

Die Wahrnehmung von Helligkeit und Farbe

Was Helligkeit und Farbe sind

Einige hundert Millionen Jahre Zeit hat es gebraucht, bis sich unsere Augen aus den ersten, nur der Unterscheidung von hell und dunkel dienenden Sinneszellen entwickelt haben. Parallel dazu begann vor ungefähr 500 Millionen Jahren die Entwicklung eines physiologischen Apparats, der in der Lage war einzelne Wellenlängenbereiche des Spektrums zu unterscheiden. Ein Markstein dieses Prozesses war vor rund 35 Millionen Jahren die Fähigkeit drei verschiedene Wellenlängenbereiche zu trennen, womit der Grundstein für unser heutiges Farbsehen gelegt war.

Wo die Vorteile der Farbwahrnehmung liegen, wird schnell klar, wenn wir den Faden, den der erste Band dieser Reihe zu spinnen begonnen hat, wieder aufnehmen: Sehen ist Informationsbeschaffung. Wer mehr weiß, kann sich in einer komplexen Umgebung besser orientieren, kann besser und schneller reagieren und überlebt länger. In diesem Sinn ist die Unterscheidung von hell und dunkel zwar gut und nützlich, macht uns die Welt aber noch nicht in all ihrer Informationsfülle erfahrbar. Dies ist jedoch unabdingbar, um beispielsweise Nah-

rungsmittel effizient zu beschaffen oder Fressfeinde zuverlässig zu erkennen. Selbst wenn die Farbfähigkeit also nur einem Zufall zu verdanken wäre, hätte sie den Individuen oder Arten die sie betraf schnell zur Überlegenheit verholfen und sich folglich evolutionär auf breiter Front durchgesetzt.

Mit fortschreitender physiologischer Entwicklung der Lebewesen gestaltete sich auch deren soziale Interaktion immer komplexer und Farben gewannen im Hinblick auf Sexualität, die Aufzucht der Nachkommenschaft und die Reaktion auf Krankheiten an Bedeutung. Und unsere lange künstlerische Tradition, von den ersten Fels- und Höhlenzeichnungen über die aufwendigere Herstellung von Textilien bis zur modernen Malerei, ist nur die folgerichtige Fortsetzung dieser Entwicklungslinie.

Auf dem heutigen Stand der Evolution sind Farben für uns so selbstverständlich, daß wir gar nicht auf die Idee kämen uns zu fragen, woher sie kommen. Ganz spontan würden die meisten von uns wohl sagen, daß Farbe eine Eigenschaft der Objekte ist, die wir wahrnehmen, oder? Aber die Wissenschaft weiß es besser und deshalb wollen wir zuerst die bequeme Selbstsicherheit torpedieren und uns wachrütteln. Schauen wir uns ein Experiment an.

Die Versuchsanordnung des Physiologen A. Gelb von 1929 sieht wie folgt aus (Abb. 4-1). Er zeigte seinen Probanden eine Glasscheibe, die jeder von ihnen im Freien als sehr dunkel, ja fast schwarz, bezeichnete in einem nur schwach erleuchteten Raum mit schwarzen Wänden. Mit einer für die Beobachter nicht sichtbaren Lampe beleuchtete Gelb im ersten Teil des Experiments nur jene Glasscheibe. Das Verblüffende: Allen Teilnehmer erschien die Scheibe nun weiß. Dann versah er die immer noch angestrahlte Glasscheibe mit einem Stück weißem Papier und durch die Hinzunahme dieses neuen Reizes wurde die Scheibe in der Wahrnehmung der Probanden wieder schwarz.

Dasselbe Objekt erscheint einer ganzen Anzahl normalsichtiger Menschen also mal schwarz und mal weiß, je nachdem, in welcher Konstellation es ihnen dargeboten wird. Übt es, wie im ersten Fall, den in Relation hellsten Reiz aus, erscheint es weiß. Kommt dagegen, wie im zweiten Fall, ein im direkten Vergleich noch hellerer Reiz dazu, erscheint es schwarz. Wäre die Farbe wirklich bloß eine Eigenschaft des Objekts, bliebe zur Erklärung dieses Umstands nur ein Taschenspielertrick. Gelb muss seine Probanden irgendwie abgelenkt und die Scheibe ausgetauscht haben. Aber der Mann

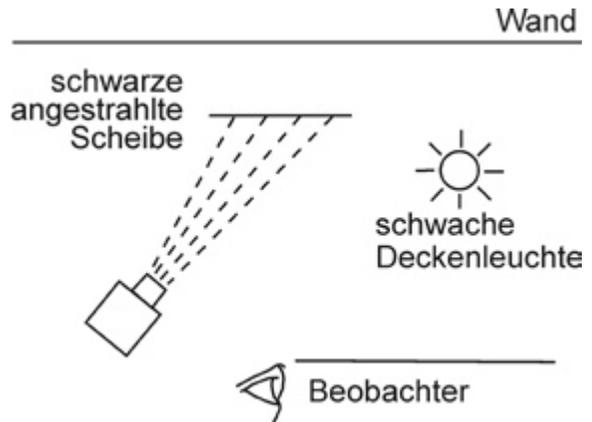


Abb. 4-1: Versuchsanordnung nach Gelb

war ein ernsthafter Wissenschaftler und so können wir jeden Trick ausschließen. Damit bleibt nur die zunächst unbequeme Erkenntnis, daß Farbe und Helligkeit nicht als von uns unabhängige Größen existieren, die wir nur *erfassen*. Statt dessen *konstruiert* unser visuelles System beide nach bestimmten Regeln auf Basis der Intensität und spektralen Qualität dessen, was wir als Licht kennen.

Wenn wir das von einer farbigen Fläche reflektierte Licht mit einem Spektralphotometer aufspalten, erhalten wir eine **Remissionskurve (R-Kurve)**, die die Lichtintensität für jede Wellenlänge angibt. Ein Gegenstand, den wir als grün wahrnehmen, kann beispielsweise die R-Kurve in Abb. 4-2 zeigen. Diese weist zwar ein deutliches

Die Wahrnehmung von Helligkeit und Farbe

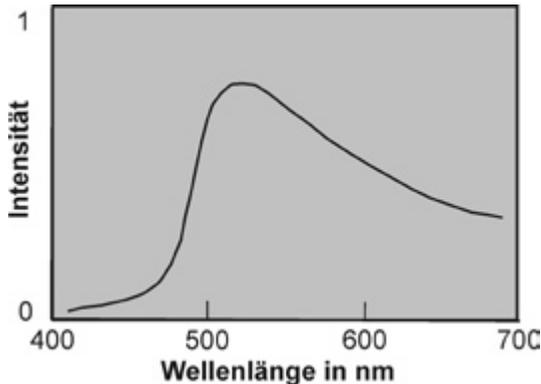


Abb. 4-2: Remissionskurve
Die Kurve zeigt die von einer grünen Farbprobe unter weißer Beleuchtung reflektierten Lichtintensitäten zu jeder sichtbaren Wellenlänge.

