instanz wohl nur auf die Aufstellungen M. SCHULTZES zurückgehen. Mir selbst war, als ich meine erste Mitteilung über diesen Gegenstand niederschrieb, wohl rememberlich, daß wegen der Farbenblindheit der Netzhautperipherie die Stäbchen vielfach, insbesondere von M. SCHULTZE, als nur der farblosen Lichtempfindung dienende Endapparate betrachtet worden waren. Dagegen war mir aus dem Gedächtnis gekommen, was M. SCHULTZE über die Bedeutung der Stäbchen als Dunkelapparate gelehrt hat; ich hätte sonst nicht unterlassen, gleich damals darauf hinzuweisen. Herr Geheimrat HEIDENHAIN hatte die Freundlichkeit, mich damals sogleich auf die gute Übereinstimmung der von M. SCHULTZE gefundenen Thatsachen mit meiner Hypothese über die Stäbchenfunktion aufmerksam zu machen.

gemische. Ich glaube und möchte im folgenden dies ausführen, daß hierin sehr einfach die Lösung gewisser Schwierigkeiten und Widersprüche gefunden werden kann, welche in letzter Zeit die Autoren vielfach beschäftigt haben. Es handelt sich dabei um die Frage, ob Mischungsgleichungen von der absoluten Intensität gemischter Lichter unabhängig sind, ob eine Mischungsgleichung, die bei bestimmter Intensität zutrifft, bei gleichmäßiger Abschwächung oder Verstärkung sämtlicher Lichter ihre Gültigkeit stets bewahrt oder auch unter Umständen einbüßen kann. Die Unabhängigkeit der Mischungsgleichungen von der Lichtstärke ist von HERING¹ sowie von mir und BRAUNECK,² die Abhängigkeit dagegen von KÖNIG und mehreren seiner Mitarbeiter³ behauptet worden. Betrachten wir nun die Frage einen Augenblick a priori vom Standpunkte der obigen Theorie aus, so erscheint es als das wahrscheinlichste, daß die Mischungsgleichungen für jeden einzelnen der beiden unterschiedenen Apparate (den trichromatischen und den monochromatischen) von der Lichtstärke unabhängig sein möchten; dabei bestände aber die Möglichkeit, daß für alle Stellen der Netzhaut, an welchen beide Apparate vorhanden sind, eine Abhängigkeit der Gleichungen von der absoluten Intensität bestände. Denn es würde die Gleichheit zweier Gemische bei hoher Lichtstärke in der Hauptsache darauf beruhen, daß die Wirkungen auf die Zapfen übereinstimmten; ihre Stäbchenvalenz, wenn ich mich dieses Ausdrucks bedienen darf, könnte dabei aber ungleich sein, und dies würde bei herabgesetzter Lichtstärke sich bemerkbar machen, um so mehr, je besser das Auge dunkel-adaptiert ist. Wir haben, wie man auch sagen könnte, zwei Apparate und demgemäß auch zwei verschiedene Reizungen, welche Weißempfindung liefern können; zwei Lichtgemische können gleich erscheinen, ohne daß ihr Effekt auf jeden dieser Apparate gleich ist;

¹ HERING, Über NEWTONS Gesetz der Farbenmischungen. *Lotos*. VII. 1886. Ferner neuerdings: Über den Einfluß der Macula lutea auf spektrale Farbengleichungen. *Pflügers Arch.* LIV. S. 177.

² VON KRIES und BRAUNECK, Über einen Fundamentalsatz aus der Theorie der Gesichtsempfindungen. *Arch. f. Physiol.* 1885. S. 79.

³ BRODHUN, Die Gültigkeit des NEWTONSchen Farbenmischungsgesetzes bei dem sog. grünblinden Farbensystem. *Diese Zeitschrift*. V. S. 323.

TONN, Über die Gültigkeit von NEWTONS Farbenmischungsgesetz. *Diese Zeitschrift*. VII. S. 279.

da nun die Thätigkeit des einen und des anderen Apparates in sehr ungleicher Weise von den wechselnden Lichtstärken und von der Adaptation abhängt, so liegt im allgemeinen die Möglichkeit eines Wechsels der Mischungsgleichungen für alle extramakularen Netzhautteile vor. So verhält sich nun die Sache in der That. Die Angaben HERINGS sowie die von mir und BRAUNECK bestehen zu Recht, solange die Beobachtung auf das Zentrum beschränkt bleibt. Hiervon haben mich neuerlich angestellte Beobachtungen wieder überzeugt. Sobald man dagegen einmal darauf aufmerksam geworden ist, daß die peripherischen Stellen einer gesonderten Beobachtung in dieser Hinsicht bedürfen, hat es für mich wenigstens keine Schwierigkeit, mich in verschiedenen, sogleich noch genauer anzuführenden Fällen von dem Ungültigwerden einer Mischungsgleichung durch Intensitätsverminderung und Adaptation zu überzeugen. Eine gewisse Entschuldigung für das frühere Übersehen dieses Umstandes darf wohl darin gefunden werden, daß, wie dies ja seit lange bekannt ist, fast jede zentral gültige Mischungsgleichung peripher unrichtig ist wegen der Lichtabsorption im Pigment des gelben Fleckes. Da aber diese Erscheinung mit der untersuchten Frage direkt nichts zu thun hatte, so erschien die exzentrische Betrachtung lediglich als eine Störung, die man möglichst zu vermeiden suchen mußte.

So erklären sich meine und BRAUNECKS negativen Resultate; von denjenigen HERINGS wird später noch zu reden sein. Andererseits ist leicht verständlich, daß die betreffenden Erscheinungen alle am deutlichsten werden, wenn man, wie KÖNIG und seine Mitarbeiter thaten, relativ große Farbfelder benutzt. Allerdings aber ist bei diesem Verfahren die Deutung wegen Beteiligung ungleichwertiger Netzhautteile, ferner auch wegen der Pigmentierung des gelben Fleckes, derzufolge die Gleichungen überhaupt meistens nicht zugleich zentral und exzentrisch zutreffen können, keineswegs einwurfsfrei. Die Lösung liegt, wie gesagt, darin, daß die Abhängigkeit der Gleichungen von der Lichtstärke zentral fehlt, peripher aber besteht. Über gewisse, bei der Anstellung dieser Versuche zu beachtende Vorsichtsmaßregeln wird weiter unten noch zu reden sein. Hier mag die Bemerkung genügen, daß die nicht zu großen Felder [2—3° groß] mit einer bestimmten extrafovealen Netzhautpartie betrachtet und verglichen werden, indem

eine feste Marke im passenden Abstände von ihnen als Fixationszeichen dient.

Was die Erscheinung im einzelnen angeht, so ist sie für mich am deutlichsten zu beobachten, wenn ich aus homogenem spektralem Rot und Grün ein Gelb mische, welches einem reinen spektralen Gelb (mit einem sehr geringen Weifszusatz) gleich erscheint. Habe ich eine solche Gleichung für eine peripherische Netzhautstelle hergestellt und vermindere (durch Verkleinerung des Okularspaltes), die absolute Intensität beider Felder gleichmäfsig, so erscheint (immer mit dem gleichen peripherischen Netzhautteil) das gemischte Feld deutlich blasser und lichtstärker. Wir werden hierin einen Beweis dafür erblicken dürfen, dafs in dem Gemisch eine gröfsere Stäbchenvalenz steckt, als in dem homogenen Lichte. Es ist nicht überflüssig, darauf hinzuweisen, dafs sich dies mit den sonstigen vorliegenden Bestimmungen durchaus im Einklang befindet. Die für hohe Intensitäten geltende Mischungsgleichung lautet z. B. nach den Beobachtungen von FREY und mir: 14 Teile Gelb (ein wenig brechbarer als D) = 26 Teile Rot (C) + 15 Teile Grün (b), wobei die Lichtquantitäten nach dem Dispersionspektrum des weifsen Tageslichts gerechnet sind.¹ Nun ist bei isolirter Funktion der Stäbchen das Dispersionsspektrum des Tageslichts ungemein viel heller bei b , als bei D , wie z. B. aus den von HERING gefundenen Kurven² zu ersehen ist. Es ist also auch hieraus zu schliessen, dafs bei obiger, für helles Licht geltenden Gleichung die Stäbchenvalenz des aus Rot und Grün gemischten Gelb erheblich gröfsere ist, als die des homogenen. Der äufserst geringfügige Weifszusatz, der zur Herstellung der vollkommenen Farbgleichheit erforderlich war, kommt hiergegen nicht in Betracht.³

¹ v. FREY und v. KRIES, Über die Mischung von Spektralfarben. *Arch. f. Physiol.* 1881.

² *Arch. f. d. ges. Physiol.* 49. S. 598 u. 601.

³ Selbstverständlich sind diese Berechnungen wegen der Pigmentierung der Macula lutea mit einer gewissen Unsicherheit behaftet. Nach den später zu erörternden Anschauungen HERINGS wäre anzunehmen, dafs eine Mischungsgleichheit stets nur bei Gleichheit der weifsen Valenz, also der Stäbchenvalenz nach unserer Auffassung, zutreffen könne. Dafs sich dies nicht so verhält, dafs eine Mischungsgleichung mit Ungleichheit der Stäbchenvalenz möglich ist, folgt für mich im Grunde aus den hier in Rede stehenden Versuchen. Der erläuternde Hinweis

Die gleiche Betrachtung läßt sich auf eine unabhängig und nahe gleichzeitig von EBBINGHAUS¹ und CHR. LADD-FRANKLIN angegebene Thatsache anwenden, die in mancher Beziehung ganz besonders beachtenswert ist, daß nämlich auch ein aus Rot und Blaugrün und ein aus Gelb und Blau gemischtes Weiß, wenn sie bei hoher Intensität aller Bestandteile gleich erscheinen, durch Abschwächung ungleich werden, und zwar in dem Sinne, daß die Rotgrünmischung das Übergewicht erhält. Zur Weißmischung sind z. B. nach meinen älteren Bestimmungen erforderlich für 100 Teile Weiß 70 Teile Rot (*C*) + 140 Teile Blaugrün (etwas weniger brechbar als *F'*), und andererseits 21 Teile Gelb (nahezu *D*) + 84 Teile Blau.²

Da nun die Stäbchenhelligkeit im Blau schon erheblich geringer ist, als im Grünblau (etwas rotwärts von *F'*), so läßt sich auch hier noch leicht übersehen, daß bei Lichtverminderung das aus Rot und Blaugrün gemischte Weiß das Übergewicht über das aus Gelb und Blau gemischte erhalten muß.

Die Einrichtung meines Spektralapparates gestattet eine Ausführung des Versuches nicht genau in dieser Form. Es konnte ein unzerlegtes Weiß mit einem aus Rot und Blaugrün oder aber mit einem aus Gelb und Blau gemischten verglichen werden. Stelle ich die Mischungen für eine exzentrische Stelle zutreffend her und schwäche dann ab, so verdunkelt sich das unzerlegte Weiß deutlich stärker, als die Rotgrünmischung. Eine Mischung aus Gelb und Blau verdunkelt sich sehr annähernd gleich, wie das unzerlegte Weiß; eine Mischung aus Grünlichgelb und Violett etwas schneller.

auf sonstige, ohne Rücksicht auf die Macula-Absorption ausgeführte Versuche schien mir aber um so mehr zulässig, als ja HERING selbst die Weißvalenz an den total Farbenblinden und zwei Trichromaten ohne besondere Berücksichtigung der Maculaverhältnisse bestimmte und sehr gute Übereinstimmung gefunden hat. Die hier erwähnten älteren Beobachtungen beziehen sich alle auf makulare Verhältnisse. Bei stark exzentrischer Betrachtung würde zur Gelbmischung relativ weniger Grün erfordert werden, dafür aber auch die Stäbchenvalenz des grünen Lichtes gegenüber derjenigen des gelben noch höher anzusetzen sein.

