Eine Theorie der Farbenempfindung auf phylogenetischer Grundlage.

Von

J. Bernstein, Halle a./S.

(Mit 6 Textfiguren.)

I. Einleitung.

Die im folgenden dargelegte Theorie der Farbenempfindung ist von mir in ihren Grundzügen bereits in der „Naturwissenschaftlichen Rundschau“ am 20. September 1906 (No. 38, S. 197) veröffentlicht worden. Dieselbe ist aus einer kritischen Vergleichung der Young-Helmholtz'schen und der Hering'schen Theorie hervorgegangen. Es sei mir daher gestattet, dieselbe zunächst nur in Beziehung auf diese beiden Theorien im Zusammenhang darzustellen, ohne dabei vorher auf andere seitdem geäußerte Anschauungen Rücksicht zu nehmen.

1.

Ich gehe von der Überzeugung aus, dass eine befriedigende Theorie der Sinnesempfindungen überhaupt, also auch im speziellen der Farbenempfindungen, nicht gegeben werden kann, ohne gewisse Grundsätze der Nervenphysiologie festzustellen, welche als Fundament jeder solchen Theorie notwendig sind. Es handelt sich hierbei wesentlich um die Frage, ob wir den Prozess der Nervenregung in allen Nerven verschiedener Funktion als einen in seinem Wesen identischen anzusehen haben oder nicht. Geht man von der wohlbegründeten Identitätslehre aus, so ist das Gesetz von der spezifischen Energie der Nerven nur eine einfache Folgerung derselben, indem man die Ursache aller Verschiedenheiten der Nervenfunktionen einzig und allein in die peripheren und zentralen Organe der Nerven verlegt. Nach dieser einfachen Anschauung ist die Nervenfaser in allen Nerven nichts anderes als der Leitungsapparat für einen Vorgang, welcher, in den peripheren oder zentralen Apparaten angelangt, verschiedenartige Prozesse auslöst.

Ich wüsste keine Tatsache der gesamten Nervenphysiologie, welche der Identitätslehre widerspräche, und ich wüsste keine Tatsache, welche die Spur eines Beweises dafür lieferte, dass die Prozesse der Nervenerrregung verschiedenartige seien.

Die Begründung dieser Ansicht und die Widerlegung gegenteiliger Ansichten, welche in neuerer Zeit wiederum laut geworden sind, werde ich an einem anderen Orte ausführlicher geben. Nur in bezug auf die Farbentheorie will ich hier bemerken, dass ich sowohl die Bedenken von v. Kries wie von Nagel¹⁾ gegen die Identitätslehre (als Grundlage der „Dreifasertheorie“) nicht für stichhaltig erachte. Da im folgenden auch die Annahme verschiedener Faserarten im Optikus und nicht nur dreier, sondern sogar einer grösseren Zahl derselben erforderlich werden wird, so will ich nur hervorheben, dass der Mangel eines histologischen Nachweises solcher Faserarten durchaus nicht als Gegengrund geltend gemacht werden kann. Es sind schon mancherlei histologische Elemente, welche als physiologisches Postulat erschienen, hinterher nachgewiesen worden. Im Gegenteil glaube ich in der neueren Histologie der Nervenfaser und Nervenzelle eine Stütze für die Annahme zu finden, dass die farbenempfindlichen Zapfen der Netzhaut mit mehreren isolierten Leitungsbahnen zum Zentrum versehen sind. Die Zusammensetzung des Achsenzylinders aus einer Unzahl von feinen Fibrillen, die nach Apathy und Bethe selbst durch Telodendrien und Nervenzellkörper kontinuierlich hindurchgehen sollen, gibt der Möglichkeit Spielraum, dass verschiedene in den Zellen enthaltene Sehsubstanzen durch besondere Fibrillen einer Optikusfaser mit besonderen zentralen Elementen verknüpft sind. Es ist daher nicht nötig, für die Empfindung der anzunehmenden Grundfarben durch einen Zapfen je eine ganze Optikusfaser in Anspruch zu nehmen. Hiermit steht es daher auch nicht in Widerspruch, dass wir nach Brücke und Salzer auf etwa drei Millionen Zapfen der Netzhaut nur eine Million Nervenfasern des Optikusstammes zählen. Das System der Neuronen, aus denen die Netzhautschichten der Wirbeltiere zusammengesetzt sind, gibt vermöge seiner Struktur nach R. y. Cayal hinreichende Veranlassung zur Annahme einer grösseren Zahl von isolierten Fibrillenleitungen, welche durch die ausgebreiteten Telodendrien der Zapfenkörner hindurchgehen, während die Stäbchenkörner eine knopfförmig

1) Handb. d. Physiol. d. Menschen Bd. 3 H. 1 S. 9 u. ff. und S. 130.

endende Faser aussenden. Wie dem auch sein möge, die histologischen Tatsachen sprechen keineswegs gegen eine „Fasertheorie“ oder Fibrillentheorie“ der Farbenempfindung, wie ich dieselbe jetzt an Stelle einer „Dreifasertheorie“ kurz allgemein nennen möchte. Nach dieser wie nach jeder anderen Theorie muss man ferner voraussetzen, dass diese Fasern oder Fibrillen in dem Zapfenkörper mit den entsprechenden Sehsubstanzen organisch so verknüpft sind, dass die Substanz *a* nur die *a*-Fibrillen, die Substanz *b* nur die *b*-Fibrillen in Erregung versetzt usw. Ich kann daher v. Kries nicht beistimmen, wenn er bei der Darlegung der Young-Helmholtz'schen Theorie (l. c.) diesen Punkt noch unentschiedener hinstellt, als es Helmholtz ausgedrückt hatte. Denn wenn Helmholtz¹⁾ auch sagte, dass die Annahme von dreierlei Nervenfasern nicht das Wesentliche der Young'schen Theorie sei, so neigte er doch dieser Annahme zu, indem er dem Grunde der Anschaulichkeit hinzufügte: „Es kommt noch hinzu, dass die physikalischen Erscheinungen der Nervenirregung, nämlich die elektromotorischen, uns in sensiblen wie in motorischen Nerven nichts von einer solchen Verschiedenartigkeit der Tätigkeit merken lassen, wie sie vorhanden sein muss, wenn jede Nervenfasers sämtliche Farbenempfindungen leiten soll.“ Jetzt aber, nachdem das Gesetz von der spezifischen Energie im Gebiet der Sinnesnerven auf der ganzen Linie, insbesondere im Gebiet der Hautempfindungen, endgültig gesiegt hat, scheint es mir nicht angebracht, die Young-Helmholtz'sche Dreifasertheorie auf den unbestimmten Standpunkt einer „Dreikomponententheorie“ zurückzuschrauben. Gibt man einmal zu, dass Kälte- und Wärmeempfindung durch verschiedene Fasern vermittelt werden und nicht durch Modifikation der Erregung derselben Faser, so erfährt die auf die Farbenempfindung übertragene Analogie hierdurch eine so wesentliche Stütze, dass ich die von v. Kries und Nagel hiergegen ausgesprochenen Bedenken nicht teilen kann.

Ich halte es sonach für durchaus berechtigt, für alle anzunehmenden Grundempfindungen des Lichtsinnes entsprechende gesonderte Nervelemente vorauszusetzen. Dieselben müssen jedesmal aus einem peripheren Aufnahmeapparat der Netzhaut (Stäbchen und Zapfen), aus einem Leitungsapparat (Fasern, Fibrillen der Netzhautschichten und des N. opticus) und aus einem zentralen Empfangsapparat (Zentra des Gehirns) bestehen.

1) Handb. d. physiol. Optik, 1. Aufl., S. 292.

2.

Was für die peripheren Aufnahmeapparate gilt, muss konsequenterweise auch für die zentralen Elemente gelten, in denen die zugeleitete Erregung einen Vorgang auslöst, mit welchem die spezifische Empfindung verknüpft ist. Gleichgültig, wo auch diese zentralen Elemente liegen mögen, wenn der Aufnahme- und Leitungsapparat für die Grundempfindungen des Lichtsinnes ein verschiedenartiger und verschiedener ist, so müssen auch die ihnen entsprechenden zentralen Elemente verschiedene sein, ohne dass sie anatomisch verschiedenartig zu sein brauchen. Es ist meines Erachtens wohl an der Zeit, auch über die Zentren des Lichtsinnes eine bestimmtere Vorstellung sich zu bilden, als es bisher geschehen ist, da die Physiologie der Zentren weit genug vorgeschritten ist, um dies bis zu einer gewissen Grenze zu gestatten. Es wird niemand behaupten, und es wird, wenn es der Fall wäre, nie bewiesen werden können, dass mit den physiologischen, d. h. physischen Prozessen in der Netzhaut und im Sehnerven bereits ein psychologischer Akt der Empfindung verknüpft sei. Alle Erfahrung spricht vielmehr dafür, dass derselbe erst nach der Zuleitung der Erregung zum Gehirn möglich ist. Auge und Sehnerv sind nicht notwendig zur Entstehung subjektiver Licht- und Gesichtsempfindungen. In Träumen, Phantasmen und Halluzinationen entstehen dieselben ohne Beteiligung von Auge und Sehnerv, auch nach Verlust und Degeneration dieser Organe. Wollte man auch annehmen, dass schon in der Retina und dem Sehnerven als Teilen des Gehirns ein Sitz psychischen Geschehens liege, so wäre dies für unsere Betrachtung doch gänzlich belanglos, da ein objektives Zeichen dieses Geschehens in diesen Organen doch nicht zur Erscheinung kommen kann, wenn sie nicht mit den Hirnzentren verbunden sind. Das Anlangen der Erregung in den Hirnzentren ist also der wesentliche physiologische Vermittler für das Eintreten des psychischen Aktes der zum Bewusstsein kommenden Empfindung. Auf eine weitere psychologische Analyse dieses Verhältnisses zwischen psychischem und physischem Akt brauchen wir uns hier nicht einzulassen. Es genügt für die Physiologie vollständig, zu konstatieren, dass irgendwo in den nervösen Leitungsbahnen des Nervensystems sich jener psychische Akt zum physischen hinzugesellt, den wir aus Erfahrung als eine Empfindung kennen, und von dem wir sagen, dass er zum Bewusstsein käme. Aufgabe der Physiologie ist es einzig und allein, diesen Ort fest-

