

Allgemeine Psychologie



Bachelor

Hagendorf · Krumpalmer
Müller · Schubert

Wahrnehmung und Aufmerk- samkeit



Springer

5 Neurobiologie des Sehens

- 5.1 Physikalische Grundlagen – 53
- 5.2 Auge – 54
- 5.3 Retina – 56
 - 5.3.1 Rezeptoren: Zapfen und Stäbchen – 57
 - 5.3.2 Horizontale, amakrine und bipolare Zellen – 58
 - 5.3.3 Ganglienzellen – 59
- 5.4 Adaptation – 60
- 5.5 Corpus geniculatum laterale – 61
- 5.6 Kortikale Verarbeitung – 62

Lernziele

- Wie wird das einfallende Licht durch das Auge verändert?
- Wie erfolgt die Umwandlung von Licht in neuronale Signale?
- Wie beeinflussen Verschaltungsprinzipien in der Retina die visuelle Verarbeitung?
- Wie wird das Sehfeld im Gehirn abgebildet?
- Welche Wege nimmt die Verarbeitung im Gehirn?
- Wie sind die verschiedenen Informationen über ein Objekt repräsentiert?

Personen können eine Menge verschiedener Dinge sehen. Sie können Bäume, Sterne, Planeten, Berge, Flüsse, Stoffe, Tiger, Menschen, Dampf, Regen, Schnee, Gas Flammen ... Bilder, Zeichen, Filme, Handlungen sehen. Sie können Eigenschaften von Dingen wie die Farbe, Textur, Orientierung, Form, Kontur, Ort, Bewegung von Objekten sehen. Sie können Fakten sehen, beispielsweise den Fakt, dass ein Objekt eine Menge visueller Merkmale enthält oder in einer visuellen Beziehung zu einem anderen Objekt steht. Sehen, visuelle Erfahrung oder visuelle Wahrnehmung ist sowohl eine besondere Art menschlicher Erfahrung als auch eine grundlegende Quelle menschlichen Wissens der Welt. Weiterhin interagiert die visuelle Wahrnehmung in vielfältiger Weise mit dem Denken, Gedächtnis und dem Rest der Kognition.

(Jacob & Jeannerod, 2003, S. IX)

5.1 Physikalische Grundlagen

Licht ist eine Form der elektromagnetischen Strahlung, die durch Schwingungen elektrisch geladener Teilchen zustande kommt. In der Physik gibt es **zwei Formen der Konzeptualisierung von Licht: Licht als Welle und Licht als Menge von Photonen**

Licht hat eine Wellenlänge zwischen 400 und 700 nm.

Das **Licht einer Lichtquelle** setzt sich aus Lichtwellen **verschiedener Wellenlängen** zusammen. Das Licht, das an den Rezeptoren ankommt, ist durch Absorption und Reflexion in der Zusammensetzung verändert.

Brechung ist die Veränderung der Ausbreitungsrichtung des Lichts beim Übergang von einem Medium in ein anderes.

Im Auge entsteht ein Abbild der Oberflächen in der Umgebung.

Die **Hornhaut** des Auges ist transparent. In der Hornhaut erfolgt eine erste Bündelung des Lichts.

■ **Abb. 5.1** Der Querschnitt durch das Auge zeigt die lichtbrechenden Elemente Hornhaut (Cornea) und Linse sowie die Retina mit den Photorezeptoren sowie anderen Neurone. In der Retina liegt eine Vertiefung, die Fovea, die nur Zapfen enthält. Die Sehnervenfasern treten als Sehnerv aus der Retina aus. Die Austrittsstelle bildet den blinden Fleck ohne Rezeptoren. Dargestellt ist noch das Pigmentepithel, das der Versorgung dient. (Aus Myers, 2006. © 2007 by Worth Publishers. Used with permission.)

mit bestimmten Energiequanten. Das sichtbare Licht macht nur einen Bruchteil der elektromagnetischen Strahlung aus. Es hat eine Wellenlänge zwischen 400 und 700 Nanometern (nm). Dieser Wellenlängenänderung entspricht in der Farbwahrnehmung eine Verschiebung von Violett zu Rot, wobei zu beachten ist, dass der Farbeindruck eine Leistung der Verarbeitung der Lichtwellen ist. Gammastrahlen haben eine Wellenlänge von 0,001 nm, während das UKW-Radio im Bereich einer Strahlung von 1 Billion nm arbeitet (■ Abb. 2.1, ► Kap. 2)

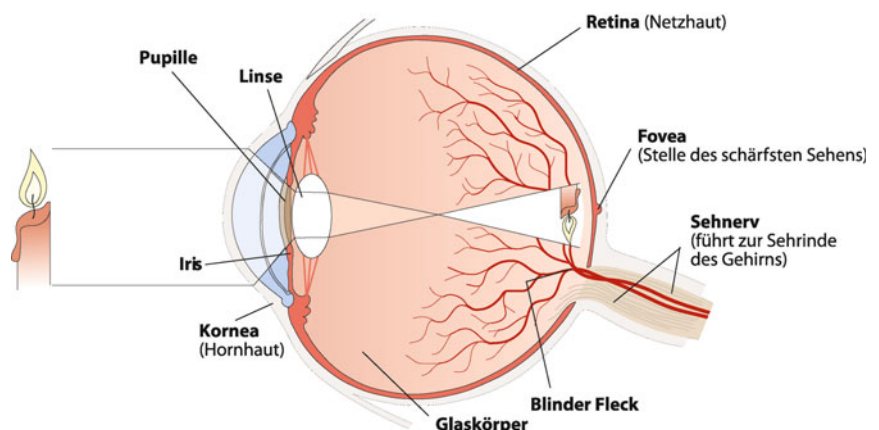
Das **Licht einer Lichtquelle** (z. B. der Sonne) setzt sich aus Lichtwellen **verschiedener Wellenlängen** zusammen. Lichtquellen unterscheiden sich nach dieser Zusammensetzung. Das Licht fällt auf die Oberfläche eines Körpers und unterliegt dort zwei für die Wahrnehmung wichtigen physikalischen Prozessen: der Absorption und der Reflexion. Diese Prozesse lassen sich an einem aktuellen Klimaproblem verdeutlichen. Die Eisschicht der Antarktis reflektiert das meiste Licht, das auf sie fällt. Mit dem zunehmenden Abschmelzen bleibt das dunklere Wasser übrig, das weniger reflektiert, dafür aber mehr absorbiert. Dieses absorbierte Licht wird in Wärme umgewandelt und erwärmt wiederum das Wasser.

Beim Wechsel von einem Medium zum anderen (von Luft in Wasser) verändern die Lichtteilchen (Photonen) die Richtung ihrer Ausbreitung, die Physik spricht von **Brechung**. Das Licht, das von einer Oberfläche in das Auge reflektiert wird, ist in seiner veränderten Wellenlängenzusammensetzung die Grundlage des Sehvorganges. So ist die Zusammensetzung des Lichts, das von einer Blattoberfläche reflektiert wird, vor und nach der Herbstfärbung unterschiedlich.

5.2 Auge

Das Auge des Menschen formt ein Abbild der Oberflächen in der Umgebung, das die Grundlage für die Steuerung unseres Verhaltens und die Erkennung von Objekten in ihrer räumlich-zeitlichen Anordnung ist. ■ Abb. 5.1 zeigt einen Schnitt durch das Auge.

Die **Hornhaut** ist transparent, allerdings kann sich die Transparenz mit dem Alter verändern. Auf der Grundlage der Transparenz wird das meiste Licht durchgelassen und nicht gestreut oder reflektiert. Allerdings erfolgt schon auf dieser Ebene eine erste Bündelung. In der Hornhaut gibt es freie Nervenendigungen, die dem Schutz der Hornhaut dienen. Bei Berührungen oder Verletzungen werden die Augenlider geschlossen, um die Hornhaut vor äußeren Einflüssen zu schützen. Kontaktlinsenträger kennen den Schmerz, wenn sie die Kontaktlinsen zu lange tragen. Die Hornhaut kann sich bei Verletzungen in der Regel sehr schnell erholen.




Zwischen der Hornhaut und der Linse befindet sich eine **Flüssigkeit** zur Versorgung der Hornhaut und der Linse. Die **Linse** enthält wie die Hornhaut keine Blutgefäße und ist daher auch transparent. Die Form der Linse kann durch die Ziliarmuskeln verändert werden, um die Abbildungseigenschaften des Auges an die Sehbedingungen anpassen zu können. Diese Veränderung der Linse wird auch **Akkommodation** genannt. Das Licht fällt aber von der Hornhaut nicht direkt auf die Linse. Es passiert vorher die **Pupille**, ein Loch in einer Muskelstruktur, der Iris. Die Größe der Pupille und damit die Menge des einfallenden Lichtes kann angepasst werden. Der Durchmesser der Pupille schwankt zwischen 2 und 8 mm. Die Größe der Pupille ist auch wichtig für das, was der Fotograf die Tiefenschärfe nennt. Eine Verkleinerung der Pupille führt zu verbesserter Tiefenschärfe (Zusammenkneifen der Augen).

Nach der Linse passiert das Licht den **Glaskörper** zwischen Linse und Retina, der mit einer durchsichtigen Flüssigkeit gefüllt ist. Dieser Glaskörper macht etwa 80% des Augenvolumens aus. Von dort gelangt das Licht auf die **Retina**, die neben den **Rezeptoren** (Zapfen, Stäbchen) auch Blutgefäße enthält. Hier findet die Umwandlung der Lichtenergie in ein Rezeptorpotenzial, die Transduktion, und damit die erste Vorverarbeitung auf dem Weg der Wahrnehmung statt.

Definition

Ein sensorischer **Rezeptor** ist für bestimmte Umweltsignale empfindlich und wandelt diese in bioelektrische Signale um. **Zapfen** sind Photorezeptoren, die vor allem bei heller Beleuchtung arbeiten und für das Farbsehen und die Detailwahrnehmung zuständig sind. Bei den **Stäbchen** handelt es sich um Photorezeptoren der Netzhaut, die für das Sehen bei geringer Helligkeit verantwortlich sind.

Bis zur Retina kann das **Auge als ein optisches System mit bestimmten Abbildungseigenschaften** betrachtet werden. Diese Abbildungseigenschaften müssen in jeder Wahrnehmungssituation über Veränderungen der Pupille und der Linse so eingestellt werden, damit auf der Retina ein scharfes Abbild der realen Situation entsteht. Das Abbild ist zweidimensional, gekrümmt und steht auf dem Kopf. Das Abbild der Kerze in  Abb. 5.1 zeigt dies.

Definition

Unter **Akkommodation** versteht man die Veränderung der Linsenkrümmung des Auges durch die Ziliarmuskeln. Dadurch werden Abbilder auf der Retina fokussiert.

Funktioniert dieser Einstellungsprozess auf der Grundlage von alters- oder krankheitsbedingten Veränderungen nicht mehr korrekt, so kommt es zu Abbildungsfehlern und damit zu **Sehproblemen**. Die Abbildungseigenschaften müssen dann durch externe Hilfen (Brille, Kontaktlinsen) korrigiert werden.

Beispiel

Linsentrübung und Auflösungsvermögen

Eine normale Entwicklung des visuellen Systems erfordert auch eine normale Wahrnehmungsumgebung. Bestehen in den visuellen Erfahrungen in der Kindheit (3–8 Jahre) Abweichungen von der Normalität, so können sich Defekte in der visuellen Wahrnehmung verfestigen. Nach einem Bericht von Wolfe et al. (2006) war J. mit einer Linsentrübung

in seinem linken Auge geboren, sodass auf der linken Retina kein klares Abbild von Streifenmustern entstehen konnte. Beide Augen hatten also verschiedene Abbilder der Umgebung zu verarbeiten. Ohne Korrektur dieser Störung würde sich die neuronale Verarbeitung an diese Störung anpassen und zu bleibenden Veränderungen führen. Glücklicherweise

Nach der Hornhaut passiert das einfallende Licht die **Pupille**, die in der Größe verstellbar ist. Die folgende **Linse** ist auch transparent und kann in ihrer Krümmung verstellt werden. Über Pupille und Linse werden die Abbildungseigenschaften des Auges beeinflusst.

Nach dem Durchlaufen **Glaskörpers** fällt das Licht auf die **Retina**. In den **Rezeptoren** (Zapfen, Stäbchen) der Retina findet die Umwandlung der Lichtenergie in Rezeptorpotenziale statt.

► Definition Rezeptor, Zapfen und Stäbchen

Die Abbildungseigenschaften des Auges müssen so eingestellt werden, dass ein scharfes Abbild auf der Retina entsteht. Dieses Abbild ist zweidimensional, gekrümmt und steht auf dem Kopf.

► Definition Akkommodation

Alters- oder krankheitsbedingte Veränderungen der Abbildungseigenschaften des Auges führen zu Abbildungsfehlern, die korrigiert werden müssen.

entdeckte ein Arzt bei J. die Trübung. Mit 3 Monaten wurde die Linsentrübung operativ durch einen Ersatz der Linse beseitigt. Unmittelbar danach war das Auflösungsvermögen des linken Auges bei J. nur etwa ein Viertel des Auflösungs-

vermögens eines normal entwickelten Auges. Nach einem Monat hatte sich das Auflösungsvermögen schon deutlich verbessert.

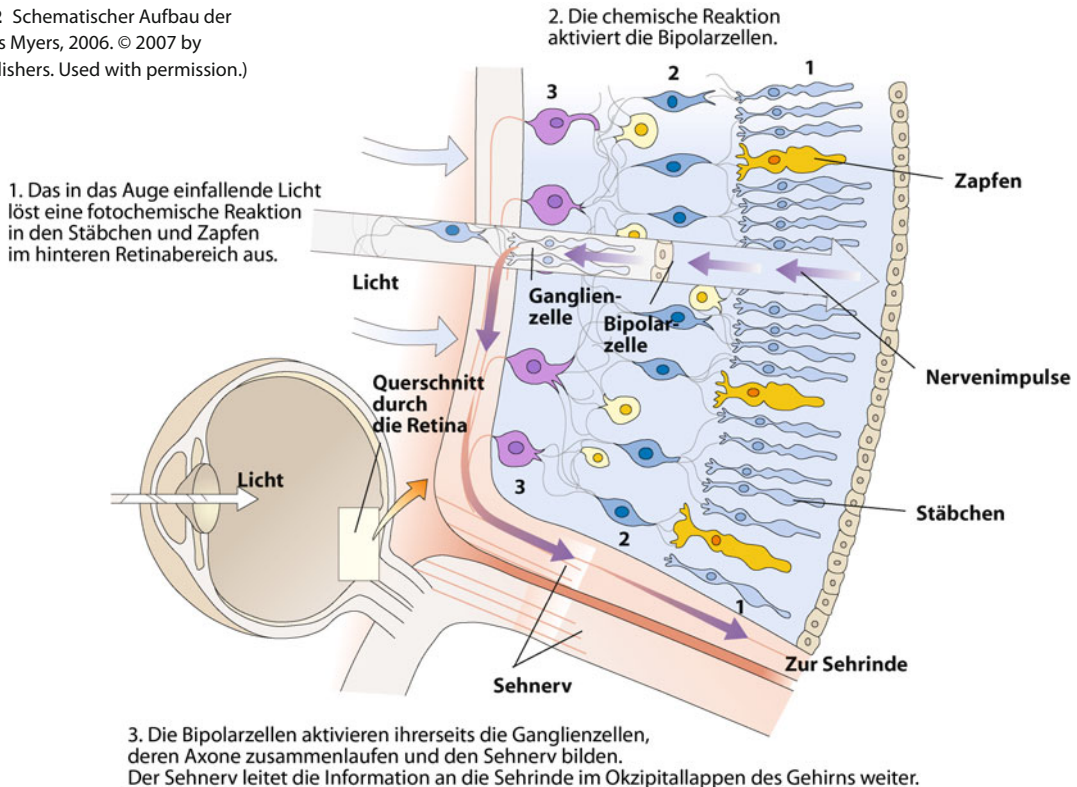
5.3 Retina

Das Bild der Retina, das der Arzt mit dem Ophthalmoskop sieht, macht einerseits die Verläufe der Blutgefäße sichtbar, andererseits sieht man so auch den sog. blinden Fleck (■ Abb. 5.1). Der **blinde Fleck** ist die Stelle des Auges, an der Blutgefäße in das Auge eintreten und die Nervenfasern gebündelt als optischer Nerv das Auge verlassen. An dieser Stelle gibt es keine Rezeptoren.

Die Retina enthält neben den **Rezeptoren** (Stäbchen, Zapfen) noch andere Neuroenschichten, von denen besonders die **Ganglienzellen** wichtig sind.

