

Wie die Tiere sehen, verglichen mit dem Menschen.

Von

Armin von Tschermak (Prag).

Vortrag, gehalten den 7. Januar 1914 (erweitert).

Mit 37 Abbildungen.

I. Der subjektivistische Standpunkt: Ausgehen vom Sehen des Menschen.

Die Frage, wie die Tiere sehen, hat nicht bloß für den Zoologen und den Physiologen, sondern auch für den Psychologen, ja selbst für jeden Freund der Natur und der Tierwelt insbesondere, hohes Interesse. Die Beantwortung dieser Frage ist allerdings kompliziert und wird um so schwieriger, je tiefer das Tier steht. Denn nur die Untersuchung der Leistung selbst kann die entscheidende Antwort geben, nicht irgendwelche allgemeine Theorien oder Schlüsse aus an sich noch so interessanten Daten über den physikalischen Lichtprozeß oder über Bau und Struktur der Sehorgane. Und ähnlich, wie wir bei der Sehleistung des Menschen von der Untersuchung unser eigenen Eindrücke, von der Analyse unserer Gesichtsempfindungen ausgehen müssen, soll unsere Untersuchung folgerichtig und erfolgreich sein, so schreiten wir auch bezüglich des Sehens der Tiere am besten vom Bekannten zum Minderbekannten oder Unbekannten. Wir nehmen dabei den Menschen selbst zum Ausgangspunkt unserer Betrachtung und verfolgen die Tierreihe von ihm aus absteigend, schlagen also zweckmäßigerweise gerade den umgekehrten Weg ein, wie ihn der Entwicklungstheoretiker zu gehen pflegt.

Und doch wird sich die anfangs paradox erscheinende Umkehrung sehr bald als ebenso zuverlässig wie fruchtbringend erweisen. Allerdings darf uns dabei das Verhalten des Menschen, bei dem gerade der Gesichtssinn besonders hoch entwickelt ist, nur die Anregung für eine selbständige, meist besondere Methoden erfordernde Untersuchung der Tiere sowie die Grundlage für die theoretische Zusammenfassung der so gewonnenen Resultate abgeben. Eine Vermenschlichung der Tiere liegt uns dabei vollkommen fern. Auch darf nicht verkannt werden, daß der Schluß von einem charakteristischen Verhalten eines Tieres auf eine bestimmte Art des Empfindens, als auf das Bestehen elementarer psychischer Vorgänge um so unsicherer wird, je weiter das betreffende Lebewesen vom Menschen absteht. Ja wir finden eigene Apparate für die Aufnahme von Lichtreizen, sogenannte Photorezeptoren, und Einrichtungen zu Antwortbewegungen auf Lichtreize oder zu phototaktischen Reaktionen auch bei Pflanzen vor (F. Haberlandt, v. Guttenberg u. a.), ohne daß wir einen zuverlässigen Grund besäßen, diesen psychische Leistungen zuzuschreiben. Mir will daher auch die übliche Bezeichnung solcher Aufnahmeapparate von Lichtreizen als „pflanzliche Sinnesorgane“ und damit ihre begriffliche Gleichsetzung mit den zunächst durch ihre psychischen Effekte gekennzeichneten Sinnesorganen des Menschen und der Tiere nicht gefallen.

Wenn ich eine Analyse unserer menschlichen Gesichtsempfindungen als den Ausgangspunkt bezeichne, be-

kenne ich mich damit zu einer Auffassung, welche ich als „subjektivistische Sinnesphysiologie“ bezeichne, wie sie W. v. Goethe, J. Purkinje, Joh. Müller, E. Hering, E. Mach, C. Stumpf u. a. begründet haben und vertreten. Wesentlich für diesen Standpunkt ist die klare und konsequente Scheidung von physikalischem Reiz und physiologischem Reizeffekt, beziehungsweise psychologischer Endwirkung, von Frage und von Antwort, welche letztere jedes Sinnesorgan in einer besonderen Sprache erteilt. So beantwortet das Sehorgan alle Arten von Reizen, mögen es Lichtreize sein, für deren Aufnahme das Auge besonders eingerichtet ist, oder sogenannte inadäquate Reize, wie Druck oder elektrischer Strom, mit derselben Art von Empfindungen, mit Gesichtsempfindungen. Wir schreiben daher jedem Sinnesorgan eine besondere Sprache, eine spezifische Energie (Joh. Müller, E. Hering u. a.) zu, ohne damit sagen zu wollen, daß diese einförmig sei, und daß keinerlei Beziehung zwischen gewissen Eigentümlichkeiten des Reizes und bestimmten Charakterzügen der Empfindung bestehe — z. B. zwischen der Schwingungsfrequenz oder der Wellenlänge des Lichtes und dem Farbenton. Nur setzen wir Frage und Antwort, Reiz und Reizwirkung, Licht und Farbe nicht gleich oder parallel, sondern betrachten sie als von ganz verschiedener Art, die Empfindung als bestimmt nicht bloß durch physikalische, sondern auch durch eine Reihe physiologischer Faktoren (spezifische Energie, jeweiliger Zustand, Kontrastwirkung seitens der Umgebung). Diese

Unterscheidung machen wir nicht bloß auf dem Gebiete des sogenannten Licht- und Farbensinnes, sondern auch bezüglich des scheinbaren Ortes, an dem uns ein Gesichtseindruck erscheint. Dementsprechend sagen wir vom Raumsinne, daß er uns nicht erkennen oder wahrnehmen läßt, wo ein gesehenes Objekt sich befindet, sondern daß er uns eine Ortsempfindung schafft, welche zu der geometrischen Lage des Außendinges zwar im allgemeinen, aber keineswegs ausnahmslos „paßt“. Ortsreize und Ortsempfindungen sind eben in ähnlicher Weise voneinander verschieden wie Lichtreize und Hell-, Dunkel- oder Farbenempfindungen.

Diese Auffassung, daß wir die äußeren Reize mit an sich damit nicht vergleichbaren physiologischen Erregungen, beziehungsweise mit Empfindungen beantworten, daß wir nicht direkt wahrnehmen, sondern reagieren, mag zunächst etwas befremdlich erscheinen, doch gewinnt sie immer mehr an Beweisgründen und an Vertretung gegenüber der älteren „objektivistischen Sinnesphysiologie“. Die letztere betrachtete die Sinnesorgane als Mittel zu einer wenn auch zum Teil „unsicheren“ und „fehlerhaften“, so doch direkten Erkenntnis und Wahrnehmung der physikalischen Vorgänge, des Lichtprozesses sowie der geometrischen Verteilung der Lichtreize im Außenraume. Dementsprechend gelangte diese Richtung auch dazu, dem Lernen, der Erfahrung des einzelnen Individuums eine ganz dominierende Rolle zuzuschreiben, während die hier vertretene Auffassung angeborene Grundlagen annimmt, neben welchen die aller-

dings nicht zu unterschätzenden Erfahrungsmotive erst in zweiter Linie in Betracht kommen.

II. Verhalten des Licht- und Farbensinnes der Tiere verglichen mit jenem des Menschen.

Im Sinne dieser grundsätzlichen Vorbemerkungen, welche ich hier nur ganz kurz fassen konnte, sei zunächst der Licht- und Farbensinn des Menschen, dann jener der Tiere behandelt. Die Analyse unserer Gesichtsempfindungen, ihre Gruppierung nach Ähnlichkeit und Verschiedenheit läßt uns unmittelbar sechs Grundkomponenten erkennen, welche sich von selbst zu drei Paaren ordnen: Weiß-Schwarz, Rot-Grün, Gelb-Blau. Während die ersten zwei Komponenten im Grau sozusagen¹⁾ gleichzeitig, wenn auch zumeist in

¹⁾ Genau genommen handelt es sich nicht um ein selbständiges Nebeneinandervorhandensein beider Komponenten, ebensowenig wie in einer „resultierenden“ Kraft beide Komponenten „vorhanden“ sind; vielmehr erscheint ein Grau durch eine abgestufte Ähnlichkeit mit Weiß und mit Schwarz charakterisiert, ebenso wie ein Orange durch eine solche mit Rot und mit Gelb. Diese doppelseitige Ähnlichkeit einer Empfindung kann durch das Stärkeverhältnis, in welchem ein bestimmtes rotes und ein bestimmtes gelbes Licht gemischt werden müssen, um denselben Eindruck hervorzurufen, zahlenmäßig charakterisiert, nicht aber wahrhaft gemessen werden. Ebenso sind alle objektiv-physikalischen „Auswertungen“ von „Sättigung“ oder von „Nuance“ einer farbigen Empfindung (s. unten) keine eigentlichen Messungen. Die Intensität einer physiologisch-psychologischen Reaktion, einer Empfindung oder Empfindungs-

verschiedenem Ausmaße vorhanden sind, schließen sich die Glieder der beiden Farbenpaare von einem gleichzeitigen Bestehen an gleicher Stelle gegenseitig aus: wir kennen kein rötliches Grün noch ein gelbliches Blau. Rot-Grün, Gelb-Blau lassen einen tatsächlichen, allerdings keinen begrifflichen Gegensatz erkennen; sie sind physiologische „Gegenfarben“ (E. Hering). Der Grund für das verschiedene Verhalten der farblosen und der farbigen Empfindungspaare ist darin zu suchen, daß nur Weiß und Schwarz dauernd und gleichzeitig in der sog. psychophysischen Sphäre unseres Gehirns gegeben sind. Der in einem lichtlosen Raume scheinbar zu bemerkende Lichtnebel, das auch dem völlig Erblindeten erscheinende „Eigengrau“ ist wohl als Ausdruck eines bestimmten andauernden Stoffwechselvorganges in der Sehregion der Gehirnrinde aufzufassen.

Durch Lichtreizung des Auges vermögen wir zwar die Weißkomponente des Eigengraus direkt zu verstärken, nicht aber zugleich die Schwarzkomponente: das Eigengrau wird dabei weißlicher, nicht einfach „grauer“. Wenn wir nämlich die Stärke der Beleuchtung wachsen lassen, komponente könnte eben nur durch einen subjektiven Wert, nicht durch eine physikalische Einheit, welche sich auf die Lichtstärke des Reizes bezieht, wahrhaft „gemessen“ werden. Ein solches Verfahren ist jedoch m. E. — ungeachtet der sog. Maßgesetze nach Weber und Fechner — nicht möglich. Ich definiere daher Messen und Zählen als Wiederholung einer objektiv konstanten Einheit ohne Rücksicht darauf, ob diese jedesmal denselben subjektiven Eindruck in uns hervorruft.

erreichen wir damit nicht einfache Weißempfindungen von wachsender Intensität, sondern wir ändern auf dem Empfindungsgebiete das Verhältnis der Weiß- zur Schwarzkomponeute, wir erhalten eine Serie von Graustufen verschiedener Qualität oder Helligkeit. Wie viel Mißverständnisse hat nicht die Annahme einer der Lichtstärke parallelgehenden „Empfindungsintensität“ angerichtet!

Belichten wir nur eine beschränkte Stelle in unserem sonst verdunkelten Auge, so läßt das Merklichwerden eines hellen Punktes den vom Eigengrau ausgefüllten Hintergrund plötzlich schwärzer erscheinen und zugleich dessen bisherige Ungleichmäßigkeit in „Schwarz“ verschwinden. Diese Verstärkung der Schwarzkomponeute in der Umgebung des Lichteindruckes ist eine indirekte Wirkung des Lichtreizes, die man als Schwarzkontrast bezeichnet; es handelt sich um eine Folgewirkung oder sekundäre Induktion des primären Reizeffektes. Diese durch ein Schema (Fig. 1) veranschaulichte Einrichtung hat die besondere Bedeutung, trotz der verhältnismäßig unscharfen Bildererzeugung im Auge doch scharfe Anschauungsbilder in unserer Empfindungssphäre zustande kommen zu lassen. Das Kontrastschwarz stellt ein physiologisches Korrektionsmittel gegenüber den unvermeidlichen Unvollkommenheiten und Fehlern unseres Auges dar; es läßt uns scharfe Konturen sehen statt verwaschener Säume, scharfe Scheiben oder sogenannte Punkte statt abgetönter Flecken. Auch im Tierauge ist eine solche Einrichtung mit größter Wahrscheinlichkeit zu vermuten. Erst durch den Kontrast — also

bei gleichzeitig nebenan vorhandenem Weiß — lernen wir Eindrücke kennen, welche schwärzlicher sind als das Eigengrau. Wir ergänzen somit unsere Kenntnis der schwarz-weißen Empfindungsreihe, der Leistungen unseres Lichtsinnes. Ähnlich wie wir an ein und derselben

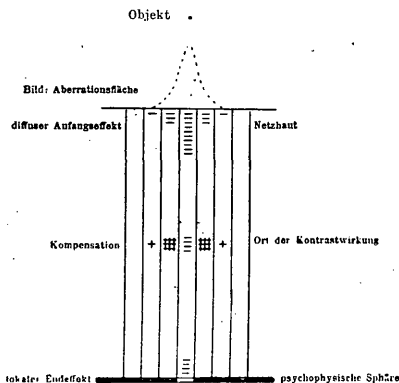


Fig. 1. Schema der Kontrastwirkung: Zustandekommen des subjektiven Eindruckes „weißer Punkt auf schwarzem Grund“ bei Darbietung einer punktförmigen Lichtquelle in sonst lichtlosem Raum.

(Nach A. v. Tschermak.)

Stelle im Eigengrau entweder nur das Weiß oder das Schwarz verstärken können — nicht aber beide zugleich, so vermögen wir bei Einwirkung geeigneter Lichtarten nur entweder Rot oder Grün, entweder Gelb oder Blau, d. h. wohl Rot und Gelb, Grün und Blau, nicht aber Rot und Grün, Gelb und Blau zugleich hinzuzufügen. Die früher vermerkte Verschiedenheit im Verhalten der

drei Komponentenpaare unseres Licht-Farbensinnes hat sich also als eine nur scheinbare erwiesen, als bedingt durch das zentrale Gegebensein des Eigenraus (A. v. Tschermak), das ja auch, wie dargelegt, den Gesichtsempfindungen die einfache Qualität der „Intensität“ nimmt (E. Hering, F. Hillebrand).

Die Weißerregbarkeit des menschlichen Auges zeigt eine charakteristische Veränderlichkeit; sie steigt bei Lichtabschluß im Verlauf von etwa zwei Stunden bis zu einem bestimmten Maximum — es erfolgt sogenannte Dunkeladaptation. Die Erregbarkeitssteigerung erfolgt allen Lichtarten gegenüber — allerdings nicht gleichmäßig, indem sie für langwellige, speziell sogenannt rote Lichter geringer ist als für kurzwellige, insbesondere sogenannt grüne Strahlungen. — Andererseits stellt sich die Empfindlichkeit entsprechend dem jeweiligen allgemeinen Grade der dauernden Beleuchtung auf ein bestimmtes tieferes Niveau ein, sogenannte Helladaptation. Diese automatische Regulierung führt dazu, daß beleuchtete Gegenstände trotz des Wechsels ihres Beleuchtungsgrades vom Morgen bis zum Mittag sowie vom Mittag bis zum Abend doch auf das Auge immer ange nähert den gleichen Eindruck machen; es bleibt „weißes“ Papier zu allen Tageszeiten „weiß“, wird nicht grau. Die vom Tageslicht beleuchteten Gegenstände scheinen daher förmlich eine gleichbleibende Eigenhelligkeit zu besitzen und werden an dieser wieder erkannt.

Ein ähnliches Verhalten des Weiß-Schwarzsinnes oder des Lichtsinnes wie beim Menschen finden wir

zweifellos bei den Säugetieren. So zeigen japanische Mäuse, welche auf das Hineingehen in einen helleren Kasten und auf das Meiden eines dunkleren abgerichtet wurden, ein ziemlich fein abgestuftes Reaktions- oder Unterscheidungsvermögen für helleres und dunkleres Grau. Eine ähnliche Unterschiedsempfindlichkeit (z. B. zwischen Stufe 100 und Stufe 122) lassen Jungfische erkennen, welche überhaupt deutliche Neigung verraten, immer die hellste Stelle des Behälters aufzusuchen (C. Hess). Ob die seit Generationen im Dunkel von Bergwerksschächten hausenden Mäuse blind sind, muß erst genaue Untersuchung lehren; umgekehrt entwickeln ans Licht versetzte Grottenolme ihre rudimentären Augen zu merklichen Sehleistungen (Kammerer). Eine Steigerung der Weißerregbarkeit in der Dämmerung oder bei Lichtabschluß, wie sie das menschliche Sehorgan aufweist, läßt sich auch bei Säugern und Vögeln nachweisen. Hungernde Hühner — Ähnliches gilt von Lachtauben, Falken, Bussarden, Eulen, aber auch vom Pavian — hören bei abnehmender Beleuchtung erst dann auf, nach vorgestreuten Körnern zu picken, wenn auch das mitbeobachtende menschliche Auge versagt (C. Hess). Die Hühner sind keineswegs nachtblind, wie man es des öfteren behaupten hört. Auch bei Hühnern — ebenso beim Pavian — ist die Steigerung der Weißerregbarkeit eine ungleichmäßige gegenüber verschiedenen Lichtarten, und zwar wie beim Menschen für langwelliges Licht am geringsten, für sogenannt grünes Licht am größten. Demgemäß finden dunkeladaptierte Hühner und Truthühner

bei schwacher Beleuchtung die Körner zwar noch auf grüner, nicht aber auf roter Unterlage; im Blau und Violett versagt das Hühnerauge — trägt es doch eine diese Lichtarten absorbierende orangefarbene Brille aus farbigen Ölkugeln in seiner Netzhaut. Der zeitliche Verlauf der Dunkeladaptation wurde an Mensch, Pferd und Hund geprüft, indem man dieselben unter Mitnahme einer fein regulierbaren Lampe in einem Bergwerksschachte gegen Hindernisse führte und die zum Bemerken und Vermeiden derselben erforderliche Minimalbeleuchtung nach 5, 10, 15, 20 Minuten Lichtabschluß messend bestimmte (A. Dressler). Trägt man die reziproken Schwellenwerte in ein Koordinatennetz¹⁾ ein, so ergibt sich im allgemeinen ein anfangs fast geradliniges Wachstum, welches weiterhin immer langsamer, d. h. in einem sehr flachen Bogen erfolgt. Das Pferd adaptiert sich im Durchschnitt langsamer als der Mensch; hüben und drüben kann man zwei Typen, einen solchen mit rascherem und einen solchen mit langsamerem Anstieg unterscheiden (vgl. Fig. 2 a). Die nach 1—2 Stunden erreichten Endhöhen sind deutlich verschieden: die Gruppe I der Pferde erreicht nur die Gruppe II der Menschen (Fig. 2 b). Die Hunde (Harriers) nehmen eine Mittelstellung ein zwischen Mensch und Pferd, zeigen aber starke individuelle Differenzen. Ob die Katze, wie man gewöhnlich annimmt, schon bei

¹⁾ Und zwar in ein solches mit Potenzmaßstab der Ordinaten, so daß jede Stufe immer eine Steigerung der Empfindlichkeit auf das Doppelte der vorhergehenden Stufe bedeutet (Prinzip nach F. Best).

