

Neurobiologie von Helligkeits- und Farbwahrnehmung

Paul Natterer

2002/2008/2018

Der physikalische Reiz in der visuellen Wahrnehmung sind Lichtwellen als elektromagnetische Strahlung im Amplitudenbereich von 380 Nanometer—760 Nanometer und im Frequenzbereich von 3×10^{14} Hertz. Der beste technische Vergleich für das biologische Auge ist eine Videokamera, welche simultan 10 unterschiedlich definierte Videomitschnitte aufzuzeichnen in der Lage ist.

Der Bauplan des Auges kann durch folgende Aufzählung in Erinnerung gerufen werden. Hinter einem **Objektiv** (Hornhaut) als zweiter Linse mit einer Normaleinstellung auf kleiner/gleich 10 m liegt die vordere Augenkammer, dahinter die **Linse**, die ein umgekehrtes und stark verkleinertes Bild der Umwelt liefert.

Das Auge hat ein optisches Auflösungsmaximum im Endpunkt der Sehachse (Gelber Fleck), eine automatische **Blende** (Iris) mittels Änderung der Pupillenweite und eine automatische **Nahscharfeinstellung** (Akkommodation) durch Erhöhung der Brechkraft der Linse mittels einer speziellen Feinmotorik (Ziliarmuskulatur).

- Die Abbildung erfolgt auf die Projektionsfläche der **Netzhaut** (*Retina*), ein neuronales Netzwerk lichtempfindlicher Sensoren (Photorezeptoren). Die Photorezeptoren in der Augennetzhaut gehören vier Typen an: Stäbchen für Dämmerungssehen (115 Mio je Auge) und 3 Zäpfchentypen für Helligkeits- und Farbwahrnehmung (6 Mio je Auge).
- Daneben existieren Sensoren für den Tag-Nacht-Rythmus, welche an der unbewussten Steuerung des Schlaf-Wach-Zustandes beteiligt sind.
- Die Übersetzung von physikalischer Energie oder Lichtintensitäten und -frequenzen in elektrochemische Signale (Erregungsmuster der Neuronen) heißt **Transduktion**. Die so entstehenden ersten elektrochemischen Potentiale in den Sensoren (Sensorpotentiale) werden in einem zweiten Schritt durch chemische Überträgerstoffe an nachgeschaltete Sensoren (Bipolarzellen, Horizontalzellen usw.) im lokalen Netzwerk der Netzhaut weitergeleitet, wobei zunächst nur langsame, örtlich begrenzte Potentiale aufgebaut werden.
- Die Signalübertragung in der Netzhaut verläuft sowohl konvergent oder zentripetal (in den sog. Bipolarzellen) als auch divergent oder lateral (in den sog.

Horizontalzellen und Amakrinen).

- Die Bipolarzellen sammeln die Impulse vieler Photorezeptoren und senden ihre Daten weiter an die sogenannten Ganglienzellen in der Netzhaut. Diese bündeln wieder die Impulse vieler Bipolarzellen.
- Ganglienzellen existieren in zwei Typen, die sich auch auf den folgenden Verarbeitungsstufen finden: Große **Y-Zellen** (bei Primaten: **M-Zellen** = Magno-Zellen) mit großem rezeptivem Feld. Nach ihrer schirmförmigen Struktur werden sie auch Schirmzellen genannt. Ihre Aufgaben sind die (1) **Bewegungsidentifizierung**, (2) **zeitliche Analyse** und (3) **Tiefenwahrnehmung**. Sie weisen eine schnelle Adaptation auf, d.h. eine vorübergehende, nur bei Reizbeginn erfolgende Reaktion, sowie eine hohe Kontrastempfindlichkeit.
- Y-Zellen sind mengenmäßig geringer als der andere Typ, die kleinen **X-Zellen** (bei Primaten: **P-Zellen** = Parvo-Zellen) mit kleinem rezeptivem Feld. Wegen ihrer geringen Größe heißen sie auch Zwergzellen. Ihre Aufgaben sind die (1) genaue **Formanalyse**, (2) die **räumliche Analyse** und (3) das **Farbsehen**. Sie zeigen keine Adaptation, sondern eine Dauerreaktion, solange der Reiz anhält, und weisen eine geringe Kontrastempfindlichkeit auf.
- Die Helligkeitswahrnehmung variiert entlang drei Dimensionen der elektromagnetischen Energie (Licht): (1) **Intensität** – (2) **Wellenlänge** – (3) **Dauer**. Die Begrifflichkeit in der Lichtmessung (Photometrie) ist von verwirrender Komplexität. In Folge verwenden wir das SI-System.
- Betreffs der Lichtintensität kann physikalisch unterschieden werden (a) die **Lichtstärke** (*Candela*) der Strahlungsquelle; (b) der von derselben ausgehende Lichtstrom (*Lumen*); (c) die **Beleuchtungsstärke** als die auf eine Oberfläche fallende Lichtquantität (*Lux*); (d) die **Leuchtstärke** des von Oberflächen reflektierten Lichts sowie (e) die **Reflektanz** (Prozentsatz der reflektierten Beleuchtungsstärke). Die retinale Beleuchtungsstärke (*Troland*) misst die die Netzhaut erreichende Lichtmenge.
- Die Helligkeit ist der phänomenale, subjektive Eindruck der Lichtstärke einer Lichtquelle oder reflektierten Fläche (*BriI*). Es ist die psychologische Entsprechung zur Leuchtstärke bzw. Beleuchtungsstärke. Die Weißheit (*Albedo* von weiß über grau zu schwarz) ist die wahrnehmungspsychologische Entsprechung zur Reflektanz.
- Die Wellenlänge hat einen zusätzlichen Einfluss auf die psychologische Helligkeitswahrnehmung (sog. **Purkinjeverchiebung** der Lichtsensitivität in Richtung Blau in der Dämmerung). Ebenso die Dauer, insofern schwache Lichtreize mehr Zeit zur Registrierung benötigen (**Blochs Gesetz**).
- Schließlich beeinflusst auch die Flächengröße die Helligkeitswahrnehmung, insofern für kleine Flächen (≤ 10 min des Gesichtsfeldes) schwache Lichtreize bei Flächenvergrößerung verstärkt werden (**Riccós Gesetz**) und für große Flächen (10 min – 24 min) der Effekt umgekehrt ist (Pipers Gesetz).

