

Bewegungssehen chromatischer isoluminanter Reize

Diplomarbeit

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von

Dillenburger, Barbara
Tübingen, Dezember 2001

Erklärung:

Hiermit erkläre ich, daß ich diese Arbeit selbst verfaßt und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe.

Tübingen, den 08.12.2001

Danke...

... an alle, die in irgendeiner Weise an diesem Oeuvre beteiligt waren, ob als Betreuer mit Mut zum Freiheiten-Lassen, der wunderbaren Eigenart, zur rechten Zeit vom Arbeiten ab- und zum Kaffee hinzulenken und immer neuen, spannenden Ideen und Hinweisen, als Anlaufstelle für Monitor-, Mathematica- und sonstig "teuflische" Fragen, als Flicker- und Detektionsgeschädigter mit hilfreichen Tips und Verbesserungsvorschlägen für meine Programme, als "Sponsoren" bzw. hoffnungsvolle Eltern, daß aus dem Kind ja doch noch was werden könnte, als tapfere Versuchspersonen mit wahrhaft heroischem Durchhaltevermögen oder einfach als Freunde, die da waren, wenn ich sie brauchte. Und an Martin, ohne dessen Mails die Arbeitszeit nur halb so schön gewesen wäre.

INHALTSVERZEICHNIS

1. <i>Einleitung</i>	1
2. <i>Material und Methoden</i>	5
2.1 Psychophysik	5
2.1.1 Konstante Stimuli	5
2.1.2 Two-Alternative-Forced-Choice	5
2.1.3 Darstellungsmethode	6
2.2 Versuchspersonen	6
2.3 Versuchsaufbau	7
2.3.1 Monitor	7
2.3.2 Parameter	8
2.3.3 Reizprogramme	11
2.3.4 Auswertung	11
2.4 Versuchsdurchführung	11
2.4.1 Flickerphotometrie	12
2.4.2 Kantensprung	12
2.4.3 Detektion	13
3. <i>Ergebnisse</i>	17
3.1 Flickerphotometrie	17
3.2 Achromatische Kontrastreihe	24
3.3 Isoluminante chromatische Bewegungsreize	27
3.3.1 Detektion vs. Identifikation	27
3.3.2 Schwellendifferenzen	29
3.3.3 On-/Off-Antworten	30
3.4 Trennung von Detektion und Identifikation	38
3.5 Chromatische Kontrastreihe	39
3.6 Detektion in der Ebene gleicher Helligkeit	42

4. <i>Diskussion</i>	49
4.1 Flickerphotometrie	49
4.2 Bewegungssehen	54
4.3 Detektion	60

1. EINLEITUNG

Das visuelle System des Menschen ist offensichtlich eine effektive Hilfe, um sich in der Umwelt zurecht zu finden: die meisten Menschen können rote von grünen Socken unterscheiden und sind in der Lage, einen auf sie zufliegenden Ball zu fangen. Wir betrachten bewegte Bilder sowohl in Farbe als auch Schwarz-Weiß und fühlen uns in keiner Weise überfordert von diesen Reizen. Wie nehmen wir aber einen Film wahr, der zwar in Farbe, aber ohne Helligkeitskontrast gedreht wurde? Sehen wir die Bewegungen der Filmfiguren? Verschimmt alles zu einem bunten Einheitsbrei ohne Konturen? Erste Experimente mit bewegten farbigen Reizen, die gleichhell zum Hintergrund waren, sprachen für genau diesen Einheitsbrei und gegen ein Bewegungssehen ohne Helligkeitsinformation.

Wie können Farben überhaupt “gleichhell“, also isoluminant sein?

Lichteinfall erregt Rezeptoren in unserem Auge: im Dämmerungslicht nehmen wir über Stäbchen Helligkeitsunterschiede, also Graustufen wahr, im Tageslicht können wir mit Hilfe der Zapfen sehen. Die drei Zapfentypen reagieren bevorzugt auf Licht bestimmter Wellenlängen: kurzwelliges Licht erregt die S-Zapfen, mittelwelliges die M- und langwelliges die L-Zapfen. Durch die unterschiedlich starke gleichzeitige Stimulierung von diesen drei verschiedenen Zapfentypen werden alle Farbtöne unseres Farbspektrums “gemischt“. Die Möglichkeit, mit nur drei verschiedenen Farben oder Wellenlängen alle uns bekannten Farben zu mischen, führte zu der Trichromatizitäts-Theorie des Farbsehens, die 1802 von Young [53] aufgestellt und 1856 durch Helmholtz [20] modifiziert wurde. Durch Identifikation der drei Zapfentypen und Bestimmung ihrer spektralen Empfindlichkeit (Baylor et al. [2], Schnapf et al. [40]) wurde die Young-Helmholtz-Theorie bestätigt.

Die Gegenfarben-Theorie von Hering [22] von 1878 stand scheinbar im Gegensatz zur Theorie der Trichromatizität; sie gründete auf Phänomenen wie Nachbildern, die in der Gegenfarbe des Gesehenen wahrgenommen werden oder der Tatsache, daß es uns möglich ist, grünliches Blau, nicht aber grünliches Rot oder gelbliches Blau wahrzunehmen.

Herings Theorie konnte als Beschreibung einer weiteren Verarbeitungsstufe in der Netzhaut ebenfalls bestätigt werden: die Parvo- und Koniozellulären Systeme setzen die Zapfen-Erregung in Gegenfarbeninformationen um: Rot-Grün und Blau-Gelb. Hering erwartete zusätzlich zu Rot-Grün und Blau-Gelb ein Schwarz-Weiß-Paar; dem entspricht das Magnozelluläre System, ein Helligkeitsverarbeitendes System, zu dessen Erregung alle drei Zapfentypen beitragen.

Zwei Lichtreize sind demnach verschiedenfarbig, wenn die drei Zapfentypen in unterschiedlichen Anteilen von ihnen stimuliert werden; wenn die Summe der Stimulation bei beiden Lichtreizen gleich ist, erkennt das Helligkeitssystem keinen Kontrast¹. Die Farben sind isoluminant.

Helligkeitswahrnehmung bietet eine Möglichkeit, mehr über die Struktur der Retina zu erfahren: die Summe über alle Zapfenerregungen bei zwei isoluminanten Farben ist gleich. Alle drei Zapfentypen liefern ihren Beitrag zur Helligkeit, wenn sie erregt werden; die Helligkeit stellt damit ein Maß für die Häufigkeit der einzelnen Zapfentypen in der Netzhaut dar: je größer der Anteil eines Zapfentyps an der Helligkeitsinformation ist, desto größer muß sein Anteil an den Zapfen der Retina sein. Bestimmt man mehrere isoluminante Farben relativ zu einem Hintergrund, kann daraus die retinale Verteilung der drei Zapfentypen berechnet werden.

Die Bestimmung isoluminanter Farben dient damit nicht nur der Ermittlung von speziellen Reizfarben für z.B. Untersuchungen über das Bewegungssehen - als "Nebenprodukt" läßt sie Rückschlüsse über die Zapfenverteilung bei Menschen zu.

L- und M-Zapfen sind einander sehr ähnlich: sie unterscheiden sich nur in wenigen Aminosäuren des Opsins, einem Protein, das die Wellenlänge bestimmt, für die der Rezeptor besonders empfindlich ist. Die Identifizierung von L- und M-Zapfen und Bestimmung ihrer Verteilung kann daher bisher in einer intakten Netzhaut nur indirekt erfolgen.

Bekannt ist durch verschiedene Messungen bei Menschen und Makaken, daß Primaten kein einheitliches Zapfenverteilungs-Bild aufweisen: das Verhältnis von L- zu M-Zapfen in Makaken-Retinae wird als ungefähr 1:1 angenommen, bei farbnormalen Menschen wurde bislang im Durchschnitt ein Verhältnis

¹ Neuere Forschungen zeigten, daß das M-System Zellen besitzt, deren receptive Felder aus Zentrum und Umfeld mit verschiedenen L- und M-Zapfenanteilen bestehen. Dadurch ist es nicht möglich, "echte" Isoluminanz über größere retinale Gebiete herzustellen, das M-System ist nicht "farbenblind" [28].

von 2:1 gefunden ².

Es ist bisher unbekannt, wodurch die retinale Zapfenverteilung bestimmt wird und welche Auswirkungen unterschiedliche L- und M-Zapfenanteile der Retina auf die Wahrnehmung haben; extreme Verhältnisse liegen bei manchen Rot-Grün-Blinden vor, die entweder keine L- oder keine M-Zapfen besitzen. Es liegt nahe, anzunehmen, daß Wahrnehmungsunterschiede auch bei leichten Differenzen des L- und M-Zapfenverhältnis bestehen.

