

Entstehung des wahrgenommenen Bildes

Erster Schritt – Erzeugung der Nervenimpulse

Das Auge

Die physische Reaktion der Lebewesen auf das Licht ist entwicklungs- geschichtlich rund anderthalb Milliarden Jahre alt. Ihre Frühform diente den

„In Looking at an object we reach out for it. With an invisible finger we move through the space around us, go out to the distant places where things are found, touch them, catch them, scan their surfaces, trace their borders, explore their texture. It is an eminently active occupation.“

Rudolf Arnheim

Organismen wahrscheinlich zur Umstellung der körperlichen Aktivität von der Nacht auf den Tag und die dazu notwendigen lichtempfindlichen Zellen auf der Haut können noch heute an primitiven Einzellern studiert werden. In einem folgenden Schritt wurden die Photorezeptoren in kleinen Gruben angeordnet, um sie gegen Streulicht

zu schützen und die Wahrnehmung bewegter Schatten und damit einhergehender wahrscheinlicher Gefahr zu verbessern. Um diese frühen Augen- gruben gegen Fremdkörper zu schützen, entwickelten sich irgendwann durchsichtige Membranen über ihnen, die im Zuge der Evolution im Zentrum dicker wurden und den Grundstein für die Entwicklung einer Art Linse legten. Die ersten dieser Linsen dürften lediglich zur Verstärkung des Lichts gedient haben und es dauerte einige Millionen Jahre, bis sie wirklich brauchbare Bilder projizieren konnten. Erst vor ungefähr 800 Millionen Jahren haben sich Augen entwickelt, die dem Individuum mit unterschiedlichen Rezeptoren dazu verhalfen bei Tag und auch bei Nacht zu sehen. Für unser heutiges Sehen sind die Augen entscheidend, weil sie dem Gehirn zur Erfassung der visuellen Daten dienen. Und mögen die Augen streckenweise einer Kamera ähneln, so leiten sie doch nicht bloß ein scharf fokussiertes Bild an das Gehirn weiter, sondern übernehmen schon den ersten Teil der komplizierten Verarbeitung der gewonnenen Daten.

Beim menschlichen **Auge**, wie wir es heute kennen, handelt es sich um ein annähernd kugelförmiges Objekt von rund 2,5 cm Durchmesser. Nach außen hin wird es durch das dichte Gewebe der Lederhaut abgeschirmt, so daß nur

durch den kleinen durchsichtigen Teil der Hornhaut Licht einfallen kann. Den größten Teil des Augeninnenraums nimmt die gallertartige Masse des sogenannten **Glaskörpers** ein, die das ganze in Form hält und die empfindlichen Teile des Innenlebens schützt. Die von der Bindehaut bedeckte **Hornhaut** ist die am weitesten außenliegende Funktionseinheit des Auges. Sie bricht das einfallende Licht am stärksten und sorgt im Zusammenspiel mit der Linse für ein scharfes Bild. Hinter einem kleinen mit Kammerwasser gefüllten Hohlraum liegt die **Iris** (Regenbogenhaut) als nächste Station im Innern. Sie besteht aus feinem Bindegewebe, in welches die pigmentierten Zellen eingelagert sind, die den Augen ihre unterschiedlichen Farben geben. Doch das ist nur Mittel zum Zweck, denn bis auf die **Pupille** (auch Sehloch oder Irisblende genannt) im Zentrum muß die Regenbogenhaut absolut lichtdicht sein. Die ganz hinten im Auge gelegene Netzhaut, auf der sich das gesehene Bild abbildet, paßt sich nämlich nur langsam an Änderungen der Leuchtdichte an und so kommt der Regenbogenhaut die Schutzfunktion einer schnell schließenden Blende zu. Sie reguliert die Größe der Pupille zwischen 2 mm und 8 mm und kann die einfallende Lichtmenge damit um 2 logarithmische Einheiten reduzieren oder er-