Die Retina besteht nach ■ Abb. 5.2 aus mehreren Schichten. Die letzte der Schichten enthält die Rezeptoren, die **Zapfen** und die **Stäbchen**. Vor dieser Schicht der Rezeptoren liegt eine Schicht mit anderen Zelltypen: **Bipolarzellen**, **Horizontalzellen** und **amakri-ne Zellen**. Von diesen Zellen führt die Verarbeitung zu den **Ganglienzellen**, deren Axone den Sehnerv bilden. Der bevorzugte Weg des Informationsflusses geht von den Rezeptoren über die bipolaren Zellen zu den Ganglienzellen. In diesem Netzwerk findet aber nicht nur eine Weiterleitung der Information, sondern auch eine Verarbeitung statt. Das einfallende Licht muss erst diese verschiedenen Zellschichten durchdringen,

■ **Abb. 5.2** Schematischer Aufbau der Retina. (Aus Myers, 2006. © 2007 by Worth Publishers. Used with permission.)



bevor es an die Rezeptoren gelangt. Die lichtempfindlichen Substanzen befinden sich in dem Außensegment eines Rezeptors.

5.3.1 Rezeptoren: Zapfen und Stäbchen

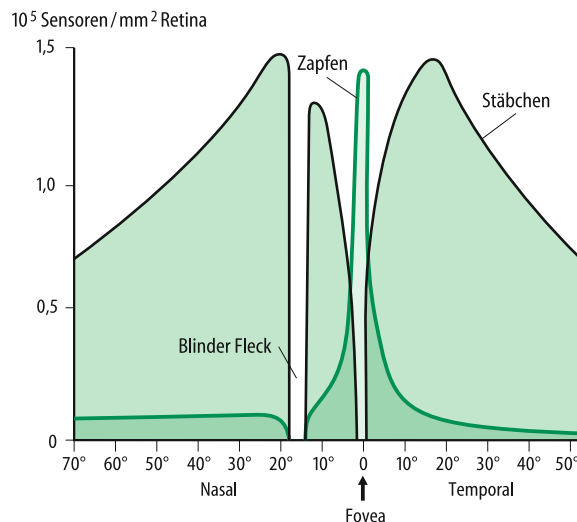
Die Schicht der Rezeptoren hat eine sog. **Duplexstruktur**, da sie zwei Typen von Rezeptoren, die **Stäbchen** und die **Zapfen**, für unterschiedliche Reizeigenschaften enthält. Das heißt, Zapfen und Stäbchen arbeiten in der Retina unter verschiedenen Bedingungen und sind deshalb auch als zwei verschiedene Systeme anzusehen. Die beiden Rezeptortypen unterscheiden sich allerdings nicht nur in ihrer Funktion, sie sind auch in unterschiedlicher Anzahl (90 Mio. Stäbchen, 5 Mio. Zapfen) und mit unterschiedlicher räumlicher Verteilung in der Retina vorhanden. Diese Verteilung ist auf **Abb. 5.3** dargestellt.

Die **Fovea centralis** ist der Bereich schärfsten Sehens auf der Retina. In der Fovea gibt es keine Stäbchen. Diese stäbchenfreie Zone umfasst etwa 1 Grad (Faustregel: 2 Grad entsprechen der Breite des Daumens bei ausgestrecktem Arm). Die Stäbchen erreichen ihr Verteilungsmaximum bei etwa 20 Grad. Zapfen gibt es vor allem in der Fovea (**Abb. 5.3**). An der Stelle des blinden Flecks, wo die Ganglienzellenfasern als optischer Nerv die Retina verlassen, gibt es überhaupt keine Rezeptoren.

Die **Photorezeptoren** enthalten visuelle **Pigmentmoleküle**, in denen die Transduktion stattfindet. In den Stäbchen gibt es das Rhodopsin, in dem Lichtenergie unabhängig von der Wellenlänge in elektrische Signale umgewandelt wird. Es gibt **drei verschiedene Zapfentypen**, in denen sich die Pigmente im Hinblick auf die bevorzugte Wellenlänge des absorbierten Lichts unterscheiden und für die sie damit die größte Empfindlichkeit haben (**► Kap. 6**).

Stäbchen sind für die Wahrnehmung schwacher Helligkeiten zuständig, beispielsweise in der Dämmerung. Es gibt nur **einen Stäbchentyp**. Ihre größte Konzentration ist aber nicht in der Fovea, deshalb ist die Fokussierung bei der Beobachtung von Sternen, wenn nur wenig Licht vorhanden ist, so zu wählen, dass das Abbild des zu beobachtenden Sterns etwa 20 Grad von der Fovea entfernt liegt.

Um Farbinformation zu erhalten, werden **Rezeptoren mit unterschiedlicher Wellenlängenempfindlichkeit** gebraucht. Wie in **► Kap. 6** begründet wird, bedarf es dafür mindestens zwei Zapfentypen mit unterschiedlicher Wellenlängenempfindlichkeit. Wir haben in der Retina sogar drei wie andere Tiere auch (Bienen haben vier Zapfentypen).



Die einzelnen Rezeptortypen sind auf der Retina räumlich unterschiedlich verteilt.

Die **Fovea** ist ein Bereich der Retina, in dem es nur Zapfen gibt. Die Verteilung der Stäbchen erreicht ihr Maximum bei etwa 20 Grad.

Die Rezeptoren enthalten spezielle **Pigmente**, in denen die Transduktion stattfindet.

Stäbchen sind für die Wahrnehmung schwacher Helligkeiten zuständig. Die größte Dichte von Stäbchen befindet sich außerhalb der Fovea.

Die für die Farbwahrnehmung wichtigen **drei Zapfentypen** sind ebenso auf der Retina unterschiedlich verteilt.

Abb. 5.3 Räumliche Verteilung der Stäbchen und Zapfen in der Retina. (Aus Birbaumer & Schmidt, 2006)

Die Ausgänge der Rezeptorzellen sind durch **Horizontalzellen** horizontal verknüpft. Dadurch beeinflussen sich die Rezeptorzellen gegenseitig. Sie können sich gegenseitig hemmen oder die Aktivität verstärken.

Amakrine Zellen stellen ebenso Verknüpfungen her. Sie beeinflussen die Kontrastwahrnehmung und das zeitliche Auflösungsvermögen.

Die **bipolaren Zellen** stellen eine Verbindung zwischen Rezeptoren und Ganglienzellen her. Es gibt zwei Typen mit Konsequenzen für die Verschaltung der Rezeptorausgänge.

■ **Abb. 5.4** Verschaltung von Stäbchen und Zapfen mit Ganglienzellen

Die **drei Zapfentypen** haben das Maximum ihrer Empfindlichkeit bei kurzwelligem Licht von 440 nm, bei mittelwelligem Licht von 530 nm und bei langwelligem Licht von 560 nm. Diese Zapfen arbeiten effektiv bei größerer Helligkeit als die Stäbchen. Zu beachten ist, dass die verschiedenen Zapfentypen selbst auch in unterschiedlicher Anzahl vorhanden und auch unterschiedlich auf der Retina verteilt sind. Es gibt nur etwa 10% Zapfen mit dem Maximum der Empfindlichkeit bei kurzwelligem Licht, 30% Zapfen mit einer maximalen Empfindlichkeit bei mittleren Wellenlängen und die Mehrzahl (etwa 60%) mit einer Empfindlichkeit bei langwelligem Licht. Das Verhältnis der Zapfentypen schwankt zwischen Personen.

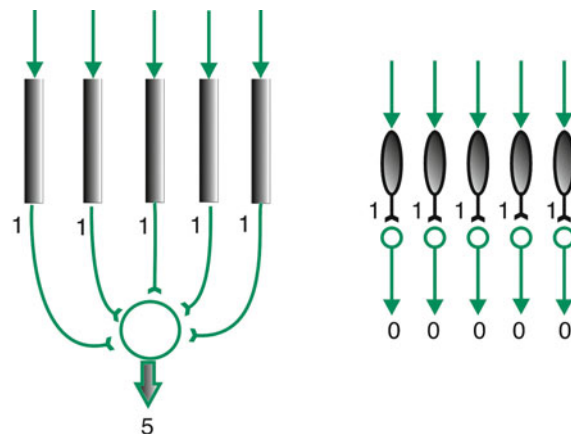
5.3.2 Horizontale, amakrine und bipolare Zellen



Horizontale Zellen vermitteln einen Kontakt zwischen benachbarten Rezeptorzellen. Diese horizontalen Verknüpfungen spielen eine wichtige Rolle bei der wechselseitigen Hemmung benachbarter Rezeptoren (► Abschn. 6.1.2). Dieser Mechanismus dient dazu, Unterschiede in der Aktivierung benachbarter Rezeptorzellen zu verstärken (► Abschn. 5.3.3).

Amakrine Zellen sind auch ein Teil des Verarbeitungsweges. Der Ausgang der amakrinen Zellen geht wieder zu amakrinen Zellen, zu horizontalen Zellen und zu Ganglienzellen. Sie spielen auch eine Rolle bei der Wahrnehmung von Kontrasten und für das zeitliche Auflösungsvermögen, allerdings ist ihre genaue Funktion noch unklar.

Die **bipolaren Zellen** bilden zusammen mit den Rezeptoren und den Ganglienzellen einen wichtigen vertikalen Verarbeitungsweg. Sie vermitteln die Information zwischen den beiden anderen. Es gibt wenigstens zwei Typen von bipolaren Zellen, die auch zu unterschiedlichen Verschaltungen von Rezeptoren führen. Der eine Typ von bipolaren Zellen bündelt die Aktivität von mehreren Stäbchen in einer konvergenten Verschaltung und leitet die Aktivität dann zu einer Ganglienzelle weiter. Die Ausgänge von mehreren Stäbchen führen damit auf eine Ganglienzelle. Durch diese **Bündelung der Aktivität von mehreren Stäbchen** wird eine erhöhte Empfindlichkeit für Helligkeiten erreicht. Das Schaltungsprinzip für Stäbchen und Ganglienzelle ist im linken Teil der ■ Abb. 5.4 veranschaulicht. Allerdings geht diese **Bündelung auf Kosten des räumlichen Auflösungsvermögens**. Aufgrund dieser konvergenten Verschaltung kann eine bipolare Zelle feuern, wenn sie durch einen Rezeptor oder durch mehrere erregt wird.

Andere bipolare Zellen sind nur mit einem Rezeptor, mit einem Zapfen, und mit einer Ganglienzelle verknüpft. Das **Schaltungsprinzip für Zapfen und Ganglienzelle**



ist im rechten Teil der  Abb. 5.4 veranschaulicht. Aufgrund der **hohen Packungsdichte der Zapfen** in der Fovea ergibt sich dann eine **sehr gute räumliche Auflösung**, aber dafür eine **geringe Empfindlichkeit**, da die Aktivität benachbarter Zapfen nicht aufsummiert wird. Es handelt sich um keine konvergente Schaltung. Wegen dieser fehlenden Aufsummation können wir bei schwachem Licht in der Dämmerung auch keine Farben unterscheiden. Die Erregung an den Zapfen ist dann zu schwach. Die Effekte der beiden Verschaltungen sind in  Abb. 5.4 noch einmal veranschaulicht. Die Pfeile stellen dabei den Lichteinfall dar. Die Zahl 1 gibt die Reaktionsstärke am Ausgang eines Rezeptors an. In der konvergenten Stäbchenverschaltung werden die Ausgänge von 5 Stäbchen aufsummiert, sodass die nachfolgende Ganglienzelle 5 Einheiten an Aktivität erhält und deshalb auch eine Antwort über den Sehnerv an das Gehirn leitet. Die Zapfen sind jeweils nur mit einer Ganglienzelle verschaltet. Es findet keine Aufsummation statt. Die Ganglienzelle eines Zapfens kann wegen der schwachen Eingangsaktivität von 1 Einheit nicht reagieren.

5.3.3 Ganglienzellen

Es gibt ungefähr 1,2 Mio. **Ganglienzellen**. Die Information aus den 120 Mio. Rezeptorzellen muss also in diese Menge verdichtet werden. Aus Einzelzelleitungen wissen wir, dass die Ganglienzellen eine spontane Feuerungsrate haben, eine Art Rauschen ohne ein Signal von den Rezeptorschichten. Bei Darbietung eines Reizes steigt diese Feuerungsrate dramatisch an. Jeder Ganglienzelle ist nun auf der Retina ein Rezeptorbereich zugeordnet. Wenn ein Reiz in diesen Bereich der Retina fällt, steigt die Feuerungsrate der zugeordneten Ganglienzelle beispielsweise an. Dieser Bereich heißt das **rezeptive Feld einer Ganglienzelle**.

In den rezeptiven Feldern gibt es zwei prinzipielle Arten der Reaktion: eine erregende und eine inhibierende. Kuffler (1953) hat diese rezeptiven Felder ausgemessen und konnten zwei grundsätzliche Typen feststellen: **ON-Ganglienzellen** haben einen zentralen kreisförmigen Bereich, in dem ein Reiz die Aktivität erhöht, und darum einen Ring, in dem ein Reiz die Aktivität absenkt. **OFF-Ganglienzellen** zeigen ein anderes Muster. Bei ihnen erfolgt ein Absenken der Feuerungsrate, wenn ein Reiz in den zentralen Teil des rezeptiven Feldes fällt. Eine Erhöhung der Feuerungsrate wird registriert, wenn im kreisförmigen inneren Teil des rezeptiven Feldes kein Reiz liegt, dafür aber ein Reiz in dem Ring um das konzentrische Feld

Kuffler konnte auch eine **konzentrische Struktur der rezeptiven Felder** nachweisen, die einige Vorteile in der Verarbeitung bietet. Eine ON-Zelle reagiert beispielweise am stärksten auf einen beleuchteten zentralen Teil bei gleichzeitiger Abwesenheit eines Lichtreizes im Ring. Dies entspricht einer Reaktion auf einen Helligkeitsunterschied im rezeptiven Feld des Ganglions. Auf eine mittlere Reizintensität über dem gesamten rezeptiven Feld erfolgt keine Reaktion. Dieser Mechanismus ist sinnvoll, da in Abhängigkeit von den Beleuchtungsverhältnissen die mittlere Beleuchtungsdichte auf der Retina sehr stark schwanken kann. Aussagekräftiger für die Wahrnehmung sind daher die Beleuchtungsunterschiede im visuellen Feld, wie sie in Kontrasten erfasst werden. Genau auf solche Unterschiede reagieren diese Ganglienzellen.

Die retinale Verarbeitung führt also zu einem neuronalen Code, der bestimmte Information in einem Bild betont, nämlich die Unterschiede an Kanten. Damit funktioniert die **Retina als eine Art Filter für solche Kanteninformation**.

Schon in der Retina werden Informationen von den Rezeptoren verarbeitet. Durch die Verschaltung von mehreren Stäbchen durch eine Ganglienzelle ergibt sich eine **Aktivitätsbündelung**, die für das Dämmersehen sinnvoll ist. Die Zapfenausgänge werden nicht gebündelt.

Es gibt deutlich weniger **Ganglienzellen** als Rezeptoren. Jeder Ganglienzelle ist auf der Retina ein räumlicher Ausschnitt zugeordnet, ihr rezeptives Feld.

ON-Ganglienzellen haben rezeptive Felder mit einem kreisförmigen Bereich, in dem ein Reiz die Aktivität erhöht, und darum einem Ring, in dem ein Reiz die Aktivität absenkt. **OFF-Ganglienzellen** haben eine umgekehrte Struktur des rezeptiven Feldes.

ON-Zellen reagieren besonders auf Lichteinfall auf das innere Kreissegment und keinen Lichteinfall im Ring. Erfolgt ein Lichteinfall über das gesamte rezeptive Feld, so reagiert diese Zelle nicht. Bei den **OFF-Zellen** ergibt sich die stärkste Reaktion, wenn im Kreisbereich kein Lichteinfall ist, dagegen einer im Ringbereich.

Die **Retina wirkt als ein Filter** für bestimmte Informationen. So werden Unterschiede an Kanten für die weitere Verarbeitung betont.

Die **Adaptation** kann **über die Verstellung der Pupille** erfolgen.

Eine andere Art der **Adaptation** erfolgt **über die Rezeptoren**. Daraus ergibt sich die Dunkeladaptationskurve, die besonders für die Stäbchen fast 30 Minuten in Anspruch nimmt.

5.4 Adaptation

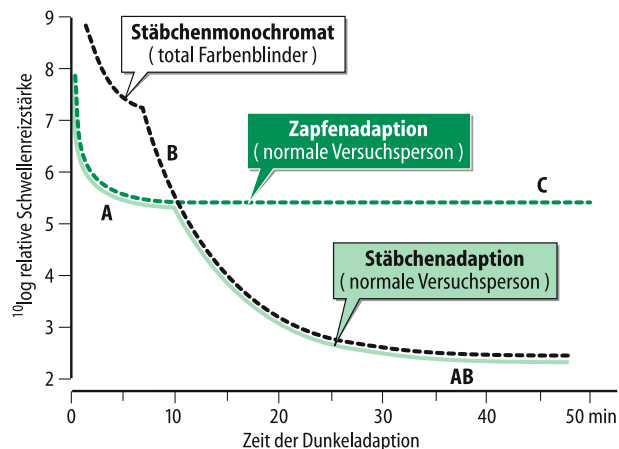
Es gibt wenigsten zwei Arten der Adaptation. Eine **Anpassung** an die Beleuchtungs- und Sehbedingungen erfolgt **über die Einstellung der Pupille**. Damit kann der Lichteinfall bei starkem Lichteinfall reduziert werden. Eine Änderung von 4 auf 2 mm reduziert den Lichteinfall um das 16-fache.

