

Farbwahrnehmung und ihre Störungen

Karl R. Gegenfurtner

4.1 Retinale Verarbeitung – 46

- 4.1.1 Licht und Farbe – 46
- 4.1.2 Verarbeitung in den Photorezeptoren – 47
- 4.1.3 Netzhaut – 48
- 4.1.4 Gegenfarben – 48



4.2 Kortikale Farbmechanismen – 49

- 4.2.1 Farbzentrum im Gehirn? – 49
- 4.2.2 Farbkonstanz – 50
- 4.2.3 Kognition, Emotion und Farbe – 51

4.3 Störungen der Farbwahrnehmung – 51



Farbe ist definiert als diejenige Empfindung, die es uns ermöglicht, zwischen zwei strukturlosen Flächen gleicher Helligkeit zu unterscheiden (DIN 5033). Es lohnt sich, auf zwei Feststellungen dieser Definition gleich zu Anfang näher einzugehen. Zunächst ist wichtig, dass Farbe eine Empfindungsgröße ist. Es ist nicht das Licht, das farbig ist (»The rays are not coloured« – Isaac Newton). Erst durch die Verarbeitung der Nervenimpulse, die das ins Auge gelangende Licht in der Netzhaut hervorruft, kommt es in den nachgeschalteten Hirnstrukturen zu der Empfindung, die wir »Farbe« nennen. Die zweite wichtige Feststellung der obigen Definition betrifft die Funktion des menschlichen Farbensehens. Obwohl die Frage nach der evolutionären Funktion des Farbensehens noch heftig umstritten ist (Mollon u. Jordan 1988), lässt sich doch mit Sicherheit sagen, dass diese nicht in der Unterscheidung von Flächen gleicher Helligkeit lag. Solche rein spektralen Unterschiede zwischen Oberflächen gibt es in unserer natürlichen Umwelt äußerst selten.

Einen Hinweis auf die Bedeutung der Farbinformation bei der Wahrnehmung natürlicher Szenen gibt  Abb. 4.1. Fast alle Objekte unserer Umwelt weisen unter natürlichen Beobachtungsbedingungen eine unregelmäßige Helligkeitsverteilung (Textur) auf. Es ist oftmals sehr schwer, Texturen natürlicher Objekte voneinander abzugrenzen, z. B. wenn wie bei  Abb. 4.1 eine Blüte von Blättern unterschieden werden soll. Die Farbinformation ermöglicht uns, diese Unterscheidungen schnell und effizient zu treffen (Gegenfurtner u. Rieger 2000). Farbe wird daher besser definiert als diejenige Empfindung, die es uns erlaubt, Objekte mühelos voneinander zu unterscheiden, die aufgrund ihrer Textur nur schwer voneinander zu trennen sind.

Im Folgenden wird zuerst auf die physikalischen Eigenschaften der Reize eingegangen, die im menschlichen visuellen System Farbempfindungen auslösen. Anschließend werden die wichtigsten Schritte der Verarbeitung in der Netzhaut durch die 3 Typen von Photorezeptoren und



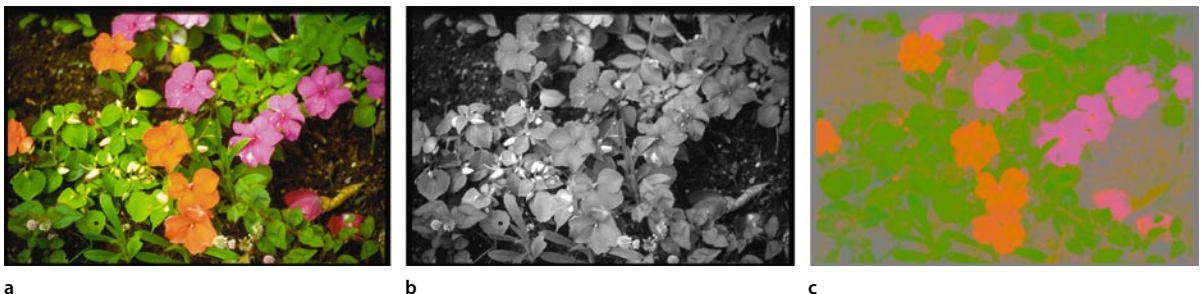
den sich anschließenden Gegenfarbkanälen besprochen. Schließlich wird auf die Verarbeitung der Farbinformation im visuellen Kortex eingegangen. Während die ersten Stufen der Farbverarbeitung in der Netzhaut und den retinalen Ganglienzellen wohl besser als jeder andere Aspekt der visuellen Wahrnehmung erforscht sind, ist über höhere Verarbeitungsmechanismen, die semantische oder emotionale Aspekte der Farbe betreffen, bisher nur wenig bekannt.