zustellen und die in diesem stattfindenden physischen Vorgänge zu untersuchen. Durch diese reinliche Scheidung schliessen wir alle psychologischen Betrachtungen über Sinnesempfindungen aus und überlassen sie der Psychologie. Wir machen aber auch vermöge eines logischen Schlusses die Folgerung, dass die verschiedenartigen in unsere Erfahrung eintretenden Empfindungen mit verschiedenen physischen Vorgängen im Nervensystem verknüpft sind. Diese letzteren Verschiedenheiten können qualitative, quantitative, örtliche und zeitliche sein. Über qualitative Unterschiede dieser Art wissen wir nichts, quantitative Unterschiede ergibt die unmittelbare Erfahrung und das darauf basierte Weber-Fechner'sche Gesetz der Empfindungsgrösse, zeitliche Verschiedenheiten haben die Zeitmessungen der Gehirnprozesse ergeben. Was uns aber hier am meisten interessiert, sind die örtlichen Unterscheidungen. Die Lehre von der Lokalisation der Vorgänge in der Grosshirnrinde ist weit genug vorgeschritten, um darüber nicht mehr im Zweifel zu sein, dass der Ort derselben ein maassgebender Faktor für die verschiedenen Funktionen des Grosshirns ist. Eine befriedigende Theorie der Sinnesempfindungen kann meines Erachtens daher nicht gegeben werden, ohne dieses grundlegende Faktum mit in Rechnung zu ziehen. Es ist nicht zu weit gegangen, wenn wir sagen, dass die zentralen Orte für die Tast- (Druck, Berührung), Wärme-, Kälte- und Schmerzempfindungen der Haut verschieden sein müssen. Wissen wir doch, dass schon im Rückenmark die Schmerzbahn eine andere ist als die Tastbahn. Es handelt sich dabei nicht etwa, was die Hirnrinde anbetrifft, um die Voraussetzung mehr oder weniger begrenzter Lokalisationen in diesem oder jenem Lappen oder Gyrus des Grosshirns. Die Hirnrinde wäre ihrer Struktur nach wohl geeignet, um auch in derselben Region mehrere Systeme zentraler Orte verschiedener Funktion zu beherbergen. Diese Vorstellung darf man daher auch für die Grundempfindungen des Lichtsinnes gelten lassen. Ohne irgend etwas über die Art dieser Lokalisation auszusagen, mache ich daher nur die Annahme, dass die Grundempfindung *a* des Lichtsinnes einen zentralen Ort *A*, die Grundempfindung *b* einen zentralen Ort *B* besitzt usw. Man wird dieselben folgerichtig in den bekannten Sehspären des Hinterhauptlappens vermuten; in welcher Konfiguration dieselben aber darin enthalten sein mögen, soll gänzlich unbestimmt bleiben.

3.

Auf dieser Grundlage weiterbauend, werden wir der Hering'schen Theorie, soweit sie die Vorgänge in die Netzhaut verlegt, nicht folgen können. Hering nimmt an, dass auch während der Lichtreizung durch Gegenfarben in ein und derselben Sehsubstanz zwei einander entgegengesetzte Zustände auftreten, welche einer Assimilation und Dissimilation derselben entsprechen sollen. Finden diese Vorgänge in der Netzhaut statt, so müsste die mit jeder Sehsubstanz verbundene Nervenfasern zwei einander entgegengesetzte Modifikationen der Erregung ihrem zentralen Elemente zuleiten, um dadurch die Empfindungen der Gegenfarben zu vermitteln. Von solchen entgegengesetzten Erregungszuständen einer Nervenfasern wissen wir aber nichts. Die Tatsachen sprechen dagegen. Ebenso wenig wissen wir etwas von zwei entgegengesetzten Zuständen irgendeines Nervenzentrums während seiner Tätigkeit. Wohl aber kennen wir im Gebiete des Muskel- und Nervensystems die beiden entgegengesetzten Zustände der Ruhe und Tätigkeit, die nur vom energetischen Gesichtspunkte aus richtig aufgefasst werden können. Wir wissen, dass bei der Tätigkeit die chemischen Prozesse der Spaltung und Oxydation in den tierischen Organen beschleunigt werden, dass also eine schnellere Umsetzung chemischer Energie in kinetische Energieformen (Wärme, Arbeit usw.) stattfindet. Wir wissen aber auch, dass in dem Zustande, den wir „Ruhe“ nennen, dieser Vorgang in geringerer Intensität vorhanden ist. Ob er in beiden Fällen qualitativ ganz gleich oder mehr oder weniger verschieden ist, soll hier nicht weiter erörtert werden. Diese Prozesse, welche exothermer Natur sind, können wir nach Hering unter dem Namen „Dissimilierung“ zusammenfassen. Daneben laufen beständig Prozesse, welche in einer Ansammlung chemischer Energie bestehen, die man seit langer Zeit mit dem Namen „Assimilation der Stoffe“ bezeichnet hat. Diese chemischen Prozesse, denen der chlorophyllhaltigen Pflanze vergleichbar, könnten zum Teil, obgleich dies noch nicht nachzuweisen ist, wie in der Pflanze auch endothermer Natur sein.

Wenn also durch eine Lichtart α die Netzhauptelemente α , die α -Fasern und die zentralen Elemente A in Tätigkeit versetzt worden sind, so ist der Erregungsprozess der α -Fasern seiner Qualität nach nicht verschieden von dem, welcher durch irgendeinen anderen Reiz in ihnen hervorgerufen werden kann. Ich sehe davon ab, dass die Reize in verschiedenen Rhythmen einwirken können und gewissen

Reizen (Schallreiz) ein besonderer Rhythmus zukommt. Doch wissen wir, dass rhythmische Lichterregung die Qualität der Empfindung nicht ändert. Wenn also nun dieselben Netzhauzelemente durch die komplementäre Lichtart getroffen und in einen der α -Erregung entgegengesetzten Zustand versetzt würden, so könnte die mit der vorigen identische Erregung der α -Fasern in den zentralen Elementen doch immer nur die A -Empfindung auslösen und niemals eine andere resp. eine entgegengesetzte Art.

4.

Aber noch eine andere Grundlage ist für die aufzustellende Theorie erforderlich. Sie betrifft das Verhältnis der Empfindung des farblosen Lichtes resp. des „Weiss“ zu der des farbigen Lichtes. Ein Mangel der Young-Helmholtz'schen Theorie bestand offenbar darin, dass sie die Weissempfindung als eine Kombination mehrerer Farbenempfindungen auffasste, ausgehend von der Newton'schen Mischung aller Farben und der der komplementären Farben zum Weiss, während es doch so natürlich erscheint, die Empfindung des „Weiss“ als eine einfache anzusehen. Von diesem Gefühl liess sich namentlich Goethe leiten, als er gegen die Newton'sche Lehre so heftig opponierte.

Hering ist ihm darin gefolgt, und es besteht unzweifelhaft ein Vorzug der Hering'schen Theorie darin, dass sie das „Weiss“ als eine Grundempfindung setzt. Eine Erweiterung beider Theorien ist ja dadurch herbeigeführt worden, dass nach M. Schulze, v. Kries und König nur den Zapfen die Vermittlung der Farbenempfindung zugeschrieben werden kann, während den Stäbchen nur die des farblosen weissen Lichtes zukommt, was ich wohl als allgemein anerkannt ansehen darf. Nach der Young-Helmholtz'schen Theorie wäre nunmehr das Stäbchensystem als ein monochromatisches, das Zapfensystem als ein trichromatisches anzusehen, und es bliebe für letzteres die Schwierigkeit bestehen, die Entstehung der Weissempfindung, die durch dasselbe ausgelöst wird, zu deuten. Die Prinzipien der Hering'schen Theorie dagegen brauchte man nur auf das Zapfensystem zu beziehen. Es läge auch für beide Theorien kein Widerspruch darin, dass, wenn man den Sehpurpur als Sehstoff der Stäbchen annimmt, dieser in dem Zapfen nicht enthalten ist. Denn nicht auf die Art der Sehstoffe kommt es hierbei an, sondern auf die Qualität der Empfindung, welche mit ihrer Aktion verknüpft ist.

Nach der Young-Helmholtz'schen Theorie müsste mit einer kombinierten Aktion dreier Sebstoffe in den Zapfen die Empfindung „Weiss“ ebenso verknüpft sein wie mit der Aktion eines anderen Sebstoffes in den Stäbchen. Die Hering'sche Theorie ist in diesem Falle genötigt, soweit sie die Vorgänge in die Netzhaut verlegt, in den Zapfen eine andere „schwarz-weiße“ Sehschubstanz anzunehmen als in den Stäbchen. Nach jeder Theorie muss man ein „Stäbchenweiss“ und ein „Zapfenweiss“ statuieren, die in ihrer Qualität der Erfahrung gemäss identisch sind.

Die nachfolgende Theorie wird, wie ich glaube, diese Frage am einfachsten lösen, indem sie das Stäbchensystem zum Ausgangspunkt wählt und das Zapfensystem aus diesem nach phylogenetischer Methode abzuleiten versucht. Dabei wird vorausgesetzt, dass mit der phylogenetischen Entwicklung des peripheren Sehorgans nicht nur die der Sehzentra, sondern auch die Entwicklung der mit ihrer Tätigkeit verknüpften psychischen Prozesse der Empfindung einhergegangen ist.

II. Theorie.

1.

Ich glaube, dass ich der erste gewesen bin, der es unternommen hat, eine Entwicklung des Lichtsinnes auf phylogenetischer Grundlage aufzubauen. Bald darauf hat Schenck¹⁾ sich derselben Betrachtung bedient, hat sie aber in ganz anderem Sinne benutzt wie ich.

Nach allgemeinen phylogenetischen Grundsätzen ist unstrittig die Empfindung des farblosen, d. h. eines seiner Qualität nach unterschiedslosen Lichtes als der einfachere Vorgang anzusehen, die Empfindung des der Qualität nach verschiedenartigen, also mehrfarbigen Lichtes als der kompliziertere. Es folgt daraus, dass in der Entwicklungsreihe der Organismen der erstere auch zuerst aufgetreten sein wird, und dass sich aus diesem erst mit der weiteren Ausbildung des Sehorgans der zweite entwickelt hat. Es wäre gleichgültig, welche Qualität wir der ursprünglichen farblosen Lichtempfindung zuerteilen, ob die des von uns empfundenen Weiss oder irgendeiner Farbe. Da sich aber eine solche Empfindung, zum Unterschiede von der, welche wir Farbenempfindung nennen, bis zur höchsten Stufe der Entwicklung des Lichtsinnes erhalten hat, so erscheint es am einfachsten, dieses von uns empfundene Weiss der primären farblosen Lichtempfindung zu supponieren.