Eine indirekte Methode zur Ermittlung der Zapfenverhältnisse, die Heterochromatische Flickerphotometrie, basiert auf Unterschieden in der zeitlichen Auflösung von Helligkeits- und Farbverarbeitendem System (nach Kelly et al. [26]); sie wurde bereits von verschiedenen Gruppen eingesetzt und liefert mit anderen Methoden vergleichbare Ergebnisse (siehe Teufel et al. [43], Roorda et al. [38], Cicerone et al. [9]).

In der vorliegenden Arbeit wird die Heterochromatische Flickerphotometrie genutzt, um für jede Versuchsperson einen Satz isoluminanter Farben zu bestimmen und zusätzlich Aussagen über die L- und M-Zapfen-Anteile menschlicher Retinae zu treffen.

Zurück zum bewegten Bild: weshalb sollte ein isoluminanter farbiger Film andere Bewegungseindrücke vermitteln als derselbe Film mit Helligkeitskontrasten?

Verarbeitung von Bewegungsinformation wurde lange Zeit allein dem Helligkeitsmechanismus zugeschrieben, der zudem als "farbenblind" galt. Daher kann es nicht verwundern, daß man Bewegungssehen unter isoluminanten Bedingungen für schlichtweg unmöglich hielt.

Gregory [18] beschrieb 1965 eine Methode zur Ermittlung isoluminanter Farben, die auf dem Einbruch der Bewegungswahrnehmung zweifarbiger Streifenmuster bei Isoluminanz beruht; darauf basiert auch das "minimal distinct motion"-Kriterium für Isoluminanz. Experimente von Ramachandran et al. [36] und Cavanagh et al. [5] schienen ebenso für ein farbenblindes Bewegungssystem zu sprechen.

Seit ungefähr zwanzig Jahren mehren sich allerdings anderslautende Berichte: selbst ohne Helligkeitsinformation kann, wenn auch eingeschränkt, chromatische Bewegung wahrgenommen werden (Gorea et al. [17], Chichilnisky et al. [8], Stromeyer et al. [42]). Das Helligkeitssystem ist also entweder nicht allein verantwortlich für die Bewegungswahrnehmung, oder es ist nicht farbenblind.

² Dobkins et al. [11] verglichen beide Primaten miteinander.

Durch Untersuchungen an Achromatopsie-Patienten (cortical Farbenblinde) durch Cavanagh et al. [6] wurde inzwischen sogar in Frage gestellt, ob farbige Bewegung entlang derselben Bahnen zu höheren Verarbeitungsstufen gelangt wie achromatische Bewegung; das Ausmaß der Beteiligung des Haupt-Bewegungsareals (Area MT) an der Verarbeitung chromatischer Bewegung ist nach Arbeiten von Stromeyer et al. [42] und Thiele et al. [45] ebenfalls fragwürdig.

Bei Experimenten zur Bewegungswahrnehmung werden häufig bewegte Streifenmuster eingesetzt (z.B. McKeefry et al. [30], Papathomas et al. [34]). Mit Reizen, die natürlichen bewegten Objekten ähnlicher sind, könnten womöglich neue Aspekte des chromatischen, isoluminanten Bewegungssehens gefunden werden. In dieser Arbeit wird daher ein Rechteck mit "springender" Kante als Bewegungsreiz verwendet. Dieser Reiz ermöglicht die getrennte Betrachtung verschiedener Wahrnehmungsleistungen (Bewegungsdetektion und Richtungsidentifikation). Außerdem ist es möglich, On- und Off-Bahnen gezielt durch Elongations- bzw. Kontraktionsbewegungen zu stimulieren.

Zur Untersuchung chromatischen Bewegungssehens ist es sinnvoll, verschiedenfarbige Reize einzusetzen, die sich abgesehen von ihrer Farbe möglichst nicht unterscheiden. Teufel et al. [43] bestimmte einen Set von 16 Farben, die isoluminant zu einem Referenzweiß, gleich gut detektierbar und äquidistant zueinander sind. Diese Farben dienen in der vorliegenden Arbeit als Basis zur Ermittlung isoluminanter Reize für jede Versuchsperson; sie bilden die Aufpunkte für senkrecht zu einer isoluminanten Ebene verlaufenden Geraden. Aufgrund dieses Vorgehens sind auch die individuellen isoluminanten Reize in dieser Arbeit äquidistant. Die Detektierbarkeit der Reize wird durch zusätzliche Experimente überprüft.

Gegenstand der derzeitigen Forschung zum chromatischen, isoluminanten Bewegungssehen ist, welche Komponenten des visuellen Systems daran beteiligt sind, wie sie interagieren und in welchem Zusammenhang sie mit achromatischer Bewegungsverarbeitung stehen.

Zur Klärung dieser offenen Fragen möchte ich mit der vorliegenden Arbeit einen Beitrag liefern.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1 Psychophysik

2.1.1 Methode der konstanten Stimuli

Bei der Methode der konstanten Stimuli werden verschiedene Reizstärken (z.B. Farbkontrast oder Sprungweiten) innerhalb eines Reizspektrums angeboten, die sowohl zufällige als auch sichere Antworten der VP mit einschließen. Hierbei werden in jedem Versuchsdurchgang gleichhäufig Reize jeder Stärke, in zufälliger Reihenfolge, präsentiert. Durch die randomisierte Abfolge der Reize können auch nicht-naive Versuchspersonen eingesetzt werden. Die Methode der konstanten Stimuli bietet einen Überblick über das gesamte untersuchte Reizspektrum in Form einer psychometrischen Funktion, wohingegen z.B. im Staircase-Verfahren die Reizstärke den Antworten angepaßt wird, um möglichst schnell den Schwellenbereich einzugrenzen; damit ist letztere Methode zwar schneller, aber nicht so sicher wie die Methode der Konstanten Stimuli [16, S.38 ff.].

2.1.2 Two-Alternative-Forced-Choice

Die Two-Alternative-Forced-Choice-Methode (2AFC) stellt eine gängige Möglichkeit dar, Wahrnehmungsfähigkeiten einer Versuchsperson zu testen; die VP muß nach Reizpräsentation zwischen zwei Antwort-Alternativen entscheiden, beispielsweise: links oder rechts; die Wahrscheinlichkeit für eine korrekte Antwort liegt bei einer Zufallsentscheidung entsprechend bei 50%, die Schwelle, ab der ein sicheres Erkennen des Reizes angenommen wird, liegt vereinbarungsgemäß bei 75% (manchmal 83%) korrekter Antworten. Hier wurde der 75%-Schwellenwert verwendet.

Zur statistischen Auswertung der Daten wurden diese von der im 2AFC-Experiment gegebenen 50-100%-Skala in eine 0-100%-Skala transformiert:

$$W_* = \frac{W - \min}{\max - \min} \quad (2.1)$$

Hierbei stellt W^* die transformierte, W die ursprüngliche Wahrscheinlichkeit dar; \min entspricht der minimalen, \max der maximalen Wahrscheinlichkeit in der ursprünglichen Skala. Die 75%-Schwelle entspricht in der transformierten Skala 50%.

Die durchgeführten Kantensprungexperimente (Abschnitt 2.4.2) stellen eine ungewöhnliche Form der 2AFC-Methode dar: eine von zwei Kanten bewegt sich zu einer von zwei Seiten. Welche Kante hat sich bewegt (links/rechts)? Wohin bewegte sich der Reiz (links/rechts)? Hier wurden zwei voneinander unabhängige 2AFC-Experimente gleichzeitig durchgeführt, kein 4AFC-Experiment. Die Wahrscheinlichkeit, richtig zu raten, liegt demnach auch bei beiden bei 50% (im 4AFC dagegen 25%). Zur Stützung dieser Behauptung führte jede VP zusätzlich getrennte Experimente zur Bewegungsart- und Richtungsbestimmung durch.

2.1.3 *Darstellungsmethode*

Die Darstellungsmethode verlangt von der VP aktives Verändern von Reizparametern, bis eine bestimmte Reizqualität erreicht ist; beispielsweise soll in der Flickerphotometrie durch Variation der Helligkeit ein stabiles, nicht flickerndes Bild gefunden werden (siehe Abschnitt 2.4.1).

