

(Aus der physikalischen Abtheilung des physiologischen Instituts zu Berlin.)

Über Dunkeladaptation.

Von

Dr. med. H. PIPER,

Assistent am physiologischen Institut der Universität Berlin.

Über den zeitlichen Verlauf und die quantitativen Verhältnisse der Adaptation, beziehungsweise der bei Dunkelaufenthalt sich vollziehenden Empfindlichkeitssteigerung der Netzhaut, liegen bislang noch keine vollständig befriedigenden Untersuchungen vor. Nach AUBERT¹, von dem die ersten, zur Feststellung dieser Dinge durchgeführten systematischen Messungen herrühren, haben nur CHARPENTIER² und TREITEL³ es wieder unternommen, der Untersuchung des Gegenstandes von neuem nachzugehen. Zwar liegen außerdem noch einige Angaben von anderen Autoren über den Grad der Empfindlichkeitssteigerung des Sehorganes nach langen Adaptationszeiten vor, doch wurden diese quantitativen Resultate mehr gelegentlich beim Verfolgen anderer Fragen gewonnen und charakterisieren nur einen bestimmten Punkt, meistens den Endpunkt bzw. die Endstrecke des Adaptationsverlaufes. Bezüglich der hier zu erörternden Fragen beanspruchen sie insofern ein besonderes Interesse, als die angegebenen Zahlen zum teil um kolossale Beträge höher sind, als die quantitativen Ergebnisse AUBERTS.

Bei der Wichtigkeit, welche der Adaptationszustand des Auges nach neueren Untersuchungen für die Farbenmischungs-

¹ AUBERT: Physiologie der Netzhaut. Breslau 1865.

² CHARPENTIER: Expériences sur la marche de l'adaptation rétinienne. *Archives d'ophtalmologie* 6. 1887.

³ TREITEL: Über das Verhalten der normalen Adaptation. *Graefes Archiv für Ophthalmologie* 1887.

phänomene und die Nachbilderscheinungen besitzt und im Hinblick auf die große theoretische Bedeutung dieser Function des Sehorganes war es angezeigt, den zeitlichen Verlauf der Empfindlichkeitssteigerung von neuem genau zu bestimmen, derart, daß bei künftigen Untersuchungen die Möglichkeit gegeben ist, auf Grund dieser Messungen den jeweils vorhandenen Adaptationsgrad einigermaßen genau zu definieren. Über die zu diesem Zwecke unternommenen Versuchsreihen soll weiter unten eingehend berichtet werden; zunächst wird noch etwas näher auf die Messungen AUBERT'S und CHARPENTIER'S einzugehen sein.

Was die AUBERT'Schen Untersuchungen betrifft, so sei hier zunächst hervorgehoben, daß in denselben der erste Hinweis auf die wichtige Rolle gegeben war, welche der Adaptationsfähigkeit des Auges in der Physiologie der Gesichtsempfindungen zukommt; die Untersuchungen dieses Autors gaben den ersten Anstoß dazu, daß die mit der Dunkeladaptation verbundenen Erscheinungen eingehend studiert wurden und bei Versuchen über Farbmischung und Nachbilder die gebührende Berücksichtigung fanden; es kommt denselben ferner das wichtige Verdienst zu, den Ausgangspunkt gebildet und die erste Anregung für die wichtigen Gedankenreihen gegeben zu haben, welche in den neueren Theorien über die Lichtempfindung zur Geltung kommen und zur Annahme eines speziellen, wahrscheinlich in den Netzhautstäbchen lokalisierten Adaptations- oder Dunkelapparates geführt haben.

Indessen die Methode AUBERT'S darf heute nicht mehr als einwandfrei und seine zahlenmäßigen Resultate können auch nicht als annähernd richtig gelten. Die wesentlichste Ursache für diese Mängel ist zweifellos in seiner merkwürdigen und höchst komplizierten Versuchsanordnung zu suchen: Um einen beliebig in seiner Intensität abstufbaren Lichtreiz zu gewinnen, bediente er sich eines Platindrahtes, welcher durch den galvanischen Strom zum Glühen gebracht wurde. Der Draht konnte nach Bedarf verlängert und dadurch die beim Glühen entwickelte Lichtintensität in ziemlich weitem Spielraum variiert werden. Nach Eintritt in das Dunkelzimmer mit helladaptiertem Auge wurden von Zeit zu Zeit die Drahtlängen bestimmt, deren Lichtwerte gerade noch minimalste Lichtempfindung auszulösen ver-

mochten. Die quantitative Auswertung der den abgelesenen Drahtlängen entsprechenden Lichtintensitäten geschah in der Weise, daß ein graues Glas gesucht wurde, welches, vor den glühenden Draht gehalten, gerade dessen Licht vollständig absorbierte. Der Verdunkelungswert dieses Glases wurde dann dadurch bestimmt, daß bei höherer Lichtintensität die Sektoreneinstellung am Episkotister aufgesucht wurde, welche ein dem Glase gleiches Grau lieferte.

AUBERT glaubte nun auf Grund dieser photometrischen Messungen annehmen zu dürfen, daß bei Verlängerung seines zu Anfang der Bestimmungen 18 mm langen Platindrahtes auf 19, 20, 21 etc. mm jeder Zunahme um 1 mm eine Helligkeitsabnahme um einen konstanten Lichtwert, also in arithmetischer Progression, entspräche.

Es wurden dann die abgelesenen Drahtlängen, welche der Lichtintensität umgekehrt, der Netzhautempfindlichkeit aber direkt proportional gedeutet wurden, als Ordinaten, die Zeiten, in denen die Ablesung erfolgt war, auf der Abszissenachse in ein System rechtwinkliger Koordinaten eingetragen. Auf diese Weise kam der zeitliche Verlauf der Adaptation in einer Kurve zur Darstellung, welche das allgemein gültige Gesetz veranschaulichen sollte, daß die Lichtempfindlichkeit des Auges bei Dunkelaufenthalt in den ersten Minuten äußerst schnell, dann aber immer langsamer zunimmt, um nach etwa 2 Stunden, wenn auch nicht vollständig, so doch annähernd ein Maximum zu erreichen. Der nach zweistündiger Adaptationszeit erzielte Schwellenwert findet nach AUBERT zahlenmäßig Ausdruck in der Sichtbarkeit einer Lichtintensität, welche bei Verlängerung des glühenden Platindrahtes um 10 mm entwickelt wird und nach seiner Rechnung $\frac{1}{35}$ der bei guter Helladaptation noch eben sichtbaren Helligkeit beträgt. Nach anderer Methode fand AUBERT die Endschwelle = $\frac{1}{36}$ des bei Helladaptation gültigen Schwellenwertes und glaubte, durch dieses Resultat die Richtigkeit seiner ersten Messungen bestätigt zu sehen.

Selbst wenn wir vorläufig einmal annehmen, daß mit AUBERTS komplizierter Methode die Lichtwerte der jedesmal gemessenen Drahtlängen richtig photometriert werden konnten¹, was zweifellos

¹ Schon die Benutzung grauer Gläser bei den Messungen hat ihre

nicht der Fall ist, so sind doch einige andere Einwände gegen die Versuche geltend zu machen, welche wenigstens bezüglich der quantitativen Ergebnisse von ausschlaggebender Bedeutung sind.

Zunächst ist an die bekannte physikalische Tatsache zu erinnern, daß das von einem glühenden Körper emittierte Strahlengemisch nicht nur hinsichtlich der Intensität sondern auch der qualitativen Zusammensetzung Veränderungen erfährt, wenn die Temperatur des Körpers herabgeht. Diese Veränderungen erfolgen in dem Sinne, daß das Spektrum der emittierten Strahlung vom kalten Ende aus mit herabgehender Temperatur mehr und mehr verkürzt wird, bis schliesslich überhaupt keine Strahlen mehr ausgesandt werden, welche nach ihrer Wellen-Länge und -Zahl im stande wären, das Sehorgan spezifisch zu erregen. Die gesamte emittierte Strahlung liegt bei niedriger Temperatur im ultraroten Gebiet und ist nur dem Temperatursinn zugänglich.

Betrachtet man AUBERTS Versuche im Lichte dieser Tatsachen, so zeigt sich, daß das von ihm benutzte Strahlengemisch im Laufe einer Versuchsreihe mit zunehmender Drahtlänge qualitative Veränderungen derart erfuhr, daß das Verhältnis der roten und ultraroten zu den gelben, blauen und violetten Strahlen zu Ungunsten der letzteren mit der Temperaturabnahme des glühenden Drahtes geändert wurde. Nun ist aber bekannt, daß sich die Empfindlichkeit der Retina gegen gelbes, grünes und blaues Licht bei Dunkelaufenthalt sehr erheblich, gegen rotes aber sehr wenig oder gar nicht steigert. AUBERT wechselte also in einer Versuchsreihe die Farbe des Reizlichtes und zwar ging er von einer günstigeren zu einer äußerst unvorteilhaften Lichtqualität über. Kein Wunder also, daß er für die Adaptationsbreite die auffallend geringen Grenzbeträge 1 und $\frac{1}{35}$ fand.

Man hat natürlich auch daran zu denken, daß ein so geringes Maß der Empfindlichkeitszunahme gefunden wurde, weil der Beobachter möglicherweise zu Beginn seiner Messungsreihe unvollständig helladaptiert war. Bestimmtes läßt sich

großen Bedenken, da diese bekanntlich niemals alle Wellenlängen gleichmäßig absorbieren, sondern immer eine leicht rötliche oder bläuliche Färbung aufweisen.

darüber nicht sagen, weil AUBERT über die Art der Herstellung des anfänglichen Adaptationszustandes nichts angiebt.

Um auf die physikalischen Mängel der in Rede stehenden Messungen zurückzukommen, so ist es im höchsten Grade unwahrscheinlich, daß, wie AUBERT annimmt, einer successiven Verlängerung des glühenden Drahtes um gleiche Beträge eine Abnahme der emittierten Lichtintensität in arithmetischer Reihe entsprechen soll. Der Schluss ist doch nichts weniger als berechtigt: einer Verlängerung des glühenden Drahtes um 6,5 mm entspricht eine Helligkeitsabnahme um das 23fache, also einer Verlängerung um 1 mm eine Abnahme um das 3,5fache. Damit wird aber auch die Richtigkeit aller photometrischen Voraussetzungen und somit des ganzen Charakters der erhaltenen Kurven des Adaptationsverlaufes höchst zweifelhaft, wenn nicht ganz unwahrscheinlich.

Ein weiterer, sehr wichtiger Einwand gegen die Brauchbarkeit der AUBERTSchen Zahlen ist in der Tatsache gegeben, daß ein leuchtendes Objekt von geringer Winkelgröße (2—3 cm langer Draht, 20 cm Abstand) mit der Fovea centralis und mit paracentralen Netzhautpartien beobachtet wurde. Wir wissen jetzt, daß diese Netzhautzone wenn überhaupt, so doch sicher in weit geringerem Maße als die weiter peripheren Teile der Retina bei Dunkelaufenthalt an Empfindlichkeit gewinnt.

Die Messungen CHARPENTIERs sind nach wesentlich besserer Methode als die eben besprochenen Versuche angestellt. Die Lichtabstufung erfolgte nach ganz ähnlichem Prinzip, wie an dem bekannten FÖRSTERSchen Photoptometer. Wenn man nun auch theoretisch gegen diese Meßmethode kaum etwas einwenden kann, so sind doch die tatsächlichen Resultate, wie ich zeigen werde, nicht sehr befriedigend.

Was zunächst die quantitativen Ergebnisse betrifft, so fand CHARPENTIER, daß bei extremer Dunkeladaptation die Empfindlichkeit sich auf das 230fache steigerte, wenn durch Aufenthalt in mäßig hellem Zimmer, auf das 676fache, wenn durch Aufenthalt im Freien die voraufgehende Helladaptation bewirkt war, mit deren Schwellenwert die äußerste Dunkelschwelle verglichen wurde. Diese Werte waren nach durchschnittlich 20 Minuten Dunkelaufenthalt erreicht.

CHARPENTIER suchte sich nun ferner den Gang der Adaptation

durch kurvenmäßige Darstellung zu veranschaulichen, verfuhr aber dabei wesentlich anders als AUBERT insofern, als er auf der Abszissenachse die Zeiten, als Ordinaten aber die eben noch wahrnehmbaren Lichtintensitäten (Minimum perceptibile) eintrug. Auf diese Weise gewann er wohl Aufschluß über die Abnahme des Schwellenwertes mit der Zeit, nicht aber direkt, wie er selbst fälschlich annimmt, über die Zunahme der Netzhautempfindlichkeit.

Aber hören wir hier CHARPENTIER selbst: „La diminution du minimum perceptibile se fait de moins en moins vite, comme l'avait indiqué AUBERT“. „Voici comment on peut exprimer la marche de l'adaptation lumineuse: à partir de l'entrée de l'œil dans l'obscurité le minimum perceptibile décroît en progression géométrique à mesure que le temps augmente en progression arithmétique; ou d'une façon plus exacte: la vitesse avec laquelle augmente la sensibilité lumineuse est proportionnelle à un instant donné à la différence qui existe entre sa valeur qu'elle atteindra au moment de l'adaptation complète de la rétine. Ainsi: différence considérable au début, ou ce qui est la même chose augmentation rapide de la sensibilité lumineuse; différence minime à la fin, variation presque nulle de la sensibilité lumineuse.“

Die Folgerungen, welche CHARPENTIER von der Kurve der Schwellenwerte auf den Verlauf der Empfindlichkeitssteigerung zieht, dürfen kaum Geltung beanspruchen, da hier leicht ersichtliche rechnerische Irrtümer untergelaufen sind. Denn obwohl an anderer Stelle ganz richtig gesagt wird, die Empfindlichkeit der Netzhaut sei als reziproker Wert des Minimum perceptibile zu berechnen, so ist doch diese Rechnung nicht durchgeführt worden und nun kommt der Autor bezüglich der Empfindlichkeitszunahme der Netzhaut zu kaum haltbaren Schlüssen. Wären die den Schwellen reziproken Empfindlichkeitswerte als Funktion der Zeit in ein System rechtwinkliger Koordinaten eingetragen worden, so hätte sich, was ja eigentlich selbstverständlich ist, eine Kurve von gerade umgekehrtem Verlauf, nämlich von zuerst langsamer und dann sehr schneller Steigung ergeben.

Führt man die unterlassene Rechnung mit den Messungen CHARPENTIER'S aus, so erhält man in der Tat Kurven, welche den erwarteten Charakter wenigstens einigermaßen deutlich er-

kennen lassen (vergl. Fig. 2 S. 182); im übrigen aber zeigen sie einen so wenig regelmässigen Verlauf, daß wiederum eine erneute Untersuchung des Gegenstandes sehr wünschenswert erscheint.

Nach AUBERT und CHARPENTIER hat nur TREITEL sich nochmals durch eigene Beobachtung eine Anschauung über den Adaptationsverlauf zu verschaffen gesucht. Er verwendete zu diesem Zwecke seine Lichtsinntafeln, arbeitete also nach einer physikalisch-rechnerisch nicht ohne weiteres kontrollierbaren Methode. Nachdem auch er sich für die Richtigkeit der AUBERTSchen „Adaptationsregel“ — zuerst äußerst schnelle, dann sehr langsame Empfindlichkeitszunahme — ausgesprochen hatte, gelangte dieselbe zu allgemeiner Annahme und findet sich vielfach mit diesem Inhalt zitiert und zur Erklärung vieler Erscheinungen herangezogen.

Ich verzichte nun darauf, alle einzelnen Literaturangaben über Werte irgendwelcher Dunkelschwellen hier vollständig anzuführen und bemerke nur, daß, soweit mir bekannt, keine weiteren Mitteilungen über vollständige Messungsreihen, die zur Feststellung des zeitlichen Adaptationsverlaufes unternommen wurden, vorliegen. An dieser Stelle möchte ich nur den Zahlen AUBERTS die Beobachtung von v. KRIES und PERTZ¹ gegenüberstellen, daß nach $\frac{1}{2}$ stündlicher Dunkeladaptation die Empfindlichkeit einer Netzhautstelle 10^0 nasal von der Fovea bei Reizung mit bläulichem Licht 1457mal die der Fovea centralis übertraf. Die foveale Schwelle aber liegt dem Schwellenwert sehr nahe, welcher die Empfindlichkeit der gut helladaptierten Netzhaut charakterisiert. Als Reiz diente bei diesen Versuchen das Licht, welches durch eine Milchglasscheibe hindurch schien, die zwischen dem Beobachter und einer mit bläulichem Zylinder umgebenen Gasflamme aufgestellt war, und die Abstufung der Intensität erfolgte durch Variierung der Distanz zwischen Flamme und Scheibe; der Berechnung lag somit das Gesetz zu Grunde, daß die Lichtintensitäten sich umgekehrt proportional den Quadraten der Flammenabstände verhalten. — Es kann Abstand davon genommen werden, auf die Einzelheiten der Versuchsanordnung und der Resultate hier näher

¹ v. KRIES: Über die absolute Empfindlichkeit der verschiedenen Netzhautteile im dunkeladaptierten Auge. *Zeitschr. f. Psychol.* 15. 1897.

einzufragen, da die in Rede stehenden Messungen mit dem Zweck unternommen wurden, Quantitatives über die Empfindlichkeitsdifferenzen zwischen den einzelnen Teilen der fertig dunkeladaptierten Netzhaut zu ermitteln, es sich also um die Feststellung örtlicher, nicht zeitlicher Adaptationsunterschiede handelte.

Methodik.

Da nach den oben erwähnten Untersuchungen von v. KRIES und PERTZ die Empfindlichkeit der dunkeladaptierten Netzhaut nicht zentral sondern erst $10\text{--}15^\circ$ peripher von der Fovea centralis annähernd maximale Werte erreicht, in den folgenden Versuchen aber der allgemeine zeitliche Verlauf der Adaptation ohne eingehende Berücksichtigung der lokalen Empfindlichkeitsdifferenzen festgestellt werden sollte, so war es angezeigt, ein leuchtendes Objekt von beträchtlicher Flächengröße aus solchen Abständen betrachten zu lassen, daß dessen Netzhautbild bei wenig gesenkter, gehobener oder seitlich abgewichener Blicklinie solche Partien der Retina mitbedecken mußte, die einer hochgradigen Adaptation fähig sind. Dabei konnte dann von der Verwendung eines Fixierzeichens abgesehen werden.