¹ EBBINGHAUS, Theorie des Farbensehens. *Diese Zeitschrift*. V, S. 137, 1893. CHR. LADD-FRANKLIN. *Nature* Vol. 48. S. 517.

² Erste und fünfte der für Herrn v. FREY geltenden Gleichungen in Tabelle V a. a. O.

Die erwähnten Beobachtungen von CHR. LADD-FRANKLIN und EBBINGHAUS würden sich hier bestätigen. Einen direkten Vergleich der Stäbchenvalenz eines unzerlegten weissen Lichtes mit einem aus verschiedenen komplementären Paaren gemischten gestatten übrigens auch bereits vorliegende Beobachtungen. Wir finden bei KÖNIG und DIETERICI¹ die „Elementarempfindungskurven“ für das Interferenzspektrum des Sonnenlichtes in den Tabellen XVI und XVII (a. a. O., S. 312) und die Helligkeitsverhältnisse für einen Monochromaten, die wir für die Stäbchenvalenzkurven gelten lassen dürfen, in Tabelle III (a. a. O., S. 255). Alle diese Zahlen sind so umgerechnet, daß die Areale der betreffenden Kurven über das ganze Spektrum den gleichen Wert haben. Nun ist z. B. für KÖNIG zu äusserstem Rot (dessen Stäbchenvalenz vernachlässigt werden kann) komplementär ein blaugrünes Licht $496 \mu\mu$. An dieser Stelle betragen die Ordinate der *G*- und *V*-Kurven etwa 2,7, dagegen ist die Ordinate der Stäbchenvalenz 4,6. Dies heisst also, daß im homogenen Blaugrün das Verhältnis der Stäbchenvalenz zu den Blau- und Grünwerten (trichromatischen Valenzen) anders ist, als im unzerlegten Gesamtweiss, nämlich im Verhältnis 4,6 zu 2,7 gröfser; mit anderen Worten: wenn ein homogenes Blaugrün von jener Wellenlänge und ein unzerlegtes Weiss für den trichromatischen Apparat gleiche Reizwerte haben und demgemäss das Blaugrün mit der erforderlichen Rotmenge dem unzerlegten Weiss gleich hell erscheint, daß alsdann ihre Stäbchenvalenzen nicht gleich sind, sondern sich etwa wie 4,6 zu 2,7 verhalten. Zu Violett ($433 \mu\mu$) ist rund die 1,5-fache Menge Grüngelb ($577 \mu\mu$) komplementär. Addieren wir für eine der „Elementarempfindungen“ die Ordinate bei 433 und den 1,5 fachen Wert derjenigen bei 577, so erhalten wir rund den Wert 12, während die in gleicher Weise berechnete Stäbchenvalenz nicht ganz den Wert 4 erreicht. — Natürlich kann man auch hier den direkten Nachweis ungleicher Stäbchenvalenz bei einer für intensive Lichter gültigen Gleichung eben in dem Ergebnis des Verdunkelungsversuches erblicken. Es schien mir aber doch geboten, auf die übereinstimmenden Ergebnisse hinzuweisen, die die Berechnung älterer Versuche liefert.

¹ Diese Zeitschrift IV, S. 312 und 255.

Es erübrigt noch, zu zeigen, wie sich die von TONN mitgeteilte Erscheinung erklärt, daß zu einem bestimmten Rot (Li_α) als komplementäres Licht eine mit abnehmender Intensität immer größere Wellenlänge gewählt werden müsse. Auf den ersten Blick sollte man meinen, daß die Verschiebung der Komplementärfarbe aus der Einmischung der Stäbchenthätigkeit sich nicht erklären lasse. Wir vergleichen die Einwirkung des ganzen Spektrums mit derjenigen eines Gemisches zweier homogenen Lichter. Ist für letzteres die Stäbchenvalenz die größere, so wäre doch nur zu erwarten, daß es bei Abschwächung heller oder dunkler werden würde, als das unzerlegte Licht, nicht aber eine Verschiebung des komplementären Punktes. Diese Argumentation gilt aber, wie man sieht, nur unter der Voraussetzung, daß der Gesamteffekt des ganzen Spektrums auf den trichromatischen Apparat qualitativ genau die nämliche Empfindung liefert, wie die Erregung der Stäbchen, und ob dies der Fall ist, muß von der Natur des angewandten Lichtes abhängen, welches das unzerlegte „Weiß“ liefert. Nehmen wir, um die Verhältnisse übersichtlich zu machen, sogleich an, das benutzte Weiß sei im Vergleich zum Stäbchen-Weiß merklich gelb, so suchen wir bei Bestimmung der Komplementärfarbe eigentlich eine solche, die mit dem Lithium-Rot ein dem unzerlegten Gesamtlicht gleichkommendes ungesättigtes Gelb liefert. Vermindern wir alsdann die Lichtstärke, so werden beide Lichter durch Auftreten der Stäbchenfunktion weniger gelb werden, dasjenige aber, dessen Stäbchenvalenz die größere ist, erheblich mehr.

Dies ist nun stets, wie vorher schon gezeigt, die Rot-Blau-grün-Mischung. Es wird also nunmehr diese bläulich (weniger gelb) erscheinen; um die Gleichung wieder herzustellen, muß die Wellenlänge der Komplementärfarbe etwas vergrößert werden. Man kann den Sachverhalt auch kurz so ausdrücken: da bei abnehmender Lichtstärke das Rot-Grün-Gemisch wegen seiner größeren Stäbchenvalenz stärker abbläst, als das aus dem ganzen Spektrum gemischte Gelb, so müssen wir, um die Gelbwerte gleich zu halten, das Grün immer langwelliger wählen. Damit stimmen nun die Erscheinungen ganz überein. Denn in der That ist das von TONN benutzte Weiß, eine von einem Triplexbrenner erleuchtete Magnesiumoxydfläche, stark gelblich gewesen. Dies geht schon daraus hervor, daß bei hoher Licht-

stärke für Lithium-Rot die Komplementärfarbe $\lambda = 510$ gefunden wurde, während sie für wirkliches Weiß nach den Beobachtungen von HELMHOLTZ, FREY und mir, KÖNIG und DIETERICI sich etwa zwischen 486 und 495 $\mu\mu$ bewegte.

Rein theoretisch genommen, ergeben die Versuche dieser Art die Möglichkeit, dasjenige Weiß zu bestimmen, welches die gleiche Empfindung hervorruft wie die Stäbchen-erregung, welches also ein „physiologisches Weiß“ par excellence wäre. Es müßte dadurch charakterisiert sein, daß alle Lichtgemische, welche diese bestimmte Empfindung hervorrufen, bei Abschwächung der Lichtstärke qualitativ gleich bleiben; d. h., um die volle Gleichheit herzustellen, würde eine Vermehrung oder Verminderung eines Gemisches in toto, keine Änderung des Verhältnisses der Bestandteile in einem der Gemische erforderlich sein. Indessen sind für die Farbentüchtigen die Unterschiede der Stäbchenvalenz wohl stets zu gering, als daß ein solcher Versuch mit Aussicht auf einen genauen Erfolg unternommen werden könnte.

Ganz das Gleiche ergeben nun auch, nur mit noch sehr viel größerer Deutlichkeit, die Beobachtungen der Dichromaten. Der einfachste Fall ist hier der, daß eine Gleichung zwischen einem farblos erscheinenden homogenen Licht und einem aus Rot und Blau bestehenden Gemische hergestellt wird. Man kann aus den von TONN mitgeteilten Kurven sogleich ersehen, daß in einer solchen Gleichung die Stäbchenvalenz sehr verschieden sein muß, und zwar in dem homogenen Licht weit größer. Demnach ist zu erwarten, daß bei geringer Lichtstärke und dunkel-adaptiertem Auge eine solche Gleichung unrichtig werden, und zwar das homogene Licht weit heller erscheinen würde. In der That ist nun dies aus den von TONN mitgeteilten Zahlen zu entnehmen. Dieselben gestatten nämlich leicht, zu sehen, wieviel rotes Licht (645 $\mu\mu$) und wieviel blaues (435 $\mu\mu$) in dem Gemisch genommen werden müssen, um der Mengeneinheit des homogenen gleich zu erscheinen. Ist W_λ und W_{645} die Höhe der W -Kurven für das betreffende homogene Licht und für die Wellenlänge 645, so ist jene Rotmenge $= \frac{W_\lambda}{W_{645}}$, und bei analoger Bedeutung ist die Menge des blauen $= \frac{K_\lambda}{K_{435}}$. Aus den von TONN mitgeteilten

Zahlen kann man solcherart ermitteln, daß bei den geringsten Intensitäten ein farbloses homogenes Licht etwa einer 3—4fach größeren Menge eines Blau-Rot-Gemisches gleich erschien, als bei hohen.

In jüngster Zeit bin ich in der Lage gewesen, mich von der Richtigkeit dieser Beobachtungen ganz direkt und mit Hinzunahme guter Dunkel-Adaptation in der frappantesten Weise zu überzeugen. An einem HELMHOLTZschen Farbmischungsapparate stellte Hr. Dr. W. NAGEL, der Dichromat ist, eine Gleichung zwischen einem ihm farblosen Blaugrün und einer Mischung aus Rot und Blau ein, und zwar für hell-adaptiertes Auge und mittlere Intensitäten. Wurden nun durch Verkleinerung des Okularspaltes alle Lichter gleichmäßig stark abgeschwächt und die Felder nach längerer Zeit mit dunkel-adaptiertem Auge betrachtet, so erschien ihm und ganz ebenso mir das homogene Licht weit heller. Gleichgültig war dabei, ob die Gleichung für zentrale oder exzentrische Teile hergestellt war; gleichgültig auch, ob sie nach Abschwächung mehr oder weniger peripher betrachtet wurde; nur bei kleinem Felde und direkter Fixation (also ausschließlicher Beteiligung des Zentrums) schienen die Gleichungen durchweg gültig zu bleiben; wenigstens konnte auch Hr. Dr. NAGEL hier keine Abweichungen konstatieren.

Besonders hervorgehoben sei, daß das Auftreten jener Helligkeitsdifferenzen auch an derselben Netzhautstelle, für die die Gleichung hergestellt war, in sicherster Weise beobachtet wurde.

Wenn nun eine für den Dichromaten gültige Mischungsgleichung nach Abschwächung und Dunkel-Adaptation für ihn selbst wie für den Farbentüchtigen auf der extramakularen Netzhaut völlig unzutreffend ist, so ergibt sich daraus wohl zweifellos, daß hier Gleichungen vorliegen, die für höhere Lichtstärken zutreffen, während die Stäbchenvalenzen ungleich sind.