1) Siehe weiter unten.

Beginnen wir unsere Betrachtung mit den einfachsten Sehorganen niederer Tiere, so finden wir in ihnen nur eine Art von Sehzellen vor, denen wir die Fähigkeit zuschreiben wollen, vermöge eines einzigen Sehstoffes durch das Licht in Aktion gesetzt zu werden, und zwar durch alle Strahlen des Spektrums quantitativ gleichartig und nur quantitativ verschieden stark. Anfangs mag der Vorgang der Empfindung sich schon mit der Tätigkeit der Sehzellen selbst verknüpft haben; bei weiterer Entwicklung und Differenzierung der Organe aber wird die Sehzelle sich darauf beschränken, durch Licht gereizt zu werden, ihre Erregung einem von ihr abgehenden Nervenfortsatz mitzuteilen, welcher dieselbe einem zentralen Elemente des zu gleicher Zeit entstandenen Nervensystems zuleitet. So möge mit der phylogenetischen Entwicklung der Organe die Entstehung des Aufnahmeapparates, des Leitungsapparates und des Empfangsapparates vor sich gegangen sein. Dem zentralen Empfangsapparat schreiben wir dann die Funktion zu, dass sich mit seiner Tätigkeit eine Empfindung bestimmter Qualität verknüpft. Es kann natürlich nicht gefordert werden, festzustellen, bei welchen jetzt lebenden niederen Organismen die Lichtempfindung ausschliesslich in dieser Weise erfolgt, wo das System der Sehzellen ein rein monochromatisches ist, und an welcher Grenze etwa dasselbe in ein polychromatisches übergeht. Das Bild der wirklichen phylogenetischen Entwicklung des Sehorgans und Lichtsinnes würde dem allgemeinen phylogenetischen Entwicklungsgange entsprechend ja ein wesentlich anderes sein als dasjenige, welches uns die übriggebliebene Organismenwelt in dieser Beziehung darbietet. Man wird aber wohl geneigt sein, zu glauben, dass bei solchen Organismen, in deren Integument Farben auftreten, die für das Leben derselben von Bedeutung sind, ein polychromatisches System der Sehzellen entstanden ist. Bei den Insekten dürfen wir dies wohl voraussetzen. Wo aber bei niederen wirbellosen Tieren diese Grenze liegen mag, ist hier nicht unsere Aufgabe, weiter zu verfolgen¹⁾. Es dürfte auch nicht gerechtfertigt sein, diese Grenze da anzunehmen, wo verschiedene Formen von Sehzellen sich differenziert haben; denn auch dieselbe Form der Sehzelle könnte befähigt sein, verschiedenartige Lichtempfindungen zu vermitteln, sobald sich

1) Ich verweise auf die neueren Untersuchungen über diesen Gegenstand von Hess und von v. Frisch.

in ihr mehrfache Sehstoffe gebildet haben, welche auf Licht verschiedener Wellenlänge reagieren. Indessen, wenn solche differenzierte Formen in entschiedener Weise auftreten, wie Stäbchen und Zapfen bei den Wirbeltieren, so ist man nach unseren jetzigen Kenntnissen wohl berechtigt, die stäbchenartigen Gebilde für monochromatische, die zapfenartigen für polychromatische zu halten. Damit soll aber nicht behauptet sein, dass stäbchenartige immer nur monochromatisch und zapfenartige immer polychromatisch sein müssen. Die Zapfen unserer peripheren Netzhautzone sind offenbar nicht polychromatischer Natur. Es braucht also die physiologische Funktion nicht absolut an die histologische Form gebunden zu sein, doch scheint beides auch hier wie im allgemeinen in einem gewissen Zusammenhange zu stehen. Nur in diesem Sinne wollen wir uns im folgenden die monochromatische Sehzelle als stäbchenartiges Gebilde vorstellen, die polychromatische als zapfenartiges. Es kommt auch hierbei nicht weiter die Frage in Betracht, ob die Stäbchen und Zapfen der Wirbeltiernetzhaut als selbständige Zellen zu betrachten sind oder nur als Terminalapparate der äusseren Körnerzellen. Die monochromatische Sehzelle denken wir uns mit einem einzigen Sehstoff ausgestattet, die polychromatische mit mehreren. Die photochemische Theorie der Lichterregung in den Sehzellen haben wir bisher bereits stillschweigend als ziemlich allgemein akzeptiert unseren Überlegungen zugrunde gelegt.

2.

Gehen wir auf einen schematisch einfachen und ursprünglichen Zustand eines Sehorgans zurück, in welchem die Netzhaut nur mit solchen Sehzellen ausgestattet ist, welche nur einen Sehstoff enthalten und nur durch eine Faserart mit einem Sehzentrum verbunden sind, so möge dies auch derjenige Zustand sein, in welchem sich das Stäbchensystem unserer Netzhaut befindet. Derselbe habe sich also im Laufe der phylogenetischen Entwicklung unverändert erhalten, und die Funktion des Stäbchensystems bestehe daher darin, in seinem Zentrum ausschliesslich die Empfindung eines farblosen Lichtes auszulösen, welches wir mit „Weiss“ und in seinen Abstufungen der Intensität mit „Grau“ bezeichnen. Um dieses Verhalten schematisch darzustellen, sei in Fig. 1a in der Netzhaut *NN* eine stäbchenartige Sehzelle *S* durch eine Faser *F* mit dem zentralen Elemente *W* verbunden, dessen Erregung mit der Empfindung „Weiss“ verknüpft sei. Alle Strahlen des Spektrums, welche

den Sehstoff der Sehzelle zersetzen, können nur diese eine Qualität der Lichtempfindung hervorrufen, aber mit verschiedener Intensität, und die Kurve in Fig. 1 b, welche über dem Spektrum konstruiert ist, möge diese Intensitäten für die Stäbchen der menschlichen Netzhaut schematisch angeben, deren Maximum wir der Erfahrung gemäss in das Gelbgrün zu verlegen haben. Bei der weiteren Entwicklung des Sehorgans möge nun mit der Entstehung mehrerer Sehstoffe die Differenzierung der Sehzellen, ihrer Nervenfasern resp. Nervenfibrillen und ihrer Zentren Hand in Hand gegangen sein. Wir nehmen demgemäss an, dass in gewissen Sehzellen Z (Fig. 2), die wir der Bezeichnung halber zapfenartige oder kurz „Zapfen“ nennen wollen, sich aus dem ursprünglichen Sehstoff zwei Sehstoffe gebildet haben, die wir mit a und b bezeichnen wollen, mit denen je eine Faserart (oder Fibrille) F_a und F_b organisch so verbunden sei, dass durch den Sehstoff a nur F_a , durch den Sehstoff b nur F_b in Erregung versetzt wird. Diese mögen, wie Fig. 2 a zeigt, zu den Zentren W_a und W_b führen, in denen wie in dem ursprünglichen Zentrum W , aus dem sie durch Differenzierung entstanden seien, auch nur die Empfindung des farblosen resp. weissen Lichtes ausgelöst werde. Indem aber in den Zentren eine noch weitergehende Differenzierung erfolgt, mögen die beiden farbenempfindenden Zentren A und B entstanden sein, denen von W_a und W_b Erregungen durch die Fasern F zugeleitet werden mögen, und in denen nun zwei qualitativ verschiedenartige Lichtempfindungen, d. h. also Farbenempfindungen ausgelöst werden. Die a -Farbe und die b -Farbe gestalten sich nun in folgender Weise zu einem komplementären Farbenpaare.

Fig. 1 a.

Fig. 1 b.

Es kann als sehr wahrscheinlich angesehen werden, dass, wenn durch einen chemischen Prozess unter der Einwirkung des Lichtes nach uns gänzlich unbekannten Gesetzen eine Spaltung des primären Sehstoffes w in die Sehstoffe a und b stattgefunden hat, diese beiden eine gewisse Divergenz ihres photochemischen Charakters besitzen werden, d. h., dass die Wellenlängen maximaler Wirkung im

Spektrum einander nicht sehr nahe, sondern in einem gewissen Abstände voneinander liegen werden. Wähle ich als Beispiel für eine *a*- und *b*-Farbe die nach unserer Erfahrung sich komplementär verhaltenden Farben „Rot“ und „Grünblau“ des Spektrums aus, so mögen in Fig. 2 b die Kurven W_a und W_b die Intensität der Erregungen sowohl in der Sehzelle *Z* durch die Strahlen des Spektrums als auch in den zugehörigen „Weisszentren“ W_a und W_b (Fig. 2 a) bedeuten. In diesen Zentren kann nur eine Weissempfindung zustande kommen. Die Farbenempfindung ist erst das Produkt der hinzutretenden Tätigkeit der Farbenzentren *A* und *B*.