Der **andere Mechanismus ist in der Duplexnatur der Retina** begründet. Stäbchen reagieren schon auf ein einzelnes Photon und sind daher besonders für das Dämmerungssehen geeignet. Mit zunehmender Beleuchtung werden also viele Stäbchen erregt. Irgendwann kann die Ausbeute nicht gesteigert werden, da die erregten Rezeptoren sich erst erholen müssen, um erneut auf ein Photon zu reagieren. Auf der Grundlage der Duplexnatur übernehmen bei höherer Beleuchtung die Zapfen die Arbeit. Wir sprechen auch von **zwei Arten des Sehens** in Abhängigkeit von den vorrangig beteiligten Rezeptoren: dem **skotopischen Sehen** (i. e. Sehen mit Stäbchen bei geringen Lichtintensitäten und Schwarz-Weiß-Sehen) und dem **photopischen Sehen** (i. e. Sehen mit Zapfen bei höheren Lichtintensitäten) (■ Tab. 5.1). Infolgedessen kommt es zu einem **zweistufigen Anpassungsprozess**. Bei einer Dunkeladaptation, also einer visuellen Adaptation bei geringer Helligkeit, bei der die Empfindlichkeit des visuellen Systems wächst, läuft die Anpassung umgekehrt. Das helladaptierte Auge arbeitet für 3–4 Minuten mit den Zapfen, die bei zunehmendem Aufenthalt in der Dunkelheit die Empfindlichkeit bis zu einem Maximum stei-

■ **Tab. 5.1** Unterschiede zwischen skotopischem und photopischem Sehen. (Nach Mather, 2006)

Merkmal	Skotopisch (Stäbchen)	Photopisch (Zapfen)
Photorezeptoren	Stäbchen (120 Mio.)	Zapfen (6 Mio.)
Lichtenergie	Geringe Beleuchtung	Stärkere Beleuchtung
Dunkeladaptation	Langsam (30 min)	Schnell (10 min)
Farbsehen	Monochromatisch	Trichromatisch
Maximale Spektralempfindlichkeit	507 nm	555 nm (440 nm, 530 nm und 560 nm)
Räumliche Empfindlichkeit	Raumfrequenz 1	Raumfrequenz 3
Zeitliche Auflösung	Unterhalb 3 Hz	8 Hz

■ **Abb. 5.5** Die Dunkeladaptationskurve setzt die Empfindlichkeit des Auges in Beziehung zur Aufenthaltszeit im Dunkeln. (Aus Birbaumer & Schmidt, 2006)

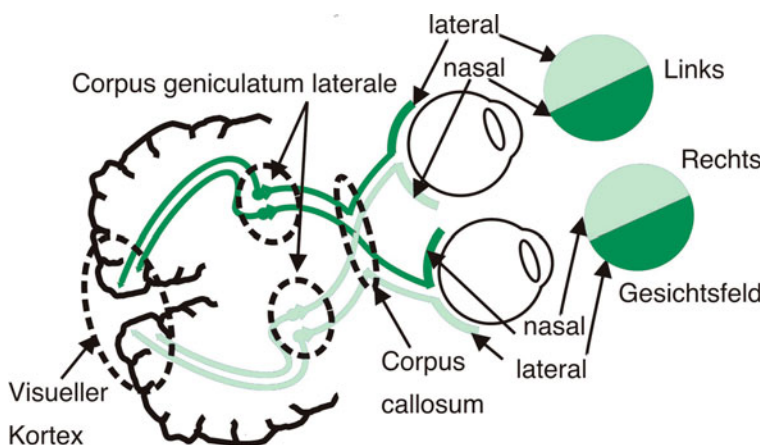


gern (gestrichelte Kurve in **Abb. 5.5**). Dann übernehmen die Stäbchen, die eine maximale Empfindlichkeit nach 20–30 Minuten erreichen (gepunktete Linie in **Abb. 5.5**). Der Übergang vom Zapfensehen zum Stäbchensehen heißt auch Kohlräusch-Knick.

Neben der unterschiedlichen Dunkeladaptation gibt es noch eine Reihe anderer Unterschiede (**Tab. 5.1**). Die Anzahl der Stäbchen übertrifft die Anzahl der Zapfen um das 20-fache. Die Empfindlichkeit für räumliche Details ist bei den Zapfen höher, ebenso das zeitliche Auflösungsvermögen. Die Stäbchen verarbeiten wegen der konvergenten Verschaltung geringe Lichtenergien. Die Zapfen benötigen höhere Lichtenergien. Infolge der unterschiedlichen spektralen Empfindlichkeit (nur eine Rezeptortyp für skotopisches Sehen; drei Rezeptortypen für photopisches Sehen) ist Farbsehen nur mit Zapfen möglich.

5.5 Corpus geniculatum laterale

Die Axone der Ganglienzellen gelangen als optischer Nerv aus der Retina in das Corpus geniculatum laterale (CGL; seitliche Kniehöcker), einen Teil des Thalamus. Das CGL ist die erste Station im Gehirn, auf der die eingehende Information aus der Netzhaut verschaltet wird. Auf diesem Weg **kreuzen sich im Chiasma opticum die Sehbahnen**, die für die neuronale Übertragung der Information aus der Retina zum Kortex zuständig sind (**Abb. 5.6**). Wir betrachten das Sehfeld, in dem wir bei unbewegtem Körper und unbewegtem Auge Objekte wahrnehmen können. Es setzt sich aus den Gesichtsfeldern der beiden Augen zusammen. Der temporale Teil des rechten Gesichtsfeldes wird auf den nasalen Teil der rechten Retina abgebildet, und durch den Sehnerv über das Chiasma opticum in die linke Gehirnhälfte geleitet. Der nasale Teil des rechten Gesichtsfeldes wird auf den temporalen Teil der rechten Retina und in die rechte Gehirnhälfte abgebildet. Entsprechend gilt für das linke Sehfeld, dass der temporale Teil in die rechte Gehirnhälfte und der nasale Teil in die linke Gehirnhälfte abgebildet wird. Nach dieser Kreuzung im Chiasma opticum gelangen diese Teile des Sehnervs in das CGL, das als Umschaltstation von der Retina in das Gehirn dient. Schon im CGL sind die mentalen Karten sichtbar. Der linke Teil des CGL enthält infolge der Kreuzung der Sehnerven ein Abbild des rechten Teils des visuellen Feldes. Dieser rechte Teil des Sehfeldes setzt sich also aus dem temporalen Sehfeldausschnitt vom rechten Auge und eines nasalen Ausschnitts vom linken Auge zusammen. Der rechte Teil des CGL enthält entsprechend ein Abbild des linken Teils des Sehfeldes.



Im CGL kreuzen sich die Sehnerven. Dadurch ergibt sich eine Abbildung des linken Sehfeldes in der rechten Hemisphäre und des rechten Sehfeldes in der linken Hemisphäre.

Abb. 5.6 Verlauf der Nervenfasern im visuellen System

Der temporale Teil des rechten Sehfeldes wird in den linken Teil des CGL übertragen, der temporale Teil des linken Sehfeldes entsprechend in den rechten Teil. Die nasalen Teile der beiden Sehfelder werden durch die Sehbahnkreuzung auf die gegenüberliegenden Teile des CGL übertragen.

Der CGL hat Verbindungen zu anderen Teilen des Gehirns. Dadurch ergeben sich von dort Einflüsse auf die visuelle Wahrnehmung.

Die Information gelangt über den Sehnerv in den primären visuellen Kortex.

Im primären visuellen Areal des Gehirns entsteht eine mentale Karte des Sehfeldes. Der linke Teil des Sehfeldes ist in der rechten Hemisphäre, der rechte Teil des Sehfeldes befindet sich in der linken Hemisphäre. Die Abbilder stehen auf dem Kopf.

Die fovealen Bereiche des Sehfeldes nehmen den größeren Teil in V1 ein.

Im primären visuellen Areal erfolgt schon eine **Zerlegung der Information**. Einzelne Neurone sind spezifisch für Kanten bestimmter Orientierungen. Die Aktivität der Neurone ist kontextabhängig.

Diese Kopplung entsteht also durch die Überkreuzung eines Teils des Sehnervs, jeweils von den nasalen Teilen der Retina der beiden Augen. Die temporalen Bereiche der Retina werden entsprechend in den Teil des CGL projiziert, der dem Ort des Auges entspricht: der temporale Teil des linken Auges in den linken Teil des CGL und der temporale Bereich des rechten Auges in den rechten Teil des CGL.

Eine Besonderheit ist, dass **vom CGL Verbindungen zu anderen Teilen des Gehirns** ausgehen, die die Verarbeitung der Sehinformation beeinflussen. Ein Beispiel dafür sind Einflüsse von einer Struktur, der Amygdala, die den emotionalen Gehalt einer Information bewertet und damit emotionale Bewertungen auf die visuelle Informationsverarbeitung vermittelt. So kann die emotionale Bewertung eines Bildes die Art der Information beeinflussen, die einem Bild entnommen wird. Die Empfindlichkeit für die Erkennung von Helligkeitskontrasten ist erhöht, wenn kurz vorher ein positiv bewertetes Bild gezeigt wird.

5.6 Kortikale Verarbeitung

Vom CGL gelangt die Information in den primären visuellen Kortex (auch als striater Kortex bezeichnet), der im hinteren Schädelbereich liegt. Die Besonderheit der Abbildung des Sehfeldes im primären visuellen Kortex (V1) ist durch zwei Eigenschaften gekennzeichnet:

1. In V1 entsteht eine mentale Karte derart, dass **benachbarten Positionen im visuellen Feld auch benachbarte Positionen in dieser Erregungskarte** entsprechen, soweit die linke und die rechte Hälfte des Sehfeldes getrennt betrachtet werden. Dabei liegt der obere Teil des linken Halbfeldes im unteren Teil der rechten Hälfte von V1 und der untere Teil des linken Sehfeldes im oberen Teil der rechten Hälfte von V1, d. h., die **Abbilder stehen auf dem Kopf**.
2. Neben dieser topografischen Abbildung gibt es noch ein zweites Merkmal, nämlich dass der Bereich des visuellen Feldes, der in der Nähe der Fovea liegt, besonders ausgeprägt ist. Das heißt, der **kortikale Abbildungsbereich der Fovea ist besonders** groß gegenüber anderen Bereichen des visuellen Feldes. Man spricht hier auch von einer **kortikalen Verstärkung**.

Im primären visuellen Kortex erfolgt eine **Zerlegung der Information in unterschiedliche Anteile** entsprechend der Spezifik der Neurone in diesem Teil des Kortex. Es werden drei Klassen von Neuronen unterschieden: relativ seltene einfache Zellen, häufig vorhandene komplexe Zellen und hyperkomplexe Zellen. So gibt es nach Hubel und Wiesel (1962) Zellen, die für bestimmte Kanten in einer bestimmten Orientierung zuständig sind. Die Arbeit dieser Neurone kann dabei auch durch Neurone in anderen Schichten des Kortex oder durch benachbarte Neuronen beeinflusst sein, was zu verschiedenen Kontexteffekten führt. So feuert ein Neuron auf eine vertikale Linie stärker als auf dieselbe Linie, wenn diese von anderen Linien mit verschiedener Orientierung umgeben ist. Es wird vermutet, dass also die Salienz oder Auffälligkeit eines Linienelementes mit der Feuerungsrate in Verbindung steht.

Man weiß inzwischen, dass der primäre visuelle Kortex Neurone enthält, die für Objektmerkmale der Orientierung, der Bewegung, der Bewegungsrichtung, der Farbe und der binokularen Disparität (► Kap. 8) sowie der Länge an bestimmten Orten der Retina zuständig sind (s. auch den ► Exkurs zur »Erfahrungsabhängigkeit«). Ein Objektbild wird also in diese Merkmale zerlegt. Über eine Erdbeere gibt es so Information über die Farbe, die Form, die Festigkeit und die Position im Sehfeld.

Die **Anordnung der Neurone** im visuellen Kortex erfolgt danach nach drei **Prinzipien**:

1. Neurone, die denselben Bereich der Retina versorgen, sind in dicken Säulen angeordnet, die eine Fläche von etwa 1 mm² haben.
2. Neurone, die für dieselbe Orientierung zuständig sind, sind so angeordnet, dass alle Orientierungen innerhalb einer Hypersäule vorhanden sind.
3. Alternierend sind die Neurone, die für das linke und rechte Augen ansprechen, in Säulen angeordnet.

Damit kann also ein Block Kortexgewebe von etwa 1 mm Dicke als eine Art Verarbeitungsmodul für einen bestimmten räumlichen Ort der Retina angesehen werden. Die Repräsentation eines Streifens auf der Retina wird in die Aktivität einer Säule in diesem Säulenmuster übersetzt. Der Retina entsprechen also viele solcher Blöcke im Kortex.

V1 hat eine Säulenstruktur, die Neurone für alle Orientierungen enthält. Eine Säule steht für die Verarbeitung eines bestimmten retinalen Ortes.

Exkurs

Erfahrungabhängigkeit

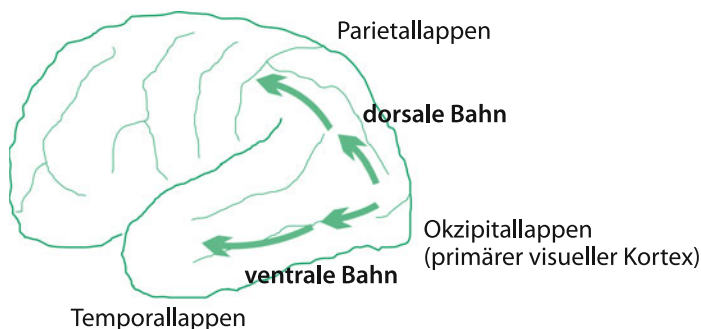
Unser Wahrnehmungssystem verändert sich durch die Reize, die es aufnimmt, ständig. Dies konnte an der Orientierungsabhängigkeit bei jungen Katzen nachgewiesen werden. Katzen haben normalerweise Wochen nach der Geburt Neurone für alle Orientierungen zur Verfügung. Wenn man allerdings die Katzen in einer Umgebung großzieht, in der bestimmte Orientierungen nicht vorkommen, so führt die fehlende Erfahrung dazu, dass Neurone mit einer Ansprechbarkeit für genau diese fehlenden Orientierungen unterrepräsentiert sind (Blakemore & Cooper,

1970). Die Katzen sind dann nach etwa 6 Wochen für Streifenmuster der Orientierung, für die sie keine Erfahrung machen konnten, blind. Abbildungsfehler können so bei Kindern auch dazu führen, dass bestimmte Reize nicht scharf abgebildet werden und den Kindern dadurch eine Seherfahrung verloren geht. Dieses Erfahrungsdefizit kann sich demnach auf die Ausbildung der Nervenzellen auswirken (z. B. bei Astigmatismus, einem Sehfehler, der durch eine verkrümmte Hornhaut zu verzerrten Abbildern auf der Retina führt).

Bezüglich der **weiteren Verarbeitung** der visuellen Informationen vermuten Mishkin, Ungerleider und Macko (1983), dass diese vom primären visuellen Kortex ausgehend entlang **zweier Bahnen** erfolgt: eine Bahn von V1 in Richtung des temporalen Kortex und eine Bahn ausgehend von V1 in Richtung des parietalen Kortex.

■ Abb. 5.7 zeigt diese Bahnen und ihre Funktion (► Studie »Objekterkennung und Lokalisierung«).

- Die Bahn in Richtung des Temporallappens (auch **ventrale Bahn** genannt) ist für die Objekterkennung zuständig,
- die andere Bahn (auch **dorsale Bahn** genannt) dagegen für die Objektlokalisierung und insbesondere auch für die Aufmerksamkeitssteuerung.



Die weitere Verarbeitung erfolgt getrennt für die beiden grundlegenden Aufgaben: die Steuerung der Handlung und die Erkennung von Objekten.

■ **Abb. 5.7** Okzipital-, Temporal- und Parietallappen. Vom primären visuellen Kortex, der im Okzipitallappen gelegen ist, zieht eine Verarbeitungsbahn in mehreren synaptischen Umschaltungen zum Parietallappen, auch dorsale Bahn genannt. Eine andere Bahn verläuft zum Temporallappen, auch ventrale Bahn genannt

Studie

Objekterkennung und Lokalisierung

Mishkin, Ungerleider und Macko (1983) konnten in Experimenten mit Primaten die Funktionen der vom primären visuellen Kortex ausgehenden Bahnen, nämlich Objekterkennung und -lokalisierung, an einer Objektanordnung belegen, bei der sie eine Objektunterscheidungsaufgabe und Objektlokalisierungsaufgabe stellen konnten. Die Affen hatten einmal aus zwei Objekten ein bestimmtes Objekt über Objektmerkmale auszuwählen, beispielsweise einen Würfel.