Es würde sich nun fragen, ob auch die sämtlichen anderen von TONN mitgeteilten Abweichungen vom NEWTONSchen Farbmischungsgesetz bei Dichromaten sich aus dem gleichen Prinzip einer mit abnehmenden Lichtstärken mehr hervortretenden Stäbchenfunktion verständlich machen lassen. Ohne den noch nicht abgeschlossenen Versuchen des Hrn. Dr. NAGEL über diesen

Punkt vorgreifen zu wollen, glaube ich doch, sagen zu dürfen, daß es sich wohl aller Wahrscheinlichkeit nach so verhalten dürfte; denn qualitativ stimmen die beobachteten Abweichungen durchaus mit der Theorie überein.

Betrachten wir die Gleichung, die zwischen irgend einem homogenen Licht (λ) und einem Rot-Blau-Gemisch hergestellt wird, so früge sich zunächst, auf welcher Seite die Stäbchenvalenz größer ist.

Wenn nun W , K und S die Ordinaten der W - und K -Kurve bei hoher Lichtintensität und diejenigen der Stäbchenvalenzkurve (Helligkeiten bei geringster Lichtstärke) sind, so kommt

es darauf an, ob $\frac{W_\lambda}{W_{645}} \cdot S_{645} + \frac{K_\lambda}{K_{435}} \cdot S_{435}$ größer oder kleiner

als S_λ ist. Die Betrachtung der TONNSchen Kurven ergibt nun, daß durchweg die Stäbchenvalenz des homogenen Lichtes die überwiegende ist.¹ Hiernach läßt sich also erwarten, daß bei Abschwächung stets das homogene Licht stärker als das Gemisch abblassen werde, und daß, um Gleichheit zu erhalten, das Verhältnis des Blau zum Rot sich mit abnehmender Intensität immer in der Richtung gegen einen bestimmten Wert verändern werde, nämlich gegen den, welcher eine farblose Empfindung (genauer gesagt, eine mit dem Stäbcheneffekt übereinstimmende) liefert. In der That ergeben nun die Beobachtungen von Hrn. RITTER, daß, indem die Intensität von 240 auf 1 vermindert wird, das Verhältnis des blauen zum roten Anteil sich ändert für Wellenlänge

610 $\mu\mu$	von	0,005	auf	0,06
590	" "	0,017	"	0,125
550	" "	0,09	"	4,3
530	" "	0,18	"	6,1
510	" "	0,88	"	8,1
490	" "	4,5	"	10,5

¹ Wenigstens von Wellenlänge 590 $\mu\mu$ abwärts steht dies außer Zweifel; bei 610 kann man vielleicht bezweifeln, ob bei den schon kleinen S -Werten das Verhältnis noch mit hinreichender Sicherheit beurteilt werden kann, besonders für den Rotblinden. Der Ausfall der Abschwächungsversuche macht wahrscheinlich, daß auch hier das homogene Licht die größere Stäbchenvalenz besitzt.

470 $\mu\mu$ von 27 auf 21

450 „ „ 196 „ 18.¹

Die Beobachtungen der Herren HENZE und SCHULTZ führen zu ganz entsprechenden Ergebnissen. Bei Verminderung der Intensität von 240 auf 1 (bei HENZE) oder 240 auf 10 (SCHULTZ) ändert sich z. B. das obige Verhältnis für Wellenlänge

550 $\mu\mu$ von 0,25 auf 16 (H.)

und „ 0,52 „ 11,6 (SCH.),

dagegen bei

470 $\mu\mu$ von 202 auf 81 (H.)

und „ 204 „ 134 (SCH.)

Das Verhältnis des blauen zum roten Anteil muß also (bei Abschwächung) in der weniger brechbaren Hälfte des Spektrums vermehrt, in der brechbareren vermindert werden; in der Gegend des neutralen Punktes, etwas weniger als 490 $\mu\mu$, dürfte es ungeändert bleiben.

Die etwas weniger ausgedehnten Versuche BRODHUNS (dieser benutzt als brechbareren Bestandteil des Gemisches Licht von der Wellenlänge 460 $\mu\mu$) bestätigen für die weniger brechbare Hälfte des Spektrums das Gleiche. Der Gang der Versuche entspricht also, wie man sieht, durchaus der theoretischen Erwartung.²

In genauestem Zusammenhange hiermit steht eine andere, viel erörterte Erscheinung, nämlich das sog. Wandern des

¹ Bei 470 und 450 $\mu\mu$ muß der Vergleich auf die Abnahme der Intensität von 240 auf 2 resp. auf 10 beschränkt bleiben, da sich bei den noch kleineren Intensitäten der *W*-Anteil = 0 angegeben findet, d. h. eine Bestimmung der Farbe nicht mehr möglich war.

² Die Erscheinungen lassen sich noch in etwas anderer Weise betrachten. Wenn wir in einer der erwähnten Mischungsgleichungen die Intensität vermindern und alsdann die größere Stäbchenvalenz des homogenen Lichtes hervortritt, so muß sich dies darin bemerklich machen, daß dieses heller erscheint, als das Rot-Blau-Gemisch, und streng genommen müßte die Gleichheit wieder hergestellt werden, indem dem letzteren eine gewisse Menge einer gerade farblos erscheinenden Rot-Blau-Mischung hinzugefügt würde. Diese Folgerung läßt sich an den von TONN mitgeteilten Zahlen nach einer ähnlichen Umrechnung, wie sie oben benutzt wurde, prüfen. Da es indessen wohl sehr fraglich ist, ob die Beobachtungen alle genau genug sind, um eine solche quantitative Verwertung noch zulässig zu machen, so genüge es hier, mitzuteilen, daß, wie ich finde, die Zahlen des Herrn RITTER, auch in solcher Weise behandelt, zur Theorie recht gut stimmen. Bei Abschwächung muß, um

neutralen Punktes mit der Intensität. Dafs es sich auch hier um die Einmischung der bei abnehmender Lichtstärke hervortretenden Stäbchenfunktion handelt, wird schon dadurch wahrscheinlich, dafs (man vergleiche die von TONN gegebenen Kurven, a. a. O., S. 294) ein Wandern des neutralen Punktes nur innerhalb sehr geringer Lichtstärken zu bemerken ist, während seine Lage vollkommen konstant bleibt, sobald die Lichtstärke einmal gewisse Werte erreicht hat, trotz sehr bedeutender weiterer Steigerung. Im übrigen ist wohl sofort ersichtlich, dafs für das Wandern des neutralen Punktes bei Dichromaten ganz die gleiche Erklärung heranzuziehen sein wird, wie für das Wandern der Komplementärfarbe bei Trichromaten. Es erscheint nicht verständlich, wenn das benutzte Weifs, auf den dichromatischen Apparat wirkend, eine Empfindung hervorruft, welche dem Stäbchenweifs qualitativ genau gleich ist. Wenn dagegen ein stark gelbliches Weifs benutzt wird, so blafst mit abnehmender Intensität das homogene Licht wieder stärker ab, als das unzerlegte Weifs; es mufs also, um die Gleichung richtig zu erhalten, eine gröfsere Wellenlänge gewählt werden.

Sehen wir nun, wie sich die thatsächlich beobachteten Erscheinungen hierzu verhalten, so finden wir, dafs das Wandern des neutralen Punktes am stärksten in den Beobachtungen des Herrn RITTER zu bemerken ist (von 510 bis auf 549 $\mu\mu$), welcher als Weifs eine von Gaslicht beleuchtete Magnesiumoxydfläche benutzte. Dafs das hier benutzte Weifs recht stark gelblich gewesen sein mufs, wurde schon oben erwähnt. In den älteren Versuchen KÖNIGS, in denen Wolken-

Gleichheit zu erhalten, im Gemisch sowohl das Rot wie das Blau vermehrt werden. Die Mengen stehen da, wo sie erheblich sind, etwa im Verhältnis 1 : 8 (nach Spaltbreiten gerechnet), was einem homogenen Lichte von ca. 490 $\mu\mu$ und demgemäfs dem wahren neutralen Punkte annähernd entspricht. (Vgl. über den neutralen Punkt die im Text sogleich folgende Auseinandersetzung.) Bei den Beobachtungen der Herren H. und Sch. stimmen die Ergebnisse der gleichen Berechnung für das rote Ende des Spektrums nicht zur Theorie, doch waren diese Beobachter auch, wie TONN angiebt, weniger geübt, und der unregelmäfsige Verlauf der Kurven in ihrem linken Endstück läfst wohl die Vermutung kleiner Beobachtungsfehler hier gerechtfertigt erscheinen. Eine Verwertung der Beobachtungen in der hier versuchten Weise wird, wie man leicht sieht, bei relativ kleinen Ungenauigkeiten bereits illusorisch.

licht benutzt wurde, und in denen von BRODHUN, wo ein Gemisch aus Rot und Blau benutzt wurde, war bei hoher Intensität der neutrale Punkt bei einer merklich kleineren Wellenlänge, und es ist demgemäß auch das „Wandern“ geringfügiger (von 487 bis 493 bei KÖNIG und 496 bis 510 bei BRODHUN).

BRODHUN giebt auch ganz direkt an (a. a. O., S. 326), daß es „das monochromatische Licht war, welches bei Intensitätsänderungen seine Farbe änderte oder wenigstens in weit höherem Grade änderte, als die Mischung. Wenn der Farbenton beider Felder im Farbenmischapparat etwa so gewählt war, daß er mir gelblich erschien, so wurde bei Herabsetzung der Intensität beider Felder der Ton des homogenen Feldes bläulicher, während der der Mischung gelblich blieb“. Nun läßt sich aber weiter auch aus den von TONN mitgeteilten Versuchen direkt entnehmen, daß, wenn man das „Weiß“ zur Ermittlung des neutralen Punktes noch etwas bläulicher wählt, die Wanderung desselben bei Intensitätsverminderung bereits in entgegengesetzter Richtung (gegen das Violett hin) stattfindet; denn im Grunde ist ja dieses Verhalten ganz identisch mit dem schon oben besprochenen, daß homogene Lichter der brechbaren Spektralhälfte bei Abschwächung blasser (weniger blau) erscheinen, als ein Blau-Rot-Gemisch, dem sie bei hoher Intensität gleich sind; das homogene Licht muß für geringe Intensitäten, um die Gleichung gültig zu erhalten, brechbarer gewählt werden. Allerdings ist dies Wandern gegen das violette Ende bis jetzt nur für Blau-Rot-Gemische beobachtet; es unterliegt aber wohl keinem Zweifel, daß es für ein unzerlegtes, aber stark ins Blau ziehendes Weiß gleichfalls stattfinden muß. Mir scheint also aus den von TONN zusammengestellten Beobachtungen nur zu folgen, daß das zur Ermittlung des neutralen Punktes angewandte Weiß gelblicher erschien, als das „Stäbchen-Weiß“.

Ganz in Analogie mit dem, was oben hinsichtlich des Trichromaten auseinandergesetzt wurde, bieten diese Versuche theoretisch die Möglichkeit, den neutralen Punkt par excellence zu bestimmen, nämlich dasjenige Licht, welches im dichromatischen Apparate eine dem Stäbcheneffekt gleiche Empfindung hervorruft. Dieser neutrale Punkt würde gar nicht „wandern“, während man Wanderung gegen das Rot hin erhält, wenn man

das Weiß gelblicher, und gegen das Violett, wenn man das Weiß bläulicher wählte. Wie genau eine solche Bestimmung ausfallen kann, entzieht sich vorderhand der Beurteilung. Doch kann man auch nach den vorliegenden Bestimmungen schon sagen, daß der betreffende Punkt von dem im gewöhnlichen Sinne für weißes Tageslicht bestimmten sich nicht sehr erheblich entfernen kann und wahrscheinlich etwas blauwärts von ihm liegt.