Durch das Verhältnis dieser Zentren zueinander gesellen sich nun die beiden Farben in folgender Weise zu einem komplementären Farbenpaare. Es ist eine für die Physiologie des Nervensystems wichtige und unbestrittene Tatsache, dass in demselben nicht nur Erregungs-, sondern auch Hemmungsvorgänge eine wesentliche Rolle spielen. Es braucht in dieser Beziehung nur auf das Gebiet der Hemmungen von Reflexen, auf die willkürlichen Hemmungen der Schmerzempfindung und Empfindungen verschiedener Art und die gegenseitigen Hemmungen von Empfindungen hingewiesen zu werden, um zu der Überzeugung zu gelangen, dass im gesamten Zentralnervensystem die hemmenden Elemente notwendige Regulatoren eines geordneten Ablaufs der Erregungen sind. Insbesondere gilt dies wohl für die Vorgänge in der Hirnrinde, in welche wir ja schliesslich für den höher entwickelten Organismus die von uns betrachteten Vorgänge der Lichtempfindung zu verlegen haben. Das logische Denken und Handeln könnte wohl nicht zustande kommen, wenn die in der Hirnrinde ablaufenden Erregungen nicht durch gegenseitige Hemmungen in geregelte Bahnen gelenkt würden. Es ist eine in der Psychologie unbestrittene Tatsache, dass zwei differente Empfindungen niemals absolut gleichzeitig in das Bewusstsein eintreten können. Die eine, welche vorwiegt, wirkt hemmend auf die andere, und so ist es auch möglich, dass zwei Empfindungen sich gegenseitig hemmen. Bei der Vereinigung zweier komplementären Farben zum Weiss hat man in der Tat den Eindruck, als ob die beiden Farben sich gegenseitig auslöschen, so dass nur die ihnen gemeinsame farblose Helligkeit, das Weiss, in seinen Abstufungen übrig bleibt. Dies kann natürlich nur von den Empfindungen gelten, nicht von dem objektiven Lichtgemisch, dessen Energie immer die Summe der Komponenten sein muss. Um den

Vorgang mit Hilfe von hemmenden Elementen zu erklären, denken wir uns daher, dass, wie Fig. 2 a zeigt, von den Zentren W_a und W_b neben den erregenden Fasern E auch die hemmenden Fasern H ausgehen, so dass W_a die Tätigkeit von B und W_b die Tätigkeit von A hemmt. Stehen die Erregungen W_a und W_b (Fig. 2 b) in einem gewissen Grössenverhältnis zueinander, so löschen sie die Erregungen in A und B vollständig aus, und es bleiben nur die Weiss-erregungen W_a und W_b übrig. Die beiden Farben a und b bilden nun ein komplementäres Paar. Es erklärt sich dies nach unserer Theorie durch die Verhältnisse der Zentren zueinander, indem sich die Zentren A und B aus W_a und W_b so entwickelt haben,

Fig. 2 a.

Fig. 2 b.

dass sie sich gegenseitig in ihrer Aktion hemmen und die an sie geknüpften Qualitäten der Empfindung sich gegenseitig ausschliessen. Dieser Vorgang spielt sich nur in den Zentren ab, während in der Netzhaut und in den Weisszentren keinerlei gegensätzliche Prozesse stattfinden, wie es die Hering'sche Theorie verlangt, soweit sie die Prozesse in die Peripherie verlegt. Hering hatte es aber ursprünglich unentschieden hingestellt, ob die von ihm postulierten Sehsubstanzen der Netzhaut oder anderen Teilen des Sehnervensapparates zugehören; anschaulich jedoch und mit einer photochemischen Theorie vereinbar erschien diese Theorie nur in dem ersteren Falle, und eine speziellere Deutung der Theorie für den zweiten Fall ist von Hering nicht gegeben worden. Es kann nun die von mir aufgestellte Theorie in gewissem Sinne als eine solche

angesehen werden, indem ich das Prinzip der Gegensätzlichkeit komplementärer Farben, welche Hering auf Dissimilierung und Assimilierung der Sehsubstanzen zurückführt, mit Hilfe der Erregung und Hemmung zentraler Elemente erkläre. Eine Erregung muss ja immer mit Dissimilierung verbunden sein, eine Hemmung kann eine Ansammlung von Energie, also Assimilierung zur Folge haben.

Indem die Kurven W_a und W_b in Fig. 2 b die Weisserregungen in den Zentren W_a und W_b in Fig. 2 a angeben für die verschiedenen Strahlen des Spektrums, erklären sie zugleich die sogenannte Weissvalenz, welche Hering einer jeden Farbe des Spektrums zuschreibt. Dies ergibt sich als direkte Konsequenz der Theorie, während die Hering'sche Theorie zu diesem Ende eine Dissimilierung der schwarz-weißen Sehsubstanz durch jede Farbe anzunehmen genötigt ist. Die gesamte Weissvalenz, welche in den Zentren W_a und W_b durch jede Stelle des Spektrums hervorgebracht wird, wird durch die summierte Kurve W (Fig. 2 b) ausgedrückt. Der Verlauf der Kurven W_a und W_b über dem ganzen Spektrum ist ähnlich dem, welchen die Young-Helmholtz'sche Theorie für die Kurven der Erregung der drei den Grundfarben zugeteilten farbenempfindlichen Fasern zuschreibt. Das Maximum dieser Kurven haben wir an diejenigen Stellen des Spektrums zu verlegen, an denen wir das komplementäre Farbenpaar ausgewählt haben. Der Verlauf der Kurven ist zunächst willkürlich angenommen. Eine bestimmtere Konstruktion derselben und überhaupt die Festlegung bestimmter Grundfarben für unsere Theorie könnte erst durch speziellere Verwertung der bisherigen und weiteren Untersuchungen am Farbentüchtigten wie Farbenblinden im Sinne der Theorie geschehen. Im Prinzip kommt es aber darauf zunächst nicht an. Im allgemeinen können Grundfarben nach unserer Theorie immer nur komplementäre Farbenpaare sein, was mit der Hering'schen Theorie übereinstimmt, nicht aber mit der Young-Helmholtz'schen. Für das Rot und Grünblau des Spektrums als a - und b -Farbe sind die Kurven W_a und W_b nach Wahrscheinlichkeitsgründen so gezeichnet, dass sie sich im Gelb bis Gelbgrün schneiden und die summierte Kurve W an dieser Stelle ein Maximum besitzt, weil erfahrungsgemäss sich in dieser Stelle des Spektrums für alle Augen ein Maximum der Helligkeit zeigt. Es ist aber ein solches Verhalten der Kurven W_a und W_b nicht notwendig, und sie könnten

einen beliebigen Verlauf haben, wenn nur ihre Maxima an der Stelle der a - und b -Farbe bleiben. Da sie sich über das ganze Spektrum erstrecken, so schneiden sie sich mindestens an einer Stelle desselben.

Sie könnten sich aber auch bei ähnlicher Gestalt und anderem Verlauf an zwei Stellen schneiden. An der Schnittstelle braucht nicht, wie wir in dem vorliegenden Beispiel an Fig. 2 a angenommen haben, ein Maximum der summierten Kurve W zu liegen; die summierte Kurve könnte auch infolgedessen mehrere Maxima besitzen, wovon man sich durch einfache Zeichnungen überzeugen kann. Die Weissvalenz und Helligkeit des Spektrums könnte daher unter den gemachten Voraussetzungen auch mehrfache Maxima zeigen, worauf wir weiter unten zurückkommen wollen.

Nunmehr wollen wir die Verteilung der Farbenqualitäten und ihrer Intensitäten über das Spektrum für den angenommenen Zustand des Sehorgans herleiten. Ein solches Sehorgan werden wir ein „dichromatisches“ zu nennen haben. Es unterscheidet neben dem „Weiss“ nur zwei Qualitäten der Farbenempfindung, welche den Zentren A und B (Fig. 2 a) eigentümlich sind. Aus den Kurven W_a und W_b (Fig. 2 b) können wir die Verteilung dieser beiden Qualitäten in folgender Weise konstruieren. Es ist klar, dass die beiden Qualitäten A und B über dem Spektrum so verteilt sein müssen, dass das Maximum von A dem von W_a und das Maximum von B dem von W_b zugeordnet sein müssen, und dass zwischen ihnen ein Indifferenzpunkt farbloser Lichtempfindung, also ein „Weiss“ gelegen sein muss, wie es Fig. 2 b in den Kurven A und B für einen bestimmten Fall angeben. Dieser Indifferenzpunkt liegt da, wo in jedem der beiden Zentren A und B (Fig. 2 a) die Erregungen und Hemmungen einander gleich gross werden. Nehmen wir den einfachsten Fall an, dass die Farbenempfindungen in A und B (Fig. 2 a), welche durch die Fasern E ausgelöst werden, für jede Stelle des Spektrums proportional den Ordinaten der Kurven W_a und W_b seien, und dass ebenso die Hemmungen dieser Farbenempfindungen durch die Fasern H diesen Ordinaten von W_a und W_b in derselben Maass-einheit proportional seien, so wird der Indifferenzpunkt des Spektrums da liegen, wo $W_a = W_b$ ist, d. h. wo die Kurven W_a und W_b sich schneiden, wie es die Fig. 2 b angibt. Bezeichnen wir die Grösse der Farbenempfindung in den Zentren A und B (Fig. 2 a) auch mit A und B , sei ferner die Erregung von A durch W_a gleich E_a , von B durch W_b gleich E_b , die Hemmung von A durch W_b gleich H_b und die von B durch W_a gleich H_a , so wird $E_a = K \cdot W_a$, $E_b = K \cdot W_b$

und $H_a = K \cdot W_a$, $H_b = K \cdot W_b$, worin K eine Konstante bedeutet. Wenn wir also $A = E_a - H_b$ und $B = E_b - H_a$ setzen, so erhalten wir: $A = K (W_a - W_b)$ und $B = K (W_b - W_a)$. A und B werden Null wenn $W_a = W_b$ ist, und die Empfindungen A und B erreichen in dem Spektrum ein Maximum, wenn $W_a - W_b$ oder $W_b - W_a$ Maxima sind. Hierbei sind zu beiden Seiten des Indifferenzpunktes nur die positiven Werte von $W_a - W_b$ und $W_b - W_a$ in Betracht zu ziehen, da die negativen keinen Sinn haben. Die Kurven A und B (Fig. 2 b) geben also die Farbenqualitäten des Spektrums an und die Kurve W die jeder Stelle des Spektrums zukommende Weissvalenz. Das Maximum der Farbenintensität ist in dem gedachten Falle an die Stelle verlegt, an welcher die Erregungen W_a und W_b ihr Maximum haben. Die Ordinaten der Kurven A und B sind aber nicht den Differenzen der Ordinaten von W_a und W_b gleich, sondern ihnen proportional gezeichnet, indem die Konstante K in der Figur als ein Faktor grösser als 1 angenommen ist. Es drückt also die Konstante K die Grösse der Erregung und Hemmung in den Farbenzentren A und B (Fig. 2 a) aus, wenn W_a und W_b gleich 1 gesetzt werden. In diesem einfachen Fall würden auch die Weissvalenzen der beiden Farben a und b in der Quantität, in welcher sie Weiss geben, einander gleich sein müssen. Es ist nun leicht zu erkennen und durch Figuren zu erläutern, dass dies nicht der Fall sein wird, wenn man an Stelle der gemeinsamen Konstanten K verschiedene Konstanten für die Erregungen und Hemmungen durch die a - und b -Farbe annimmt. In solchen Fällen, wie sie wahrscheinlich der Wirklichkeit entsprechen, werden die Weissvalenzen sich aufhebender Quantitäten von Gegenfarben verschieden gross sein. Auch fallen dann die Maxima der Farbenempfindungen im Spektrum nicht notwendig mit den Maxima der Weissvalenzen beider Farben zusammen.