4.1 Retinale Verarbeitung

4.1.1 Licht und Farbe

Die physikalische Grundlage der menschlichen Farbwahrnehmung ist die elektromagnetische Strahlung mit Wellenlängen in einem eng umgrenzten Bereich von ca. 400–700 Nanometer. Strahlung in diesem Wellenlängenbereich (Licht) ist für uns nur deshalb sichtbar, weil wir Rezeptoren in der Netzhaut des Auges (Retina) besitzen, deren Pigmente durch diese Strahlung chemisch verändert werden können. Sie unterscheidet sich ansonsten in keiner Weise von anderen Strahlungen, wie z. B. Radiowellen, Infrarot-, Ultraviolett-, Röntgen- oder γ -Strahlen. Ein Großteil der Sonnenstrahlung, die die Erdoberfläche erreicht, liegt in dem für uns sichtbaren Bereich. Daher ist anzunehmen, dass sich unser Farbsehsystem im Laufe der Evolution optimal an die Gegebenheiten unserer Umwelt angepasst hat.

Das Spektrum des in das Auge fallenden Lichts hängt von zwei Faktoren ab: von der Spektralverteilung der Beleuchtungsquelle und von der Reflektanz der Objekte, über die Licht von der Objektoberfläche ins Auge reflektiert wird. Nur ein Teil des auf ein Objekt fallenden Lichts wird reflektiert, während der andere Teil der Strahlung absorbiert und zumeist in Wärmeenergie umgewandelt wird. Dunklere Objekte absorbieren mehr Licht und erwärmen sich daher stärker. Das ins Auge gelangende Licht ist das Produkt aus Beleuchtung und Reflektanz und diese beiden Faktoren können auf der Eingangsstufe nicht voneinander getrennt werden. Ein rötlicher Farbeindruck kann danach



 **Abb. 4.1a–c** Fotografie einer Szene mit Blumen. **a** Original, **b** Schwarz-Weiß-Version, **c** isoluminante Version, bei der allen Bildpunkten dieselbe Helligkeit zugeordnet wurde. (Nach Gegenfurtner

2001, reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd: Nature Neuroscience)

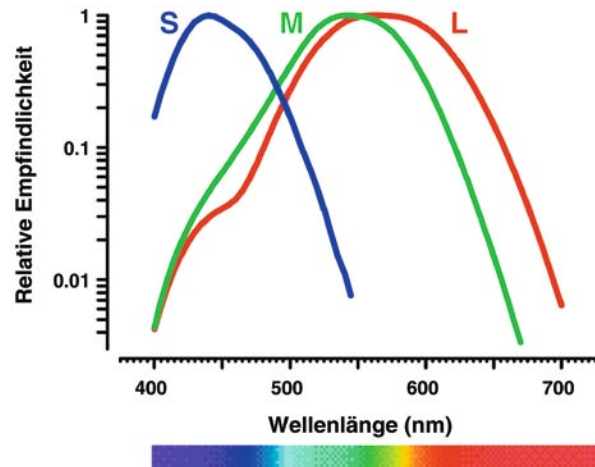
gleichermaßen durch rötliche Beleuchtung eines weißen Stück Papiers oder durch weiße Beleuchtung eines rötlichen Stück Papiers zustande kommen. Obwohl mathematisch beides lokal zur gleichen Wellenlängenverteilung führt, kann unser visuelles System durch die Betrachtung einer ganzen Szene zumeist doch Rückschlüsse auf die Reflektanz der Objekte ziehen. Diese Leistung, die durch die Ambiguität von Beleuchtung und Reflektanz notwendig wird, wird »Farbkonstanz« genannt (► Abschn. 4.2.2). Der Vorteil der Farbkonstanz liegt darin, dass die Reflektanz eine invariante Eigenschaft der Objekte ist und sich daher zur Objekterkennung sehr gut eignet.

➤ **Natürlich auftretende Objekte reflektieren immer Licht über einen weiten Bereich von Wellenlängen. Der relative Anteil in den verschiedenen Wellenlängenbereichen bestimmt letztendlich, welche Farbe gesehen wird. Farbe ist daher nicht gleich Wellenlänge. Während monochromatisches Licht zwar unter neutralen Beobachtungsbedingungen immer die gleiche Farbeempfindung auslöst, ist die umgekehrte Zuordnung nicht möglich. Des Weiteren kann das Umfeld auch massive Einflüsse auf die Farbwahrnehmung haben.**

4.1.2 Verarbeitung in den Photorezeptoren

Das ins Auge gelangende Licht wird in der Retina von Photorezeptoren zum Teil absorbiert. Es gibt zwei Klassen von Photorezeptoren: Stäbchen und Zapfen. Stäbchen sind sehr lichtempfindlich und ermöglichen das Sehen bei Dunkelheit und in der Dämmerung. Da alle Stäbchen dasselbe Absorptionsspektrum aufweisen, kann bei reinem Stäbchensehen wie in der Nacht nicht zwischen Wellenlängen und Intensitäten unterschieden werden, ebenso sind Farbumterscheidungen nicht möglich. Da unter Tageslichtbedingungen das Stäbchensehensystem vollständig gesättigt ist, können Stäbchen tagsüber keine visuellen Informationen liefern. Dann sind die weniger lichtempfindlichen Zapfen aktiv und bestimmen unsere visuelle Wahrnehmung.