Die im obigen gegebene Zusammenstellung zeigt also, daß die sämtlichen bisher beobachteten Abweichungen vom NEWTONSchen Farbenmischungsgesetz sich einer einfachen Regel subsumieren lassen. Die für hohe Intensitäten geltenden Gleichungen werden bei Abschwächung aller Lichter und Dunkeladaptation in dem Sinne unrichtig, daß dasjenige Gemisch, welches die größere Stäbchenavalenz besitzt, einen Überschufs von farbloser Helligkeit erhält.¹ Da nun dies gerade das ist, was nach der Theorie erwartet werden muß, so darf wohl gesagt werden, daß auch dieses Erscheinungsgebiet ihr zur Stütze gereicht.

III.

Ein kleinerer oder größerer Teil der hier erörterten Erscheinungen ist von anderen Autoren zur Entwicklung wesentlich anderer theoretischer Anschauungen verwendet worden. Eine Erörterung, wieweit diese den Thatsachen gerecht werden, was für und was gegen sie spricht, kann an dieser Stelle nicht umgangen werden.

Zuvörderst ist hier der von HERING und HILLEBRAND aufgestellten Theorie von der spezifischen Helligkeit der Farben zu gedenken. Gelb und Rot sind helle, ebenso wie das Weiß auf Dissimilierung beruhende, Grün und Blau dunkle, ebenso

¹ Eine Ausnahme macht hier lediglich die Beobachtung ALBERTS (*Wiedemanns Annalen* XVI, S. 129), nach welcher bei Abschwächung ein homogenes Gelb rötlicher, ein aus Rot und Grün gemischtes grünlicher werden soll. Indessen handelt es sich hier wohl zweifellos um Täuschungen durch den Wechsel zentraler und exzentrischer Betrachtungen, ein Punkt, dessen Bedeutung damals noch wenig bekannt war. Ein für die Fovea richtig aus Rot und Grün gemischtes Gelb erscheint exzentrisch stets deutlich grün wegen der hier fortfallenden oder geringeren Absorption des grünen Anteils. Ich kann etwas anderes als das Hellerwerden und stärkere Abblenden des Gemisches nicht konstatieren.

wie das Schwarz dem Assimilierungsprozesse entsprechende Farben. In der bei geringster Lichtstärke und dunkel adaptiertem Auge stattfindenden Helligkeitsverteilung haben wir den Ausdruck der weissen Valenzen zu erblicken (Helligkeitsmaximum des Dispersionsspektrums im Grün), welche hier, ohne Beteiligung der farbigen Sehsubstanzen, rein zum Ausdruck kommen. Bei steigender Lichtstärke treten die farbigen Sehsubstanzen in Aktion, und da nun durch die Mitwirkung von Rot oder Gelb eine Zunahme, durch die von Grün oder Blau aber eine Verminderung der Helligkeit erfolgt, so greift die Verschiebung der Helligkeitsverhältnisse zu Gunsten der langwelligen Lichter Platz, wie sie die Beobachtungen eben thatsächlich ergeben haben. Es ist kein Zweifel, daß die Theorie diejenigen Thatsachen, aus deren Anlaß sie entstanden ist, in völlig zutreffender Weise erklärt. Aber ich glaube, daß man in Bezug auf eine Anzahl der später bekannt gewordenen Thatsachen nicht das Gleiche sagen kann.

Zunächst sind wir gezwungen, den Anteil, den die farbigen Sehsubstanzen an der Bestimmung der Helligkeit haben sollen, gelegentlich als einen weit größeren und selbständigeren aufzufassen, als es wohl ursprünglich gedacht wurde. Denn wir können nicht umhin, dem spektralen Rot eine Wirkung auf die schwarzweisse Sehsubstanz ganz abzusprechen. HERING konnte den von ihm untersuchten total Farbenblinden die rote Kaliumlinie überhaupt nicht sichtbar machen. Und, wie ich früher mitgeteilt habe (a. a. O., S. 8), verhält sich selbst nach hochgradiger Belichtung mit rotem Licht die Netzhaut schwachen kurzwelligen Lichtern gegenüber ähnlich, wie eine dunkel adaptierte. Wir müßten uns also denken, daß intensive rote Lichter ihre unter Umständen ja enorm starken Helligkeiten ganz ohne Beteiligung der schwarzweissen Sehsubstanz erzeugen können.

Daß in dieser Vorstellung gegenüber den Grundanschauungen der HERINGSchen Theorie eine gewisse Schwierigkeit liegt, wird man kaum in Abrede stellen können; indessen wird man sie vielleicht nicht unüberkömmlich finden.

Auf ernstere Schwierigkeiten führt aber die Erwägung der Fovea-Funktionen. Auf den ersten Blick zwar könnte man meinen, das Fehlen des PURKINJESchen Phänomens und der ganzen farblosen Wahrnehmung schwacher kurzwelliger Lichter sei

darauf zurückzuführen, daß hier die schwarzweiße Sehsubstanz relativ zu den farbigen weit schwächer vertreten ist, als überall in der Peripherie. Allein die genauere Prüfung führt hier doch auf Widersprüche. Denn wenn selbst bei hochgradiger Dunkel-Adaptation eine isolierte Erregung der schwarzweißen Sehsubstanz nicht gelingt, so müßte das Übergewicht der farbigen jedenfalls ein derartiges sein, daß bei hell-adaptiertem Auge eine merkliche Erregung der farbigen Sehsubstanzen zu erzielen wäre durch Lichter, die für die schwarzweiße unter der Schwelle liegen. Ein unter solchen Umständen zentral schwach bemerkbares Licht müßte dann, sofern es rot oder gelb ist, heller, sofern es grün oder blau ist, dunkler als die Umgebung erscheinen, was doch niemals der Fall ist. Wie ist es ferner zu verstehen, daß intensive grüne und blaue Lichter zentral in größter Helligkeit gesehen werden? Darauf, daß der Verdunkelungseffekt dieser Farben bald eine nicht überschreitbare Grenze erreicht, werden wir nicht rekurrieren können, wenn wir uns erinnern, wie beim roten Licht, welches auf die schwarzweiße Sehsubstanz nicht wirkt, der Helligkeitseffekt bis zu höchsten Werten anwachsen kann.

Mir scheint hiernach, daß die Lehre von der spezifischen Helligkeit der Farben zum mindesten auf Bedenken stößt, sobald man diejenige Voraussetzung, unter der sie ja auch allein aufgestellt wurde, nämlich die eines sehr erheblichen Übergewichts der schwarzweißen Sehsubstanz über die farbigen, fallen lassen will. In entscheidenderer Weise würde die Theorie mit den oben geschilderten Abweichungen vom NEWTONSchen Farbmischungsgesetz in Widerspruch geraten, besonders mit der Beobachtung von CHR. LADD-FRANKLIN und EBBINGHAUS über die ungleiche Verdunkelung eines aus Rot und Blaugrün und eines aus Gelb und Blau gemischten Weißs. Indessen steht einer sicheren Verwertung dieser Beobachtung vorläufig der Umstand entgegen, daß ihre Richtigkeit von HERING bestritten wird. Nach ihm soll vielmehr jede Mischungsgleichung unabhängig von der absoluten Intensität aller Lichter gültig bleiben, wenn sie nicht mit zu großen Gesichtsfeldern und wenn sie in allen Fällen auf der gleichen Netzhautstelle geprüft wird. Verwendet man dagegen zu große Felder, so gewinnt bei der Abschwächung dasjenige Lichtgemisch das Übergewicht, dessen „weiße Valenz“ das größere makulare

Gefälle“ besitzt. Die Gleichungen würden also dann immer bei hoher Intensität mehr nach Maßgabe derjenigen Teile eingestellt, in denen die Lichtabsorption durch die Macula lutea am stärksten ist, bei geringer mehr nach Maßgabe der seitlichen Teile; eine ganz richtige Gleichung sei für die großen Felder aber wegen der ungleichen Verteilung des absorbierenden Pigmentes gar nicht herzustellen; man erhalte da immer nur scheinbare Gleichungen durch lokale Adaptation, und diese vollzieht sich bei hohen und niederen Lichtintensitäten nicht gerade in der gleichen Weise.

Wie schon erwähnt, muß ich dieser Angabe HERINGS insofern zustimmen, als auch ich die Mischungsgleichungen für kleine und direkt fixierte, also auf der Fovea abgebildete Felder von der absoluten Intensität unabhängig finde. Für exzentrisch betrachtete Felder finde ich dagegen trotz sorgfältiger Beobachtung aller von HERING urgierten Vorsichtsmaßregeln die oben geschilderten Erscheinungen deutlich. Da man sich nicht leicht entschließen wird, hier an individuelle Verschiedenheiten zu glauben, so erwähne ich einige Punkte, die in Betracht kommen können. Ich habe, um die Felder des Spektralapparates in beliebiger Exzentrizität betrachten zu können, vor dem Okularspalt ein kleines Streifchen eines mikroskopischen Deckgläschens derart schräg angebracht, daß dadurch ein seitlich aufgestelltes Fixationszeichen, an dem Glasplättchen gespiegelt, im Gesichtsfeld erschien. Das Fixationszeichen, ein minimales Gasflämmchen, konnte dann leicht in beliebige scheinbare Abstände gebracht werden. Das Gesichtsfeld meines Apparates ist etwa ein stehendes Oval von 22 mm Höhe und 12 mm Breite, welches aus einer Entfernung von 42 cm betrachtet wird. Die Trennungslinie ist horizontal. Das Fixationszeichen stellte ich so, daß es rechts oder links horizontal neben der Trennungslinie erschien, und daß sein scheinbarer Abstand vom Rand der Felder etwa 15—25 mm betrug. Das Feld konnte durch Einsetzung kreisförmiger Diaphragmen verkleinert werden.

So habe ich die Erscheinung noch deutlich gefunden bei Anwendung von Feldgrößen und Exzentrizitäten, bei denen die Ungleichmäßigkeit der Pigmentierung sicher keine Rolle mehr spielen konnte, da die Feldergleichheit gegen kleine Blickschwankungen keineswegs mehr empfindlich war; z. B.,

um bestimmte Zahlen anzuführen, bei Diaphragma 11 mm und 15 mm scheinbarem Abstand des Fixierzeichens.

An dem in letzter Zeit in den Besitz des hiesigen Instituts gelangten Farbmischapparat nach HELMHOLTZ habe ich die Beobachtungen mit gleichem Erfolge wiederholt (z. B. bei Feldgröße $1,8^\circ$ und Abstand des Fixierzeichens vom Rande des Feldes $2,5^\circ$). Ich mußte mich übrigens auch hier auf die Vergleichung der Rot-Blaugrün- mit einer Gelbblau-Mischung beschränken, da das Licht der Triplexbrenner zu wenig Violett liefert, um die Gelbgrün-Violett-Mischung verwenden zu können.

Gegenüber etwaigen Bedenken, auf die die Verminderung der Lichter durch seitliche Verengerung des Okularspaltes stossen könnte, sei bemerkt, daß bei meinem Apparate nur durch Höhenveränderung des Okularspaltes abgeschwächt wurde. Da als Lichtquelle ein dem diffusen Tageslichte ausgesetztes weißes Papierblatt diente, die Spalte also in ihrer ganzen Höhe gleich hell waren, so ist dieses Verfahren vollkommen zuverlässig.