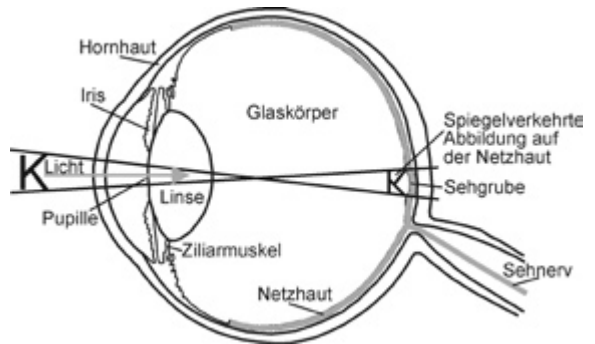


Abb. 1: Schnitt durch das menschliche Auge

höhen. Erst nach der Soforteinstellung durch die Regenbogenhaut gewöhnen sich die Sinneszellen der Netzhaut an die veränderte Leuchtdichte. Neben der Regulierung der Lichtmenge weist die Irisblende noch eine weitere Analogie zur Kamerablende auf, denn ihre Verengung vergrößert beim Nahsehen die Tiefenschärfe.

Um einen Blick durch die Pupille ins Auge zu tun, braucht es den Kunstgriff eines Augenspiegels, da der Kopf der beobachtenden Person immer einen Schatten wirft. Nur beim Photographieren mit Blitzlicht werfen wir oft einen dann allerdings ungewollten Blick ins Augeninnere. Steht der Blitz nämlich zu nah an der Aufnahmeachse des Objektivs und ist die Pupille aufgrund des schwachen Umgebungslichts weit geöffnet, erscheint die gut durchblutete Netzhaut als rote Reflexion im Bild. Abhilfe leisten Blitzgeräte,

Entstehung des wahrgenommenen Bildes

die die Pupille durch eine Serie von Vorblitzen dazu bringen sich zu verengen (wodurch kaum Licht zurück reflektiert werden kann) oder die Möglichkeit den Blitz entfesselt (von der Aufnahmeachse versetzt) einzusetzen.

Unmittelbar hinter der Regenbogenhaut befindet sich die **Linse**. Sie ist für die Anpassung des Auges an die unterschiedlichen Objektentfernungen verantwortlich. Zu diesem Zweck kontrahiert oder entspannt sich der rechts und links am Augenrand gelegene Ziliarmuskel und gibt diese Bewegung über die Zonulafasern an die Linse weiter, die in ihrer Krümmung verändert wird. Ist das Objekt, auf das fokussiert werden soll, weiter als sechs Meter entfernt, fallen die Lichtstrahlen praktisch parallel auf die Netzhaut ein und liefern eine scharfe Abbildung. Liegt es dagegen näher, verschiebt sich die Bildebene hinter die Netzhaut und die Strahlen fallen nicht mehr parallel ein. Um dies Nahsehen zu ermöglichen, kontrahiert der Muskel und entspannt erstaunlicher Weise die Zonulafasern, so daß sich die Linse stärker abrundet. Durch die stärkere Krümmung wird das Licht auch stärker gebrochen und die Bildebene verschiebt sich so weit nach vorn, daß das nun scharfe Bild wieder auf die Netzhaut fällt. Diese **Akkommodation** genannt Art der Einstellung

verhindert die Übertragung von Muskelzittern an den optischen Apparat. Ähnlich einer Zwiebel ist die Linse aus Schichten aufgebaut. Im Laufe unseres Lebens vergrößert sie sich, indem an ihrer Außenseite neue Zellen angelegt werden. Dieser Wachstumsvorgang hat leider den Nebeneffekt, daß die innenliegenden älteren Zellen mit der Zeit von der Nährstoffzufuhr abgeschnitten werden und ihre Elastizität verlieren. Mit zunehmendem Alter kann die Linse dann nicht mehr für die Anpassung des optischen Systems an verschiedene Entfernungen sorgen und eine Brille oder Kontaktlinse muss dieses Defizit ausgleichen.

Durch das Zusammenspiel von Hornhaut, Regenbogenhaut, Pupille und Linse entsteht ein scharfes, verkleinertes und auf dem Kopf stehendes Abbild unserer Umgebung auf der Augeninnenseite und der sie auskleidenden Netzhaut, ganz so, wie in einer Camera Obscura. Lange Zeit glaubte man das Gehirn würde dieses auf die Netzhaut projizierte Bild durch eine Art „inneres Auge“ als Ganzes interpretieren. Doch die moderne Forschung hat gezeigt, daß die visuelle Wahrnehmung viel komplexer ist.