Berücksichtigt man, daß nach AUBERT, TREITEL und CHARPENTIER der Reizwert eines Lichtes für das dunkeladaptierte Auge mit der Winkelgröße zunimmt, so ergibt sich, daß voraussichtlich bei Verwendung eines Reizes von geringerer Winkelgröße eine extreme Dunkelschwelle von anderer absoluter Lichtintensität gefunden worden wäre. Da nach TREITEL eine Abhängigkeit des Reizwertes von der Winkelgröße des Objekts für die Schwellen des dunkeladaptierten Auges in weit höherem Maße als für die des helladaptierten Sehorganes zu bestehen scheint, so würde sich bei kleinerem Reizobjekt die Relation von Anfangs- und Endschwelle derart anders gestalten, daß die Adaptationsbreite einen geringeren Wert aufweisen müßte, was TREITEL tatsächlich feststellte.

Nach dem oben Gesagten ergab sich als Aufgabe, eine gleichmäßig leuchtende Fläche herzustellen, deren Lichtintensität sehr ausgiebig und kontinuierlich abstufbar und dabei exakt meßbar sein mußte. Die Fläche sollte die Form eines Quadrates von 10 cm Seite haben, so daß sie aus

30 cm Entfernung betrachtet eine Winkelgröße von etwa 18° in der Seite und 26° in der Diagonale haben mußte. Wird dann die Blicklinie auf einen Punkt einer Seite oder auf eine Ecke des leuchtenden Quadrates gerichtet, so werden sicherlich solche Teile der Netzhaut vom Lichtreiz mit betroffen, auf denen die Fähigkeit der Empfindlichkeitssteigerung sich auf der Höhe der Ausbildung befindet, — vielmehr natürlich bei noch stärker abgewichener Blicklinie.

Die folgende Anordnung wurde den angegebenen Forderungen in vollständig befriedigender Weise gerecht.

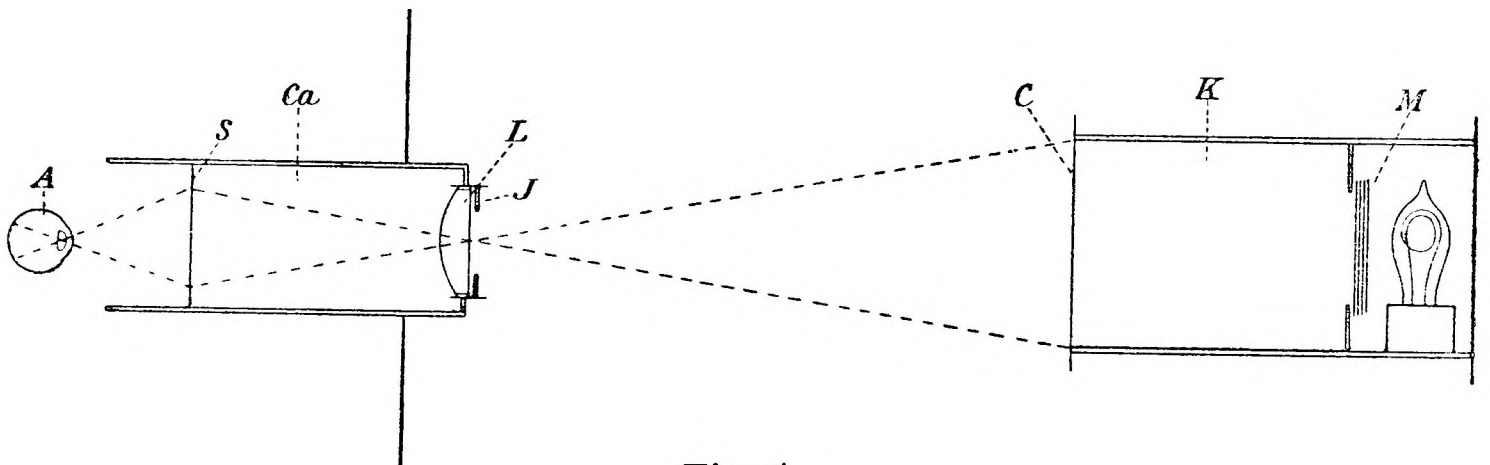


Fig. 1.

Vor die vordere quadratische Öffnung (30 cm Seite) eines Kastens (Fig. 1 *K*) wurde ein durchscheinender weißer Karton (*C*) geheftet. Derselbe wurde vom Kasteninnern her durch eine 50kerzige Glühlampe aus 50 cm Entfernung bestrahlt und gestaltete sich auf diese Weise zu einer nach außen gleichmäßig leuchtenden Fläche. Zwischen Glühlampe und Karton konnten Milchglasscheiben (*M*) nach Bedarf eingeschoben werden, sodafs eine sprungweise Verdunkelung der leuchtenden Fläche bewirkt werden konnte.

Durch einen Apparat von der Beschaffenheit einer Camera obscura (*Ca*) wurde ein Bild der leuchtenden Kartonfläche auf eine Milchglasscheibe (*S*) entworfen, und zwar erfolgte die Aufstellung der Camera in solchem Abstand vom lichtaussendenden Objekt, dafs letzteres in der Größe eines Quadrates von 10 cm Seite durch die Linse (*L*) abgebildet wurde. Das durch die Scheibe (*S*) durchscheinende Bild stellte den Lichtreiz dar, welchen die Versuchsperson (*A*) in der Weise von rückwärts her zu beobachten hatte, wie man beim Einstellen des photographischen Apparates das auf die Mattscheibe entworfenene Bild betrachtet. Als abbildendes Objektiv (*L*) diente eine 15 cm im

Durchmesser große plankonvexe Linse; die Helligkeit des auf die Milchglasscheibe (*S*) entworfenen Bildes konnte ausgiebig durch eine Irisblende (*J*) von 16 cm Maximaldurchmesser variiert werden, welche unmittelbar vor der vorderen planen Linsenfläche angebracht war und deren jeweils eingestellte Weite (Durchmesser) an einer Skala in Zentimetern abgelesen werden konnte.

Obwohl nun durch Verengung der Blende von 15 auf $1\frac{1}{2}$ cm Durchmesser die Intensität des Lichtreizes auf $\frac{1}{900}$ vom Maximum vermindert werden konnte, stellte sich doch beim ersten Versuch heraus, daß dieser durch die Blende gegebene Verdunkelungsspielraum gegenüber der außerordentlich großen Adaptationsbreite bei weitem nicht ausreichte und es mußte deshalb mehrmals bei Aufnahme einer Reihe von Schwellenwerten die Helligkeit der leuchtenden Kartonfläche sprungweise herabgesetzt werden. Das wurde dadurch bewirkt, daß in der oben bereits angedeuteten Weise zwischen Glühlampe und Karton Milchglasscheiben (*M*) eingeschoben wurden, und zwar geschah dies jedesmal dann, wenn der Blendendurchmesser auf 2— $1\frac{1}{2}$ cm hatte verringert werden müssen; nunmehr konnte die Blende proportional dem Verdunkelungswert der Scheibe wieder erweitert und von neuem als Mittel zur Abstufung des Lichtreizes ausgenutzt werden.

Die Apparate wurden in zwei völlig schwarzwandigen Räumen aufgestellt, welche durch lichtdichte schwarze Vorhänge von einander getrennt waren. In dem einen Raum befand sich die Lichtquelle (Kasten mit Glühlampe und leuchtender Kartonfläche) und ferner der Objektivteil der Kamera, welcher durch ein Loch im beide Räume trennenden Vorhang durchgesteckt war. In diesem Raume besorgte ein Gehilfe die Veränderungen der Blendenweite, die Ablesungen der Blendendurchmesser und die Einschaltung der Milchglasscheiben zwischen Glühlampe und Karton.

Im zweiten Raume saß die Versuchsperson (Fig. 1 *A*) und beobachtete in der oben angegebenen Weise das durch die Milchglasscheibe (*S*) durchscheinende Bild des Kartons. Ihr Auge wurde durch Kinn- und Stirnstütze in dem konstanten Abstand von 30 cm von der leuchtenden Scheibe der Camera (*S*) gehalten. In passenden Zeitintervallen wurden Bestimmungen der eben noch wahrnehmbaren Lichtintensität vorgenommen.

War auf diese Weise die Möglichkeit gegeben, einen flächen-

haften Lichtreiz beliebig hinsichtlich seiner Helligkeit abzustufen, ohne die qualitative Zusammensetzung¹ seines Strahlengemisches nennenswert zu verändern, so war nun ferner erforderlich, jede eingestellte Lichtintensität als Bruchteil oder Vielfaches jeder anderen einstellbaren zahlenmäßig angeben zu können.

Bei der Methode der Verdunkelung durch Verengerung der Irisblende wurde darauf gerechnet, daß die Lichtintensitäten des auf der Scheibe entworfenen Bildes sich stets proportional den Flächeninhalten der jeweils vorhandenen Blendenkreise oder den Quadraten der Blendendurchmesser verhalten würden. Die Richtigkeit dieser Annahme für die verwendete Linse wurde mit jeder nur erreichbaren Genauigkeit durch photometrische Messungen bestätigt, die in einer besonderen Versuchsreihe nach der Fettfleckmethode vorgenommen wurden.

Die zweite Methode der Abstufung der Reizintensität, nämlich die durch Einschaltung von Milchglasscheiben zwischen Glühlampe und Karton, konnte ebenfalls mit vollständig befriedigender Exaktheit in Rechnung gezogen werden. Zu diesem Zweck wurden die Verdunkelungswerte der Scheiben photometrisch bestimmt. Diese Messungen sind unter Beibehaltung der Versuchsbedingungen vorgenommen worden, unter denen die Scheiben bei den physiologischen Versuchen die Reizintensität beeinflussen; es wurde also an Stelle der Scheibe *S* in die Camera ein Fettfleckphotometer eingesetzt und das jetzt auf diesem entworfene Bild der leuchtenden Kartonfläche dadurch verdunkelt, daß zwischen Glühlampe und Karton die Milchglasscheiben in feststehender Reihenfolge eingeschoben wurden. Durch Variierung des Abstandes des Vergleichslichtes bei konstanter Blendenweite oder durch Variierung der Blendenweite bei konstantem Abstand des Vergleichslichtes wurden dann die Daten zur Berechnung der Verdunkelungswerte gewonnen.

Eine Versuchsreihe mit dem Zweck, den zeitlichen Verlauf der Adaptation bei einer Person festzustellen, gestaltete sich nun folgendermaßen: Um einen vollständigen Überblick über

¹ Daß die gebräuchlichen Milchglasscheiben die sichtbaren Strahlen nicht selektiv, sondern fast vollständig gleichmäßig absorbieren, ergibt sich aus den Messungen von A. PFLÜGER: Farbenempfindlichkeit des Auges, *Wiedemanns Annalen*, IV. Folge, 9 (1). 1902.

den Verlauf der Empfindlichkeitszunahme zu gewinnen, war darnach zu streben, daß jede Messungsreihe mit der einer maximalen Helladaptation entsprechenden Mindestempfindlichkeit des Sehorganes begonnen wurde. Ein solcher Netzhautzustand wurde dadurch hergestellt, daß das Auge bei $\frac{1}{4}$ —1 stündigem Aufenthalt im Freien durch Betrachten geeigneter, mehr oder weniger stark lichtreflektierender Flächen einer ziemlich intensiven Belichtung ausgesetzt wurde. Ob durch dieses Verfahren ein extremer und somit ein bestimmter und leicht wieder erreichbarer Ausgangspunkt gewonnen war, könnte wohl mit Recht bezweifelt werden; indessen spricht doch manches, wie sich sogleich zeigen wird, für eine solche Annahme.

Wünschenswert wäre es natürlich, daß die Möglichkeit vorläge, den Grad der Helladaptation dadurch zu definieren, daß man die physikalischen Faktoren zahlenmäßig angäbe, durch welche der betreffende Netzhautzustand bewirkt wurde, d. h. die Dauer der Einwirkung, sowie die Intensität und Qualität des verursachenden Lichtes. Indessen, wie die Versuche zeigten, haben diese Daten für die Charakterisierung der extremen Helladaptation nur sehr beschränkten Wert; es stellte sich nämlich heraus, daß in auffallendem Grade unabhängig von der Dauer des Hellaufenthaltes ($\frac{1}{4}$ oder mehrere Stunden), auch in ziemlich weiten Grenzen unabhängig von der Intensität der einwirkenden Sonnenstrahlung, also auch bei mäßig bewölktem Himmel (im Sommer und Herbst) stets annähernd die gleiche Helligkeit des Versuchslichtreizes als Anfangsschwellenwert gefunden wurde; auch differierten die Anfangsschwellen der verschiedenen Beobachter in auffallend geringem Grade. Und gerade die Konstanz dieses Wertes, welche sich zeigt, obwohl die Bedingungen bei Herstellung der Helladaptation nach Zeit und Intensität der Netzhautbelichtung nicht unerheblich verschieden waren, berechtigt zu der Annahme, daß die obere Grenze der Adaptationsbreite annähernd durch die bezeichneten Vorbereitungen erreicht wird; man müßte sonst erwarten, daß den Verschiedenheiten der bewirkenden physikalischen Faktoren Differenzen des für das helladaptierte Auge gültigen Schwellenwertes entsprechen würden. Ich brauche kaum hervorzuheben, daß ein solches „physiologisches“ Helladaptationsmaximum durch übertriebene Netzhautbelich-

tung bis zur „Blendung“ überschritten werden kann, ein Zustand, der sich übrigens weniger durch ein Höherrücken der Anfangsschwelle als durch das Auftreten überaus intensiver subjektiver Lichtnebel und Nachbilder und möglicherweise durch eine Verzögerung des Beginnes der Empfindlichkeitszunahme¹ zu kennzeichnen scheint.

Nimmt man nun auch an, daß eine annähernd maximale Helladaptation erreicht war, so darf dennoch nur mit Vorbehalt behauptet werden, daß in der ersten Schwellenwertbestimmung der genaue zahlenmäßige Ausdruck für einen solchen Zustand der Netzhaut gegeben ist. Denn ehe diese Bestimmung auch bei den besten Vorbereitungen möglich ist, vergeht doch mindestens 1 Minute, eine Zeit, welche immerhin schon eine gewisse Rolle spielt. Zweifellos sind die kleinen Verschiedenheiten der Anfangsschwellen, wenigstens zum Teil, auf einen verschieden großen Zeitverlust vor der ersten Bestimmung zurückzuführen. War dieser besonders groß oder hatte eine Messungsreihe aus anderen Gründen mit einer weniger vollständigen Helladaptation begonnen werden müssen, so wurde bei Konstruktion der Kurve der zeitliche Ausgangspunkt um ein aus anderen Messungsreihen zu berechnendes Intervall auf der Abszisse in positiver Richtung hinausgerückt. Über die Berechtigung dieser Operation wird sich weiter unten Gelegenheit bieten zu diskutieren.

Es wurden nun im Laufe einer Sitzung alle 2—5 Minuten Schwellenbestimmungen in der Weise vorgenommen, daß der im Hellraum befindliche Gehilfe die Blendenweiten einstellte und notierte, bei welchen vom Beobachter gerade noch ein Lichtschein wahrgenommen werden konnte. Waren Schwellenwerte

¹ Bei Anstellung einer Reihe von Schwellenmessungen am homotropinisierten Auge zeigte sich, daß nach voraufgegangener hochgradiger Helladaptation die Empfindlichkeitszunahme mit starker Verzögerung, nämlich erst nach 5 Minuten dauerndem Dunkelaufenthalt einsetzte. Hier ist wohl kaum an eine spezifische Wirkung des Giftes zu denken; vielmehr liegt die Annahme nahe, daß eine „Blendung“ durch die übergroße Lichtmenge, welche durch die weite Pupille zum Augenhintergrund gelangt, als Ursache für die Verzögerung anzusprechen ist.

Eine ganz analoge Beobachtung teilte schon AUBERT (l. c.) mit, indem er fand, daß nach längerem Anstarren einer blendend weißen Schneedecke die Adaptation mit deutlicher Verzögerung einsetzte.

In gleichem Sinne äußert sich TREITEL (l. c.).

erreicht, für welche die Blende auf Durchmesser von 2—1½ cm hatte eingestellt werden müssen, so wurden unmittelbar nach der Bestimmung Verdunkelungsscheiben zwischen Glühlampe und Karton eingeschoben und dann sofort unter beträchtlicher Erweiterung der Blende eine neue Bestimmung angeschlossen. In diesen beiden Messungen hatte man unter Umständen eine gute Kontrolle für die Exaktheit der Einzelbeobachtungen, indem zu verlangen war, daß der Quotient der vor und nach der Scheibeneinschaltung gefundenen Blendenflächen, falls die Bestimmungen ohne Pause aufeinander folgen konnten, sich ungefähr gleich dem Verdunkelungswert der betreffenden Scheiben ergeben mußte.

Bemerkenswert ist eine Erscheinung, welche ich wegen der praktischen Stellungnahme schon hier kurz berühren muß, später aber eingehenderer theoretischer Erörterung unterziehen werde. Geht man nämlich bei Bestimmung irgend einer Schwelle von unterschwelligen Werten zu größeren Lichtintensitäten über, so gelangt man zu einer solchen, welche plötzlich und auffallend hell im Gesichtsfeld auftaucht; man kann dann gar nicht unerheblich den Lichtreiz wieder abschwächen, bis man die jetzt gültige, meistens sehr scharf einstellbare, Schwelle findet. Dieselbe Erscheinung haben BUTZ¹, CHARPENTIER² und FICK³ studiert und beschrieben. Man konnte wohl im Zweifel sein, welcher Wert in Rechnung zu ziehen sei, der zuerst plötzlich und hell auftauchende oder der zweite geringere. Ich habe mich dahin entschieden, stets den letzten als gültig anzunehmen, schon deshalb, weil die Schwelle eines schon vor dem kritischen Momente sichtbaren Reizes naturgemäfs mit weit größerer Sicherheit festgestellt werden kann, als die eines solchen, dessen Sichtbarwerden im lichtleeren Gesichtsfelde erst erwartet wird.