Der wichtigste Punkt mag übrigens der sein, daß zwar in gewissem Maße immer durch Abschwächung der Lichter die Stäbchenfunktion mehr hervortritt, aber in vollem Maße nur, wenn man die Verdunkelung sehr weit treibt und den Adaptationswechsel des Auges zu Hilfe nimmt. Man muß also die Gleichungen hoher Lichtstärken mit hell-, und diejenigen geringer mit gut dunkel-adaptiertem Auge prüfen. HERING hatte, soviel ich sehe, zu der Anwendung dieses Verfahrens keinen Anlaß und ist wohl auch nicht so zu Werke gegangen. Unterläßt man dies, so sind die Unterschiede geringfügig und können bei der Unsicherheit der Vergleichung auf exzentrischen Stellen wohl unmerklich werden.

Im Übrigen wird natürlich abzuwarten sein, ob und in welchem Sinne sich die hiernach bestehenden Widersprüche etwa durch weitere Beobachtungen lösen lassen. Dagegen darf wohl darauf hingewiesen werden, daß die von HERING aufgestellte Regel für die scheinbaren Veränderungen auf größeren Feldern (bei Abschwächung erscheint dasjenige Lichtgemisch heller, dessen weiße Valenz das größere makulare Gefälle hat) vorderhand selbst noch keine eigentliche Erklärung gefunden hat. HERING selbst hat, nachdem er die Konstanz der Mischungsgleichungen für kleine Felder konstatiert hat, sich mit der

Aufstellung jener Regel begnügt und ausdrücklich hinzugefügt, es solle damit nur der Weg bezeichnet sein, auf dem die Erklärung zu suchen sei.

Noch weit wichtiger aber ist es, daß die HERINGSche Erklärung den entsprechenden Beobachtungen der Dichromaten in keiner Weise gerecht wird. Wenn der Dichromat ein homogenes Blaugrün einem Blau-Rot-Gemisch gleich macht, so wird, wie oben angeführt, diese Gleichung für geringe Lichtstärke und dunkel-adaptiertes Auge völlig unzutreffend. Die weiße Valenz ist hier im Gemisch fast ausschließlich durch das blaue Licht repräsentiert; das makulare Gefälle wird also eher für das Gemisch größer sein. Die Erscheinung ist überdies so ungemein deutlich, daß auch über ihr Bestehen bei Beobachtung an konstanter Netzhautstelle und auf kleinem Felde kein Zweifel aufkommen kann. Nichts kann frappanter und belehrender sein, als selbst die Blaugrün-Purpur-Gleichung eines Dichromaten nach starker Herabsetzung aller Lichter und mit dunkel adaptiertem Auge zu betrachten. Man sieht dann aufs deutlichste, daß von einer Gleichheit auch nicht entfernt die Rede ist, mag man selbst weniger oder mehr peripher beobachten, mag der Dichromat die Gleichung zentral oder mehr peripher eingestellt haben, und mag das Feld größer oder kleiner sein, vorausgesetzt nur, daß man nicht rein zentral beobachtet.

Für den Dichromaten kann also meines Erachtens als sichergestellt angesehen werden, daß zwei ihm farblos erscheinende Lichter (ein homogenes und eine Mischung) bei hoher Intensität gleich, bei geringer und dunkel adaptiertem Auge sehr ungleich erscheinen können. Ist aber dies so, so folgt unmittelbar, daß die im letzteren Falle in Betracht kommenden Reizwerte nicht die Weißvalenzen im Sinne HERINGS sein können. Und man wird überhaupt, ohne zu sehr künstlicher Annahme zu greifen, kaum der Folgerung ausweichen können, daß farblose Helligkeitsempfindung an allen extramakularen Netzhautstellen durch Wirkung auf zwei verschiedene Apparate entstehen kann, von denen bei hellem Licht mehr der eine, bei schwachem mehr der andere ins Spiel kommt.

Mit der Gewinnung dieses Ergebnisses glaube ich mich hier begnügen zu können; denn wenn man dasselbe anerkennt, so wird, wie ich glaube, auch vom Standpunkte der HERING-

schen Theorie aus die hier vertretene Anschauung von der Funktion der Stäbchen als die wahrscheinlichste bezeichnet werden müssen. Man kann dieselbe, wie mir scheint, acceptieren und mit Bezug auf den trichromatischen Apparat, die Lehre von der spezifischen Helligkeit der Farben aufgebend, wieder auf die ursprünglichen Vorstellungen zurückgehen, ohne sich mit den Grundlagen der Theorie in Widerspruch zu setzen. Jedenfalls wäre es verfrüht, etwa noch denkbare andere Modifikationen der Theorie zu diskutieren, ehe jemand sie aufgestellt hat und für sie eingetreten ist.

IV.

In zweiter Linie hätte ich mich hier mit der von A. KÖNIG entwickelten Theorie auseinanderzusetzen. Diese stimmt zunächst mit den auch von mir vertretenen Anschauungen insoweit ganz überein, als auch K. das Sehen mit dunkel-adaptiertem Auge bei geringen Lichtstärken den Stäbchen, resp. dem Sehpurpur zuschreibt. Hiervon abgesehen aber möchte KÖNIG in den Stäbchen, resp. dem Sehpurpur den Träger der von der YOUNG-HELMHOLTZschen Theorie angenommenen Blau-Komponente sehen, und zwar so, daß die stärkere Zersetzung des Sehpurpurs, besonders aber auch die Weiterzersetzung des aus diesem zunächst entstehenden Sehgelb Blauempfindung hervorriefe. Die der Stäbchen und des Sehpurpurs ermangelnde Fovea centralis sei demgemäß blaublind. Lassen wir die allgemeinen Bedenken außer Spiel, die man wohl dagegen haben darf, daß derselbe Apparat bei schwacher Erregung farblose Helligkeitsempfindung und bei Steigerung der gleichen Reizung Blauempfindung liefern solle, so scheinen mir doch in mehreren Richtungen dieser Betrachtungsweise unüberwindliche Schwierigkeiten zu erwachsen. Nicht haltbar dürfte zunächst die Ansicht von der Blaublindheit der Fovea sein, denn es unterliegt doch keinem Zweifel, daß wir kleine blaue (auch monochromatische) Punkte bei direktem Fixieren sehen, und daß wir sie auch blau sehen. Wie ich schon in meiner ersten Mitteilung auseinandersetzte, besteht das zentrale Verschwinden kleiner blauer Gegenstände, in welchen KÖNIG eine Bestätigung seiner Ansicht von der Blaublindheit der Fovea findet, nur insofern, als solche Gegenstände, wenn sie hinreichend licht-

schwach sind, um zentral zu verschwinden, peripher farblos gesehen werden. Ich möchte dem hier hinzufügen, daß ich die Möglichkeit nicht bestreiten will, daß ein lichtschwacher blauer Punkt, der zentral unsichtbar ist, in kleinem Abstand von der Fovea auch noch blau sichtbar wird; es würde dies in der Pigmentierung des gelben Fleckes und der daselbst stattfindenden Absorption des blauen Lichtes eine ausreichende Erklärung finden.¹ Daß aber die Fovea überhaupt keine Blauempfindung erzeuge und blaue Objekte gar nicht sehe, kann ich nach meinen Erfahrungen schlechterdings nicht bestätigen. Rein blaue Objekte von nicht gar zu geringer Lichtstärke sehe ich auch, wenn ihr Bild ganz auf die Fovea fällt, und ich sehe sie sicher blau; ich bringe sie nie zentral zum Verschwinden. Es ist mir auch nicht glaublich, daß dieser Misserfolg, wie man ja zunächst glauben könnte, auf mangelhafter Fixation beruhen soll. Denn bei stark dunkel adaptiertem Auge hat es für mich nicht die geringste Schwierigkeit, mich von dem zentralen Verschwinden solcher kleinen Objekte zu überzeugen, die peripher sogar sehr stark sichtbar sind. Und es gelingt dies, wie ich finde, meistens sogar wenig geübten Beobachtern. Nicht blaublind ist also die Fovea, sondern, wenn wir es mit einem bereits gebräuchlichen Namen kurz bezeichnen wollen, hemeralopisch; ihr fehlt nicht das Vermögen, Blau zu sehen, sondern das Vermögen, sehr schwache Lichter zu sehen, die die Peripherie farblos sieht. Allerdings macht sich dies vorzugsweise gegenüber kurzwelligem Lichte bemerklich, weil eben dieses Vermögen der Peripherie, schwaches Licht zu sehen, vor allem bei kurzwelligen Lichtern hervortritt.

Abgesehen von diesen Einwänden gegen eine Blaublindheit der Fovea, Einwänden, die inzwischen in mehr oder weniger ähnlicher Weise auch von anderer Seite² erhoben worden sind, scheinen mir weitere Schwierigkeiten auch mit der Annahme

¹ Ich habe etwas Derartiges nie mit Sicherheit beobachten können. Freilich ist es sehr schwierig, zu sagen, ob ein solches lichtschwaches Pünktchen völlig farblos oder etwa eine Spur bläulich erscheint. Daß ein peripher deutlich wahrnehmbares Blau zentral verschwände, kommt bei mir sicher nicht vor.

² GAD, Der Energieumsatz in der Retina. *Arch. f. Physiol.* 1894. S. 491.
HERING, Über angebliche Blaublindheit der Fovea centralis. *Pfügers Arch.* LIX. S. 403.

verknüpft, daß einerseits stärkere Zersetzung des Sehpurpurs, andererseits aber besonders Zersetzung des aus ihm gebildeten Sehgelbs Ursache der Blauempfindung sei. Die letztere Annahme kann, wenn man den Stäbchen sowohl die Blauempfindung als die farblose Wahrnehmung schwächster Lichter zuschreiben will, deshalb nicht umgangen werden, weil (das lehren die Beobachtungen an Dichromaten sowohl wie an Trichromaten) der Blaukomponente unmöglich eine Erregbarkeitskurve zugeschrieben werden kann, die sich mit der Helligkeitsverteilung in schwächstem Lichte deckte. Diese letztere zeigt im Dispersionsspektrum ihr Maximum in Grün; die „K-Kurven“ für hohe Intensität verlaufen ganz anders.

Auf der anderen Seite wird man aber auch nicht denken können, daß die Empfindung des Blau an die Zersetzung des Sehgelbs allein gebunden sei; denn wir sehen ja thatsächlich auch mit einem völlig ausgeruhten Auge, welches keine erheblichen Mengen von Sehgelb enthalten kann, sehr gut blau. Es ist also eine unentbehrliche Konsequenz der Grundvorstellungen, daß sowohl Zersetzung des Purpurs als Zersetzung des Sehgelbs Blauempfindung liefern können. Wenn nun aber dies so wäre, so müßte, wie mir scheint, das ja zweifellos in sehr erheblichem Maße wechselnde Verhältnis, in dem die Stäbchen Purpur und Sehgelb enthalten, sich in einer hochgradigen Variabilität der Mischungsgleichungen, auch bei Anwendung ziemlich heller Lichter, verraten, was thatsächlich keineswegs der Fall ist. Jede Mischungsgleichung, bei der die Blaukomponente beteiligt ist, müßte, sofern sie für ein mäßig hell adaptiertes, an Sehgelb reiches Auge richtig hergestellt ist, für das vollkommen dunkel adaptierte Auge im ersten Moment durchaus falsch sein. Wie soll man sich denken, daß bei der Betrachtung des hellen Objektes sozusagen mit einem Schlage eine ganz bestimmte Menge von Sehgelb entsteht und alsdann auch dauernd das Verhältnis von Purpur und Sehgelb sich konstant erhält? Soweit die Beobachtungen am Präparate ein Urteil gestatten, ist die Zersetzbarkeit des Sehgelbs weit geringer, als die des Purpurs; es müßte daher wohl das Verhältnis des ersteren zum unzersetzten Purpur eine erhebliche Zeit lang beständig zunehmen.