Nimmt man z. B. an, dass $E_a = K_a \cdot W_a$, $E_b = K_b \cdot W_b$ und ebenso $H_a = K_a \cdot W_a$, $H_b = K_b \cdot W_b$ sei, so hat man $A = K_a \cdot W_a - K_b \cdot W_b$ und $B = K_b \cdot W_b - K_a \cdot W_a$. Der Indifferenzpunkt liegt in diesem Falle an der Stelle, für welche $K_a \cdot W_a = K_b \cdot W_b$ ist, und braucht, wie oben angegeben, nicht mit dem Maximum der Kurve W (Fig. 2 b) zusammenzufallen. Die Maxima der Kurven A und B liegen dort, wo $K_a \cdot W_a - K_b \cdot W_b$ auf der einen und $K_b \cdot W_b - K_a \cdot W_a$ auf der anderen Seite des Indifferenzpunktes ein Maximum haben. Diese Maxima der Farbenempfindungen A und B können also von denen der Weissvalenzen W_a und W_b jeder einzelnen Farbe in mannigfacher Weise abweichen. Noch weitere Mannigfaltigkeiten werden

Man sieht, dass der Indifferenzpunkt i sich nach dem roten Ende des Spektrums hin verschiebt, wenn $K_b > K_a$ ist, und dass er sich nach dem violetten Ende verschieben würde, wenn $K_a > K_b$ gesetzt wird. Da, wo die beiden Kurven sich schneiden, also in i' , sind die Erregungen und Hemmungen der Farbenzentren einander gleich und heben sich daher auf; es ist an dieser Stelle $A = K_a W_a - K_b W_b = 0$ und $B = K_b W_b - K_a W_a = 0$. Aber die Weissvalenzen der beiden einzelnen Lichterregungen a und b sind an dieser Stelle nicht gleich, sondern gleich den Ordinaten ac und bc der oberen Kurven W_a und W_b . Die untere Kurve gibt die Farbenempfindungen A, B an.

Fig. 4 a.

Zur Erläuterung des dritten Falles, in welchem an Stelle der zwei Konstanten K_a, K_b die Konstanten $K_{ae}, K_{be}, K_{ah}, K_{bh}$ angenommen seien, diene die Fig. 4 a. Die Kurven W_a und W_b in 1 geben wiederum die Weiss-erregungen der a - und b -Farbe an. Die Erregungen E_a des Farbenzentrums A durch das Spektrum sind durch die Kurven $K_{ae} \cdot W_a$ in 2 dargestellt, die Hemmungen H_b dieses Zentrums von seiten des Zentrums W_b durch die Kurve $K_{bh} \cdot W_b$ in 2. Der Indifferenzpunkt für die a -Farbe würde also bei i_a liegen; K_{ae} und K_{bh} sind grösser als 1 gesetzt. Es seien nun die Erregungen E_b des Farbenzentrums B durch die Kurven $K_{be} \cdot W_b$ und dessen Hemmungen H_a durch die Kurven $K_{ah} \cdot W_a$ in 3 wiedergegeben, wobei K_{be} und $K_{ah} < 1$ seien. Wenn nun ein Fall einträte, dass diese beiden Kurven sich an der-

selben Stelle des Spektrums schneiden, wie die Kurven für E_a und H_b , wenn also i_b mit i_a zusammenfielen, dann würden die Kurven A und B in 4 mit dem Indifferenzpunkt i die Erregungen der Farbenzentren A und B darstellen. An der Stelle des Indifferenzpunktes i würden die Weissvalenzen der beiden Farben gleich ac und bc sein. Die schraffierten Flächen haben für gleiche Abszissen gleiche Ordinatenlängen.

Fig. 4 b.

Nehmen wir aber den Fall an, dass, wie es Fig. 4 b in den Kurven 1, 2, 3, 4 zeigt, i_a in 2 und i_b in 3 nicht zusammenfallen, so erlischt, wie man in 4 sieht, die Farbenempfindung A im Punkte i und die Farbenempfindung B im Punkte i' , und in der ganzen Strecke ii' würde das Spektrum farblos erscheinen. Die Weissvalenzen der zu Weiss gemischten komplementären a - und b -Farben würden zwischen ac bis $a'c'$ und bc bis $b'c'$ schwanken können. Im angenommenen Figurenbeispiel würden K_{ae} , K_{bh} , $K_{ah} > 1$ und $K_{be} < 1$ sein.

Welche von diesen Möglichkeiten bei einem bestimmten di-
chromatischen System realisiert sind, könnten nur Beobachtungen
an einem solchen ergeben. Es ist aber hierbei noch zu beachten,

dass die experimentell zu bestimmende Weissvalenz einer Stelle des Spektrums nicht die einzelnen Werte ab und bc , sondern immer ihre Summe $ab + bc$ ergeben würden. Noch komplizierter muss natürlich das Resultat der Beobachtungen über die Weissvalenzen der komplementären Farbenpaare sein, wenn wir nicht ein einfach-dichromatisches, sondern ein mehrfach-dichromatisches System vor uns haben, das wir bei den Farbentüchtigen voraussetzen haben.

3.

Nach phylogenetischen Prinzipien dürfen wir uns vorstellen, dass in der Tierreihe aus dem „monochromatischen“ oder, besser gesagt, dem „monophotischen“ System ein „mono-dichromatisches“ System entstanden ist. Dabei möge das monophotische System in grösserem oder geringerem Maasse erhalten geblieben sein, wie es in unserem Stäbchensystem repräsentiert ist. In derselben Weise wie die Spaltung des ursprünglichen Sehstoffes w in die beiden Sehstoffe a und b stattgefunden hat, mit allen sich daran anschliessenden Entwicklungen in den Sehzellen, Sehnervenfasern und Sehzentren, so hat nach unserer Theorie sich dieser Vorgang wiederholt, indem sich dabei ebenfalls aus w die Sehstoffe c und d gebildet haben, welche den Spektralfarben c und d entsprechen, an deren Stelle im Spektrum ein Maximum der photochemischen Wirkung auf diese Stoffe eintritt. Aus diesen Farben ist ein zweites komplementäres Paar entstanden. Nennen wir die zugehörigen Fasern F_c und F_d , die weissempfindenden Zentren derselben W_c und W_d und die hieraus entsprungenen Farbenzentren C und D , so nehmen wir an, dass auch diese Zentren wie in dem A - B -System durch erregende und hemmende Fasern miteinander verbunden seien. Wir übertragen also auf das C - D -System alle Betrachtungen, welche wir bei dem A - B -Systeme angestellt haben.

Es liegt nun wohl am nächsten, für die c -, d -Farben das Gelb und Indigoblau zu supponieren. Wir konstruieren dann für diese beiden Farben die Weissvalenzkurven W_c und W_d über das ganze Spektrum, ebenso eine summierte Weissvalenzkurve W und die entsprechenden Kurven C und D ganz analog den Konstruktionen von Fig. 2 b resp. Fig. 3 und den Fig. 4 a und 4 b. Es wird daher nicht nötig sein, diese Konstruktionen zu wiederholen. Aber man muss sich nun vergegenwärtigen, dass bei einem „zweifach-dichromatischen“

System, mit dem wir es nun zu tun haben, weitere Kombinationen der Weissvalenzen und Farbenempfindungen für jede Stelle des Spektrums hinzutreten. Es wird zweckmässig sein, sich dieses Verhalten durch die Fig. 5 klarzumachen. In dieser geben W_a , W_b wiederum die Weisserrregungen (-valenzen) der a -, b -Farben des Spektrums für das A - B -System und die Kurven W_c und W_d die der c -, d -Farben für das C - D -System der Netzhaut an. Die Höhe und der Verlauf der

Fig. 5.

Kurven ist selbstredend nur mutmaasslich angenommen, was ja im Prinzip für die Theorie gleichgültig ist. Wir wollen vorläufig auch für die a -, b -Farben ein Rot und Grünblau und für die c -, d -Farben ein Gelb und Blau supponieren, ohne dabei etwas Bestimmtes über ihre Lage im Spektrum und ihre etwaige Zusammensetzung vorwegzunehmen. Wir haben indes der Erfahrung gemäss der Kurve W_c dem Gelb entsprechend das grösste Maximum gegeben und der Kurve W_d dem Blau entsprechend das kleinste, während W_a und W_b etwa gleiche Maxima haben mögen. Die summierte Weissvalenzkurve des Spektrums $W W W$ ergibt sich hieraus in ihrem ganzen Verlauf, der aber auch nicht im speziellen als wirklicher betrachtet

sein soll, da dieser nur aus Experimenten im Sinne der Theorie abgeleitet werden könnte. Die zugehörigen Kurven der Farbeempfindungen mögen darunterstehend durch A , B , C und D dargestellt sein, wobei der einfachste in Fig. 2 b dargestellte Fall angenommen sei, in welchem die Maxima von A und B mit denen von W_a und W_b zusammenfielen, was auch für C und D gegenüber W_c und W_d gelten möge¹⁾.

Bei einem so beschaffenen „zweifach-dichromatischen“ System der Netzhaut würde demnach die Empfindung „Rot“ durch starke Erregung der rotempfindenden Zentren und schwache Erregung der gelbempfindenden Zentren bei r entstehen. Die Empfindung „Gelb“ würde an der entsprechenden Stelle g des Spektrums nur durch starke Erregung der gelbempfindenden Zentren ohne Zumischung anderer Farbenqualitäten als vollkommen gesättigte Farbe auftreten. Ebenso verhielte es sich mit der Empfindung des „Grün“ an der Stelle gr des Spektrums, wo nur eine starke Erregung der grünempfindenden Zentren stattfinden müsste. Die Empfindung „Blau“ würde an der Stelle bl als Indigoblau durch starke Erregung der blauempfindenden Zentren unter Zumischung schwacher Erregung der grünempfindenden Zentren hervorgerufen werden. Die Empfindung der zwischenliegenden Farben „Orange“, „Gelbgrün“, „Cyanblau“ an den Stellen o , ggr , cbl ergibt sich in einfacher Weise durch Mischung zweier etwa gleichstarker Grundempfindungen. Hingegen finden wir für die Empfindung „Violett“ ohne weiteres vorläufig noch keine Erklärung bei einem so beschaffenen zweifach-dichromatischen System. Nehmen wir nun in Übereinstimmung mit Helmholtz das reinste spektrale „Rot“ als eine Grundfarbe an, so können wir bekanntlich nicht das reinste spektrale Grün als Gegenfarbe auswählen, sondern ein zwischen Grün und Cyanblau gelegenes Grünblau. Die mit b bezeichnete Stelle der Kurven in 1 Fig. 5 müsste in das Grünblau des Spektrums verlegt werden. Wir hätten demgemäss auch vorauszusetzen, dass der primäre Sehstoff W sich in zwei Sehstoffe a und b gespalten habe, von denen a vom reinsten Rot des Spektrums und b vom Grünblau desselben maximal zersetzt werden. Auch das „Grünblau“ müsste eine Grundfarbe sein.