Eine Frage, in der es ferner von Wichtigkeit war sich von vornherein zu entscheiden, war die, ob es zweckmäfsig sei, die Verschiedenheiten der Pupillenweite durch Vorsetzen eines engen Diaphragmas auszugleichen oder von diesem Verfahren Abstand zu nehmen. Ich habe das letztere vorgezogen; denn man konnte

¹ BUTZ: Dissertation. Dorpat 1883.

² CHARPENTIER: *Archives d'ophtalmologie* 6, S. 133. 1887.

³ A. E. FICK: *Pflügers Archiv* 43, S. 442. 1888.

wohl die unkontrollierbaren Unregelmäßigkeiten, welche das in relativ großem Abstand vor dem Auge befindliche Diaphragma namentlich bei peripherer Beobachtung, also schräg durchtretendem Strahlenbüschel bedingen muß, für wesentlich ungünstiger einschätzen, als die Vorteile dieser Anordnung, welche sich unter den gegebenen Versuchsbedingungen nach den Untersuchungen GARTENS⁴ in der Tat als minimal darstellen.

War auf diese Weise ausgehend vom Zustand extremer Helladaptation bis zur annähernd maximalen Dunkeladaptation eine kontinuierliche Reihe von Schwellenbestimmungen, ausgedrückt in den abgelesenen Blendendurchmessern gemacht, so folgte die Berechnung nach den oben angegebenen Prinzipien: zunächst wurden die Zahlen quadriert und dann sämtlich auf die Zahleneinheit, durch welche die letzten Dunkelschwellen gemessen waren, dadurch zurückgeführt, daß alle zeitlich früheren Werte, welche unter Benutzung anderer Verdunkelungsscheiben festgestellt waren, mit den in Betracht kommenden Verdunkelungswerten multipliziert wurden. Die reziproken Zahlen dieser Schwellenintensitäten sind dann die Empfindlichkeitswerte der Retina.

Es folgte dann die kurvenmäßige Darstellung, indem die Empfindlichkeitswerte als Funktion der Zeit in ein System rechtwinkliger Koordinaten eingetragen wurden.

Versuche.

I.

Bei den sämtlichen in dieser Mitteilung zu besprechenden Versuchen diente das unzerlegte Licht einer elektrischen Glühlampe als Reiz. Die zuerst zu erörternden Messungsreihen wurden angestellt, um über den allgemeinen Typus des Adaptationsverlaufes und über die Adaptationsbreite Aufschluß zu gewinnen. Es wäre natürlich wünschenswert gewesen, zu diesem Zwecke die zu untersuchende Funktion des Sehorganes gegenüber einem Lichtgemisch von derjenigen Qualität zur Betätigung zu bringen, welcher es angepaßt ist, also Sonnenlicht als Reiz zu verwenden. Darauf mußte indessen

⁴ GARTEN: Beiträge zur Kenntnis des zeitlichen Ablaufes der Pupillarreaktion nach Verdunklung. *Pflügers Archiv* 68. 1897.

aus nahe liegenden Gründen verzichtet werden. Man darf wohl vermuten, daß bei Verwendung von Sonnenlicht oder eines anderen der gebräuchlichen, aus sämtlichen Spektralfarben zusammengesetzten Lichter, z. B. Gaslicht, die Ergebnisse nicht erheblich von denen abweichen würden, welche mit der hier verwendeten Lichtquelle erzielt worden sind. Ich möchte demnach annehmen, daß in den folgenden Tabellen und Kurven der allgemeine Typus des zeitlichen Adaptationsverlaufes zum Ausdruck kommt und daß die Adaptationsbreite durch die quantitativen Ergebnisse im allgemeinen so charakterisiert ist, daß die Zahlen ein einigermaßen zutreffendes Urteil über das Maß dieser physiologischen Leistung gewähren.

Die in den ersten zwölf Tabellen angeführten Messungen wurden an den Sehorganen einer Anzahl normaler Trichromaten vorgenommen. Es folgen in Tabelle Nr. 13 bis 18 Messungsreihen, denen der Reihe nach Beobachtungen von 2 anomalen Trichromaten, einem Protanopen und 3 Deuteranopen zu Grunde liegen.

Bei allen in diesem Abschnitt mitgeteilten und zu besprechenden Untersuchungen wurde binokular beobachtet. Die Unterschiede, welche zwischen der binokularen und monokularen Adaptation sowie zwischen der binokularen und monokularen Beobachtung bei beiderseitiger Adaptation bezüglich der Schwellenwerte und des Verlaufes der Empfindlichkeitszunahme bestehen, wurden durch besondere Versuchsreihen festgestellt und werden weiter unten des näheren zu erörtern sein.

Tabelle I ist etwas ausführlicher gehalten und soll noch einmal in Kürze den Gang der Rechnung veranschaulichen; sie enthält im ersten Stabe die Zeiten in Minuten angegeben, in denen im Laufe der Versuchsreihe die Schwellenwerte festgestellt wurden; der Augenblick der ersten Schwellenbestimmung nach Eintritt ins Dunkelzimmer ist als 0-Punkt gerechnet. Im zweiten Stabe sind die abgelesenen Blendendurchmesser eingetragen; die fettgedruckten Horizontalstriche im ersten und zweiten Stabe markieren die Zeiten, in denen Verdunkelungsscheiben zwischen Glühlampe und Karton eingeschoben wurden. Im dritten Stabe sind die eben wahrnehmbaren Lichtintensitäten (Schwellenwerte) zu finden, ausgerechnet durch Quadrierung der Blendendurchmesserwerte und durch Multiplizierung dieser

Quadrate mit den jeweils in Betracht kommenden Verdunkelungswerten der eingeschalteten Scheiben. Im vierten Stabe ist die Empfindlichkeit der Retina zahlenmäÙsig angegeben, welche als reziproker Wert der Schwellenintensitäten zu berechnen ist (multipliziert mit 10^6).

Alle folgenden Tabellen enthalten nur die Zahlen, welche denen des ersten und vierten Stabes von Tabelle I entsprechen, die des 2. und 3. sind fortgelassen. Die Einheit für die Empfindlichkeitswerte ist, wie sich aus dem eben Gesagten ergibt, eine willkürliche, ist aber für alle Messungsreihen dieselbe. Sie ist als ein Millionstel des reziproken Wertes der Lichtintensität zu definieren, welche bei meiner Versuchsanordnung die Milchglasscheibe der Kamera ausenden würde, wenn der Flächeninhalt des Blendenkreises $1 \square \text{ cm}$ beträgt und sämtliche bei Bestimmung der äußersten Schwellen benutzten Verdunkelungsscheiben zwischen Glühlampe und Karton eingeschoben sind. Man sieht, daß die Konstanz der Mafseinheit für die Empfindlichkeit aufs engste an die Konstanz der Versuchsanordnung geknüpft ist. Daß an den Apparaten nichts geändert würde, sei es an der Glühlampe, den Scheiben, den Abständen etc., darauf wurde auf das strikteste gehalten.

Willkürlich mußte die Mafseinheit ja auf jeden Fall genommen werden; bei der Wahl derselben konnte nur in Frage kommen, ob man irgend eine tatsächlich bei einer Person festgestellte Minimalempfindlichkeit als Einheit annehmen und alle anderen Empfindlichkeitswerte als Vielfaches oder Bruchteil dieser Einheit mit Hilfe der Konstanten der verwendeten Apparate berechnen wollte, oder ob die Einheit für alle Werte einfach durch die Konstanten des Apparates definiert werden sollte wie ich es gemacht habe. Ist schon die letztere Einheit eine willkürliche, so ist es die erstere noch vielmehr. Außerdem hat die nur aus den Konstanten definierte Einheit den Vorzug, daß sie so gewählt werden kann, daß das sehr wenig anschauliche Rechnen mit echten Brüchen vermieden wird. (Tab. s. S. 178—181.)

Allgemeiner Typus des Adaptationsverlaufes.

Die tabellarisch mitgeteilten Messungen dienen als Grundlage für die Konstruktion der auf der Tafel abgebildeten Kurven, welche, wie oben erwähnt, in der Weise dargestellt sind, daß in

ein System rechtwinkliger Koordinaten auf der Abszissenachse die Zeiten, als Ordinaten die Empfindlichkeitswerte der Retina eingetragen wurden. Sieht man vorläufig von den allerdings recht auffälligen Verschiedenheiten der einzelnen Kurven ab und sucht zuerst das allen Gemeinsame, Typische herauszustellen, so ist darüber zusammenfassend zu sagen, daß sie sämtlich sich zuerst sehr langsam von der Abszissenachse erheben (die ersten 7—8 Minuten), darauf aber nach mehr oder weniger scharfer Biegung zum Teil sehr steil, zum Teil in flacherem Verlauf erbeblich ansteigen, dann wiederum in eine Strecke stetig sich verringernder Steigung umbiegen und endlich auf einer maximalen Ordinatenhöhe parallel der Abszissenachse auslaufen.

Tabelle I.

Herr H. ENGELMANN, normaler Trichromat.

Zeit Min.	Blenden- durchmesser ($2r$) cm	$(2r)^2 A$ $A =$ Verdunklungs- wert der bez. Scheiben	Empfindlichkeits- wert $\frac{1}{(2r^2) A} \cdot 10^6$
0	9,7	65 377	15,3
1 $\frac{1}{2}$	6,5	29 289	34,14
2	5,5	21 019	47,58
5	4,4	13 451	74,35
7	4,1	11 681	85,61
9	4,0	11 117	89,95
11	2,5	4 342,81	230,27
12 $\frac{1}{2}$	6,1	1 889,03	529,39
13	5,1	1 320,45	557,30
17	2,5	317,3	3 151,6
19	12,0	144	6 928,5
22 $\frac{1}{2}$	8,1	65,61	15 242
29	5,6	31,36	31 888
37	4,8	23,04	46 403
46	4,2	17,64	56 689
55	3,9	15,21	67 277
83	3,7	13,69	73 047
92	3,7	13,69	73 047
96	3,7	13,69	73 047
120	3,7	13,69	73 047

Tabelle II—VII.
(Normale Trichromaten.)

II. Hr. Dr. SCHÄFER		III. Hr. Dr. DEMARIA		IV. Hr. Dr. ABELSDORFF		V. Hr. Dr. SIMON		VI. PIPER		VII. Hr. BLECKWENN	
Zeit	Empfindlich- keit	Zeit	Empfindlich- keit	Zeit	Empfindlich- keit	Zeit	Empfindlich- keit	Zeit	Empfindlich- keit	Zeit	Empfindlich- keit
0	22,49	0	14,99	0	32,06	0	39,98	0	51,23	0	19,93
2	29,37	1	23,06	2	44,3	1	94,62	2	55,33	2 1/2	44,3
5	39,98	2	33,04	5	140,54	3	359,8	5	132,15	3	71,07
9	639,63	5	132,15	7	999,4	4	496,3	8	1 439,2	6	159,9
10	1 364,2	7	1 439,2	8	1 017,5	8	1 808,7	10	3 419,8	9	438,81
13 1/2	2 342,0	8	1 704,0	12	4 466,5	11	13 680	17	16 280	11 1/2	2 188,7
18	6 079,7	11	1 808,7	13	6 944,5	13	18 765	18	23 668	14	10 050
26	21 004	16	8 753,4	18 1/2	25 195	17	24 414	20	45 269	18	25 195
33	30 779	19	18 765	22	34 293	23	41 649	23 1/2	56 689	22	30 779
41	38 600	21	33 058	26 1/2	38 447	25	47 259	29	67 277	25 1/2	49 382
53	49 382	28	38 447	33	46 403	31	62 500	38	69 252	30 1/2	62 500
66	49 382	35	38 447	42	56 689	36	62 500	43	73 047	37	78 593
70	49 382	40	43 403	49	56 689	43	62 500	49	73 047	42	91 828
		56	43 403	54	59 480	45	67 277	51	73 047	52	97 656
		63	43 403	62	62 500	60	69 252	58	73 047	58	97 656
		65	43 403	67	62 500	72	69 252	63	73 047	62	97 656
		83	43 403	75	62 500	84	69 252	69	73 047	70	97 656

Tabelle VIII—XII.
(Normale Trichromaten.)

VIII.		IX.		X.		XI.		XII.	
Hr. Dr. FEILCHENFELD		Hr. Dr. DURIG		Hr. Geh.-R. ENGELMANN		Mrs. FRANKLIN		Fr. Prof. NAGEL	
Zeit	Empfindlichkeit	Zeit	Empfindlichkeit	Zeit	Empfindlichkeit	Zeit	Empfindlichkeit	Zeit	Empfindlichkeit
0	19,92	0	81,59	0	37,43	0	9,21	0	29,37
3	55,33	4	734,3	1	51,23	1	10,88	2	36,26
6	124,49	5	930,95	2	59,94	4	31,12	4	124,49
9	851,57	8	1 923,7	3	89,95	6	117,48	6	297,37
11	1 065,3	11	6 079,7	4	140,54	7	162,8	7	266,34
15	4 924,6	13 1/2	9 070,2	6	350,18	8	307,79	9	1 520,0
16	5 569,1	27	19 290	8	1 364,2	11	1 923,7	11	4 466,5
23	12 076	32	24 414	9 1/2	2 341,6	12	2 267,6	15	6 503,7
32	22 957	36	25 195	12	5 917,2	15	4 596,4	19	27 778
39	22 957	40	26 015	13	5 917,2	19	7 901,5	22	34 293
42	22 957	54	26 015	16	7 901,5	20	8 653,4	27	54 083
46	23 668	63	26 015	21	13 841	26	13 841	30	65 746
51	23 668			28	21 626	30	21 625	34	97 656
56	25 195			30	22 270	34	30 779	36	149 120
64	25 195			32	26 874	38	35 600	38	149 120
67	25 195			38	33 058	45	49 382		
				51	36 982	54	54 083		
				62	36 982	59	54 083		

Tabelle XVI—XVIII.
(Deuteranopen.)Tabelle XV.
(Protanop.)Tabelle XIII u. XIV.
(Anomale Trichromaten.)

XIII.		XIV.		XV.		XVI.		XVII.		XVIII.	
Hr. Prof. SCHUMANN		Hr. Dr. GUTTMANN		Hr. Dr. KARPLUS		Hr. Prof. NAGEL		Hr. STOLP		Hr. ROSENER	
Zeit	Empfindlich- keit	Zeit	Empfindlich- keit	Zeit	Empfindlich- keit	Zeit	Empfindlich- keit	Zeit	Empfindlich- keit	Zeit	Empfindlich- keit
0	38,67	0	77,79	0	12,34	0	10,88	0	13,67	0	23,66
2	99,66	6	1 608,0	1	18,58	1	26,28	1 1/2	33,04	2	35,14
5	398,65	10	6 079,7	1 1/2	25,58	2	31,47	3	38,69	6	359,8
8 1/2	1 065,3	14 1/2	18 262	3	99,66	4	85,62	7 1/2	730,42	7	628,15
12	3 419,8	23 1/2	34 293	5 1/2	398,65	7 1/2	272,05	8	730,42	12	3 723,6
20	16 866	33	54 083	6 1/2	628,14	12 1/2	2 723,7	13	3 419,8	14 1/2	10 000
31	30 779	41 1/2	62 500	10	2 188,8	18	11 815	14	4 924,6	17	14 516
39 1/2	45 269	57	62 500	11 1/2	4 069,8	20	41 649	17	10 851	25 1/2	27 778
45	54 083	66 1/2	62 500	12 1/2	5 289,3	31	65 746	21	16 866	34	30 779
72	54 083			19	11 080	40	81 632	28	33 058	42	34 293
				21	14 172	56 1/2	97 656	35	33 058	52	34 293
				27	25 259	66	97 656	45	36 982	64	34 293
				40	27 778			51	36 982		
				47	30 779			63	36 982		
				59	35 600						
				64	36 982						
				68	26 982						

Daraus ergibt sich die allgemeine physiologische Regel, daß die Empfindlichkeit der Retina bei Dunkelaufenthalt, vom Zustand guter Helladaptation ausgehend, in den ersten 10—12 Minuten langsam, dann aber schnell zunimmt und nach längerer oder kürzerer Zeit ein Maximum erreicht, auf dem sie stehen bleibt.

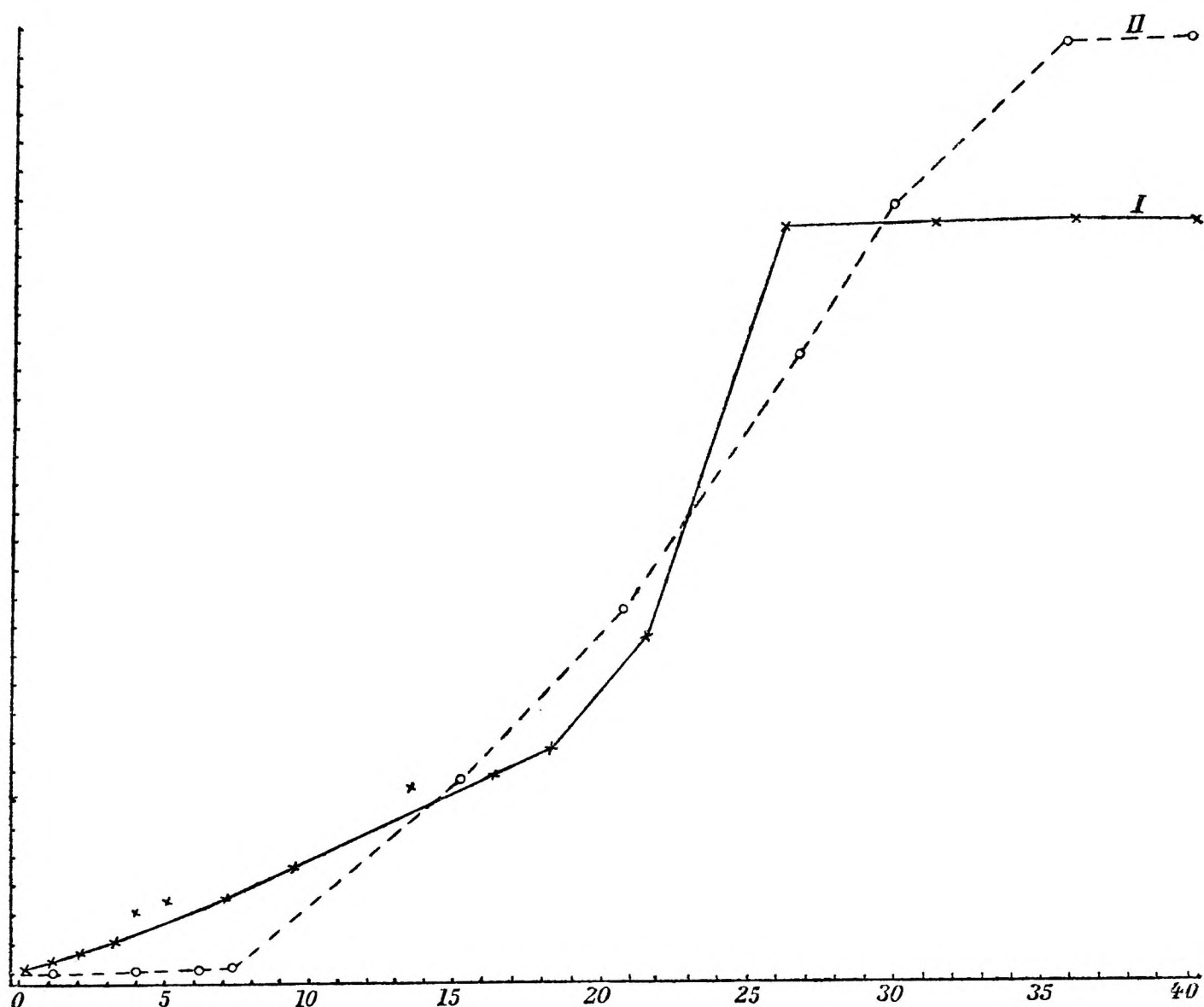


Fig. 2.