Die Netzhaut

Die Netzhaut oder Retina ist evolutionsgeschichtlich ein nach außen

verlagerter Teil der Gehirnoberfläche. Sie ist nur $\frac{1}{10}$ mm stark und beinhaltet mehr als 200 Millionen dicht über- und nebeneinandergepackte, hochspezialisierten Nervenzellen. Auf sie fällt das auf dem Kopf stehende Abbild unserer Umgebung. Entsprechend der Rundung des Augapfels ist die Netzhaut eine gekrümmte Ebene und bietet so den Vorteil des an jeder Stelle gleichen Abstands zur Linse und der ebenfalls überall scharfen Abbildung. Darüber hinaus geht mit der Krümmung die unabhängig vom Einfallswinkel des Lichts gleiche Proportion des Abbildungsmaßstabs einher.

Bemerkenswert an der Struktur der Retina ist die Tatsache, daß ihre funktionellen Schichten so übereinander liegen, daß das Licht die photosensiblen Zapfen- und Stäbchenzellen erst nach dem Passieren der darüberliegenden neuronalen Zellen erreicht. Diese Anordnung entspricht dem Einlegen eines Films mit der photographisch aktiven Seite nach außen und unterdrückt das kontrastmindernde Streulicht. Sie ist gefahrlos möglich, da sich das zuoberst liegende Nervengeflecht nicht bewegt und die nachgeschalteten Verarbeitungsstufen solche stillen Reize aus unserem bewussten Sehen ausblenden.

Von hinten nach vorn folgen auf die **Photorezeptoren** zunächst die **Horizontalzellen**, dann die **Bipolar-**

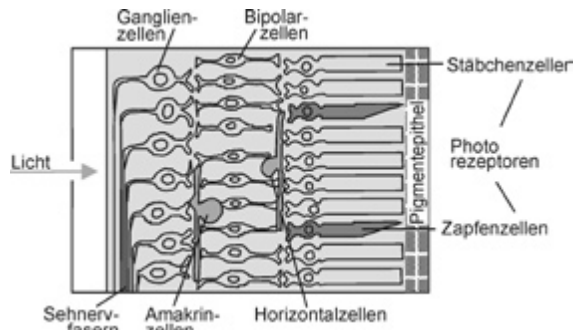


Abb. 2: Schnitt durch die Netzhaut

und **Amakrinzellen** und schließlich die **Ganglienzellen**. Jede dieser Neuronenarten kommt in verschiedenen Spielarten vor und erfüllt die folgenden grundlegenden Funktionen. Beispielsweise gibt es mehr als ein Dutzend verschiedener Typen von Amakrinzellen und zwei Hauptgattungen von Ganglienzellen, die kleinen **Magnozellen** und die großen **Parvozellen**. Beide spielen im Abschnitt „Kategorisierung der Informationen“ eine wichtige Rolle.

Die Bipolarzellen erhalten ihre Eingangssignale direkt von den Photorezeptoren und viele von ihnen sind direkt mit den Ganglienzellen verschaltet. Die Horizontalzellen übertragen Daten zwischen einzelnen Rezeptoren und die Amakrinzellen tun selbiges zwischen einzelnen Bipolarzellen. Durch diese Art der Verschaltung wird a) für die Möglichkeit der

Entstehung des wahrgenommenen Bildes

Rückkoppelung (laterale Hemmung) und b) für die Zusammenfassung einzelner Rezeptoren bzw. Bipolarzellen zu Gruppen gesorgt.

Die Photorezeptoren

Das Licht ist der Träger der visuellen Informationen und die Optik des Auges läßt ein darüber transportiertes zweidimensionales Abbild der Umgebung und der Gegenstände auf der Netzhaut entstehen. Dort wird das enthaltene Energiepotential von dafür bestimmten Sensoren, den **Photorezeptoren**, interpretiert. Auf dem jetzigen Stand der Evolution ist jede unserer

Netzhäute mit annähernd 120 Millionen hoch spezialisierten Sinneszellen ausgestattet, die das Licht in elektrische Signale umwandeln und das visuelle System über die Intensität und chromatische Zusammensetzung des einfallenden Spektrums informieren. Hier unterscheiden wir die nach ihren charakteristischen Formen benannten rund 110 Millionen **Stäbchenzellen** und die circa 6 Millionen **Zapfenzellen**.