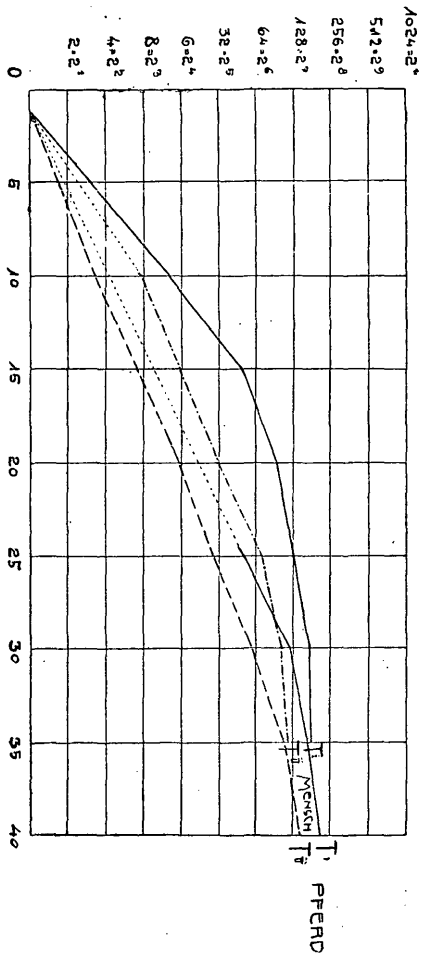


Fig. 2 a. Durchschnittskurve der fortschreitenden Steigerung der Weiß-
erregbarkeit bei Lichtabschluß (Dunkeladaptation) für die beiden Typen
der Menschen und der Pferde.

(Charakterisierung nach Potenzwerten nach der unter Leitung von A. v. Tschermak
ausgeführten Untersuchung von A. Dresler.)

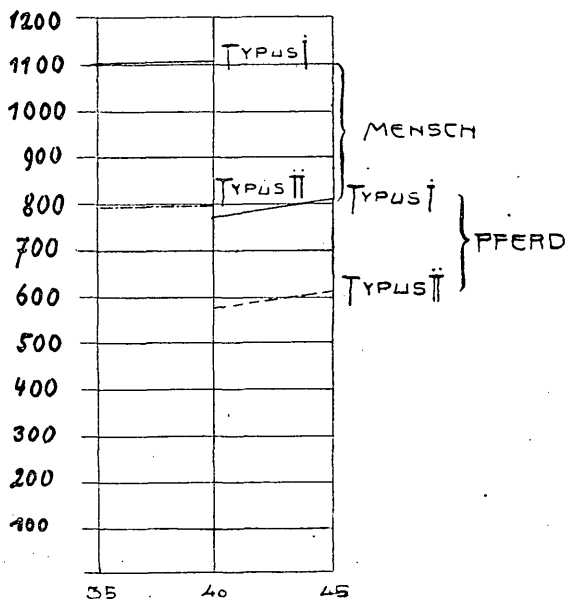


Fig. 2 b. Durchschnittliche Endhöhen der Steigerung der Weißerregbarkeit bei Lichtabschluß (Breiten der Dunkeladaptation) für die beiden Typen der Menschen und der Pferde.

(Charakterisierung nach reziproken Werten der Schwellengrößen nach der unter Leitung von A. v. Tschermak ausgeführten Untersuchung von A. Dressler.)

viel schwächerer Beleuchtung sieht als der Mensch, bleibt erst genau zu untersuchen. — Die Dunkeladaptation von Schildkröten, deren Netzhaut der Stäbchenelemente und des Sehpupurs entbehrt (s. unten), ebenso jene von Molchen und Kröten verläuft — nach dem Schnappen

gegen vorgehaltene Fleischstückchen oder nach dem Verfolgen eines vorbeibewegten Bissens mit den Augen zu urteilen — ganz ähnlich wie beim Menschen, der sich nur zum genauen Vergleich mit den erstgenannten Tieren noch ein orangefarbenes Glas vorsetzen muß. Am ausgeschnittenen Froschauge, ja selbst an der herauspräparierten Netzhaut ist die Erregbarkeitssteigerung bei Lichtabschluß sogar objektiv nachweisbar: es wächst die bei Belichtung zustande kommende bioelektrische Spannungsänderung oder Strömesschwankung. Auch bei Fischen steigt die Lichtempfindlichkeit nach 15 bis 20 Minuten Dunkelaufenthaltes oft auf das Mehrhundertfache. Ähnliches gilt von den fischähnlichen Röhrenherztieren (*Amphioxus*) sowie von den augentragenden Wirbellosen, aber auch von Muscheln mit lichtempfindlichen Siphonen, d. h. Atem- und Kloakenröhre (C. Hess).

Daß der Farbensinn des Menschen vier Komponenten, beziehungsweise zwei Paare von Gegenfarben erkennen läßt, ward schon hervorgehoben. Nach Verträglichkeit, beziehungsweise Gegensätzlichkeit lassen sich die Farbtöne in einen Kreis ordnen, in dem die Viertelteilungsstellen von den vier untereinander reinlich verschiedenen Urfarben, die Zwischenstrecken von sogenannten Mischfarben, d. h. zwei Urfarben zugleich ähnelnden Farbtönen eingenommen werden, so daß der erste Quadrant alle Farbtöne der rotblauen, der zweite jene der blaugrünen, der dritte und der vierte die Farbtöne der grüngelben und der gelbroten Empfindungsreihe enthält (E. Hering; vgl. Fig. 3). Ein und der-

selbe Farbenton kann das eine Mal durch ein physikalisch „einfaches“ oder reines, das andere Mal durch ein physikalisch „zusammengesetztes“ Licht hervorgerufen werden. Über diesen physikalischen Charakter des Reizes gibt die Empfindung keinen Aufschluß, sie ist danach nicht eine einfache, homogene, spektrale oder eine ge-

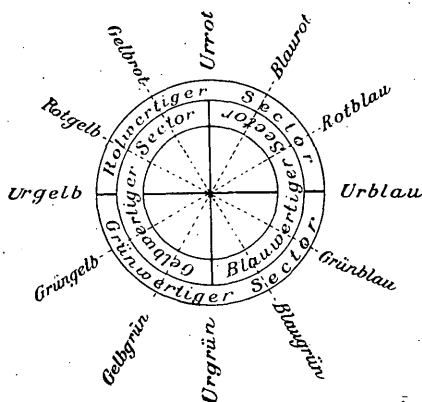


Fig. 3. Farbenkreis nach E. Hering (mit diametraler Gegenüberstellung der Gegenfarben).

(Zeichnung von A. v. Tschermak)

mischte. Der Eindruck „reines Rot oder Urrrot“ kann ebenso wie der von „Purpurn“ nur durch Mischung von zwei oder mehr Lichtern oder Strahlungen hervorgerufen werden (W. v. Goethe), ohne daß deshalb die betreffenden Empfindungen einen andersartigen Charakter besäßen — es handelt sich hiebei wohl um Folgen einer Besonderheit im Reizaufnahmsapparat, in den licht-

absorbierenden, reizvermittelnden Sehstoffen (s. unten). Auch sei hervorgehoben, daß ein und dasselbe Licht, sei es physikalisch einfach oder zusammengesetzt, keineswegs jedem Auge im gleichen Farbentone erscheint; gerade bei der Bestimmung des Urrot und des Urgrün treten erhebliche individuelle Differenzen zutage, welche im allgemeinen zweierlei Typen — Gelbsichtigkeit und Blausichtigkeit genannt — erkennen lassen. Auch für dasselbe Auge fällt die Bestimmung verschieden aus, je nach seinem jeweiligen Zustande, z. B. wenn es vorher längere Zeit dem Tageslichte ausgesetzt war oder dunkeladaptiert ist oder gar sich vorher für eine bestimmte Farbe „ermüdet“ hat. — Aber auch die Intensität des Lichtreizes selbst ist bei mischfarbig erscheinenden Lichtern (nicht so bei urfarbigen) mitbestimmend für den Farbenton. Je intensiver der Reiz, um so mehr nähert sich ein bisher rotgelber Farbenton dem Gelb, ein blaugrüner dem Blau — ungeachtet der gleichzeitigen Veränderung der Sättigung und Nuance (s. später).

Alle farbigen Eindrücke unseres Sehorganes lassen neben der farbigen noch eine farblose Komponente erkennen; sie haben zum mindesten das Eigengrau als Hintergrund, in der Regel besitzen sie allerdings eine andersartige, entweder hellere oder dunklere Graukomponente. Die Deutlichkeit des farbigen Anteils in der Gesamtempfindung $\left(\frac{F}{F+W+S} \right)$, beziehungsweise gegenüber dem farblos-grauen Anteile, bestimmt das, was wir „Sättigung“ nennen. Ganz falsch wäre es, dieselbe als Aus-

druck der Menge des einem farbigen Lichte beigemengten weißen Lichtes zu definieren. Zeigen doch auch die Eindrücke der physikalisch „einfachen“ oder „reinen“ Lichte eines Spektrums verschiedene Grade von Sättigung, speziell das reine Gelb und das grünliche Gelb eine sehr erhebliche Unsattheit oder Verunreinigung durch einen subjektiven farblosen Anteil. Sein Betrag variiert je nach der Intensität des Lichtes ¹⁾ und nach dem Zustande des Auges. Ein Gleiches gilt aber auch von der Art oder der Helligkeitsstufe des beigemengten Grau, welche jene Eigentümlichkeit eines farbigen Eindruckes bestimmt, die wir als „Nuance“ bezeichnen und durch das Verhältnis $W:S$ charakterisiert finden. Die Gesamthelligkeit eines farbigen Eindruckes ist hinwiederum abhängig vom Farbenton sowie von der Menge und der Art des beigemischten Grau, von der Sättigung und der Nuance; auf diesem indirekten Wege beeinflusst die Intensität eines farbig erscheinenden Lichtreizes die Helligkeit der ausgelösten Empfindung. Demgemäß sehen wir beispielsweise ein Spektrum, welches entweder durch Brechung, beziehungsweise Farbenzerstreuung mittels Prisma oder durch Beugung und Interferenz entworfen wird, in einer ganz charakteristischen Helligkeitsverteilung, die sich durch Bestimmung der jeweils gleich hell erschei-

¹⁾ Bei einem gegebenen Zustand des Auges erreicht die Sättigung bei einer bestimmten mittleren Intensität des Lichtreizes ein Optimum, während die Nuance bei wachsender Reizstärke aus dunkleren in immer hellere Qualitäten übergeht.

nenden Intensitätsstufen eines unzerlegten Vergleichslichtes charakterisieren, nicht eigentlich messen läßt (vgl. das oben S. 341, Anm., Bemerkte). Eine nach einer solchen Methode gewonnene Kurve ist in Fig. 4 dargestellt. (Zur Ermöglichung eines genauen Vergleiches muß die empirisch ermittelte Charakterisierungskurve auf den theoretischen Fall gleichmäßiger Energieverteilung im Spektrum umgerechnet werden; auch ist beim Dispersionspektrum die ungleichmäßige, d. h. gegen Violett zunehmende Verzerrung zu berücksichtigen.) — Nach all dem Gesagten kann man bei farbigen Eindrücken noch weniger als bei farblosen von einer mit der Reizstärke wachsenden „Empfindungsstärke“ sprechen, und doch geschieht dies immer wieder seitens solcher Darsteller, welche physikalische Reizlehre und physiologische Wirkungslehre vermengen, anstatt jeder zu geben, was ihr zugehört.

Die grundlegende Tatsache der subjektiven Grau-beimengung, wie sie schon durch die bloße Empfindungsanalyse zu erweisen ist, führt uns zu der Vorstellung, daß jedes uns farbig erscheinende Licht eine zweifache Wirkung auf das Auge ausübt, also neben dem farbigen noch einen farblosen Reizwert besitzt (E. Herings Lehre von der Doppelwirkung farbiger Lichter). Die Menge und Art des beigemengten Grau einer farbigen Empfindung kann allerdings nicht direkt bestimmt werden. Jedoch tritt das beigemengte Grau immer dann mehr oder weniger isoliert hervor, wenn wir sonst farbige Lichter farblos sehen. Dieses ist in unvollkomme-

ner Weise der Fall, wenn wir an kleinen farbigen Feldern sehr weit vorbeisehen, sie also in stark indirektem

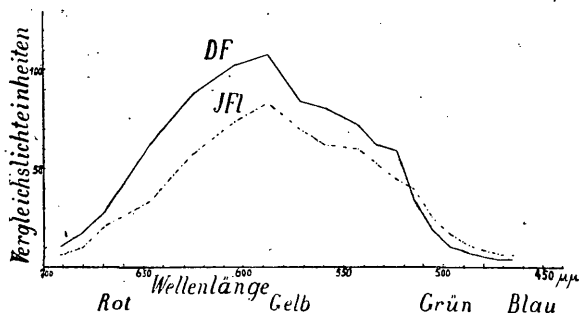


Fig. 4. Charakterisierungskurve der subjektiven Helligkeitsverteilung im Spektrum (Auerlichtdispersionsspektrum) für den Farbentüchtigen, — bei direkter Betrachtung und Farbigerscheinen (*DF*), bei stark indirekter Betrachtung und Farbloserscheinen (*JFl*).

(Nach A. v. Tschermak.)

Sehen beobachten (Bestimmung der sogenannten Peripheriewerte nach J. v. Kries).¹⁾ Dann gewinnt beispielsweise das Spektrum eine in Fig. 4 charakterisierte

¹⁾ Beim Übergang von direkter zu fortschreitend indirekter Betrachtung überzeugen wir uns, daß die Erregbarkeit für alle Farben fortwährend abnimmt, für Rot und Grün jedoch erheblich rascher als für Gelb und Blau. Demgemäß sehen wir dabei eine direkt gelbrot erscheinende Blüte des Feldmohns oder ein zunächst gelbgrünes Blatt leuchtend gelb, bis schließlich jegliche Farbe unmerklich wird — sofern sie auf einer beschränkten Fläche dargeboten wird (relative Farbenblindheit im indirekten Sehen).

Helligkeitsverteilung,¹⁾ d. h. die langwelligen Lichter verlieren etwas, die kurzwelligen gewinnen etwas — verglichen mit unzerlegtem weißen Tageslicht, doch verbleibt das Helligkeitsmaximum im Gelb (A. v. Tschermak).²⁾

Hingegen verändern urfarbige Lichter nur ihre Sättigung, nicht aber ihren Farbenton.

¹⁾ Diese Kurve sowie die analogen weiteren Diagramme bedeuten nicht Maßkurven von Helligkeiten, sondern graphische Übersichten von physikalischen Reizstärken mit je gleichem physiologischen Helligkeitseffekt: sie sind Äquivalenzkurven eines abgestuften Vergleichslichtes und bieten nur physikalische Charakterisierungswerte für subjektive Gleichheit (vgl. das oben S. 341 Bemerkte). — Die Bezeichnung gewisser auf ähnlichem Wege gewonnener Kurven als „Elementärfempfindungskurven im Spektrum“ ist unzutreffend und irreführend. Tatsächlich handelt es sich auch hier bloß um eine graphische Darstellung der mit den einzelnen Spektrallichtern wirkungsgleichen (und zwar nur in bezug auf Farbenton, nicht auf Sättigung und Nuance wirkungsgleichen!) Anteilen von drei Strahlungen, welche auf Grund einer Dreikomponententheorie des Farbensehens als „fundamental“ betrachtet werden. Auch hier werden physikalische Intensitäten gemessen und dargestellt, beziehungsweise zu einer bloß indirekten Charakterisierung von physiologischen Erregungen oder von Empfindungen benützt.

²⁾ Zur Erklärung dieses Verhaltens kommt einerseits der Umstand in Betracht, daß sich im Helladaptationszustande die Weißreizwerte der verschiedenen Lichtarten im indirekten Sehen in gewissem Betrage ungleichmäßig ändern (regionale Verschiedenheit der Weißvalenzen im Hellauge nach A. v. Tschermak); andererseits scheint das Unmerk-

Reinlich, aber in gleichzeitigem Vereine treten die farblosen Anteile dann hervor, wenn wir zwei oder mehr Lichter von geeigneter Art in einem solchen Stärkeverhältnis „mischen“, d. h. gleichzeitig oder in raschem Wechsel einwirken lassen, daß die Lichter gerade komplementär sind — besser gesagt, daß sich die farbigen Wirkungen gerade aufheben und die Mischung daher farblos erscheint. In diesem Falle erfolgt bei physikalischer Addition der Reize eine physiologische Subtraktion der gegenfarbigen Wirkungskomponenten und eine physiologische Addition der farblosen.

Völlig rein und isoliert tritt aber der farblose Effekt sonst farbiger Lichtreize in Erscheinung, wenn das Auge durch längerdauernden Lichtabschluß dunkeladaptiert, d. h. zwar seine Weißerregbarkeit, nicht aber seine farbige Erregbarkeit hochgradig gesteigert ist, und wenn die Stärke der Lichtreize ein gewisses Maß nicht überschreitet. Es sind damit die Bedingungen eines Sehens wie in der Dämmerung bezeichnet, wenn eben „alle Katzen grau sind“. Dann erscheint das Spektrum wie ein farbloses Band von abgestufter Helligkeit, am hellsten in der sonst gelbgrünen Region. Natürlich erscheinen dann alle Spektrallichter absolut heller als sonst bei derselben physikalischen Intensität, jedoch betrifft der Helligkeitszuwachs unvergleichlich mehr die kurzwelligen

lichwerden, beziehungsweise der Wegfall der Rot- und Gelbkomponente einen verdunkelnden, der Grün- und Blaukomponente einen erhellenden Einfluß zu haben (sogenannte spezifische Helligkeit der Farben — F. Hillebrand).

Lichter als die langwelligen. Erschien beispielsweise beim Tagesssehen ein bestimmtes Rot heller als ein Blau, so ist beim Dämmerungssehen (unter Minderung der

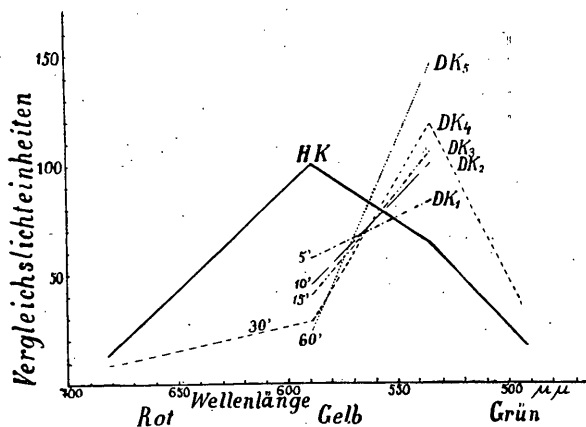


Fig. 5. Charakterisierung der fortschreitenden Änderung der subjektiven Helligkeitsverteilung an vier Stellen des Spektrums (Auerlichtdispersionsspektrum) für den Farbentüchtigen nach Lichtabschluß von verschiedener Dauer und bei mäßig indirekter Betrachtung.

(Nach A. v. Tschermak.)