1) D. h. die Konstanten K für Erregung und Hemmung der Farbenzentren seien gleich. Für den zweiten und dritten Fall der Ungleichheit dieser Konstanten, in welchen obige Maxima nicht zusammenfallen, lässt sich demnach eine ganz analoge Konstruktion ausführen.

Das zweite komplementäre Farbenpaar in diesem zweifachdichromatischen System ist, wie schon bemerkt, „Gelb“ und „Indigoblau“. Es wird offenbar am zweckentsprechendsten sein, hierfür die Stellen des intensivsten Gelb und Indigoblau des Spektrums *c* und *d* auszuwählen. Gegen eine solche Wahl wird wohl von keiner Seite Einwand erhoben werden, da diese Farben des Spektrums in der Tat jedem ausser einem etwaigen Gelb-Blau-Blinden als einfache resp. Grundfarben imponieren.

Dagegen dürfte von Anhängern der Hering'schen Theorie das Grünblau als Grundfarbe nicht wohl akzeptiert werden. Hering setzt vielmehr das reine spektrale Grün (Urgrün) als Grundfarbe für die rotgrüne Sehsubstanz seiner Theorie voraus. Dementsprechend kann er aber auch nicht das spektrale Rot als Grundfarbe annehmen, sondern muss ein dem reinen Grün komplementäres Purpurrot (Urrot) hierzu auswählen, welches die Helmholtz'sche Theorie als Mischfarbe behandelt. Das spektrale „Rot“ ist nach Hering bereits mit einer mässigen Gelbempfindung vermischt.

Es ist nicht meine Absicht, diese speziellere Frage der Farben-theorie hier zu entscheiden, sondern nur darauf hinzuweisen, dass beide Ansichten sich nach meiner Theorie deuten lassen. Nimmt man das spektrale „Rot“ als Grundfarbe an, so steht prinzipiell dem nichts im Wege, auch das „Grünblau“ als eine Grundfarbe anzusehen. Man könnte dem nur den Einwurf entgegenhalten, dass wir imstande sind, in dem Grünblau die beiden Komponenten Grün und Blau zu unterscheiden, dass dies also keine einfache Empfindung sein könne. Indessen diesen Einwurf kann man auch der Annahme des Purpurrots als Grundfarbe entgegenhalten, in dem wir auch Rot und Blau resp. Violett zu unterscheiden vermögen.

Im ersteren Falle ist die Ableitung der Vorgänge nach der Theorie eine einfachere, indem man annimmt, dass der Sehstoff *a* im Rot, der Sehstoff *b* im Grünblau des Spektrums ein Maximum der photochemischen Reaktion zeigen. Im zweiten Falle dagegen hat man einen Sehstoff *a* anzunehmen, welcher im Spektrum zwei Maxima der Reaktion zeigt, eines im Rot und eines im Violett, während der Sehstoff *b* das Maximum im reinen Grün hat. Einer solchen Annahme steht prinzipiell, wie mir scheint, nichts im Wege; denn wenn die photochemische Reaktion eines Sehstoffes an eine oder mehrere Atomgruppen desselben geknüpft ist, so können diese so

abgestimmt sein, dass sie auf zwei in grösserem Intervall liegenden Wellenlängen des Lichtes ein Maximum der Resonanz¹⁾ besitzen.

Unser subjektives Kriterium über einfache und gemischte Farbeempfindung ist ja bekanntlich ein in gewissen Grenzen willkürliches. Aber man könnte vielleicht zu einem natürlichen Kriterium gelangen, wenn man von einem genetischen Gesichtspunkte ausgeht. Ich bin den Anschauungen Goethe's folgend der Ansicht, dass sich unser Farbensinn nicht im Studierzimmer oder gar durch Beobachtung des künstlichen Spektrums, sondern durch die Erfahrungen in der freien Natur herausgebildet und entwickelt hat. In der freien Natur kommen aber, auch im Regenbogen, keine reinen Spektralfarben vor, sondern immer nur mehr oder weniger gemischte und mehr oder weniger gesättigte. Das Grün der Pflanzen ist vielleicht eine Farbe, welche bei frischen Blättern und auf saftigen Wiesen sich häufig dem reinen spektralen Grün nähert, aber häufig neigt es dem Gelbgrün wie dem Blaugrün zu. Das Blau des Himmels mag in gewissen Zonen dem reinen Indigoblau nahe stehen, geht aber meist in das Cyanblau über. Bei den Pflanzen ist das Blau in den verschiedensten Mischungen vertreten; ebenso verhält es sich mit dem Gelb. Dasjenige Rot, welches wohl am frühesten und intensivsten auf das Auge der Tiere und des Menschen eingewirkt hat, ist das der Morgen- und Abendröte, und dieses steht in der Tat häufig einem Purpurrot näher als dem reinen spektralen Rot. Auch ist die Purpurfarbe bei Blüten vielfach vertreten. Rechnen wir hierzu die vielen Mischfarben, wie sie bei Pflanzen, im Gefieder der Vögel und bei Insekten vorkommen, so geht aus diesen Betrachtungen hervor, dass auf das Sehorgan bei seiner phylogenetischen Entwicklung und Vervollkommenung weit mehr die in der Natur vorkommenden Mischfarben als solche, welche wir im Spektrum als reine Farben bezeichnen, eingewirkt haben. Diese Mischfarben finden wir aber bekanntlich alle, abgesehen von den Nuancen ihrer Sättigung, mit Ausnahme des Purpurs, im Spektrum vor und zwar als Lichter von homogener Wellenlänge. Das Orange zum Beispiel, welches wir aus Rot und Gelb durch Mischung herstellen können, wirkt auf das Auge ebenso ein wie das Orange des Spektrums usw. Es hat daher nichts Widersprechendes, wenn wir neben den relativ reinen einfachen Farben des Spektrums, wie dem

1) Dass die photochemische Reaktion eine Resonanzerscheinung sein dürfte, ist bereits von Nernst (Physik. Chem., 3. Aufl., S. 695) ausgesprochen worden.

Gelb und Blau, dem Rot und Grün, auch das Grünblau oder auch das Purpur als eine Grundfarbe auswählen.

Folgen wir also der Helmholtz'schen Annahme, dass das spektrale Rot eine Grundfarbe sei, so wäre nach unserer Theorie Rot und Grünblau das erste dichromatische Farbenpaar. Als zweites rechnen wir alsdann das Gelb und Indigoblau. Dann sind wir aber, um alle Erscheinungen der Farbenempfindung bei dem Farbentüchtigen zu erklären, genötigt, auch noch ein drittes dichromatisches Paar hinzuzufügen, das Gelbgrün und Violett.

Zur Begründung eines solchen dreifach dichromatischen Systems der Netzhaut bedarf es nur der allgemeinen phylogenetischen Betrachtungen, die wir eben angestellt haben. Die Sehorgane haben sich unter dem Einfluss einer so grossen Mannigfaltigkeit von Farben in der Natur entwickelt und vervollkommenet, dass es wohl vorstellbar ist, wie sich aus einem ursprünglichen Sehstoff für farblose Lichtempfindung drei Sehstoffpaare für die drei dichromatischen Farbenpaare abgespalten haben. In Anbetracht des unerschöpflichen Reichtums der lebenden Natur an den mannigfaltigsten Molekularkomplexen der organischen Substanzen und an damit zusammenhängenden Elementarbestandteilen der Formelemente in der lebenden Welt kann es nicht wundernehmen, wenn schliesslich sechs verschiedenartige Sehstoffe von der angenommenen Funktion in den Zapfen der Netzhaut entstanden sind.

Es würde demnach an die Stelle des Young-Helmholtz'schen trichromatischen Systems ein dreifach-dichromatisches System der Netzhaut zu setzen sein. Aber ich stehe nicht an, wenn es experimentelle Ergebnisse erforderlich erscheinen lassen, noch weiter zu gehen und ein beliebig poly-dichromatisches System anzunehmen¹⁾.

Geht man dagegen von den Hering'schen Grundfarben aus, indem man ein reines Grün (Urgrün) und Purpurrot (Urrot), reines Gelb und Blau (Indigoblau) als solche ansieht, so gestaltet sich die Ableitung und Darstellung eines so beschaffenen zweifach-dichromatischen Systems auch auf einfache Art. In diesem Falle hätte man für das Purpurrot einen Sehstoff anzunehmen, der im Spektrum zwei Maxima der Reaktion besitzt, eines im Rot und ein zweites im Violett, während die Gegenfarbe im Grün ihr Maximum

1) Es dürfte nicht nötig sein, auch dieses dreifach-dichromatische System nach Analogie der Fig. 5 für das zweifach-dichromatische durch Kurven darzustellen.

hat. Die Sehstoffe für Gelb und Blau haben in diesen Farben des Spektrums einfache Maxima.

In 1. Fig. 6 sind nach Analogie der Fig. 5 die Kurven der Weisserregungen (-valenzen) oben und in 2. die Kurven der Farbeempfindungen darunter dargestellt. Die Kurve W_a hat zwei Maxima im Spektrum, eines im Rot r und eines im Violett v , und zwischen diesen im Grün ein Minimum (nahezu Null) angenommen. Die

Fig. 6.