Durch zusätzliche Befragung der VP wurde sicher gestellt, daß die Darstellung dieser Reizqualität überhaupt möglich war. Schien dies nicht der Fall zu sein, wurden die Parameter entsprechend variiert: die VP konnte durch Tastendruck zwischen Farbpunkten auf einer senkrecht zur Ebene gleicher Helligkeit [43] liegenden Gerade wechseln; diese Punkte unterschieden sich vor allem in ihrem Helligkeitskontrast zum Hintergrund. Der Abstand der Farbpunkte zueinander entsprach dem Helligkeitszuwachs (oder der -Abnahme); als variable Parameter konnte dementsprechend der Abstand der Punkte zueinander variiert werden, so daß ein größeres oder kleineres Helligkeitskontrast-Spektrum präsentiert wurde (siehe Abschnitt 2.3.2).

2.2 *Versuchspersonen*

Die bezahlten Versuchspersonen (Alter 20 bis 27 Jahre), vier weiblich, zwei männlich, hatten normale oder dahingehend korrigierte Sehstärken. Mittels des 'Farnsworth Hue 100'-Tests wurde ihre normale Farbsehfähigkeit bestätigt.

Fünf der VP (AK, AP, MP, SL, SB) waren naiv bezüglich des Ziels der Versuche, die sechste VP (BD) war die Autorin. Im Folgenden werden die Daten der VP, soweit im Einzelnen gezeigt, mit ihren Initialen gekennzeichnet.

Bei den Kantensprungexperimenten wurden von jeder VP mehrere Testversuche durchgeführt; mit diesen Daten wurde das Parameterspektrum festgesetzt, innerhalb dessen sich die Wahrnehmungsschwelle befinden mußte. Durch die Testläufe konnte zudem vermieden werden, Schwankungen aus der Lernphase in die Enddaten aufzunehmen.

Nach den Flickerexperimenten wurden die VP dazu befragt, ob es möglich war, ein stabiles, Flicker-freies Bild zu erreichen. Bei wenigen Farben mußten die Flickergeraden zur Eingrenzung des stabilen Bereichs neu bestimmt werden. In seltenen Fällen war es unmöglich, das Flickern zu minimieren; im Ergebnisteil wird darauf weiter eingegangen.

Im Rahmen eines Praktikums nahmen 23 weitere Studenten (9 davon weiblich, 14 männlich), alle im Alter von 20 bis 29 Jahren, am Flickerexperiment teil; alle hatten normale oder dahingehend korrigierte Sehschärfe und waren farbnormal nach den Kriterien des 'Farnsworth Hue 100'-Tests.

2.3 Versuchsaufbau

2.3.1 Monitor

Die Reize wurden auf einem Pentium-Rechner erstellt und über eine graphische Schnittstelle (ELSA Gladiac-64) auf einem Sony-Monitor (GDM-F500R) präsentiert.

Der Monitor wurde mit Hilfe des Minolta Spektroradiometers CS-1000 kalibriert: zuerst wurde das gewünschte Hintergrund-Weiss eingestellt (CIE x: 0.3082, y: 0.3317, Luminanz: 40.37 cd/m^2), dann die Schwarz-Weiß-Achse gemessen und auf Konstanz der x- und y-Werte kontrolliert. Anschließend wurde das Spektrum des Monitors getrennt nach Rot-, Blau- und Grün-Guns vermessen.

Mit Hilfe dieser Kalibrationsdaten konnten sämtliche Farbdaten in Punkte eines Monitor-unabhängigen Zapfen-Erregungsraums (SML) transformiert werden¹.

Zusätzlich wurde die Stabilität des Monitors über die Zeit überprüft. Auf

¹ Die spektrale Strahlung wurde mit Hilfe der durch Judd&Vos [47] modifizierten CIE 2° color matching functions, auf Basis des CIE1931-xy-Raumes, in Zapfenkontraste transformiert.

Grundlage dieser Messungen war der Monitor vor jedem Versuch mindestens 1h angeschaltet: innerhalb dieser Zeit nahmen die System- und Hardwarebedingten Schwankungen bis auf ein Minimum ab, das sich über längere Betriebszeiten hinweg stabil zeigte. Um die Bedingungen möglichst konstant zu halten, blieb der Monitorhintergrund immer auf das im Experiment verwendete Weiß eingestellt.

2.3.2 Parameter

Die Reizparameter waren als Dateien in entsprechenden Verzeichnissen abgelegt und wurden vom Reizprogramm zu Beginn des Experiments eingelesen.

Flickerphotometrie

In den Flickerexperimenten wurden 16 Parameterdateien eingelesen, die jeweils RGB-Koordinaten von 60 Punkten enthielten. Diese Punkte lagen auf einer senkrecht durch die Ebene gleicher Helligkeit verlaufenden Geraden; die Aufpunkte dieser Geraden wurden mit Hilfe von 16 gemittelten isoluminanten und äquidistanten Farbpunkten gleicher Detektierbarkeit bestimmt und befanden sich an der 5.5fachen Detektionsschwelle nach Teufel et al. [43].

In Abb. 2.1 ist der Farbkreis der Geraden-Aufpunkte im SML-Raum dargestellt; sie liegen in einer Ebene, die durch den Weißpunkt verläuft. Flickergeraden wurden senkrecht zu dieser Ebene stehend bestimmt. Die Farbpunkte lassen sich durch den Kreiswinkel ϕ in $[\circ]$ beschreiben; sie sind äquidistant zueinander mit einem Abstandswinkel von 22.5° .

Heterochromatische Flickerphotometrie basiert auf dem unterschiedlichen zeitlichen Auflösungsvermögen der Helligkeit- und Farbe-übertragenden Mechanismen der Retina; wird ein chromatischer Flickerreiz niedriger Frequenz (15 hz) angeboten und dessen Luminanzkontrast verringert oder minimiert, erscheint das Bild stabil; der Farbmechanismus kann die unterschiedlich gefärbten Einzelbilder bei dieser Frequenz nicht voneinander trennen. Ist dagegen Helligkeitsinformation vorhanden, flickert das Bild, der Helligkeitsmechanismus unterscheidet die Einzelbilder.

Die isoluminante Ebene (in Glg. 2.2 in der impliziten Form) wird bestimmt durch den Beitrag der drei Zapfentypen zur Helligkeitsinformation:

$$x * L + y * M + z * S = 1 \quad (2.2)$$

L- und M-Zapfen liefern den größten Anteil, die S-Zapfen geben einen kleinen, negativen Beitrag zur Helligkeitsinformation [43]. Entsprechend wird entlang

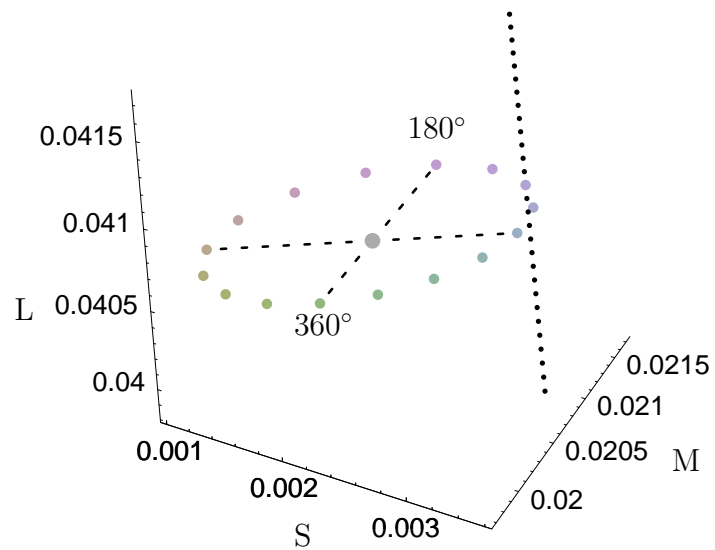


Fig. 2.1: Aufpunkte der Flickergeraden im SML-Raum (siehe Abschnitt 2.3.2) rund um den Weißpunkt. Gezeigt ist beispielhaft eine Flickergerade bei 225° . Mit Angabe des Winkel ϕ in $[\circ]$ wird in den folgenden Abschnitten auf die entsprechenden Reizfarben im Farbkreis verwiesen.

der Flickergeraden, die senkrecht auf der Ebene gleicher Helligkeit stehen, vor allem der Luminanzkontrast der entsprechenden Farbe variiert. Auf dieser Geraden sollte also ein Punkt gleicher Helligkeit zum Weißpunkt zu finden sein.

Kantensprung

In der achromatischen Kontrastreihe (zum Versuchsablauf siehe Abschnitt 2.4.2) wurden als Reizfarben Graustufen verschiedener Michelson-Kontraste (siehe Tab. 2.1) nach der Formel

$$Km(x) = \frac{Luminanz(x) - Luminanz(h)}{Luminanz(x) + Luminanz(h)} \quad (2.3)$$

verwendet. Hierbei stehen Km für den Michelson-Kontrast [31], h für den Hintergrund und x für die Reizfarbe.