Ein anderes Mal hatten sie eine von zwei Positionen im Greifraum auszuwählen. Die kritische Position mit der Belohnung befand sich in dieser Lokalisationsaufgabe in der Nähe eines Zylinders. Affen mit Läsionen im Temporallappen konnten die Lokalisationsaufgabe lösen, nicht aber die Objektunterscheidungsaufgabe. Bei Affen mit Läsionen im Parietallappen war dies umgekehrt. Inzwischen ist diese Trennung der beiden Bahnen weitgehend anerkannt.

Die Verarbeitung von Objektinformation erfolgt einer ventralen Bahn im Kortex (**Was-Bahn**); die Verarbeitung von Ortsinformation entlang einer dorsalen Bahn (**Wo-Bahn**).

Läsionen bestätigen die modulare Struktur des Kortex.

Die **Spezialisierung** von kortikalen Bereichen wirft die Frage nach der **Koordinierung** dieser Aktivitäten im Erkennungsvorgang auf.

Milner und Goodale (1995) haben vorgeschlagen, aufgrund der Funktion der beiden Bahnen diese als »**Was**»-**Bahn** und »**Wo**»-**Bahn** zu bezeichnen. Dass nicht nur der Ort, sondern auch die Aktionen entlang der dorsalen Bahn verarbeitet werden, zeigen auch neuropsychologische Ergebnisse: Milner und Goodale (1995) berichten **Untersuchungsergebnisse einer Patientin**, die ein CO₂-Vergiftung erlitten hatte. Diese Patientin wies noch eine intakte Farbwahrnehmung auf und konnte auch Details noch erkennen. Sie hatte aber Schwierigkeiten, Konturen von Objekten oder von Objektzeichnungen zu erkennen. Allerdings konnte sie die Umrisse eines Objektes aus dem Gedächtnis zeichnen, konnte aber eben keine Kopie einer solchen Objektzeichnung erstellen. Daraus kann man erkennen, dass sie die Objekte sehr wohl kannte, sie also das Wissen hatte. Sie konnte also auch Zeichnen, wie die Kopien aus dem Gedächtnis zeigten. Eine Besonderheit wies die Patientin auf, wenn sie eine Karte in einen Schlitz mit einer bestimmten Orientierung stecken sollte, ähnlich wie einen Schlüssel in ein Schloss. Das Handeln war bei der Patientin nicht beeinträchtigt. Sie konnte die Karte richtig in den Schlitz stecken. Was sie aber nicht konnte, zeigte sich beim Vergleichen von Orientierungen. Sie konnte nicht demonstrieren, wie die Karte zu halten war, damit sie in eine vorgegebene Orientierung passte. Vergleichspersonen haben damit überhaupt keine Schwierigkeiten. Andere Berichte zeigen, dass es auch Patienten gibt, die den Vergleich beherrschten, aber nicht korrekt handeln konnten. Damit ist dies ein Beispiel für eine **doppelte Dissoziation von zwei Teilsystemen der visuellen Verarbeitung**: ein Teilsystem ist für das Handeln zuständig, das andere für das Erkennen.

Diese **Spezialisierung auf Handeln und Erkennen im extrastriaten Kortex** ist mit der in ► Kap. 2 eingeführten Modularität der kortikalen Verarbeitung verträglich. Ein weiteres Beispiel für die Spezialisierung bestimmter Kortexbereiche auf bestimmte Funktionen ist ein Areal, das für die Bewegungswahrnehmung zuständig ist. Läsionen in diesem Bereich führen zu einem selektiven Defizit in der Bewegungswahrnehmung (Akinetopsie) (Karnath & Thier, 2005). Ein anderer Bereich des okzipitalen Kortex scheint bevorzugt für die Farbwahrnehmung zuständig zu sein. Läsionen in diesem Bereich resultieren in kortikaler Farbblindheit oder Achromatopsie. Andere Läsionen in anderen Bereichen zeigen sich in einer Unfähigkeit zur Erinnerung bekannter Gesichter, der Prosopagnosie. Damit kann die Annahme einer modularen Struktur, abgeleitet aus Störungen, heute aufgrund neuerer Untersuchung mit neurowissenschaftlichen Methoden auch am intaktem Gehirn als bestätigt gelten (Grill-Spector & Kanwisher, 2005; Kanwisher, 2001; hierzu auch die ► Studie zur »Modularität«).

Es setzt sich also auf höheren Verarbeitungsebenen fort, was auf der zellulären Ebene im primären visuellen Kortex schon sichtbar wurde: Die **visuelle Verarbeitung spaltet sich auf**, d. h., verschiedene Areale sind auch auf verschiedene Funktionen, also auf die Verarbeitung unterschiedlicher Informationen, spezialisiert. Zum gegenwärtigen Stand der Forschung ist die genaue funktionale Charakterisierung solcher Areale

noch in der Diskussion. Unklar bleibt auch weiterhin, wie aus diesen Aktivitäten in den neuronalen Modulen die ganzheitliche Wahrnehmung entsteht.

Studie

Modularität

Kanwisher (2001) führte eine Untersuchung durch, die die Modularität der Verarbeitung in Beziehung setzte zur Aufmerksamkeit. Wenn Aufmerksamkeit auf bestimmte Aspekte einer Reizsituation an einem Ort gelenkt werden kann, so sollten die neuronalen Areale, die für die selektierten Objektattribute zuständig sind, auch eine erhöhte Aktivität zeigen (zur objektbasierten Aufmerksamkeit ► Kap. 15). Kanwisher nutzte Ergebnisse, die belegen, dass für die Gesichtererkennung bevorzugt ein anderes Areal (FFA, »fusiform face area«) zuständig ist als für die Erkennung von Gebäuden (PPT, »parahippocampal place area«; Erläuterungen

zu diesen Arealen finden sich in Gazzaniga et al., 2002). Indem Kanwisher den Versuchspersonen überlagerte Bilder von Gebäuden und Gesichtern zeigte und durch Vorgabe von Selektionskriterien die Aufmerksamkeit mal auf das Gesicht und mal auf das Gebäude lenkte, konnte sie die Verarbeitung steuern. Im Ergebnis zeigte sich in Übereinstimmung mit der modularen Hypothese, dass bei geforderter selektiver Verarbeitung des Gesichts in diesen überlagerten Bildern im Areal FFA eine erhöhte Aktivität nachgewiesen werden konnte, bei der selektiven Verarbeitung von Gebäuden war dagegen das Areal PPT besonders aktiv.

Inzwischen gibt es Diskussionen darüber, wie die **neuronale Repräsentation eines Objektes** aussieht. Eine Variante beruht auf der Idee einer sparsamen Codierung und kann als **streng hierarchisches Modell** angesehen werden. Ausgehend von der elementaren Merkmalsanalyse in V1 wird danach angenommen, dass in mehreren Ebenen eine immer stärkere Verknüpfung bis auf die Ebene erfolgt, wo die Merkmale eines Objektes die Ansprechbarkeit eines Neurons festlegen. Barlow postulierte (1972) dieses Modell, da mit der Hierarchie die rezeptiven Felder immer größer werden und damit auf einer höheren Ebene ein Objekt vollständig im rezeptiven Feld eines Neurons liegen kann. Ein Neuron bündelt danach die gesamte Information eines Objektes. Die Grundidee diese sparsamen Codes ist also, dass ein Neuron für ein Objekt steht.

Ein **alternatives Modell** geht von einem **Populationscode** aus, wie er für die Farbwahrnehmung gilt. Die neuronale Repräsentation der Farbe steckt nicht in der Aktivität eines einzelnen Rezeptors, sondern in der Verteilung der Aktivitäten der drei wellenlängenempfindlichen Rezeptoren. Ähnlich ist auch das Konzept für den neuronalen Code für Objekte. Nicht eine einzelne Zelle, sondern die Aktivitäten verschiedener Zellen mit unterschiedlicher Funktionalität stellen den Code dar, einen Populationscode. Nach dieser Sichtweise beruht unsere Fähigkeit zur Objekterkennung auf der Koordinierung einer Vielzahl von Neuronen (s. auch die ► Studie zu »Wahrnehmung und neuronale Aktivität«).

Durch den Populationscode wird noch ein anderes fundamentales Problem der Kognition, speziell der Wahrnehmung aufgeworfen: Wenn jedes Objekt im Gehirn durch einen solchen verteilten Populationscode, d. h. durch **Aktivität in verschiedenen Arealen des Gehirns**, repräsentiert ist, dann stellt sich natürlich die **Frage ihrer Verknüpfung**. Die Lösung dieses sog. **Bindungsproblems** wäre also ein wichtiger Schritt in Richtung eines Verständnisses komplexer Wahrnehmungsleistungen, und nicht nur dieser. Zwei Lösungswege beherrschen momentan die Diskussion, ein neurobiologischer und ein psychologischer Ansatz:

Der **neurobiologische Weg** wurde von der Gruppe um Singer entwickelt und mit empirischen Daten gestützt. Er geht davon aus, dass für die Verknüpfung der Aktivität die zeitliche Synchronisation von verschiedenen Neuronen verantwortlich ist. So wie zwei Uhren im gleichen Takt schlagen, so könnte die Bindung über den gleichen Feuerungstakt von Neuronen hergestellt werden. Die Kohärenz einer Wahrnehmung wäre damit über Taktung im Gehirn, also durch bestimmte Frequenzmuster realisiert. Die Eleganz dieses Vorschlages darf aber nicht darüber hinwegtäuschen, dass ein Teil des Problems nur verschoben ist, nämlich wie diese Taktung selbst wieder registriert wird.

Ein Ansatz für die neuronale Repräsentation von Objektinformation geht davon aus, dass **auf dem Verarbeitungsweg immer mehr Merkmale neuronal integriert** werden. Bestimmte Neurone stehen dann für bestimmte Objekte.

Ein anderer Ansatz geht von einem verteilten neuronalen Code aus. Unterschiedliche Neurone codieren unterschiedliche Informationen.

Populationscodes werfen das Problem auf, welche Merkmale zu einem Objekt gehören. Dieses **Bindungsproblem** ist noch nicht gelöst.

Der **neurobiologische Weg** der Lösung des Bindungsproblems nimmt an, dass die Bindung über die gleiche Taktung der entsprechenden Neurone hergestellt wird.

Studie

Wahrnehmung und neuronale Aktivität

In welchem Zusammenhang die erlebte Wahrnehmung und die neuronale Aktivität stehen, ist schwer zu beweisen. Im Extremfall zeigt eine Läsion, ein Ausfall eines neuronalen Systems, welche Wahrnehmungsleistungen an die Aktivität dieses Areals gebunden sind.

Eine andere Möglichkeit besteht in Untersuchungen zur Rivalität zwischen den Augen. Werden beiden Augen verschiedene Bilder angeboten, so wird in dieser binokularen Wettstreitsituation in der Regel nur eines der beiden Bilder gesehen. In Abständen von etwa 3 Sekunden wechselt dann die Wahrnehmung von einem Auge zum anderen.

In einem Primatenexperiment haben Logothetis, Leopold und Scheinberg (1996) Untersuchungen durchgeführt, um zu belegen, dass bestimmte Wahrnehmungen mit bestimmten neuronalen Aktivitäten verknüpft sind. In ihren Untersuchungen ging es um die Erkennung eines stilisierten Sonnenaufganges und eines Tierbildes. Affen wurden

Reaktionen antrainiert, an denen man erkennen konnte, ob sie einen Sonnenaufgang sehen oder ein Tier. Den Affen wurde dann gleichzeitig im linken Auge ein Streifenmuster in Form eines stilisierten Sonnenaufganges und im rechten Auge ein Tierbild präsentiert. Daraus entsteht ein binokularer Wettstreit. Die Affen zeigten nun teilweise an, einen Sonnenaufgang zu sehen, teilweise zeigten sie an, ein Tierbild zu sehen. Parallel dazu wurde die Aktivität von Neuronen beobachtet, von denen man wusste, dass der effektive Reiz für ihre Aktivität ein Tierbild war. Dieses Neuron wechselte nun das Aktivitätsmuster mit der Wahrnehmung. Es war nur aktiv, wenn die Affen die Wahrnehmung eines Tierbildes signalisierten. Das Ergebnis belegt, dass die neuronale Aktivität also in enger Beziehung zur Wahrnehmung steht.

Ähnliche Ergebnisse sind beim Menschen mithilfe bildgebender Verfahren zu Darstellung von Gehirnaktivität gefunden worden.

Ein **psychologischer Vorschlag** sieht die Bindung in Beziehung zur Aufmerksamkeit. Merkmale am gleichen Ort werden gebunden.

Der **psychologische Weg** geht von einem Mechanismus aus, der im zweiten Teil des Buches ausführlich diskutiert wird, der Aufmerksamkeit. Das Modell der Objekterkennung von Treisman ist ein Beispiel dafür. Die Bindung wird im einfachsten Fall durch die ortsbasierte Aufmerksamkeit gewährleistet: Merkmale, die am gleichen Ort verbunden werden müssen, erhalten Aufmerksamkeit. Diese Bindungsannahme ist mit empirischen Fakten verträglich. Bei der Erkennung komplexer Objekte ist damit zugleich auch immer bekannt, wo sich diese Objekte befinden. Ist eine Bindung nicht nötig, dann ist oft auch unklar, wo sich das Objekt befindet (► Kap. 9).

? Kontrollfragen

1. Welche Funktion haben Hornhaut, Linse, Pupille und Retina?
2. Wie verteilen sich die Rezeptoren auf der Retina?
3. Was ist eine konvergente Schaltung und was leistet sie?
4. Wie sieht das rezeptive Feld eines ON-Zentrum-Neurons aus?
5. Erläutern Sie die Dunkeladaptation!
6. Welche Hypothese der Verarbeitung wurde durch Mishkin, Ungerleider und Macko (1983) mit welchem Experiment begründet?
7. Welches Ergebnis spricht für die Modularität der Verarbeitung im Gehirn?

► Weiterführende Literatur

- Gazzaniga, M.A., Ivry, R.B. & Mangun, G.R. (2002). *Cognitive Neuroscience. The biology of the mind. 2nd Edition*. New York: Norton.
- Gegenfurtner, K.R. (2003). *Gehirn und Wahrnehmung*. Frankfurt a.M.: Fischer.
- Hubel, D. (1989). *Auge und Gehirn. Neurobiologie des Sehens*. Heidelberg: Spektrum.
- Mather, G. (2006). *Foundations of perception*. Hove, New York: Psychology Press.

6 Helligkeits- und Farbwahrnehmung

6.1 Helligkeits- und Kontrastwahrnehmung – 67

- 6.1.1 Helligkeitswahrnehmung – 68
- 6.1.2 Laterale Hemmung – 69
- 6.1.3 Kognitive Mechanismen bei der Kontrastverstärkung – 71
- 6.1.4 Entdeckung von Kontrasten – 72
- 6.1.5 Selektive Adaptation – 74
- 6.1.6 Zeitliche Kontraste – 75
- 6.1.7 Kontraste und Objekte – 76

6.2 Farbwahrnehmung – 76

- 6.2.1 Reflexionsspektren – 76
- 6.2.2 Univarianz – 77
- 6.2.3 Trichromatizität – 78
- 6.2.4 Dimensionen wahrgenommener Farben – 80
- 6.2.5 Theorien zur Farbwahrnehmung – 80
- 6.2.6 Interaktionen von Farben – 81

Lernziele

- Warum ist die Kontrastwahrnehmung eine grundlegende Leistung des visuellen Systems?
- Wie können verschiedene Kontrastphänomene durch Verschaltungen in der Retina erklärt werden?
- Welche Phänomene erfordern eine kognitive Erklärung?
- Wieso ist die selektive Adaptation eine wichtige Methode zur Analyse in der Wahrnehmungspsychologie geworden?
- Wieso kann mit einem Rezeptortyp allein keine Farbwahrnehmung gelingen?
- Wie lassen sich Farbkontraste erklären?

Nachbilder

Als ich gegen Abend in eine Wirtshaus eintrat und ein wohlgewachsenes Mädchen mit blendenweißem Gesicht, schwarzen Haaren und einem scharlachroten Mieder zu mir ins Zimmer trat, blickte ich sie, die in einiger Entfernung vor mir stand, in der Halbdämmerung scharf an. Indem sie sich nun darauf hinwegbewegte, sah ich auf der mir entgegenstehenden weißen Wand ein schwarzes Gesicht, mit einem hellen Schein umgeben, und die übrige Bekleidung der völlig deutlichen Figur erschien von einem schönen Meergrün. (Johann Wolfgang von Goethe, 1988, S. 79)

6.1 Helligkeits- und Kontrastwahrnehmung

Eine Betrachtung der Eigenschaften der visuellen Wahrnehmung beginnt mit der Wahrnehmung von Helligkeiten und vor allem von Helligkeitsunterschieden. Der Begriff des **Ganzfeldes** drückt aus, dass wir keine Wahrnehmung haben, wenn keine Helligkeitsunterschiede oder Kontraste im gesamten visuellen Feld vorhanden sind, also ein homogenes visuelles Feld mit konstanter Helligkeit vorliegt. Selbst der Farbeindruck verschwindet in einem Ganzfeld, wenn keine Kontraste vorhanden sind. Nahe an

In einem homogenen visuellen Feld mit konstanter Helligkeit kann es keine Wahrnehmung geben.