Lichtstärke) das erstere förmlich schwarz gegenüber dem hellen Grau des letzteren (Purkinjesches Phänomen). Im Spektrum verschiebt sich — und zwar auch bei dauerndem Farblossehen — das Helligkeitsmaximum vom Gelb (in der Helladaptationskurve *HK*) nach dem Gelbgrün,¹⁾ ein Vorgang, der schon nach 5 Minuten

¹⁾ Diese Lage des Maximums gilt für die im Spektrum tatsächlich gegebene ungleichmäßige Energieverteilung.

Dauer des Lichtabschlusses bemerkbar ist (in DK_1) und durch etwa 1 Stunde fortschreitet (bis DK_5 in Fig. 5). Die Kurven in Fig. 6 charakterisieren diese Verschiebung

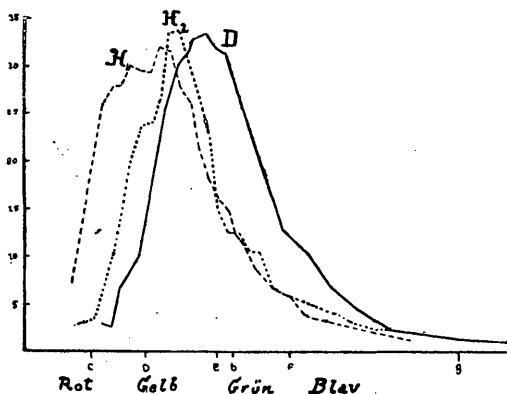


Fig. 6. Charakterisierung der subjektiven Helligkeitsverteilung im Spektrum (Gaslichtdispersionsspektrum) für den helladaptierten Farbentüchtigen (H_1 — — —), für den helladaptierten Rotgrünblinden vom Daltonschen Typus (sogen. Rotblinden oder Protanopen, Kurve H_2 ), für den maximal dunkeladaptierten Farbentüchtigen (Kurve der sogen. Dämmerungswerte D ———).

(Nach F. Hillebrand.)

der relativen Helligkeiten im Spektrum (des Gaslichtes), und zwar von der Form H_1 im helladaptierten Zustand zur Form D bei Dunkeladaptation oder sogenanntem

lung, bei Umrechnung auf gleichmäßige Energieverteilung (vgl. S. 354) rückt das Maximum gegen das Urgrün zu.

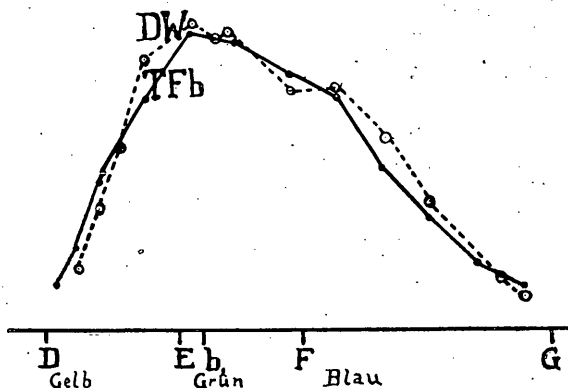


Fig. 7 a. Charakterisierung der subjektiven Helligkeitsverteilung im Spektrum (Auerlichtdispersionsspektrum) für den maximal dunkeladaptierten, farblossehenden Farbetüchtigen (Kurve der sogenannten Dämmerungswerte, — — — mit *DW* bezeichnet) und für den typischen Totalfarbenblinden, gleichgültig ob hell- oder dunkeladaptiert, — mit *TFb* bezeichnet.

(Nach E. Hering.)

Dämmerungssehen. Die Form H_2 endlich gibt zum Vergleich die Hellkurve für einen Menschen, welcher der Rotgrünerregbarkeit entbehrt, und zwar ein Rotgrünblinder des zuerst von Dalton beschriebenen Typus¹⁾ ist; seine Hellkurve (H_2) nimmt eine Mittelstellung ein zwi-

¹⁾ Derselbe wird auch als sogenannt rotblind (mit verkürztem Spektrum) oder als Protanop (nach J. v. Kries) dem sogenannt grünblinden oder deuteranopen Typus — mit einer Hellkurve ähnlich jener des normalen Farben-

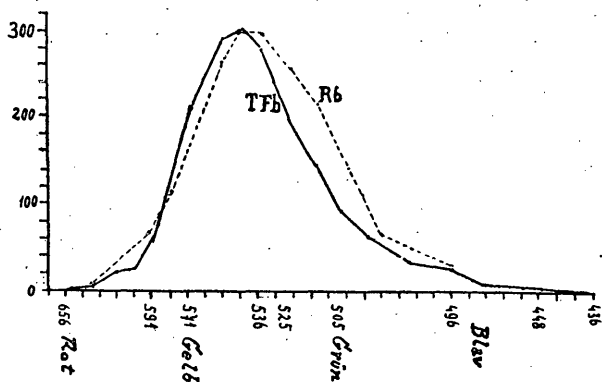


Fig. 7 b. Charakterisierung der subjektiven Helligkeitsverteilung im Spektrum (Gaslichtdispersionspektrum) für den typischen Totalfarbenblinden, gleichgültig ob hell- oder dunkeladaptiert (— mit *TFb* bezeichnet) und für den maximal dunkeladaptierten, farblossehenden Rotgrünblinden vom Daltonschen Typus (sogen. Rotblinden oder Protanopen, mit — — — bezeichnet.)

(Nach J. v. Kries.)

schen Hell- und Dunkelkurve des Farbentüchtigen (H_1 mit dem Maximum im schwach grünlichen Gelb bei ca. $570 \mu\mu$ gegenüber H_2 mit ca. $545 \mu\mu$ und D mit ca. $526 \mu\mu$). Seine Dunkelkurve (*Rb* in Fig. 7 b) gleicht hingegen im wesentlichen der Kurve D des normalen Farbentüchtigen. Andererseits stimmt die Dunkelkurve des Farbentüchtigen

tüchtigen — gegenübergestellt. Eine völlig befriedigende Erklärung dieses Typenunterschiedes der Rotgrünblinden ist meines Erachtens noch nicht gelungen.

(*DW*) im wesentlichen mit der für Hell- wie Dunkeladaptation gleichmäßig geltenden Helligkeitskurve des typischen, von Geburt aus total Farbenblinden (*TFb*) überein, wie dies Fig. 7 a graphisch belegt. Analoges gilt für den Vergleich des letzteren (*TFb*) mit einem dunkeladaptierten sogenannten Rotblinden (*Rb* in Fig. 7 b). Im Dämmerungssehen begegnen sich somit alle Menschen, gleichgültig ob sie im Hellzustande farhentüchtig oder farbenblind sind. Der Farhentüchtige kann sich also willkürlich in die Empfindungswelt des total Farbenblinden versetzen, der alles nur „Grau in Grau“ sieht.

Allerdings treten beim Dämmerungssehen nur die eben für den sogenannten Dunkelzustand geltenden Weißreizwerte in Erscheinung. Beim Dämmerungssehen kommen nämlich nicht bloß die farbigen Komponenten, praktisch gesprochen, in Wegfall, indem die Weißerregbarkeit stark ansteigt und die Reizschwellen für alle Lichter herabgehen (und zwar unter der Erscheinung eines farblosen Schwellenbereiches oder Intervalles). Es erfolgt vielmehr zugleich auch eine relative Änderung der Weißreizwerte selbst. Daß die für das Dämmerungssehen leicht und reinlich feststellbaren Werte nicht auch für den Hellzustand gelten,¹⁾ wissen wir aus besonderen

¹⁾ Hiefür spricht auch der Umstand, daß es Fälle von erworbener, anscheinend vollständiger Farbenblindheit zu geben scheint, für welche im Hellzustande eine andere Weißkurve gilt als im Dunkelzustande, und zwar im ersteren Falle eine solche, wie sie etwa der Helligkeitsverteilung in dem seitens des farhentüchtigen Hellauges indirekt und

Versuchen (Abhängigkeit farbloser Gleichungen, z. B. Rot + Grün = Gelb + Blau vom Adaptationszustande, nicht von der Lichtstärke an sich — A. v. Tschermak). Doch vermögen wir die Weißreizwerte der einzelnen Lichter im Hellzustande nicht ganz reinlich zu bestimmen. Aber wir können sagen, daß die Hellkurve sicher im langwelligen Teile des Spektrums verhältnismäßig höher, im kurzwelligen Teile verhältnismäßig tiefer verläuft als die Dunkelkurve (Lehre von der adaptativen Änderung der Weißvalenzen nach A. v. Tschermak). Eine schematische Darstellung dieses Verhaltens sowie der farbigen Reizwerte im Spektrum für das farbentüchtige Hellauge gibt die folgende Figur, in welcher zugleich die drei urfarbigen Stellen oder Kardinalpunkte des Spektrums (Urgelb bei ca. 570, Urgrün bei ca. 500, Urblau bei ca. 470, nach C. Hess — Urrot fehlt, vgl. oben S. 351) bezeichnet sind (vgl. Fig. 8). Zudem ist die Verteilung der farbigen Reizwerte für den Rotgrünblinden sowie für den Blaugelbblinden und der farblosen Reizwerte für den typischen Totalfarbenblinden dargestellt. Es ist danach

farblos gesehenen Spektrum entspricht (vgl. oben, *JFl* in Fig. 4). Die Ursache dafür, daß die Helligkeitsverteilung für den typischen Totalfarbblinden (ähnlich für den Daltonisten) in ganz charakteristischer Weise von jener für den Farbentüchtigen abweicht, ist keineswegs bloß darin gelegen, daß im ersteren Falle die farbigen Komponenten fehlen (bezüglich ihres Einflusses auf die Helligkeit vgl. S. 353 und Anm. 2 auf S. 356), sondern ist zweifellos auch durch die verschiedene Form der Weißkurve (vgl. Fig. 8) gegeben (A. v. Tschermak).

ohne weiteres verständlich, daß der Rotgrünblinde nicht etwa für sogenannt rotes oder grünes Licht einfach blind ist, wohl aber ein gelbliches Rot, z. B. reife Erdbeeren, als Gelb, ein gelbliches Grün, z. B. das Erdbeerlaub, gleichfalls als Gelb sieht, daher beim Aufsuchen der Früchte versagt, wenn ihm nicht Unterschiede an Sättigung und Nuance zu Hilfe kommen. Weiter kann hier auf die interessante und viel, oft aber recht falsch bearbeitete Frage der Farbenblindheit des Menschen nicht eingegangen werden.

All das, was wir etwas weitläufig über den Farbensinn des Menschen bemerkt haben, benötigen wir aber, um eine solide Grundlage für die Entscheidung der Frage zu gewinnen, ob auch die Tiere Farben sehen, und zwar welche. Da, wie gesagt, jedes Licht, welches dem normalen farbentüchtigen Menschen farbig erscheint, eine doppelte Wirkung auf dessen Auge ausübt, nämlich eine farbige und eine farblose, muß bei jeder Tierart — ebenso wie bei Menschen, deren Farbentüchtigkeit zweifelhaft ist — erst festgestellt werden, ob ein bestimmtes Licht nur durch seinen Weißwert oder auch durch einen farbigen Reizwert wirkt. Schon aus dem bereits Gesagten lassen sich die Kriterien ableiten, welche für eine experimentelle Prüfung und für die kritische Auslegung ihrer Resultate in Betracht kommen. Die wichtigsten Gesichtspunkte der Untersuchung sind: angenäherte Feststellung der für das Tier geltenden Helligkeitsverteilung im Spektrum, ferner vergleichende Prüfung des Verhaltens gegenüber farbigen und farblosen Reizen,

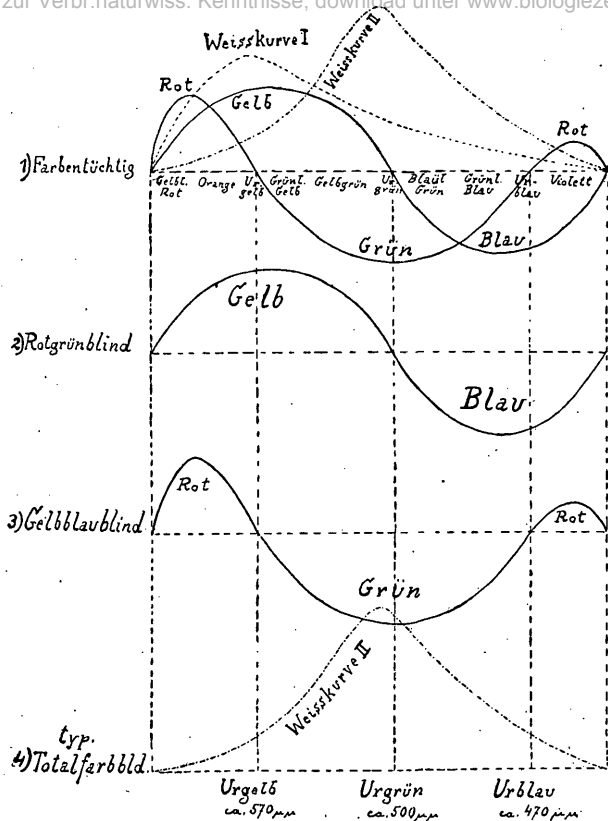


Fig. 8. Schema der Verteilung der relativen Reizwerte oder Valenzen der einzelnen Lichter im Spektrum:

1. für den Farbtüchtigen, für welchen bei Helladaptation die Weisskurve I (d. h. Kurve der Weissreizwerte), bei maximaler Dunkeladaptation ausschließlich die Weisskurve II gilt,

2. für den Rotgrünblinden (mit bloßer Angabe der farbigen Reizwerte, nicht auch der Weissreizwerte),

3. für den Gelbblaublinden (ebenso),

4. für den typischen Totalfarbenblinden, für welchen unabhängig vom Adaptationszustande dauernd Weisskurve II gilt.

(Kurven der farbigen Valenzen nach E. Hering, Weisskurven nach A. v. Tschermak.)

deren Helligkeitswert für bestimmte Bedingungen (Hellsehen, Dämmerungssehen, Farbenblindheit) als angenehert gleich anzusehen ist (Herstellung sogenannter optischer Gleichungen), endlich, soweit möglich, Prüfung des Unterscheidungsvermögens an für den Menschen ähnlichen oder verschiedenen Farbtönen, Sättigungsstufen und Nuancen. Am entscheidensten ist stets die vergleichende Prüfung des Verhaltens gegenüber sogen. farbigen und farblosen Reizen, welche für den Menschen unter bestimmten Bedingungen denselben farblosen Reizwert besitzen. Auf diesen Grundlagen hat in neuerer Zeit speziell C. Hess eine Reihe exakter Untersuchungsmethoden ausgearbeitet und damit hochwichtige Resultate bezüglich des Licht- und Farbensinnes der Tiere erzielt.

Für die Säuger ist es nach dem Ergebnis der verschiedenen Verfahren nicht zu bezweifeln, daß ihnen ein Farbensinn zukommt, welcher jenem des Menschen ganz analog ist. Allerdings müssen sie im allgemeinen erst zur vollen Auswertung dieser Naturanlage erzogen werden. Unter gewöhnlichen Bedingungen machen sie davon einen höchstens sehr rohen Gebrauch — eine Tatsache, welche so gut wie für alle Sinne des Menschen und des Tieres gilt, die viel mehr zu leisten vermögen als das, wozu sie für gewöhnlich beansprucht und ausgewertet werden. Nebenbei bemerkt ist dies ein Grund, warum mir die Vorstellung einer allmählichen Entwicklung der Sinneswerkzeuge nach dem Bedürfnis- und Gebrauchsgrade nicht annehmbar erscheint.

So kann ein Affe es lernen, unter verschiedenen Gläsern das rote herauszufinden, in welches allein man regelmäßig Futter hineingibt. Einen Pudel kann man auf Apportieren von Kugeln oder Stäben von bestimmter, mit Namen benannter Farbe abrichten. Ein solcher lernte auf Kommando „Such rot“ oder blau oder grün aus einer großen Anzahl von farbigen Proben von verschiedener Sättigung und Nuance die feuer- oder scharlachroten, dann die erdbeer-, karmesin- oder selbst dunkelroten, endlich zögernd noch leuchtendes Orange zusammenzusuchen. Ein anderer Hund lernte Farbe von gleich hellem Grau zu unterscheiden. Nicht minder lehrreich sind die Ergebnisse der Dressur auf Fressen nur bei bestimmten Farbreizen. Richtet man einen Hund auf Erscheinen von Blau als Fresssignal ab, so beginnt er fast nie bei Vorzeigen von Rot zu speicheln — als Zeichen der Futtererwartung —, regelmäßig aber bei Vorzeigen von Blau, mitunter bei Grün (J. P. Pawlows Methode der bedingten Reflexe). Aber auch andere Ausdrucksformen der psychischen Erregung, welche durch die Dressur an bestimmte Sinneseindrücke geknüpft wird, können zur indirekten Prüfung des Farbensinnes verwendet werden: so die charakteristische Veränderung der Atmung beim Frosch auf bestimmte Gesichtseindrücke (Bábák).

Nach dem Grade der Verengerung der Pupille bei verschiedenfarbiger Belichtung — wonach beim Menschen eine verschiedene Helligkeitsverteilung für das Hellauge und für das Dunkelauge zu erschließen ist (M. Sachs) —

ist auch für die Katze ein ähnliches Sehen zu vermuten wie beim Menschen, mag sie auch dauernd gegen kurzwelliges Licht empfindlicher sein.

Vögel und Reptilien verhalten sich wie ein durch ein orangefarbenes Glas sehender Mensch, da sie rote und orangefarbene Ölkugeln in ihrer Netzhaut eingelagert haben. Das Spektrum ist für Vögel, noch mehr für Schildkröten am blauen Ende verkürzt. Vögel lassen dementsprechend beim Picken im Blaugrün, Blau und Violett aufgelegte Reiskörner liegen (vgl. Fig. 9 auf Tafel I), sonst aber scheinen sie einen analogen Licht- und Farbensinn zu besitzen wie der Mensch. Dafür spricht auch die Beobachtung, daß das gelbe bis grüne Licht die stärkste verengernde Wirkung auf das dunkeladaptierte Auge der Tagvögel besitzt; bei fortschreitender Dunkeladaptation gewinnen auch hier die kurzwelligen Lichter an pupillomotorischem Reizwert, im Hellzustand reagiert die Pupille vieler Vögel (mit deutlicher Ausnahme der Gans) überhaupt nicht. Auch für das Vogelauge besteht demgemäß das Purkinjesche Phänomen (Révész und Katz — vgl. S. 358). Für das Dunkelauge von Nachtvögeln liegt das Maximum der Wirkung im Grün, rückt aber bei Vorsetzen eines orangefarbenen Glases ins Gelb. Ob die zu scharfem Dämmerungssehen veranlagten Nachtvögel total farbenblind sind, muß dahingestellt bleiben. Jedenfalls kann von dem angeblichen Schlechtersehen oder einer merklichen Blendung der Nachtvögel bei starker Beleuchtung nach genauen Versuchen keine Rede sein (C. Hess).

Die Amphibien (Molche, Kröten, Frösche) lassen ein Sehen des Spektrums in derselben Ausdehnung wie der Mensch erkennen, ebenso eine Verkürzung des roten Endes und eine Verschiebung des Helligkeitsmaximums vom Gelb nach dem Gelbgrün (nahe $535 \mu\mu$) bei Dunkeladaptation und geringer Lichtstärke. Analog verhalten sich die bioelektrischen Spannungsänderungen am ausgeschnittenen Auge (W. Nagel und F. Himstedt).