Von den Zapfenphotorezeptoren gibt es drei verschiedene Typen. Je nach Spektralbereich ihrer höchsten Empfindlichkeit werden sie lang-, mittel-, und kurzwellenlängensensitiv genannt, oft auch nur kurz Rot-, Grün- und Blauzapfen. In ■ Abb. 4.2 sind die Absorptionsspektren dieser drei Zapfentypen dargestellt. Man erkennt, dass alle der Typen über einen großen Wellenlängenbereich hinweg Licht absorbieren können. Die Kurzbezeichnungen sind daher irreführend, vor allem wenn man berücksichtigt, dass das Maximum für die sog. Rotzapfen in dem Wellenlängenbereich liegt, den wir als gelb bezeichnen oder das Maximum der Blauzapfen in einem Bereich liegt, der eher

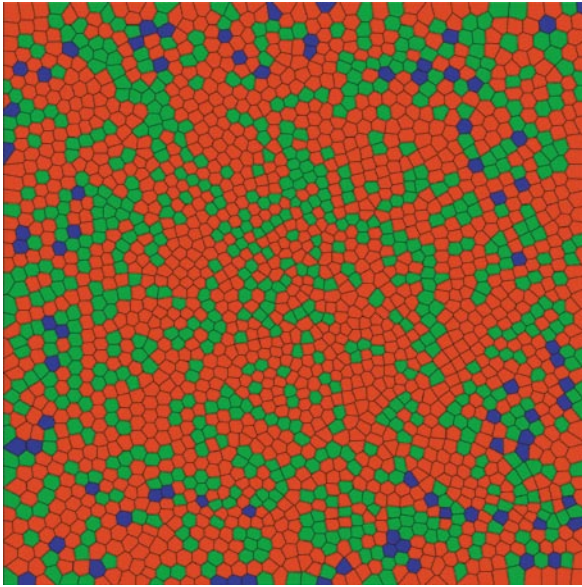


■ **Abb. 4.2** Spektrale Absorptionskurven der menschlichen Rot-, Grün- und Blauzapfen. (Nach Stockman u. Sharpe 2000)

violett aussieht als blau. Da sich diese Bezeichnungen aber eingebürgert haben, werden wir sie hier der Einfachheit halber auch beibehalten. Es muss aber nachdrücklich betont werden, dass andere mit R, G, B bezeichnete Farbsysteme, wie z. B. das C.I.E. RGB-System oder auch die Rot-, Grün- und Blauphosphore von Farbbildschirmen nichts oder nur sehr wenig mit den Absorptionseigenschaften der Zapfen gemeinsam haben.

Aus ■ Abb. 4.2 ist auch ersichtlich, dass die Absorptionsspektren für die Rot- und Grünzapfen sehr ähnlich sind, ihre Absorptionsgipfel sind nur um ca. 30 Nanometer verschoben. Dies hat evolutionäre Gründe: Diese zwei Zapfentypen sind erst vor entwicklungsgeschichtlich relativ kurzer Zeit aus einem gemeinsamen Urzapfen entstanden. Die Absorption der Zapfen hängt von ihrem Sehfärbstoff ab, dessen Proteine genetisch bestimmt sind. Jeremy Nathans und seinen Mitarbeitern ist es gelungen, die Gene zu identifizieren, die die Ausbildung dieser Proteine kodieren (Nathans 1992). Dabei hat sich herausgestellt, dass sich die Aminosäuresequenzen der Gene für das Rot- und das Grünpigment nur an wenigen Stellen unterscheiden (< 2%).

➤ **Aus der Tatsache, dass die Zapfen das Farbensehen ermöglichen, wird oftmals der falsche Schluss gezogen, dass nur die Stäbchen für das Helligkeits- oder Schwarz-Weiß-Sehen zuständig sind. Das stimmt nicht! Unter Tageslichtbedingungen liefern die Stäbchen keinerlei brauchbare Signale. Sie sind nur beim Dämmerungs- und Nachtsehen, z. B. bei Mondlicht, aktiv. Die Zapfen sind für das Tagessehen verantwortlich und unterliegen hierbei nicht nur dem Farbsehen, sondern auch der Unterscheidung von Schwarz-Weiß-Kontrasten.**



■ **Abb. 4.3** Simulation des Zapfenmosaiks der Fovea. Die Positionen der Zapfen entstammen anatomischen Messungen. Die Einfärbung wurde nach einem Zufallsschema durchgeführt unter der Annahme, dass Rotzapfen ca. doppelt so häufig sind wie Grünzapfen. (Die Abbildung wurde freundlicherweise von Herbert Jägle und Ted Sharpe von der Augenklinik Tübingen zur Verfügung gestellt)

4.1.3 Netzhaut

Die Zapfen der Netzhaut sind zu einem unregelmäßigen Mosaik angeordnet und zeigen deutliche Unterschiede in ihrer Verteilung und Anzahl. Die Dichte der Zapfen ist in der Fovea am höchsten und nimmt zur Peripherie hin ab. In der Foveola (den zentralen 30 Winkelminuten) finden sich nur Rot- und Grünzapfen. Blauzapfen gibt es nur in der peripheren Retina, aber auch dort treten sie mit einer geringeren Dichte auf. Sie machen insgesamt nur 9% aller Zapfen aus. Da die Sehschärfe von der Dichte der aktiven Rezeptoren abhängt, ist die Auflösung für Muster, die gezielt Blauzapfen anregen, relativ gering. Diese geringere Auflösung wiederum scheint aber perfekt an die Optik des Auges angepasst zu sein. Da Licht unterschiedlicher Wellenlänge wegen der unterschiedlich starken Brechung nicht gleichzeitig auf der Netzhaut fokussiert werden kann, entsteht vor allem bei kurzwelligem Licht eine retinale Unschärfe, die dem größeren Abstand zwischen den Blauzapfen entspricht. Das Zapfenmosaik ist auch in anderer Hinsicht sehr gut der Optik des Auges angepasst. Dort wo die Zapfendichte geringer ist als aufgrund des optischen Signals notwendig (in der Peripherie), sorgt die unregelmäßige Anordnung der Zapfen dafür, dass keine Wahrnehmungstäuschungen (durch »aliasing«) entstehen.