Übergewicht im mittelwelligen Bereich des Spektrums auf (die so genannte **dominante Wellenlänge**), beinhaltet darüber hinaus aber auch im geringeren Maß Anteile aus dem restlichen sichtbaren Spektrum. Diesen Wellenlängensalat empfangen unsere Augen und interessanter Weise nehmen wir ihn nicht als vielleicht gelbliches Grün oder grünliches Rot wahr, so wie wir in der Lage sind zwei gleichzeitig gespielte unterschiedliche Töne als solche zu hören, sondern wir verarbeiten den Reiz als Mischung. Über die Zusammensetzungen solcher Mischungen können wir eine ganze Menge über unser visuelles System lernen.

Remissionskurve – R-Kurve: Die Kurve, die sich ergibt, wenn man die Remission (kombinierte Absorption und Reflexion) eines Körpers für jeden Wellenlängenbereich in ein Diagramm einträgt

Intensitätsverteilungskurve – I-Kurve: Die Kurve, die sich ergibt, wenn man die im Spektrum einer Lichtquelle enthaltenen Intensitäten für jeden Wellenlängenbereich in ein Diagramm einträgt

Übertragungskurve – Ü-Kurve: Die Kurve, die sich ergibt, wenn wir die von einem Filter durchgelassenen bzw. absorbierten Bereich des Spektrums in ein Diagramm eintragen

Mischen wir einmal Lichter, deren Intensitätsverteilungskurven (I-Kurven) wir kennen und von denen wir wissen, welche Farbeindrücke sie hervorrufen. Ein rotes- (650 nm) und ein grünes Licht (530 nm) beispielsweise, mit den I-Kurven in Abb. 4-3 A und B. Welchen Farbeindruck wird die Mischung dieser beiden Lichter ergeben? Die Addition der beiden Kurven führt zu dem Ergebnis in Abb. 4-3 C, das wir ohne einen hervorstechenden Wellenlängenbereich als recht weit gespannt bezeichnen dürfen. Der flache Gipfelbereich der Additionskurve liegt bei 570 nm. Allein durch die Überlagerung der beiden Kurven können wir

den Farbeindruck noch nicht vorherzusagen, aber würden wir den Versuch tatsächlich durchführen wäre das visuelle Ergebnis ein gelber Farbeindruck.

Das ist eine ziemliche Überraschung, denn monochromatisches Gelb besitzt eine I-Kurve wie in Abb. 4-3 D und erweckt auch sonst nicht den Eindruck, als würde es einen roten und einen grünen Anteil enthalten. Den trotzdem gleichen Farbeindruck können wir nur damit erklären, daß unser visueller Apparat in der Lage ist völlig unterschiedliche Spektren als identisch zu interpretieren. Zwei solche Farben, die für uns gleich aussehen, obwohl sie unterschiedliche Intensitätsverteilungskurven besitzen, werden **Metamere** genannt. Dieser Begriff wird uns noch weiter beschäftigen, denn der Metamerie haben wir es zu verdanken, daß wir Farbeindrücke überhaupt mit einem vertretbaren technischen Aufwand reproduzieren können.

Nun wissen wir also, daß Farbwahrnehmungen auf unterschiedlichen Wellenlängenreizen basieren müssen. Bleibt die Frage, wie wir diese erfassen und verarbeiten. Um sie zu klären, knüpfen wir am Abschnitt „Die Photorezeptoren“ aus Kapitel 1 an und werfen einen gezielten Blick auf die Zapfenrezeptoren.

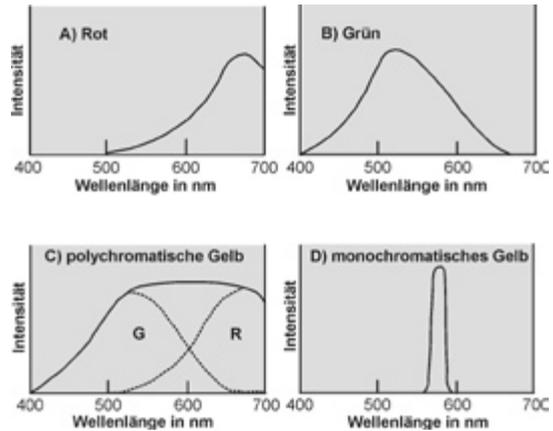


Abb. 4-3: Intensitätsverteilungskurven

A zeigt die I-Kurve eines als rot empfundenen Lichts. B zeigt die I-Kurve eines grünen Lichts. C zeigt die Mischung von A und B, also gelb. D zeigt die I-Kurve von monochromatischem gelben Licht.

Die Zapfenrezeptoren

Der britische Physiker **Thomas Young** war der erste, der bereits 1801 in seiner **Dreifarbentheorie des Sehens** vorhersagte, daß für unser Farbsehen drei unterschiedliche Rezeptorarten verantwortlich sind, die drei unterschiedliche Informationen liefern. **Hermann von Helmholtz**, der Youngs Forschungen weiter vorantrieb, ging davon aus, daß diese Rezeptoren nicht über den gesamten Bereich, in dem sie

Die Wahrnehmung von Helligkeit und Farbe

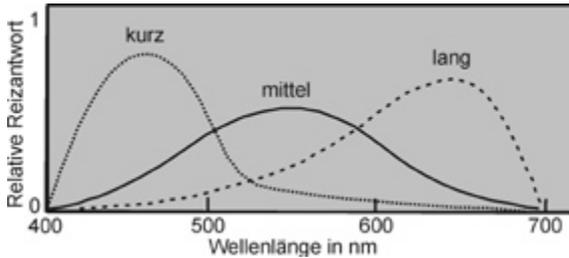


Abb. 4-4: Resonanzkurven nach Helmholtz
Hermann von Helmholtz' hypothetische Resonanz-Kurven der drei Photorezeptoren (1).

ansprechen, gleich empfindlich sind, sondern in einem mehr und in einem anderen weniger. Basierend auf dieser Annahme entwickelte er drei hypothetische Absorptions-Kurven für die zu diesem Zeitpunkt noch unterstellten Photorezeptoren, die sich im Hinblick auf das Spektrum und die Qualität der Reizantwort unterscheiden. Abb. 4-4 zeigt die von Helmholtz unterstellten Kurven. Jede dieser Kurven ist über einen breiten Bereich gestreckt und spricht in einem jeweils bestimmten Wellenlängenbereich am besten an. Die Kurve links außen beschreibt einen Rezeptor, der im kurzwelligen Bereich am besten reagiert, die in der Mitte einen, der auf den mittelwelligen Bereich des Spektrums anspricht und jene auf der rechten Seite zeigt das angenommene Verhalten eines Rezeptors mit der besten Antwort im langwelligen Bereich. Dieser Abstufung folgend

nennen wir diese Zapfenrezeptoren K-Rezeptor (für kurzwellig), M-Rezeptor (für mittelwellig) und L-Rezeptor (für langwellig).