Beide Rezeptortypen sind von grundsätzlich gleicher Struktur, die sich in das **äußere Segment**, das innere Segment und den synaptischen Körper gliedert. Sie stehen „kopfüber“ auf der Retina, damit ihre Signalqualität durch möglichst wenig reflektiertes Licht gemindert wird. Das äußere Segment besteht aus gut 1 000 übereinandergestapelten Membranscheiben, welche das photochemisch aktive Pigment enthalten. Dies ist der eigentliche Schlüssel zum Sehen und bei ihm handelt es sich um Verbindungen aus dem großen Protein Opsin und dem kleinen lichtempfindlichen Molekül Retinal, einem Derivat des Vitamin A. Da sie Licht absorbieren, besitzen sie eine charakteristische Farbe, ein relativ dunkles opakes Purpur das wir auch Sehpurpur nennen. Das nach der Belichtung gebleichte, also zerfallene, Pigment ist von undurchsichtiger weißer Farbe

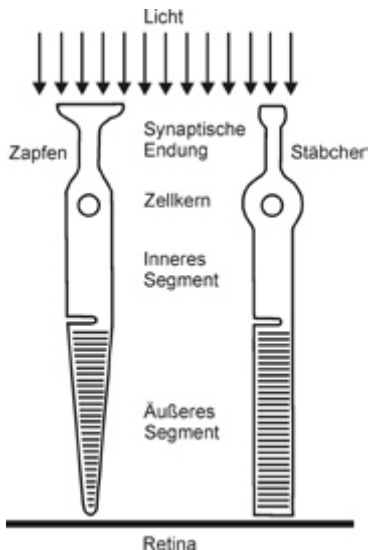


Abb. 3: Schnitt der beiden Rezeptorarten

und für den Sehvorgang nutzlos. Die Aufgabe es zu ersetzen übernimmt das **innere Segment**. In ihm werden die verbrauchten Moleküle regeneriert, in neue Membranscheiben integriert und an das äußere Segment weitergegeben, in dem sie langsam bis zur Spitze emporwandern. Darüber hinaus enthält das innere Segment den Zellkern und die Mitochondrien (die „Kraftwerke“ der Zelle), die über die Proteinsynthese den Energiestoffwechsel aufrecht erhalten. Über den synaptischen Körper schließlich stellt der Rezeptor die Verbindung zu den nachgeschalteten retinalen Zellen her.

Die **Stäbchenzellen** enthalten alle das photochemisch aktive Pigment Rhodopsin und sind damit für den Wellenlängenbereich zwischen 440 nm und 620 nm (grün-gelb) empfindlich. Die **Zapfenzellen** sind mit je einem von insgesamt fünf verschiedenen Pigmenten aus der Gruppe der Iodopsine gefüllt, die den spektralen Bereich zwischen 400 nm (Blau) und 700 nm (Rot) abdecken, mit einem Empfindlichkeitsmaximum bei 580 nm (Gelb). Verantwortlich für die Abgrenzung des Wellenlängenbereichs ist der genetische Bauplan des Opsin. Entsprechend dieser Zuordnung werden sie auch als K-Zapfen (kurzwellig, blau), M-Zapfen (mittelwellig, gelb) und L-Zapfen (langwellig, rot) bezeichnet.