Die verwendeten achromatischen Kontraste wurden aus Gründen der Vergleichbarkeit gewählt [29].

Achromatische Kontrastreihe

Km	-0.4	-0.2	-0.1	-0.05	0.05	0.1	0.2	0.4
L	17.1	26.7	32.7	36.2	44.2	48.9	60	93.3

Tab. 2.1: Michelson-Kontraste (Km) mit den entsprechenden Luminanzwerten (in cd/m^2), die in der achromatischen Versuchsreihe eingesetzt wurden. Die Luminanz des Hintergrunds betrug in jedem Fall $40.37cd/m^2$.

Für die chromatischen isoluminanten Reize wurden die 16 flickerphotometrisch ermittelten Farbwerte verwendet.

Die maximale achromatische Sprungweite betrug $4.2'$, chromatische Sprungweiten betragen bis zu $8.7'$.

Im Experiment zur Bestimmung der chromatischen Kontrastschwelle der Orts-/Richtungsbestimmung wurden Geraden berechnet, deren Aufpunkte je an der 1.5-, 2.5- 3.5- und 4.5fachen Detektionsschwelle lagen. Entlang dieser 16 Geraden wurden wieder flickerphotometrisch Farben gleicher Helligkeit zum Weißpunkt bestimmt, mit denen die Sprungexperimente durchgeführt wurden. Zusätzlich wurden auch die bereits erflickerten Farben an der 5.5-fachen Detektionsschwelle verwendet. Die Sprungweite betrug $10'$; die Größe der Bewegung sollte nicht limitierend sein, daher wurde diese Sprungweite

ausgewählt, die in den vorherigen Versuchen immer deutlich über der Schwelle lag, also bei stärkstem verwendeten chromatischen Kontrast sicher zu sehen war.

Detektion

Die in dem Detektionsexperiment eingesetzten Farben wurden durch Flickerphotometrie an der 1-, 2-, 3-, 4-, und 5-fachen Detektionsschwelle nach [43] ermittelt.

2.3.3 Reizprogramme

Die Reizprogramme wurden von der Autorin zum Teil in C++ (Einlesen der Parameter und Ausgabe der Ergebnisse eines Versuchs), zum Teil in OpenGL (Reizpräsentation) geschrieben. Es stand eine OpenGL-Programmierungsumgebung zur Verfügung, die zeitlich stabile Darstellungen unter Windows ermöglicht. Das Programm bestimmte immer zuerst die Monitorfrequenz zur Festsetzung der Dauer (in Bildwiederholungen) der einzelnen Reizbilder; im Anschluß daran wurde die Parameterdatei zeilenweise eingelesen und diese Zeilen randomisiert, im Flickerexperiment war die Reihenfolge des Einlesens der 16 Geradendateien zufallsbestimmt. In dieser Reihenfolge wurden nun die jeweiligen Reize präsentiert.

2.3.4 Auswertung

Die Auswertung der Daten erfolgte mit Mathematica 4.1 (Wolfram Research Inc.). Die Schwellen der Bewegungswahrnehmung wurden mit der “NonlinearRegress“-Funktion (Parameter: kumulative Normalverteilung) berechnet; diese Funktion arbeitet mit der Levenberg-Marquardt-Methode über iterative Minimierung des χ^2 ; statistische Werte wie Standardfehler, -abweichung, Konfidenzintervall u.ä. werden automatisch ausgegeben.

Punkte gleicher Helligkeit zum Hintergrund wurden durch einfache Mittelwertbildung gefunden.

2.4 Versuchsdurchführung

Alle Experimente wurden in einem abgedunkelten Raum durchgeführt; die VP sollten vor Beginn der Versuche ungefähr 5 min lang adaptieren. Der

Sehabstand betrug 3m. Die VP benutzten eine Kinn-Stirn-Stütze und waren angehalten, auf das Zentrum des Monitors und des Reizes (im Flickerexperiment) bzw. auf den Fixationspunkt zu schauen.

Die jeweiligen Versuche konnten durch die VP selbständig mittels Verknüpfung auf der Bildschirmoberfläche aufgerufen werden.

Alle Experimente wurden mehrfach an verschiedenen Tagen wiederholt.

Der Flickerreiz hatte eine Größe von $2^\circ * 2^\circ$, die Sprungreize wurden als Verlängerung oder Verkürzung einer Seite eines $20'$ hohen Rechtecks gegeben, dessen Mitte (Fixationspunkt) im Zentrum der Fovea lag; Sprungbewegungen fanden innerhalb von $50'$ bis $70'$ Exzentrizität statt. Die innere Kante des zu detektierenden Rechtecks lag bei einem Blickwinkel von $40'$. S-Zapfen treten bei einem Blickwinkel von $40'$ gesichert in einer der S-Zapfenverteilung der übrigen Retina entsprechenden Dichte ² auf. Mit den gewählten Reizexzentrizitäten wurde demnach die Stimulation der S-Zapfen gewährleistet, die Ergebnisse der hier durchgeführten Experimente sind also auch im Hinblick auf Gegensätze zwischen L/M-Zapfen und S-Zapfen interpretierbar.

2.4.1 *Flickerphotometrie*

Im Zentrum des Bildschirms erschien ein farbiges Quadrat von 2° Kantenlänge auf dem grauen Hintergrund; durch abwechselnde Präsentation des Quadrats in Test- und Hintergrundfarbe mit der Frequenz von 15 Hz entstand ein deutlicher Flickereindruck (siehe auch Fig. 2.2); mittels Plus- und Minus-Tasten der Computertastatur veränderte die VP die Helligkeit der Testfarbe (d.h. sie wählte den nächsten oder vorherigen Farbpunkt auf der Flickergeraden) solange, bis sie den Eindruck hatte, das Bild sei stabil oder das Flickern zumindest minimiert.

2.4.2 *Kantensprung*

Nach Erscheinen des zentralen Fixationspunkts konnte durch Drücken einer beliebigen Maustaste der Grundreiz aufgerufen werden, ein Rechteck von $20'$ Höhe und 2° Breite. Dieses erschien nach 1 s und blieb 500 ms lang sichtbar; dann erfolgte die Bewegung einer der seitlichen Kanten nach links oder rechts, das so veränderte Bild blieb für weitere 500 ms stehen. Im Anschluss daran bedeckte das Grau des Hintergrunds den gesamten Bildschirm. In diesem

² Die erste Identifikation der S-Zapfen in der menschlichen Retina geht auf Ahnelt et al.[1] zurück, Williams et al.[52] beschreiben den "S-cone blind spot".

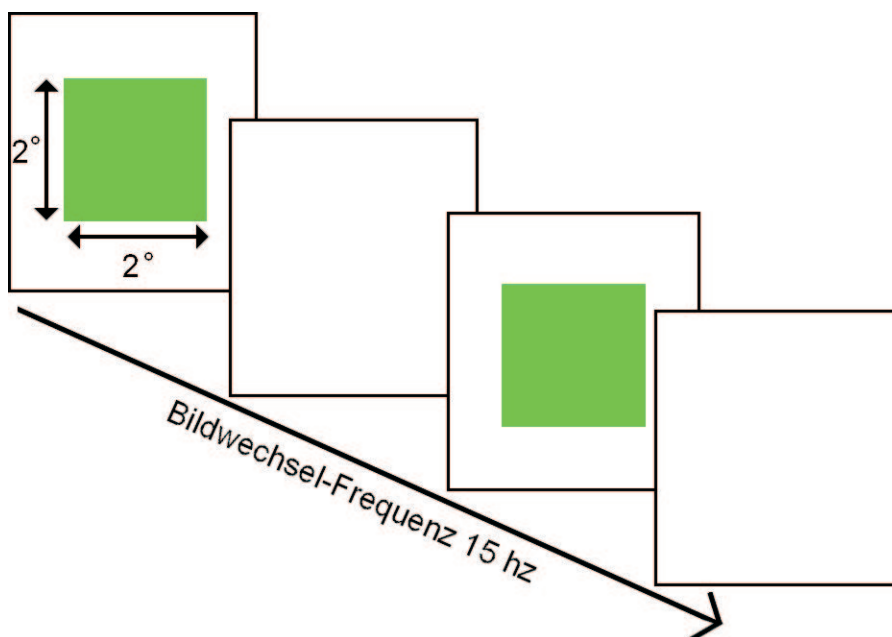


Fig. 2.2: Aufbau des Flickerreizes: farbige und weiße Quadrate wurden mit 15 hz abwechselnd präsentiert, so daß ein deutlicher Flickereindruck entstand. Das farbige Quadrat wurde in seiner Helligkeit variiert, bis dieser Eindruck zusammenbrach. Genauerer siehe Abschnitt 2.4.1.