Ein Farbreiz erregt entweder einen, zwei oder alle drei Rezeptorarten und wird in ein spezifisches Signalmuster umgesetzt. Ein Reiz, wie ihn beispielsweise die Remissions-Kurve des grünen Objekts in Abb. 4-2 hervorruft, würde die M- und L-Rezeptoren am stärksten und die K-Rezeptoren nur ein wenig erregen. Dieses Erregungsmuster ist die Grundlage für die nach weiteren Verarbeitungsschritten entstehende Wahrnehmung von Grün. Da die Erregungsmuster von der genauen Form der Absorptions-Kurven abhängen, ist es für uns von großer Wichtigkeit, diese so genau wie möglich zu bestimmen.

Hierzu bedienen wir uns der modernen Mikrospektrophotometrie, die es uns erlaubt Wellenlänge für Wellenlänge die Lichtmenge zu bestimmen, die jeder Rezeptor absorbiert. Dazu wird ein schwacher Lichtimpuls auf eine genau definierte Stelle der Netzhaut geschickt und mit exakter Messtechnik ermittelt, wie viel davon reflektiert wird. Das Ergebnis dieser Analyse ist, daß nur drei verschiedene Absorptions-Spektren ermittelt werden konnten und Thomas Young eine zwar späte, aber doch unzweifelhafte

Bestätigung erfahren hat: Unsere Retina weist tatsächlich drei unterschiedliche Zapfenrezeptor-Arten auf, die aufgrund der spektralen Empfindlichkeit ihrer photochemisch aktiven Pigmente für die Farbwahrnehmung verantwortlich sind. Die Beziehung zwischen ihrer Empfindlichkeit und der Wellenlänge des Lichts drückt sich in einer für jeden Rezeptortyp einzigartigen Absorptionskurve aus, die Abb. 4-5 darstellt. Je höher diese Kurve steigt umso mehr Pigment wird bei der jeweiligen Wellenlänge gebleicht und umso stärker fällt das Ausgabesignal des Rezeptors aus.

Die **K-Zapfen** (für kurzwellig) sprechen auf den recht engen Bereich des Spektrums zwischen 400 nm und 520 nm an (Violett, Blau und Blau-Grün) und sind bei einer Wellenlänge von rund 435 nm (Blau-Violett) am empfindlichsten. Die **M-Zapfen** (für mittelwellig) reagieren in der weiten Spanne zwischen 450 nm und 660 nm (Blau, Blau-Grün, Grün und Gelb) und besitzen einen Empfindlichkeitsgipfel bei 530 nm (Grün). Die **L-Zapfen** (für langwellig) umfassen einen sogar noch etwas größeren Teil des Spektrums, denn sie sind mit dem Bereich zwischen 460 nm und 700 nm auch für Rot-Orange empfindlich. Ihre maximale Empfindlichkeit liegt bei rund 565 nm im grün-gelben Bereich.

Dass die einzelnen Zapfentypen unterschiedlich auf die verschiedenen Wellenlängenbereiche ansprechen liegt daran, daß sie mit Iodopsin-Pigmenten gefüllt sind, die sich genetisch voneinander unterscheiden. Demgegenüber enthalten die Stäbchenzellen alle das photochemisch aktive Pigment Rhodopsin und sind damit für den Wellenlängenbereich zwischen 440 nm und 620 nm (grün-gelb) empfindlich.

Anhand der Absorptions-Kurven können wir nachvollziehen, was im Zapfenapparat geschieht, wenn wir ihn mit verschiedenen Lichtspektren reizen. Dies wird erklären, warum wir die zwei spektral unterschiedlich zusammengesetzten Lichtreize aus Abb. 4-3 C und D als identischen Farbeindruck wahrnehmen. Im Fall des monochromatischen Gelb mit einer

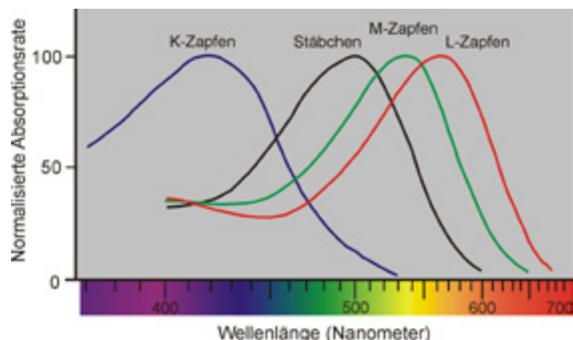


Abb. 4-5: Normalisierte Absorptions-Spektren der Stäbchen- und Zapfenzellen (2).

Die Wahrnehmung von Helligkeit und Farbe

Wellenlänge von 570 nm (Abb. 4-3 D) erhalten wir ein starkes Signal im langwelligeren Kanal und ein moderates im mittelwelligeren. Im Fall des aus Grün (530 nm) und Rot (650 nm) gemischten polychromatischen Gelb (Abb. 4-3 C) erregt das Grün die M-Zapfen stark und die L-Zapfen weniger stark, das Rot dagegen erregt nur die L-Zapfen. In der Summe hebt dies die Reaktion der L-Zapfen über die der M-Zapfen. Damit ist die kombinierte Antwort identisch zu der, die wir bei der Reizung mit monochromatischem gelben Licht von 570 nm festgestellt haben und deswegen nehmen wir in beiden Fällen Gelb wahr. Auf diese Art können wir auch alle anderen möglichen Mischungsvarianten durchspielen und werden sehen, daß sie jedes Mal auf dasselbe hinaus laufen: die jeweils identische Reizantwort der drei Zapfentypen und den daraus resultierenden identischen Farbeindruck. Den Rezeptoren ist es also egal, wie sie stimuliert werden. Solange nur die Summe ihrer Ausgabegrößen gleich ist, werden wir denselben Farbeindruck wahrnehmen und dies können wir in jedem Fall mit nur drei Grundfarben sicherstellen.