Die Frage nach der relativen Anzahl von Rot- und Grünzapfen hat die Farbforscher in den letzten 10 Jahren

intensiv beschäftigt, wobei verschiedene Methoden zu höchst unterschiedlichen Ergebnissen geführt haben. Vor Kurzem gelang es jedoch Roorda u. Williams (1999), das Photorezeptormosaik der menschlichen Netzhaut direkt abzubilden (■ Abb. 4.3). Es zeigten sich massive Unterschiede in der relativen Zahl von Rot- und Grünzapfen zwischen verschiedenen Probanden. Die Verhältnisse variierten dabei von 1:2,7 bis hin zu 16,5:1, ohne dass aber Unterschiede in der Wahrnehmung ersichtlich waren. So benutzten alle Probanden mehr oder weniger das gleiche Verhältnis, um aus rotem und grünem Licht einen »neutralen« Gelbton zu mischen (Brainard et al. 2000).

➤ **Es wird oftmals behauptet, dass im peripheren Gesichtsfeld keine Farbwahrnehmung möglich ist. Zu Demonstrationszwecken wird dann ein buntes Objekt von der Fovea weg bewegt, bis die Farbe des Objekts nicht mehr erkannt wird. Dies zeigt jedoch nur, dass die räumliche Auflösung des Farbsehsystems geringer ist als die des Helligkeitssystems. Wenn die Objekte nur ausreichend groß sind, dann kann auch deren Farbe bei peripherer Darbietung erkannt werden.**

4.1.4 Gegenfarben

Die in den Zapfen entstandenen Signale werden noch in der Netzhaut weiterverarbeitet und hinsichtlich ihres Informationsgehaltes optimiert. Diese zweite Verarbeitungsstufe lässt sich am besten als Verminderung der Redundanz der Aktivitäten benachbarter Zapfen charakterisieren, denn bei geringem Abstand weisen Zapfensignale sowohl eine große räumliche als auch eine farbliche Redundanz auf. Räumliche Redundanz bezeichnet den Sachverhalt, dass benachbarte Bildpunkte meistens eine ähnliche Intensität aufweisen. Aus der Intensität eines Bildpunkts lässt sich relativ gut die Intensität der benachbarten Bildpunkte vorhersagen. Werden hingegen die Differenzen zwischen benachbarten Bildpunkten berechnet, so verschwindet diese Korrelation. Diese Art der vom visuellen System durchgeführten Differenzenbildung wird oftmals auch als »laterale Hemmung« bezeichnet. Implementiert ist sie durch die konzentrischen rezeptiven Felder der retinalen Ganglienzellen, in denen Zentrum und Umfeld antagonistisch organisiert sind.

Eine weitere Form der Redundanz in den Zapfen ergibt sich daraus, dass die Absorptionsspektren der Rot- und Grünzapfen sehr ähnlich sind, und entsprechend hoch sind die Aktivitäten der beiden Zapfentypen korreliert. Um diese Signale zu dekorrelieren und damit zu optimieren, wird die Aktivität in sog. Gegenfarbkanälen, oftmals auch als »kardinale Farbrichtungen« bezeichnet, weitergeleitet:

Im Helligkeitskanal wird die Summe der Signale aus Rot- und Grünzapfen (R+G) gebildet, im Rotgrünkanal die Differenz der beiden (R–G). Im Blaugelbkanal schließlich wird die Differenz aus dem Signal der Blauzapfen und der Summe der Rot- und Grünzapfen gebildet (B–(R+G)). Diese Verrechnung der Farbsignale erfolgt im retinalen Netzwerk aus Horizontal-, Bipolar- und Ganglienzellen. Während über die Ergebnisse dieser Berechnungen relative Klarheit herrscht, ist die genaue Implementierung immer noch Gegenstand heftiger Diskussion. Es lässt sich aber sagen, dass die drei Gegenfarbkanäle nicht nur funktionell, sondern auch anatomisch unterschiedlich sind (Gegenfurtner u. Sharpe 1999).