Was die neuerdings von EBBINGHAUS aufgestellte Theorie des Farbensehens anlangt, so richten sich auch gegen sie die Bedenken, die ich soeben gegen die Vorstellung erhob, daß

die Blauempfindung auf einer Zersetzung des Sehgelbs beruhen solle. Nimmt man ferner, wie EBBINGHAUS thut, als gesichert an, daß auch die Zapfen der Fovea mit dem Substrat der Blauempfindung ausgerüstet sind, so vermag ich schlechterdings keinen Grund zu sehen, weshalb nicht dies von den Zapfen der extrafovealen Teile in gleicher Weise angenommen werden soll, und weshalb man hier die Blauempfindung in einen anatomisch getrennten und mit ganz anderen Leitungsverhältnissen ausgerüsteten Endapparat verlegen soll. Hiermit gelangen wir dann wieder zu der Vorstellung, daß die Zapfen überhaupt einen trichromatischen Apparat darstellen. Auf diesem Standpunkte nun erscheint von denjenigen Gedanken, die der EBBINGHAUSSCHEN Theorie eigentümlich sind, noch einer beachtenswert und diskutierbar, die Annahme nämlich, daß in den Zapfen mehr (E. nimmt zwei an) lichtempfindliche und gefärbte Stoffe zu einem farblosen Gemenge vereinigt seien.

Man wird, glaube ich, darüber ziemlich einig sein, daß die Möglichkeit eines solchen Verhaltens gewiß im Auge zu behalten ist, da es uns an einer begründeten Vorstellung darüber, welche Wirkungen das Licht in den Zapfen hervorruft, zur Zeit überhaupt fehlt. Als wirklich begründet könnte aber eine solche Anschauung doch wohl erst gelten, wenn es gelungen wäre, diese Farbstoffe sichtbar darzustellen. Dies müßte um so mehr verlangt werden, wenn man auch diesen lichtempfindlichen Substanzen eine Änderung ihrer Farbe (Verschießen, Ausbleichen) durch Licht zuschreibt. Nach der spezielleren, von EBBINGHAUS entwickelten Anschauung müßten, soviel ich sehe, in einem bei Natronlicht präparierten Dunkelauge die betreffenden Teile der Zapfen infolge der Zusammensetzung eines roten und eines grünen Farbstoffes nahezu schwarz, jedenfalls sehr dunkel erscheinen. In entschiedenem Widerspruche mit der Erfahrung scheint mir die Annahme zu stehen, daß die Empfindungen des Blau und Grün auf den sekundären Weiterzersetzungen des Sehgelbs (resp. der aus einem grünen Farbstoffe durch Lichtwirkung entstehenden roten Substanz) geknüpft sein soll. Denn, wie vorher schon erwähnt, ist das völlig ausgeruhte Auge sofort zu jeder Farbenempfindung befähigt; es ist also wohl kaum möglich, anzunehmen, daß gewisse Farbenempfindungen an Substanzen geknüpft sind, die sich erst unter der Einwirkung des Lichtes bilden.

Endlich sei hier erwähnt, daß die Annahme, nach welcher die Stäbchen nur zur Hervorbringung farbloser Lichtempfindung befähigt sind, auch in der Theorie der Lichtempfindungen sich findet, welche von CHR. LADD-FRANKLIN entwickelt worden ist.¹ Leider ist hier die Abweichung der für die Stäbchen und der für die Zapfen geltenden Helligkeitsverteilung gar nicht berührt und somit auch die einfache Erklärung, welche sich für eine Reihe von Thatsachen (PURKINJESCHES Phänomen etc.) gerade hieraus ergibt, kaum angedeutet (vielleicht gar nicht bemerkt?) worden. Es hängt dies wohl mit dem der Theorie eigentümlichen Hauptgedanken zusammen; denn der Schwerpunkt liegt, soviel ich sehe, in der Beziehung, die zwischen farbigen und farblosen Empfindungen durch die Annahme von „Graumolekülen“ und „Farbenmolekülen“ hergestellt wird, wobei die letzteren aus den Graumolekülen durch Differenzierung in der Weise entstanden sein sollen, „daß die Atome der Außenschicht sich nach drei zueinander senkrechten Richtungen verschieden gruppiert haben“. Ich gestehe, daß eine derartige Konstruktion meinen physikalischen und chemischen Vorstellungen zu fern liegt, als daß ich mich in sie hinein denken könnte. Wenn aber angenommen wird, daß die Zapfen Farbmoleküle, die Stäbchen nur Graumoleküle enthalten, und wenn dann weiter betont wird, daß durch die Wirkung gewisser Lichtgemische auf die Farbmoleküle eine nervenerregende Substanz entsteht, welche genau dieselbe Beschaffenheit hat, wie die äußere Schicht der Graumoleküle, so scheint mir der Versuch, zwischen den monochromatischen Elementen und den trichromatischen eine bestimmte Beziehung anzugeben, gerade von den Erklärungsmöglichkeiten abzuführen, die an sich in der Unterscheidung jener beiden Elemente liegen. Denn zu diesem Ende müssen wir uns vor allem auf die sehr wesentlichen Unterschiede der Lichtwirkung auf den einen und den anderen Apparat stützen.

V.

Ich habe in meiner ersten, die Funktion der Stäbchen betreffenden Mitteilung (a. a. O., S. 11) die Vermutung ausgesprochen, daß die Erscheinung des sog. PURKINJESCHEN

¹ Diese Zeitschrift, IV. S. 211 und *Mind* N. S. II. S. 473.

Nachbildes auf eine Funktion der Stäbchen und das Zeitverhältnis ihrer Wirksamkeit gegenüber der der Zapfen zurückzuführen sei. Es ist mir bis jetzt nicht möglich gewesen, dieses recht reichhaltige Erscheinungsgebiet systematisch zu untersuchen, und ich muß mich daher hier auf wenige Bemerkungen beschränken, um so mehr, da dem Gegenstande von anderer Seite her eine Anzahl von Arbeiten in neuerer Zeit gewidmet worden sind.¹ Sehen wir hinter einem bewegten, farbig leuchtenden Körper eine kurze gleichfarbig leuchtende Linie und dann einen längeren farblosen oder schwach komplementär gefärbten Schweif hinlaufen, so sondert sich auch hier wieder die farblose Helligkeitsempfindung von der primären farbigen so deutlich, daß es nahe liegt, an einen nur farblos empfindenden und relativ lange Nachwirkung des kurzen Reizes zeigenden Apparat zu denken. Die Vermutung, daß ein solcher Schweif die in den Stäbchen länger andauernde Reizung darstellt, bestätigte sich durch die Beobachtung, daß er im roten Lichte fehlt. Dies habe ich damals mitgeteilt, ohne zu wissen, daß BIDWELL einige Wochen zuvor die gleiche Thatsache bekannt gegeben hatte.²

Ich habe auch gelegentlich konstatiert, daß der Schweif sich merklich verlängert, wenn man das Auge stark seitlich

¹ HESS, Über die nach kurzdauernder Reizung des Sehorganes auftretenden Nachbilder. *Pflügers Arch.* Bd. 49. S. 190.

SNELLEN, Über Nachbilder. *Verhandlungen der ophthalmol. Gesellschaft zu Heidelberg.* 1893.

BOSSCHA, Primäre, sekundäre und tertiäre Netzhautbilder nach momentanen Lichteindrücken. *Arch. f. Opth.* XL. 2. S. 22.

CHARPENTIER, *Arch. de Physiol.* 1892, S. 541.

BIDWELL, On the recurrent images following visual impressions. *Proceedings of the R. Society.* June 1894.

Als ältere, den Gegenstand betreffende Litteratur sei hier erwähnt:

PURKINJE, *Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne.* S. 111.

S. EXNER, Der Erregungsvorgang im Sehnervenapparate. *Sitzungsber. d. Wien. Akad. Math.-naturw. Kl.* 3. Abt. Bd. LXV. 1872.

YOUNG, Note on recurrent vision. *Philos. Magazine.* 1872. S. 343.

DAVIS, *On recurrent vision.* Ebenda. 1872. S. 526.

² Übrigens hat schon DAVIS das Fehlen der recurrent vision bei Anwendung eines roten Lichtes konstatiert; auch HESS hat ähnliches gefunden und aus der sehr schwachen Wirkung des roten Lichtes auf die schwarzweiße Sehsubstanz erklärt.

wendet und das (natürlich durch ein Uhrwerk gleichmäßig bewegte) Licht über stark peripher gelegene Teile der Netzhaut gleiten läßt, ein Umstand, der wohl im gleichen Sinne gedeutet werden kann. Für eine detailliertere Deutung des ganzen Phänomens scheinen mir aber doch noch manche weitere Beobachtungen erforderlich. Wenn die meisten Autoren das sekundäre Bild als dem primären komplementär beschreiben, andere aber auch als gleich gefärbt, so liegt hier ein Widerspruch vor, der allerdings wohl aus der verschiedenen Reaktionsweise des trichromatischen Apparates je nach Intensität und Dauer des Lichtreizes sich erklären wird, aber doch einer solchen Aufklärung noch bedürfte. Wichtiger noch ist der andere Punkt, ob nämlich die sekundäre Helligkeit von der primären durch ein Intervall der Dunkelheit geschieden ist. EXNER hatte dies nicht gesehen, ich selbst in meinen damals mitgeteilten Versuchen nur einige Male mich von seiner Existenz überzeugen können, während die anderen Autoren es als regelmäßig vorhanden angeben. Ich habe mich neuerdings davon überzeugt, daß es hier sehr wesentlich auf die Wahl passender Lichtstärken, aber auch auf den Adaptationszustand des Auges ankommt. Unter geeigneten Umständen sieht wohl jeder, daß das Nachbild, von dem primären durch einen deutlichen dunklen Zwischenraum getrennt, hinter diesem herläuft. Präsentiert sich die Erscheinung in dieser Form, bei welcher der kurze Lichtreiz etwa $\frac{1}{5}$ Sekunde nach der ersten eine zweite Helligkeitsempfindung hervorzurufen scheint, so läge es ja freilich am nächsten, hierin den stark verspäteten Beginn der Stäbchen-erregung zu erblicken. Indessen hat es doch auch große Bedenken, dem Dunkelapparat eine so träge Reaktion zuzuschreiben, und ich möchte für diese Erklärung hier nicht ohne weiteres eintreten. Denkbar wäre ja auch, daß die Stäbchen die Eigentümlichkeit besäßen, mit einer Doppel-erregung im Zeitintervalle von etwa $\frac{1}{5}$ Sekunde zu antworten, oder daß das für kurze Zeit sehr starke negative Nachbild des trichromatischen Apparates den Stäbcheneffekt erst nach einer gewissen Zeit zur Geltung kommen ließe u. dergl. Weitere Untersuchungen finden hier wohl noch manchen Angriffspunkt; für den Augenblick erscheint mir die Deutung noch in vielen Detailpunkten ungewiß, wenn auch die Auffassung der Nacherregung als einer Stäbchenfunktion gewiß sehr wahrscheinlich ist.