Während die bisher betrachtete Gruppe von Tieren — also Säuger, Vögel, Reptilien und Amphibien — ein dem menschlichen Sehen wesentlich gleiches oder ähnliches Verhalten aufweisen, hört mit den Fischen diese Analogie auf und diese Abweichung scheint weiter durch die ganze Reihe der Wirbellosen fortzubestehen (C. Hess).

Sowohl bei der Prüfung der Fische mit farbig oder entsprechend farblos gehaltenem Futter als bei der Untersuchung auf Verteilung der Tiere in einem Spektrum oder in einer farbigen und einer farblosen Hälfte eines Troges hat stets das rote Spektrumende keine andere Wirkung als das Dunkel, das Grün eine erheblich stärkere als das Gelb. Zeigt man jungen Fischen, welche immer die hellste Stelle des Bassins aufsuchen, eine Lampe in den verschiedenen Farben des Spektrums, so eilen sie auf das Grün als das für sie verhältnismäßig hellste Licht los. Entwirft man ein ganzes Spektrum in einem mit Fischbrut gefüllten Troge, so verteilen sich die kleinen Fische am dichtesten im Gelbgrün, weniger im Blau, am wenigsten im Rot (vgl. Fig. 10). Bei Hell-

wie bei Dunkelzustand ergab sich dasselbe Verhalten trotz des sehr erheblichen Anwachsens der Lichtempfindlichkeit im letzteren Falle (vgl. oben S. 350). Farbige Köderobjekte bleiben demgemäß vor einem Hintergrunde unbemerkt, welcher einen solchen Helligkeitswert besitzt, daß für das dunkeladaptierte farhentüchtige wie farben-

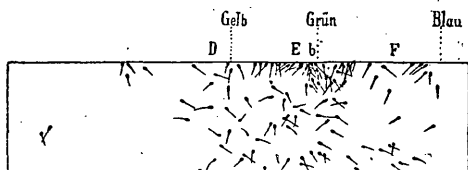


Fig. 10. Verteilung von Jungfischen (Atherinen) in einem von den einzelnen Lichtern des Spektrums (elektrisches Bogenlicht oder Nernstlicht) durchstrahlten Glastroge: maximale Ansammlung im Gelbgrün bis Grün.

(Nach C. Hess.)

blinde Auge scheinbare Gleichheit von Köder und Grund besteht. Die bisher genau untersuchten Fischarten zeigen also ein ganz ähnliches Verhalten bezüglich der Reizwerte verschiedenartiger Lichter (vgl. die graphische Darstellung in Fig. 11 nach Gleichungen zwischen den einzelnen Strahlungen des Spektrums und farblosem Vergleichslicht) wie der typische, von Geburt aus total farbenblinde Mensch oder wie der farhentüchtige beim sogenannten Dämmerungssehen. Angesichts dieser Übereinstimmung ist es das Wahrscheinlichste, daß die Fische — ebenso die gesamten gleich zu erwähnenden Wirbellosen — eines Farbensinnes

völlig entbehren und nur über einen mehr oder weniger fein abgestuften Weiß-Schwarzsinn oder Lichtsinn verfügen (C. Hess). Die Beobachtung über Farbenanpassung von Fischen sowie über die Schutz- und Schmuckfärbung gewisser Fische

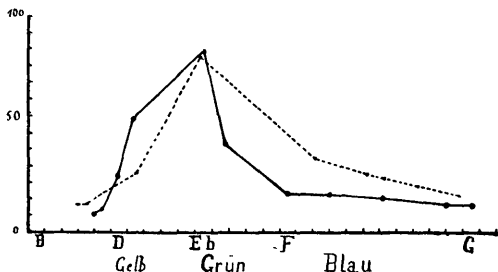


Fig. 11. Charakterisierung der subjektiven Helligkeitsverteilung im Spektrum des Nernstlichtes für das Fischauge, gleichgültig ob hell- oder dunkeladaptiert, ermittelt durch Herstellung von optischen Gleichungen zwischen den homogenen Strahlungen und unzerlegtem Nernstlicht nach zwei Methoden (I mit — bezeichnet, II mit --- bezeichnet).

(Nach C. Hess.)

(K. v. Frisch) vermögen, bisher wenigstens, diesen Schluß nicht zu entkräften (vgl. zudem das gleich weiter unten Bemerkte).

Die oben geschilderte Veranlagung des Fischauges trägt dem Umstande Rechnung, daß nur die grünen und blauen Strahlungen des Tageslichtes in größere Wassertiefen vordringen. Noch tiefer herrscht allerdings volles Dunkel, in welches nur das selbsterzeugte Licht zahl-

reicher Lebewesen der Tiefsee — wie Leuchtfische, gewisse Quallen und Urtierchen — hineinleuchtet.

Unter den Wirbellosen wurden bereits bei 20 Vertretern aus den Gruppen der Krebse, der Insekten (Raupen, Fliegen, Käfer, Bienen, Ameisen), der Kopffüßler, der Muscheln, der Würmer genaue Untersuchungen angestellt, welche eine wesentliche Analogie zum Fischeuge und damit zum farblossehenden, dunkeladaptierten, beziehungsweise total farbenblinden Menschen ergaben (C. Hess). Man sieht beispielsweise Marienkäfer, ebenso Raupen einerseits aus dem Rot und Rotgelb, andererseits aus dem Violett und Blau nach dem Grün zu laufen. Ein ganz übereinstimmendes Verhalten zeigen kleine Seewasserkrebse (*Atylus*, *Podopsis*), endlich auch Embryonen von Kopffüßlern (*Loligo*). Auch der berühmte Vertreter der fischähnlichen Röhrenherztier, der *Amphioxus*, zeigte die stärksten Bewegungen bei Bestrahlung mit gelbgrünem oder grünem Lichte. Endlich konnte an augenlosen Muscheln die stärkste Wirkung auf die lichtempfindlichen Siphonen für Grün erwiesen werden (vgl. Fig. 12 auf Tafel I). — Umgekehrt schwimmen bei Wahlversuchen die das Dunkle aufsuchenden Wasserflöhe (Daphnien) immer zu der Bassinseite, welche für den total farbenblinden Menschen die dunklere ist. Das charakteristische Verhalten der Pupille von Kopffüßlern bei verschiedenfarbiger Belichtung (Maximalwirkung im Gelbgrün) sei durch Fig. 13 auf Tafel I veranschaulicht.

Gerade bei den blütenbesuchenden Insekten ist gewiß der Schluß auf totale Farbenblindheit ein zunächst

wenig zusagender. Doch hat schon Plateau nach mehr wie zehnjährigem Studium — im Gegensatze zu Sprengel u. a. — eine wesentliche Bedeutung der Blütenfärbung für den Insektenbesuch bestritten und dem Geruchsinn der Insekten die Hauptrolle zugeschrieben. Auch ist an der charakteristischen Reizwertverteilung im Spektrum mit einem Minimum im Rot, einem Maximum im Gelbgrün bis Grün selbst für vorher längere Zeit in hellem Tageslicht gehaltene Insekten nicht zu zweifeln.¹⁾ — Rückblickend können wir sagen: erst die Erkenntnis,

¹⁾ Der mögliche Einwand, daß die untersuchten Tiere eine überaus rasche und ausgiebige Dunkeladaptation besitzen (wie ich sie einmal tatsächlich an einem zunächst für farbenblind gehaltenen Menschen beobachtete), daher bei jenem Versuche sich analog verhalten wie der normale Mensch erst nach längerem Lichtabschlusse, entbehrt jeder Begründung. Auch für die Behauptung, daß die Bienen — ähnlich gewisse Fische — doch einen auf einen gewissen Farbensinn hinweisenden Unterschied machen zwischen farbigem und farblosem Licht von gleichem Reizwert, fehlt es an stichhaltigen Beweisgründen; sind doch gerade an Bienen auch die neuesten Dressurversuche von C. Hess, bei denen verschiedene mögliche Fehlerquellen, speziell in Form von Geruchsreizen der Prüfobjekte ausgeschlossen waren, völlig negativ ausgefallen. Es fehlt sonach jeder stichhaltige Beweis dafür, daß etwa für gewisse Tiere, speziell für Bienen und Wasserflöhe, eine Helligkeitsverteilung im Spektrum gälte wie für den rotgrünblinden Menschen vom Dalton'schen Typus, welche zwischen der Hellkurve des Farbentüchtigen und der Kurve beim Farblossehen steht (s. oben Fig. 6, vgl. jedoch die deutlich ab-

daß die sogenannten farbigen Lichter neben einem farbigen noch einen farblosen Reizwert besitzen (E. Hering), ermöglicht uns das Verständnis für das Sehen jener Tiere, bei denen allem Anscheine nach nur der farblose Reizwert allein zur Geltung kommt -- nämlich der Fische und der ganzen Wirbellosen.

Bezüglich der Frage nach der Art des Zustandekommens der Reizung der Netzhaut durch Licht sei hier kurz bemerkt, daß die Annahme besonderer lichtempfindlicher Stoffe, sogenannter Sehstoffe, deren photische Umsetzungsprodukte chemische Reize für die nervösen Aufnahmeorgane der Sehleitung bilden, die größte Wahrscheinlichkeit besitzt (photochemische Theorie des Sehens von W. Kühne). Allerdings ist es noch nicht ausreichend bewiesen, daß der lichtempfindliche rote Farbstoff oder Sehpurpur, welcher sich bei Lichtabschluß in den Außengliedern der Netzhautstäbchen bis zur deutlichen Sichtbarkeit ansammelt, ein solcher photochemischer Reizvermittler ist. Immerhin spricht die weitgehende Übereinstimmung, welche zwischen seiner spektralen Absorptions- oder Bleichungskurve (*BIW*) und der Dunkel-Weißkurve (*DW*) besteht (vgl. Fig. 14), für seine Beteiligung an der Vermittlung der Weißerregung im Dunkelauge, beziehungsweise beim sogenannten Dämmerungssehen. Allerdings darf aus dieser Möglichkeit

weichende Kurve für das Fischeauge Fig. 11), und daß diese Tiere zwar rotgrünblind wären, jedoch Gelbblausinn besäßen (K. v. Frisch).

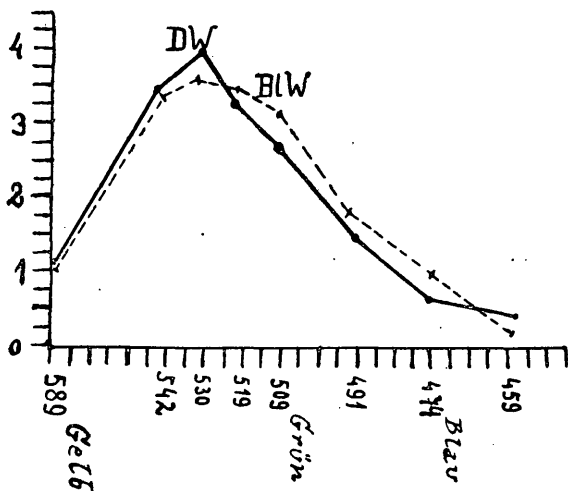


Fig. 14. Charakterisierungskurve der subjektiven Helligkeitsverteilung im Dispersionsspektrum des Nernstlichtes für den maximal dunkeladaptierten, farblossehenden Farberblindeten (Kurve der sog. Dämmerungswerte, — mit *DW* bezeichnet) und Kurve der Absorptions-, bzw. Bleichungswerte des Sehpurpurs (--- mit *BLW* bezeichnet).

(Nach Trendelenburg.)

keineswegs schon mit Bestimmtheit die Vorstellung abgeleitet werden, daß nur die eine Art der Aufnahmeapparate in der Netzhaut, nämlich die Stäbchen die Träger des Dämmerungssehens seien (wie Max Schultze, H. Parinaud und ihnen folgend A. König, J. v. Kries und deren Schüler — und zwar letztere Autoren unter Annahme eines einkomponentigen Weißprozesses für

die Stäbchen, eines dreikomponentigen Weißprozesses sowie Farbenprozesses für die Zapfen, endlich auch O. Lummer meinen). Einerseits entbehrt nämlich die stäbchenfreie, ausschließlich Zapfen führende Netzhautmitte des Menschen keineswegs einer gewissen, wenn auch nicht erheblichen Dunkeladaptation, andererseits besitzen zwar gewisse Dunkeltiere, z. B. die gewöhnliche Fledermaus, der Maulwurf, die Maus, ausschließlich Stäbchen, gewisse Lichttiere, z. B. Eidechsen, Schlangen, nur Zapfen, demgegenüber lassen aber die Schildkröten eine vorzügliche Dunkeladaptation erkennen, ohne überhaupt Stäbchen oder einen merklichen Sehpurpurgelhalt (ebenso fehlend bei gewissen Nachttieren, z. B. *Vespertilio serotinus*, *Caprimulgus*) in ihrer Netzhaut aufzuweisen. Endlich bieten auch die zwar nicht erheblichen, so doch sicher feststellbaren Verschiedenheiten der Dunkel-Weißkurven für Farbentüchtigte untereinander, aber auch die relativ kleinen Verschiedenheiten gegenüber den typischen, von Geburt aus total Farbenblinden eine gewisse Schwierigkeit für die Vorstellung, daß hier durchwegs nur ein und derselbe Sehstoff von einem, wie es scheint, bei allen Wirbeltieren bis auf die Fische gleichen Absorptionsvermögen (Maximum bei 500 $\mu\mu$, für den Fischsehpurpur bei 540 $\mu\mu$) in Betracht komme.

— Nach dem hier kurz Bemerkten hat man heute noch keine Berechtigung, über die Bedeutung der Gliederung des Aufnahmeapparates in Stäbchen und Zapfen etwas Bestimmtes auszusagen. Möglich, aber durchaus nicht erwiesen, ist es ja, daß die Stäbchen total farben-

blind, die Zapfen farbentüchtig sind; jedenfalls ist den letzteren ein Adaptationsvermögen nicht abzusprechen und keine andersartige, etwa dreikomponentige Art von Weißerregung zuzuschreiben als den Stäbchen. — Die Vorstellung photochemischer Reizvermittler oder Absorptionsstoffe, welche dem nervösen Sehapparate vorgeschaltet sind, bedarf noch des Ausbaues. So manche Anomalien des Farbensinnes dürften auf eine Störung in jener Einrichtung zu beziehen sein. Daß an der Vermittlung der Weißerregung wenigstens zwei Sehstoffe beteiligt sind, ist schon aus der Verschiedenheit der Weißkurve im Hell- und im Dunkelzustande zu erschließen. Auch läßt sich folgern, daß die Absorptionskurven der Sehstoffe für die verschiedenfarbigen Erregungen teilweise übereinandergreifen, da die Lage der drei Kardinalpunkte im Spektrum eine veränderliche ist (A. v. Tschermak).

III. Verhalten des optischen Raumsinnes der Tiere verglichen mit jenem des Menschen.

Hat sich der Grundsatz, den Menschen zum Ausgangspunkt zu wählen bezüglich des Licht- und Farbensinnes, wie wir uns überzeugen konnten, aufs beste bewährt, so gewinnt er noch an Bedeutung auf dem Gebiete des optischen Raumsinnes.

Außer der als weiß, schwarz oder farbig bezeichneten Qualität zeigen unsere Gesichtsempfindungen noch die Besonderheit, daß sie uns außerhalb unseres Leibes

in bestimmter Anordnung zueinander und zu uns selbst erscheinen, also in bestimmten Richtungen, Entfernungen und Größen. Wir sprechen daher von einem optischen Raumsinne ebenso wie von einem Licht- und Farbsinne. Eine örtlich-räumliche Qualität ist jeder unserer Gesichtsempfindungen eigen; auch das bei Lichtabschluß merkliche Eigengrau erscheint „vor uns“, während wir „hinter uns“ nichts sehen. All unser Sehen ist ein lokalisiertes.

Von dem hier vertretenen subjektivistischen Standpunkte aus betrachtet, ist, wie eingangs betont wurde, der sogenannte „wirkliche Ort“ eines Außendinges, seine geometrisch bestimmte Lage zu unseren Augen etwas ganz anderes als die Ortsempfindung. Auch hier handelt es sich nicht um ein eigentliches Erkennen und Wahrnehmen äußerer Verhältnisse, sondern um ein Reagieren besonderer Art. Wir können meines Erachtens auch nicht annehmen, daß ein Hinausverlegen der Lichtempfindung in den Außenraum längs irgendwelcher Konstruktionslinien erfolge, wobei die Erfahrung die entscheidende Rolle spiele (empiristische Projektionstheorie). Wir vertreten und erweisen vielmehr die in ihrer neueren Form wesentlich von E. Hering begründete Vorstellung, daß den verschiedenen Nervelementen unserer Netzhaut, bzw. den nebeneinander geordneten Mosaikgliedern unseres Sehorgans eine besondere physiologische Raumfunktion, ein verschieden abgestuftes Lokalzeichen zukommt, das sich eben bei Erregung seines Trägers psychisch als Orts- oder Richtungsempfindung äußert. Das Lokalzeichen

hat wesentlich den Charakter eines angeborenen Ordnungswertes, während der hinzukommende, je nach Umständen wechselnde Maßwert durch Erfahrungsmotive erheblich mitbestimmt wird (A. v. Tschermak).

Die Vorbedingung für die Auswertung der Lokalzeichen zum Getrennt- und Nebeneinandererscheinen von Gesichtseindrücken ist aber die geordnete Beschränkung der von verschiedenen Lichtpunkten ins Auge gelangenden Reize, ihre Sonderung und Verteilung an verschiedenen veranlagte Nervelemente. Diese Reizverteilung wird im menschlichen Auge dadurch bewerkstelligt, daß ein verkleinertes umgekehrtes Bild der Außendinge in der nervösen Schicht des Augenhintergrundes erzeugt wird. Bildererzeugung bedeutet daher nichts anderes als Reizverteilung. Dieselbe erfolgt bekanntlich durch die Lichtbrechung an den gekrümmten Flächen der Hornhaut und an den je nach der Entfernung des betrachteten Gegenstandes akkommodativ variierten Flächen der Linse, wobei der Durchmesser der Pupille die Menge des nach der Netzhaut gelangenden Lichtes bestimmt, beziehungsweise reguliert und der schwarze Farbstoff der Aderhaut sowie die tieferen Teile das überschüssige, die Netzhaut durchdringende Licht aufnehmen. Die Tatsache, daß jeder Außenpunkt eine auf der Gegenseite gelegene Stelle der Netzhaut reizt, also Erzeugung eines umgekehrten Bildes stattfindet, sei durch folgende Zeichnung illustriert¹⁾ (vgl. Fig. 15).