- Die Farbwahrnehmung ist ebenfalls sehr anspruchsvoll: Farben sind einfarbiges Licht einer Wellenlänge oder – der Normalfall – Mischfarben. Menschen unterscheiden 7 Millionen Farbwerte, die aus der Mischung der bunten Farben des Farbkreises und unbunten Farben (Sättigung oder Graustufen) entstehen. Man kann dabei die biologische (physiologische) additive Farbmischung (Licht unterschiedlicher Wellenlängen fällt auf dieselbe Netzhautstelle) mit jeweils einer neutralisierenden Komplementärfarbe von der physikalischen subtraktiven Farbmischung unterscheiden (Lichtabsorption und -reflexion durch Spektralfilter oder Pigmentfarbenfilter).
- Im Bereich der Sensorzellen gilt das Prinzip der **additiven Farbmischung**. Dies ist die sogenannte trichromatische Theorie des Farbsehens mit drei Primärfarben rot – grün – blau, die von den drei Zapfentypen mit unterschiedlicher Empfindlichkeit für bestimmte Wellenlängenbereiche verkörpert werden (Young-Helmholtz-Theorie).
- Bei der weiteren Verarbeitung der Farbwahrnehmung in Netzhaut, Sehbahn und Sehrinde des Gehirns gilt die **Gegenfarbentheorie** (Hering) mit 4 komplementären, entgegengesetzten Urfarben (Rot-Grün, Blau-Gelb und Schwarz-Weiß). Die Farbkonstanz wird vom tertiären Kortex aufgrund kognitiver Faktoren wie Vorwissen und Erwartungen geleistet.
- Die etwa 1 Million Ganglienzellen je Auge bilden die Module oder rezeptiven Felder, auf die sich die weitere Informationsverarbeitung im Gehirn, in Sehbahn und Sehrinde, bezieht. Die Datenübertragung zwischen der Augennetzhaut an der Kopfvorderseite und dem Sehzentrum des Gehirns am Hinterkopf erfolgt über „Verbindungskabel“, die **Sehnerven** genannt werden. Sie bestehen aus den je 1 Million Axonen der Ganglienzellen.
- Die Sehnerven beider Augen laufen dabei an der Schädelbasis aufeinander zu und tauschen in der sogenannten **Sehkreuzung** (*Chiasma opticum*) etwa die Hälfte der Fasern aus, sodass die linken Gesichtshälften beider Augen zur rechten Gehirnhälfte führen und umgekehrt.
- Nach der Sehkreuzung erfolgt im Bereich des **Sehhügels** (*Thalamus*) eine weitere Aufspaltung der Sehbahn in zwei Pfade. Der **Thalamus** im Vorderhirn ist die **Relaisstation** oder das **Tor** der sensorischen Informationen zur Großhirnrinde (Kortex). Er spielt eine zentrale Rolle bei der Steuerung der Aufmerksamkeit für Wahrnehmungseindrücke und motorisches Verhalten. Darüber hinaus ist er mit dem Trägersystem für Triebe und Gefühle im Gehirn (Limbisches System) kurzgeschlossen.
- Im Bereich dieses Thalamus oder deutsch: Sehhügels erfolgt nun eine Trennung der Sehbahn in einen ersten (**Haupt-)Pfad**, der zum Sehzentrum der **Großhirnrinde** führt. Er enthält v.a. Y-Zellen mit sechs abwechselnd vom linken und rechten Auge kommenden Zellschichten in Form stetig maßstabsvergrößerter und dynamisch aktualisierter Karten des Gesichtsfeldes. Die Projektion ist nichtlinear, insofern das Verhältnis von Netzhautzentrum und Netzhautrandgebieten 1:1 ist, also Objekte in Bildmitte im Vergleich zur

Umgebung sehr stark vergrößert abgebildet werden. Auf diesem Pfad erfolgt eine differenzierte **Analyse, Organisation und Klassifikation von Mustern und Farben**, allerdings jeweils nur für ein Auge.

- Der **zweite Pfad** führt zum **Mittelhirn** und zum **Hirnstamm**, wo ein genetisch altes Sehzentrum für die Koordination des nicht willkürlichen sensomotorischen Zusammenspiels liegt; von da führt dieser Pfad dann erst zum Sehzentrum der Großhirnrinde. Dieser Pfad enthält nur X-Zellen. Hier erfolgt die **Integration** verschiedener sensorischer **Merkmale**, die **Raum- und Bewegungs-Koordination**, die **Lokalisierung von Gegenständen** und die **grobe Mustererkennung**.
- Im Thalamusbereich tritt zum ersten Mal und unübersehbar der **konzeptgesteuerte** [*top-down-*]Informationsverarbeitungs-Prozess zur bisherigen allein **datengesteuerten** oder [*bottom-up-*]Verarbeitungsrichtung. Letztere ist durch Vorwärts-Projektionen (*feed forward projections*) gekennzeichnet. Ersterer zeigt sich in Rück-Projektionen (*feedback projections*) aus dem Großhirn, deren Anteil am gesamten Dateneingang dieses Systems auf 80% geschätzt wird! Beide Prozessrichtungen sind von nun an dauernd und massiv verschmolzen.