In ähnlichem Sinne sei hier der angeborenen totalen Farbenblindheit Erwähnung gethan. Nachdem durch HERING gezeigt war, daß für gewisse Fälle von angeborener totaler Farbenblindheit die Verteilung der Helligkeit im Spektrum ganz die gleiche war, wie für das dunkel-adaptierte normale Auge im schwachen Licht (wobei auch dieses farblos sieht), ergab sich als selbstverständliche Konsequenz der oben dargelegten Theorie die Vermutung, daß jene „Monochromaten“ Stäbchenseher seien, eine Anschauung, zu der übrigens CHR. LADD-FRANKLIN und KÖNIG von ihren theoretischen Vorstellungen aus ebenfalls bereits gelangt waren.

Diese Deutung der Erscheinungen wird sich, von manchem anderen abgesehen, auch dadurch empfehlen, daß sie eine einfache Erklärung für die herabgesetzte Sehschärfe und die Lichtscheu jener total Farbenblinden ergibt.¹ Da, soweit sich bis jetzt sagen läßt, das Sehen jener Monochromaten mit demjenigen Sehen des Trichromaten, welches wir als Stäbchenfunktion auffassen, ganz übereinstimmt, so liefert gewissermaßen die Erscheinung der totalen Farbenblindheit den Beweis für die Isolierbarkeit jener Funktion und kann daher unserer Hypothese jedenfalls zur Stütze dienen. Doch muß eine eingehendere Besprechung auch dieses Gegenstandes späterer Gelegenheit vorbehalten bleiben.

VI.

Die obigen Darlegungen gestatten wohl die zusammenfassende Behauptung, daß die hier entwickelte Theorie der Stäbchen- und der Zapfenfunktion 1. für das PURKINJESCHE Phänomen und die Erscheinung des sog. lichtschwachen Spektrums, 2. für die von KÖNIG und seinen Mitarbeitern beobachteten Abweichungen vom NEWTONSchen Farbmischungsgesetz eine einfache und durchsichtige Erklärung bietet; daß sie 3. die Erscheinungen der totalen Farbenblindheit und 4. das sog. PURKINJESCHE Nachbild (recurrent vision) in einer interessanten Weise unserem Verständnis näher rückt; und daß sie 5. in dem schon von MAX SCHULTZE festgestellten Überwiegen

¹ Vergl. hierüber v. KRIES, Über den Einfluß der Lichtstärke auf zentrale und periphere Sehschärfe. *Centralbl. f. Physiol.* 26. Jan. 1895.

der Stäbchen und Reduktion der Zapfen bei Dunkeltieren eine merkwürdige Bestätigung findet.

Die Betrachtung der Stäbchen als eines farbenblinden und besonders für die Funktion in schwachem Licht befähigten Apparates scheint mir in mehreren Beziehungen von weitergehender Bedeutung, so daß dem Gegenstande wohl noch einige allgemeine Bemerkungen gewidmet werden dürfen. Erstlich wird es befriedigen müssen, daß es gelingt, einem anatomisch differenzierten und phylogenetisch sich absondernden Teile des Sehapparates seine gesonderte Funktion zuweisen zu können. Betrachtet man sodann die Einrichtungen unter dem Gesichtspunkte der Zweckmäßigkeit, so erscheinen sie in verschiedenen Beziehungen interessant und verständlich. Wir können zunächst verstehen, daß die Aufgabe, bei schwächstem Lichte zu sehen, am bestem unter Verzicht auf die farbigen Bestimmungen gelöst werden kann, da alsdann alle Lichtarten zur Hervorbringung des gleichen Effekts sich vereinigen. Naturgemäß erscheint ferner auch, daß der Dunkelapparat eine vorzugsweise hohe Adaptationsfähigkeit besitzt. Denn die sehr große Lichtempfindlichkeit, die im Dunkel gefordert wird, würde ohne eine solche Einrichtung bei hellem Lichte zu großen Störungen führen. Auch bezüglich der Frage, weshalb an der Stelle des deutlichsten Sehens die Stäbchen fehlen, können wir uns wohl einigermaßen Rechenschaft geben. Natürlich wäre es ja wohl für uns noch vorteilhafter, wenn wir auch in sehr schwachem Licht die volle räumliche Unterscheidungsfähigkeit besäßen, deren wir uns bei größerer Helligkeit erfreuen. Man sieht aber, daß der höchste Grad räumlicher Unterscheidung eine durchaus isolierte Leitung für jeden Endapparat erfordert (wie sie für die Foveazapfen verwirklicht ist), während dagegen die Empfindlichkeit gegen schwaches Licht voraussichtlich dadurch begünstigt wird, daß eine größere Zahl von Endapparaten ihre Wirkung vereinigt, daß der Erregungseffekt, wie CAJAL es ausdrückt, sich bei seinem Vordringen in der Netzhaut immer mehr konzentriert. Wenn es hiernach ohnehin zweckmäßig schien, bei dem Dunkelapparat auf den höchsten Grad der Sehschärfe zu verzichten, so erscheint es dann weiter durchaus zweckentsprechend, an einer kleinen Stelle der Netzhaut den Dunkelapparat ganz auszuschließen und dadurch das höchste Maß

von Sehschärfe und Farbensinn wenigstens für helleres Licht zu erzielen. Wie wenig ein zentrales Skotom von geringer Ausdehnung sich störend bemerklich macht, das lehrt der Umstand, daß, obgleich wir in schwachem Licht stets mit einem solchem Skotom behaftet sind, die wenigsten Menschen überhaupt hiervon etwas bemerken.

In Bezug auf die Funktionsweise der Stäbchen drängen sich noch weitere Fragen auf, die hier kurz berührt werden müssen. Schon KÖNIG hat darauf hingewiesen, daß zwischen der Helligkeitsverteilung im lichtschwachen Spektrum und der Lichtabsorption durch den Sehpurpur eine angenäherte Übereinstimmung stattfindet. Auch die Lebhaftigkeit, mit der Lichter verschiedener Wellenlänge auf den Sehpurpur einwirken, entspricht etwa diesen Verhältnissen. Ob eine genaue Übereinstimmung stattfindet, läßt sich wohl vorläufig nicht sagen, da hierzu die Absorptionserscheinungen, speziell des menschlichen Sehpurpurs, zu wenig bekannt sind. Immerhin wird wohl mit großer Wahrscheinlichkeit vermutet werden können, daß die Zersetzung des Sehpurpurs für die Erregung der Stäbchen von Bedeutung sei.¹ Wie steht es nun bei dieser Anschauungsweise um das Sehgelb? Es wird sich fragen, ob auch seine Weiterzersetzung noch mit einer Erregung einhergeht oder nicht. Diese Frage erscheint einer experimentellen Beantwortung nicht ganz unzugänglich. Man kann nämlich ein blaues und ein grünes Licht, beide von geringer Intensität und farblos erscheinend, einmal mit einer nur kurz für dunkel adaptierten und voraussichtlich an Sehgelb noch reichen, sodann mit einer sehr lange dunkel-adaptierten Netzhaut vergleichen. Erschiene bei dem ersteren Zustande das Helligkeitsverhältnis zu Gunsten des Blau verschoben, so könnte man auf eine Mitwirkung der Sehgelbzersetzung bei der Stäbchen-

¹ Im Zweifel kann man vorderhand auch darüber sein, ob die Zersetzung des Sehpurpurs direkt der die Erregung bestimmende Vorgang ist, oder etwa der Sehpurpur als ein Sensibilisator die photochemische Wirkung auf eine andere Substanz begünstigt, wobei dann seine eigene Zersetzbarkeit wesentlich die Bedeutung einer Adaptationseinrichtung haben würde. Da indessen die Helligkeitsverteilung im Spektrum für die Monochromaten keine oder jedenfalls keine sehr auffällige Abhängigkeit von absoluter Lichtstärke und Adaptationszustand zu zeigen scheint, so dürfte wohl die Auffassung des Sehpurpurs als eines Sensibilisators zunächst nur wenig Wahrscheinlichkeit für sich haben.

erregung schliessen. Ich habe solche Versuche nicht gerade in systematischer Weise, sondern gelegentlich angestellt, ohne ein Ergebnis in jenem Sinne konstatieren zu können. Natürlich aber wäre es voreilig, auf dies negative Ergebnis hin dem Sehgelb die Erregungsbedeutung ganz abzuspochen. Denn bei der überhaupt nur geringen Zersetzbarkeit dieses Körpers ist es sehr denkbar, daß die Lichtwirkung auf ihn gegenüber derjenigen auf den Sehpurpur nicht erheblich in Betracht kommt. Offenbar werden zur Entscheidung dieser Fragen die Versuche an total Farbenblinden viel geeigneter sein, als die an Farbentüchtigten, weil bei diesen die Benutzung stärkerer Lichter wegen der Einmischung des trichromatischen Apparates vermieden werden muß.

Schließlich seien hier noch einige Worte über die Adaptation der Stäbchen gestattet. Wenn einmal angenommen wird, daß die Zersetzung des Sehpurpurs mit der Erregung verknüpft ist, so wird man sich wohl kaum der weiteren Annahme verschließen können, daß der thatsächlich festgestellte starke Wechsel des Purpurreichtums auch mit dem Wechsel der Erregbarkeit, der Hell- und Dunkeladaptation in Zusammenhang zu bringen sei. Ich darf aber wohl, um Mißverständnisse zu vermeiden, betonen, daß ich keineswegs geneigt bin, die Adaptation hierauf ganz ausschließlich zurückzuführen. Vielmehr wird erstlich einmal ohne Zweifel auch an die Wanderung des Pigmentes zu denken sein. Daß diese im Sinne einer Anpassung des Auges an verschiedene Lichtstärken wirksam sei, ist zuerst von EXNER¹ für die facettierten Augen gezeigt worden. Die Vermutung, daß es sich für das Wirbeltierauge ebenso verhält, ist eine naheliegende, und sie hat sich, wie mir, gewiß auch vielen anderen Forschern aufgedrängt.²

Daneben erscheint aber selbstverständlich auch noch die Beteiligung irgend welcher ganz anderer Faktoren möglich. Und noch weniger wäre man zur Zeit zu der Folgerung berechtigt, daß die Umstimmungen des trichromatischen Apparates notwendig und ausschließlich auf dem wechselnden Vorrat

¹ EXNER, Durch Licht bedingte Verschiebungen des Pigmentes im Insektenauge und deren physiologische Bedeutung. *Sitzungsber. der Wien. Akad. Math.-naturw. Kl. XCVIII. Abt. 3. 1889.*

² Ausgesprochen finde ich sie bei E. FICK. *Vierteljahrsschr. d. Naturf. Gesellsch. in Zürich. XL. S. 2. 1895.*

der in den Zapfen angehäuften lichtempfindlichen Stoffe beruhen müsse.