Kurve der Gegenfarbe W_b hat ein Maximum im reinen Grün gr und fällt nach Art der Zeichnung auf Null nach den Enden des Spektrums ab. Diese Kurven geben, wie bisher in den analogen Figuren, die Intensität der Weisserregung in den den Sehzellen mit ihren beiden Sehstoffen und Fasern entsprechenden zentralen Zellen W_a und W_b (Fig. 2 a) wieder, stellen aber noch keine Farbeempfindungen dar. Das Maximum W_b entspricht der höheren Weissvalenz des Grün, die beiden von W_a der geringeren des Rot und Violett. Die sich aus den Zentren W_a und W_b entwickelnden Farbenzentren A und B haben nun nach unserer Voraussetzung die

komplementären Gegenfarben „Purpurrot“ und „Grün“¹⁾ zur Empfindung gebracht und haben zugleich die gegenseitigen Hemmungen H_a und H_b entstehen lassen. Man erkennt aus der Fig. 6, dass diese Hemmungen an denjenigen Stellen des Spektrums, wo sich die Kurven W_a und W_b schneiden, die Auslöschung dieser Farbenempfindung mit Hinterlassung der dort herrschenden Weisserrregung ergeben²⁾. Diese Stellen der Indifferenz $i_1 i_1$ sind im „Gelb“ g und „Blau“ (Indigoblau) bl angenommen³⁾. Wir erhalten hieraus die beiden Kurven A_{pr} und B_{gr} in der unteren Hälfte der Fig. 6 für die über das Spektrum verteilten Farbenempfindungen, welche dem ersten dichromatischen Paare „Purpurrot“-„Grün“ angehören. Ein einfach-dichromatisches System dieser Art (vollständige Gelb-Blau-Blindheit) müsste im Spektrum zwei farblose Stellen i_1 im Gelb und Blau aufweisen [siehe unten³⁾]. In der Tat ist ein solcher Fall von G. Hermann (Ein Beitrag zur Kasuistik der Farbenblindheit S. 43. Diss. Dorpat 1882) beschrieben worden. Fügen wir nun in der oberen Hälfte der Fig. 6 noch die Kurven W_c und W_d hinzu, welche ihre Maxima im reinen Gelb g und Indigoblau bl haben, so mögen diese nach den beiden Enden des Spektrums in der angegebenen Weise abfallen. Das Maximum von W_c im Gelb zeigt eine höhere Weisserrregung (Weissvalenz) an als das Maximum von W_d im Blau. Es ergeben sich hieraus in analoger Weise in der unteren Hälfte der Figur die beiden Kurven der entsprechenden Farbenempfindungen C_g für „Gelb“ und D_{bl} für „Blau“. Zwischen ihnen liegt, wo die Kurven W_c und W_d sich schneiden, der Indifferenzpunkt i_2 im Bereich des Grün. In Analogie der Fig. 2 a haben wir uns statt der Weisszentra W_a und W_b die Weisszentra W_c und W_d zu denken, mit den daraus entsprungenen Farbenzentren C' und D und zugehörigen erregenden und hemmenden Fasern. Ein einfach-dichromatisches System dieser Art (vollständige Rot-Grün-Blindheit) würde also im Grün des Spektrums eine farblose Strecke besitzen. Für den Farbentüchtigen erhalten wir bei Annahme dieses zweifach-dichromatischen Systems folgende Reihe von Farbenempfindungen im

1) Urrot und Ugrün nach Hering.

2) Es ist wieder zunächst der einfache Fall angenommen, dass die Konstante K für Erregung und Hemmung dieselbe ist. Es braucht nicht nochmal gezeigt zu werden, dass bei verschiedener Konstante das Resultat im Prinzip dasselbe ist.

3) Es brauchen diese Stellen nicht mit den Maxima von W_c und W_d zusammenfallen.

Spektrum. Das stärkste Rot *r* besitzt, wie es Hering angibt, eine mässige Zumischung von Gelbempfindung. Es geht durch Orange *o* in das reine Gelb *g* über. Nach Mischung der Gelb- und Grünempfindung *ggr* folgt das reine Grün *gr* und nach Mischung der Grün- und Blauempfindung *grbl* das Cyanblau und reine Indigo-blau *bl*. Das nun folgende Violett *v* ist hiernach als eine Mischung der stärkeren Purpurrot- und einer schwächeren Blauempfindung anzusehen.

4.

In der Deutung der verschiedenen Formen von Farbenblindheit stimmt die aufgestellte Theorie mit den Anschauungen der Hering'schen völlig überein. Sie lässt aber durch Verlegung der Empfindungsvorgänge in lokale verschiedene Zentren für die Weiss- und Farbenempfindung weiteren Spielraum für die Erklärung der abnormen Zustände des Farbensinnes zu. Nimmt man eine Rot-Grün- und eine Gelb-Blau-Blindheit an, so könnte sie nicht allein darauf beruhen, dass eine Teilung des Weissstoffes in eines der beiden Paare von Farbsebstoffen überhaupt nicht stattgefunden hat, sondern auch darauf, dass sich der stattgefundenen Teilung die Entwicklung der Farbenzentren aus den Weisszentren nicht angeschlossen hat. Ist diese zentrale Entwicklung für alle Farbenzentren ausgeblieben, so wird ebenfalls totale Farbenblindheit vorhanden sein, auch wenn die peripheren Netzhautelemente für die Farbenperzeption, also sagen wir die Zapfen, ganz normale Beschaffenheit besitzen. Bei der peripheren totalen Farbenblindheit würden, wie man angenommen hat, die Zapfen überhaupt unempfindlich geworden sein, worauf man die geringere Sehschärfe, die Blindheit der Fovea und den Nystagmus in solchen Fällen zurückgeführt hat. Diese Individuen sind Stäbchen-seher. Bei der zentralen totalen Farbenblindheit dagegen würden alle diese Störungen des Sehens nicht vorhanden sein, da die Zapfen auf den Lichtreiz normal reagieren, sowohl was die Fixation der Punkte im Gesichtsfeld als ihre Lokalisation anbetrifft. Hieraus würden sich vermutlich die Widersprüche erklären, welche von verschiedenen Beobachtern bei Fällen von totaler Farbenblindheit angegeben worden sind.

Eine wesentliche Stütze erfährt ferner die aufgestellte Theorie durch solche pathologischen Fälle, in denen deutliche Differenzen in der Störung der Wahrnehmungen im Gesichtsfeld und des Farbensinnes infolge zentraler Affektionen aufgetreten sind. Ich finde eine

interessante Angabe hierüber in dem Buche von H. Wilbrand, „Die hemianopischen Gesichtsfeldformen und das optische Wahrnehmungszentrum“ 1890 S. 149 usw. Hier heisst es in dem Bericht¹⁾: „Aug. Th., 41 Jahre alt, inkomplette, linksseitige Hemianopsie für Farbenempfindung mit Inkongruenz des Gesichtsfeldes. Bss. Snellen XX in 15' erkannt. Ophth. Bef. beiderseits normal. Linksseitige Farbenhemianopsie mit einem inkongruenten, absoluten Defekt am rechten Auge im oberen Netzhautquadranten, in welchem jede Raumempfindung fehlt, während sonst dieselbe beim Fehlen jeder Farbenempfindung in den linken Gesichtshälften erhalten geblieben ist. Nach 3 Monaten war der Defekt im unteren inneren Gesichtsfeldquadranten des rechten Auges fast völlig geschwunden, während die Farbenhemianopsie dauernd bestehen blieb.“

Der Sitz der Affektion befindet sich in diesen Fällen bekanntlich in der Hirnrinde des Sehentrums im Occipitallappen. Wilbrand spricht die Ansicht aus, dass es in diesem Rindengebiete neben dem Zentrum für die Projektion in das Gesichtsfeld eine besondere Schicht für die Farbenempfindung gibt. In dem angeführten Falle (s. S. 98 loc. cit.) verlegt er den Herd der Erkrankung in die rechte Occipitalwindung. Derselbe hat die Rindenschicht für Farbenempfindung in ganzer Ausdehnung ausser Funktion gesetzt; komplette linksseitige Farbenhemianopsie. Dagegen ist der absolute hemianopische Defekt der linken Hälfte des rechten Auges inkomplett. Für die Stellen des Gesichtsfeldes, an denen der Defekt absolut ist, hat der Herd die ganze Rinde durchsetzt, an den anderen Stellen nur die Schicht für Farbenempfindung ergriffen.

Diese Ansicht stimmt also vorzüglich mit der Annahme der aufgestellten Theorie überein. Es werden sich überhaupt wohl mancherlei pathologische Fälle dieser Art wie auch vorübergehender Verlust der Farbenempfindung bei Psychosen nach dieser Theorie gut deuten lassen.

Nach diesen Ausführungen über das Prinzip der von mir aufgestellten Theorie der Farbenempfindung würde es eine weitere Aufgabe sein, die bisherigen experimentellen Erfahrungen über die Farbenwahrnehmungen des Farbentüchtigen und Farbenblinden nach derselben einheitlich zu deuten. Indem ich dies der Zukunft über-

1) Hierzu l. c. Fig. 66 Taf. XVIII. (Fall von Schöler 1884).

lasse, wird es mir willkommen sein, wenn auch andere Forscher sich an dieser Aufgabe mit sachlicher Kritik beteiligen würden.

Diese Theorie ist meines Erachtens geeignet, zwischen den bisher herrschenden schroffen Gegensätzen der Young-Helmholtz'schen und Hering'schen Schule einen Ausgleich herzustellen. Das Prinzip der Young-Helmholtz'schen Theorie, soweit es die Netzhautprozesse betrifft, bleibt hiernach im wesentlichen bestehen; aber auch der Kernpunkt der Hering'schen Theorie, das Prinzip der Gegenfarben und die Einheitlichkeit der Weissempfindung findet durch Verlegung der entsprechenden Prozesse in die Zentren seine Begründung.

III. Die Schenck'sche und v. Kries'sche Theorie.

Es erübrigt nun, das Verhältnis meiner Theorie zu der schon erwähnten Schenck'schen Theorie auseinanderzusetzen.

Gemeinsam ist beiden Theorien der Gedanke, dass eine Entwicklung des Farbensinnes in phylogenetischem Sinne bei der Tierreihe stattgefunden hat, und dass die farblose Lichtempfindung, resp. ein Weiss, die primäre Grundempfindung gewesen ist. Gemeinsam ist ferner die Annahme photochemisch reagierender Sehstoffe in der Netzhaut, welche dem Weiss und den anzunehmenden Grundfarben entsprechen, und die Voraussetzung, dass bei der vor sich gehenden Entwicklung eine Spaltung des primären Sehstoffes und der sekundären Sehstoffe für die Farben erfolgt ist.