Studie

Fallbeispiel Farbblindheit

Der Neurologe Sacks beschreibt einen Patienten mit einer Farbblindheit: Der Maler I. erlitt nach einem Unfall infolge einer Kopfverletzung eine totale Farbblindheit. Er konnte nur noch Grautöne wahrnehmen. Tomaten erschienen ihm beispielsweise schwarz und Blumen grau. Die Umgebung, in der er seine Bilder geschaffen hatte, versank in eine Welt von Grautönen. Das Essen schmeckte nicht

mehr, weil auch die Nahrungsmittel ihre charakteristische Farbe verloren. Er konnte sich auch keine Farben mehr vorstellen, obwohl er als Maler darin besondere Fähigkeiten hatte. Mit der Zeit gelang es ihm, die sich auftuenden Probleme zu bewältigen. Er konzentrierte sich in seiner Arbeit auf schwarz-weiße Bilder.

6

Die **Helligkeitswahrnehmung** zeigt, dass die Helligkeit nicht nur von der **Leuchtdichte** des reflektierten Lichts abhängt.

Helligkeitsunterschiede zwischen Flächen bilden **Kontraste**, die Grundlage für die Wahrnehmung der Kontur eines Objektes sind.

Bei kurzen Lichtblitzen hängt die wahrgenommene Helligkeit von der Dauer der Blitze ab.

► **Definition**
Helligkeitskonstanz

Helligkeitskonstanz zeigt, dass die Helligkeitswahrnehmung vom Kontext der zu beurteilenden Fläche abhängt. Für die Wahrnehmung werden Verhältnisse von Leuchtdichten ausgewertet.

solche Ganzfeldeigenschaften kommen beispielsweise Nebelsituationen oder relativ strukturlose visuelle Felder in der Arktis.

6.1.1 Helligkeitswahrnehmung

Wahrnehmung erfordert **Kontraste**. Die Helligkeitswahrnehmung zeigt, dass die Helligkeit nicht nur von der Leuchtdichte des reflektierten Lichts abhängt. Eine graue Fläche erscheint vor einem hellen Hintergrund dunkler als vor einem dunklen Hintergrund. Die Umgebung bestimmt also den Helligkeitseindruck mit.

Um Gegenstände mit ihren **Konturen** in einem Grauwertbild zu erkennen, muss das visuelle System Kontraste auswerten. Kontraste treten in einem visuellen Feld auf, wenn Flächen unterschiedlicher Helligkeit aneinander stoßen. Die Kontraste sind die Grundlage für die Wahrnehmung der Konturen von Objekten. Die Wahrnehmung von Helligkeiten beruht auf der Intensität (physikalisch gemessen als **Leuchtdichte**) des reflektierten Licht. Der Zusammenhang zwischen Leuchtdichte und empfundener Helligkeit gehorcht dem Potenzgesetz nach Stevens (► Abschn. 4.5.3).

Man würde eigentlich annehmen, dass eine Fläche umso heller erscheint, je mehr Licht sie reflektiert. Dem ist aber nicht so, was beispielweise daran deutlich wird, dass bei sehr kurzen Lichtblitzen die wahrgenommene Helligkeit von der Dauer der Lichtblitze abhängt. Dazu gibt es auch einen kleinen Demonstrationsversuch. Betrachtet man ein weißes Blatt Papier bei unterschiedlichen Beleuchtungsverhältnissen, so bleibt der Wahrnehmungseindruck Weiß doch erhalten, es besteht **Helligkeitskonstanz**, obwohl die Leuchtdichte des reflektierten Lichts sehr verschieden ist.

Definition

Unter **Helligkeitskonstanz** versteht man die gleichbleibende Wahrnehmung der Objekthelligkeit bei verschiedenen Beleuchtungen.

Betrachten wir die Beleuchtung einer Fläche mit Licht, das infolge seiner Zusammensetzung zu einem Grauwerteindruck führt, auch **achromatische Beleuchtung** genannt. Auch wenn eine Fläche mit solchem Licht unterschiedlicher Intensität beleuchtet wird, so nehmen wir es doch als gleichbleibend in der Helligkeit wahr. Die veränderten physikalischen Bedingungen wirken sich nicht auf den Helligkeitseindruck aus. Diese Unveränderbarkeit des Helligkeitseindrucks ist nur ein Beispiel für verschiedene **Konstanzleistungen** in der Wahrnehmung. Andere Konstanzleistungen sind die **Farbkonstanz** oder die **Größenkonstanz**. Diese Konstanzleistungen unseres Wahrnehmungsapparates sind dafür verantwortlich, dass wir nicht bei jeder Änderung der Wahrnehmungsbedingungen annehmen, dass sich das Wahrnehmungsobjekt an sich geändert hat. Die Lösung bei der Helligkeitskonstanz liegt darin, dass das visuelle Sys-

6.1 · Helligkeits- und Kontrastwahrnehmung

tem nicht einfach die Intensität des reflektierten Lichts auswertet. Es wertet auch die Intensität des reflektierten Lichtes der Umgebung mit aus oder anders ausgedrückt: Der Kontext der zu beurteilenden Fläche wird mit ausgewertet.

Dieser Effekt kann leicht veranschaulicht werden:

Beispiel					
Nehmen wir zwei kleinen grauen Quadrate, die sich auf größeren grauen Quadraten befinden. Die beiden kleinen Quadrate reflektieren unterschiedlich viel Licht, sollten also eigentlich unterschiedlich grau erscheinen. Das eine kleine Quadrat mit geringem Grauwert befindet sich auf einem großen Quadrat mit noch geringerem Grauwert. Das andere					
kleinere Quadrat mit größerem Grauwert befindet sich auf einem großen Quadrat, das einen noch größeren Grauwert hat. Die meisten Personen geben jetzt an, dass die beiden kleinen Quadrate gleich hell erscheinen, obwohl sie unterschiedlich viel Licht reflektieren.					

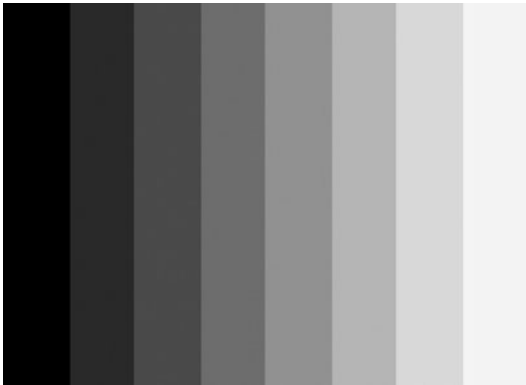
Wie ist das möglich? Das visuelle System wertet das **Verhältnis der Intensitäten des reflektierten Lichts** vom kleinen und großen Quadrat aus. Die Grauwerte können in dem Beispiel so gewählt, dass diese Verhältnisse in den beiden Situationen konstant sind. Dieser **Kontexteffekt** tritt auch als Helligkeitskontrast auf. Was würde passieren, wenn wir die beiden kleinen Quadrate identisch im Grauwert wählen, so dass sie gleich grau erscheinen? Der Effekt wäre in der Regel, dass dann das rechte Quadrat im Kontext des großen dunklen Quadrats heller erscheinen würde. Grundlage eines Kontexteffektes könnte ein Mechanismus sein, der darin besteht, dass der Kontext auf die Verarbeitung der Helligkeiten hemmend wirkt. Ein solcher Hemmungsprozess ist schon in der Retina identifiziert worden.

6.1.2 Laterale Hemmung

Durch retinale Verschaltungen entsteht ein Hemmungsprozess, der einige der Kontrastphänomene wie die **Mach-Bänder** erklärt.

Definition

Als **Mach-Bänder** bezeichnet man den Effekt der Kontrastverstärkung an der Hell-Dunkel-Grenze von Mustern.

In  Abb. 6.1 lässt sich diese **Kontrastverstärkung bei den Mach-Bändern** deutlich erkennen: ein Muster von unterschiedlich grauen Bändern, die sich von dunklem Grau in helles Grau ändern. Dabei tritt an den Konturen ein besonderes Phänomen auf,

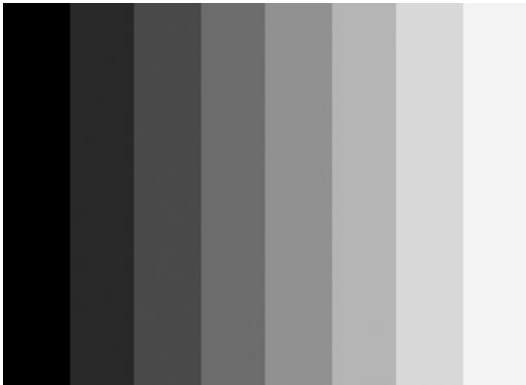


Der **Helligkeitseindruck** einer Fläche ist durch die **Helligkeit des Kontextes** beeinflusst.

Durch Verschaltungen in der Retina entsteht ein Hemmungsmechanismus, der einige Kontrastphänomene erklären kann.

► Definition Mach-Bänder

Kontrastverstärkung in der Wahrnehmung kann durch laterale Hemmung erklärt werden.

 **Abb. 6.1** Kontrastverstärkung am Beispiel der Mach-Bänder. (Aus Ditzinger, 2006)

Die laterale Hemmung in der Retina konnte durch Ableitung von Nervenaktivität nachgewiesen werden.

nämlich dass an der Änderungsstelle im hellen Grau ein noch hellerer Streifen auftritt. Im benachbarten dunkleren Grau dagegen zeigt sich in der Nähe der Sprungstelle ein noch dunkleres Grau. Im Ergebnis dessen scheinen die Grauwerte der einzelnen grauen Streifen nicht homogen zu sein. Eine physikalische Ausmessung der Leuchtdichte würde aber ergeben, dass die gemessene Leuchtdichte des reflektierten Lichts bei jedem Streifen konstant ist. Dieser Effekt, dass der Kontrast an der Sprungstelle noch verstärkt ist, lässt sich durch **laterale Hemmung** erklären.

In physiologischen Untersuchungen an Zellen, die Ganglienzellen in der Retina ähneln, wiesen Hartline, Wagner und Ratcliff (1956) den Hemmungseffekt nach (► Studie »Laterale Hemmung«).

Studie

Laterale Hemmung

Am Auge eines Krebses wurde von Hartline, Wagner und Ratcliff (1956) die laterale Inhibition untersucht. Die Besonderheit dieses Auges bestand darin, dass einzelne Rezeptoren infolge der Größe mit Licht separat gereizt werden konnten. Ein Lichteinfall auf einen kritischen Rezeptor löst eine Aktivität in der Nervenfasern dieses Rezeptors aus. Wurden in der Nachbarschaft dieses kritischen Rezeptors weitere Rezeptoren mit Licht gereizt, verringerte sich über-

raschend die Aktivität in der Nervenfasern des kritischen Rezeptors. Wurde die Lichtintensität an seinem unmittelbaren Nachbarn weiter erhöht, verringerte sich seine Aktivität noch weiter. Die Aktivität in den Nervenfasern der Nachbarrezeptoren hemmten also die Aktivität in der Nervenfasern des kritischen Rezeptors; dieser Effekt wird auch laterale Hemmung oder laterale Inhibition genannt.

6

► Definition Laterale Hemmung

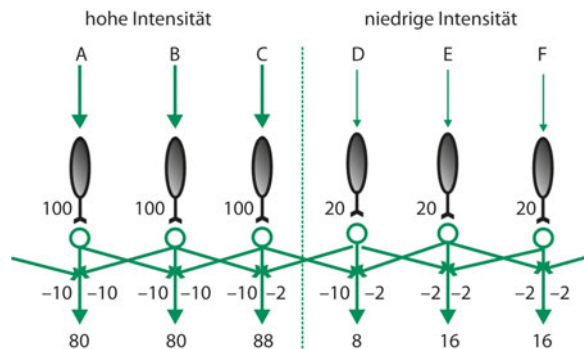
Definition

Die **laterale Hemmung** ist ein Hemmprozess, der sich seitlich in einer neuronalen Schaltung ausbreitet. In der Retina sind daran Horizontal- und Amakrinzellen beteiligt.

Mit lateraler Hemmung können verschiedene Kontrasteffekte erklärt werden.

Mit diesem Hemmungseffekt kann die Kontrastverstärkung bei den Mach-Bändern erklärt werden. In **Abb. 6.2** sind sechs Rezeptoren (A bis F) schematisch in einer neuronalen Verschaltung dargestellt, wobei von einer Kontur zwischen zwei Streifen mit hoher und geringer Intensität ausgegangen wird. Die beiden Rezeptoren B und C liegen im hellen Grau (hohe Intensität). Die entsprechenden Rezeptoren erzeugen die gleiche Aktivität von jeweils 100 Einheiten. Die Nachbarrezeptoren von B zeigen dieselbe starke Aktivität von 100 Einheiten und hemmen B von beiden Seiten mit einer angenommenen Rate von 10% ihrer Grundaktivität. Im Ergebnis führt dies auf eine Restaktivität von 80. Anders ist die Situation bei C. Der linke Nachbar B hemmt ebenso die Aktivität von C, der rechte Nachbar D erhält weniger Licht (niedrige Intensität) und hemmt infolge seiner Grundaktivität von 20 dadurch C weniger, nur um 2 Einheiten (10% von 20). C hat danach eine Restaktivität von $100 - 10 - 2 = 88$ Einheiten. C hat eine größere


■ **Abb. 6.2** Gegenseitige Hemmung von sechs Rezeptoren. Angegeben ist der ungehemmte Ausgang bei A, B und C mit 100 sowie bei D, E, und F mit 20 Einheiten. Die gegenseitige Hemmung macht immer 10% dieser ungehemmten Aktivität aus. Durch Subtraktion dieser Hemmungsbeträge ergibt sich die Antwort der bipolaren Zellen

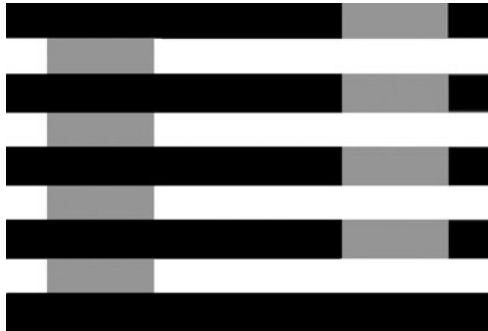


Restaktivität als B und auch A. Der Streifen erscheint dort aufgehellte. Die gleiche Betrachtung kann man für die Rezeptoren D und E anstellen, die eine Grundaktivität von nur 20 haben. D hat eine Restaktivität von 8 und E von 16. D erscheint danach dunkler als der Rest des Streifens mit geringer Intensität. Die **laterale Hemmung bewirkt also eine Kontrastverschärfung an der Kontur**. Dieses Wechselspiel von Hemmung und Aktivierung erklärt also auf retinaler Ebene einige Kontrasteffekte. Dazu gehört auch das Hermannsche Gitter (Ditzinger, 2008).

6.1.3 Kognitive Mechanismen bei der Kontrastverstärkung


Einige Kontrasteffekte, können allerdings nicht über die Kontrastverstärkung durch laterale Hemmung erklärt werden. Sie erfordern kognitive Mechanismen. Koffka (1935) diskutierte das folgende Beispiel, die sog. **Koffka-Ringe**, bei dem der Versuch einer Erklärung über laterale Hemmung versagt. Stellen wir uns zwei graue Halbringe vor schwarzem und weißem Hintergrund vor. Werden die beiden Halbringe zusammengefügt, ergibt sich ein einheitlich grauer Ring. Werden die beiden Halbringe aber so zusammengefügt, dass an der Berührungsfläche ein schmale schwarze Linie als Kante eingefügt wird, erscheinen sie unterschiedlich grau. Eine Erklärung kann hier nur kognitiv erfolgen. Ein Ansatz mündet in der Annahme, dass der Helligkeitseindruck von der kognitiven Interpretation des Rings abhängt: ein einheitlicher Ring in der ersten Anordnung (ohne Kante) und zwei Halbringe in der zweiten Anordnung (mit der Kante). Die wahrgenommenen Helligkeiten hängen von der **kognitiven Interpretation der Situation** ab.

Ein anderes Beispiel ist die **White-Illusion** in  Abb. 6.3. Auch diese Täuschung kann nicht mit lateraler Hemmung erklärt werden. Das rechte Rechteck erscheint heller als das linke Rechteck, obwohl beide den gleichen Grauwert haben. Die Kontrastverstärkung sollte eigentlich den umgekehrten Effekt erzeugen. Die Erklärung für diese Täuschung scheint darin zu liegen, dass das visuelle System berücksichtigt, zu welchen Teilen der Abbildung die beiden Graustreifen gehören. Das linke Rechteck hat einen weißen Hintergrund, mit dem es verglichen wird. Das rechte Rechteck hat einen schwarzen Hintergrund. Die scheinbare Position der Rechtecke im Raum bestimmte also den Helligkeitseindruck. Wichtig ist uns hier nur, dass zur Erklärung komplexere kognitive Verarbeitungsprinzipien benötigt werden.