Eine wichtige Implikation der Gegenfarbkanäle ergibt sich aus der starken Überlappung der Absorptionsspektren von Rot- und Grünzapfen. Es ist prinzipiell möglich den Rotgrünkanal vor einem grauen Hintergrund so zu aktivieren, dass die Differenz von Rot und Grün sich ändert, aber die Summe (die Helligkeit) konstant bleibt. Dazu muss vermehrte Aktivierung der Rotzapfen durch eine Minderung der Aktivierung der Grünzapfen ausgeglichen werden (»silent substitution«). Wegen der großen Überlappung der Spektren bleibt aber die größtmögliche Modulation der Zapfensignale bei einer solchen »isoluminanten« Reizung weit hinter der 100%igen Modulation zurück, die durch Helligkeitskontraste bewerkstelligt werden kann. Auf Bildschirmen beträgt diese maximale isoluminante Modulation bei mittleren Intensitäten nur ca. 10–15%! Für die folgende Diskussion der Wahrnehmungsleistungen des Farb- und Helligkeitssystems ist es allerdings sehr wichtig, solche peripheren Faktoren von zentralen Unterschieden in der Verarbeitung zu trennen. Wir werden zunächst auf das Zusammenspiel von Farbe mit anderen visuellen Reizattributen eingehen, dann auf die Verarbeitung des Farbsignals an sich. Als Abschluss folgen einige Bemerkungen zur Farbkonstanz.

➤ **Die Einteilung der Signalverarbeitung in zwei Stufen, der anfänglichen Verarbeitung in drei verschiedenen Zapfentypen, gefolgt von drei Gegenfarbkanälen, vereint die Theorien der Farbwahrnehmung von Helmholtz und Hering. Allerdings hatten beide dieser eminenten Forscher nicht ganz recht, was die Details betrifft. So nahm Helmholtz an, dass die Absorptionsspektren der Zapfen sich nur geringfügig überlappen, was für die Rot- und Grünzapfen gerade nicht zutrifft. Hering nahm an, dass die Gegenfarben den sog. Urfarben entsprechen, also denjenigen Farben, die von uns als reines Rot, Grün, Blau oder Gelb wahrgenommen werden. Auch dies ist nicht richtig. Während das Rot der »kardinalen Farb-**



richtungen« der Ganglienzellen in etwa einem Urrot entspricht, sieht die Gegenfarbe dazu blaugrün aus. Der Blaugelbkanal ist noch deutlicher verschoben: Dem reinen Gelb entspricht ein grünlicher Gelbton und dem Blau ein Violett.

■ **Abb. 4.4 zeigt wie die Gegenfarbkanäle aktiviert werden.**

4.2 Kortikale Farbmechanismen

Ein allgemeines Prinzip kortikaler Informationsverarbeitung ist eine zunehmende Spezialisierung der Neurone. Dies trifft auch für die kortikale Verarbeitung der Farbe zu. In der Netzhaut gibt es drei Klassen von Ganglienzellen, deren Farbpräferenzen den kardinalen Farbrichtungen entsprechen (■ Abb. 4.4). Die Antworten dieser Neurone sind linear. Daher lässt sich die Antwort auf beliebige Reize exakt durch den bevorzugten Farbreiz eines Neurons vorhersagen. Im primären visuellen Kortex (V1) gilt dieses Prinzip der Linearität auch, aber hier finden sich Präferenzen für viele unterschiedliche Farben. Die Einschränkung auf die drei kardinalen Richtungen entfällt. Interessant ist, dass bisher kein neuronales Substrat für die sog. »Urfarben« nachgewiesen werden konnte. Die Vielfalt an neuronalen Farbpräferenzen, die in V1 und V2 beobachtet werden kann, entspricht unserer Fähigkeit eine große Anzahl an Farben unterscheiden zu können.

Im sekundären visuellen Kortex (V2) treten dann auch Neurone auf, deren Reizantwort im spektralen Bereich nichtlinear ist. Sie antworten nur auf einen ganz bestimmten Farbton, da ihre chromatische Bandbreite sehr eng ist. Zudem ist es in den höheren extrastriären Arealen (V2, V3, V4) auch so, dass Neurone zunehmend seltener auf reine (isoluminante) Farbunterschiede antworten. Da solche isoluminanten Unterschiede, wie schon eingangs erwähnt, nicht sehr oft in unserer Umwelt vorkommen, wäre eine Spezialisierung auf die Verarbeitung dieser Reize auch nicht sehr sinnvoll.

4.2.1 Farbzentrum im Gehirn?

Lange Zeit stand im Zentrum der Forschung der Farbwahrnehmung die Frage, ob es im Gehirn eine bestimmte neuronale Struktur gibt, die vornehmlich für die Verarbeitung von Farbinformation zuständig ist. Eine solche lokalisierte Verarbeitung der Farbinformation wurde in der Vergangenheit aufgrund psychophysischer, physiologischer und klinischer Befunde postuliert und als ein Element der »parallelen« visuellen Verarbeitungskanäle neben z. B. Form oder Bewegung angesehen (Livingstone u. Hubel 1988; Zeki 1990).