Historisch bemerke ich hierzu folgendes: Ich habe diese Grundlagen meiner Theorie schon in meiner vorläufigen Mitteilung, welche am 20. September 1906 loc. cit. erschien, klar dargelegt. Hierdurch veranlasst, hat Schenck in einem Vortrage: „Über die physiologischen Grundlagen des Farbensinnes“, welcher am 14. November 1906 gehalten wurde, seine Theorie kurz skizziert und dieselbe dann in diesem Archiv (Pflüger's Archiv Bd. 115 S. 545) im Dezember 1906 vorläufig veröffentlicht. In diesem Aufsatz hat Schenck meine Theorie erwähnt und ihre Veröffentlichung in der Nat. Rundschau als Anregung zu seiner Publikation angegeben. In der ausführlichen Arbeit von Schenck (Pflüger's Archiv Bd. 118 S. 129. 1907): „Theorie der Farbenempfindung und Farbenblindheit“ ist meine Theorie nicht mehr erwähnt, noch in irgendeiner Weise berücksichtigt. Nach dieser Darlegung glaube ich mit Recht,

mir die Priorität des gemeinsamen grundlegenden Gedankens beider Theorien zuschreiben zu dürfen.

Abweichend von der Schenck'schen Theorie und weitergehend als diese ist nun in meiner Theorie die Auffassung von der Entwicklung der Sehstoffe für die Grundfarben im einzelnen und die Beziehung dieser Vorgänge zu den gleichzeitig damit einhergehenden Entwicklungen des Sehnervensystems. Schenck nimmt an, dass zuerst aus der Weisssehsubstanz eine Gelb- und eine Blausehsubstanz sich gebildet habe und dass bei weiterer Ausbildung der Sehorgane aus der Gelbsehsubstanz wiederum durch Teilung eine Rot- und eine Grünsehsubstanz entstanden sei, während die Blausehsubstanz als solche erhalten geblieben wäre. Mit dieser Annahme gelangt er zu einem Dreigrundfarbensystem aus Rot, Grün und Blau und sucht auf diese Weise eine Übereinstimmung mit der v. Kries'schen Dreikomponententheorie, der verallgemeinerten Young-Helmholtz'schen, herzustellen.

Nach meiner Theorie dagegen vollzieht sich die Entwicklung der Farbensehstoffe aus dem Weisssehstoff immer nach demselben Schema. Der Weisssehstoff spaltet sich hierbei in je zwei zueinander komplementäre Farbensehstoffe, also in den Gelb- und Blausehstoff, den Rot- und Grünsehstoff usw. Diese Annahme erscheint mir konsequenter und mithin tatsächlich wahrscheinlicher als die Schenck'sche; denn man fragt sich: Warum sollte die Gelbsehsubstanz sich nochmals in zwei andere Sehsubstanzen für Rot und Grün gespalten haben, während die Blausehsubstanz als solche geblieben sei? Bei der Teilung der Weisssehsubstanz in die beiden Farbsehsubstanzen für Gelb und Blau bleibt auch nach Schenck in Übereinstimmung mit meiner Theorie die Empfindung für Weiss durch die entsprechenden Netzhautelemente bestehen, worauf die Weissvalenz der Farben beruht. Bei der Teilung der Gelbsehsubstanz nach Schenck soll nun dieselbe sich nicht restlos in die beiden entstehenden Farbensehsubstanzen für Rot und Grün aufteilen, sondern es soll dem Rot und Grün eine Gelbvalenz neben der überkommenen Weissvalenz anhaften.

Ob bei der Phylogenese die Spaltung in Gelb- und Blausehstoffe der in Rot- und Grünsehstoffe zeitlich vorausgegangen ist, wie Schenck annehmen muss, oder nicht, ist nach meiner Theorie im Prinzip gleichgültig. Doch ist das erstere auf Grund der am häufigsten vorkommenden Rotgrünblindheit nicht unwahrscheinlich.

Dieser Vorstellung von der Entstehung der Rot- und Grünempfindung aus einer vorangegangenen Gelbempfindung lässt sich nun entgegenhalten, dass auch dem Farbentüchtigen das Gelb ebenso als Grundfarbe imponiert wie das Rot und Grün.

Es erscheint mir wie ein Widerspruch in sich, wenn dem Gelbblauseher (Rot-Grün-Blindheit) das Gelb Grundfarbe bedeuten soll, dem Farbentüchtigen (resp. Schenck'schen Dreifarbenseher) aber nicht mehr.

Diese Schenck'sche Annahme ist offenbar veranlasst durch das Bestreben, der v. Kries'schen Dreikomponententheorie gerecht zu werden. Ich sehe vom Standpunkte meiner Theorie aus keinen Grund, den Widerspruch gegen diese Theorie zu vermeiden, denn ich halte dieselbe für keineswegs durch die Tatsache ausreichend begründet. Die Herstellung der Zwischenfarben des Spektrums aus nur drei zweckmässig ausgewählten Farben ist und bleibt tatsächlich eine mehr oder weniger unvollkommene. Die Folgerung¹⁾, welche v. Kries seiner Theorie zugrunde legt, entbehrt durchaus eines zwingenden Beweises. v. Kries geht bei diesem Beweise von der Tatsache aus, dass man jedes farbige Licht resp. die ihm entsprechende farbige Lichtempfindung als eine Funktion von drei Komponenten oder Variabeln, Wellenlänge, Intensität und farbloses Licht, resp. Farbenton, Helligkeit und Sättigung darstellen könne. Hieraus zieht er die Folgerung, dass diejenige Funktion, welche irgendeine farbige Lichtempfindung aus den Grundfarben darstelle, auch eine solche von drei Variabeln sei, dass man demnach drei Grundfarben anzunehmen habe. Ich kann die Berechtigung dieser Folgerung nicht anerkennen. Ein und dieselbe Grösse kann, je nach den Festsetzungen über dieselbe, als eine Funktion von beliebig vielen Variabeln dargestellt werden, und doch bleibt sie in ihren Eigenschaften dieselbe. So kann ein Punkt in einer Ebene nach Festsetzung von zwei Koordinaten oder derselbe Punkt im Raum nach Festsetzung von drei Koordinaten bestimmt werden. Ebenso kann daher eine bestimmte farbige Lichtempfindung als Funktion von den obengenannten drei Variabeln dargestellt werden, aber auch als eine Funktion von beliebig vielen anderweitigen Variabeln, ohne dass sie ihre Eigenschaft ändert. Hat man diese beiden Funktionen ermittelt, so wird man auch ihre Beziehungen zueinander ausdrücken

1) Nagel, Handb. Bd. 3 S. 118 und an anderen Stellen.

können. In dem obigen geometrischen Beispiele geschieht dies durch die Gleichung der Ebene im Raume¹⁾.

Hiernach kann man die v. Kries'sche Dreikomponententheorie nicht als Stütze der Schenck'schen Theorie gegenüber der meinigen zu Hilfe nehmen. Die Theorie von Schenck gibt ferner keine Deutung für das Bestehen der komplementären Farbenpaare, sondern setzt dieses nur als gegeben voraus, wie es die Young-Helmholtz'sche Theorie bisher tat. Meine Theorie dagegen sucht in Übereinstimmung mit dem Hering'schen Prinzip der Gegenfarben zugleich mit der Erklärung der Weissvalenz der Grundfarben eine Erklärung für die gegenseitige Auslöschung komplementärer Farbenempfindungen zu geben.

Die beiden Formen von Farbenblindheit, welche v. Kries als Protanopie und Deutanopie unterscheidet, würden nach der aufgestellten Theorie als solche zu deuten sein, denen beiden das Rot-Grün-System fehlt. Bei der Deutanopie würden die beiden Grundfarben ein Maximum der Empfindung im Orange ($603 \mu\mu$) und im Cyanblau ($469 \mu\mu$) nach den Mischungsgleichungen von v. Kries besitzen²⁾, bei der Protanopie im Gelb ($571 \mu\mu$) und vermutlich im Indigoblau. Das letztere aber lässt sich, wie ich glaube, wegen der Absorption des blauen Lichtes durch das gelbe Makulapigment nicht bestimmt feststellen; auch sind die Beobachtungen hierüber nicht weit genug bis zum Indigoblau ausgedehnt worden. Die Deutanopen würden also hiernach Orange-Cyanblau-Seher sein, die Protanopen dagegen Gelb-Indigoblau-Seher. Es können daher diese beiden Formen der Farbenblindheit, wie mir scheint, nicht als Beweise für die Dreikomponententheorie angesehen werden.

Schluss.

1. Die Farbenempfindungen haben sich phylogenetisch aus der Weissempfindung entwickelt.

2. Aus dem Weisssehestoff sind je zwei Sehstoffe für je zwei Gegenfarben (Grundfarben) entstanden. Damit war zugleich die

1) Helmholtz bemerkt zwar (Physiol. Optik, 1. Aufl., S. 289), dass man statt der drei Variablen: Lichtstärke, Farbenton und Sättigung in die Funktion für den Lichteindruck auch andere drei einführen kann, nämlich drei Grundfarben. Aber er behauptet damit keineswegs, dass es nicht auch mehr als drei sein könnten. Die Zahl drei ist nur das Minimum für die Grundfarben.

2) v. Kries, Über Farbensysteme. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane Bd. 13 S. 252.

Differenzierung der Sehzellen (Stäbchen und Zapfen), der Fasern (Fibrillen) und Zentren für Weiss- und Farbenempfindungen verbunden.

3. Das Verhalten der Gegenfarben beruht auf einer gegenseitigen Hemmung der entsprechenden Farbenzentra.

4. Ich stehe nicht an, das System des Farhentüchtigen als ein dreifach zusammengesetztes dichromatisches zu betrachten, dessen Grundfarben sind: 1. Rot-Grünblau, 2. Gelb-Indigoblau, 3. Gelbgrün-Violett¹⁾.

Das Farbenpaar Gelb-Indigoblau könnte zuweilen eine Verschiebung nach Orange-Cyanblau erleiden.

Aus solchen Annahmen würden sich wohl mancherlei Verschiedenheiten im Farbensehen der Farbenblinden und Farhentüchtigen erklären lassen.

1) Resp. als ein zweifach-dichromatisches mit den Grundfarben: Urrot-Urgrün (Hering), Gelb-Indigoblau.