I = Curve, umgerechnet nach Tabelle II von CHARPENTIER.

II = Curve zu Tabelle V dieser Untersuchung.

Dieses Ergebnis steht in auffallendem Gegensatz zu der gewöhnlich sogenannten AUBERTSchen Adaptationsregel, in welcher ausgesagt wird, daß die Empfindlichkeit der Netzhaut bei Dunkelaufenthalt sich in den ersten 10—15 Minuten äußerst schnell, am schnellsten in der ersten Minute steigert, dann immer langsamer zunimmt, nach 2 Stunden aber noch nicht ganz maximal geworden ist. Zur Erklärung der Tatsache, daß in der AUBERTSchen Darstellung die erste Phase des sehr langsamen Ansteigens im Adaptationsverlauf vollständig fehlt, ver-

weise ich auf die einleitende, den Versuchen dieses Forschers gewidmete Kritik, in welcher ich dargetan habe, daß alle physikalischen und physiologischen Voraussetzungen bezüglich der Qualität und quantitativen Auswertung des Reizlichtes und der Art der Beobachtung erhebliche Irrtümer enthalten.

Auch auf die Messungen CHARPENTIERs brauche ich hier nicht noch einmal näher einzugehen, nachdem ich bereits in der Einleitung gezeigt habe, daß seine Methode der Berechnung und Kurvenkonstruktion nicht wohl geeignet ist, eine befriedigende Vorstellung vom Adaptationsverlauf zu geben. Ich weise hier nur darauf hin, daß bei Umrechnung der von CHARPENTIER gefundenen Schwellenreihen in deren reziproke Werte (Empfindlichkeitswerte der Netzhaut) die Kurven des Adaptationsverlaufes im wesentlichen den gleichen Charakter wiedererkennen lassen, welchen die nach meinen Messungen konstruierten zeigen. Das soll insbesondere Figur 2 illustrieren, in welcher ich eine nach CHARPENTIERs Zahlen umgerechnete Reihe von Empfindlichkeitswerten und zum Vergleich ebensolche nach eigenen Messungen kurvenmäÙsig dargestellt habe.

Über den Schwellen- und Empfindlichkeitswert des helladaptierten Auges.

Über den Anfangspunkt der auf Grund meiner Messungen konstruierten Kurven des Adaptationsverlaufes habe ich dem bei Erörterung der Methodik bereits Gesagten noch folgendes anzufügen: Man kann es leicht dahin bringen, daß ein beliebiger Punkt der anfänglichen langsamen Kurvensteigung oder die Stelle der ersten Kurvenbiegung als Ausgangspunkt des Adaptationsverlaufes erscheint; das letztere kann man z. B. dadurch erzielen, daß man die erste Schwelle nach längerem Aufenthalt in mäÙsig hellem oder halbdämmerigem Zimmer bestimmt. Natürlich gewinnt man auf diese Weise keine Anschauung über den vollständigen Adaptationsverlauf, denn man ist zu Beginn der Messungsreihe weder hell- noch dunkeladaptiert, sondern auf halbem Wege.

Man kann nun, wie eine Anzahl von Versuchen zeigte, eine solche unvollständige Adaptationskurve sehr leicht in richtige Beziehung zu anderen von der gleichen oder anderen Personen gewonnenen vollständigen Kurven dadurch setzen, daß man den

Anfangspunkt bei Konstruktion der Kurve um ein aus anderen Messungsreihen zu berechnendes Zeitintervall in positiver Richtung auf der Abszissenachse hinausrückt. Es zeigt sich, daß nach der so bewirkten „Parallelscheerung“ alle Kurven, welche von einer und derselben Person, von verschiedenen Adaptationszuständen ausgehend, aufgenommen worden sind, sehr gut zur Kongruenz miteinander gebracht werden; aus diesem Erfolge darf man wohl ohne weiteres schließen, daß man zur Anwendung dieses Hilfsmittels bei Konstruktion der Kurven vollständig berechtigt ist. Es ist denn auch mehrfach von demselben Gebrauch gemacht worden, wenn es aus irgend einem Grunde nicht möglich war, eine Messungsreihe mit vollständiger Helladaptation zu beginnen. Es handelte sich dann gewöhnlich um eine Verlagerung des fraglichen Punktes und der ganzen Kurve in positiver Richtung um ein 2—4 Minuten entsprechendes Intervall der Abszissen.

Konstanz des Kurvencharakters (Kurvensteigung.)

In dem eben Gesagten ist bereits eine Erfahrung implizite mitgeteilt, welche durch vielfache Beobachtung gesichert erscheint, daß nämlich der Charakter der Adaptationskurve für eine bestimmte Person bei vielfach wiederholter Bestimmung, gleichgültig mit welchem Anfangszustand die einzelnen Messungsreihen begonnen sind, sich stets als gleich erweist; dabei haben als wesentliche Merkmale des Kurvencharakters die Steilheit der Steigung und — mit gewissen sogleich zu besprechenden Einschränkungen — die absolute Höhe der Endempfindlichkeit zu gelten.

Schwellen- und Empfindlichkeitswerte des dunkeladaptierten Auges.

Der Schwellenwert für die maximale Dunkeladaptation hat also für eine bestimmte Person einen einigermaßen konstanten, absoluten Licht-Wert, den sie bei Wiederholung der Bestimmung nach Tagen oder Wochen immer wieder erreicht. Naturgemäß kommen gewisse übrigens nicht sehr hochgradige und hinsichtlich ihrer Ursachen meist leicht durchsichtige Schwankungen vor. Ob es möglich ist, daß die Beobachter sich im Erkennen und Verwerten so minimaler Lichter eine gewisse Übung aneignen, vermag ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls habe ich

nie dergleichen mit Sicherheit feststellen können, vielmehr auch bei Personen, von denen ich im Laufe von Monaten eine große Zahl von Messungsreihen aufnahm, die also zur Genüge Gelegenheit hatten sich zu üben, stets fast genau dieselbe Endschwelle wiedergefunden. Es mag das darauf beruhen, daß die der Versuchsperson gestellte Aufgabe eine außerordentlich einfache war und daß die Umstände, unter denen beobachtet wurde, im allgemeinen nicht unähnlich solchen waren, unter welchen man auch sonst häufig bei sehr schwacher Beleuchtung etwas zu erkennen sucht; die Übung des täglichen Lebens also bewirkte es wohl, daß die Fähigkeit, minimale Lichtreize zur Wahrnehmung zu verwerten, sich bei meinen Schwellenmessungen immer sofort in individuell maximalem Maße betätigte.

Dagegen erfährt der Endschwellenwert, wie auch die Schwellenwerte während des Adaptationsvorganges eine sehr auffällige Beeinträchtigung, wenn subjektive Lichterscheinungen von erheblicher Helligkeit das Gesichtsfeld erfüllen. Man beobachtet unter diesen Umständen nicht selten, wie schon früheren Beobachtern auffiel, daß die extreme Dunkelchwelle im Laufe einer Versuchsreihe sich nicht auf genau derselben Höhe erhält, sondern im Sinne eines Adaptationsrückganges ihren Wert für einige Minuten ändert; diese in nicht unbeträchtlichem Spielraum sich bewegenden Fluktuationen können sich von Zeit zu Zeit wiederholen, so daß der Eindruck periodischer Empfindlichkeitsschwankungen entsteht. Die analoge Erscheinung macht sich während des noch im vollen Gange befindlichen Adaptationsprozesses in der Weise geltend, daß die Empfindlichkeit manchmal nicht in gleichmäßiger Steigung zuzunehmen scheint, sondern schubweise in einzelnen Etappen mit zwischengeschalteten stationären Phasen.

Die Erklärung für diese temporären Ungleichmäßigkeiten möchte ich weniger in Diskontinuitäten der Reizbarkeitszunahme im peripheren Adaptationsapparat suchen, sondern annehmen, daß der in Frage kommende Netzhautprozeß, sei es die Sehpurpurregeneration oder die Steigerung der Stäbchenreaktion, sich in gleichmäßigem Gange abspielt. Mehr begründet erscheint mir die Vorstellung, daß die Empfänglichkeit der zentralen Gebilde, der Hirnrinde, für die peripher wohl wirksamen und weitergegebenen Reize eine ungleich-

mäßige ist, derart, daß dort wegen der vergleichsweise viel heller erscheinenden subjektiven Lichter eine periodische Unfähigkeit sich einstellt, die minimalen objektiven Reize zur Wahrnehmung und zu einem Urteil zu verwerten.

Die subjektiven Lichterscheinungen hängen hinsichtlich ihrer Qualität und Intensität zum Teil von der Art der voraufgegangenen Netzhautbelichtung ab und machen sich dann als Nachbilderscheinungen geltend. Wird die Helladaptation durch Reizung der Netzhaut mit grellen und intensiven Lichtern bewirkt, so kann bei darauf folgender Dunkeladaptation eine erhebliche Beeinträchtigung der Schwellenwerte durch intensive und langdauernde Nachbilder stattfinden. Manchmal treten diese Erscheinungen periodisch auf, manchmal aber machen sie auch durch ununterbrochene hochgradige Störung die Fortsetzung einer Versuchsreihe unmöglich.

In diesem Sinne kann man nicht bestreiten, daß die Art der vorhergehenden Netzhautbelichtung auf den Gang der Adaptation einen gewissen Einfluß ausübt.

Im Gegensatz zu den Nachbilderscheinungen gibt es aber auch eine andere Art von subjektiven Lichtphänomenen, die in ihren Ursachen weniger leicht kontrollierbar und nach Qualität und Zeit des Auftretens ganz unberechenbar sind. Sie zeigen sich meist in Form von gebrochenen Lichtlinien, tanzenden Punkten oder als intensiv helle, unregelmäßig begrenzte, lebhaft auf und niederwogende, bald konfluierende, bald zerreißende Lichtwolken und Lichtnebel. Manches spricht dafür, daß bei deren Entstehen die jeweiligen Verhältnisse der Zirkulation im gesamten Sehapparat, überhaupt der jeweilige allgemeine Ernährungszustand von Bedeutung ist. PARINAUD¹ fand eine Beeinflussung des Adaptationsverlaufes durch die allgemeinen Ernährungsverhältnisse, äußert sich jedoch nicht näher darüber, was er in dieser Richtung speziell beobachtet hat; vielleicht meint er das in dem eben angedeuteten Sinne. Daß der Adaptationsapparat für sich durch ungünstige Ernährungsbedingungen in hohem Grade beeinflusst werden kann,

¹ PARINAUD: Les nouvelles idées sur les fonctions de la rétine. *Arch. d'ophtalmologie* 16. 1896.

Ders.: La sensibilité de l'oeil aux couleurs spectrales, fonctions des éléments rétiniens et du pourpre visuel. *Annales d'oculistique* 1894.

dafür sprechen sehr eindringlich die mehrfach beobachteten Fälle von Hemeralopie nach Überanstrengungen, stark den Allgemeinzustand reduzierenden Krankheiten, übertriebenem Fasten etc.

Über die Qualität der durch so minimale Reize ausgelösten Wahrnehmungen sei noch angefügt, daß es nicht mehr möglich ist, unter solchen Bedingungen die Form des Erregers, im vorliegenden Fall das leuchtende Quadrat, zu erkennen. Man hat vielmehr den Eindruck eines unbestimmt umgrenzten schwachen Lichtnebels, der manchmal nicht ohne weiteres von den ganz ähnlich sich bietenden subjektiven Lichterscheinungen unterschieden werden kann. Es ist dann nötig diese Lichtempfindung als Wirkung des objektiven Reizes in geeigneter Weise nachzuweisen resp. auszuschließen. Will der Beobachter sich selbst von der Objektivität des gesehenen Lichtes überzeugen, so kann er sich unter Umständen dadurch Klarheit verschaffen, daß er bei Augen- und Kopfbewegungen festzustellen sucht, ob das Licht die Bewegung mitmacht oder an seinem Platze bleibt. Oft ist es aber auch nötig, in objektiver Weise, nämlich durch Vexierversuche, zu eruieren, ob die Lichtempfindung vom Lichtreiz ausgelöst oder subjektiven Ursprungs ist. Das wurde bei meinen Versuchen in der Regel in der Weise ausgeführt, daß der im Lichtraum befindliche Gehilfe durch Vorhalten der Hand vor die Blendenöffnung das objektive Licht ausschloß, ohne daß der Beobachter es wußte, und jetzt angeben liefs, ob etwas gesehen würde oder nicht. Dieses wurde nach Bedarf beliebig wiederholt, bis die Schwelle mit Sicherheit gefunden war.

Adaptationszeit.

Wie lange der Dunkelaufenthalt auszudehnen ist, um maximale Empfindlichkeit zu gewinnen, darüber gehen die Ansichten AUBERTS und CHARPENTIERs erheblich auseinander. Während ersterer fand, daß nach 2 stündigem Dunkelaufenthalt die Endempfindlichkeit noch nicht erreicht ist, genügten bei CHARPENTIER 20 Minuten. Nach meinen Erfahrungen geht nach 40—60 Minuten dauerndem Lichtabschluß die Kurve des Adaptationsverlaufes in mehr oder weniger ausgesprochen scharfer Biegung in eine sehr lange Strecke äußerst langsamer, aber stetig fortgesetzter Steigung über.

Nach achtstündiger Adaptationszeit übertraf die Netzhautempfindlichkeit die nach 1 Stunde erreichte noch um die Hälfte bis das Doppelte.

Die Versuche, welche zu dieser letzten Feststellung führten, wurden in einem Falle so ausgeführt, daß ich durch Nachtaufenthalt im absolut dunklen Raume eine 8 Stunden lang fortgesetzte Adaptation beider Augen bewirkte. Die Schwellenbestimmung ergab, daß die Empfindlichkeit von einem 73047 Einheiten entsprechenden Wert auf eine solche von 127550 Einheiten gestiegen war.

Bei anderen Versuchen wurde nur auf einem Auge die Nachtadaptation erhalten und die für dieses gültige Schwelle bestimmt; da sich die Empfindlichkeit eines Auges, wie ich antezipierend bemerken will, bei Dunkeladaptation nur etwa halb so hoch stellt, als die beider Augen zusammen, da also die monokulare Lichtschwelle die doppelte Intensität des binokular gültigen Wertes hat, so muß der nach 8stündiger monokularer Adaptation erhaltene Empfindlichkeitswert verdoppelt werden, um mit dem nach 1stündiger binokularer Adaptation gefundenen vergleichbar zu sein. Die mehrfach wiederholten Versuche führten stets zu dem gleichen Ergebnis, daß nämlich die Empfindlichkeit im Vergleich zu der nach 1stündigem Dunkelauftenthalt erreichten noch erheblich gestiegen war. Als Beleg für diesen Satz führe ich noch folgende Zahlen an. Herr Prof. NAGEL erreichte nach 1stündiger binokularer Adaptation eine Empfindlichkeit von 97656 Einheiten (monokular 41649), nach 8 stündiger monokularer Adaptationszeit 127550 (binokular $\times 2 = 255100$). Derselbe Versuch ergab für mich (rechtes Auge)

	binokulare Schwelle nach 1 std. Adaptationszeit	73 047
	„ „ „ 8 „ „	147 930
monokulare	„ „ 1 „ „	43 403
„	„ „ 8 „ „	73 047
		(binokular $\times 2 = 146 094$)

Bezüglich der Zeit des Adaptationsabschlusses will ich nicht unterlassen daran zu erinnern, daß nach Untersuchungen von v. KRIES die Qualität der nach kurzen Lichtreizen auftretenden Nachbilder nach 8—10 stündigem Lichtabschluß des Auges nicht unerheblich gegen die nach $\frac{1}{2}$ bis 1 stündiger Adaptationszeit zu beobachtenden in Qualität und zeitlichen Verhältnissen differieren. Diese Unterschiede dürften

sich nach den hier mitgeteilten Versuchsergebnissen wohl in engstem Konnex mit dem weiteren Fortschreiten der Empfindlichkeitssteigerung der Retina ausbilden; auch v. KRIES¹ ist geneigt, die Ursache für die fragliche Erscheinung in einer weiteren Zunahme der Stärke wie auch der Promptheit der Stäbchenreaktion zu suchen.