Die **Koffka-Ringe** können nicht über laterale Hemmung erklärt werden. Die Erklärung erfordert andere kognitive Mechanismen.

Die White-Täuschung kann ebenso nicht durch laterale Hemmung erklärt werden.

 **Abb. 6.3** White-Täuschung. (Aus Ditzinger, 2006)

Für die Praxis

Informationsgestaltung für Fahrsimulatoren

Um Fahrsimulatoren effektiv im Fahrertraining einsetzen zu können, müssen die Bedingungen realistisch gestaltet werden, insbesondere für die Wahrnehmung der Verkehrssituationen auf dem Bildschirm. Es hat sich gezeigt, dass in solchen Simulatoren die Geschwindigkeit der Eigenbewegung oft unterschätzt wird. Entsprechende Untersuchungen be-

legen die Einflüsse der Ortsfrequenz und der Helligkeitskontraste auf die Geschwindigkeitsschätzung von Fahrzeugkernen. Helligkeitskontraste verändern sich mit der Beleuchtung. Solche Ergebnisse könnten als Grundlage für verbesserte, realitätsnahe Informationsgestaltung dienen.

Kontraste als Grundlage für die Entdeckung von Kanten und Konturen sind räumliche Variationen von Helligkeit im visuellen Feld.

Eine differenzierte Bewertung des Auflösungsvermögens bei Kontrasten erfolgt über **Muster von Streifen** mit unterschiedlichem Grauwert.

■ **Abb. 6.4** Intensitätsverteilungen eines Streifenmusters

Streifenmuster können nach der Stärke des Kontrasts, nach der Ortsfrequenz und der Orientierung unterschieden werden.

Der **Kontrast** eines periodischen Streifenmusters bezieht sich auf den **Unterschied zwischen dem hellen und dem dunklen Streifen**. Er schwankt zwischen den Werten 0 und 1.

Die **Ortsfrequenz** bezeichnet die relative **Breite der Streifen** des Musters. Für die Abbildungseigenschaften des Auges ist der **Sehwinkel**, unter dem ein Objekt gesehen wird, entscheidend.

6.1.4 Entdeckung von Kontrasten

Die **Wahrnehmung von Helligkeitssprüngen** oder Kontrasten ist eine **Grundlage für** die Entdeckung von Kanten und Konturen und damit die **Lösung von komplexeren Erkennungsproblemen**. Allgemein sind diese Kontraste räumliche Variationen in den Helligkeiten im visuellen Feld, im Extremfall von Helligkeitssprüngen.

Ein differenziertes Maß für die Leistungsfähigkeit des visuellen Systems bei der Wahrnehmung solcher Kontraste sind die minimalen **Helligkeitsunterschiede, die gerade noch wahrgenommen werden**. Die Entdeckung eines solchen Kontrasts ist eine grundlegende Leistung und wird heute mit Streifenmustern gemessen. Streifenmuster enthalten im Wechsel helle und dunkle Streifen (■ Abb. 6.4). Diese **Streifenmuster** stellen eine Annäherung an die visuelle Grundleistung dar, nämlich die Erkennung von Helligkeitsunterschieden als Basis für die Erkennung von Konturen und Formen in der Objekterkennung.



Streifenmuster sind durch drei Eigenschaften charakterisiert:

1. Kontrast,
2. Ortsfrequenz,
3. Orientierung.

Kontrast. Dieses Merkmal bezieht sich auf den eben genannten maximalen **Grauwertunterschied** in seinem solchen Streifenmuster. Er kann zwischen 0 und 1 variieren. Der Kontrast 0 entspricht einer homogenen Fläche, der Kontrast 1 einem schwarz-weißen Streifenmuster. Der Kontrast wird nach folgender Formel berechnet:

$$\text{Kontrast} = (I_{\max} - I_{\min}) / (I_{\max} + I_{\min})$$

I_{\max} ist der Grauwert des hellen Streifens bzw. der hellsten Stelle innerhalb einer Periode eines solchen Musters, I_{\min} dagegen ist der Grauwert des dunklen Streifens bzw. der dunkelsten Stelle innerhalb einer Periode.

Ortsfrequenz. Die Ortsfrequenz charakterisiert die **Breite der Streifen** bezogen auf die Breite eines Musters. Je mehr Streifen in einem Muster, umso höher ist die Ortsfrequenz. Da in der visuellen Wahrnehmung infolge der Abbildungseigenschaften des Auges nicht die absolute Breite entscheidend ist, sondern der Sehwinkel, unter dem ein Objekt gesehen wird, erfolgt die Angabe der Anzahl der Wechsel zwischen hellen und dunkeln Streifen nicht bezogen auf die Breite des Musters, sondern auf eine **Sehwinkel-einheit**: Wenn sich die Entfernung eines Musters ändert, bleibt die Breite erhalten, aber der Sehwinkel, unter dem das Muster gesehen wird, verringert sich. Die vier Finger

einer ausgestreckten Hand (ohne Daumen) erzeugen z. B. ein gitterartiges Muster mit einer Sehwinkel von etwa 4 Grad. Dies ergibt eine Ortsfrequenz von $1/4=0,25$ Zyklen pro Grad Sehwinkel. In der Praxis werden oft nicht helle und dunkle Streifen konstanter Helligkeit verwendet, sondern Streifenmuster mit sinusförmiger Helligkeitsänderung (analog zu den sinusförmigen Druckänderungen bei einem Tonreiz), bei denen ein allmählicher Übergang von hell nach dunkel erfolgt.

Definition

Unter der **Ortsfrequenz** versteht man die Anzahl der Perioden pro Sehwinkel in einem Streifenmuster. Der **Sehwinkel** ist der Winkel, unter dem ein Beobachter zwei Punkte sieht. Er verändert sich mit der Entfernung des Beobachters von den Punkten.

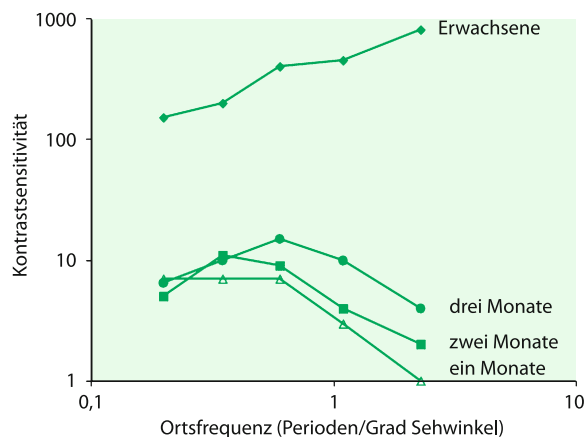
Orientierung. Die Orientierung bezieht sich auf die **Ausrichtung der Streifenmuster**. Extreme Varianten sind vertikal ausgerichtete und horizontal ausgerichtete Streifenmuster. Alle Varianten dazwischen sind zugelassen.

Die Besonderheit dieser Muster ist, dass für jede Ortsfrequenz und jede Orientierung mit den klassischen psychophysikalischen Methoden der **Kontrastwert der absoluten Schwelle** bestimmt werden kann. Die **Kontrastsensitivität** ist der Kehrwert der Absolutschwelle. ■ Abb. 6.5 zeigt die so gemessene Kontrastsensitivität für Personen unterschiedlichen Alters. Die Kontrastsensitivitätsfunktion hat bei Erwachsenen ihr Maximum bei etwa 2–3 Perioden pro Grad Sehwinkel.

Die **Kontrastschwellen sind von verschiedenen Faktoren beeinflusst:**

Ein rein optischer Faktor ergibt sich aus dem **Aufbau des Auges**: Das Auge ist ein Abbildungssystem, das vom Licht durchlaufen werden muss. Infolge seiner Eigenschaften kommt es beim **Durchlaufen des Auges** zu einem **Verlust des physikalische Kontrasts**. Ein optisches System wie das Auge kann daher durch das Verhältnis des Kontrasts des Musterabbildes auf der Retina und des Kontrasts im originalen Muster charakterisiert werden. Dieses Verhältnis ist kleiner als 1. Die Abbildungseigenschaften verändern sich z. B. mit der **Größe der Pupille**, die entsprechend der Duplextheorie mit skotopischem und photopischem Sehen in Verbindung steht. Eine kleine Pupille entspricht photopischem Sehen und bewirkt eine bessere Übertragung des Kontrasts als die große Pupille, die charakteristisch für skotopisches Sehen ist. Allgemein gilt, dass diese Übertragung des Musterkontrasts durch das Auge mit der Größe der Ortsfrequenz sinkt.

Ein anderer Faktor, der Einfluss auf die Verarbeitung von Mustern unterschiedlicher Ortsfrequenz hat, ist in den **Eigenschaften der rezeptiven Felder der Neurone** im primären visuellen Kortex begründet. Ein Neuron hat rezeptive Felder, die aus erregen-



► Definition Ortsfrequenz und Sehwinkel

Die **Orientierung** charakterisiert die **Ausrichtung eines Streifenmusters**.

Kontrastsensitivität wird mit den Verfahren der Schwellenbestimmung ermittelt.

Verschiedene Faktoren wie Aufbau des Auges und Größe der rezeptiven Felder beeinflussen die Kontrastschwellen.

Verluste beim Durchlaufen des Auges führen zu Kontrastminderungen. Auch die Größe der Pupille ist hier von Bedeutung.

Die **Größe der rezeptiven Felder** von Neuronen im visuellen Kortex beeinflusst die Kontrastschwellen.

■ **Abb. 6.5** Kontrastsensitivität für verschiedene Ortsfrequenzen und vier Altersgruppen. (Mod. nach Goldstein, 2002)

Ganglienzellen mit ihren rezeptiven Feldern haben optimale Ortsfrequenzmuster.

Über den Nachweis **selektiver Adaptation** kann indirekt die Existenz neuronaler Systeme belegt werden.

► Definition Selektive Adaptation

Die **Methode der selektiven Adaptation** erfordert die Erfassung von Reaktionen auf einen Reiz vor und nach einer Adaptationsphase.

Die Kontrastübertragungsfunktionen für Muster unterschiedlicher Orientierung ergeben ein differenziertes Bild der Sensitivität des visuellen Systems.

den und hemmenden Bereichen gebildet werden und den eben eingeführten Streifenmustern entsprechen. Wenn die **Größe eines rezeptiven Feldes** so ist, dass der erregende Bereich mit dem hellsten Bereich des Streifenmusters und der hemmende Bereich mit dem dunkelsten Teil des rezeptiven Feldes zusammenfällt, leistet dieses Neuron eine Erkennung des Musters. Nun sind im Kortex relativ wenige Neurone mit sehr kleinen und sehr großen rezeptiven Feldern vorhanden. Daher ist die Kontrasterkennung für Streifenmuster mit großen und kleinen Ortsfrequenzen sehr schlecht.

6.1.5 Selektive Adaptation


Für Muster mit bestimmten Ortsfrequenzen kann eine selektive Adaptation stattfinden. Diese selektive Adaptation ist ein Hinweis auf ein neuronales System für die Verarbeitung solcher Frequenzen. Es zeigt sich nun (Enroth-Cugell & Robson 1986), dass es **für jedes rezeptive Feld** in Abhängigkeit von seiner Größe **ein optimales Ortsfrequenzmuster** gibt, bei dem die Ganglienzelle die höchste Feuerungsrate hat.


Viele Eigenschaften solcher Neurone sind in Tierexperimenten durch die **Ableitung der Aktivität einzelner Neurone** gewonnen worden. Da diese Methode nur sehr eingeschränkt in bestimmten Fällen verwendet werden kann, ist die Wahrnehmungspsychologie auf indirekte Methoden angewiesen. Eine dieser Methoden beruht auf dem Lernen. Wenn es neuronale Systeme geben sollte, die für bestimmte Kontrastmuster sensitiv sind, dann sollten diese als biologische Systeme bei einer Dauerreizung ermüden, d. h., nach einer gewissen Zeit sollte die Sensitivität für Muster dieses Typs herabgesetzt sein. Diese Methode, bekannt als **selektive Adaptation** wird daher häufig eingesetzt, um indirekt die Existenz neuronaler Systeme einer bestimmten Funktionalität zu belegen.

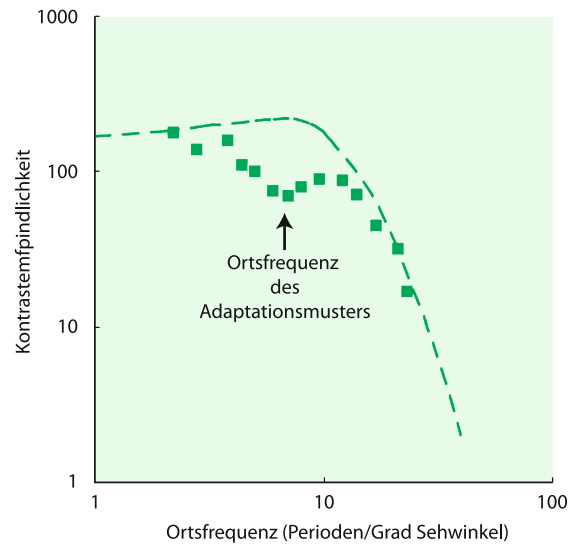
Definition

Bei der **selektiven Adaptation** handelt es sich um ein Verfahren, bei dem eine Person für eine gewisse Zeitdauer einem bestimmten Reiz ausgesetzt wird und danach die Auswirkungen dieser Exposition auf die Wahrnehmung anderer Reize geprüft wird.

Das Verfahren zur **Prüfung der selektiven Adaptation** umfasst folgende Schritte:

1. Die Sensitivität für Kontrastmuster über den relevanten Bereich an Ortsfrequenzen wird erhoben.
2. Ein Kontrastmuster einer bestimmten Ortsfrequenz wird ausgewählt (Adaptationsmuster in  Abb. 6.6). Diese Muster werden entsprechend lange gezeigt, um das vermutete neuronale System, das für diese Frequenz zuständig ist, zu ermüden.
3. Die Sensitivität für alle Kontrastmuster wird erneut erhoben. Wenn das System für diese Adaptationsfrequenz noch ermüdet ist, dann sollte diese Sensitivitätsfunktion für Frequenzen in der Nähe dieser kritischen Frequenz einen Einbruch zeigen.

 Abb. 6.6 zeigt das Ergebnis einer solchen selektiven Adaptation mit dem erwarteten Ergebnis. Damit hat man eine Methode, um ähnlich wie bei der Farbwahrnehmung neuronale Systeme zu ermitteln, die für bestimmte Frequenzbereiche eine besonders gute Empfindlichkeit haben. Letztlich ist dies eine Art zeitlicher Kontrasteffekt. Solche **Kontrastkurven** können für Muster unterschiedlicher Orientierung erhoben werden. Dadurch ergibt sich ein sehr differenziertes Bild für die Sensitivität des visuellen Systems bei der Detailwahrnehmung.

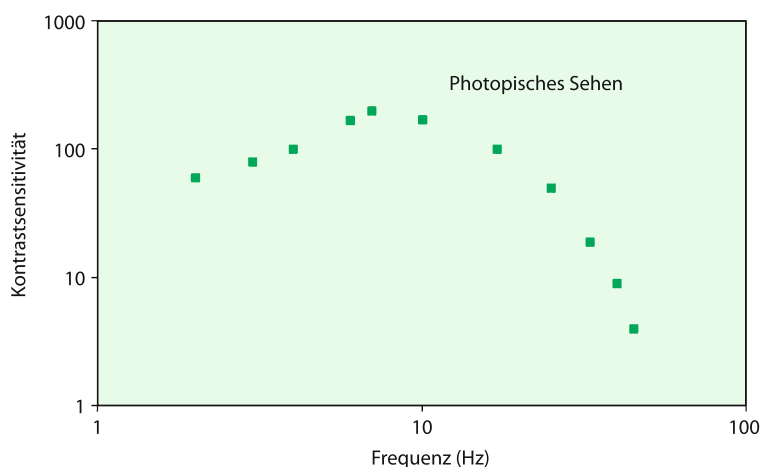


■ **Abb. 6.6** Kontrastübertragungsfunktion vor und nach der Adaptation mit einem bestimmten Muster. (Mod. nach Goldstein, 2002)

6.1.6 Zeitliche Kontraste

Neben der räumlichen Auflösung gibt es auch eine Auflösung in zeitlicher Hinsicht. Die Kontraste in einem Bild ändern sich mit der Darbietungszeit. Wir sprechen von der **zeitlichen Kontrastsensitivität**. Die einfachste Reizvariante für die Bestimmung dieser Art der Sensitivität ist die Darbietung eines **flackernden Musters**, das aus einem Wechsel von hellen und dunkeln Streifen in einem zeitlichen Abstand besteht. Es kann dann die Bestimmung der zeitlichen Frequenz erfolgen, bei der gerade noch ein flackerndes Muster, gesehen werden kann. Werden nun unterschiedliche Kontraste für ein solches Flackern betrachtet, kann über die Schwellenbestimmung eine zeitliche Kontrastsensitivität gemessen werden. Die Kontrastsensitivität solcher Muster für photopisches Sehen ist am höchsten bei etwa 8 Hz. Bei Frequenzen über 50 Hz geht die Empfindlichkeit gegen null. ■ **Abb. 6.7** zeigt diesen Zusammenhang zwischen Kontrastempfindlichkeit und Frequenz des Wechsels in der Zeit.