¹⁾ Die Ermittlung der Bildpunkte mittels gewisser in Beziehung zu den Kardinalpunkten des optischen Systems

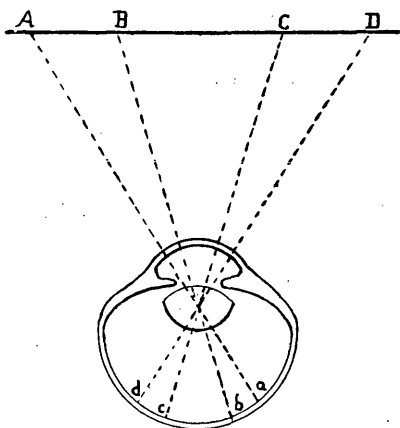


Fig. 15. Schema der Bilderzeugung, bezw. Reizverteilung im menschlichen Auge: durch die Lichtbrechung an den Trennungsf lächen der optischen Medien entsteht von der Punktreihe *ABCD* ein verkleinertes umgekehrtes Bild *dcba*.

(Eigene Zeichnung.)

Von diesem Verhalten kann man sich am einfachsten dadurch überzeugen, daß an einem des Pigments entbehrenden (sogenannt albinotischen) Augapfel eines Kaninchens, Meerschweinchens oder einer weißen Ratte

stehender Konstruktionslinien, speziell mittels einer solchen durch den sogenannten mittleren Knotenpunkt nach dem Vorgange von Listing bedeutet keineswegs eine Darstellung des tatsächlichen Ganges der Lichtstrahlen. Ebenso ist — wie dies in der schematischen Fig. 15 geschehen — diese Konstruktion für stärker (über 2° — Gaußsche Be-

das umgekehrte Netzhautbild eines Fensters durch die zarten Augenhäute durchscheint. Das Aufrechtsehen trotz des umgekehrten Bildes ist darauf zurückzuführen, daß von Geburt aus das Lokalzeichen Oben an die Nerven-elemente der unteren Netzhauthälfte, das Lokalzeichen Rechts an jene der linken Hälfte verteilt ist usw. Der Beweis für diese nativistische Auffassung wird durch die Feststellung geliefert, daß Blindgeborene den mechanischen Druck, welcher durch eine Spitze auf die untere Hälfte des Augapfels, beziehungsweise der Netzhaut, ausgeübt wird, ebenso mit dem optischen Eindruck Oben beantworten wie Sehende. Auch ist die Verteilung der Lokalzeichen in der Netzhaut keine absolut „richtige“; so entspricht die Trennungslinie zwischen rechts- und linksveranlagten Elementen, der sogenannte Längsmittelschnitt, meist nicht dem Lote, er weicht auch mitunter von einer Geraden ab. Auch liegen die Netzhaut-elemente, welche die Empfindung gleichen Abstandes vom fixierten Punkte vermitteln, nicht richtig, d. h. in gleicher Distanz von der Netzhautmitte, sondern gegen die Wange zu verhältnismäßig näher als gegen die Nase hin. Wir nehmen demgemäß beim Kundtschen Teilungsversuche mit einem Auge die innere, d. h. gegen die Nase zu gelegene „Hälfte“ einer zu halbierenden Strecke

dingung) gegen die Achse geneigte Strahlenbüschel eigentlich unzulässig; zu mindesten muß dann der mittlere Knotenpunkt als Perspektivitätszentrum für Objekt- und Bildraum längs der Axe fortschreitend nach hinten rückend angenommen werden.

kleiner als die äußere — ähnlich die obere kleiner als die untere, und ordnen Scheibchen nicht in einen richtigen Kreis, sondern in ein davon mehr oder minder abweichendes Rund.¹⁾ Die große Zahl dieser sogenannten Diskrepanzerscheinungen liefert ebensoviel Beweise für die nativistische Lokalzeichentheorie (A. v. Tschermak).

Die Übereinstimmung zwischen „wirklicher“ Anordnung und scheinbarer oder gesehener ist immerhin groß genug, um bei den verhältnismäßig geringen Ansprüchen des gewöhnlichen Sehens (vgl. das oben S. 366 Bemerkte) nicht zu stören. Auch ist zu bedenken, daß beim Zeigen oder Greifen nach einem gesehenen Objekt unter Leitung des Auges natürlich keine Disharmonie zutage treten kann, da eben der Eindruck des Zielobjektes und des damit zur Deckung gebrachten Fingers gleichrichtig oder gleichfalsch lokalisiert werden.

Das Einfachsehen mit beiden Augen zusammen ist in Verfolg der eben erhärteten Anschauung darauf zu beziehen, daß bestimmte Stellen der rechten und der linken Netzhaut, beziehungsweise der beiden Hälften des Sehorganes im Lokalzeichen übereinstimmen, gewissermaßen paarweise durch Nervenbögen von Geburt aus verbunden erscheinen. Diese als „korrespondierend“ be-

¹⁾ Das nicht ganz gleichmäßige Fortschreiten der Abstufung des Lokalzeichens in den einzelnen Radien der Netzhaut kann veranschaulicht werden durch das nicht ganz gleichmäßige Fortschreiten der Abstufung der Blüthenausbildung in den einzelnen Radien einer Korbblüte, beispielsweise einer Aster (A. v. Tschermak).

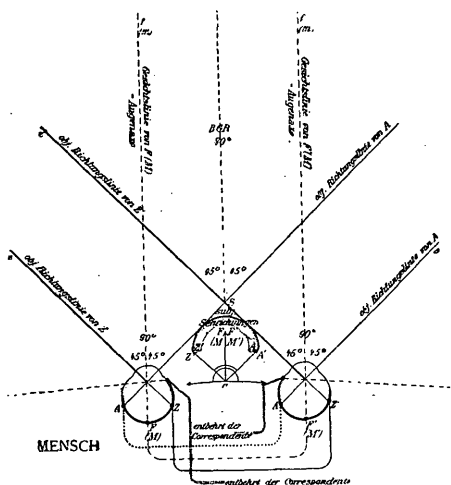


Fig. 16. Schema der sensorischen Verknüpfung oder Korrespondenz der Netzhäute beim Menschen, bei Ansicht von oben. Es korrespondieren die Stellen A, F ($M =$ Netzhautmitte), Z des linken Auges mit den Stellen A', F' (M'), Z' des rechten Auges, so daß den drei Paaren die subjektiven Sehrichtungen $ZZ', FF' (MM')$, AA' mit dem in der Nasenwurzel angenommenen Punkte C als Ausgangszentrum zukommen. Die Netzhautstellen über Z und A' hinaus gegen die Nase zu entbehren der Korrespondenten im anderen Auge. Der zweiäugige Gesichtsraum (BGR) entspricht einem Winkel von 90° mit dem durch das mäßige Vorspringen der Nasenwurzel bestimmten Punkte S als Scheitel, von den Geraden z' und a begrenzt. Die Stellung der Augen ist geradeaus nach vorne gerichtet, so daß die Gesichtslinien $f(m)$ und $f'(m')$ (schematisch den Augenachsen gleichsetzt), ebenso die schematisch konstruierten Richtungslinien (z und z' sowie a und a') der korrespondierenden Netzhautstellen (ZZ' und AA') parallel sind.

(Nach A. v. Tschermak.)

zeichneten Stellen lassen ihre Eindrücke in derselben subjektiven Richtung gelegen, beziehungsweise zu einer Einheit verschmolzen erscheinen. Dieses Verhalten ist in der vorstehenden Figur (Fig. 16) durch Verbindungsbögen zwischen beiden Augen — bei Ansicht von oben her — bezeichnet. Wir überzeugen uns, daß sich die verknüpften korrespondierenden Bezirke (AZ und $A'Z'$) beim Menschen gleichweit (beiderseits etwa je 45°) von der Netzhautgrube ($F[M]$ und $F'[M']$) erstrecken; jenseits der Grenze liegt gegen die Nase zu ein Bezirk von Elementen, welche der Korrespondenten im andern Auge entbehren, beziehungsweise nur dem einäugigen Sehen stark seitlich gelegener Objekte dienen. Durch das Vorspringen der Nasenwurzel ist es bedingt, daß etwa ein rechter Winkel (90°) als zweiäugiger Gesichtsräum (BGR) in Betracht kommt. Derselbe erscheint bei parallel nach vorne gerichteten „Gesichtslinien“ durch die „Richtungslinien“ von Z' (parallel zur Richtungslinie von Z) und von A (parallel zur Richtungslinie von A') begrenzt.

Als „Gesichtslinie“ wird nämlich die objektiv konstruierbare Verbindungslinie zwischen dem direkt betrachteten oder fixierten Punkte und der Mitte der Netzhautgrube bezeichnet, als „Richtungslinie“ die objektive Verbindungslinie zwischen einem indirekt gesehenen Punkte und seiner Bildstelle auf der Netzhaut. Die Gesichtslinie weicht von der Achse der Hornhaut sowie von der schematischen optischen Achse des bilderzeugenden Apparates mehr oder weniger ab; die Konstruktion der

„Richtungslinien“ ist nur unter einem gewissen Vorbehalt möglich (vgl. Anm. 1 auf S. 379). Von all diesen geometrischen Konstruktionslinien wissen wir unmittelbar nichts, wir nehmen sie nicht wahr und benützen sie nicht zum Lokalisieren. Die Richtungen, in welchen uns die Eindrücke unseres Auges erscheinen, die sogenannten Sehrichtungen, sind etwas Subjektives, Empfundenes — also von ganz anderer Art als die objektiven Konstruktionslinien. Nur der Veranschaulichung halber sei es erlaubt, dieselben (nach dem Vorgange von Hering) auf derselben Figur (Fig. 16) „objektiv“ darzustellen, und zwar durch Strahlen, welche von einem gemeinsamen Punkte ausgehen, der gewissermaßen der Beobachtungsstelle unseres „Ich“ entspricht (beziehungsweise der Schnittstelle des subjektiven Rechts-Links, Oben-Unten, Vorne-Hinten). Dieses „Zentrum“ der Sehrichtungen kann schematisch etwa in der Mitte der Nasenwurzel (C in Fig. 16) angenommen werden, wenn es auch bei manchen Individuen davon seitlich abweicht. In der von hier geradeaus nach vorne zielenden Richtung ($C \rightarrow FF'$) erscheinen die Eindrücke beider Netzhautmitten ($F[M]$ und $F'[M']$), in der nach links zielenden Richtung $C \rightarrow ZZ'$ die Eindrücke der Netzhautstellen ZZ' , in der nach rechts zielenden Richtung $C \rightarrow AA'$ jene des korrespondierenden Paares AA' . Die sensorische Verknüpfung oder Korrespondenz stellt also — unabhängig von der Augenstellung¹⁾ — eine stabile Sehrichtungsgemein-

¹⁾ Der sicherste Beweis hierfür wird durch die Tatsache erbracht, daß beim normalen Sehenden die in den

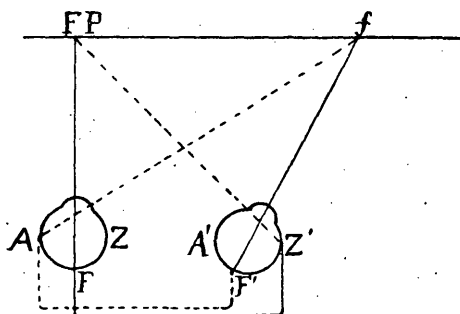


Fig. 17. Schema der abnormen Beziehung oder anomalen Sehrichtungsgemeinschaft der Netzhäute bei einem Schielenden (der zweiten Gruppe nach A. v. Tschermaks Einteilung) bei Ansicht von oben. Es ist ein Zusammenarbeiten der Netzhautmitte F' des führenden linken Auges und der exzentrischen Stelle Z' des schielenden rechten Auges eingetreten, desgleichen ein solches der Stelle A mit F' . Harmonie der motorischen Stellungsanomalie mit der sensorischen Lokalisationsanomalie.

(Nach A. v. Tschermak.)

schaft der Netzhäute her. — An Stelle dieser kann sich bei Schielenden durch Anpassung, also durch einen indi-

Mitten beider Netzhautgruben erzeugten Eindrücke niemals in zwei verschiedenen Richtungen erscheinen können. So behalten die beiden zentralen Nachbildeindrücke, welche man durch länger dauernde zweiäugige Betrachtung einer Glühlampe gewonnen hat, ihre Deckung, gleichgültig, ob dann ein Auge durch Verschieben mit dem Finger oder durch Willkür oder durch Ablenkung mittels eines Prismas zum Schielen gebracht wird.

viduellen Erwerb eine allerdings unbeständige, schwankende anomale Sehrichtungsgemeinschaft zwischen nicht korrespondierenden Netzhautstellen neu bilden, beispielsweise zwischen dem Netzhautzentrum (F) des führenden linken Auges und der vom fixierten Objekt (FP) gleichzeitig gereizten exzentrischen Stelle des schielenden rechten Auges (Z'), ebenso wie zwischen der Stelle A des linken und dem Netzhautzentrum (F') des rechten Auges (vgl. Fig. 17). Die in den beiden Gesichtslinien gelegenen Objekte, beziehungsweise die Eindrücke der beiden Netzhautmitten erscheinen dann nicht mehr am gleichen Orte, sondern an zwei verschiedenen Orten. Ein solcher Schielender kann daraufhin trotz seines Schielens mit beiden Augen zusammen einfach sehen (A. v. Tschermak).

Das körperliche oder plastische Sehen mit zwei Augen endlich beruht — wie die folgende Fig. 18 mit Ansicht der Netzhäute von hinten her illustriert — darauf, daß die beiden Netzhäute eine Einrichtung aufweisen, welche wir mit einer Klaviatur aus vertikal gestellten Tasten vergleichen können. Werden beiderseits gleichnamige, korrespondierende Tasten gereizt, beispielsweise F und F' , A und A' , B und B' , C und C' , so erhalten wir einheitliche Eindrücke, welche alle gleichweit vor uns erscheinen, d. h. in der im allgemeinen als Ebene anzusehenden Kernfläche (E. Hering). Werden hingegen ungleichnamige, sogenannte querdissipate Tasten gereizt, so empfangen wir den Eindruck eines Gegenstandes, der näher oder ferner von uns gelegen ist, „näher“

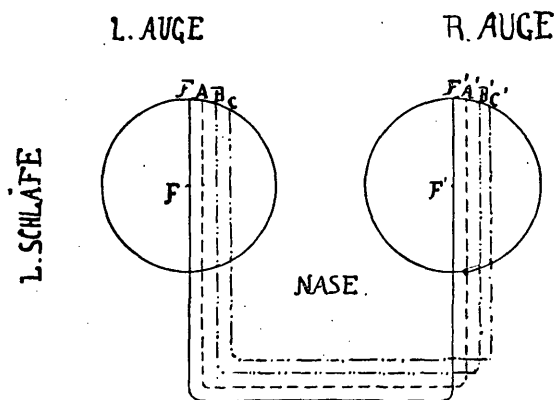


Fig. 18. Tastenschema der Netzhäute beim Menschen. Es korrespondieren die Tastenpaare (Längsschnitte FF' , AA' , BB' , CC' unter Vermittlung des Eindruckes einer Fläche, beziehungsweise Ebene (Kernebene). Gleichartige Reizung der Taste A im linken Auge und der schläfendisparaten Taste C' im rechten Auge bedingt den Eindruck „näher“, und zwar in der dem Tastenpaare BB' zukommenden Sehrichtung und unter Hemmung der Eindrücke der Tasten C , A' und BB' .

(Nach A. v. Tschermak.)

bei Reizung der Tasten A und C' , „ferner“ bei Reizung der Tasten C und A' . Im ersteren Falle kommt den beiden gleichartig gereizten Netzhautstreifen ein schläfenseitiger Unterschied, ein bestimmter Grad von Temporaldisparation zu, d. h. gleichzeitig mit A wird nicht A' , sondern die schläfenseitig davon gelegene Taste C' gereizt. An-

dererseits erweist sich bei Reizung von C und A' (nasenwärts gelegen von C') der Grad der Nasaldisparation als maßgebend für den Grad des Fernerererscheinens. Die Eindrücke der beiden disparaten Netzhautstreifen verschmelzen bei nicht zu hohem Grade der Disparation (innerhalb des sogenannten Panumschen Verschmelzungskreises) zu einem einheitlichen Eindruck, welcher nun weder in der dem Tastenpaare CC' , noch in der dem Tastenpaare AA' eigentümlichen Sehrichtung erscheint, sondern in einer mittleren Sehrichtung, welche sonst dem Tastenpaare BB' zukommt. Vorbedingung hierfür ist allerdings, daß im Falle der gleichzeitigen Reizung von A und C' sowohl die Tasten C und A' , als auch die Tasten BB' keine auffallenden Eindrücke erhalten, sondern nur solche, welche leicht übertönt oder unterdrückt werden können. Ein Aufhören der Korrespondenz findet bei diesem gelegentlichen Einfachsehen mit disparaten Netzhauttasten nicht statt. Aber auch dann, wenn infolge übergroßer Querdisparation die Eindrücke (von A und C' oder C und A') nicht verschmelzen, das Objekt also in Doppelbildern erscheint, erhalten wir doch, wenigstens im Anfang, einen ganz bestimmten plastischen oder Reliefeindruck.

Für den plastischen, körperlichen Eindruck, den wir durch Kombination von zwei Stereoskopbildern empfangen, ist nur die Verschiedenheit in den Breitenabmessungen, nicht eine etwaige solche in der Höhenausdehnung, entscheidend. Würde man die beiden Hälften der Fig. 19 in einem Stereoskop betrachten, so würden

sich die äußeren Quadrate (angenähert) korrespondent abbilden, also in einer Ebene erscheinen, die inneren Quadrate hingegen schläfenverschieden oder temporal-

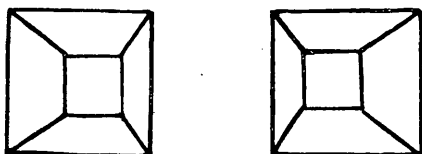


Fig. 19. Beispiel von Stereoskopbildern. Da das kleine Quadrat im rechtsäugigen Bilde, verglichen mit dem linksäugigen Bilde, gegen die Nase des Beschauers zu verschoben ist, erfolgt eine schläfenverschiedene Abbildung und damit Nähererscheinen, beziehungsweise plastisches Hervortreten. Bei Vertauschen beider Bilder (Auseinanderliegen der kleinen Quadrate) würde nasenverschiedene Abbildung und damit Fernerscheinen, beziehungsweise plastisches Zurücktreten des kleinen Quadrates erfolgen.

disparat, weshalb ihr Eindruck deutlich vor jener Ebene, also dem Beschauer näher erscheinen muß.