Im gleichen Sinne dürfte auch eine weitere von v. KRIES und NAGEL² mitgeteilte Beobachtung durch meine Versuchsergebnisse beleuchtet werden. Bei den Versuchen nämlich, die Größe des stäbchenfreien, fovealen Bezirkes dadurch zu ermitteln, daß die Größe des zentralen Netzhautareals festgestellt wurde, in dem bei dunkeladaptiertem Auge das PURKINJESCHE Phänomen fehlt, zeigte sich, daß nach 1—2 stündiger Adaptationszeit die Grenzen bei weitem nicht mit der Schärfe festgestellt werden konnten, als nach 8—10 stündigem Lichtabschluß des zu untersuchenden Auges. Vermutlich prägt sich auch die Erscheinung des zentralen Mangels dieses Phänomens Hand in Hand mit der weiterfortschreitenden Empfindlichkeitszunahme der adaptionsfähigen Netzhautperipherie mit immer größerer Prägnanz aus.

Adaptationsbreite.

Was nun die Adaptationsbreite, d. i. das Maß der Empfindlichkeitszunahme bei Dunkelaufenthalt betrifft, so differieren meine Zahlen um ganz enorme Beträge von denjenigen AUBERTS. Wenn letzterer findet, nach 2 stündigem Dunkelaufenthalt betrage die gerade noch wahrnehmbare Lichtintensität $\frac{1}{35}$ von derjenigen, welche die Schwelle des gut helladaptierten Auges bildete, so sind dem Zahlen gegenüberzustellen, welche eine rund 100 mal größere Empfindlichkeitszunahme nach zirka 1 stündigem Dunkelaufenthalt angeben. Ich gebe in der folgenden Tabelle eine Zusammenstellung der Größen der Empfindlichkeitszunahme welche ich bei den verschiedenen untersuchten Personen feststellte, und schicke nur noch folgendes über die Art der Berechnung voraus: berechnet man die Adaptationsbreite in der Weise, wie die früheren Autoren es taten, so erhält man natür-

¹ v. KRIES: Über die Wirkung kurzdauernder Lichtreize auf das Sehorgan. *Zeitschr. f. Psychol.* 12.

² v. KRIES u. NAGEL: Weitere Mitteilungen über die funktionelle Sonderstellung des Netzhautzentrums. *Zeitschr. f. Psychol.* 23.

lich ganz verschiedene Werte je nach der Empfindlichkeitsstufe, mit der die Messungsreihe begonnen wurde; denn der Empfindlichkeitswert des anfänglichen Adaptationszustandes galt ja bei dieser Art der Berechnung als Maßeinheit. Mir lag daran, die Adaptationsbreiten verschiedener Individuen miteinander vergleichen zu können und ich habe, um dieses zu erreichen, die Werte sämtlich als vielfaches einer bestimmten, für alle Personen gleich angenommenen Anfangsempfindlichkeit berechnet, nämlich einer solchen, welche nach den oben gegebenen Auseinandersetzungen als annähernd extreme Mindestempfindlichkeit des helladaptierten Auges aufgefaßt werden darf und als solche auch bei fast allen Versuchspersonen tatsächlich einmal festgestellt worden ist.

Es ist klar, daß bei dieser Art der Berechnung der individuell variable Faktor die maximale Dunkelempfindlichkeit ist, daß also die Verschiedenheiten der Adaptationsbreite ausschließlich durch die individuell verschieden hochgradige Fähigkeit der Empfindlichkeitssteigerung bedingt sind.

Tabelle XIX.

Herr H. ENGELMANN	4111 fache Empfindlichkeitszunahme
„ Dr. SCHÄFER	2779 „ „
„ Dr. DEMARIA	2442 „ „
„ Dr. ABELSDORFF	3518 „ „
„ Dr. SIMON	3898 „ „
„ Dr. PIPER	4111 „ „
„ BLECKWENN	5496 „ „
„ Dr. FEILCHENFELD	1418 „ „
„ Dr. DURIG	1464 „ „
„ Geh.-R. ENGELMANN	2082 „ „
Mrs. LADD-FRANKLIN	3044 „ „
Frau Prof. NAGEL	8393 „ „
Herr Prof. SCHUMANN	3050 „ „
„ Dr. GUTTMANN	3518 „ „
„ Dr. KARPLUS	2081 „ „
„ Prof. NAGEL	5496 „ „
„ Dr. STOLP	2081 „ „
„ ROSENER	3930 „ „

Wichen meine quantitativen Resultate von denen AUBERTS ganz erheblich ab, so liegen sie andererseits den Zahlen nicht

allzufern, welche v. KRIES und PERTZ anzuführen haben. Nach $\frac{1}{2}$ stündiger Dunkeladaptation war mit einer Netzhautstelle 10° nasal von der Fovea der 1457. Teil der Lichtintensität sichtbar, welche die foveale Schwelle bildete. Immerhin aber differieren auch diese Zahlen nicht unerheblich von den meinigen, was um so auffälliger ist als ein Reizlicht von günstigerer Qualität bei den KRIES-PERTZschen Versuchen verwendet wurde (blaues Licht). Ich lasse es dahingestellt, ob diese Unterschiede auf einer Differenz in der Mafseinheit beruht: d. h. auf einer im Laufe der halbstündigen Adaptation miterfolgten geringen Empfindlichkeitssteigerung der Fovea, oder ob die Adaptation noch nicht bis zum Abschluss vorgeschritten war oder endlich ob die viel geringere Winkelgröße des verwendeten Lichtreizes zur Erklärung heranzuziehen ist. Bezüglich der Empfindlichkeitszunahme der Fovea bei Dunkelaufenthalt dürften jetzt messende Untersuchungen ganz besonders erwünscht sein; ich halte es durch die Untersuchungen von NAGEL und v. KRIES für bindend bewiesen, daß eine Adaptation *sensu strictiori*, d. h. eine solche mit Verschiebung der relativen Reizwerte im Spektrum die Fovea centralis nicht betrifft. Dagegen halte ich es für nicht ganz ausgeschlossen, daß eine Empfindlichkeitszunahme ohne Veränderung der relativen Reizwerte der verschiedenwelligen Spektrallichte sich wird nachweisen lassen.

II.

Ein Blick auf die Kurven (Tafelfigur) zeigt, daß sowohl hinsichtlich der Adaptationsgröße, d. i. der Höhe der extremen Dunkelempfindlichkeit als auch der Adaptationszeit ganz erhebliche Verschiedenheiten zwischen den einzelnen untersuchten Personen nachweisbar¹ sind. Man

¹ Es erschien wünschenswert, daß die in vielen aufeinanderfolgenden Sitzungen festgestellten, individuellen Unterschiede des Adaptationsverlaufes, und der maximalen Dunkelempfindlichkeit nach einem anderen Modus der Beobachtung kontrolliert und nachgeprüft würden. Die Versuche wurden in folgender Weise angestellt: In einem schwarzwandigen Raum wurde an einer Wand ein weißes Kartonblatt angebracht, über dessen Sichtbarkeit oder Nichtsichtbarkeit immer 6—8 in etwa 3 m Abstand befindliche Beobachter sich gleichzeitig zu äußern hatten. Das Blatt wurde durch eine Glühlampe beleuchtet, welche in einem Blechkasten mit vorderer Öffnung angebracht und gegen die Beobachter natürlich mit allen Kautelen abgedeckt war. Die Intensität des vom Reizobjekt (Papierblatt) reflektierten

kann im allgemeinen, wenn man so will, eine Gruppierung um zwei Extreme finden und demgemäß zwei Typen des Adaptationsverlaufes unterscheiden, von denen der eine durch eine sehr schnelle und meistens auch sehr hochgradige Empfindlichkeitszunahme, der andere durch langsame und in der Regel weniger ausgiebige Adaptation ausgezeichnet ist. Das charakteristische Merkmal der Kurve des ersten Typus ist Steilheit, das des zweiten flacher Verlauf. Zwar schliessen sich die meisten untersuchten Personen hinsichtlich ihres Adaptationsverlaufes dem einen oder anderen Extrem mehr oder weniger deutlich an und stellen sich demnach als Repräsentanten des einen oder des anderen Typus mit einiger Sicherheit dar; doch kommen auch alle möglichen Übergangsformen zwischen beiden vor, bei denen es nicht möglich ist, sie ohne weiteres der einen oder anderen Gruppe zuzuweisen.

In gleicher Weise unterscheidet auch TSCHERMAK¹ zwei Typen Lichtes konnte durch eine geeignete Blendenvorrichtung, welche an der vorderen Öffnung des Lichtkastens angebracht war, nach Bedarf reguliert werden.

Diese Versuchsanordnung hatte den Vorzug, dass erstens bei voller Bewegungsfreiheit des Kopfes und der Augen, also unter ganz natürlichen Bedingungen beobachtet werden konnte und zweitens, dass immer 6—8 Personen zugleich Parallelbeobachtungen machen und sich über Auftauchen und Verschwinden des Lichtreizes äussern konnten. Der Vergleich zwischen den einzelnen Personen gewann unter diesen Umständen natürlich ausserordentlich an Anschaulichkeit.

Die oben angeführten Resultate wurden mit dieser Methode vollständig bestätigt: Wer bei Anstellung jener Messungen eine vergleichsweise geringe Endempfindlichkeit erreichte, bedurfte auch jetzt einer grossen Blendenweite, um das Blatt sehen zu können und blieb erheblich an Empfindlichkeit hinter denen zurück, welche sich auch bei früheren Versuchen als hochgradig adaptionsfähig erwiesen hatten. Auch die Unterschiede in der Geschwindigkeit des Adaptationsverlaufes machten sich im gleichen Sinne geltend, wie bei den obiger Darstellung zu Grunde liegenden Versuchen, z. B. erreichte Herr H. ENGELMANN eine hohe Empfindlichkeit, bedurfte aber dazu erheblich längerer Zeit als z. B. ich, was vollständig dem früher festgestellten Kurvenverlauf entspricht. Ich brauche kaum hervorzuheben, dass für diese Parallelbeobachtungen durch geeignete Vorbereitungen ein für alle Personen möglichst gleicher Helladaptationszustand hergestellt worden ist.

¹ TSCHERMAK: Beobachtungen über die relative Farbenblindheit im indirekten Sehen. *Pflügers Archiv* 82. 1900. — Ders.: Über physiologische und pathologische Anpassung des Auges. (Vortrag.) Leipzig 1900.

des Adaptationsverlaufes, von denen der eine durch schnelle und ausgiebige, der andere durch langsame und geringe Empfindlichkeitszunahme ausgezeichnet ist. Er bleibt aber nicht bei der einfachen Konstatierung dieser Tatsache stehen, sondern geht einen sehr bedeutungsvollen Schritt weiter, indem er Beobachtungen mitteilt dahingehend, daß diese beiden Typen der Adaptation mit den von HERING gefundenen Typenverschiedenheiten des normalen Farbensinnes und vermutlich auch der Farbenblindheit in engster Beziehung stehen derart, daß einerseits der Typus der schnellen und ausgiebigen Adaptation mit dem der relativen Gelbsichtigkeit des normalen Farbensinnes und der Farbenblindheit (Grünblindheit), andererseits der Typus der langsamen und geringen Adaptation mit dem der relativen Blausichtigkeit des normalen Farbensinnes und der Farbenblindheit (Rotblindheit) zusammenfallen würde.

Am eingehendsten und in einigermaßen bestimmter Form äußert sich TSCHERMAK in seinem jüngst erschienenen Referat¹ über diese Frage. Er sagt: „Systematische Versuche hierüber² haben BIRCH-HIRSCHFELDT und TSCHERMAK unternommen; nach diesen scheint es, daß bezüglich der Geschwindigkeit und Größe der Adaptation zwei Typen unter den Farbentüchtigen bestehen, welche mit den von Lord RAYLEIGH, DONDERS, HERING, KÖNIG und DIETERICI, J. v. KRIES bereits unterschiedenen zwei Typen — „Gelbsichtige“ und „Blausichtige“ nach HERING übereinstimmen. Für die ersteren, welche im Helladaptationszustande die Strahlungen geringerer Wellenlänge schlechter auswerten wie die letzteren, scheinen umgekehrt im Dunkeladaptationszustande dieselben Strahlungen einen größeren Reizwert zu besitzen, so daß sie bei Prüfung mit solchem oder mit gemischtem farblosen Lichte eine raschere und ausgiebigere Empfindlichkeitssteigerung während des Dunkelaufenthaltes aufweisen.“

Auf S. 798 steht „die Verschiedenheit der beiden Typen unter den Farbentüchtigen, und die tatsächlich ganz

¹ TSCHERMAK: Die Hell-Dunkeladaptation des Auges und die Funktion der Stäbchen und Zapfen. Ergebnisse der Physiologie. Wiesbaden 1902.

² Über individuelle Verschiedenheiten der Adaptationsgeschwindigkeit.

analoge Typenteilung unter den Rotgrünblinden also die Differenz der sogen. Rot- und der sogen. Grünblinden“ in Rede und weiterhin (S. 799) heisst es: „Eine einwandfreie Begründung der Typendifferenz¹ ist m. E. heute noch nicht zu geben.“ „Einen Fingerzeig nach der Richtung hin, in welcher eine neue Erklärung zu suchen sein wird, könnte das anscheinend verschiedene Verhalten der Dunkeladaptation bei den Typen der Farbentüchtigen wie der Rotgrünblinden abgeben.“

An anderer Stelle derselben Arbeit erscheint die behauptete, den beiden Typen unter den Farbentüchtigen „tatsächlich ganz analoge Typenteilung unter den Rotgrünblinden“ wieder in zweifelhafterem Lichte; es heisst (S. 751): „Ob etwa auch bezüglich des Verhaltens der Dunkeladaptation, speziell ihrer Geschwindigkeit und Grösse, eine Analogie der beiden Typen der Rotgrünblinden und der beiden Typen der Farbentüchtigen besteht, muss erst die weitere Untersuchung lehren: bezüglich der Abhängigkeit der Gleichungen vom Adaptationszustande ist schon heute zwischen den beiden ersteren, bezüglich der Geschwindigkeit und Grösse der Dunkeladaptation zwischen den beiden letzteren eine typische Differenz zu vermuten.“ Wenige Zeilen (S. 751) weiter folgt dann: „Wir finden demnach in der wesentlichen Übereinstimmung während des Zustandes absoluter Dunkeladaptation eine volle Analogie zwischen den beiden Typen der Farbentüchtigen, den relativ Gelbsichtigen und relativ Blausichtigen, und den beiden Typen der Rotgrünblinden, den sog. Grünblinden oder relativ gelbsichtigen und den sog. Rotblinden oder relativ blausichtigen Rotgrünblinden. Die relativ gelbsichtigen Farbentüchtigen und Rotgrünblinden sind nämlich während des Helladaptationszustandes durch die (erheblich) bessere Auswertung der langwelligen und die (erheblich) schlechtere Auswertung der kurzwelligen Strahlungen, während des Dunkeladaptationszustandes nicht erheblich und zwar anscheinend umgekehrt durch die nunmehr etwas bessere Auswertung der kurzwelligen Strahlungen, typisch verschieden von den relativ blausichtigen Farbentüchtigen und Rotgrünblinden.“

TSCHERMAK abstrahiert diese seine Schlüsse, in denen er einen typischen Unterschied bezüglich der Hell-Dunkeladaptation

¹ unter den Farbenblinden.

zwischen „relativ Blausichtigen“ und Rotblinden einerseits und „relativ Gelbsichtigen“ und Grünblinden andererseits feststellt, im wesentlichen, wie man sieht, aus Beobachtungen an Gleichungen, welche nach seiner Ansicht bei beiden Gruppen in typisch verschiedener Weise durch die Dunkeladaptation beeinflusst werden. Bezüglich der Frage, ob die Typen der Farbenblinden ebenso wie die sonst „ganz analogen“ Typen der Farbentüchtigen, typische Unterschiede in Geschwindigkeit und GröÙe der Hell-Dunkeladaptation werden erkennen lassen, ist er der Ansicht, daÙ dieselbe unabhängig von der Frage des Verhaltens der Gleichungen zu studieren sei und meint, die Unabhängigkeit dieser beiden Probleme sei besonders deutlich illustriert durch die typische Totalfarbenblindheit, bei welcher Geschwindigkeit und GröÙe der Dunkeladaptation anscheinend ungestört sei, während eine adaptative Gleichungsalteration fehle.

Die höchst bemerkenswerten neuen Beziehungen, welche TSCHERMAK zwischen den Eigentümlichkeiten des Farbensinnes und denen der Adaptation findet, wonach also die Typendifferenzen der einen Funktion des Sehorgans mit ganz bestimmten, typisch sich sondernden Eigenschaften der anderen gesetzmäÙsig verknüpft erscheinen, müssen das gröÙte theoretische Interesse erregen. Meint doch TSCHERMAK selbst, daÙ in seinen Beobachtungen ein neuer Fingerzeig nach der Richtung gegeben sei, in welcher eine neue Erklärung für die Typendifferenzen unter den Farbenblinden zu suchen sei. In Anbetracht der Tatsache ferner, daÙ nach weitaus den meisten bisher bekannt gewordenen einschlägigen Beobachtungen dem Adaptationsapparat des Auges eine sehr weitgehende Selbständigkeit gegenüber dem Hell- und Farbenapparat zuzukommen scheint und dieser dementsprechend eine sehr selbständige Rolle in den neueren Theorien der Gesichtsempfindungen zugewiesen erhalten hatte, darf wohl die von TSCHERMAK gefundene Abhängigkeitsbeziehung beider Apparate als ein höchst frappanter und ganz unerwarteter Befund bezeichnet werden und fordert zu Untersuchungen in gleicher Richtung sehr energisch auf.

Ich lasse hier nun die Frage ganz unberührt und offen, ob es berechtigt oder überhaupt möglich ist, die von HERING gefundenen Typen des normalen

Farbensinnes, relative Gelb- und Blausichtigkeit, mit den von DONDERS, Lord RAYLEIGH, KÖNIG und v. KRIES festgestellten Typen der normalen und anomalen Trichromaten in der Weise, wie TSCHERMAK es will, zu identifizieren.