Stadium mußte die VP durch Drücken der linken oder rechten Maustaste erst Orts- (welche Kante hatte sich bewegt?) und anschließend Richtungsangaben (wohin ging die Bewegung?) zum vorher gesehenen Reiz machen; durch einen weiteren Mausklick konnte der nächste Reiz angefordert werden (siehe Fig.2.3). Der Versuch endete nach einer im Programm voreingestellten Anzahl von Präsentationen.

Die Bestimmung der Kontrastschwelle (siehe Abschnitt 3.5) wurde auf entsprechende Weise durchgeführt, ebenso die Trennung von Detektion und Identifikation (Abschnitt 3.4) der Bewegung, mit dem Unterschied, daß die VP hierbei entweder nur eine Orts- oder eine Richtungsangabe zu machen hatte.

2.4.3 Detektion

Durch Mausklick nach Erscheinen des zentralen Fixationspunkts wurde der Reiz aufgerufen: 750 ms danach erschien rechts oder links des Fixations-

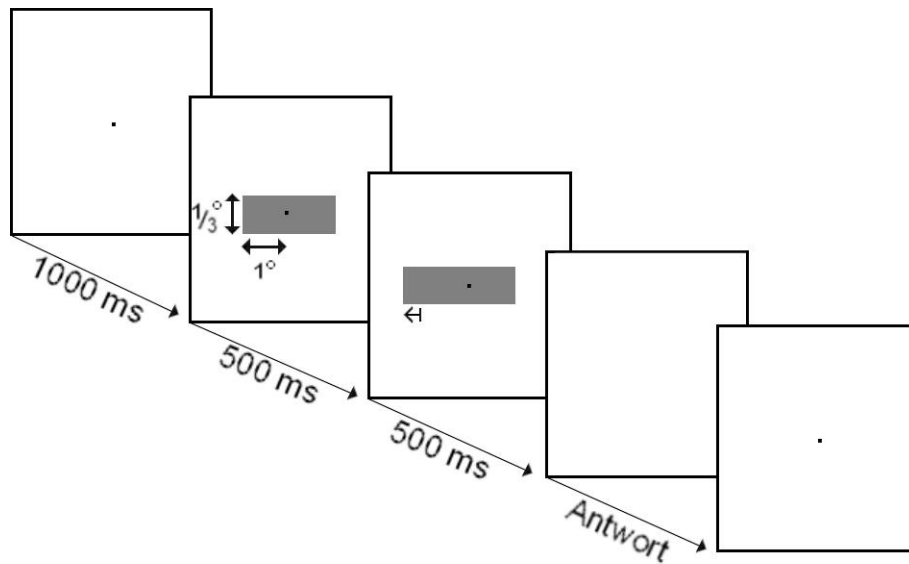


Fig. 2.3: Nach Aufruf des Reizes erschien das Grundrechteck (dunkelgrau), blieb 500 ms sichtbar, dann bewegte sich eine der beiden vertikalen Kanten nach links oder rechts. Nach weiteren 500 ms, angezeigt durch Präsentation des Hintergrunds, wurden beide Antworten (Ort? Richtung?) gegeben und der nächste Reiz aufgerufen (siehe Abschnitt 2.4.2).

punkts ein farbiges Rechteck (10.5' Breite, 12.7' Höhe) für die Dauer von 200 ms, anschließend durch ein 100 ms andauerndes Muster aus farbigen Quadraten von 5.6' Breite und 5.9' Höhe maskiert (siehe auch Fig. 2.4), dessen Farbelemente mit einer Frequenz von 20 hz zufällig variiert wurden. Die dafür verwendeten Farben entsprachen der maximalen Reizstärke in den Detektionsversuchen, also der 5-fachen Detektionsschwelle in der isoluminanten Ebene der jeweiligen VP. Nach Ende der Maskierung sollte per Mausclick angegeben werden, ob das farbiges Rechteck links oder rechts zu sehen war.

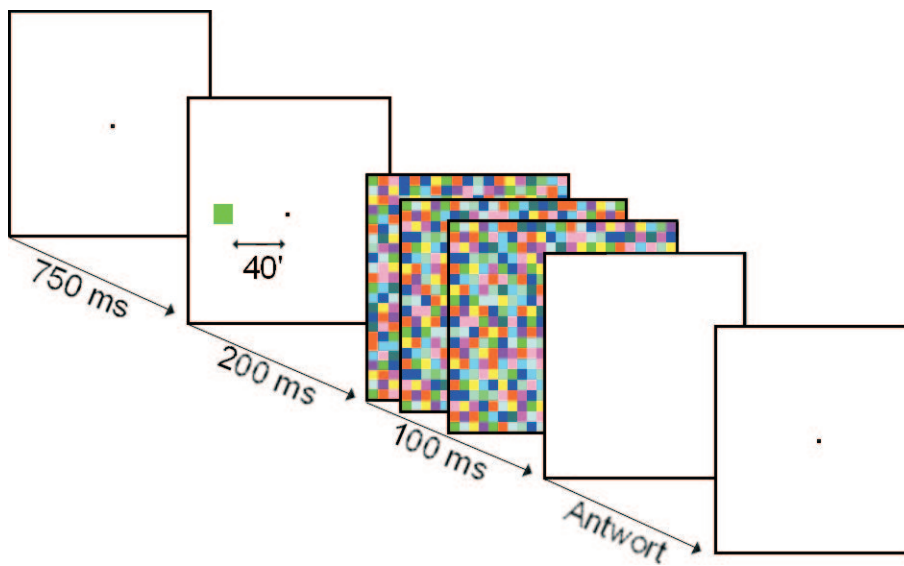


Fig. 2.4: Ablauf des Detektionsexperiments: 750 ms nach Aufruf des Reizes erscheint rechts oder links des Fixationspunkts ein farbiges Quadrat; direkt anschließend erfolgt die Präsentation einer farbigen Maske für 100 ms (siehe Abschnitt 2.4.3), erst danach kann eine Antwort gegeben werden.

3. ERGEBNISSE

3.1 *Flickerphotometrie*

Für jede VP wurden relativ zum Weißpunkt isoluminante Farben flickerphotometrisch ermittelt; mehrere Durchgänge des Flickerexperiments (mindestens 5 je Bedingung) wurden gemittelt. Die so ermittelten RGB-Farbwerte wurden als Reizfarben für Kantensprung- und Detektionsversuche eingesetzt. Über Minimierung der Fehlerquadrate wurde an die Punkte gleicher Helligkeit eine isoluminante Ebene gefittet. Weitere 23 VPn (Praktikanten) führten das Flicker-Experiment nur an der 5.5-fachen Detektionsschwelle je ein- bis zweimal durch, die resultierende isoluminante Ebene wurde auch für sie bestimmt.

In Tab.3.1 sind die Faktoren für alle VP aufgeführt, mit denen die Informationen der einzelnen Zapfen in die Ebene gleicher Helligkeit eingehen. Die Mittelung der Daten aller VP ergibt die Ebenengleichung

$$12.39 * L + 4.09 * M - 0.82 * S = 1 \quad (3.1)$$

Dies entspricht einem L/M-Zapfenverhältnis von 3:1, mit dem sie Signale zur isoluminanten Ebene beisteuern. Teufel et al. [43] mittelten über fünf VP (darunter auch BD) und erhielten ein Verhältnis von 2.6:1; der S-Zapfen-Anteil betrug -0.61, im Vergleich zu -0.82 hier. Bei den starken Unterschieden zwischen den VP - von einem L/M-Verhältnis von 1.36 (AK) bis 6.6 (SB) (bei Teufel et al. im Bereich von 1.7 bis 4.1) - ist diese Ähnlichkeit der gemittelten Ebenengleichungen erstaunlich.

Die Anfangsbedingungen bei den Experimenten waren ähnlich; so dienten die 16 gemittelten isoluminanten und äquidistanten Farben an der 5fachen Detektionsschwelle von [43][Tab.3] als Ausgangspunkt zur Bestimmung der hier verwendeten Flickergeraden, die senkrecht durch die von Teufel et al. ermittelte Ebene gleicher Helligkeit verlaufen (siehe Abschnitt 2.3.2).