Die Verhältnisse beim Sehen körperlicher Objekte seien durch nachstehende Figur (Fig. 20) veranschaulicht, welche die Augen von oben her gesehen darstellt. Der geometrische Ort derjenigen Außenpunkte, welche sich auf korrespondierenden Netzhautstellen abbilden, der sogenannte Horopter (den Längstastenpaaren entspricht der sogenannte Längshoropter) stellt infolge der oben erwähnten, nicht genau symmetrischen Lage

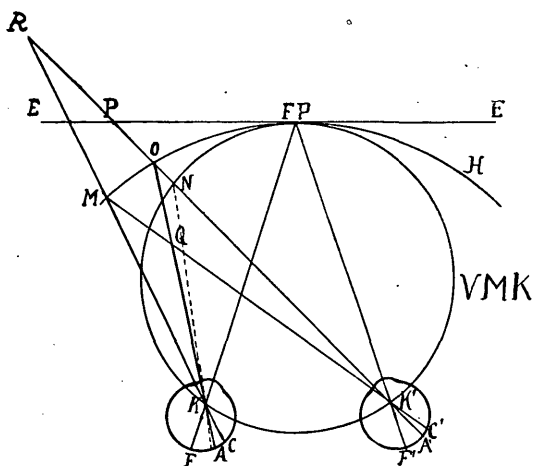


Fig. 20. Schema des Horopters bei Ansicht von oben: Kurve $FP-O-M$, abweichend vom Vieth-Müllerschen Kreise $FP-K-K'$. Die Punkte des Horopters FP , beziehungsweise O und M reizen die korrespondierenden Stellenpaare FF' , beziehungsweise AA' und CC' . Der objektiv vor dem Horopter gelegene Punkt Q (ähnlich N im Vieth-Müller'schen Kreise) reizt das schläfenverschiedene Stellenpaar AC' , erscheint daher „vorne“, und zwar in der dem Stellenpaare BB' entsprechenden Sehrichtung unter Hemmung der Eindrücke von C und A' sowie von B und B' . Der objektiv hinter dem Horopter gelegene Punkt R (ähnlich P in derselben Ebene wie der zweiäugig fixierte Punkt FP) reizt das nasenverschiedene Stellenpaar CA' , erscheint daher „hinten“, und zwar in der dem Stellenpaare BB' entsprechenden Sehrichtung und unter Hemmung der Eindrücke von A und C' sowie von B und B' .

(Eigene Zeichnung.)

der gleichwertigen, beziehungsweise der korrespondierenden Netzhautstellen ($\sphericalangle FKA > \sphericalangle F'K'A'$) nicht einen Kreis dar, den man durch die mittleren Knotenpunkte beider Augen und den zweiäugig fixierten Punkt (FP) konstruieren könnte (Vieth-Müllerscher Kreis zugleich mit dem in FP konstruierbaren Prevostschen Lote), sondern entspricht einem flachen Bogen, dessen Krümmung sich übrigens mit dem Beobachtungsabstande ändert. Daß alle objektiv im wirklichen Horopter gelegenen Punkte, z. B. FP sowie O und M , subjektive Eindrücke liefern, welche in der sogenannten Kernebene erscheinen, wurde bereits erwähnt. Diese bildet den Ausgangsort für die Orientierung im subjektiven Sehraume, ebenso wie die Horopterkurve, beziehungsweise die nicht genau lotrecht¹⁾ hindurch gelegte Längshoropterfläche die Grundlage abgibt für die Einteilung des objektiv-geometrischen Gesichtsraumes. In Fig. 20 reizt nun unter den im Horopter gelegenen Punkten der Punkt FP die korrespondierenden Stellen oder Tasten FF' , Punkt O das Stellenpaar AA' , Punkt M das Stellenpaar CC' . Hingegen reizt der vor dem Horopter gelegene Punkt Q die schläfenverschiedenen oder temporaldisparaten Stellen A und C' , sein Eindruck erscheint daher „vorne“ — wie dies auch für die Eindrücke der Punkte des Vieth-Müllerschen Kreises, zum Beispiel N gilt.

¹⁾ Es ist dies eine Folge der oben S. 381 erwähnten Abweichung des vertikal empfindenden Netzhautmeridians vom Lote, welcher eine Divergenz der sogenannten Längsmittelschnitte beider Augen nach oben entspricht.

Andererseits reizt der hinter dem Horopter gelegene Punkt *R* die nasenverschiedenen oder nasaldisparaten Stellen oder Tasten *C* und *A'*, sein Eindruck erscheint daher „hinten“ — wie dies auch, unter den durch Figur 20 dargestellten Verhältnissen, für die Eindrücke der Punkte der wirklichen Frontebene (außer *FP*), z. B. *P* gilt. Nebenbei sei bemerkt, daß diese Wirkung der Punkte *Q* und *R* nicht gleichzeitig, sondern nur hintereinander eintreten kann. Die Lage der gereizten Netzhautstellen in Fig. 20 entspricht vollständig der Anordnung der Tasten in Fig. 18.

Sowohl zum Einfachsehen als auch zum körperlichen Sehen mit beiden Augen bedarf es nach dem Gesagten keiner komplizierten, unbewußten psychischen Vorgänge, keiner Urteile oder Schlüsse, sondern eine angeborene physiologische Einrichtung erzwingt das Näher- oder Fernererfinden (E. Hering).

Die Verknüpfung, welche zwischen den Empfindungsapparaten beider Augen besteht, die sogenannte sensorische Korrespondenz wird nun beim Menschen erst durch die Beweglichkeit beider Augen voll ausgewertet, besonders beim Sehen in wechselnder Entfernung. Jedes Auge besitzt nämlich einen sechsgliedrigen Muskelapparat, der zunächst Einwärts—Auswärtswendung und Hebung—Senkung leistet (zudem einen gemäß dem Listingschen Gesetze zwangsläufig mit der Augenstellung verknüpften Grad von Neigung des Längsmittelschnittes gegen das Lot). Die Muskeln beider Augen arbeiten in harmonischer Weise zusammen wie die Hälften eines Zweigespanns; es

besteht in Entsprechung zur sensorischen Korrespondenz auch eine motorische Korrespondenz (E. Hering). Die beiden Hälften des Bewegungsapparates bewirken einerseits gleichzeitige und gleichgroße Seitenwendung oder Hebung—Senkung, andererseits Näherung—Fernerung des Schnittpunktes der Gesichtslinien, abgestufte Konvergenz. Die sogenannte Ruhelage ist durch Parallelstehen der Gesichtslinien gekennzeichnet. Sie entspricht zudem im allgemeinen einer besonders ausgezeichneten Lage, der „Primärstellung“, von welcher aus die Gesichtslinie alle möglichen geradlinigen Bahnen zu beschreiben vermag, ohne daß das Auge eine Raddrehung oder Rollung um die Gesichtslinie erfährt und ohne daß daher die betrachteten Objekte irgendeine Unständigkeit oder Scheinbewegung erkennen lassen.

Die Bewegungseinrichtungen des menschlichen Auges schaffen nicht etwa erst das Einfachsehen oder die Tiefenempfindung, sondern sie dienen nur der Auswertung der sensorischen Anlagen. Man kann sagen: Die Ursache unseres Einfachsehens und Körperlichsehens liegt in oder hinter den Augen, nicht in deren Muskeln. Die Augenstellung an sich, die Verteilung der Muskelspannungen und deren Größen ist unserem Bewußtsein entzogen; sie wird nicht erkannt oder wahrgenommen. Gleichwie beim Bewegungsapparate unserer Glieder ist auch beim Bewegungsapparate unserer Augen mit einem bestimmten komplizierten Spannungsbilde eine einfache Empfindung ganz anderer Art verknüpft. So erweist sich mit einer gewissen Serie von Konvergenz- und Seiten-

wendungsstellungen (bezeichnet durch die sogenannten Längshauptlinien des Gesichtsraumes — A. v. Tschermak) der Eindruck verknüpft: „das betrachtete Objekt liegt gerade vor mir, beziehungsweise meiner Nase“, ebenso mit einem gewissen Senkungsgrade der Eindruck: „das Objekt befindet sich in gleicher Höhe mit meinen Augen“. Zwischen wirklichem und scheinbarem Gerade-vorne, zwischen geometrischem und subjektivem Gleich-hoch kommen zum Teile recht erhebliche Diskrepanzen vor.

Mit diesen Darlegungen, welche bei der Schwierigkeit des Gegenstandes etwas ausführlicher gehalten werden mußten, haben wir wieder die Grundlage gewonnen für eine erfolgversprechende Untersuchung des optischen Raumsinnes der Tiere.

Fast allgemein finden wir bei den Tieren irgend welche Einrichtungen getroffen, welche den Lichtzutritt zu den Sehorganen oder zu den einzelnen Elementen der Sehorgane auf eine bestimmte Richtung, beziehungsweise auf ein bestimmtes Strahlenbüschel einschränken (Abbildungsprinzip). Dadurch ist die Möglichkeit gegeben, daß die nach Organ oder Element abgestuft verschiedenen Lokalzeichen zu verschiedenen Richtungsempfindungen, beziehungsweise zur Orientierung im Raume ausgewertet werden.

Bezüglich der Reizverteilung an die einzelnen Sehorgane und an die einzelnen Teile jedes Sehorganes in einem Tierleibe sowie bezüglich des Baues der so verschiedenen Sehorgane kann ich hier aus der Fülle der

verwirklichten Bautypen nur das Wichtigste hervorheben. Die Einrichtung und damit die Bilderzeugung in den Linsen Augen der Wirbeltiere stimmt mit den Verhältnissen beim Menschen weitgehend überein, was durch Nebeneinanderstellen von Pferde- und Menschenauge belegt sei (Fig. 21). Bei allen Landtieren ist die Horn-

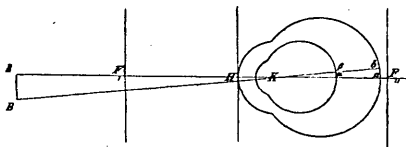


Fig. 21. Schema der Bilderzeugung, beziehungsweise Reizverteilung im (sogen. reduzierten) Pferdeauge verglichen mit dem Menschenauge: Entstehung eines verkleinerten, umgekehrten Netzhautbildes.

(Verkleinerung 2,29 : 1. Nach J. Bayer.)

haut für die Bilderzeugung am wichtigsten. Die Säuger vermögen gleich dem Menschen ihre Augen für die Nähe einzustellen durch stärkere Wölbung der Vorderfläche ihrer elastischen Linse, vermittelt durch Entspannung der Linsenkapsel und ihres faserigen Aufhängerings. Vögel und Reptilien akkomodieren für die Nähe durch Muskeldruck auf die Randteile der Linse und folgemäßige Krümmungszunahme der Linsenmitte, während die Amphibien ihre Linse nicht in der Form verändern, sondern durch Muskelwirkung nach vorne verstellen — ähnlich wie der Photograph bei Nahaufnahmen den Abstand des

Objektivs von der Platte vergrößert, beziehungsweise die Kamera auszieht. Die Kopffüßler erreichen, wie vorausgreifend bemerkt sei, ein Gleiches, indem sie durch Zusammenziehung eines besonderen Muskelringes den Druck im weichen Augapfel steigern und dadurch dessen äußere Hülle abrunden, beziehungsweise die Achsenlänge vergrößern. In der Netzhaut der Kopffüßler sind, nebenbei bemerkt, im Gegensatze zu jener der Wirbeltiere die Sehzellen mit ihren freien Enden nach innen, nicht nach außen gewendet — also nicht „invertiert“.

Bei den im Wasser lebenden Wirbeltieren, speziell bei den Fischen, verliert die Hornhaut die Bedeutung für die Lichtbrechung und Bilderzeugung im Auge. Die Linse ist dafür sehr stark gekrümmt und von starrer Form. Bei den meisten Fischen ist im Gegensatz zu den anderen Wirbeltieren die Ferneinstellung des Auges eine aktive und wird durch Ziehen der Linse nach rückwärts bewerkstelligt; nur gewisse vorwiegend in Luft sehende Knochenfische zeigen ein umgekehrtes Verhalten (vorstehende Ergebnisse nach C. Hess).

Dasselbe Mittel der Sonderung und Verteilung der Lichtreize an die einzelnen Glieder der Sehzellenmosaik, wie wir es bei allen Wirbeltieren verwendet fanden und eben für die Kopffüßler schilderten, gilt auch für die mit Linsenprinzip gebauten Augen oder Sehgruben zahlreicher Wirbelloser,¹⁾ speziell der Ringelwürmer und der Weich-

¹⁾ Die bezügliche Darstellung stützt sich wesentlich auf die ausgedehnten Untersuchungen von R. Hesse, aus

tiere, von denen die Linsensehgrube der Weinbergschnecke als Beispiel vorgeführt sei (Fig. 22 auf Tafel II). Erzeugung eines umgekehrten Bildes findet auch in jenen Sehgruben gewisser Schnecken, z. B. *Haliothis* statt, welche keine selbständige Linse, sondern bloß eine Abschlußwölbung mit Linsen- oder Hornhautwirkung besitzen (vgl. Fig. 23 auf Tafel II). Linsenaugen ohne Hornhaut sind die Stirnaugen, welche viele Insekten in Dreizahl besitzen. Dieselben kommen im Gegensatze zu den Facettenaugen nicht für das Sehen in nächster Nähe in Betracht. In den Stirnaugen gewisser Fliegen (Fig. 24 auf Tafel II) sind die einzelnen Parteien für verschiedene Entfernungen eingerichtet, indem die Sehzellen in dem einen Abschnitt der Netzhaut der Linse näher, in dem andern entfernter liegen; es befindet sich also eine für die Ferne und eine für mäßige Nähe eingestellte Partie nebeneinander. Eine ähnliche Einrichtung für das Sehen in verschiedener Entfernung, jedoch an einer und derselben Partie des Auges, findet sich im Stirnauge der Libellen (Fig. 25 auf Tafel II), ebenso im Auge vom Mantelrande der Kammuschel (Fig. 26 auf Tafel III); in den beiden Fällen sind die Sehzellen zu zwei Staffeln hintereinander geordnet, der Vorderstaffel für die Aufnahme von Bildern entfernter Gegenstände, der Hinterstaffel für das Sehen in mäßiger Nähe. Bei der Kammuschel ist die Hinterstaffel umgekehrt oder „invertiert“,

denen mehrere Abbildungen mit Genehmigung des Autors wiedergegeben seien.

wie die Netzhaut im Wirbeltierauge. Eine ähnliche Bedeutung dürfte der Wechsel der Krümmung in den einzelnen Anteilen des Facettenauges der Gottesanbeterin haben, ebenso die Teilung des Facettenauges der Eintagsfliege oder der Aprilfliege (Fig. 27); wenigstens steigert Kleinheit der Facetten, Größe des Öffnungswinkels der Einzelglieder, stärkere Krümmung die Leistung im Nahesehen (Best).

Die einzelnen Glieder des Facetten- oder Komplexauges der Gliedertiere bestehen aus Linse, Kristallkegel und Sehzellen, aus denen die Nervenfortsätze hervorgehen. Umscheidet ist jedes Glied von

dunklem Farbstoff, dessen Verteilung im Hellen und im Dunkeln wechselt. Die Lichtaufnahme und Erregung erfolgt in einem stabförmigen, Blättchenschichtung auf-

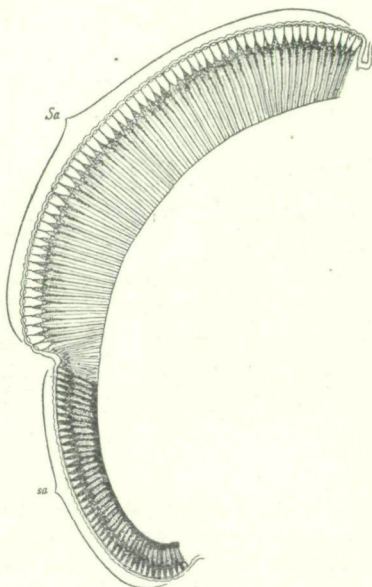


Fig. 27. Geteiltes Facettenauge des Männchens der Aprilfliege (*Bibio marci*); *Sa* Frontauge für Fernesehen, *sa* Seitenaug für Nahesehen.

(Nach R. Hesse.)

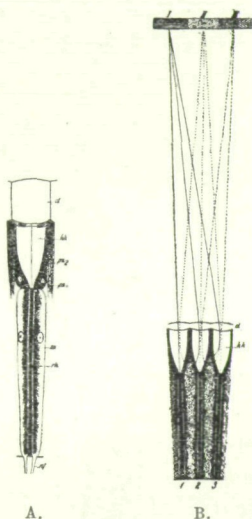


Fig.28. A u. B. Schema der ersten Gruppe von Facettenaugen: Appositionsaugen, d. h. Augen mit Nebeneinanderordnung der als Reize wirksamen Lichtbüschel. — A. Einzelnes Facettenglied. *cl* Kornealinse, *kk* Kristallkegel, *pz₁* Haupt-, *pz₂* Nebenpigmentzelle, *rh* anschließendes Rhabdom oder Sehstab, *sz* umhüllende Sehzellen, *nf* Nervenfasser. — B. Schema der Bilderzeugung oder Reizverteilung. Infolge der Ablenkung und Absorption aller nicht-axialen Lichtstrahlen reizt der Punkt, beziehungsweise Gesichtsfeldabschnitt I nur den Sehstab 1, der Punkt II den Sehstab 2, der Punkt III den Sehstab 3. Es resultiert ein relativ lichtschwaches aufrechtes Bild.

(Nach S. Exner.)

weisenden Gebilde, dem sogenannten Sehstab oder Rhabdom.

Bei der ersten, zunächst betrachteten Gruppe von Facettenaugen (vgl. Fig. 28) schließt sich der Sehstab unmittelbar dem Kristallkegel an und ist mehreren Sehzellen gemeinsam, die den Sehstab wie einen Mantel umscheiden. Jedes Mosaikglied wird nur von einem gerade gegenüberstehenden Gegenstand gereizt, alles schräg von anderen Außenpunkten kommende Licht wird im Kristallkegel abgelenkt und vom umhüllenden Farbstoff verschluckt. So reizt in der Fig. 28 Stelle I den Sehstab 1, Stelle II den Sehstab 2 usw. Es kommt also eine Sonderung des Lichtes und eine Verteilung der Reize durch Ablenkung und Ablendung aller schräg auffallenden Strahlen zustande. Die in den einzelnen Mosaikgliedern erzeugten Lichtpünktchen fügen sich zu einem aufrechten Gesamtbilde zusammen, das Sehen ist ein musivisches (Joh. Müller). Solche Facettenaugen nennt man (nach S. Exner) Appositionsaugen, d. h. Augen mit Nebeneinanderordnung der als Reize wirksamen Lichtbüschel.

Bei anderen Krebsen und Insekten, beispielsweise beim Leuchtkäferchen, liegt das lichtempfindliche Gebilde vom Kristallkegel verhältnismäßig weit ab; dazwischen spannt sich ein Bündel fadenförmiger Sehzellen aus, während dahinter aus dem Rhabdomgebilde der Nervenfortsatz hervorgeht. Bei dieser Einrichtung (vgl. Fig. 29) werden die von der Stelle I kommenden Strahlen, auch die schräg auf die Kristallkegel benachbarter Mosaik-

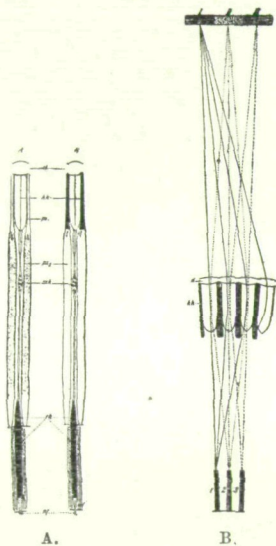


Fig. 29 A u. B. Schema der zweiten Gruppe von Facettenaugen: Superpositionsaugen, d. h. Augen mit Über-einandergreifen der als Reize wirksamen Lichtbüschel. — A. Einzelnes Facettenglied. *cl* Kornealinse, *kk* Kristallkegel, *pz₁*, Haupt-, *pz₂* Nebenpigmentzelle, *szk* Kern der fadenförmigen Sehzelle, *rh* abliegendes Rhabdom oder Sehstab, *nf* Nervenfaser. Das Pigment hat in A Licht-, in B Dunkelstellung. — B. Schema der Bilderzeugung oder Reizverteilung. Infolge Abliegens der Sehstäbe und entsprechender Brechung der mäßig abweichenden nicht-axialen Lichtstrahlen reizt der Punkt, beziehungsweise Gesichtsfeldabschnitt I unter Mitwirkung der benachbarten nicht-axialen Facettenglieder den Sehstab 1, ebenso II den Sehstab 2, III den Sehstab 3. Es resultiert ein relativ lichtstarkes aufrechtes Bild.