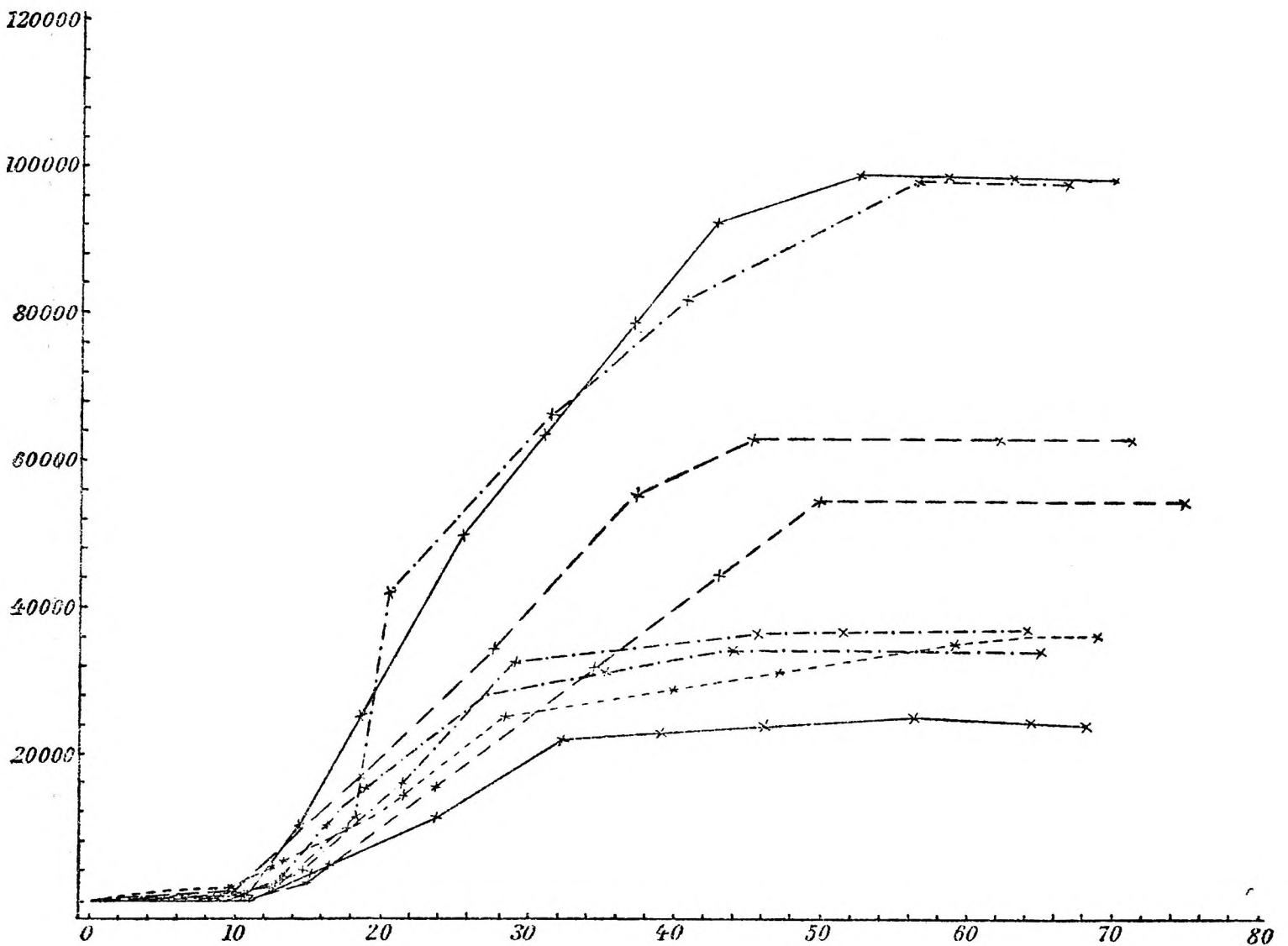


Fig. 3.

- normale Trichromaten
- - - - - anomale „
- Protanopen
- · - · - Deuteranopen.

Stellt man sich auf den Standpunkt, dass jene Identifikation begründet ist, so lässt sich ohne Schwierigkeiten nachweisen, dass die Typendifferenzen der Farbentüchtigen sich nicht in der von TSCHERMAK gefundenen oder „vermuteten“ Weise mit denen des Adaptationsverlaufes decken.

Man hätte nach TSCHERMAK zweifellos zu erwarten, dass die anomalen Trichromaten (relativ-Gelbsichtige) durch eine besonders rasche und ausgiebige Adaptation, d. h. durch Steilheit des Verlaufes und große Ordinatenhöhe der Endstrecke der Kurve gegenüber den normalen Trichromaten (relativ-

tiv-Blausichtige) ausgezeichnet wären. Das ist nun, wie aus Fig. 3 ersichtlich, durchaus nicht der Fall; die beiden von anomalen Trichromaten herrührenden Kurven zeigen keines von den erwarteten charakteristischen Merkmalen: die eine nimmt einen ziemlich indifferenten Platz unter den übrigen ein, die zweite zeigt schon einen ausgesprochen flachen Verlauf und schließt sich demnach gerade dem entgegengesetzten Typus an, als nach TSCHERMAK anzunehmen wäre. Zum Vergleich habe ich außer den von Farbenblinden erhaltenen Kurven, auf die ich sogleich zurückkommen werde, zwei Kurven von normalen Trichromaten in die Figur 3 übernommen. Die steil und zur größten Ordinatenhöhe aufsteigende Kurve ist nach Messungen des „Blausichtigsten“ von allen untersuchten Individuen konstruiert, zeigt also wiederum ein den TSCHERMAKSchen Angaben strikte widersprechendes Verhalten. Die zweite sehr niedrig und flach verlaufende Kurve eines normalen Farbentüchtigen (Blausichtigen) geht entsprechend der von TSCHERMAK angegebenen Regel.

Aus den angeführten Tatsachen ergibt sich der Schluss, daß der Verlaufstypus der Adaptation, ihre Geschwindigkeit und Größe, als vollständig unabhängig von den Typendifferenzen des Farbensinnes zu betrachten sind. Normale wie anomale Trichromaten können ebensogut dem Typus der schnellen und ausgiebigen, wie der langsamen und geringen Adaptation angehören: Durch die Zugehörigkeit zum einen oder anderen Typus des Farbensinnes ist der Typus des Adaptationsverlaufes absolut nicht bestimmt. Sollte die HERINGSche Schule sich auch weiterhin auf den Standpunkt stellen, daß die Typen der „relativen Gelb- und Blausichtigkeit“ tatsächlich mit denen der normalen und anomalen Trichromaten identisch sind, so erstreckt sich die eben ausgesprochene Schlussfolgerung natürlich auch auf die HERING'schen Typen.

Ich füge hier ein, daß die Diagnose des anomalen trichromatischen Systems am HELMHOLTZschen Farbmischapparat mit Hilfe einer Gleichung zwischen Natriumgelb und einem Gemisch aus Lithiumrot und Thalliumgrün gemacht wurde; bei der Einstellung nehmen bekanntlich die anomalen Trichromaten ganz erheblich mehr Grün und weniger Rot als die normalen. Die Unterschiede zwischen den einzelnen normalen Trichromaten

bewegten sich in recht geringem Spielraume, so daß ein Winkelunterschied von 4° in der Nikoleinstellung (zwischen 56° und 60°) die Extreme kennzeichnete; bei den anomalen handelte es sich um sehr viel größere Abweichungen; im einen Fall (Dr. G.) wurde auf 44° , im anderen sogar auf 33° eingestellt.

Ich bin ferner in der Lage über einige Beobachtungen an Dichromaten berichten zu können. Auch diese Befunde berechtigen zu gewissen Schlusfolgerungen in der Frage, ob der von TSCHERMAK behauptete Konnex zwischen den Typenverschiedenheiten des Farbensinnes und denen des Adaptationsverlaufes besteht. Wenn auch TSCHERMAK die Ansicht äußert, daß die Frage nach Geschwindigkeit und Größe der Adaptation bei den Farbenblinden unabhängig von der nach dem Verhalten der Gleichungen zu prüfen sei, so ist doch daran zu erinnern, daß er selbst beide Fragen bei den Farbetüchtigen im einheitlichen Sinne gelöst findet, derart daß Adaptationsverlauf, sowie Größe und Einfluß auf Gleichungen sich bei dem einen Typus so, bei dem anderen entgegengesetzt gestaltet. Auch stellt er doch eine „tatsächlich vollständige Analogie“ zwischen den Typen der Farbetüchtigen und denen der Farbenblinden fest, speziell bezüglich der Hell-Dunkeladaptation. Man kommt naturgemäß zu dem Schluß, auf den auch TSCHERMAK hinaus möchte, daß sich diese Analogie auch auf alle nach TSCHERMAK gesetzmäßig mit einem bestimmten Typus verknüpften Eigentümlichkeiten der Adaptation erstrecken muß, daß also der Grünblinde (relativ gelbsichtige Rotgrünblinde) sich stets schnell und ausgiebig, der Rotblinde (relativ blausichtige Rotgrünblinde) dagegen langsam und wenig adaptiert.

Meine Beobachtungen an Farbenblinden zeigen, daß diese Folgerung so wenig wie der entsprechende Satz TSCHERMAKS über die Typen der Farbetüchtigen aufrecht erhalten werden kann. In Fig. 3 (auch Tafelfigur) sind die Kurven des Adaptationsverlaufes von 3 Grünblinden eingetragen, von denen einer sich so wie nach TSCHERMAK zu erwarten schnell und ausgiebig adaptiert, zwei dagegen im Gegenteil sehr niedrige Empfindlichkeitswerte und flachen Kurvenverlauf aufweisen. Ein Rotblinder schließt sich den beiden letzterwähnten Grünblinden an.

Ich komme also bezüglich der TSCHERMAKSchen Sätze kurz

zusammengefaßt zu folgenden Schlüssen: Entweder es besteht Identität der HERINGSchen Typen der Farbtüchtigen mit den Typen der anomalen und normalen Trichromaten und eine vollständige Analogie mit den Typen der Farbenblinden: dann fallen diese Typen keineswegs mit den Typen des Adaptationsverlaufes zusammen; das habe ich für die Typen der Trichromaten wie der Dichromaten erwiesen.

Oder die HERINGSchen Typen fallen mit denen des Adaptationsverlaufes zusammen: dann besteht weder Identität mit den Typen der Trichromaten noch eine vollständige Analogie mit den Typen der Farbenblinden. Denn die beiden letztgenannten Typenunterschiede fallen nicht mit denen des Adaptationsverlaufes zusammen.

Eine weitere Frage, über die systematische Untersuchungen erwünscht wären, ist die ob der Verlauf der Adaptation in verschiedenen Lebensaltern typische Eigentümlichkeiten hinsichtlich der Geschwindigkeit und des Wertes der maximalen Dunkelempfindlichkeit erkennen läßt. TSCHERMAK¹ vermutet, daß vielleicht das Lebensalter einen gewissen Einfluß in der Weise habe, daß die Adaptationsbreite in der Jugend größer ist als im Alter.

Ich verfüge in diesem Punkte über keine beweisenden Erfahrungen, da ich nur zwei Personen vorgerückteren Alters (zwischen 50 und 60 Jahren; Tabelle No. 10 und 11 und die entsprechenden Kurven auf der Tafelfigur) und zum Vergleich nur zwei jugendlichere Personen (15—20 Jahre) untersuchen konnte. (Tabelle Nr. 1 und 12 und die zu Tabelle 1 gehörige Kurve auf der Tafelfigur). Immerhin kann man den Messungen entnehmen, daß die jüngeren eine höhere Endempfindlichkeit erreichten als die älteren und kann in diesem Umstande eine Bestätigung der TSCHERMAKSchen Vermutung erblicken. Natürlich ist es aber auch möglich, daß die beiden älteren Versuchspersonen von je an ein geringeres Adaptationsvermögen besaßen, daß sich dieses also nicht erst als Altersveränderung eingestellt hat. Sie würden dann von je an dem Typus der lang-

¹ l. c. *Pflügers Archiv* 1900.

samen und geringen Empfindlichkeitszunahme angehört haben. Das umgekehrte könnte wenigstens bezüglich der Adaptationsgröße bei den beiden jüngeren Personen der Fall sein; die Geschwindigkeit ist bei der einen (I) eine recht geringe: die Kurve erreicht zwar eine beträchtliche Ordinatenhöhe, aber in ausgesprochen flacher Steigung.

Selbst wenn man nun annimmt oder als festgestellt betrachtet daß der Wert der Endschwelle im Laufe des Lebens zurückgeht, so kann man noch nicht ohne weiteres auf eine Einbuße der Netzhautempfindlichkeit schließen. Es kommen auch andere Umstände in Betracht, welche für den Rückgang der Endschwelle von nicht geringer Bedeutung sein können: die im Alter engere Pupille läßt weniger Licht zum Augenhintergrund gelangen, ferner absorbieren die im Alter stärker pigmentierten brechenden Medien einen größeren Bruchteil des durchtretenden Lichtes; speziell die gelblich gefärbte Linse würde gerade die für das dunkeladaptierte Auge besonders wirksamen Strahlen, die grünen und blauen, selektiv absorbieren.

III.

Während bei allen bisher mitgeteilten Versuchsreihen die bei binokularem Sehen gültigen Schwellenwerte aufgesucht worden waren, wurde durch weitere Messungen Aufschluß darüber gesucht, ob die bei monokularer Beobachtung festzustellenden Schwellen sich in ihren Werten von den vorigen unterscheiden. Die Aufgabe gliederte sich nach Maßgabe der einzuhaltenden Versuchsbedingungen in zwei Abschnitte: erstens waren Messungsreihen bei binokularer Dunkeladaptation, aber monokularer Beobachtung durchzuführen und zweitens war zu untersuchen ob der so für ein bestimmtes Auge festgestellte Adaptationsverlauf einer Beeinflussung dadurch zugänglich ist, daß das andere Auge im Zustand der Helladaptation erhalten wird.

Auf die Frage ob und wie sich die binokularen Schwellen von den monokularen unterscheiden, erhält man am besten eine anschauliche Antwort, wenn man in einer Sitzung immer je drei Bestimmungen unmittelbar nacheinander macht, nämlich jedesmal die für beide Augen zusammen und die für jedes

einzelne Auge gültige. In dieser Weise sind die in der folgenden Tabelle niedergelegten Messungen angestellt. Ehe ich zur Besprechung der Resultate übergehe, möchte ich noch hervorheben, daß gegen die Methode der drei aufeinanderfolgenden Beobachtungen im vorliegenden Fall kaum Einwände vorgebracht werden können: ich habe analoge Versuchsreihen, die ich nicht sämtlich in extenso mitteilen will, in der Weise angestellt, daß die Reihen der Schwellenwerte für die binokulare Beobachtung und für jedes Auge einzeln in verschiedenen Sitzungen festgelegt würden; nie hat sich ein Unterschied gegen die bei Sukzessivbeobachtung erhaltenen Messungen gezeigt. Auch konnte die Reihenfolge innerhalb der Gruppe der drei Einzelbeobachtungen beliebig gewechselt werden, ohne daß das Resultat dadurch modifiziert wurde.

Tabelle XX.

Beobachter: Herr Prof. NAGEL.

Binokular		Rechtes Auge		Linkes Auge	
Zeit Min.	Empfindlich- keit	Zeit Min.	Empfindlich- keit	Zeit Min.	Empfindlich- keit
0	85,62	1/2	111,05	1	111,05
3 1/2	272,05	4 1/2	498,0	5	498,0
8 1/2	2 723,7	9 1/2	2 914,0	10 1/2	3 419,7
14 1/2	11 815	15 1/2	13 521	16	14 516
20 1/2	41 649	21 1/2	27 778	22 1/2	22 957
27 1/2	65 746	28 1/2	38 447	30	33 058
37	81 632	39 1/2	40 000	40 1/2	36 982
52 1/2	97 656	56	40 000	57	41 649
59	97 656				

Dieses Resultat ist nun höchst interessant und beachtenswert. Es stellt sich nämlich heraus, daß die Empfindlichkeit beider Augen zusammen bei vorgeschrittener Dunkeladaptation einen sehr viel höheren Wert hat als die jedes einzelnen Auges und zwar beträgt der binokulare Empfindlichkeitswert stets annähernd das Doppelte des monokularen. Bei Beobachtung mit beiden Augen im Zustande vorgeschrittener Dunkeladaptation summieren sich also die beiden jedes einzelne Auge treffende Lichtreize.

Dabei ist zu betonen, daß diese Erscheinung erst nach etwa 15 Minuten dauernden Dunkelaufenthalt hervortritt, daß also der Satz der binokularen Reizaddition für das helladaptierte Auge nicht gilt. Diese Tatsachen sind besonders anschaulich durch die in Fig. 4 abgebildeten Kurven illustriert, bei deren Konstruktion die Messungen der Tabelle XX zu Grunde lagen: erst nach einem etwa 15 Minuten Adaptationszeit entsprechenden Abszissenintervall trennt sich die Binokular- von den beiden Monokularkurven, mit denen sie bis dahin kongruierte.