Neben räumlichen Kontrasten gibt es auch ein zeitliches Phänomen. Auch das **zeitliche Auflösungsvermögen** hängt von Ortsfrequenzen ab.



■ **Abb. 6.7** Zeitliche Kontrastsensitivität in Abhängigkeit von der Flackerfrequenz. Die Sensitivität ist für photopisches Sehen am höchsten bei etwa 8 Hz. (Mod. nach De Lange, 1958)

Die Kontrastwahrnehmung ist die Grundlage für die Erkennung von Konturen und damit von Objekten. Der Zusammenhang zwischen **Kontrastwahrnehmung und Objekterkennung** wird auch dadurch deutlich, dass Graubilder durch eine Überlagerung von solchen Streifenmustern dargestellt werden können.

Die **Empfindlichkeitskurven** charakterisieren nicht nur das visuelle System. Sie können auch für einzelne Neurone erhoben werden.

6.1.7 Kontraste und Objekte

Ein normales visuelles Abbild enthält sehr unterschiedliche Details. Es gibt in einem Gesicht sehr grobe Details, etwa die Bereiche Augen, Nase und Mund, als auch sehr differenzierte Unterschiede wie die Faltenstruktur eines Gesichts zur Altersbestimmung. Diese groben und feinen Details eines Bildes werden in den verschiedenen **Ortsfrequenzen von Kontrastmustern** widergespiegelt. Feine Details entsprechen Kontrastmustern mit hoher Ortsfrequenz. Ein Organismus, der solche Muster nicht erkennen kann, hat also auch Schwierigkeiten in der Detailwahrnehmung. Mithilfe einer mathematischen Methode, der **Fourier-Analyse**, kann für jedes Grauwertbild der Anteil an Streifenmustern einer bestimmten Ortsfrequenz an diesem Bild dargestellt werden. Ein Bild kann also in eine Verteilung von Ortsfrequenzmustern zerlegt werden, wie ein Geräusch in eine Mischung von Tönen zerlegt werden kann (für eine detaillierte Darstellung sei verwiesen auf Goldstein, 2002)

Es ist auch bekannt, dass bestimmte Neurone für bestimmte Ortsfrequenzen infolge ihrer Eigenschaften des rezeptiven Feldes eine besondere Empfindlichkeit haben. Solche **Empfindlichkeitskurven für Ortsfrequenzmuster** sind also eine Möglichkeit, die Eigenschaften des visuellen Systems und einzelner Neurone mit ihren rezeptiven Feldern zu beschreiben.

6.2 Farbwahrnehmung

Für die Praxis

Ästhetik und Mensch-Rechner-Kommunikation

Die ästhetische Bewertung von Objekten wird von der Wahrnehmungspsychologie untersucht, weil sie eine interessante Leistung ist. Schönheits- und Gefallensurteile gehören zu den unmittelbaren Urteilen. Wie bedeutsam solche Urteile sind, zeigt die Rolle des ästhetischen Empfin-

dens bei der Bewertung von Nutzeroberflächen zur Mensch-Rechner-Interaktion. Eine Untersuchung zeigte, dass durch geeignete Farbwahl ästhetisch gestaltete Interfaces zu einem verringerten Belastungserleben der Nutzer führten.

Entscheidend für die **Farbwahrnehmung** ist die **Wellenlängenzusammensetzung** des Lichts, das von einer Oberfläche reflektiert wird. Objekte unterscheiden sich darin.

Die **Verteilung der Wellenlängen** im reflektierten Licht einer Oberfläche ist der proximale Reiz für die Farbwahrnehmung.

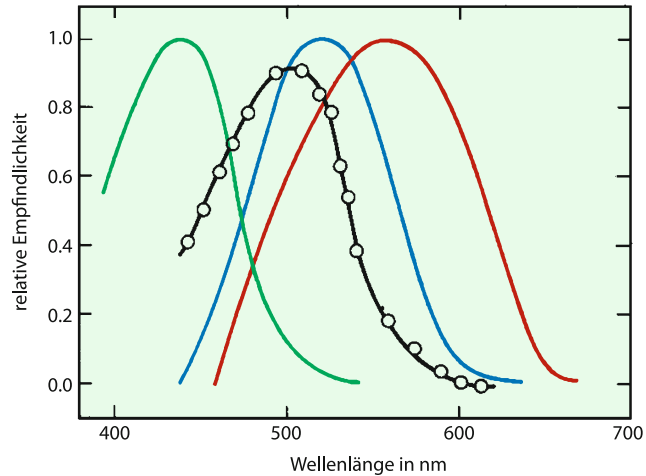
Die **physikalischen Eigenschaften der Oberflächen** bestimmen die Verteilung der Wellenlängen im reflektierten Licht.

6.2.1 Reflexionsspektren

Farbe ist keine physikalische Eigenschaft der Objekte in unserer Umwelt, sie ist **eine Empfindung und daher eine subjektive Größe**, die in einer Beziehung zu elektromagnetischen Wellen steht. Wir können nur einen relativ kleinen Bereich des elektromagnetischen Spektrums wahrnehmen (■ Abb. 2.1, ► Kap. 2). Die wahrgenommene Farbe steht in einer Beziehung zu diesen Wellenlängen.

Das meiste Licht wird von Objektoberflächen reflektiert. Die Wellenlängen, die in diesem reflektierten Licht vertreten sind, hängen von der **Wellenlängenzusammensetzung der Lichtquelle** und von den **Absorptionseigenschaften der reflektieren Oberflächen** ab: Je mehr Licht absorbiert sind, umso dunkler erscheint eine Oberfläche, im Extremfall erscheint sie uns schwarz. Absorbiert eine Oberfläche nur bestimmte Wellenlängen, so ändert dies die Zusammensetzung im reflektierten Licht im Vergleich zum Licht der Lichtquelle. Diese Wellenlängenverteilung im reflektierten Licht einer Oberfläche wird zum proximalen Reiz für die Farbwahrnehmung.

Die **Verteilung der Wellenlängen im reflektierten Licht** verschiedener Oberflächen und Farbpigmente ist also entscheidend. Weißes Kopierpapier reflektiert nahezu alle Wellenlängen im gleichen Ausmaß, schwarzes Papier reflektiert natürlich die verschiedenen Wellenlängen nur in einem sehr geringen Ausmaß. Eine Tomate reflektiert vor allem das langwellige Licht und erscheint daher rot.



■ **Abb. 6.8** Empfindlichkeit der Zapfen (blau, grün, rot) und Stäbchen (schwarz) der menschlichen Retina. (Aus Ditzinger, 2006)

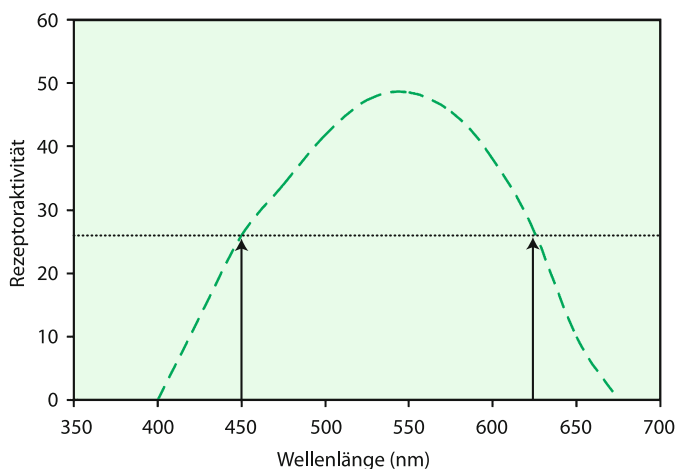
Der **Farbeindruck** entsteht also aus der **Wechselwirkung des reflektierten Lichts mit den wellenlängenempfindlichen Rezeptoren der Netzhaut** und der Weiterverarbeitung. In ■ Abb. 6.8 ist die Empfindlichkeit der drei Zapfentypen als auch der Stäbchen dargestellt. Die Zapfen haben ihre Maxima bei verschiedenen Wellenlängen (440 nm, 530 nm und 560 nm) und werden auch K-Zapfen, M-Zapfen und L-Zapfen genannt. Manchmal werden sie auch Blau-, Grün- und Rot-Zapfen genannt. Allerdings ist dies irreführend, da jeder Zapfentyp für alle Wellenlängen Aktivität zeigt, eben nur in einem unterschiedlichen Ausmaß.

Der **Wahrnehmungseindruck** entsteht aus der Wechselwirkung der Wellenlängenmischung des auffallenden Lichts mit den unterschiedlichen Zapfen in der Retina und der dann erfolgenden Signalverarbeitung.

6.2.2 Univarianz

Warum haben wir drei Zapfentypen? Hintergrund ist das Problem der Univarianz, d. h., dass mit einem Zapfentyp keine eindeutige Wahrnehmung möglich ist. Verschiedene monochrome Lichtquellen, also Lichtquellen, die nur Licht einer bestimmten Wellenlänge enthalten, führen zu vergleichbarer Aktivität eines Rezeptors. Das bedeutet, dass die Aktivität eines Rezeptors nicht eindeutig einer bestimmten Wellenlänge zugeordnet werden kann. Damit kann das visuelle System auf der Grundlage der Aktivität eines Rezeptors keinen Unterschied zwischen Wellenlängen erkennen, also keine Farbe wahrnehmen (■ Abb. 6.9).

Mit einem Rezeptortyp allein, selbst wenn er sensible für unterschiedliche Wellenlängen ist, kann keine Farbwahrnehmung funktionieren.



■ **Abb. 6.9** Univarianz: Licht von 450 und 625 nm erzeugt bei einem Rezeptor die gleiche Aktivität. Die Rezeptoraktivität ist mehrdeutig

► Definition Univarianz

Die **Farbwahrnehmung** erfordert wegen der Univarianz von Photorezeptoren **mindestens zwei Rezeptortypen** mit unterschiedlicher spektraler Empfindlichkeit.

Die Mehrdeutigkeit, die im Signal eines Rezeptortyps steckt, kann nur durch zusätzliche Rezeptortypen mit anderer Wellenlängenempfindlichkeit aufgelöst werden. In unserem visuellen System haben wir dafür drei Rezeptortypen.

► Definition Chromatizität

■ **Abb. 6.10** Trichromatizität am Beispiel von zwei Wellenlängen

Definition

Univarianz bedeutet, dass das gleiche Aktionspotenzial bei einem Zapfen durch zwei verschiedene Wellenlängen ausgelöst werden kann. Damit ist eine Unterscheidung von Wellenlängen nicht möglich.

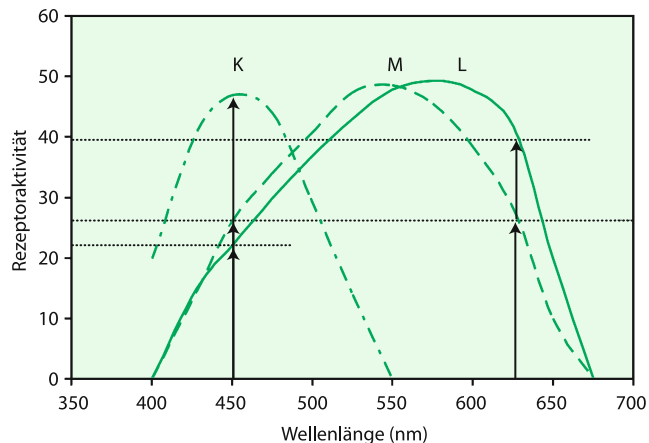
Wie in ■ Abb. 6.9 dargestellt erzeugt Licht von 450 nm die gleiche Rezeptorantwort wie Licht von 625 nm, aber Licht von 450 nm sehen wir violett und Licht von 625 nm orange. Das **Problem der Mehrdeutigkeit** wird noch verschärft. Im Beispiel kann die Intensität z. B. eines Lichts von 525 nm so lange reduziert werden, bis die Aktivität des Rezeptors bei Licht von 525 nm genauso hoch ist wie bei einem anderen Licht von 625 nm. Das **Problem der Univarianz** liegt also darin, dass die Aktivität eines Photorezeptors in hohem Maße mehrdeutig ist. Da wir bei schwachem Licht (nicht bei Tageslicht) nur mit den Stäbchen, also nur mit einem Rezeptortyp, sehen können, haben wir auch keine Möglichkeit Farben zu sehen. Das Problem der Univarianz verhindert dies, obwohl Stäbchen natürlich auch eine wellenlängenabhängige Aktivität zeigen. Zur Beseitigung dieser Mehrdeutigkeit und damit **zur Wahrnehmung von Farbe brauchen wir mehrere Rezeptortypen**.

6.2.3 Trichromatizität

Mit den Rot-Zapfen allein könnten wir wegen des Problems der Univarianz nicht Rot sehen, nur die Zusammenarbeit der drei Zapfentypen sichert diese Farbwahrnehmung. Die **Grundlage der Farbwahrnehmung sind die Aktivitätsmuster der drei Zapfentypen**, also ein neuronaler Populationscode, d. h., das Aktivitätsmuster über mehrere Neurone bestimmt die Wahrnehmung (auch ► Kap. 5). Die beiden im Beispiel genannten Wellenlängen 450 und 625 nm erzeugen jeweils eine unterschiedliche Verteilung an Aktivitäten der drei Zapfentypen. Die unterschiedlich langen Pfeile bei diesen Wellenlängen in ■ Abb. 6.10 verdeutlichen dies. Beide Wellenlängen erzeugen vergleichbare Aktivität in den M-Rezeptoren, aber unterschiedliche Aktivität in den L- und K-Rezeptoren. Diese Eigenschaft der drei Zapfentypen, nämlich dass die Verteilung der Aktivität den Farbeindruck bestimmt, wird als Chromatizität bezeichnet. Solche **Unterschiede in Rezeptoraktivitäten** werden dann neuronal ausgewertet.

Definition

Chromatizität bedeutet, dass die Farbe über die Ausgänge von drei verschiedenen Rezeptoren in unserem visuellen System kodiert wird.



Bisher sind wir immer davon ausgegangen, dass Licht einer ganz bestimmten Wellenlänge betrachtet wird. Wie schon gesagt, ist aber normalerweise das auftreffende **Licht eine Mischung aus verschiedenen Wellenlängen**.

Es werden **zwei Typen von Farbmischungen** unterschieden: die additive und die subtraktive Farbmischung.

Additive Farbmischungen. Das Beispiel zeigt zunächst, dass eine **Mischung von Wellenlängen** die gleiche Verteilung an Rezeptoraktivität erzeugen kann wie ein monochromes Licht mit einer bestimmten Wellenlänge. Die Mischung aus Rot und Grün erzeugt vergleichbare Aktivität in den M- und L-Rezeptoren. Eine vergleichbare Aktivität kann aber auch durch monochromes gelbes Licht erzeugt werden. In der Wahrnehmung ist demnach eine bestimmte Mischung aus Wellenlängen von monochromem Licht nicht zu unterscheiden. Solche Mixturen von Wellenlängen mit diesen Eigenschaften der Ununterscheidbarkeit wurden in Farbmischexperimenten gefunden. Sie werden nach Helmholtz **Metamere** genannt. Als Metamere bezeichnet man also zwei Leuchtfelder, die zu einer identischen Wahrnehmung führen, aber verschiedene Wellenlängeverteilungen haben. Eine solche Mischung, auch additive Farbmischung genannt, gewinnt ihren **Farbeindruck in der neuronalen Verarbeitung**. Es ist **kein physikalischer Effekt**.

Definition

Eine **additive Farbmischung** ist eine Überlagerung von Licht unterschiedlicher Farbe.

Solche **additiven Farbmischungen** werden beispielsweise bei Farbmonitoren, bei Projektoren oder in der digitalen Fotografie benutzt. Die in **technischen Systemen benutzten primären Farben** haben erst einmal nichts mit der Farbempfindlichkeit der Rezeptoren zu tun. Die Auswahl dieser primären Farben stellt eine technische Übereinkunft dar. Sie haben folgende allgemeine Eigenschaften:

- Die Reaktion auf einen Reiz, der mehrere Wellenlängen enthält, entspricht der Summe der Aktivitäten für die einzelnen Wellenlängen.
- Für die Erzeugung eines bestimmten Farbeindrucks reicht in der Regel die Mischung von drei primären Farbreizen aus. Die Auswahl dieser primären Farben muss so erfolgen, dass eine der drei Farben nicht als Mischung der beiden anderen dargestellt werden kann.

Subtraktive Farbmischungen. Daneben gibt es auch eine subtraktive Farbmischung, die als **physikalischer Effekt durch Mischung von Farbpigmenten** entsteht.

Definition

Eine **subtraktive Farbmischung** ist das Resultat, das sich bei einer Mischung von unterschiedlichen Farbpigmenten ergibt.