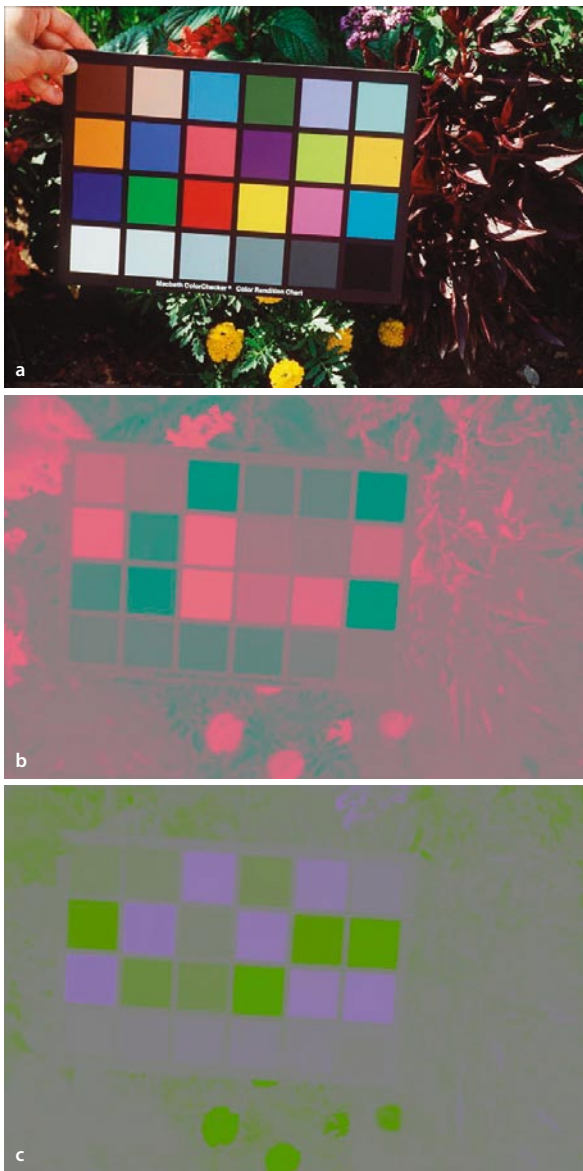


Abb. 4.4a–c Verarbeitung in den Gegenfarbkanälen. **a** Original, **b** Bild, wie es vom Rotgrünkanal vermittelt wird, **c** Bild, wie es vom Blaugelbkanal vermittelt wird

So ist z. B. das Erkennen von Formen und Strukturen bei ausschließlich durch Farbe definierten Reizen sicherlich anders als bei Helligkeitsmustern (Livingstone u. Hubel 1988). Dies lässt sich schon aus den oben erwähnten peripheren Faktoren folgern. Der höchstmögliche Kontrast im Rotgrünkanal ist wegen der großen Ähnlichkeit von Rot- und Grünzapfen sehr stark eingeschränkt. Wegen optischer Limitationen (chromatische Aberration) können auch nicht alle Wellenlängen gleichzeitig scharf auf der Netzhaut abgebildet werden. Deswegen können feine Details mit hohen Ortsfrequenzen vom Farbsystem nicht reliabel übertragen werden. Viele der Demonstrationen,

die eine getrennte Verarbeitung von Farbe und anderen visuellen Reizattributen nahezulegen scheinen, beruhen auf derartigen peripheren, retinalen Unterschieden. Die physiologische und anatomische Trennung in unterschiedliche Verarbeitungs Kanäle scheint dabei weitaus geringfügiger zu sein als ursprünglich angenommen (Lennie 1998; Gegenfurtner 2003; Sincich u. Horton 2005).

Studien mit bildgebenden Verfahren zeigen oft eine erhöhte, farbspezifische Aktivierung in einem Bereich des menschlichen ventralen Okzipitalkortex, der oftmals V4 genannt wird (Zeki 1990; Hadjikhani et al. 1998; Engel et al. 1997). Eine ähnlich höhere Aktivierung durch Farbreize gegenüber Helligkeitsreizen zeigt sich jedoch fast über den gesamten visuellen Kortex hinweg, mit Ausnahme einiger parietaler Regionen (Conway u. Tsao 2006). Es kann also nicht geschlossen werden, dass in dem entsprechenden Areal nur Farbinformation verarbeitet wird oder dass andere Areale keine wichtigen Beiträge zur Verarbeitung der Farbinformation liefern. Viel deutet darauf hin, dass die Verarbeitung von Farbe im visuellen Kortex zusammen mit Helligkeit und Form erfolgt (Johnson et al. 2001, 2008; Gegenfurtner 2001, 2003).

4.2.2 Farbkonstanz

Ein Thema, das Wahrnehmungsforscher und Informatiker gleichermaßen stark interessiert, ist die Farbkonstanz. Die Effekte von Beleuchtung und Reflektanz lassen sich nicht trennen, da das die Rezeptoren erregende Licht das Produkt beider Faktoren ist. Trotzdem scheint es uns möglich zu sein, unter sich wechselnden Beleuchtungsbedingungen Objekte immer mit der gleichen Farbe wahrzunehmen.

■ **Abb. 4.5** zeigt eine Waldlandschaft unter drei verschiedenen Beleuchtungen, wie sie z. B. morgens, mittags und abends aussehen könnte. Wenn wir einen Tag lang durch die Wiesen wandern, erscheint uns das Gras meist im selben Grünton, obwohl die Grasfarbe auf den aufgenommenen Fotos deutlich unterschiedlich ist.