(Nach S. Exner.)

glieder auffallenden Lichtstrahlen (innerhalb eines bestimmten Öffnungswinkels) zu dem lichtempfindlichen Gebilde 1 geleitet, die von der Stelle II kommenden zum Gebilde 2 usw. Solche Augen werden (nach S. Exner) als Superpositionsaugen, das heißt Augen mit Übereinandergreifen der als Reize wirksamen Lichtbüschel bezeichnet. Diese Augen liefern schon lichtstärkere Bilder als die Appositionsaugen, doch stehen alle Facettenaugen in dieser Beziehung weit hinter den Linsenaugen zurück. Die Bedeutung der Facettierung oder Gliederung der Komplexaugen liegt darin, scharfe Eindrücke auch von sehr nahen Gegenständen zu vermitteln, denen gegenüber Linsenaugen völlig versagen würden; solche (vgl. Fig. 24, 25, bezw. S. 398) kommen nur als Beihilfen für das Sehen der Gliedertiere in die Ferne, beziehungsweise in mäßige Nähe in Betracht (Best). Jedenfalls vermittelt das Facettenauge eine verhältnismäßig hohe Sehschärfe schon für große Nähe; bestenfalls leistet es in 1 cm Entfernung etwa so viel wie das Linsenauge des Menschen in 1 m (Best, in Einschränkung gegenüber Pütter's weitergehenden Angaben). Dabei ist übrigens auch die „relative“ Sehschärfe (im Vergleich zur Körperlänge) und die „spezifische“ Sehschärfe (im Vergleich zur Bewegungsgeschwindigkeit des Tieres) in Betracht zu ziehen (Pütter). Andererseits liefern die Facettenaugen auch von fernen Objekten fast ebenso scharfe, allerdings weniger gut aufgelöste Bilder als von nahen Gegenständen. Die übliche Bezeichnung der Gliedertiere als „kurzsichtig“ ist also nur mit Vorbehalt anzunehmen.

Als eine Vorstufe zu den Facettenaugen, welche bei vielen Tausendfüßlern und Asseln noch primitiv erscheinen, sind die Gruppen von linsentragenden Sehbechern zu bezeichnen, wie wir sie besonders bei gewissen Strudelwürmern (*Branchiomma*) finden. An die etwas kegelförmige Linse schließt sich eine zylindrische Sehzelle, in deren Innerem ein Apparat von Stiftchen oder Fädchen zu bemerken ist, welche sich in den Sehnerven fortsetzen (ähnlich wie bei der nackten Sehzelle in Fig. 33). Solche linsentragende Sehbecher finden sich bei vielen Wirbellosen in kleineren Gruppen zusammengeordnet oder einzeln.

Eine wesentlich einfachere Form des Auges, welche zwar kein Formensehen im engeren Sinne, aber noch immer — bei Gegebensein von entsprechenden Lokalzeichen — grobe Richtungseindrücke zu vermitteln vermag, ist im linsenlosen Becherauge gegeben (vgl. Fig. 30 auf Tafel III). Ein solches besteht aus einer oder mehreren Sehzellen, welche von einer Hülle dunklen Farbstoffes umgeben sind. Diese hat den Zweck, den Zutritt des Lichtes zu den Sehzellen auf eine bestimmte Menge und auf eine bestimmte Richtung einzuschränken. Schon im Linsenauge finden wir dunklen Farbstoff, in besonderen Pigmentzellen eingeschlossen, als ein Unterstützungsmittel zur Sonderung des Lichtes und zur Reizverteilung wirksam. Im linsenlosen Auge hat er diese Aufgabe allein zu erfüllen. So finden wir in der Haut der Strudelwürmer (*Planaria*) Pigmentbecher, in welche die lichtempfindlichen freien Enden der Sehzellen hineintauchen (vgl.

Fig. 30 auf Tafel III). Jeder einzelne Sehbecher ist nur für das von einer Seite kommende Licht zugänglich. Andererseits zeigt zum Beispiel die Napfschnecke (vgl. Fig. 31 auf Tafel III) Sehgruben, welche von Sehzellen ausgekleidet sind, deren jede einzelne eine Pigmenthülle aufweist. Kleine Sehbecher solcher Art, in Gruppen oder Reihen gestellt, liegen beispielsweise in der Haut gewisser Röhrenwürmer (vgl. Fig. 32 auf Tafel III). Endlich finden wir bei allen Plattwürmern, bei zahlreichen Borstenwürmern und bei vielen Weichtieren — speziell an der Atem- und Kloakenröhre, den sogenannten Siphonen gewisser Muscheln — die Haut lichtempfindlich, das heißt einzelne Sehzellen in derselben verstreut, ohne daß eine Lichtabblendung durch Pigment erfolgt. Diese ungeschützten oder nackten Sehzellen zeigen durchwegs einen Stiftchensaum, welcher in Fäden übergeht, die den Zelleib durchziehen und in den Nervenfortsatz übergehen (vgl. Fig. 33 auf Tafel IV). Bezüglich des Sehens mit solchen nackten Lichtrezeptoren ohne besondere Einfallsbeschränkung des Lichtes sei bemerkt, daß dasselbe keineswegs jeder Richtungsqualität entbehren dürfte. So werden beispielsweise die am vorderen Körperende gelegenen Rezeptoren schon infolge ihrer Lage vorwiegend bei Lichteinfall von vorne gereizt, die Rezeptoren der rechten Körperseite bei Beleuchtung von rechts her usw. (ähnlich wie die Sehzellen in den einzelnen, allerdings von Pigment ausgekleideten Sehgruben in Fig. 32 auf Tafel III). Daraufhin können gewisse grobe Richtungsempfindungen zustande kommen, wenn nur die einzelnen Rezeptoren mit

entsprechend verschiedenen Lokalzeichen ausgestattet sind.

Das Verhalten aller Tiere läßt — ungeachtet der weitgehenden Verschiedenheit in Anordnung, Zahl und Bau der lichtempfindlichen Apparate, ungeachtet des Zustandekommens umgekehrter oder musivisch-aufrechter Bilder auf einer invertierten oder nicht invertierten Netzhaut — keinen Zweifel, daß ihnen die erhaltenen Eindrücke in bestimmter Anordnung um ihren Körper herum erscheinen. Diese Anordnung weicht offenbar soweit von der „Richtigkeit“ ab, als dies den jeweiligen Orientierungsbedürfnissen des Tieres entspricht. Auch hier sind angeborene Lokalzeichen anzunehmen; vermutlich ist jedes Sehen bis zu einem gewissen Grade ein Orts- oder Richtungssehen. Ja, der optische Raumsinn der Tiere bietet wesentliche Beweisgründe für die nativistische Lokalzeichen-Theorie und gegen die empiristische Projektionslehre.

Am klarsten ist das Verhalten bei zweiäugigen Tieren, speziell bei Wirbeltieren. Die Gesichtslinien stehen nur bei den höheren Affen in der Ruhelage des Blickes so wie beim Menschen parallel; beim Betrachten eines nahen Objektes gelangen sie auch hier zur Überkreuzung. Bei allen tiefer stehenden Säugetieren weichen sie auseinander, und zwar bei den Raubsäugetieren weniger als bei den Pflanzenfressern, ähnlich bei den Raubvögeln weniger als bei den anderen Vögeln. Auch vermögen die Raubsäuger und Huftiere, so das Pferd, aber auch die Ziege dieses Auseinanderweichen beider Augen beim

Sehen in die Nähe zu vermindern, während Fische (mit Ausnahme einer charakteristischen kurzen Seitenwendung beider Augen vor jeder Schwenkung im Schwimmen), Amphibien, Reptilien, im wesentlichen auch die Vögel der Augenbewegungen, soweit sie dem Interesse des Sehens dienen, fast ganz entbehren. Das Pferd folgt zweiäugig bis auf 1 oder $1\frac{1}{2}$ m, erst bei starker Annäherung wendet es den Kopf seitwärts und schaut bloß mit einem Auge. Der Gesichtsraum des Pferdeauges reicht verhältnismäßig weit nach rückwärts, so daß das Tier sehr wohl einen etwas seitlich hinter ihm stehenden Menschen beachten und von ihm willkürliche oder unwillkürliche Zeichen oder Hilfen empfangen kann. Dieser von A. v. Tschermak hervorgehobene Umstand sei besonders betont mit Rücksicht auf die Frage der Hilfen bei den sogenannt denkenden und rechnenden Pferden, speziell beim „klugen Hans“ oder bei den Elberfelder Pferden Muhamed und Zarif von Krall. — Unter den Hunden äugen vorwiegend die Terrier und die Dachshunde, nehmen aber auch Kopfbewegungen zu Hilfe.

Alle Wirbeltiere, auch jene mit stark seitlich gelegenen Augen, sehen gewisse Gegenstände, welche in einem bestimmten Winkel, beziehungsweise Kegel, den wir den zweiäugigen Gesichtsraum nennen, gelegen sind, mit beiden Augen zugleich — allerdings mit dem hintersten und äußersten Abschnitt beider Augen. Dieses Verhalten sei durch ein Bild für das Kaninchen (vgl. Fig. 34) veranschaulicht; bei diesem macht der

zweiäugige Gesichtsraum in wagrechter Erstreckung 34° , bei der Ratte gar 50° aus. Man kann denselben messen, wenn man das Tier tötet, den Gesichtsschädel vom Hirnschädel trennt, die beiden Augäpfel von hinten her bloßlegt und nun eine Kerzenflamme in einem Halbkreise vor der Schnauze hin- und herbewegt. Man bemerkt dabei in beiden Augen durchscheinend das umgekehrte verkleinerte Bild der Kerzenflamme so lange, als sich eben die Kerze im zweiäugigen Gesichtsraum befindet. Ähnliches ließ sich für Huhn und Taube feststellen (vgl. Fig. 35), aber auch für Fische. Schon der sehr lehrreiche Anblick dieser Tiere genau von vorneher läßt ein solches Verhalten erschließen — besonders sinnfällig an *Periophthalmus Koelreuteri*, einem Tiefseefisch. — Unter den Fischen lassen sich gewisse als typische Oberflächenfische bezeichnen, das heißt solche mit einem vorwiegend nach unten sich öffnenden zweiäugigen Gesichtsraum, zum Beispiel der Flughahn (*Dactylopterus*), andererseits Bodenfische mit umgekehrtem Verhalten, wie es z. B. der Seeteufel (*Lophius*) oder der Sternseher (*Uranoscopus*) darbietet.

Der Besitz eines zweiäugigen Gesichtsraumes ließ sich bei allen Klassen der Wirbeltiere nachweisen (A. v. Tschermak). Es ist anzunehmen, daß sie, entsprechend diesem Besitze und der Ausdehnung der zweiäugig zugänglichen Netzhautbezirke, über eine ebensolche paarweise Verknüpfung oder Korrespondenz bestimmter Stellen im rechten und linken Auge verfügen und dieselben zum Einfachsehen mit beiden Augen benützen wie

der Mensch.¹⁾ Die Figur 34 veranschaulicht diese Verknüpfung der Netzhäute beim Kaninchen. Wesentlich ist hier — im Gegensatze zum Menschen — das Nichtkorrespondieren der beiden Netzhautmitten (F und F') sowie das Hinausrücken der korrespondierenden Bezirke ($A M Z$ und $A' M' Z'$) schläfenwärts. Diese beiden vermitteln, wie es das Schema darstellt, bei Einstellung der Augen auf die Ferne ein ebensolches zweiäugiges Einfachsehen wie beim Menschen. In der Figur sind demgemäß wie beim Menschen auch die den hervorgehobenen Netzhautstellen zuzuschreibenden Sehrichtungen angedeutet. Die korrespondent abgebildeten Objekte, welche sich in der vorne und unendlich weit abliegend gedachten Horopterfläche befinden, veranlassen wohl Eindrücke, die in einer Ebene erscheinen oder in einer subjektiven Zylinder-, beziehungsweise Kugelfläche, deren Zentrum durch die Nasenwürzel bezeichnet sein mag. Die peinlich starre Stellung der beiden Augen bei so vielen Tieren, und zwar durch Vermittlung so kräftiger Augenmuskeln wie bei manchen Fischen, dient wohl der

¹⁾ Bezüglich der Kreuzung der beiden Sehnerven im Verlaufe nach dem Gehirn sei nur bemerkt, daß nur die höheren Säuger, mit Einschluß des Pferdes, eine unvollständige gleich dem Menschen zeigen. Bei den niederen Säugern ist die Kreuzung eine fast vollständige, bei der Mehrzahl der Vögel, bei den Reptilien, Amphibien und Fischen eine ausnahmslose. Eine direkte Bedeutung für das zweiäugige Sehen wie sie Newton, J. Müller, Gudden u. a. annahmen, kommt jedoch diesem anatomischen Verhalten nicht zu (A. v. Tschermak).

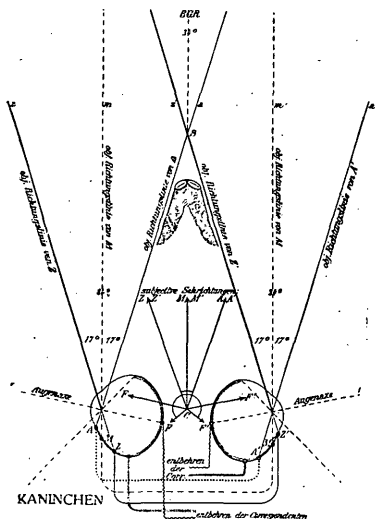


Fig. 34 (vgl. Fig. 16).

Schema der sensorischen Verknüpfung oder Korrespondenz der Netzhäute beim Kaninchen, bei Ansicht von oben. Es korrespondieren die Stellen A, M (Mitte des Bezirkes für zweiäugiges Sehen, nicht Netzhautmitte!), Z des linken Auges mit den Stellen A', M', Z' des rechten Auges, so daß den drei Paaren die subjektiven Sehrichtungen ZZ', MM', AA' mit dem mitten zwischen den beiden Augen angenommenen Punkte C als Ausgangszentrum zukommen. Die Netzhautstellen über Z und A' hinaus gegen die Nase, beziehungsweise Schnauze zu entbehren der Korrespondenten im anderen Auge. Dies gilt auch von den sehr stark nasenverschiedenen Fußpunkten (F und F') der beiden Augenaxen, während diese beim Menschen korrespondieren (s. Fig. 16). Der zweiäugige Gesichtsraum (BGR) entspricht einem Winkel von 34° mit dem durch das starke Vorspringen der Schnauze bestimmten Punkte S als Scheitel, von den Geraden z' und a begrenzt. Die Stellung der Augen ist stark seitlich, nur wenig nach vorne gerichtet, so daß die Augenaxen stark divergieren, hingegen die schematisch konstruierten Richtungslinien (zz', mm', aa') der korrespondierenden Netzhautstellen (ZZ', MM', AA') parallel sind.

(Nach A. v. Tschermak.)

Einhaltung einer ganz bestimmten Grundstellung zum Zwecke einer bestimmten Auswertung der sensorischen Korrespondenz.

Bei den Wirbeltieren besteht innerhalb der korrespondierenden Bezirke der Netzhäute augenscheinlich eine ebensolche Tasteneinrichtung für das körperliche, plastische Sehen wie beim Menschen. Ein solches fehlt natürlich für die einer Korrespondenz entbehrenden, rein einäugigen Bezirke (von *Z* über *F* hinaus, von *A'* über *F'* hinaus in Fig. 34). Bei den Wirbeltieren mit feststehenden Augen mag die Lokalisation auf Grund von Doppelbildern (vgl. oben S. 389) eine wesentliche Rolle spielen.

An Spezialbeobachtungen seien hier nur folgende angeführt. Pferde zeigen nach plötzlichem Verlust oder Verdecken des einen Auges deutliche Störungen, springen beispielsweise zu kurz, was ihnen bei unbeeinträchtigtem Sehen mit beiden Augen nicht widerfährt. Daß Hühner und Tauben ihren etwa 15, beziehungsweise 20⁰fassenden zweiäugigen Gesichtsraum wirklich zu plastischem Sehen ausnützen, verraten sie dadurch, daß beide beim Aufpicken eines Kornes nach dem anderen jedesmal den Kopf so weit zurückziehen, daß das Bild des Kornes gerade in den beiden Augen zu deutlicher Abbildung gelangt. Pickhöhe und Abstand des Scheitels des zweiäugigen Gesichtsraumes von der Schnabelspitze gehen parallel und betragen beim Huhn 2·5 cm, beziehungsweise 4·5 cm, bei der Taube 2 cm, beziehungsweise 4 cm (vgl. Fig. 35). Geradezu als Virtuosen in der Tiefenempfindung, beziehungsweise

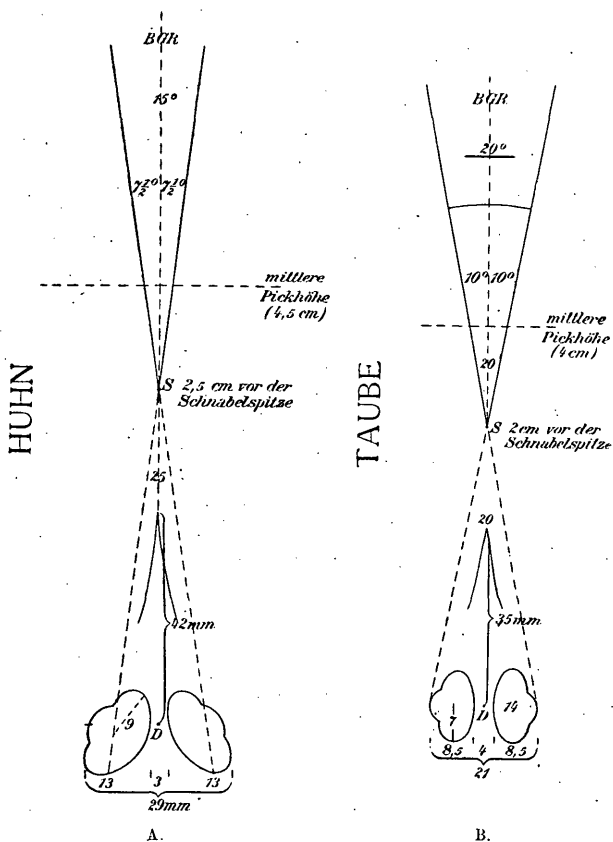


Fig. 35 A und B.