Umformung der Signale in Gegenfarbkanäle

Nun haben wir festgestellt, daß die Photorezeptoren ursächlich für die Entstehung von Farbreizen verantwortlich sind. Das war keine so große Überraschung, aber irgendwo muss man ja anfangen. Ferner haben wir gesehen, daß Helligkeit und Farbe schon früh in der Retina getrennt und separat verarbeitet werden. Das war eine Überraschung. Noch überraschender ist vielleicht, daß die von den Rezeptoren gelieferten Signale nicht einfach so wie sie sind ins Gehirn weitergeleitet werden. Um zu erkennen was statt dessen passiert, experimentieren wir ein wenig herum. Zuerst mit der Helligkeit, dann mit der Farbe.

Betrachten Sie einmal Abb. 4-6. Fällt Ihnen auf, daß das graue Quadrat im rechten Feld dunkler erscheint als im linken, obwohl beide, wie aus dem unteren Teil der Graphik hervorgeht, denselben Schwarzanteil besitzen? Der Unterschied liegt in dem helleren bzw. dunkleren Hintergrund. Daraus dürfen wir folgern, daß das visuelle System die Helligkeit eines Objekts in Abhängigkeit seiner Umgebung konstruiert. Wir bezeichnen dies als **relative Helligkeitswahrnehmung**.

Nun ein Gedankenexperiment. Zwei Autos parken unter dem Fenster Ihres Arbeitszimmers nebeneinander an der Straße. Das Eine ist tiefschwarz, das Andere schneeweiß. Weil Sie eine Menge zu schaffen haben, sitzen Sie schon früh am Morgen am Schreibtisch, arbeiten über Mittag durch und legen die Unterlagen erst zur Seite, als sich der Tag schon dem Ende zuneigt. Natürlich machen Sie kreative Pausen, strecken sich ein wenig und schauen aus dem Fenster. Was fällt Ihnen ein, wenn Sie sich diese Situation im Licht Ihrer Alltagserfahrung vorstellen? – Nein, ich meine nicht, daß Sie für so viele Stunden zu schlecht bezahlt werden! Die Lichtverhältnisse wechseln über den Tag mit dem Sonnenstand und den vorbeiziehenden Wolken und trotzdem bleibt das schwarze Auto immer schwarz und das weiße immer weiß. Wenn unser visueller Apparat die Helligkeitswerte nur anhand der reflektierten Lichtmengen bilden würde, müssten sich diese bei unterschiedlichen Beleuchtungsintensitäten verändern, müsste das weiße Auto mal grau und das schwarze mal weißlich aussehen. Aber überlegen Sie mal, etwas bleibt immer gleich, egal wie viel oder wie wenig Licht auf die beiden Fahrzeuge fällt. Ein zweites Beispiel liegt im kleineren Maßstab direkt vor Ihnen. Die schwarzen Buchstaben auf

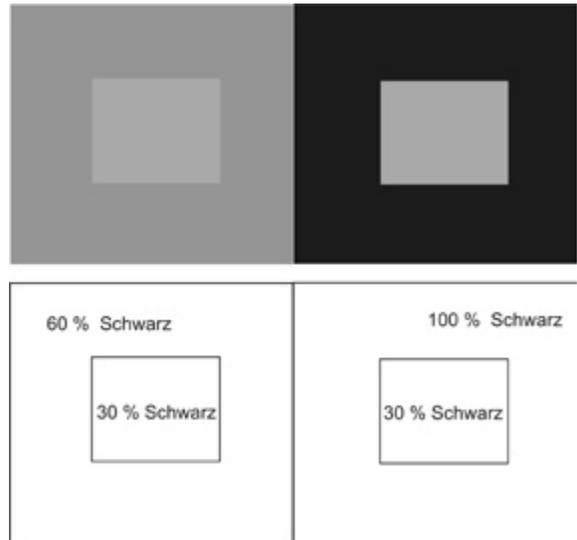


Abb. 4-6: Simultankontrast

Die zwei inneren Quadrate reflektieren jeweils gleich viel Licht und erscheinen uns trotzdem unterschiedlich hell. Das dem wirklich so ist können Sie sehen, wenn Sie sie durch zwei Löcher in einem Pappstreifen betrachten und so vom jeweiligen Hintergrund freistellen.

den Seiten dieses Buches erscheinen uns schwarz und das Papier weiß, egal wie hell oder dunkel es im Zimmer ist. Das gestattet uns den Schluss, daß das visuelle System die Helligkeit der Objekte konstant, also unabhängig von der Beleuchtungsintensität konstruiert. Wir bezeichnen dies als **konstante Helligkeitswahrnehmung**.

Nun zur Farbe. Schließen Sie einmal die Augen und stellen Sie sich ein

Die Wahrnehmung von Helligkeit und Farbe

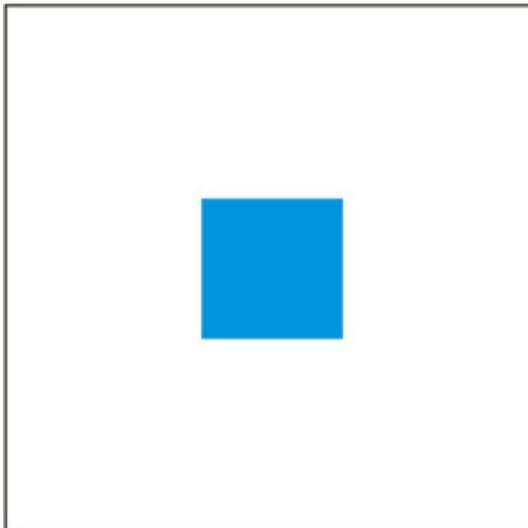
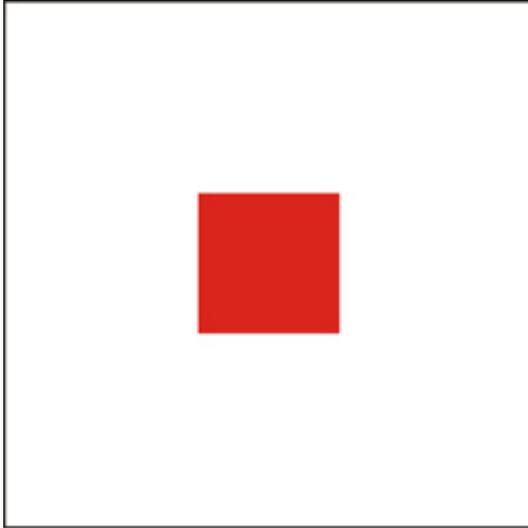