Eine Unmenge an Algorithmen wurde vorgeschlagen, um diese Farbkonstanz zu erklären. Mittlerweile zeichnet sich ab, dass das menschliche Sehsystem nicht einen einzelnen, sondern eine ganze Reihe von Hinweisreizen benutzt, um Farbkonstanz zu erzielen (Kraft u. Brainard 1999). Am wichtigsten ist dabei die Tatsache, dass die Mittelwertfarbe in einer Szene sehr stark von der Beleuchtung abhängt, und dass Beleuchtungsänderungen meistens graduell erfolgen, während Reflektanzänderungen oft abrupt sind.

Dieser Unterschied in den räumlichen Eigenschaften von Beleuchtung und Reflektanz kann am besten genutzt werden, wenn größere Flächen für eine Normalisierung benutzt werden. Dies erfordert daher rezeptive Felder mit



■ **Abb. 4.5a–c** Darstellung einer natürlichen Szene, wie sie unter drei verschiedenen Beleuchtungsbedingungen aussieht. Die Verän-

derung von morgens (a), mittags (b) und abends (c) erfolgt hauptsächlich entlang der blaugelben Gegenfarbachse

entsprechender Größe. Neurone mit diesen Eigenschaften wurden in V4 gefunden, und sie scheinen auch relativ komplexe Interaktionen von Zentrums- und Umfeldfarbe aufzuweisen. Wie daraus aber dann die Reflektanz von Objekten bestimmt wird, ist noch weitgehend unklar. Neurone, die auf Reflektanz antworten, wurden bislang nur vereinzelt gefunden (Zeki 1980).

4.2.3 Kognition, Emotion und Farbe

In der weiteren Verarbeitung der Farbinformation, die durch kognitive und linguistische Faktoren bestimmt wird, werden verschiedene Farbnuancen zu Kategorien zusammengefasst. Von diesen Kategorien gibt es ca. 5–15, die sogar über größere Kulturunterschiede hinweg statistische Regelmäßigkeiten aufweisen (Hardin u. Maffi 1997). Ein neuronales Substrat für derartige Kategorien wurde bislang noch nicht entdeckt. Zumindest in den frühen visuellen Verarbeitungsstufen, bis hin zum extrastriären Areal V4, findet sich keine bevorzugte Repräsentation dieser Kategorien. Die Zuweisung von Farbnamen zu Objekten scheint daher auf einer sehr hohen Verarbeitungsebene abzulaufen, während einfache Farbumterscheidungen schon durch Schaltkreise im primären visuellen Kortex erklärt werden können. Dies wird auch durch Ergebnisse aus der Entwicklung belegt. Kinder können Farben schon im Alter von ca. 4 Monaten unterscheiden, während die richtige Benennung erst sehr viel später, im Alter von 2–4 Jahren, erlernt wird (Bornstein 1985).

Eine enge Verbindung weist die Farbwahrnehmung zum Gedächtnis auf. Zum einen leistet Farbe einen wichtigen Beitrag zum visuellen Gedächtnis (Wichmann et al. 2002; Gegenfurtner u. Rieger 2000). Zum anderen kann aber auch die typische Farbe von Objekten, ihre Gedächtnisfarbe, die Farbwahrnehmung beeinflussen (Hansen et al. 2006).

Noch wichtiger als kognitive erscheinen die emotionalen Aspekte, die oftmals mit der Wahrnehmung von Farben einhergehen. Eine enge Vernetzung der kortikalen Farbsehmechanismen mit limbischen Strukturen kann daher angenommen werden. Der Großteil dieser emotiona-

len Reaktionen ist vermutlich erlernt und hängt von kulturellen Faktoren ab. Es scheint aber auch einige universelle Phänomene zu geben. So geht die Farbe Rot generell mit gesteigerten emotionalen Reaktionen einher und ist in nahezu allen Kulturen ein wichtiger Farbname.

4.3 Störungen der Farbwahrnehmung

Störungen der Farbwahrnehmung sind in nahezu allen Fällen durch genetische Beeinträchtigungen des Zapfensystems der Retina bedingt. Am häufigsten ist dabei die Rotgrünblindheit, die bei Männern relativ häufig auftritt, da sich die Gene für die Rot- und Grünpigmente der Zapfen auf dem X-Chromosom befinden. Fehlt eines dieser Gene, kommt auch der entsprechende Zapfentyp nicht vor und Farben in dem entsprechenden Wellenlängenbereich können nicht gesehen werden (Anopia). Bei einem Gendefekt kann es auch zu einer Einschränkung der Funktion eines der Pigmente kommen (Anomalie). Da Männer nur ein X-Chromosom besitzen, tritt diese genetisch bedingte Art von Farbensehstörung bei Männern sehr viel häufiger auf als bei Frauen. ■ Tab. 4.1 gibt eine Übersicht über die relative Häufigkeit dieser Störung in der westeuropäischen Bevölkerung. Interessanterweise wird eine solche Farbenblindheit oftmals erst sehr spät oder nur zufällig bemerkt. Der entscheidende evolutionäre Vorteil, der sich aus dem 3. Zapfentyp ergibt, ist noch weitgehend unklar (Mollon u. Jordan 1988). Es gibt mehrere Hypothesen, wonach sich die Unterscheidungsfähigkeit zwischen rot und grün hauptsächlich zum Auffinden reifer roter Früchte zwischen grünen Blättern eignet. Andere Formen von genetisch bedingter Farbenblindheit treten äußerst selten auf.