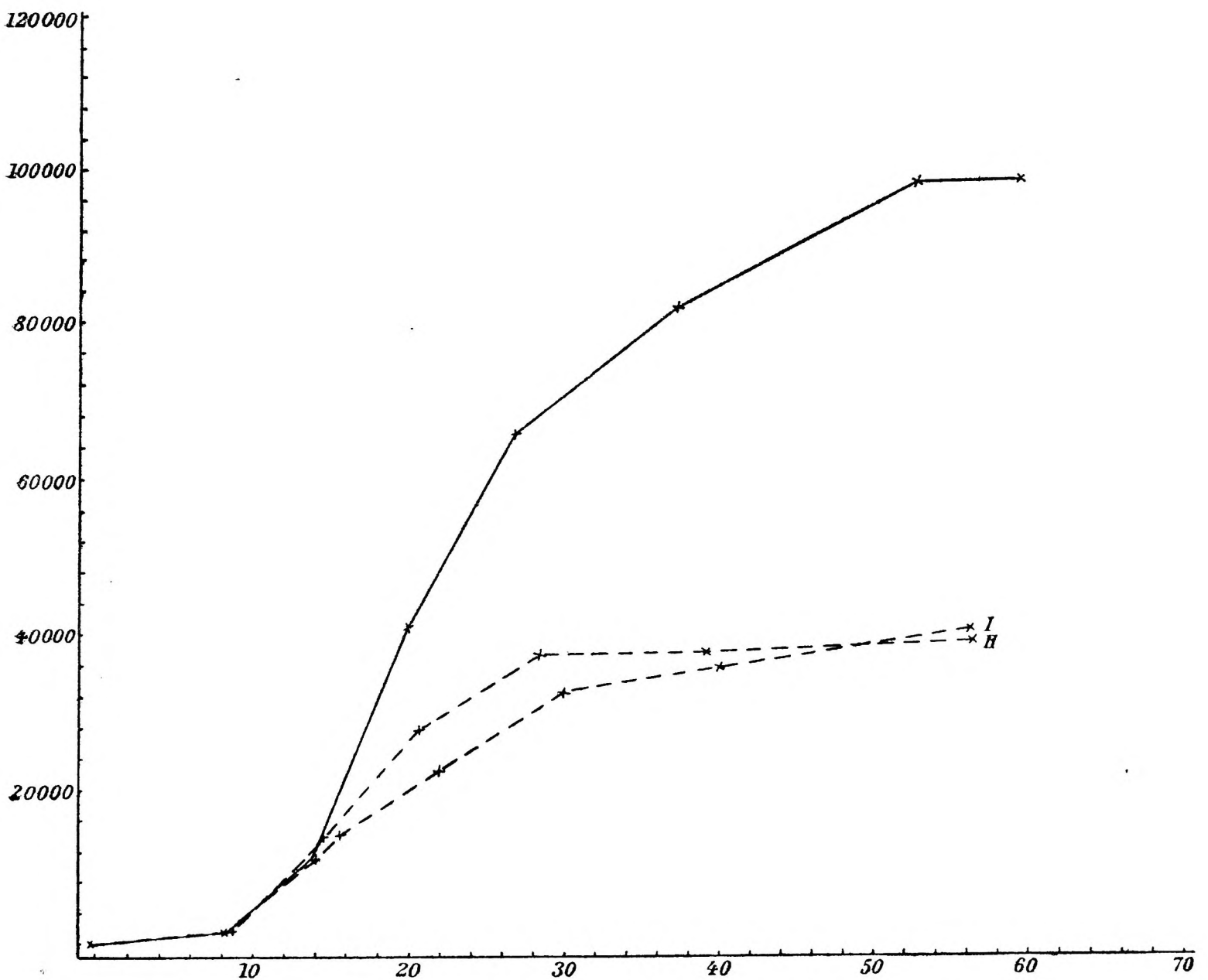


Fig. 4.

————— binokular
 - - - - - I linkes Auge
 - - - - - II rechtes Auge.

Ausdrücklich soll darauf aufmerksam gemacht werden, daß die eben mitgeteilten Erscheinungen bisher nur festgestellt worden sind bei Einwirkung von Lichtintensitäten, welche der jeweiligen Schwelle des dunkeladaptierten Auges nahe liegen;

ob und wie weit eine additive Mischung der beiden Monokularerregungen auch bei Lichtwerten stattfindet, die von der Schwelle mehr oder weniger abliegen, muß weiterer Untersuchung vorbehalten werden.

Wie verhalten sich nun diese Tatsachen zu dem sonst ziemlich allgemein angenommenen Gesetz, daß man mit beiden Augen die Dinge nicht heller sieht, als mit einem? So gut die am helladaptierten Auge gewonnenen Messungsergebnisse damit im Einklang sind, so sehr stehen die bei Bestimmung der Dunkelschwellen erzielten Ergebnisse dazu im Widerspruch.

In der Tat scheint es, als ob wir es hier mit einer neuen Eigentümlichkeit zu tun haben, in der sich die Funktionsweise des dunkeladaptierten Sehorganes sehr wesentlich gegen das Sehen mit helladaptiertem Auge unterscheidet. Diese Sonderfunktion hat allerdings nicht wie wahrscheinlich die meisten bereits bekannten Eigentümlichkeiten des „Dunkelapparates“ ihren Sitz im peripheren Endorgane, sondern muß wohl in mehr zentralen Teilen des Gesamtsehapparates lokalisiert sein.

Sucht man sich eine Vorstellung von dem Nervenmechanismus zu machen, der die Funktion der Reizaddition vermittelt, so bieten sich, wenn man die Frage für sich ohne Beziehungen zu den Erscheinungen der binokularen Reizmischung bei Helladaptation betrachtet, keine allzugroßen Schwierigkeiten. Man hat sich nur vorzustellen, daß sämtliche monokular unter-, dagegen binokular überschwelligen Reize unter allen Umständen, auch wenn sie bei monokularer Beobachtung keine Empfindung auszulösen vermögen, vom Endorgan aus weiter geleitet werden und zwar sicher bis zu dem Punkte, wo sie mit den Leitungen vom anderen Auge in gemeinsame Bahnen einmünden. Addiert sich an dieser Stelle eine Erregung vom andern Auge, so entsteht eine Empfindung, bleibt ein solcher Zuschuß von seiten des anderen Auges aus, so erlischt die Erregung auf der Strecke, welche durch die Stelle des Zusammentreffens mit den Bahnen des anderen Auges und dem Ort der Entstehung der bewußten Gesichtsempfindung begrenzt ist.

Sehr schwierig wird aber die Sachlage, wenn man sich Rechenschaft darüber zu geben sucht, wie die beiden verschiedenen Arten der Sehfeldvereinigung, nämlich einerseits der Mechanismus der additiven Binokularmischung bei Dunkel-

adaptation und andererseits der binokularen Mischung ohne Summation der Monokularreize bei Helladaptation, in ihren gegenseitigen Beziehungen zu denken sind. Soll man sich vorstellen, daß der Dunkel- und der Hellapparat jeder vollständig von einander geschiedene zentrale Bahnen hat, durch deren Besonderheiten die Eigenart jeder Funktion hinsichtlich der Sehfeldvereinigung fest garantiert ist? Oder soll man annehmen, daß durch eine Art Umschaltung in den beiden Apparaten gemeinsamen zentralen Bahnen die Überführung des einen Modus der Sehfeldvereinigung in den anderen ermöglicht ist, daß also die gleichen Bahnen nur anders verbunden dem Hell- wie dem Dunkelapparat angehören? Schon der Mechanismus der Sehfeldvereinigung bei Helladaptation für sich, stellt allen Erklärungsversuchen die größten Schwierigkeiten entgegen und die Verhältnisse liegen hier in der Tat äußerst kompliziert, wie besonders durch die mit Recht sogenannten „paradoxen“ Versuche FECHNERS¹ illustriert wird, bei denen sich zeigt, daß bei binokularer Mischung zweier verschiedener, je einem Auge gebotener Helligkeiten nichts weniger als eine Summation der Reize eintritt, sondern im Gegenteil eine Beeinträchtigung der vom einen Auge vermittelten größeren Helligkeitsempfindung.

Bei dieser Sachlage wäre es müßig, die Spekulation über das Problem der Sehfeldvereinigung hier weiter auszuspinnen und die obigen Andeutungen mögen genügen, um zu zeigen, in welcher Richtung ich der neuen Beobachtung Bedeutung beizumessen geneigt bin.

Hier möchte ich nur noch kurz die Tatsache der binokularen Reizaddition unter anderem Gesichtspunkt beleuchten. Sie läßt sich nämlich auch als ein spezieller Fall der von AUBERT und TREITEL angegebenen Regel betrachten, daß der Reizwert eines lichtaussendenden Objektes mit dessen Winkelgröße anwächst — was übrigens nach TREITEL für die Schwellen des dunkeladaptierten Auges in weit höherem Maße als für die des helladaptierten der Fall zu sein scheint. Nur würde der Satz nach Einbeziehung meiner

¹ FECHNER: Über einige Verhältnisse des binokularen Sehens. *Abhdl. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch.* 7. 1860.

AUBERT: *Physiologie der Netzhaut.* Breslau 1865.

HERING: Der Raumsinn und die Bewegungen des Auges. In HERRMANN'S Handbuch Bd. III, S. 591 ff.

SCHENK: *Einiges über binokulare Farbenmischung.* Marburg 1901.

Beobachtung präziser dahin zu formulieren sein, daß die Zunahme des Reizwertes mit dem Anwachsen der Summe der Flächengrößen beider Netzhautbilder erfolgt.

Durch weitere Versuche galt es festzustellen, ob der Verlauf der Adaptation eines Auges irgendeine Beeinflussung von seiten des anderen Auges dadurch erfährt, daß das letztere während der Versuchsreihe im Zustande der Helladaptation erhalten wird. HERING äußert sich so zur Sache: „Ein dauernd adaptiertes Auge verhält sich in gewissen Beziehungen verschieden, je nachdem das andere Auge gleichzeitig in derselben Weise dunkeladaptiert oder aber helladaptiert ist“. Ob sich diese Unterschiede speziell im Verlauf der Adaptation bemerklich machen sollen oder was sonst gemeint ist, ist leider aus diesen wenigen Worten nicht ersichtlich. TREITEL fand, daß die Adaptation jedes einzelnen Auges ganz unabhängig von der des anderen verläuft.

Bei dem Interesse, welches derartig durchgeführte Versuche und Beobachtungen für die Kenntnis der Lokalisation des Adaptationsvorganges haben, war es angezeigt, die Frage von neuem einer systematisch messenden Untersuchung zu unterziehen. Dabei konnte dann zugleich Aufschluß darüber gesucht werden, ob die Schwellenwerte verschieden ausfallen je nachdem das helladaptiert bleibende Auge mitbeobachtet oder verdeckt wird. Die letztere Feststellung hat insofern vielleicht einiges Interesse, als man ein gewisses Urteil dadurch gewinnen kann, ob etwa für die Unterschiede der binokularen und monokularen Schwellen irgendwelche, bei Bedeckung eines Auges zwangsmäßig und unbewußt sich einstellende psychische Einflüsse mitverantwortlich sind.

Bei den Messungen wurde folgendermaßen verfahren: ein Auge wurde während der ganzen Versuchsreihe im Zustand ziemlich hochgradiger Helladaptation dadurch erhalten, daß es in den Zeiten zwischen den Schwellenbestimmungen durch das von weißen Kartonflächen reflektierte Licht einer Bogenlampe belichtet wurde. Während dessen wurde das andere Auge durch einen geeigneten Verband gegen jede Belichtung geschützt. Alle 5—6 Minuten wurden dann je zwei Schwellenbestimmungen gemacht, einmal bei binokularer Beobachtung und einmal bei alleiniger Benutzung des Dunkelauges. Die erhaltenen Kurven

Tabelle XXI.
Beobachter: PIPER.

Binokulare Adaptation Monokulare Beobachtung		Monokulare Adaptation Monokulare Beobachtung		Monokulare Adaptation Binokulare Beobachtung		Binokulare Adaptation Binokulare Beobachtung	
Zeit Min.	Empfindlichkeit	Zeit Min.	Empfindlichkeit	Zeit Min.	Empfindlichkeit	Zeit Min.	Empfindlichkeit
0	39,98	1	35,14	0	33,04	0	51,23
4	99,66	8 1/2	1 923,7	7 1/2	1 231,1	2	55,33
8	2 937,1	20	27 778	19	26 015	5	132,15
9	3 151,6	28	40 000	26	38 447	8	1 439,2
11	8 753,4	43	45 269	37	40 000	9	3 419,8
16	14 558	51	45 269	49	43 403	17	16 280
20	22 277	62	45 269	60	43 403	18	23 668
25	29 726					20	45 269
29	33 058					23 1/2	56 689
40	43 403					29	67 277
48	43 403					38	69 252
53	43 403					43	73 047
						49	73 047
						51	73 047

waren dann unter sich und mit der bei binokularer Adaptation, aber monokularer Beobachtung erzielten zu vergleichen.

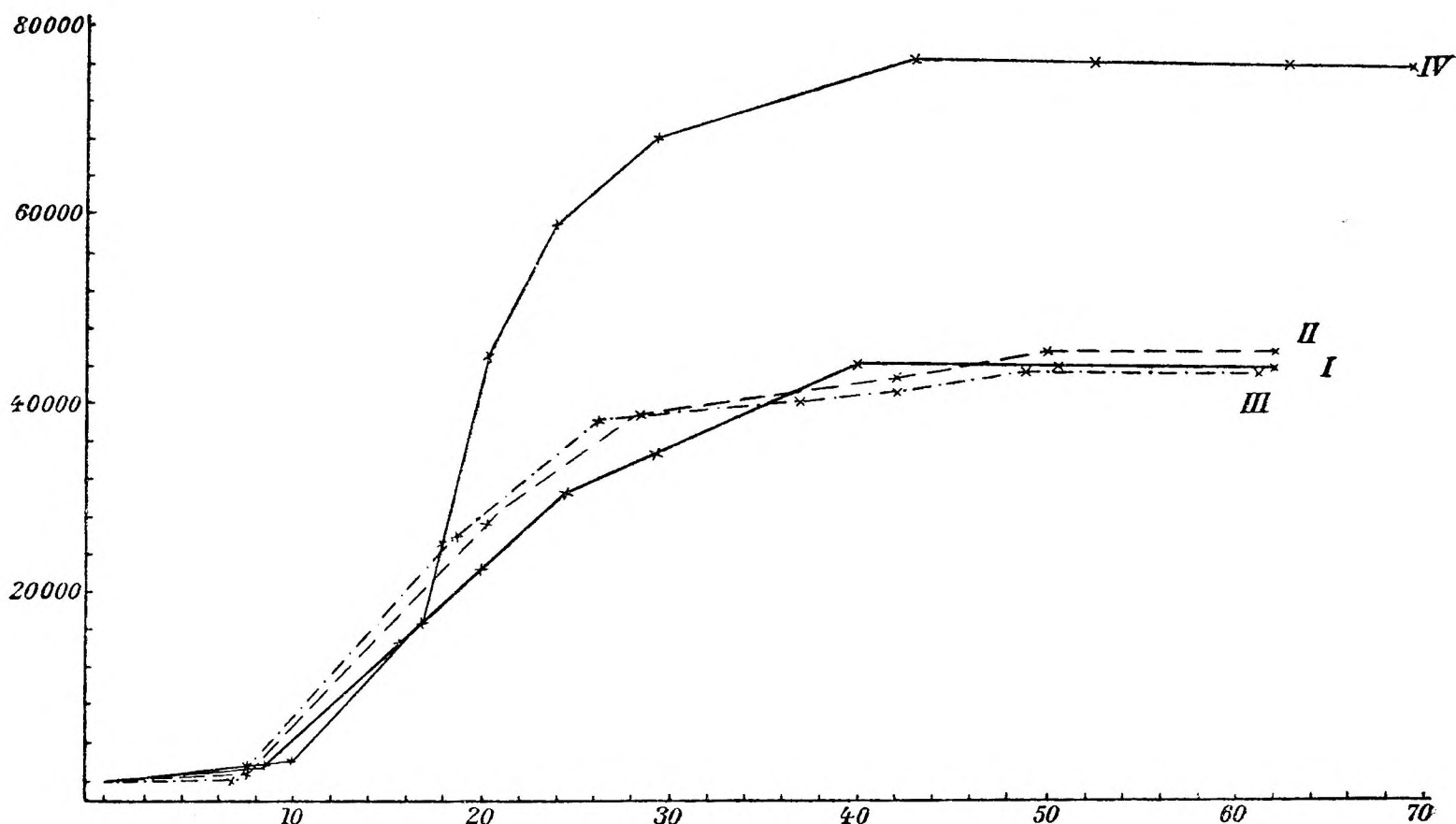


Fig. 5.

- binokulare Adaptation und Beobachtung (IV)
- rechtes Auge beobachtet, beide sind adaptiert (I)
- - - rechtes Auge dunkel-, linkes helladaptiert, nur rechtes beobachtet
- · - · - rechtes Auge dunkel-, linkes helladaptiert, beide Augen beobachten.

Tabelle XXI gibt die von meinem rechten Auge erhaltenen Empfindlichkeitswerte und Figur 5 die entsprechenden Kurven bei der dreimal verschiedenen Art der Beobachtung wieder. Die Kurven kongruieren fast vollständig und dieses Resultat habe ich bei mehrfacher Wiederholung der Versuche auch bei anderen Personen stets wieder erhalten. Beachtet man zunächst die Kongruenz der Kurven 1 und 2, von denen Kurve 1 den Verlauf der Empfindlichkeitssteigerung bei binokularer Adaptation, aber monokularer Beobachtung, Kurve 2 bei ausschließlicher Dunkeladaptation des rechten Auges und Beobachtung mit diesem allein veranschaulicht, so ergibt sich der Schluss, daß die Adaptation jedes Auges sich vollständig unabhängig von der des anderen voll-

zieht.¹ Diese Beobachtung steht also vollständig im Einklang mit der auch sonst wohl begründeten Annahme, daß die Empfindlichkeitszunahme bei Dunkelaufenthalt sich im Endorgan selbst, also vermutlich in der Netzhaut, abspielt.

Eine Beeinflussung der Adaptation des Dunkelauges von seiten des Hellauges habe ich nie finden können; es wäre höchstens zu erwähnen, daß die Nachbilder des Hellauges sich dann und wann, übrigens in auffallend geringem Maße, bei Bestimmung der Schwelle des Dunkelauges störend bemerkbar machen.

Aus der Tatsache, daß die Schwellen bei monokularer Adaptation dieselben bleiben, gleichgültig ob das Hellauge mitbeobachtet oder nicht, wie die Kurven 2 und 3 lehren, (Fig. 5) ist zu schließen, daß die unterschwelligen Erregungen des Hellauges nicht soweit geleitet werden, um mit denen des Dunkelauges verschmelzen und sie verstärken zu können. Die Addition bleibt aus und der Empfindungseffekt ist quantitativ ganz der gleiche, als ob das linke Auge allein beobachtete.