Da der Prozess der **Pigment-Bleichung** entscheidend für den gesamten visuellen Vorgang ist, wollen wir ihn noch mal ganz genau unter die Lupe nehmen. In der Dunkelheit besteht zwischen dem Zellinneren und -äußeren aufgrund eines beständigen Einstroms von Natrium-Ionen ein elektrischer Potentialunterschied von -30 mV (man sagt die Zelle ist depolarisiert). In diesem Zustand werden über die Synapse permanent Botenstoffe freigesetzt, die die weiterverarbeitenden Zellen der Retina hemmen. Bei Belichtung zerfällt das photochemisch aktive Pigment in seine Bestandteile, das Protein Opsin und den Farbstoff Retinal, und das nun freie Opsin verändert über eine Enzymkaskade die Durchlässigkeit der Zellmembran. Die Durchleitungs Kanäle schließen sich, so daß der für Potentialausgleich sorgende Nachfluß von Natrium-Ionen unterbleibt und das Membranpotential auf seinen Ruhewert von -70 mV fällt (man sagt die Zelle ist hyperpolarisiert). Da der Rezeptor jetzt keine Botenstoffe mehr aussendet und die nachgeschalteten Zellen der Retina nicht mehr hemmt, senden diese ein Erregungssignal weiter in dessen Folge wir einen Helligkeits- und Farbeindruck wahrnehmen.

Warum wir gerade für den schmalen Bereich des Spektrums zwischen gut 400 und 70 nm sensibel sind? – Nun,

Entstehung des wahrgenommenen Bildes

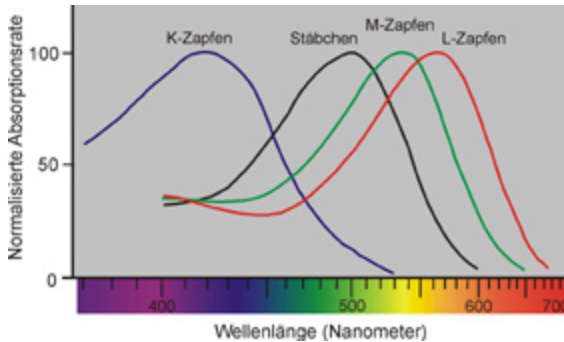


Abb. 4: Normalisierte Absorptionsspektren der Stäbchen- und Zapfenzellen (1).

Strahlung im Wellenlängenbereich unterhalb von 380 nm (Ultraviolett) ist so energiereich, daß sie die Photopigmente in unseren Augen schnell zerstören und, innerhalb eines etwas längeren Zeitraums, die Augenlinse gelb trüben würde. Manche Vogelarten und Insekten haben eine Empfindlichkeit für UV-Licht entwickelt, sterben aber bevor diese messbaren Schaden anrichten kann. Größere Säuger, wie wir, besitzen eine längere Lebensspanne und müssen ihr visuelles System deswegen diesen schädigen Einflüssen anpassen. Auf der anderen Seite des Spektrums sind Wellenlängen oberhalb von 780 nm (Infrarot) primär Wärmestrahlung und diese gibt wenig Auskunft über die Beschaffenheit der Objekte. Auf Infrarotfilm sieht ein Gesicht aus wie ein heißes Eisenskelett und deswegen gibt es unter Tageslicht anhand dieser

langwelligen Strahlung wenig über die Welt zu lernen. Unser Sehen schenkt also den Enden des Spektrums wenig Beachtung und ist statt dessen auf jenen mittleren Bereich konzentriert, der am stärksten und unterschiedlichsten mit der Materie interagiert und uns am meisten über die Welt verrät.

So beginnt der Mechanismus des Sehens: Das Licht verändert die Photopigmente, dies stößt eine elektrochemische Reaktion an, die die Aktivität der synaptischen Verbindung beeinflusst und einen Impuls an das Nervensystem leitet. Aber die Augen sind mehr als rein optische Instrumente. In ihnen läuft nur die erste Verarbeitungsstufe der visuellen Daten ab.

Zweiter Schritt – Beginn der Informationsverarbeitung

Nun wissen wir also, wie aus Licht Nervenimpulse werden. Etwas, mit dem das Nervensystem arbeiten kann. Aber damit fangen die Probleme erst an, denn diese Impulse werden keineswegs einfach so irgendwo hin transportiert und dann irgendwie wahrgenommen. Stattdessen tut das visuelle

System etwas mit den Daten dieser ersten Stufe. Was es genau macht, wird anhand eines Beispiels deutlich. Betrachten Sie einmal Abb. 5. Da ist eine Abfolge von Flächen unterschiedlicher Graufärbung dargestellt, die in sich keine Farbgraduierung besitzen. Trotzdem fällt Ihnen sicher auf, daß die einzelnen Streifen als Verläufe von hell nach dunkel erscheinen und der Helligkeitsunterschied an den Grenzen verstärkt ist. Dieser Effekt wird nach seinem Entdecker, dem Physiker und Philosophen Ernst Mach (1838-1916), als **Machsche Streifen** bezeichnet und es war lange unklar, wie sie entstehen.