Abb. 4-7: Vorlagen zum Erzeugen farbiger Nachbilder

rötliches Gelb vor, Orange also. Hat es geklappt? Prima, das war leicht! Versuchen wir's gleich noch mal. Diesmal mit jenem rötlichen Blau das unser größtes deutsches Telekommunikations-Unternehmen als Markenfarbe auserkoren hat – Magenta. Auch das fällt Ihnen sicher nicht schwer, oder? Genauso sieht es sicher mit Mischungen aus Blau und Grün (Aquamarinblau) bzw. Gelb und Grün (Lindgrün) aus. Aber jetzt kriege ich Sie 'dran, wetten? Der fünfte und sechste Versuch gilt einem rötlichen Grün beziehungsweise einem gelblichen Blau. Lassen Sie sich ruhig Zeit und strengen Sie sich tüchtig an.

Nun, es geht nicht, was? Macht aber nichts, denn Farben wie diese kann sich kein normal farbsichtiger Mensch vorstellen oder wahrnehmen. Und weil das so ist, muss es unserem visuellen System geschuldet sein. An den Zapfenrezeptoren kann es nicht liegen. Denen sollte es leicht fallen solche Farbeindrücke zu erzeugen, denn sie sind in diesen Bereichen des Spektrums durchaus empfindlich. Trotzdem sieht es so aus, als verfügte unser visuelles System an irgendeiner Stelle hinter den Photorezeptoren über vier Grundfarben, die nicht mit denen der additiven- und der subtraktiven Farbmischung identisch sind: Blau, Grün, Gelb und Rot. Alle Farben, die wir wahrnehmen können, lassen sich

verbal als Mischungen dieser vier Grundfarben beschreiben. Dem Physiologen Ewald Hering fiel dieser Zusammenhang schon 1878 auf und bei seinen folgenden Versuchen förderte er noch etwas mehr zutage, nämlich daß

- rotblinde Menschen gleichzeitig auch grünblind sind
- Menschen, die unfähig sind Blau wahrzunehmen, auch kein Gelb sehen
- Farbige Nachbilder (auch: Sukzessivkontrast) denselben Regeln folgen. Schauen Sie etwa 30 Sekunden angestrengt auf das rote Quadrat im oberen Teil der Abb. 4-7, blicken Sie dann auf eine andere weiße Fläche und blinzeln Sie. In dem sich einstellenden Nachbild sollten Sie ein cyanfarbenes Quadrat wahrnehmen. Analog sollte sich nach dem Betrachten des blauen Quadrats ein gelbes Nachbild einstellen.

1878 fasste Hering diese Erkenntnisse in der These zusammen, daß Rot und Grün, Blau und Gelb sowie Schwarz und Weiß zu je einem Gegensatzpaar verbunden sind und formulierte daraus seine **Gegenfarbentheorie**. In ihr erdachte er zur Erklärung drei einfache Mechanismen, die jeweils entgegengesetzt auf Licht unterschiedlicher Wellenlänge und Intensität reagieren.

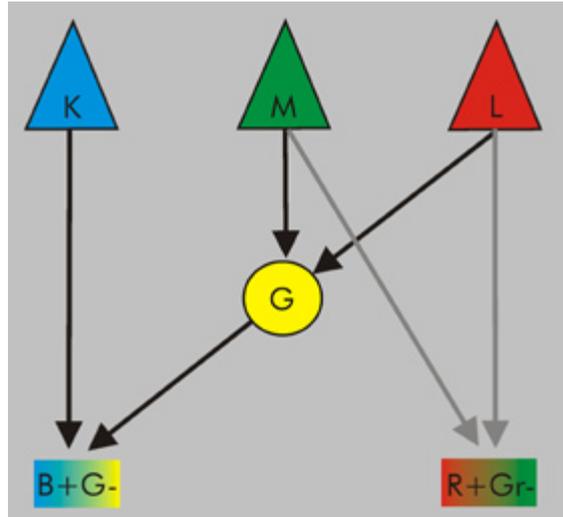


Abb. 4-8: Gegenfarbmechanismus

Neuronale Verschaltung der Zapfensignale zu Gegenfarbzellen. Der neuronale Schaltkreis erzeugt aus den erregenden und hemmenden Signalen der auf den kurzwelligen (K), mittleren (M) und langwelligen (L) Teil des Spektrums antwortenden Zapfenrezeptoren die Reizreaktionen für Blau-Gelb und Rot-Grün. Die Zelle Z verschaltet die M- und L-Signale zur Gelb-Reaktion.

Der Schwarz - / Weiß + Mechanismus reagiert mit einer positiven Antwort auf eine Stimulation an jeder Zapfenart und signalisiert so die Helligkeit. Rot + / Grün - reagiert positiv auf Rot und negativ auf Grün. Blau - / Gelb + reagiert negativ auf Blau und positiv auf Gelb. Der Theorie zufolge sollen alle Paarungen auch umgekehrt vorkommen. Da aber zu Herings Zei-

Die Wahrnehmung von Helligkeit und Farbe

ten und bis weit ins 20. Jahrhundert hinein kein physiologischer Vorgang vorstellbar war, der dies hätte bewirken können, fristete die Gegenfarbentheorie ein jahrzehntelanges Mauerblümchendasein.

Erst die neurophysiologischen Forschungen der 1960er und 70er Jahre brachten den Beweis für ein mit gegensätzlichen elektrischen Signalen auf unterschiedliche Wellenlängen reagierendes Neuron, die **Gegenfarbzelle**, in der Netzhaut einer Karpfengattung und im CGL des Rhesusaffen (Svaetichin 1956, De Valois et al 1958 1+2). David Hubel und Torsten Wiesel haben diese Zellen im CGL von Makake-Affen 1966 genau untersucht und herausgefunden, daß sie sich in drei typische Zellklassen unterteilen lassen (Hubel, Wiesel 1966 1+2). Da die Fähigkeit zur Farbwahrnehmung bei dieser Primatenart beinahe genauso ausgeprägt ist wie bei uns Menschen, dürfen wir mit Recht annehmen, daß unser visuelles System über die funktionell selben Neuronen verfügt, die wir natürlich im farbbempfindlichen Was-Kanal finden.