Es ergibt sich weiter, daß die geringeren Werte der monokularen Empfindlichkeit, verglichen mit den für das Binokularsehen bei Dunkeladaptation gültigen, wohl kaum auf Einfluß irgend welcher durch die Bedeckung eines Auges hervorgerufener

¹ Man beobachtet manchmal, daß ein Auge dem anderen während des Adaptationsvorganges dauernd etwas an Empfindlichkeit voraus ist und seine Endschwelle früher erreicht; schließlich wird dann die Empfindlichkeit beider Augen meistens doch noch gleich. Eine „Beschleunigung“ der Dunkeladaptation in dem einen Auge ist wohl nur scheinbar vorhanden: In den Fällen, in denen ich ein solches Verhalten feststellen konnte, handelte es sich stets um Personen, welche beim Aufenthalt im Hellen die Lider eines Auges einer mehr oder minder hochgradigen Lichtscheu wegen halb zu schließen pflegen, und jedesmal war es dieses Auge, welches dem anderen an Lichtempfindlichkeit voraus war. Das Plus an Empfindlichkeit dürfte in diesen Fällen wohl daher rühren, daß wegen der geringeren voraufgegangenen Belichtung bereits eine gewisse Strecke des Adaptationsverlaufes von diesem Auge zurückgelegt ist, die das andere noch zu durchlaufen hat. In derselben Weise erklärt sich NAGEL (*Zeitschr. f. Augenheilkunde* 8 Jahresbericht) die von UHTHOFF in einigen Fällen beobachtete „Beschleunigung“ der Adaptation bei Total-Farbenblinden gegenüber Normalen. Auch hier dürfte die bei Total-Farbenblinden in der Regel recht ausgeprägte Lichtscheu und das damit verbundene Zusammenkneifen der Augenlider den Grund für die scheinbar schnellere Empfindlichkeitszunahme abgeben.

psychischer Faktoren zurückgeführt werden kann; spielte ein solcher oder vielleicht die von BRÜCKE und BRÜCKNER¹ als „Abblendungsgefühl“ bezeichnete und als „Organgefühl“ des Auges aufgefaßte Erscheinung eine Rolle, so wäre außerdem zu erwarten, daß sich diese Einwirkungen bei Bestimmung der Hellschwellen im gleichen Sinne bemerklich machen, wie bei den Dunkelschwellen, was wie oben gezeigt, nicht der Fall ist.

IV.

Bei Besprechung einiger weiterer Erscheinungen, möchte ich, indem ich zugleich auf meine bezüglichen kurzen Angaben auf S. 174 verweise, an die folgende Bemerkung von A. E. FICK² anknüpfen. „Wenn man mit adaptiertem Auge einen Gegenstand bei einer eben genügenden Beleuchtung bemerkt hat und nun die Beleuchtung etwas abschwächt, so verschwindet der Gegenstand nicht, mit anderen Worten, er wird bei geringerer Beleuchtung erkannt als zuvor (BUTZ, I.-D. Dorpat 1883, und CHARPENTIER, l. c. März-April 1886 Kap. VII). Man hat also die Wahl, ob man diejenige Beleuchtung, bei welcher der Gegenstand sichtbar wird, oder aber diejenige, bei welcher er wieder verschwindet, bestimmen und als Maß der Empfindlichkeit verwenden will. Nun habe ich aber bemerkt, daß diese Erscheinung auch noch wahrzunehmen ist, wenn das Auge nach dem Erblicken des Gegenstandes geschlossen und erst wieder geöffnet wird, nachdem die Beleuchtung abgeschwächt ist. Auch jetzt, nachdem das Auge wieder 10—20 Sek. in absoluter Dunkelheit gewesen, wirkt jener schwache Lichtreiz noch nach, und zwar nicht etwa, wie man erwarten sollte, im Sinne einer Ermüdung, sondern gerade umgekehrt als Steigerung der Empfindlichkeit. Ich lasse es gänzlich dahingestellt, ob wir es hier mit rein psychischen Vorgängen oder aber mit „Trägheit der Netzhaut“ zu tun haben. Vielmehr beschränke ich mich auf die Bemerkung, daß das Auffinden der wirklichen Grenze für eine Lichtempfindung durch jenen Umstand ohne Zweifel sehr erschwert ist.“

¹ BRÜCKE u. BRÜCKNER: Über ein scheinbares Organgefühl des Auges. *Pflügers Archiv* 91. 1902.

² E. A. FICK: Studien über Licht- und Farbenempfindung. *Pflügers Archiv* 43. 1888.

Schon AUBERT¹ teilt eine ähnliche Beobachtung mit; er sagt, es sei ihm mehrmals so vorgekommen, als ob bei seinen Versuchen kurze Zeit nach dem Leuchten einer glimmenden Zigarre die Empfindlichkeit für einige Sekunden zu-, dann aber wieder abgenommen hätte, denn er habe für kurze Zeit den glühenden Draht deutlich leuchten gesehen, bald aber sei er wieder verschwunden und erst nach vielen Minuten wieder zum Vorschein gekommen.

CHARPENTIER² fand, daß die Schwelle des Erscheinens und die des Verschwindens minimaler Lichtreize stets verschiedene Werte haben. Er faßt die fragliche Erscheinung als eine Trägheit der Netzhaut auf und stellt die Regel auf, daß diese „inertie rétinienne“ verschieden groß ist je nach der Brechbarkeit des einwirkenden Lichtes; je größer die Brechbarkeit desto größer der Unterschied zwischen Schwellenwert des Erscheinens und des Verschwindens.

Meine, diese Frage berührenden Beobachtungen erstrecken sich auf folgendes: 1. Vermehrt man bei vorgeschrittener Adaptation von unterschwelligen Werten ausgehend allmählich die Intensität des leuchtenden Objekts, so gelangt man zu einer Helligkeit, welche ziemlich plötzlich und sogleich auffallend hell im Gesichtsfeld auftaucht. Man kann nun auf sehr viel geringere Lichtwerte zurückgehen, ehe das Objekt wieder verschwindet. Gelangt man an die Schwelle des Verschwindens, so ist diese in der Regel außerordentlich scharf festzustellen derart, daß an meinem Apparat bei Vergrößerung und Verringerung des Blendendurchmessers im Spielraume von wenigen Millimetern das Objekt wechselweise gesehen wird und verschwindet. Voraussetzung ist natürlich, daß keine subjektiven Lichterscheinungen die Messung gerade stören.

2. Begibt man sich maximal dunkeladaptiert aus dem völlig dunklen in einen mäßig hellen Raum und setzt das Auge für 3—4 Minuten dem von schwarz gestrichenen Wänden reflektierten Licht einer 25 kerzigen Glühlampe aus, und bestimmt nunmehr nach 1—2 Minuten langem Dunkelaufenthalt von neuem die Schwelle, so zeigt diese regelmäßig eine beträchtlich höhere

¹ AUBERT: Physiologie der Netzhaut. Breslau 1865.

² CHARPENTIER: L'inertie rétinienne et la théorie des perceptions visuelles. *Archives d'ophtalmologie* 6. 1886.

Empfindlichkeit an, als die nach 1 stündigem Dunkelaufenthalt gefundene und zwar beträgt das Plus an Empfindlichkeit etwa $\frac{1}{3}$ des früheren Wertes. Nach wenigen Minuten erfolgt ein Rückgang der Empfindlichkeit auf den alten Wert.

3. Hat man sich längere Zeit (1 Stunde) in einem wenig lichterfüllten Raum aufgehalten — bei meinen Versuchen z. B. als Gehilfe in dem Raum in welchem die Lichtquelle stand und in dem die Ablesungen (bei Glühlampenlicht) besorgt wurden — und läßt dann die Schwelle feststellen, so zeigt sich, daß die zeitweise nicht unerhebliche Belichtung die Adaptation so gut wie gar nicht aufgehalten hat, im Gegenteil man erreicht manchmal einen geringeren Schwellenwert, als den nach einstündigem absolutem Dunkelaufenthalt festgestellten.

Bezüglich der theoretischen Auffassung der Erscheinungen spricht sich CHARPENTIER wie erwähnt dahin aus, daß sie ihm auf eine Trägheit der Netzhautreaktion zu deuten scheinen; FICK läßt es dahingestellt sein, ob diese Ansicht berechtigt ist oder nicht vielmehr an psychische Ursachen zu denken sei.

Ich möchte darauf hinweisen, daß zur Erklärung der von EXNER geschaffene Begriff der „Bahnung“ herangezogen werden kann. Man hätte sich danach vorzustellen, daß der überschwellige Lichtreiz in den beschriebenen Fällen die Widerstände in den Nerven und Ganglienzellen zeitweise zu verringern oder zu beseitigen vermag und so den Weg für die folgenden minderen Reize „bahnen“ würde.

Andererseits soll nicht bestritten werden, daß auch die von CHARPENTIER geäußerte Auffassung, es handle sich um eine gewisse Trägheit der Reaktion der Netzhaut selbst, manches für sich hat. In diesem Falle möchte ich weniger annehmen, daß die Reizbarkeit der Nervenendigungen eine variable ist und durch überschwellige Reize erhöht wird, sondern eher vermuten, daß die Ursache der Empfindlichkeitszunahme nach Lichtreiz in Erhöhung der Zersetzbarkeit der photochemischen Substanzen zu suchen ist. Der überschwellige Lichtreiz resp. gewisse in seinem Gefolge auftretende chemische Substanzen würden sich dann als Katalysatoren betätigen und bewirken, daß die Reaktion früher, d. h. bei Einwirkung sonst unterschwelliger Lichtreize einsetzt. Sind diese katalytisch wirksamen Stoffe resorbiert oder einer weiteren Veränderung anheim gefallen, so kommt natürlich das Plus an Empfindlichkeit in

Wegfall. Wenn der Sehpurpur als die in Frage kommende photochemische Sehsubstanz betrachtet wird, so ist die Hypothese der durch Lichtreiz aktivierten Katalysatoren dieses Körpers vielleicht einer chemisch-experimentellen Prüfung zugänglich.

Noch beim Vortrag der Ergebnisse dieser Untersuchung in der Berliner physiologischen Gesellschaft wies Herr COWL auf ein Experiment hin, das vielleicht eine gewisse Analogie mit den in den photochemischen Netzhautsubstanzen vermuteten Prozessen erkennen läßt: will man nämlich die Entwicklung einer unterbelichteten photographischen Platte beschleunigen und mehr aus derselben „herausbringen“, so wird geraten, in etwa 1½ bis 2 m Entfernung ein Streichholz abzubrennen. Diese Belichtung wirke ausgezeichnet anregend auf den chemischen Prozeß der Entwicklung. Auch hier übt also ein größerer Lichtreiz oder irgendwelche von ihm erzeugte chemische Substanzen eine katalysierende Wirkung auf die Reaktion der photochemischen Substanzen aus.

Anhangsweise möge jetzt noch einiger Versuche Erwähnung getan werden, durch welche man vielleicht hoffen durfte, noch weitere Einblicke in das Wesen des Adaptationsvorganges zu gewinnen. Es handelte sich hauptsächlich darum, zu versuchen, ob vielleicht der Adaptationsverlauf irgendwie künstlich beeinflusst werden könnte. Es lag nahe zu diesem Zwecke einige Gifte anzuwenden und zwar in erster Linie solche, von denen bekannt ist, daß sie die Gesichtsempfindungen hochgradig zu alterieren vermögen oder auf die Nervenendigungen im Auge selbst spezifische Wirkungen auszuüben. Zunächst wurde Santonin versucht. Es gelang indessen nicht, eine nachweisbare Einwirkung auf den Gang der Adaptation zu erzielen; selbst wenn Dosen genommen wurden, die sehr intensives Gelbsehen und starke Allgemeinerscheinungen auslösten, verlief die Empfindlichkeitszunahme anscheinend ganz ebenso wie unter normalen Verhältnissen. In diesem Punkte kann ich also der Ansicht FILEHNES¹ nicht beipflichten, daß das Santonin die Dunkeladaptation erschwere und die Adaptationszeit stark verlängere.

¹ FILEHNE: Über die Einwirkung des Santonins und des Amylnitrits auf den Sehakt. *Pflügers Archiv* 80.

HIPPEL: Über die Wirkung des Strychnins auf das normale und kranke Auge. Berlin 1873.

Versuche mit Strychnin sind noch nicht ausgeführt, aber in Aussicht genommen; im Hinblick auf die Erfahrungen, welche zuletzt von FILEHNE¹ über die Wirkung des Strychnins auf das Sehorgan — Erweiterung des Gesichtsfeldes, Erhöhung der Empfindlichkeit des dunkeladaptierten Auges — mitgeteilt sind, erscheinen diese Versuche lohnend.

V.

Wenn ich jetzt zum Schluss noch einmal darauf zurückkomme, die Bedeutung der beigebrachten Tatsachen für die Theorien der Gesichts-Empfindungen und -Wahrnehmungen zu berühren, so darf ich mich wohl ganz kurz und möglichst prägnant fassen, indem ich bezüglich der näheren Begründung auf das bei Besprechung der Versuche Gesagte verweise.

In erster Linie sei hervorgehoben, daß die sämtlichen hier mitgeteilten Beobachtungen sehr wohl in Einklang stehen mit einer Theorie, welche dem Adaptationsapparat eine sehr weitgehende Selbständigkeit und Sonderstellung gegenüber dem Hell- und Farbenapparat zuerkennt. Die Behauptung TSCHERMAKS, daß eine engere Verknüpfung beider Funktionen des Sehorgans bestände, derart, daß die Typendifferenzen der einen mit bestimmten Typeneigentümlichkeiten der anderen gesetzmäßig verbunden wären, findet in meinen Versuchen keine Stütze.

Auf der anderen Seite konnte darauf hingewiesen werden, daß vermutlich die Vereinigung der Sehfelder einerseits bei Hell-, andererseits bei Dunkeladaptation nach wesentlich differentem Prinzip erfolgt: beim Binokularsehen mit dunkeladaptierten Sehorganen findet eine Addition der jedes Einzelauge treffenden Schwellenreize statt, für die helladaptierten Augen trifft das nicht zu. Diese Tatsache spricht sehr eindringlich dafür, daß für die Verwertung der Lichtreize bei Dunkeladaptation

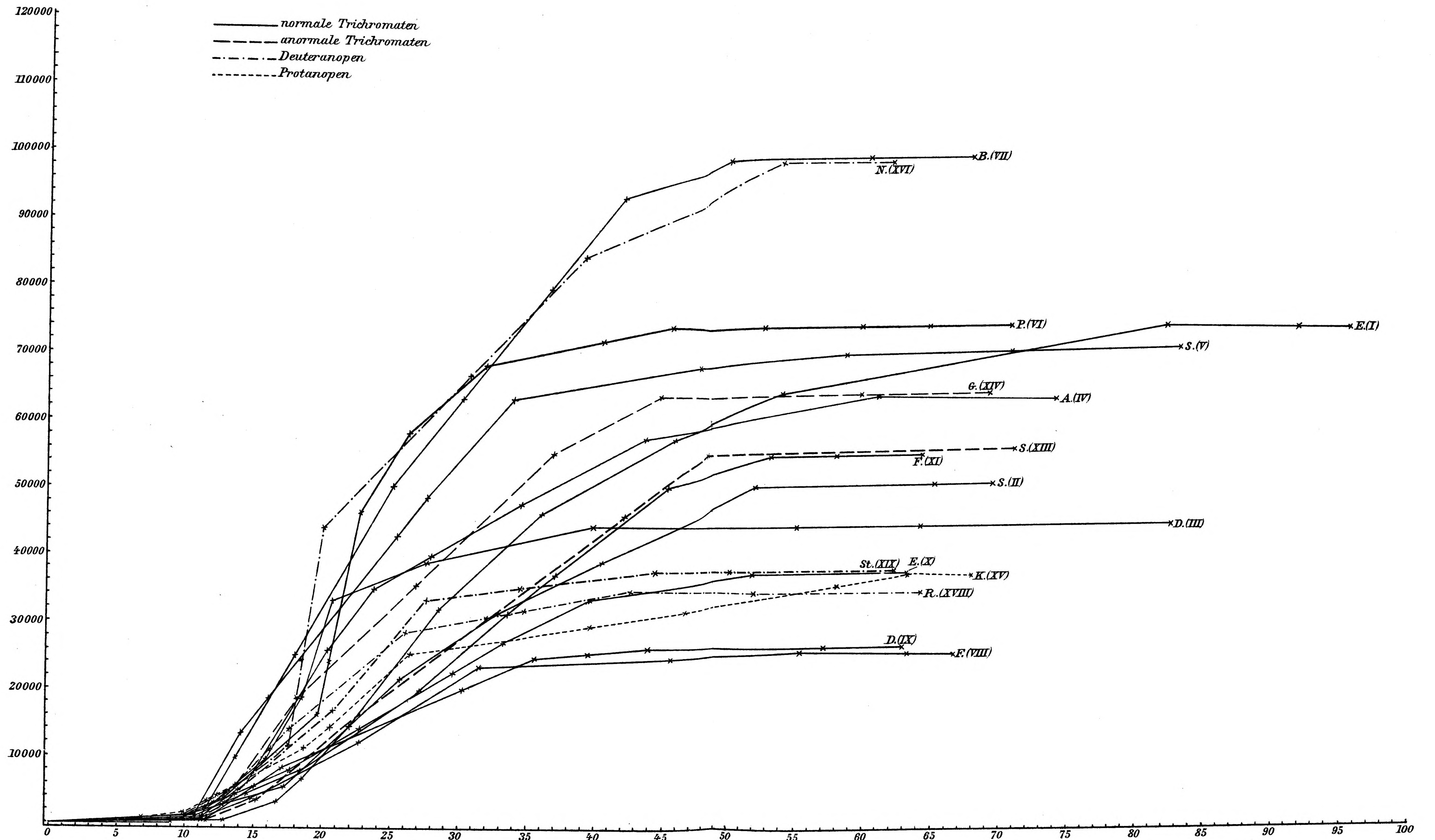
¹ FILEHNE: Zur Beeinflussung der Sinne, insbesondere des Farbensinnes, und der Reflexe durch Strychnin. *Pflügers Archiv* 83.

zentrale Nervenmechanismen in Aktion treten, welche nach anderem Modus funktionieren als die bei Helladaptation in Betracht kommenden.

Es ist mir eine angenehme Pflicht Herrn Professor NAGEL für die Anregung zu dieser Untersuchung, wie für die vielfach gewährte Hilfe und das freundliche Interesse, mit dem er meine Studien begleitete und förderte, an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Ich danke ferner allen Damen und Herren, welche ihre Zeit für die manchmal mühsamen und anstrengenden Untersuchungen in freundlichster Weise zur Verfügung stellten.

(Eingegangen am 16. December 1902.)



H.Piper.