Die Erklärung und gleichzeitig die Erkenntnis, daß Sehen mehr ist als die bloße Beförderung des Retinabildes an eine Stelle im Gehirn an der es betrachtet wird, haben wir Stephen Kuffler (1913-1980) zu verdanken. Seine Forschungen brachten den Beweis dafür, daß Sehen ein Prozess der Informationsverarbeitung ist, denn er entdeckte in den 1950er Jahren den ersten und wichtigsten Schritt dieser Kaskade. Er zeichnete die Aktivität retinaler Ganglienzellen auf und stellte fest, daß er sie mit kleinen Lichtpunkten zum „Feuern“ anregen konnte. Natürlich war schon lange klar, daß das Auge auf Licht reagiert, aber Kuffler ging sehr systematisch vor und erkannte, daß die Zellen umso besser reagierten,



Abb. 5: Machsche Streifen

je kleiner der reizende Lichtpunkt war. Aus dem Umstand, daß große Punkte weniger effektiv waren als kleine schlußfolgerte er, daß die Ganglienzellen durch das auf die Zentren ih-

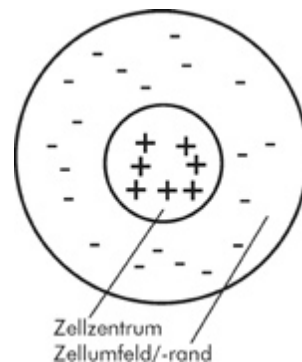


Abb. 6: Eine retinale Ganglienzelle in Center/Surround Organisation. Die Plus- und Minuszeichen zeigen an, welche Bereiche ihres rezeptiven Feldes wie auf Licht reagieren.

Entstehung des wahrgenommenen Bildes

rer rezeptiven Felder (der von ihnen abgedeckte Netzhautbereich) einfallende Licht nicht nur erregt, sondern gleichzeitig gehemmt wurden, wenn Licht auf die unmittelbare Umgebung der Zentren fiel (Kuffler 1953).

Dieser Zellorganisation wird **Center/Surround** genannt und ist von fundamentaler Bedeutung für die Reizverarbeitung im Nervensystem, denn sie macht die Zellen empfindlich für die Unterbrechungen der Lichtmuster im Retinabild (die Kanten und Grenzflächen der Objekte) und unempfindlich gegen Änderungen der absoluten Lichtmenge bzw. deren stufenweise Veränderung, die beide von weniger großer Bedeutung sind. Eine ganze

Anzahl visueller Wahrnehmungen, beispielsweise Helligkeit, Farbe, Bewegung und räumliche Tiefe, basiert auf der Center/Surround Organisation.

Mit der Center/Surround Organisation lassen sich die Machschen Streifen anhand Abb. 7 wie folgt erklären: Zelle A wird durch den im Vergleich dunkelsten Streifen am wenigsten erregt. Das rezeptive Feld von Zelle B fällt dagegen auf den hellsten Streifen, wodurch sie am stärksten erregt wird. Das positiv auf Lichteinfall reagierende Zentrum von Zelle C fällt vollständig in den dunkelsten ersten Streifen, ihr negativ reagierendes Umfeld liegt demgegenüber zu einem Teil innerhalb des etwas helleren zweiten Streifen. Aus diesem Grund generiert das Umfeld eine hemmende Reaktion, die die Zelle im Ergebnis einen dunkleren Streifen „sehen“ lässt als jene Zellen, deren rezeptive Felder komplett innerhalb desselben Streifens liegen (beispielsweise Zelle A). Das umgekehrte Phänomen erkennen wir an Zelle D. Ihr positiv auf Licht reagierendes Zentrum liegt ganz im hellsten dritten Streifen, ihr negativ antwortendes Umfeld zu einem Teil im dunkleren Mittelstreifen. Auch hier generiert das Umfeld eine hemmende Reaktion, die die Zelle diesmal einen helleren Streifen „sehen“ lässt als Zelle B.