Überhaupt versteht es sich ja von selbst, daß, indem wir uns entschließen, die Stäbchen als einen monochromatischen (farbenblinden) von dem trichromatischen einigermaßen unabhängigen Apparat anzusehen, durch die Gewinnung dieser Anschauung unsere Kenntnisse über die Einrichtung des trichromatischen Apparates direkt nicht gefördert werden. Nur insofern kann hiervon die Rede sein, als eine abweichende Deutung gewisser Thatsachen bisher ganz bestimmte Folgerungen bezüglich des trichromatischen Sehapparates zu gestatten schien (so z. B. die Unabhängigkeit der Weißermüdung von den Umstimmungen bezüglich der Farben; ferner die angenommene Übereinstimmung des beim total Farbenblinden vorhandenen Sehapparates mit der schwarzweißen Sehsubstanz des Trichomaten) und diese nunmehr wieder in Frage gestellt, wenigstens von dieser Seite nicht mehr gestützt sind. Die so viel diskutierten Fragen betr. der Einrichtung des trichromatischen Apparates will ich daher an dieser Stelle nicht berühren. Um jedoch Mißverständnissen vorzubeugen möchte ich noch ausdrücklich betonen, daß, wenn ich schlechtweg von dem trichromatischen Zapfenapparat gesprochen habe, ich damit nicht die Behauptung aufstellen will, daß Einrichtung und Funktion desselben an allen Stellen der Netzhaut die gleichen seien. Freilich erscheint es ja auf den ersten Blick sehr nahe liegend, die Farbenblindheit der Netzhautperipherie auf die Einmischung der Stäbchen unter die Zapfen zu beziehen. Bekannte Thatsachen lassen es aber zunächst fraglich erscheinen, ob dies Erklärungsprinzip ausreicht. Da die Zapfen der Peripherie sich bezüglich ihres Baues und ihrer Leitungsverhältnisse von denen der Fovea wesentlich unterscheiden, und da überdies die Funktion selbstverständlich nicht bloß von den Endapparaten, sondern auch von der Beschaffenheit cerebraler Einrichtungen abhängt, so hat der Gedanke einer Abänderung des Zapfenapparates gegen die Peripherie natürlich nichts Befremdendes. Darüber, ob eine solche anzunehmen ist oder nicht, soll an dieser Stelle kein Urteil abgegeben werden.

Nachtrag.

Seit der Einsendung des Manuskriptes obiger Abhandlung (deren Drucklegung sehr verzögert worden ist) sind zwei andere, unseren Gegenstand betreffende Aufsätze von HERING¹ erschienen, von denen insbesondere der letztere mich noch zu einigen Bemerkungen veranlaßt. H. weist hier darauf hin (wie auch schon GAD), daß nach den Angaben der Histologen ein erheblich größerer Netzhautbezirk als die Fovea centralis, wohl der ganze gelbe Fleck, stäbchenfrei sei. Es ist gewiß richtig, daß KÖNIGS Annahme von der Blaublindheit der Zapfen im Hinblick auf diesen Umstand in einen noch deutlicheren Widerspruch mit leicht zu konstatierenden Thatsachen gerät, als wenn es sich nur um den kleinen Bezirk der Fovea handelt. Dagegen kann ich nicht finden, daß sich für die von mir vertretene Anschauung von der Funktion der Stäbchen hier Schwierigkeiten ergeben. Allerdings habe ich in meiner ersten Mitteilung auch von dem Fehlen der Dunkelfunktion an der Fovea gesprochen, ohne aber eine Messung des betreffenden Bezirkes (die selbstverständlich recht schwierig ist) vorgenommen zu haben und ohne also seine genaue Kongruenz mit der Fovea behaupten zu können oder zu wollen.

Thatsächlich fehlt die Dunkelfunktion in einem zentralen Bezirke, der, für mich wenigstens, erheblich größer ist, als die Fovea. Wenn ich bei dunkeladaptiertem Auge einen kleinen Lichtpunkt fixiere und durch Annäherung eines peripher noch gut sichtbaren kleinen Objektes die Grenze des Verschwindens bestimme, so finde ich diese bei 2—3° Abstand vom Zentrum etwas verschieden, je nach der diesem Objektegegebenen Lichtstärke. Schwieriger ist es, isoliert betrachtete kreisrunde Felder zum vollständigen Verschwinden zu bringen; doch

¹ *Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 60. S. 519 u. Bd. 61. S. 106.

gelingt mir dies bei lichtschwachen Objekten noch sehr deutlich bei Feldgrößen, welche die der Fovea erheblich überschreiten, etwa bis zu 3° ; hier ist ein genau zentrales Fixieren ohne eine dort befindliche Marke naturgemäfs sehr schwierig. Nach der funktionellen Beobachtung würde ich danach dem stäbchenfreien Bezirke eine Ausdehnung von etwa 4° , nach jeder Seite je 2° , vom Zentrum zuschreiben. In meinen oben erwähnten Beobachtungen erstreckte sich das betrachtete Feld von 2 bis $3,5$ und $2,5$ bis $4,3^{\circ}$ vom Zentrum. Herr Dr. NAGEL beobachtete mit einem Felde, das sich von 3 bis 6° Abstand vom Zentrum erstreckte.

Was andererseits die Angaben der Histologen angeht, so wird aus der bei den meisten sich findenden Konstatierung, dafs „am gelben Fleck die Stäbchen fehlen“, ja mit Sicherheit zu entnehmen sein, dafs der stäbchenfreie Bezirk über die Fovea erheblich hinausreicht; um wieviel aber, läfst sich doch wohl kaum mit Sicherheit sagen, da nur KÖLLIKER ausdrücklich den ganzen gelben Fleck für stäbchenfrei erklärt, eine Angabe, die mit Rücksicht auf die sehr wechselnde und nur ungenau zu bestimmende Ausdehnung der Macula nicht für genaue zahlenmäfsige Angaben verwertbar erscheint. KÜHNE sagt von dem einen der von ihm untersuchten Menschengen, ¹ er könne auf das Bestimmteste versichern, „dafs die Stäbchenaufsglieder der äufseren noch gelben und vollends der nächstäufseren, vorher kaum als gefärbt erkennbaren Regionen rot erschienen, als Falten auf der Fläche erschienen, an denen viele solche Stäbchen übereinander geschichtet lagen“. Bezüglich des anderen, an dem der stäbchenfreie Bezirk sich über die Macula hinaus erstreckte, sagt KÜHNE, dafs ihn die sehr geringe Ausdehnung der gelben Färbung überrascht habe; er betont überdies, „dafs hier der Abstand der ersten Stäbchenkränze, vom Zentrum der Fovea gerechnet, gewifs das Doppelte, wenn nicht mehr betrug, als an der anderen Retina“ (a. a. O. S. 113). Berücksichtigt man das alles, so wird man sagen dürfen, dafs eine Annahme, die dazu führt, den stäbchenfreien Bezirk auf etwa 4° Durchmesser zu veranschlagen, sich mit anatomischen Thatsachen nicht in Widerspruch setzt.

¹ *Untersuchungen aus dem Physiologischen Institut zu Heidelberg.* I. S. 107.

In Bezug auf die von KÖNIG und seinen Mitarbeitern angestellten Versuche sagt HERING, es sei das PURKINJESCHE Phänomen beobachtet worden mit einer Netzhautpartie, die stäbchenfrei sei, also nach der Anschauung KÖNIGS selbst (wie übrigens auch meiner) das Phänomen nicht zeigen könne. Da ich mich auf jene Versuche oben auch bezogen und sie in meinem Sinne interpretiert habe, so wird es angezeigt sein, anzugeben, aus welchem Grunde mir das unzutreffend erscheint. Um ein Gesichtsfeld von $3,5^\circ$ ganz auf stäbchenfreien Stellen abzubilden, ist schon eine fast genaue zentrale Fixation erforderlich. Nun ist in jenen Beobachtungen, soweit ich wenigstens finden kann, niemals besonders Sorge getragen worden, den Mittelpunkt des Feldes zu fixieren. Es lag dazu auch nach den damaligen Anschauungen KÖNIGS und seiner Mitarbeiter gar kein Grund vor. Es ist also ganz zweifellos immer in gewöhnlicher Weise mit wanderndem Blick beobachtet worden, wobei vielfältigst im Netzhautzentrum nicht nur Randteile des Feldes, sondern auch außerhalb desselben gelegene Punkte abgebildet wurden. Je mehr, bei abnehmender Lichtstärke, das Feld zentral unsicher und schwer sichtbar wurde, um so mehr wird diese Art der Betrachtung bevorzugt worden sein, ohne daß die auf diesen Punkt noch nicht aufmerksam gewordenen Beobachter dies besonders bemerkt hätten. Daß aus diesem Grunde die Beobachtungen nicht einwurfsfrei erscheinen, habe ich oben schon gesagt; daß sie aber gleichwohl ganz regelmäÙig in dem Sinne ausfallen, daß bei abnehmender Lichtstärke die Stäbchenvalenzen immer mehr in Betracht kommen, ist vollkommen begreiflich, und namentlich scheint mir die betreffende Beobachtung der Dichromaten, welche nicht auf das Maculapigment zurückgeführt werden kann, beachtenswert.

Übrigens könnte es allerdings im Hinblick auf die individuell wechselnde GröÙe der stäbchenfreien Bezirke und die starke Unsicherheit stark exzentrischer Beobachtung nicht gar zu sehr überraschen, wenn manche Trichromaten das Ungültigwerden der Hellgleichungen für geringes Licht und Dunkeladaptation nicht konstatieren könnten. Es ist um so mehr zu wünschen, daß HERING Gelegenheit nähme, die Hellgleichung eines Dichromaten auf die Übereinstimmung der „Weißvalenz“ zu prüfen.

Endlich noch eine Bemerkung: HERING sagt in der ersten der beiden oben erwähnten Abhandlungen, es hätten KÖNIG und ich „neuerdings unsere frühere Ansicht und sogar die YOUNG-HELMHOLTZsche Farbentheorie teilweise aufgegeben und eine Erklärung des PURKINJESchen Phänomens versucht, welche an die von ihm (HERING) entwickelte Lehre von den weissen Valenzen der farbigen Lichter anknüpft“.

Hierzu möchte ich bemerken, -dafs, soweit ich in Frage komme, ein teilweises Aufgeben der HELMHOLTZschen Theorie, und, wenn man will, auch eine gewisse Annäherung an die Anschauungen HERINGS, doch wohl vor allem darin gefunden werden mufs, dafs ich von jeher die HELMHOLTZschen Komponenten nur als den zutreffenden Ausdruck einer peripheren Gliederung unseres Sehapparates, nicht aber für die Vorgänge in der Hirnrinde gehalten habe. Dieser eingeschränkte Sinn, in dem ich die Drei-Komponenten-Theorie stets vertreten habe, ist von mir oft genug und auch schon in meinen ersten Arbeiten (1882) betont worden, und ich hatte nur zuweilen Anlafs, zu bedauern, dafs von gegnerischer Seite hiervon nicht mehr Notiz genommen wurde. Die Anschauung, die ich mir in neuerer Zeit bezüglich der Stäbchenfunktion gebildet habe, stellt gegenüber meiner älteren eine Ergänzung dar; da dieselbe aber die Anschauungen von der Einrichtung des trichromatischen Apparates ganz unberührt läfst, so vermag ich darin eine weitere Entfernung von den HELMHOLTZschen oder eine Annäherung an die HERINGSchen Vorstellungen nicht zu erblicken. — Den Wert jener Beobachtungen, in denen HERING die Weifsvalenzen zu bestimmen meint, habe ich keinen Augenblick verkannt; nur bin ich überzeugt, dafs das, was hier bestimmt wird, etwas anderes ist, als das, was HERING mit dem Worte Weifsvalenz bezeichnet, nämlich Stäbchenvalenz.