Unterschiede in der Wahl der Parameter können möglicherweise die Flickerergebnisse der VP BD bei Teufel et al.[43] (L/M=4.07) und hier (L/M=6.26)

Beitrag der Zapfen zur Ebene gleicher Helligkeit

VP	L-Zapfen	M-Zapfen	S-Zapfen	L/M-Ratio
AK	9.84	7.25	-1.19	1.36
AP	13.71	2.66	-0.97	5.15
BD	13.9	2.22	-0.6	6.26
MP	11.13	5.4	-0.6	2.06
SB	14	2.12	-0.65	6.6
SL	11.81	4.76	-0.82	2.48
Gesamt	12.39	4.09	-0.82	3.03

Tab. 3.1: Aufgeführt sind die Anteile der L-, M- und S-Zapfen an der impliziten Form der isoluminanten Ebenengleichung sowie das L/M-Zapfen Verhältnis, wie es aus der Ebenengleichung hervorgeht. In der letzten Zeile steht das über alle VP gemittelte Ergebnis der Flickerexperimente an der 5.5-fachen Detektionsschwelle.

erklären: zum Einen wurden die in Tab. 3.1 dargestellte Daten an der 5.5-fachen Detektionsschwelle ermittelt; bei diesem Kontrast kann sich möglicherweise die Steigung der Ebene, wenn nicht sogar die Form der isoluminanten Fläche im Vergleich zu geringeren Kontrasten verändert haben. Zum Anderen wurde bei Teufel et al. Rot oder Grün dem Flickerreiz beigefügt oder abgezogen zur Darstellung der isoluminanten Farbe, der Beitrag der S-Zapfen wurde nachträglich berechnet, hier dagegen die Information für alle drei Kanäle variiert. Die in Tab. 3.1 gezeigten Daten an der 5.5-fachen Detektionsschwelle könnten daher ein genaueres Bild von der Isoluminanz bieten, das auf den durch Teufel et al. erarbeiteten Grundlagen aufbaut.

Das L/M-Verhältnis in der Gleichung der Ebene gleicher Helligkeit läßt auf das selbe Verhältnis in der Retina schließen. Bisher wird davon ausgegangen, daß Menschen durchschnittlich L- und M-Zapfen im Verhältnis 2:1 besitzen (vgl. Dobkins et al. [12]). Sowohl die Daten von Teufel et al. als auch die hier gezeigten weichen von diesem Durchschnittswert ab und tendieren beide zu einem Verhältnis der L- und M-Zapfen von 3:1.

Mehrere zusätzliche VPn ermittelten im Rahmen eines Praktikums ihre isoluminanten Ebenen an der 5.5-fachen Detektionsschwelle. Die L/M-Verhältnisse der Praktikanten und der schon bekannten VPn sind in zwei Balkendiagrammen (Abb. 3.1) aufgetragen.

Die linke Abbildung zeigt die absolute Häufigkeit der verschiedenen L/M-

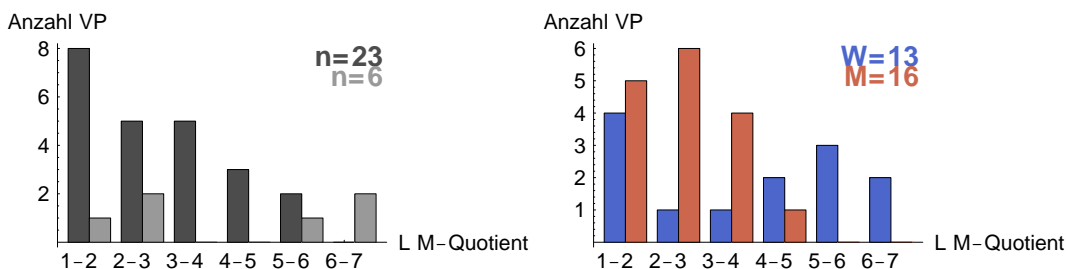


Fig. 3.1: L/M-Quotienten von 23 Praktikanten (schwarz) und 6 VPn (grau) (linkes Bild); von Frauen (blau) und Männern (rot) (rechtes Bild).

Quotienten, rot sind dabei die VPn aufgetragen (deren Werte aus den Ergebnissen von 10 Durchgängen gemittelt wurden), blau die Praktikanten (diesen Werten liegen maximal 2 Durchgänge zugrunde). Hierbei läßt sich eine kontinuierliche Abnahme der Häufigkeit von kleinen (< 2) zu großen (zwischen 6 und 7) L/M-Verhältnissen feststellen. Der mittlere L/M-Quotient über alle 29 VPn beträgt 3.11 ± 0.29 (SEM).

Dobkins et al.[12] ermittelten dagegen bei 11 VPn einen mittleren L/M-Quotienten von ungefähr 2, die Isoluminanz wurde allerdings in diesem Fall mit der “minimal distinct motion“-Methode ermittelt. Desweiteren hatten die bei Dobkins et al. verwendeten Reize eine durchschnittliche Luminanz von 24 cd/m^2 im Vergleich zu 40 cd/m^2 hier.

In der rechten Abbildung, die die absolute Häufigkeit der verschiedenen L/M-Quotienten bei männlichen (rot) bzw. weiblichen (blau) VPn zeigt, bietet sich ein anderer Anblick: die untersuchte Männer-Gruppe zeigt ihr Maximum (Häufigkeit: 6) bei einem L/M-Quotienten zwischen 2 und 3, bei den Frauen liegt dort jedoch ein Minimum; die Häufigkeitsverteilung bei Männern weist nur ein Maximum auf, die der Frauen dagegen zwei (L/M < 2 und zwischen 5 und 6). Die Variabilität bei weiblichen VPn ist größer als die bei männlichen, der Mittelwert liegt bei Frauen bei 3.8 ± 0.55 , bei Männern bei 2.55 ± 0.21 . Aufgrund der genaueren Methode, die in diesen beiden Arbeiten verwendet wurde als auch der größeren Anzahl von VPn (bei Teufel et al. nahmen 5, hier 29 VPn teil) besteht Grund zu der Annahme, daß die Variabilität in der menschlichen Zapfenverteilung und ihres Zahlenverhältnisses deutlich größer ist als bisher angenommen und sich die Menschen diesbezüglich in distinkte Gruppen unterteilen lassen: Männer zeigen eine enge Verteilung mit geringer Variabilität, ihr L-M-Zapfenverhältnis liegt näher bei den in der Literatur zu findenden Werten, Frauen weisen zwei Maxima auf, ihr Mittelwert ist

zum zweiten Maximum hin verschoben (3.8) und weicht damit drastisch von den Literaturwerten ab, die sich in Bereichen eines L/M-Quotienten von 2 bewegen.

Beitrag der Zapfen zur Ebene gleicher Helligkeit an den 1-5-fachen Detektionsschwellen

VP	L-Zapfen	M-Zapfen	S-Zapfen	L/M-Ratio
AP	14.4	1.73	-0.73	8.32
BD	14.22	1.92	-0.73	7.41
MP	12.21	4.2	-0.66	2.91
SB	13.84	2.31	-0.63	5.99
SL	10.94	5.57	-0.51	1.96

Tab. 3.2: Ebenenfit über die an den 1-, 2-, 3-, 4- und 5-fachen Detektionsschwellen ermittelten isoluminanten Farben.

In weiteren Experimenten wurde an der 5-, 4-, 3-, 2- und 1-fachen Detektionsschwelle der Punkt der Flickerfusion ermittelt (alle VPn außer AK). Die erhaltenen isoluminanten Farben wurden im Detektionsexperiment (siehe Abschnitt 2.3.2) eingesetzt. Durch die Daten dieser fünf Kontraste wurde eine Ebene durch den Weißpunkt gelegt (beispielhaft in Abb. 3.2 dargestellt). Die Faktoren dieser Ebenengleichungen, in Tab. 3.2 aufgeführt, stimmen weitgehend mit denen der 5.5-fachen Detektionsschwelle überein. In erster Näherung und bei nicht zu großem Abstand vom Weißpunkt kann man demnach tatsächlich von einer isoluminanten "Ebene" sprechen: Ebenenfits über Daten mehrerer Kontraste führen zu vergleichbaren Ebenengleichungen mit denen bei den maximalen Kontrasten.

Abb. 3.2 zeigt das Beispiel eines Ebenenfit über an den 1- bis 5-fachen Detektionsschwellen erflickerte Farbpunkte; die entsprechende Ebenengleichung steht über den beiden Ansichten der Ebene. Rein optisch erscheint die Ebene als sinnvolle Beschreibung für die Daten: die meisten (flickerphotometrisch bestimmten) Farbpunkte liegen in der Nähe der abgebildeten Ebene. Abweichungen sind im Allgemeinen unabhängig von der Sättigung der Farben.