Schema des zweiäugigen Gesichtsraumes (*BGR*) bei Huhn und Taube. Derselbe entspricht einem Winkel von 15° , beziehungsweise 20° mit dem Punkte *S* als Scheitel 2,5 cm, beziehungsweise 2 cm vor der Schnabelspitze gelegen, so daß die durchschnittliche Pickhöhe von 4,5 cm, beziehungsweise 4 cm einem innerhalb jenes Winkels gelegenen, zweiäugig gesehenen Objekte entspricht (Nach A. v. Tschermak.)

im Erhaschen von Brotstücken, die nach dem Emporwerfen herunterfallen, erweisen sich zahlreiche Wasservögel, so die Wildenten und Möwen. Ähnliches gilt von der Fischbrut, welche nach der Fallstrecke eines ins Wasser geworfenen Zuckerstückchens hascht. Selbst die Schildkröte zögert immer länger beim Herabspringen von einem verstellbaren Tischchen, je höher man die Platte rückt. Die Forelle legt sich in einem gewissen Abstand vor dem Köder auf die Lauer, um dann gegebenenfalls gerade auf ihn loszuschießen, wobei sie den Antrieb genau nach der Entfernung abstuft. Daß die Orientierung im Raume mittels der Augen auf einer angeborenen Grundlage beruht, beweisen eben ausgeschlüpfte Hühnchen, welche — ohne es gesehen oder gelernt zu haben — schon richtig zu picken vermögen. (Vorstehendes nach A. v. Tschermak.)

Über den optischen Raumsinn der Wirbellosen liegen bisher nur wenige einwandfreie Angaben vor. Ein zweiäugiges Sehen mit Stereoskopie ist für Gliedertiere, besonders Insekten, sowie für Kopffüßler sehr wohl möglich — man denke nur an die interessante Vergrößerung des Augenabstandes bei gewissen javanischen Fliegen-gattungen. Die Verlängerung der sogenannten Basallinie auf einen nahezu der Körperlänge entsprechenden Wert wird bei der Gattung *Diopsis* durch Aufsitzen der Augen auf weitabstehenden Fühlern, bei der Gattung *Achias* durch stabartige Verbreiterung des ganzen Kopfes erreicht. Diese hochinteressanten Zweiflügler, welche in Fig. 36 auf Tafel IV von oben gesehen, in Fig. 37 auf

Tafel IV beim Anblick von vorne her dargestellt sind,¹⁾ betrachten die Außendinge von zwei recht verschiedenen Standpunkten aus, also unter stark querdisparater Abbildung der verschiedenen Teile des Reliefs. Durch die natürliche Vergrößerung ihrer Basallinie erreichen sie den Vorteil stärkerer, noch in größerer Entfernung wirksamer Plastik des Sehens — ein Vorteil, den sich der Mensch künstlich durch ein Triederbinokel oder ein Telestereoskop verschaffen kann.²⁾ Zudem sei daran erinnert, daß das Facettenauge dioptrisch sowohl für Nah- wie für Fernsehen eingerichtet ist³⁾ (vergleiche Seite 403).

Auch die Angaben (J. Loeb), daß die jungen polypttragenden Stämme von *Eudendrium* sich in die Einfallrichtung des Lichtes stellen, ebenso daß der Röhren-

¹⁾ Die Bilder wurden auf meine Bitte durch Vermittlung von Prof. L. Angerer nach Objekten aus der berühmten Dipterenammlung des Herrn Abtes von Kremsmünster, P. Leander Czerny, durch Herrn Prof. E. Baumgartinger hergestellt. Ich bin den genannten Herren hiefür sehr zu Dank verpflichtet.

²⁾ Das oben Bemerkte gilt natürlich nur im Verhältnis zu den Dimensionen des eigenen Kopfes und Körpers sowie seiner Bauelemente; die absolute Größe der Basallinie des Menschen mit zirka 64 mm bleibt natürlich weit über jener von *Diopsis* mit 7 mm Augenbreite bei 10·5 mm Körperlänge sowie von *Achias* mit 7·7 mm Augenbreite bei 8 mm Körperlänge.

³⁾ Auch für die parallel gerichteten Stirnagen mancher Insekten, z. B. *Chloe*, läßt sich ein stereoskopisches Zusammenarbeiten vermuten (Best).

wurm *Serpula* seine Köpfchen dem einfallenden Lichte zukehrt, und endlich die röhrenbewohnenden Ringelwürmer *Spirographis* ihre Kiemen jener Seite und Fläche des Aquariums zuwenden, durch welche das Licht einfällt, und zwar so, daß sie am meisten Licht aufnehmen, all das weist meines Erachtens auf differente Lokalzeichen der gereizten lichtempfindlichen Organe und Organteile, auf einen gewissen optischen Richtungssinn hin. Hingegen ist ein solches Verhalten keineswegs als Ausdruck bloßer Phototaxis anzusehen, wie J. Loeb annimmt. — Allerdings bleibt gerade hier für die vergleichende Sinnesphysiologie noch viel zu leisten.

IV. Psychologische Schlußfolgerungen.

Bei der gegebenen Darstellung des Licht- und Farbensinnes sowie des optischen Raumsinnes hat sich der subjektivistische Standpunkt, das Ausgehen vom Sehen des Menschen als durchaus fruchtbar und erfolgreich erwiesen. Dieses Ergebnis gestattet aber auch die Folgerung (wie sie besonders C. Hess gegenüber J. Loeb gezogen hat), daß das Verhalten des Tieres, welches jenem des Menschen vielfach weitgehend analog ist, auch auf das Bestehen analoger einfachster psychischer Vorgänge, kurz auf ein analoges Empfindungsleben schließen läßt. Zum mindesten ist diese Vorstellung angesichts des stufenweisen Zusammenhanges in der ganzen Tierreihe — trotz gewisser Bedenken bezüglich der niedersten Wirbellosen — weit annehmbarer und fruchtbarer als die Vorstellung,

daß speziell die niederen Tiere gleich Maschinen nur eine zwangsmäßige Orientierung, eine Zwangsbewegung gegen die Lichtquelle hin aufweisen entsprechend der Einfallrichtung der Strahlen, wie solche direkt zwangsmäßige Reaktionen auf Lichtreize — ohne nachweisbares psychisches Zwischenglied zwischen Reizaufnahme und eventueller Reizbeantwortung — bei Pflanzen ¹⁾ zu beobachten sind (Theorie der tierischen Tropismen, bezw. der einfachen Phototaxis nach J. Loebl). Sowohl die zweifellos farbenüchtigen höheren Wirbeltiere, als die anscheinend total farbenblinden Fische und die gesamten Wirbellosen, welche letztere Gruppen eine weitgehende Analogie miteinander zeigen, bieten ein Verhalten dar, als ob eine Licht-, beziehungsweise Farbenempfindung entsprechend ihrem physiologischen Helligkeitseffekte, nicht gemäß der physikalischen Stärke des Lichtreizes zum Handeln des Tieres verwertet werde. Ganz Analoges gilt aber bezüglich der optischen Orientierung im Raume. Auch hier erscheint die Einstellung oder Bewegung des Tieres als Ausdruck bestimmter physiologischer Lokalzeichen der Rezeptionsapparate, beziehungsweise als Ausdruck einer gewissen Richtungsempfindung, welche von der geometrischen Richtung des Reizes, d. h. des Lichteinfalles, ebenso wesensverschieden ist wie beim Menschen.

¹⁾ C. Hess hat zudem darauf hingewiesen, daß auf die niederen Tiere durchwegs die grünen Strahlen am stärksten wirken, auf Pflanzen hingegen solche von noch geringerer Wellenlänge.

Für alle Lebewesen bedeutet das Licht ein überaus wichtiges Orientierungsmittel, und zwar für die Pflanzen ein Agens, welches direkt bestimmte Reaktionen erzwingt, für das Tier einen zunächst Empfindung vermittelnden Reiz. Zudem stellt das Licht für die bunte Pflanze eine direkte, für das Tier eine mittelbare Kraftquelle dar. Für die Welt der tierischen Organismen bedeutet Licht sônach zugleich Leben und Empfinden.

Zusammenfassende Literatur.

I. Über den Gesichtssinn im allgemeinen:

- E. Hering. Zur Lehre vom Lichtsinn. S. B. der Wiener Akad. Bd. 66, 68, 69, 70. III. Abt. 1872—1874, auch separat.
- E. Hering. Der Raumsinn und die Bewegung des Auges. Hermanns Handbuch der Physiologie. Bd. III. 1. Teil. Leipzig, W. Engelmann, 1879.
- E. Hering. Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. Graefes-Saemischs Handbuch der gesamten Augenheilkunde. 2. A. 1. Teil, III. Bd. XII. Kap. 1905 (und Fortsetzungen). Leipzig, W. Engelmann.
- A. v. Tschermak. Die Hell-Dunkeladaptation des Auges und die Funktion der Stäbchen und Zapfen. *Ergeb. d. Physiol.* I. Jg. 2. Bd. S. 695—800. 1902.
- A. v. Tschermak. Über Kontrast und Irradiation. *Ergeb. der Physiol.* II. Jg. 2. Bd. S. 726—798, 1903.
- A. v. Tschermak. Über physiologische und pathologische Anpassung des Auges. Leipzig, Veit & Co. 1900. 30 S.
- A. v. Tschermak. Über die Grundlagen der optischen Lokalisation nach Höhe und Breite. *Ergeb. d. Physiol.* 4. Jg., S. 517—564, 1905.

II. Über das Sehen der Tiere:

- C. Hess. Vergleichende Physiologie des Gesichtsinnes. H. Wintersteins Handbuch der vergl. Physiologie. Bd. 4. Jena, G. Fischer, 1912.
- C. Hess. Über die Entwicklung von Lichtsinn und Farbensinn in der Tierreihe. Verh. d. Ges. d. Naturforscher und Ärzte. 85. Vers. I. Teil. S. 127—147. Leipzig, 1913, sowie separat Wiesbaden, J. Bergmann, 1914.
- R. Hesse. Das Sehen der niederen Tiere. Jena, G. Fischer, 1908. 47 S.
- A. v. Tschermak. Das Sehen der Wirbeltiere, speziell der Haustiere. Tierärztl. Zentralblatt (Wien) 33. Jg. Nr. 33. S. 522—533, 1910.
- V. Franz, Sehorgan. A. Oppels Lehrbuch der vergl. mikr. Anatomie der Wirbeltiere. 7. Teil. G. Fischer, 1913.
- A. Pütter, Organologie des Auges. Graefe-Saemischs Handbuch der ges. Augenheilkunde. 2. bzw. 3. A. II. Bd. Kap. X. Leipzig, W. Engelmann, 1912.
-

Figurenerklärung. Taf. I.

- Fig. 9. Reihe von Reiskörnern, von den einzelnen Lichtern des Spektrums beleuchtet, in welcher ein helladaptiertes Huhn jene im äußersten Rot bis im bläulichen Grün herausgepickt, jene im grünlichen Blau bis im Violett liegen gelassen hat. (Nach C. Hess.)
- Fig. 12. Verhalten der Atem- und Kloakenröhre, der sogenannten Siphonen einer Muschel (*Psammobia*) bei Belichtung mit drei verschiedenen Spektrallichtern: stärkste Verkürzung im Grün. (Nach C. Hess.)
- Fig. 13. Verhalten der Pupille einer Tintenschnecke (*Sepia*) bei Belichtung mit vier verschiedenen Spektrallichtern: stärkste Verengerung im Gelbgrün. (Nach C. Hess.)
-

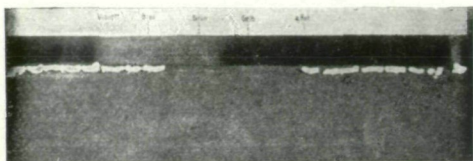


Fig. 9.

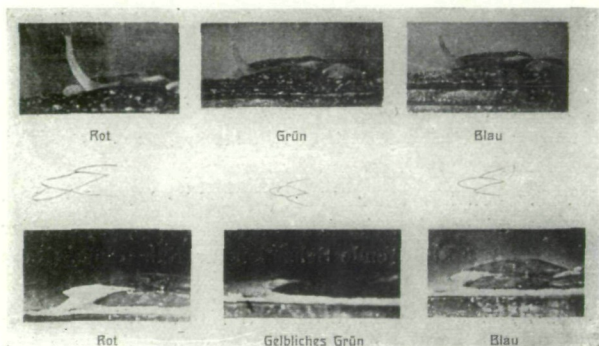
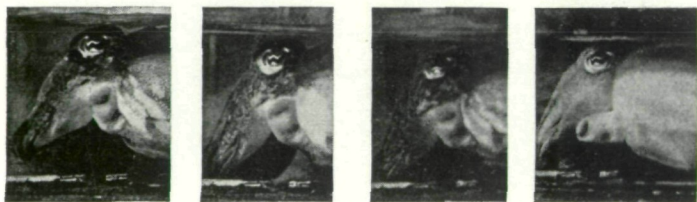


Fig. 12.



Leicht gelbliches Rot

Leicht rötliches Gelb

Gelbgrün

Blau

Fig. 13.

Figurenerklärung. Taf. II.

- Fig. 22. Linsensehgrube der Weinbergschnecke (*Helix pomatia*). *ep* Epithel, *sz* Sehzelle mit Stiftchensaum, *pz* Pigmentzelle, *sn* Sehnerv. (Nach R. Hesse.)
- Fig. 23. Sehgrube der Schnecke *Haliotis* mit gewölbt abschließendem Gallertinhalt (*sekr*); *sn* Sehnerv. (Nach R. Hesse.)
- Fig. 24. Stirnauge einer Fliege (*Helophilus*). *sz*₁ der Linse anliegende Sehzellen für Fernesehen, *sz*₂ von der Linse abliegende Sehzellen für Nahesehen. (Nach R. Hesse.)
- Fig. 25. Stirnauge einer Libelle (*Agrion*). *l* Linse, *sz*₁ vorderer Staffel von Sehzellen für Fernesehen, *sz*₂ hinterer Staffel von Sehzellen für Nahesehen. (Nach R. Hesse.)
-

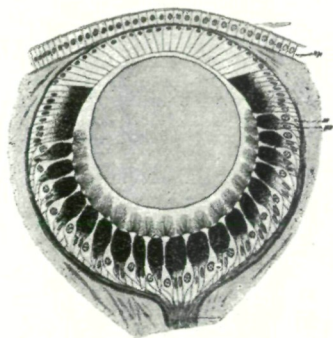


Fig. 22.

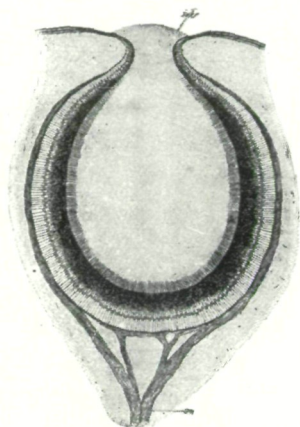


Fig. 23.

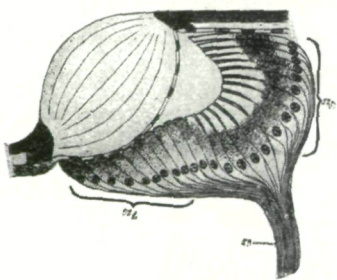


Fig. 24.

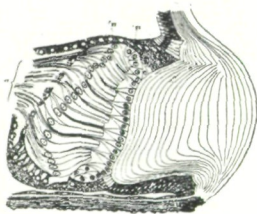


Fig. 25.

Figurenerklärung. Taf. III.

- Fig. 26. Auge vom Mantelrande einer Kammuschel (*Pecten*). *l* Linse, *sz*₁ vorderer Staffel von Sehzellen für Fernesehen mit Sehnerv *sn*₁, *sz*₂ hinterer Staffel von umgekehrten Sehzellen für Nahesehen mit Sehnerv *sn*₂. (Nach R. Hesse.)
- Fig. 30. Linsenloser, doch pigmentführender Sehbecher, mit umgekehrten Sehzellen eines Strudelwurmes (*Planaria*). *ep* Epithel, *pz* Pigmentzellen, *sz* Sehzellen mit Stiftchensaum an dem in den Pigmentbecher tauchenden Ende. (Nach R. Hesse.)
- Fig. 31. Linsenlose, doch pigmentführende Sehgrube der Napfschnecke (*Patella*). *ep* Epithel, *sekr* Gallertbelag, pigmentierte Sehzellen, pigmentlose Sekretzellen, Sehnerv. (Nach R. Hesse.)
- Fig. 32. Reihe von linsenlosen, doch pigmentführenden Sehbechern mit je einer Sehzelle auf den Kiemen eines Röhrenwurmes (*Hypsicomus stichophthalmus*). (Nach R. Hesse.)
-

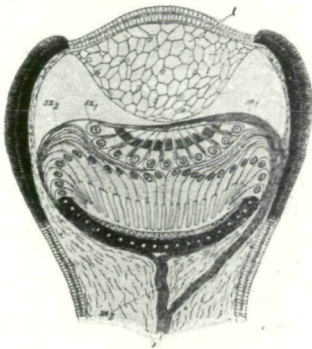


Fig. 26.

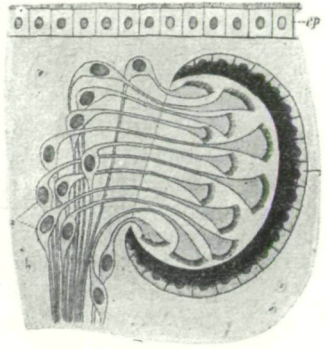


Fig. 30.

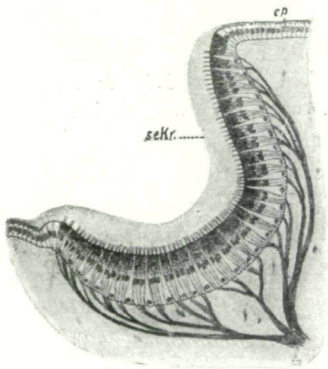


Fig. 31.



Fig. 32.

Figurenerklärung. Taf. IV.

Fig. 33 a und b. Schzelle einer Nacktschnecke (*Limax maximus*) mit Stäbchensaum und Fibrillen, *k* Kern, *nf* Nervenfortsatz. (Nach R. Hesse.)

Fig. 36. Die javanischen Fliegen *Diopsis* und *Achias* bei Ansicht von oben.

	bei <i>Diopsis</i>	bei <i>Achias</i>
Abstand der äußeren Augenränder	7·9 mm	8·4 mm
" " inneren	6·1 "	7·0 "
Körperlänge	10·5 "	8·0 "

(Originalaufnahme.)

Fig. 37 a und b. Die javanischen Fliegen *Diopsis* und *Achias* bei Ansicht von vorne. (Originalaufnahme.)



Fig. 33 a.



Fig. 33 b.

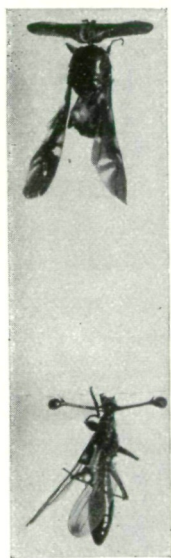


Fig. 36.



Fig. 37 a.



Fig. 37 b.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [54](#)

Autor(en)/Author(s): Tschermak Armin Eduard Gustav

Artikel/Article: [Wie die Tiere sehen, verglichen mit dem Menschen. 335-418](#)