Farbpigmente erhalten ihren Farbeindruck aus den Absorptionseigenschaften. Eine Mischung von Farbpartikeln reflektiert nur das Licht, das weder von dem einen noch dem anderen Farbpartikel reflektiert wird. **Subtraktive Farbmischungen** begleiten uns **beim Malen**, wenn wir Farben mischen, um bestimmte Farbeindrücke auf dem Papier zu erzeugen. In der Drucktechnik werden Pigmenten für folgende Farben verwendet: Cyan, Magenta und Gelb. Subtraktive Farbmischungen haben also eine **große praktische Bedeutung**. Da sich diese Farbeindrücke aber rein physikalisch erklären lassen, sind subtraktive Farbmischungen **für die Farbwahrnehmung relativ uninteressant**.

Das zu verarbeitende Licht ist in der Regel eine Mischung aus verschiedenen Wellenlängen. Es entstehen Farbmischungen.

Bestimmte additive Farbmischungen können nicht von Licht einer bestimmten Wellenlänge unterschieden werden.

► Definition Additive Farbmischung

Additive Farbmischungen auf der Grundlage von drei **Primärfarben** werden in technischen Systemen zur Darstellung von Farben genutzt.

Die drei **Primärfarben** müssen so ausgewählt werden, dass eine Farbe nicht als Mischung der beiden anderen erzeugt werden kann.

► Definition Subtraktive Farbmischung

Subtraktive Farbmischungen sind ein **physikalischer Effekt** infolge der Absorptionseigenschaften von Farbpartikeln.

Es können etwa 10 Mio. Farbeindrücke unterschieden werden.

In der Wahrnehmung lassen sich Farbeindrücke nach Helligkeit, Farbwert und Sättigung unterscheiden

In einem Farbkörper können die Beziehungen zwischen den drei Dimensionen dargestellt werden.

■ **Abb. 6.11** Der Farbkörper. Die Helligkeit variiert entlang der vertikalen Achse, die Farbwerte ergeben eine kreisförmige Anordnung in der horizontalen Ebene. Die Sättigung variiert radial in der horizontalen Ebene mit neutralem Weiß im Zentrum. (Nach Hoffman, 2003)

Die **Young-Helmholtz-Theorie** gründet sich auf die Farbmischungsexperimente und damit auf die drei Rezeptorsysteme.

► **Definition**
Dreifarbentheorie

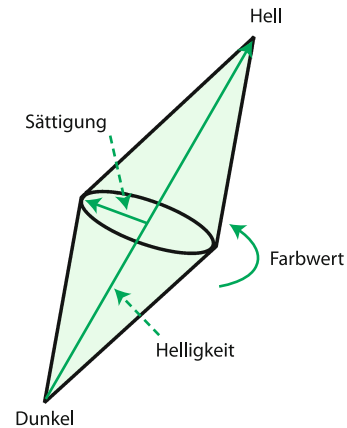
Eine Ausnahme bildet eine Maltechnik, die besonders Seurat (1859–1891) gepflegt hat: die Nebeneinandersetzung von Punkten unterschiedlicher Farbpigmente. Aus einer Entfernung, wo sich diese Punktstruktur räumlich nicht mehr auflösen lässt, entsteht eine additive Farbmischung.

Die **neuronale Kodierung hinter der Farbwahrnehmung** kann also durch die Aktivität von drei Rezeptortypen charakterisiert werden. Es wird geschätzt, dass damit etwa 10 Mio. verschiedene Farbeindrücke unterschieden werden können.

6.2.4 Dimensionen wahrgenommener Farben

Die physikalische Beschreibung eines Farbzeites erfolgt durch die Wellenlänge. Die psychologische Beschreibung erfolgt durch drei Dimensionen: Farbton, Helligkeit und Sättigung.

Der **Farbton** – also die Wahrnehmung einer Farbe – entspricht dem Farbeindruck, **Helligkeit** entspricht der Intensität des Lichts, und **Sättigung** entspricht dem Anteil an Weiß an einem Farbreiz. Der Mittelpunkt entspricht einem neutralen Weiß. Dieses dreidimensionale System kann in einem Farbkörper wie in ■ Abb. 6.11 abgebildet werden.



Es gibt nur vier **Grundfarben** (rot, gelb, grün, blau). Sie bilden die beiden Hauptachsen des Farbkreises. Jeder Farbreiz kann daher auf diesen beiden Achsen durch seine Ausprägung angegeben werden.

6.2.5 Theorien zur Farbwahrnehmung

Young-Helmholtz-Theorie oder Dreifarben Theorie

Helmholtz und Young entwickelten ihre **Theorie der Farbwahrnehmung auf der Grundlage der Chromatizität**. Farbvergleichsexperimente zeigten, dass die Farbempfindung eines monochromen Lichts mit höchstens drei Quellen monochromen Lichts in primären Farben hergestellt werden kann. Young nahm drei Farbwerte an. Mithilfe der additiven Farbmischung überprüfte er die These, dass die drei Farben Rot, Grün und Violett die Grundlage aller Farbwahrnehmungen sind. Helmholtz nahm **drei farbsensitive Nervenfasern** an und maß die Farbempfindlichkeit mit seiner Methode der Farbabgleichung. Die resultierende Farbe einer bestimmten Wellenlänge sollte durch Mischung der Farben von drei vorgegebenen Wellenlängen hergestellt werden. Er ließ also aus drei Farben eine Mischung erstellen, die einer vorgegebenen Vergleichsfarbe entsprach. So stellte er fest, dass jede Farbe durch Mischung von drei Farben hergestellt werden kann. Dies führte zusammen mit den Ergebnissen von Young zu der Vermutung, dass drei Rezeptortypen notwendig sind. Auf Helmholtz geht die Begründung zurück, dass rotempfindliche, grünempfindliche und violett empfindliche Rezeptoren anzunehmen sind. Die von Helmholtz erhaltenen Kurven über die Anteile der drei Farben an einem Farbreiz entsprechen erstaunlich gut den Absorptionskurven der drei Rezeptortypen. Die psychophysikalischen Ergebnisse zur Farbwahrnehmung waren dann leitend für die physiologische orientierten Farbwahrnehmungstheorien.

Definition

Gemäß der **Dreifarbentheorie** bzw. der Young-Helmholtz-Theorie beruht die Farbwahrnehmung auf drei Rezeptortypen mit jeweils unterschiedlicher Empfindlichkeit.

Gegenfarbtheorie

Hering (1834–1918) führte ebenso Farbexperimente durch und kam zu einer anderen theoretischen Beschreibung. Er ging davon aus, dass bestimmte Farbkombinationen nicht auftreten. Wir können ein blaues Grün, aber kein rotes Grün sehen. Daher nahm er an, dass es **Farbkombinationen** gibt, **die sich gegenseitig ausschließen**, z. B. Rot und Grün. Ein anderer Beleg für solche Gegenfarben sind Nachbilder (► Einleitungszitat von Goethe). Betrachtet man etwa 1 min einen roten Kreis und schaut dann auf eine weiße Wand, dann sieht man in der Regel kein rotes Nachbild, sondern ein grünes. Man spricht auch von negativen Nachbildern.

Definition

Die **Gegenfarbtheorie** nimmt an, dass die Farbwahrnehmung auf drei antagonistischen Mechanismen beruht, einem Blau-Gelb-Mechanismus, einem Rot-Grün-Mechanismus sowie einem Schwarz-Weiß-Mechanismus. Es wird also angenommen, dass auf der Ebene nach der Rezeptorschicht die Farbinformation aus dem Auge in den Farbgegensätzen bzw. Gegenfarben Rot-Grün, Blau-Gelb und Schwarz-Weiß kodiert wird.

Herings Versuche führten zu Annahme von **drei Gegensatzpaaren**: Rot versus Grün, Blau versus Gelb und Weiß versus Schwarz. In entsprechenden Untersuchungen konnten später Neurone gefunden werden, die dieses antagonistische Verhalten zeigten.

Duale Theorie

Die Dreifarben- und die Gegenfarbtheorie wurden deutlich später zu einem Ansatz vereinigt, indem die beiden theoretischen Ansätze **zwei verschiedenen Stufen der Verarbeitung** zugeordnet wurden: eine erste Stufe mit den drei Rezeptortypen steht für die Dreifarben- und eine zweite spätere Stufe steht für die Gegenfarbtheorie. Infolge der Verschaltung der Ausgänge der Rezeptoren werden gegenfarbenempfindliche Verarbeitungssysteme gebildet. Hurvich und Jameson (1957) entwickelten die Theorie auf der Grundlage psychophysikalischer Experimenten, also ohne moderne neurophysiologische Technik. Sie führten Experimenten durch, in denen für rotes Licht bestimmt wurde, wie viel grünes Licht dazu addiert werden muss, damit der Farbeindruck verschwindet. Ebenso ermittelten sie die Menge gelben Lichts, die zu Blau addiert werden muss, damit dieses Licht verschwindet. Auf diese Art und Weise ermittelten sie die spektrale Empfindlichkeit der Gegenfarbensysteme.

Spätere physiologische Experimenten haben bestätigt, dass es solche gegenfarbenempfindliche Verarbeitungssysteme gibt. Folgende werden heute angenommen:

- Das Rot-Grün-System der zweiten Verarbeitungsstufe erhält gegenläufige Signale von den M- und L-Rezeptoren.
- Das Blau-Gelb-System der zweiten Stufe hat gegensätzliche Eingänge von den K-Rezeptoren und einer Kombination von M- und L-Rezeptoren.
- Das Hell-Dunkel-System erhält gleichgerichtete Signale von allen drei Rezeptoren der ersten Verarbeitungsstufe.

Es zeigt sich also, dass auf unterschiedlichen Ebenen unterschiedliche Mechanismen an der Farbwahrnehmung beteiligt sind.

6.2.6 Interaktionen von Farben

So wie Sinnessysteme interagieren, ergeben sich auch Wechselwirkungseffekte bei Farbe. Die bekanntesten sind der **Simultankontrast** und **Assimilationseffekte**. Auf der

Die **Gegenfarbtheorie** geht von den Gegenfarbeneffekten in der Farbwahrnehmung wie beispielsweise den Nachbildern aus.

► Definition Gegenfarbtheorie

Es wurden Neurone gefunden, die auf Licht einer bestimmten Wellenlänge mit gegenläufigen Signalen antworten.

Die beiden theoretischen Ansätze lassen sich vereinen. Durch eine Verschaltung der Rezeptorsysteme lassen sich Gegenfarbensysteme etablieren.

Die beiden Theorien der Farbwahrnehmung stehen für Mechanismen auf unterschiedlichen Ebenen der Verarbeitung.

Wechselwirkungseffekte von Farben sind die Assimilation und der Farbkontrast.

Zwei **benachbarte Flächen** unterschiedlicher Farbe beeinflussen sich gegenseitig. Der Farbwert der einen Fläche verschiebt sich in Richtung der Gegenfarbe der anderen Fläche.

Farbassimilation ist ein Interaktionseffekt, bei dem Veränderungen in Richtung der streuenden Farbe eintreten.

Bei einer **sukzessiven Darbietung** von zwei Farbreizen kommt es infolge der Adaptation zu einer Farbverschiebung beim zweiten Reiz.

An der **Konstanz des Farbeindrucks** bei veränderter Beleuchtung sind verschieden Mechanismen beteiligt.

Farbkonstanz kann über die Konstanz des Verhältnisses der Antworten der drei Rezeptortypen verstanden werden.

Adaptation an das Licht einer Beleuchtungsquelle führt zu einer Reduktion der Rezeptorantwort für den vorherrschenden Wellenlängenbereich in diesem Licht.

Gedächtnisfarben haben einen Einfluss auf Farbeindrücke von Objekten.

Grundlage der Dreifarben­theorie können Farbkontraste nur erklärt werden, wenn ein Farbreiz auf einem neutralen grauen Hintergrund gezeigt wird.

Simultaner Farbkontrast

Wenn ein **Farbreiz vor dem Hintergrund eines anderen Farb­reizes** gezeigt wird, verändern sich Farbton, Sättigung und Helligkeit; das Phänomen wird als simultaner Farbkontrast bzw. Simultankontrast bezeichnet. Generell gilt, dass beispielsweise der Farbwert einer Oberfläche sich in Abhängigkeit von dem Farbwert des Hinter­grundes verschiebt und zwar in Richtung der Gegenfarbe. Grün vor einem satten Grün erscheint uns weniger Grün als das gleiche Grün vor seiner Gegenfarbe Rot.

Assimilationseffekte

Besonders stark sind solche Interaktionseffekte, wenn ein **Farbreiz in einer Umgebung** gezeigt wird, die selbst gemustert ist. Man kann sich ein schwarzes oder weißes Mäandermuster auf einem roten Teppich vorstellen. Dann gibt es keinen Kontrasteffekt, sondern einen Assimilationseffekt. Es ist so, als würde eine Farbe in der Umgebung streuen. Die Wahrnehmung der Musterfarben wird durch schwarze und weiße Konturen in Richtung der Konturhelligkeiten verändert. Mit dem schwarzen Mäandermuster würde das Rot des Teppichs dunkler empfunden werden als mit einem weißen Mäandermuster.

Farbadaptation

Wenn ein **Farbreiz eine kurze Zeit** dargeboten wird und **danach ein anderer Farb­reiz** gezeigt wird, dann verschiebt sich der Farbeindruck durch den Adaptationsreiz. Neutrale Farb­reize nehmen die Gegenfarbe des adaptierten Reizes an. Wenn der adaptierende und der Testfarbreiz ähnlich sind, erscheint der Testfarbreiz weniger gesättigt. Auch diese Adaptationseffekte können durch die trichromatische Theorie erklärt werden, wenn angenommen wird, dass der adaptierende Reiz zu einer Reduktion der Reaktionsfähigkeit der entsprechenden Rezeptoren führt.

Farbkonstanz

Im Alltag ändern sich ständig die **Beleuchtungsverhältnisse** in beträchtlichem Umfang. Daraus resultiert auch eine Änderung der Intensität und der Zusammensetzung des reflektierten Lichts von Oberflächen. Trotz dieser Änderungen haben wir relativ konstante Farbeindrücke, die für die Erkennung von Objekten auch wichtig sind. Es gibt verschiedene Mechanismen, die diese Konstanz erzeugen:

- Das Verhältnis der **Rezeptorantworten** bei Änderungen bleibt **relativ konstant**. Diese konstanten Verhältnisse haben daher auch eine Farbkonstanz in der Wahrnehmung zur Folge.
- **Lokale Kontrast- und Adaptationsmechanismen** sind andere Quellen der Farbkonstanz. Wenn z. B. eine Lichtquelle viel kurzwelliges Licht enthält, dann adaptieren diejenigen Rezeptoren besonders stark, die eine Empfindlichkeit für den Wellenlängenbereich kurzwelliges Licht haben, d. h., der überproportionale Anteil an kurzwelligem Licht kommt infolge dieser Adaptation nur vermindert zu Wirkung. Nach Kraft und Brainerd (1999) ist auch lokaler Kontrast einer der Mechanismen zur Sicherung der Farbkonstanz.
- Manche Objekte haben charakteristische Farben. Diese Farbwerte können als sog. **Gedächtnisfarben** die Farbwahrnehmung beeinflussen und somit auch Farbkonstanz sichern.

Für die Praxis

Farbe und Präsentation

Wenn wir Publikationen farbig gestalten, setzen wir die Farbe als Informationsträger ein. Sie bekommt eine unterstützende Funktion, um im Kommunikationsprozess unsere Botschaft zum Empfänger zu transportieren. Ist unsere Farbgestaltung gut gelungen, dann wird unsere Informa-

tion vom Empfänger leicht und bereitwillig aufgenommen. Wir können mit Farben aber auch das Gegenteil bewirken und mit ungünstigen Farbkombinationen Ablehnung und Vorbehalte beim Gegenüber hervorrufen.

? Kontrollfragen

1. Was versteht man unter lateraler Hemmung und welche Kontrastphänomene können damit erklärt werden?
2. Wieso kann der Koffka-Ring nicht mit lateraler Hemmung erklärt werden?
3. Wie kann das Auflösungsvermögen des Auges gemessen werden?
4. Erläutern Sie die Methode der selektiven Adaptation an einem Beispiel!
5. Welche Arten von Farbmischungen werden unterschieden?
6. Was sind Metamere?
7. Welche Phänomene kann die Dreifarbentheorie nicht erklären?
8. Nennen Sie zwei Phänomene zur Interaktion von Farben in der Wahrnehmung?

Gegenfurtner, K.R. (2003). Color vision. *Annual Review of Neuroscience*, 26, 181–206.
 Goldstein, E.B. (2002). *Wahrnehmungspsychologie*. 6. Auflage. Heidelberg: Spektrum.
 Wolfe, J.M., Kluender, K.R., Levi, D.M., Bartoshuk, L.M., Herz, R.S., Klatzky, R.L. & Lederman, S. J. (2006). *Sensation & perception*. Sunderland: Sinauer Ass.

► Weiterführende Literatur