Typ 1 Zellen (Midget-Zellen in der Retina bzw. Parvo-Ganglienzellen im CGL) Sie markieren den hochauflösenden Formkanal des Was-Systems, besitzen kleine rezeptive Felder, die in Zentrum und Umfeld geteilt sind.

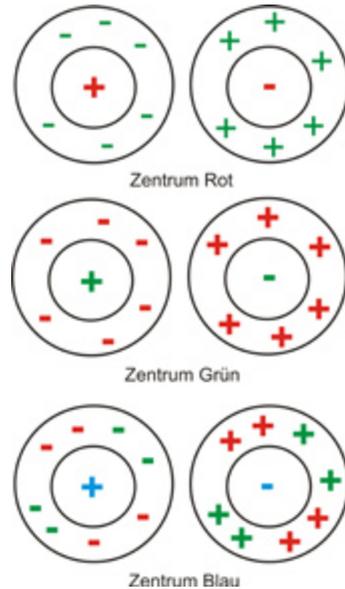


Abb. 4-9: Typ 1 Zellen

Das Zentrum erhält erregende oder hemmende Signale von jeweils einem Zapfentyp (L-Rot, M-Grün oder K-Blau). Das Umfeld erhält analog dazu erregende oder hemmende Signale der jeweiligen Gegenfarbzapfen. Die Kombinationen sind also R+/G-, R-/G+, G+/R-, G-/R+, B+/R+G-, B-/R+G)+ (Gelb entsteht durch die Kombination der L- und M-Signale). Die Zellen sind farbselektiv, weil sie von jeweils einem Bereich des Spektrums erregt und von einem anderen gehemmt werden

Typ 2 Zellen (Midget-like-Zellen in der Retina) Sie markieren den ge-

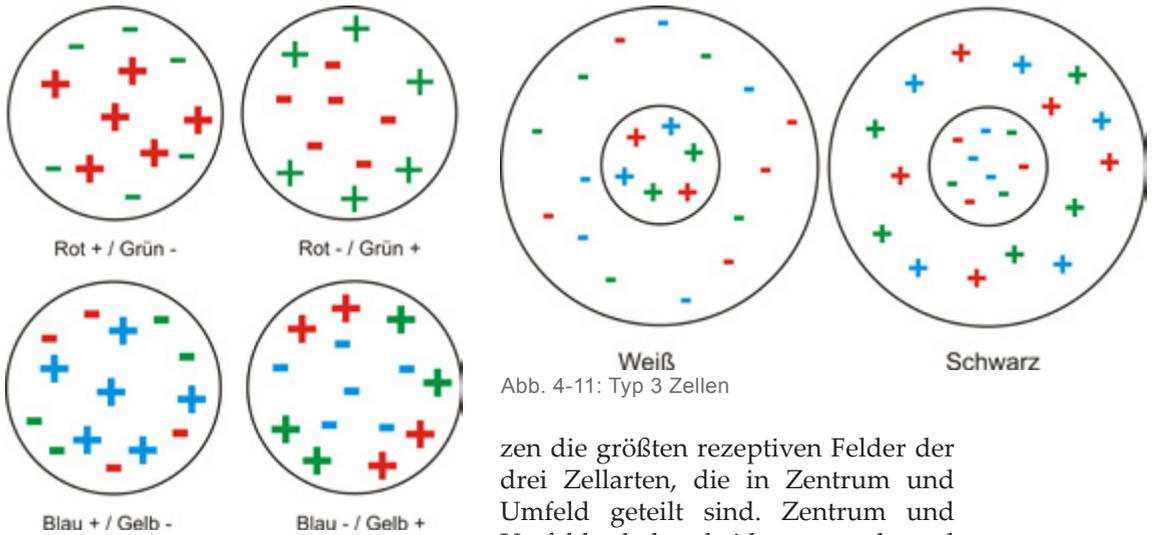


Abb. 4-10: Typ 2 Zellen

ringerauflösenden Farbkkanal des Was-Systems, besitzen größere receptive Felder als Typ 1 Zellen und weisen nur ein Zentrum auf. Das Zentrum erhält erregende Signale eines Zapfentyps und hemmende eines anderen. Die Kombinationen sind also R+/G-, G+/R-, B+/R+G)-, B-/R+G)+ (Gelb entsteht durch die Kombination der L- und M-Signale). Viele Wissenschaftler gehen heute davon aus, daß diese Zellen die erste Stufe unserer Farbwahrnehmung markieren.

Typ 3 Zellen (Parasol-Zellen in der Retina bzw. Magno-Zellen im CGL) Sie markieren den Wo-Kanal, besit-

Abb. 4-11: Typ 3 Zellen

zen die größten rezeptiven Felder der drei Zellarten, die in Zentrum und Umfeld geteilt sind. Zentrum und Umfeld erhalten beide erregende und hemmende Signale aller drei Zapfenarten. Sie sind weder farbselektiv noch farbopponent, also farbenblind und reagieren auf Intensitätszunahme bzw. -verminderung.

Zusätzlich dazu wurden später die so genannten **Bistratifiiert Zellen** entdeckt, die sich funktional und neurochemisch grundlegend von den M- und P-Ganglienzellen unterscheiden und in die koniozellulären Schichten des CGL projizieren (koniozellulär bedeutet „Zellen klein wie Staub“). Sie machen etwa 10 % der retinalen Ganglienzellen aus und besitzen sehr große receptive Felder, die nur ein Zentrum aufweisen. Das Zentrum wird immer von B-Zapfen

Die Wahrnehmung von Helligkeit und Farbe

erregt und von R+G Zapfen gehemmt. Sie weisen eine mittelmäßige räumliche Auflösung auf und reagieren auf durchschnittliche Kontraste. Allerdings ist dieser Zelltyp wissenschaftlich noch nicht universell akzeptiert und außer, daß es einen dritten Kanal zum visuellen Kortex darstellt, ist die Rolle des koniozellären-Systems für die visuelle Wahrnehmung aktuell unklar. Es ist nicht ausgeschlossen, daß es zur Farbwahrnehmung beiträgt. Vielfach wird ihm auch eine Rolle bei der Integration somatosensorischer-/propriozeptiver- und visueller Informationen zugeschrieben. Propriozeption, vom lateinischen *proprius* = *man selbst*, ist der Sinn für die relative Position benachbarter Körperteile. Im Gegensatz zu den sechs exterozeptiven Sinnen (Sehen, Hören, Schmecken, Riechen, Tasten und Gleichgewicht), mit denen wir die äußere Welt wahrnehmen und dem interozeptiven Sinn, mit dem wir Schmerzen und die Bewegungen der inneren Organe auffassen, gibt uns der propriozeptive Sinn Aufschluss über den inneren Zustand des Körpers.