Bei einem Teil der VPn zeigte sich aber bei roten und grünen Reize wachsenden Kontrasts die Tendenz einer Abweichung von der Ebene mit gegensätzlichem Vorzeichen. Diese Krümmung der isoluminanten Fläche in Abhängigkeit von L- und M-Zapfenkontrast war bei SB am deutlichsten (siehe Abb. 3.3) und wurde bei den VPn mit abnehmendem L/M-Verhältnis

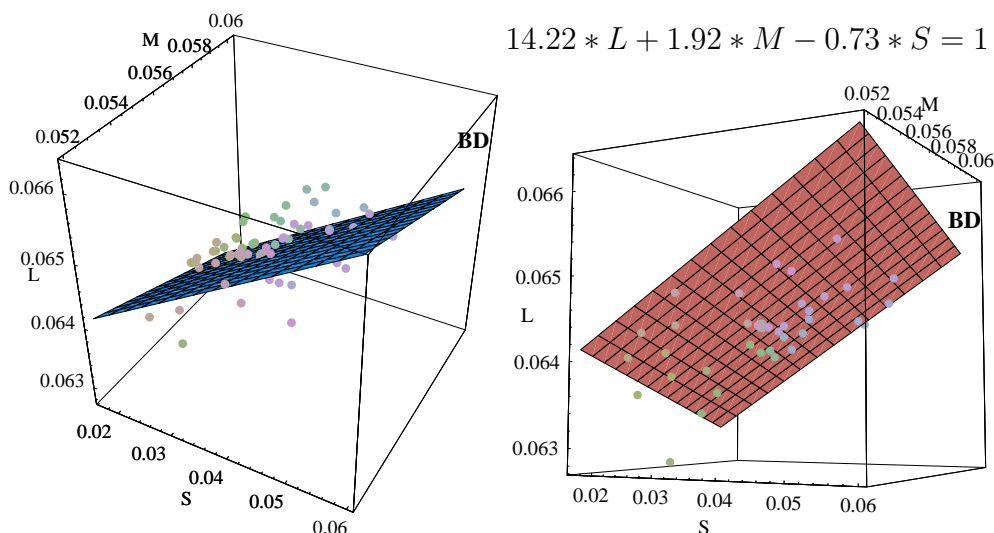


Fig. 3.2: Beispiel eines Ebenenfit (mit impliziter Form der Ebenengleichung) im SML-Raum an erflickerte Punkte über fünf verschiedene Kontraste und 16 Richtungen (denen die Punktfärbung entspricht); der Weißpunkt ist schwarz dargestellt, die beiden Bilder bieten Ansichten der Ebene unter unterschiedlichen Blickwinkeln. VP dieser Daten war BD.

schwächer: SL und MP (L/M-Quotienten 2.48 und 2.06) zeigten diese Tendenz nicht. Die kontinuierliche Änderung der Form der isoluminanten Fläche mit chromatischem Kontrast des Flickerreizes läßt sich auch durch Bestimmung der Ebenengleichungen verdeutlichen: SB zeigte bei niedrigstem Kontrast ein L/M-Verhältnis von 2.1, wachsender Kontrast führte über Verhältnisse von 4.8, 3.8, 4.4 und 6.4 zum Quotienten 6.6 an der 5.5-fachen Detektionsschwelle. SL dagegen behielt konstant ein Verhältnis von ungefähr 2.1 über sämtliche Kontraste, die Werte von MP schwankten zwischen 1.7 und 2.6 (der Fit über die Daten aller Kontraste wies zwar auf einen L/M-Quotienten von 2.9 hin, MPs Werte blieben aber relativ stabil in einem Bereich von $2 < L/M < 3$) und zeigten bei weitem nicht die großen Veränderungen der Zapfenanteile, wie sie bei SB oder anderen VPn mit hohem L/M-Verhältnis zu sehen waren.

Eine genauere Bestimmung der isoluminanten Farben könnte möglicherweise diese Ergebnisse glätten; vielleicht liegt aber wirklich nur bei geringen Kontrasten (bis zur 5-fachen Detektionsschwelle) eine Ebene vor, die sich außerhalb der hier betrachteten Region relativ zum L- und M-Zapfen-Beitrag zur Isoluminanz krümmt.

Isoluminante Farben schwacher Kontraste im SML-Raum

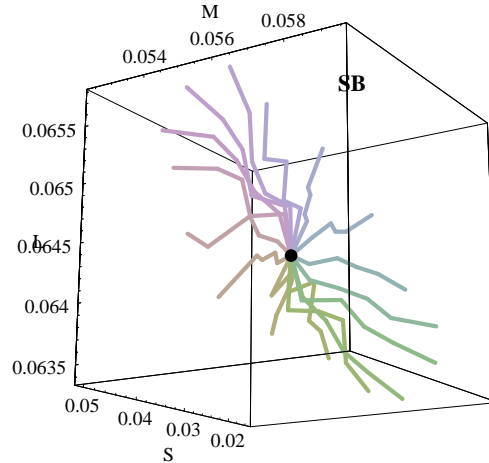


Fig. 3.3: Isoluminante Punkte fünf verschiedener Kontraste und in 16 Richtungen (denen die Linienfärbung entspricht); der Weißpunkt ist schwarz dargestellt. Die isoluminante Fläche scheint sich in L-M-Richtung zu krümmen oder zumindest ihre Steigung zu ändern. Gezeigte Daten von SB.

In den weiteren Experimenten wurden daher immer die experimentell erhaltenen isoluminanten Farben und keine aus Ebenenfits berechneten Werte eingesetzt.

Wenn die Daten einer VP sich gut durch eine einzige Ebene beschreiben lassen, sollte dies anhand des Abstands von einer Vergleichsebene, hier der von Teufel et al. vorgegebenen Ebene der Isoluminanz von fünf VP, überprüfen lassen: unter der Bedingung, daß beide Ebenen sich im Weißpunkt treffen, wird mit wachsendem Abstand der Ebenenpunkte vom Weißpunkt bei einer zur Vergleichsebene unterschiedlichen Ebene auch der Abstand dieser Punkte zu der Vergleichsebene linear zunehmen; fänden sich dagegen bei linearer Kontraststeigerung (d.h. linear zunehmendem Abstand vom Weißpunkt) nicht-lineare Abstandsänderungen dieser Punkte von der Vergleichsebene, so läge eine gekrümmte isoluminante Fläche vor. Diese Rechnung wurde nach der Formel

$$Distanz = | P_{Vergleich} + (P_{Flicker} - P_{Vergleich}) | \quad (3.2)$$

durchgeführt; die einfache Abstandsbestimmung zweier Punkte mit Hilfe der vereinfachten Geradengleichung genügt in diesem Fall, da dieser Abstand auf-

grund der Bestimmung der Flickerparameter (vgl. Abschnitt 2.3.2) der Länge eines Lots von dem erflickerten Punkt auf die Vergleichsebene entspricht. Die berechneten Abstände wurden gegen den Abstand vom Weißpunkt (als x-fache Detektionsschwelle nach Teufel et al.) aufgetragen, wie in Abb. 3.4 zu sehen ist.

Distanzen isoluminanter Punkte von der Vergleichsebene

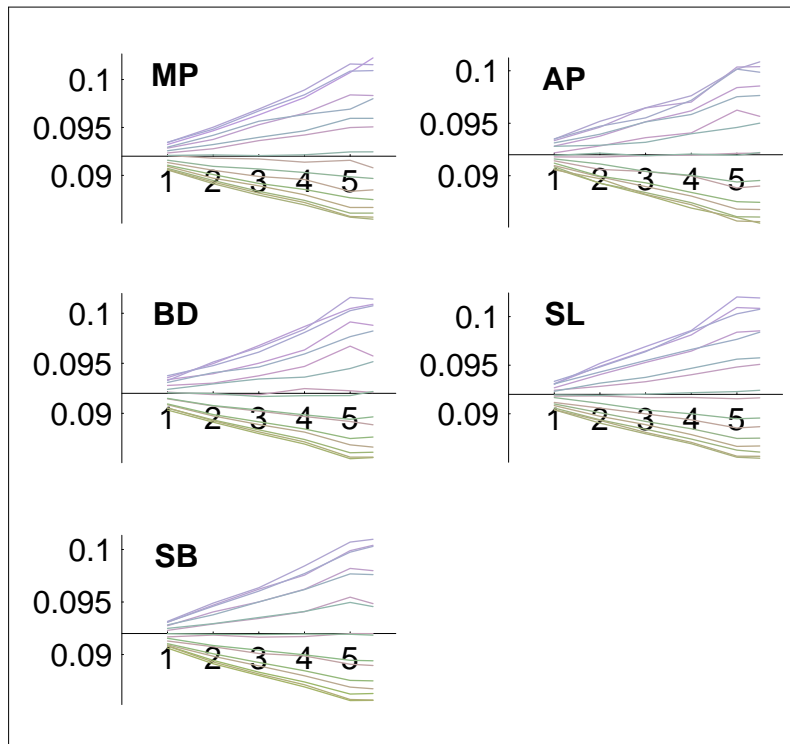


Fig. 3.4: Von erflickerten Punkte aller Kontraste wurde die geometrische Distanz zur isoluminanten Ebene von Teufel et al. berechnet (nach Glg. 3.2) und gegen den Abstand vom Weißpunkt (als Vielfache der Detektionsschwelle nach Teufel et al.) aufgetragen.