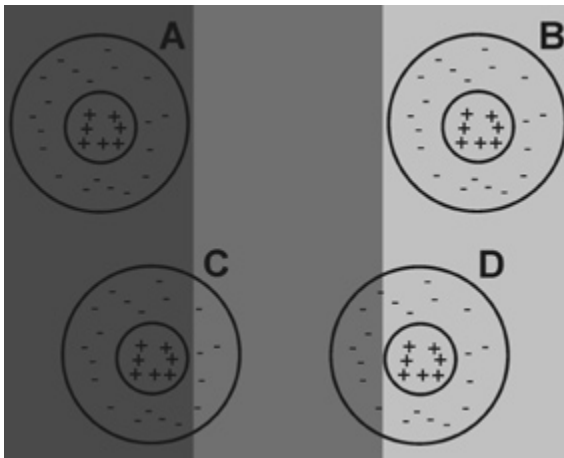


Abb. 7: Erklärung der Machschen Streifen

Die Kontrastverstärkung (daß die Innenkanten dunkler und die Außenkanten heller erscheinen) an den Grenzen zwischen den einzelnen Streifen in Abb. 5 ist also auf die Konkurrenz zwischen Zellen, deren rezeptive Felder ganz innerhalb eines Streifens liegen und solchen, deren rezeptive Felder zu einem Teil im jeweils anderen Streifen liegen zurückzuführen. Die wahrgenommenen Helligkeitsverläufe innerhalb der Streifen rühren daher, daß die Zellen mit zunehmender Entfernung zur Kante immer weniger und irgendwann gar nicht mehr von ihrem Umfeld gehemmt werden und so eine feine Treppenbildung entsteht.

Fehlt noch die Begründung für die Herausbildung der Center/Surround Organisation. Es ist sehr sinnvoll, weil ökonomisch, daß das visuelle System die Objekte anhand der Unterbrechungen der Lichtmuster verarbeitet, denn so braucht es nur jene Bildteile zu kodieren, an denen sich etwas verändert und nicht etwa das Bild als ganzes. Kanten und Grenzflächen sind die einzig wichtigen Informationen, die der Apparat in unseren Köpfen braucht, um die Formen, die Gestalten der Dinge in unserer Umwelt zu konstruieren. Es ist unnötig, Helligkeit und Farbe an jedem einzelnen Punkt eines beispielsweise durchgehend roten Gegenstands zu definieren. Statt dessen reicht es



Abb. 8: Graphik im .tif Format, 4575 KB

völlig aus dies überall dort zu tun, wo sich etwas ändert. Und das ist eben an einer Kante oder Grenzfläche der Fall. Auf diese Weise reduziert sich die zu übertragende und zu verarbeitende Informationsmenge erheblich. Um wie viel genau, illustrieren Abb. 8 und 9. Abb. 8 liegt im .tif Format vor und ist 4575 KB groß. Tif legt jedes einzelne Pixel im Hinblick auf seine Farbigkeit fest. Abb. 9 ist ins .jpeg Format gewandelt worden und nur noch 29 KB groß



Abb. 9: Graphik im .jpeg Format, 29 KB

Entstehung des wahrgenommenen Bildes

– 157 mal kleiner also, ohne daß wir einen Unterschied wahrnehmen. Die Reduzierung rührt daher, daß jpeg, genau wie das visuelle System, nur jene Pixel definiert, an denen sich etwas ändert. In der Datei steht nur die Position der Kante und die Farbe auf der Innen- bzw. Außenseite. Die Pixel dazwischen füllt das Bildverarbeitungsprogramm automatisch.

Diese Reduzierung der Informationsmenge ist für das Nervensystem im Allgemeinen eminent wichtig, denn damit eine Nervenzelle feuert, ist Energie nötig und mit diesem Rohstoff muss der Körper so sparsam wie möglich umgehen. Bedenken Sie, daß das Gehirn einen besonders hohen Sauerstoff- und Energiebedarf besitzt. Es macht nur etwa 2 % der Körpermasse aus, verbraucht aber etwa 20 % des Sauerstoffs und mehr als 25 % der Glukose. Je weniger Nervenzellen aktiv sind, umso besser ist es also für den Organismus.