Hubels und Wiesels Ergebnisse passen erstaunlich gut zu den Anforderungen des Heringschen Modells, das ja Gegenfarbennellen für den Rot-Grün-Kanal, den Blau-Gelb-Kanal und den Intensitätskanal (die Helligkeit) vorsieht. In der Praxis müssten die

Reizmuster der S-, M- und L-Zapfen im Netzhaut-Netzwerk der Horizontal-, Amakrin- und Bipolarzellen in einem ersten Schritt so umgruppiert werden, daß sie sich in je einem Rot-Grün-Kanal (L-M), einem Blau-Gelb-Kanal (S-(L+M)) und einem Schwarz-Weiß-Kanal (M+L bzw. S+M+L) für die Intensität gegenüberstehen. – Sie haben es gemerkt? Gelb entsteht durch die Kombination der L- und M-Signale. Die so sortierten Daten gelangen dann im zweiten Schritt zu den Typ 2 Gegenfarbennellen in der Retina und im CGL. Je nach dem welcher der erregenden und hemmenden Reize überwiegt, gibt die Zelle ein Signal, das der Differenz des entsprechenden Kanals für den jeweiligen Bereich der Netzhaut entspricht. Allerdings ist bis heute unklar, ja sogar hoch umstritten, wie die notwendige Umgruppierung der Rezeptorsignale in der Retina genau aussieht. Darüber hinaus beantwortet das Modell auch einige andere Fragen nicht hinreichend und so gibt es durchaus Wissenschaftler, die den Gegenfarbennellenmechanismus auf höherer Ebene, in der primären Sehrinde, ansiedeln. Bis sich handfeste Beweise dafür finden, bleibt es allerdings der beste Erklärungsansatz.

Die Signale für Gelb und Blau bzw. Grün und Rot laufen also in demselben Kanal, können dies aber nicht zur selben Zeit tun und so erklärt sich, wa-

rum wir kein rötliches Grün oder ein gelbliches Blau wahrnehmen können. Mit dem farbigen Nachbild verhält es sich so: Blicken wir längere Zeit auf eine Fläche von gegebener Farbe, so verbrauchen sich die Pigmente in den jeweils aktiven Photorezeptoren und ihre neuronale Reaktion wird schwächer. Dadurch gerät der entsprechende Gegenfarbenkanal aus dem Gleichgewicht und wir nehmen die Komplementärfarbe des ursprünglichen Reizes wahr.

Die Typ 3 Zellen des Helligkeitskanals arbeitet ein wenig anders, denn hier wird die Wertedifferenz für einen Punkt der Netzhaut *und* seine Umgebung gebildet. Dazu vereinigen sich die erregenden Signale aller drei Zapfenarten der jeweiligen Netzhautposition (einige Wissenschaftler sind der Ansicht es seien nur die der M- und L-Zapfen) im Zentrum der Zelle und werden gegen den hemmenden Output ihrer direkt benachbarten Artgenossen im Zellrand abgewogen.

Diese Art der Verarbeitung mit einem quasi räumlichen Bezug erklärt die eingangs dargestellten Phänomene der relativen- und konstanten Helligkeitswahrnehmung. Die beiden inneren Quadrate in Abb. 4-6 erscheinen uns unterschiedlich hell, weil sie das Licht in Bezug auf den Hintergrund in einem jeweils anderen Verhältnis

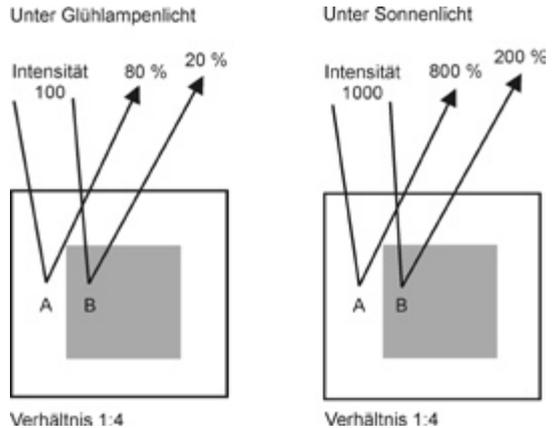


Abb. 4-12: Konstante Helligkeitswahrnehmung
Das Verhältnis der reflektierten Lichtmengen (B) von weißem Untergrund und grauer Fläche bleibt auch bei Zunahme der Beleuchtungsintensität (A) gleich. Und nur an diesem Verhältnis orientiert sich unser visueller Apparat bei der Konstruktion von Helligkeitswerten.

reflektieren. Gleichzeitig nehmen wir das Schwarz der Buchstaben und das Weiß der Seiten dieses Buches immer als schwarz bzw. weiß wahr, weil das Verhältnis zwischen der von beiden reflektierten Lichtmenge immer gleich bleibt. Abb. 4-12 veranschaulicht diesen Zusammenhang.

Diese Verhältnissbildung versetzt sie in die Lage jeden Helligkeitswert im Kontrast zu seinem Hintergrund zu bewerten und gleichzeitig jede Veränderung der Beleuchtungsintensität außer Acht zu lassen. Ohne diesen Vergleich wären diese Wahrnehmungen

Die Wahrnehmung von Helligkeit und Farbe

nur schwer zu erklären. Dieselbe Verhältnisbildung wird uns im nächsten Abschnitt zur dritten Verarbeitungsstufe in Bezug auf die Farbwahrnehmung wiederbegegnen und dort werden wir den Grund für dies Verhalten kennenlernen.

Sind Schwarz und Weiß Farben oder nur Helligkeitswerte? Das ist eine Frage, auf die man oft kontroverse Antworten bekommt. Neurophysiologisch ist die Antwort ganz einfach. Im Anschluss an die Ebene der Photorezeptoren ist Helligkeit eine der drei Achsen, an denen ein Farbwert bestimmt wird. Das bedeutet im Umkehrschluss, daß kein Farbwert ohne der Hinzunahme der Helligkeit definiert werden kann. Der Unterschied zwischen beispielsweise Braun und Gelb liegt einzig und allein in der Helligkeit, also der unterschiedlichen Position auf der Schwarz-Weiß-Achse. Schwarz und Weiß sind also in der Tat Farben. Allerdings solche, die keine Färbung haben und deshalb werden sie auch als unbunt bezeichnet.