Eine ganz besondere Form der genetisch bedingten, totalen Farbenblindheit ist die Stäbchenmonochromasie. In der Netzhaut der Betroffenen sind nur funktionsfähige Stäbchenphotorezeptoren vorhanden, was zu einer ganzen Reihe von Symptomen wie z. B. der Photophobie, einer extrem schlechten Sehschärfe und massiven Fixationsproblemen führt. Diese Form der Farbenblindheit wurde von Oliver Sacks (1997) in dem Roman »Insel der Farben-

Tab. 4.1 Relative Häufigkeiten (in %) von genetisch bedingten Rotgrünfarbsehstörungen. Rotgrünblindheit (Anopia) taucht bei ca. 2,3% der männlichen Bevölkerung Europas auf. Rotgrünstörungen (Anomalie) treten bei weiteren ca. 5,7% auf. (Nach Gegenfurtner u. Sharpe 1999)

Geschlecht	Anzahl	Rotzapfen		Grünzapfen	
		Protanomalie	Protanopie	Deuteranomalie	Deuteranopie
Männlich	45.989	1,08	1,01	4,63	1,27
Weiblich	30.711	0,03	0,02	0,36	0,01

blinden« beschrieben. Eine beeindruckende, subjektive Darstellung aus der Sicht eines Stäbchenmonochromaten findet sich auch bei Nordby (1990).

Demgegenüber treten zerebrale Störungen des Farbsehens (»zerebrale Achromasie«) nur ganz selten auf (Zihl u. von Cramon 1986). Viele dieser Patienten weisen weitere massive Wahrnehmungsstörungen auf, z. B. Störungen der Gesichtserkennung oder sogar eine allgemein verschlechterte Kontrastempfindlichkeit. Störungen der Farbkonzanz wurden bislang in erster Linie an klinischen Probanden untersucht, die bereits andere massive Farbsehstörungen aufwiesen. In den Arbeiten von Rüttiger et al. (1999) und Clarke et al. (1999) wurden aber Patienten mit kortikalen Schädigungen beschrieben, deren Farbkonzanzleistungen gestört sind, obwohl sie keinerlei andere erkennbare Störungen in ihrer Farbwahrnehmung aufwiesen. Aufgrund der geringen Anzahl dieser Patienten und der unterschiedlichen Lage und Größe der Läsionen lässt sich noch keine Schlussfolgerung auf das neuronale Substrat der Farbkonzanzleistung ziehen.

Zusammenfassung

Farbe wird wahrgenommen, wenn elektromagnetische Strahlung im Auge von Zapfenphotorezeptoren absorbiert und in der Retina in Nervenimpulse umgewandelt wird, die dann im Gehirn als Farbempfindungen interpretiert werden. In der Netzhaut ermöglichen drei verschiedene Typen von Zapfenphotorezeptoren, die jeweils über weite Bereiche des Lichtspektrums empfindlich sind, die Farbwahrnehmung. Noch in der Netzhaut werden die Zapfensignale zu den effizienteren Gegenfarbsignalen umkodiert, die in drei kardinalen Farbrichtungen, einem Helligkeits-, einem Rotgrün-, und einem Blaugelbkanal an den Kortex weitergeleitet werden. Im visuellen Kortex werden dann diese Signale durch eine Vielfalt von Mechanismen weiterverarbeitet, die ganz spezifisch für bestimmte Farbkombinationen empfindlich sind. Auf diesen Mechanismen basieren Fähigkeiten wie

z. B. Farbunterscheidung oder Farbkonzanz. Auf einer höheren kognitiven Ebene wird aus den Farben dann eine kleine Anzahl von Kategorien gebildet, die kulturübergreifende Gemeinsamkeiten aufweisen. Die wichtigsten Ursachen für Störungen der Farbwahrnehmung sind der genetisch bedingte Ausfall oder die Funktionseinschränkung eines Zapfentypen und erworbene Farbsehstörungen, die auf kortikalen Läsionen beruhen.

? Kontrollfragen

Die Antworten auf die folgenden Fragen finden Sie im Lerncenter zu diesem Kapitel unter ► www.lehrbuchpsychologie.de (Projekt Kognitive Neuropsychologie).

1. Was sind mögliche evolutionäre Vorteile des trichromatischen Farbsehens? Könnte es eventuell auch Nachteile geben?
2. Wie lassen sich Beleuchtungsänderungen kompensieren, um zu einer stabilen Wahrnehmung der Farbe zu kommen?
3. Wie werden die von den Zapfen kommenden Signale in den retinalen Ganglienzellen verarbeitet?
4. Wie unterscheidet sich die kortikale Verarbeitung von Farbinformation von der retinalen?
5. Wie könnte der Familienstammbaum einer weiblichen Dichromatin aussehen? Ist ihr Ehepartner auch farbenblind? Eventuelle Brüder oder Schwestern?

<http://www.springer.com/978-3-642-25526-7>

Kognitive Neurowissenschaften

Karnath, H.-O.; Thier, P. (Hrsg.)

2012, XXII, 898 S. 295 Abb. in Farbe. Mit Online-Extras.,

Hardcover

ISBN: 978-3-642-25526-7