Wie im Fernsehen – Die Begründung für das komplizierte Verfahren

Nun darf man sich zu Recht fragen, warum die Evolution das recht aufwendige System des Gegenfarbmechanismus

hervorgebracht hat. Dafür gibt es zwei gute Gründe. Beginnen wir mit dem einfachen Teil der Erklärung und gehen wir in der Entwicklungsgeschichte zurück in die Zeit, als die Lebewesen noch nicht farbtüchtig waren. Ihre visuelle Wahrnehmung war beschränkt auf die Unterscheidung von Helligkeitswerten und um dies zu bewerkstelligen, wurden die Signale der Photorezeptoren aufsummiert, so wie es bei uns heute noch im Helligkeitskanal der Fall ist. Mit dem Aufkommen der für die Farbwahrnehmung verantwortlichen Rezeptoren schlug die Evolution dann nicht den eigentlichen folgerichtigen Weg ein, je einen Rot-, Grün- und Blaukanal zu entwickeln, sondern erweiterte das bestehende System auf die effektivste Art und Weise einfach um zwei weitere Achsen: die für die Differenz zwischen Rot und Grün bzw. Blau und Gelb. Dies hat darüber hinaus den Vorteil, daß sich die zu übertragende Informationsmenge reduziert, denn anstatt die Daten für Schwarz, Weiß, Rot, Grün und Blau (5 Kanäle) getrennt zu übermitteln, genügen mit den Differenzwerten 3 Kanäle.

Dass dies wirklich die effizienteste Informationsverarbeitung ist, finden wir in der Entwicklung des modernen Mediums Fernsehen bestätigt. Auch dort wird zu Beginn (in der Kamera)

und am Ende des Prozesses (im Fernsehgerät) mit jeweils einem Signal für Rot, Grün und Blau gearbeitet. Dazwischen aber, bei der Ausstrahlung des Videosignals, greift man ebenfalls auf ein Helligkeitssignal und zwei Farbdifferenzsignale zurück. Der Grund dafür ist in der technischen Entwicklung zu finden und hat ebenfalls etwas mit Effizienz zu tun. Nachdem RCA 1935 das erste Fernsehsystem vorgestellt hatte erkannte die Aufsichtsbehörde, daß sie den zu Ausstrahlung nutzbaren Bereich des elektromagnetischen Spektrums unter den an der neuen Technik interessierten Unternehmen aufteilen musste. Zu dieser Zeit gab es natürlich nur die Technik für das schwarzweiße Bild und obwohl zur Übermittlung dieses Signals 3,7 Mhz genügten, gestand man jeder Station großzügige 6 Mhz zu. Bis 1940 hatte die Fernsehgesellschaft CBS das erste Farbfernsehsystem entwickelt, das die Signale für Rot, Grün und Blau auch in der Ausstrahlungsphase separierte. Damit gab es zwei grundlegende Probleme. Zum ersten benötigte es drei einzelne 3,7 Mhz-Bänder, zum zweiten schloss es die Nutzer der bisherigen S/W-Geräte vom Empfang der neuen Farbsignale aus. Da die Federal Communications Commission nicht bereit war CBS die benötigte zusätzliche Bandbreite zuzugestehen, wurde das System nach

jahrelangen Rechtsstreitigkeiten zur Durchsetzung des eigenen Standards nach wenigen Monaten des Betriebs wieder vom Markt genommen. In der Zwischenzeit hatten andere Firmen unter Führung von RCA ein S/W kompatibles Farbsystem entwickelt, indem sie die Rot-, Grün- und Blausignale zu einem Helligkeitssignal aufsummierten und gleichzeitig zu zwei Differenzsignalen (Rot minus Helligkeit und Blau minus Helligkeit) aufteilten. Ein dritter Grün-minus-Helligkeit-Kanal war unnötig, denn es genügte die Summe der Einzelkanäle von ihrer Gesamtsumme abzuziehen, um den Wert der dritten Grundfarbe zu bestimmen. Das Helligkeitssignal braucht 4,2 Mhz, die beiden Differenzsignale jeweils 1,5 Mhz bzw. 0,5 Mhz, aber durch die geringfügige Überlappung der Kanäle konnten die Ingenieure sicherstellen, daß die zur Verfügung stehenden 6 Mhz nicht überschritten wurden. Dieses System wurde 1953 zum Standard erklärt und bestimmt bis heute die Arbeitsweise des Farbfernsehens.

Der zweite Teil der Erklärung hat damit zu tun, daß die Reizantwort der Photorezeptoren allein noch keine verlässliche Information über die Farbe des Lichts liefert, das sie aktiviert. Das kommt so. Die drei Zapfenrezeptor-Arten, die das Farbsehen verantworten, weisen weit gespannte

Die Wahrnehmung von Helligkeit und Farbe

Empfindlichkeitskurven auf. Wird also z.B. ein für den mittelwelligen grünen Bereich des Spektrums zuständige M-Zapfen von sagen wir mal 100 Photonen der Wellenlänge 580 nm (gelb) getroffen und darauf mit einer spezifischen Reaktion antworten, so wäre seine Reaktion auf ein doppelt so helles Licht dieser Wellenlänge auch doppelt so stark. Noch größer wäre sie aber, wenn er mit 100 Photonen bei 520 nm (grün) gereizt würde, denn bei dieser Wellenlänge ist seine Empfindlichkeit am höchsten. Die Reizantwort gibt also nur Auskunft über die Helligkeit des Lichts, nicht aber über seine Farbigekeit. Diese Unbestimmtheit umgeht das visuelle System, indem es die Signale der Rezeptoren in den Gegenfarbenkanälen gegeneinander abwägt. Wenn wir das obige zweite Beispiel noch einmal aufgreifen und einen Teil der Netzhaut mit grünem Licht von 520 nm Wellenlänge überfluten, werden die M-Zapfen in diesem Bereich eine stärkere Antwort geben als die L-Zapfen (die K-Zapfen werden durch Licht dieser Wellenlänge nicht aktiviert), denn auf diese Wellenlänge reagieren sie am empfindlichsten. Mit Verdoppelung der Helligkeit verdoppelt sich nun zwar auch die Signalstärke der beiden Rezeptoren, aber relativ gesehen ist das Signal der M-Zapfen immer noch größer als das der L-Zap-

fen. Folgerichtig liegt die Information über die Farbigekeit also in dem auch bei wechselnder Helligkeit immer gleich bleibenden Verhältnis zwischen den Reizantworten der drei Rezeptor-Arten. Und diese Relation ermittelt der Gegenfarbemechanismus.