Wie in den Ergebnissen aller VPn zu sehen ist, läßt sich die mittels heterochromatischer Flickerphotometrie ermittelte isoluminante Fläche bis zu einem der 5-fachen Detektionsschwelle nach Teufel et al. entsprechendem Kontrast gut durch eine Ebene beschreiben, sämtliche VPn zeigen einen linearen Verlauf der Abweichung von der Vergleichsebene mit linear zunehmendem

Kontrast. Zwar deuten sich bei maximalem Abstand vom Weißpunkt (5.5-fache Detektionsschwelle) Änderungen der Flächenform an, doch ist dies eine Tendenz, die auf die größere Anzahl von Experimenten bei diesem Kontrast zurückzuführen sein könnte und der durch Experimente mit noch größeren Kontrast nachgegangen werden sollte: da diese Tendenz bei allen VPn zu sehen ist, könnte dies ein Hinweis auf die beginnende Krümmung der isoluminanten Fläche ab der 5-fachen Detektionsschwelle sein.

Bei wenigen Farben und nur bei den größten Kontrasten (5.5- und 5-fache Detektionsschwelle) war es nicht möglich, Punkte zu finden, an denen das flickernde Bild stabil erschien. Nach mehreren Versuchen, den flickerfreien Bereich genauer einzugrenzen wurden auch nur leicht schwächer flickernde Punkte akzeptiert und in den Sprung- und Detektionsexperimenten eingesetzt. Die VPn berichteten jedoch bei den Kantensprungexperimenten, daß die Kanten des Rechtecks oft gar nicht zu sehen seien und mit dem Hintergrund verschwimmen würden, nur bei wenigen Farben sei die Kontur des Rechtecks einigermaßen klar erkennbar; deutlich scharfe Kanten waren für keine VP sichtbar. Damit genügen die ermittelten Farben dem “minimal distinct border“-Kriterium für Isoluminanz.

3.2 *Achromatische Kontrastreihe*

Achromatische Bewegungsschwellen wurden bereits in verschiedenen Arbeiten gemessen (Lee et al. [29]), mit denen die hier gemessenen zu vergleichen sind. Durch diesen Vergleich läßt sich zum Einen bewerten, in wie weit die Durchführung von Bewegungsexperimenten in der hier vorliegenden Form Sinn macht, ein eventuelles Abweichen der hier gemessenen Schwellen von den Literaturwerten könnte weitere Ergebnisse der Arbeit zweifelhaft erscheinen lassen. Zum Anderen bietet sich zum Vergleich von Bewegungsschwellen mit reinem Luminanzkontrast und reinem chromatischen Kontrast die achromatische Kontrastreihe an, wie in der Einleitung bereits ausgeführt wurde. In Abb. 3.5 sind die Ergebnisse aller VPn aufgeführt: im Kontrast-Bereich (Michelson-Kontrast, siehe Abschnitt 2.3.2) von 5% - 40% (bzw. -40% - -5%) wurden Bewegungsreize (wie in Abschnitt 2.4.2 beschrieben) präsentiert: eine vertikale Kante eines Rechtecks bewegte sich nach links oder rechts. Verlangt wurde die Angabe, welche der beiden Kanten sich bewegt hatte (Detektion) und wohin sich der Reiz, respektive die Kante bewegt hatte (Identifikation).

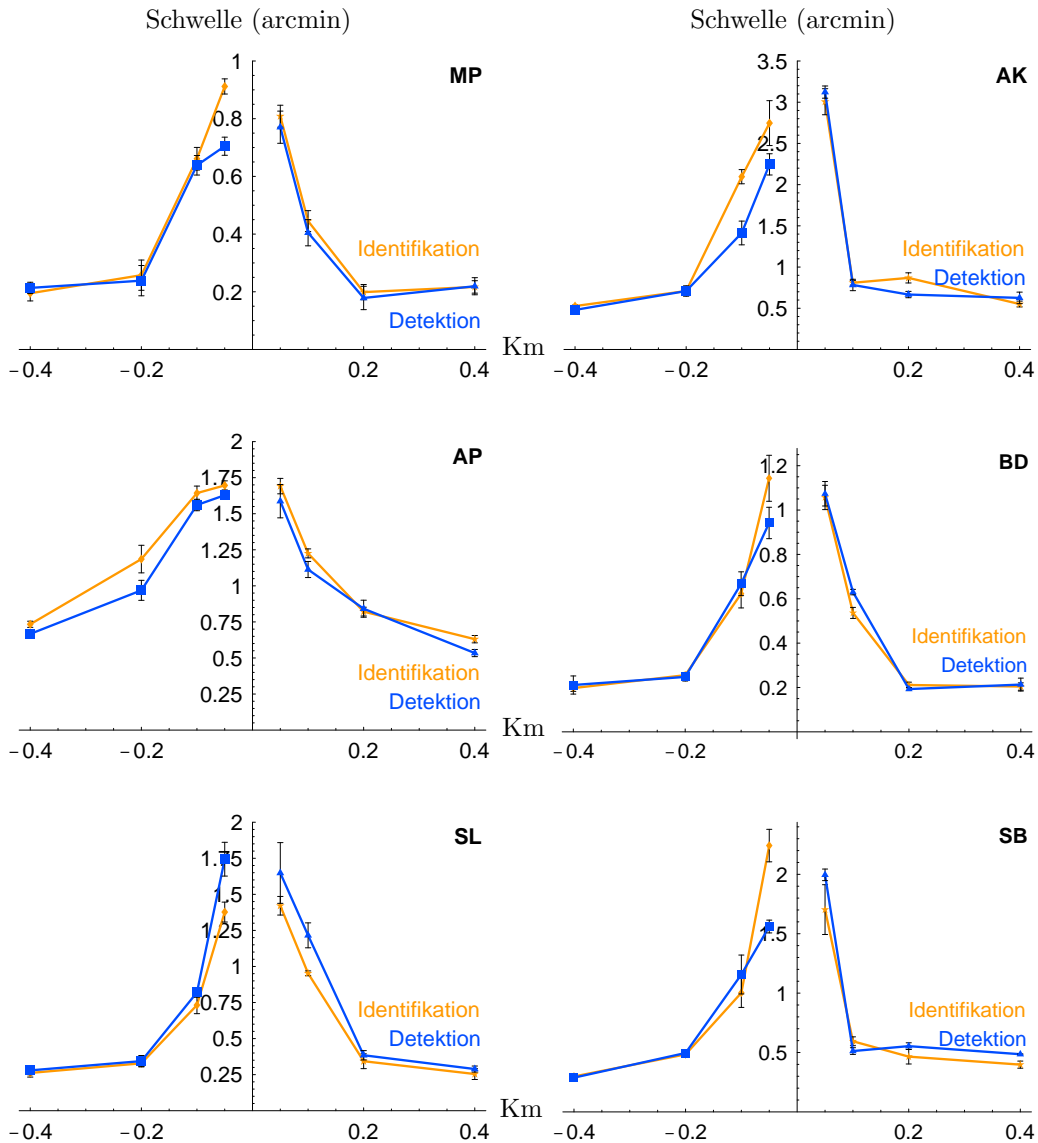


Fig. 3.5: Achromatische Kontrastreihe aller VPn; aufgetragen sind die Wahrnehmungsschwellen (in Bogenminuten) für Detektion (blau) und Identifikation (orange) gegen den Michelson-Kontrast (Km) des jeweiligen Reizes. Die Präsentationsdauer betrug $2 * 500$ ms, Exzentrizität war $60'$, Fehlerbalken zeigen den SEM an.

In Fig. 3.5 sind die Schwellen in Bogenminuten für Orts- und Richtungsbestimmung jeder VP gegen den Luminanzkontrast des Reizes zum Hintergrund aufgetragen. Für alle VPn war es mit kleiner werdendem Kontrast (5% oder -5%) schwieriger, die Bewegung sicher zu sehen; die Schwellen werden größer, je kleiner der Kontrast wird; dies gilt sowohl für Orts- als auch Richtungsbestimmung. Desweiteren bestehen nur in seltenen Fällen Unterschiede zwischen Ortsschwellen und Richtungsschwellen, außer bei SL, der bei 10% Kontrast eine leicht niedrigere Schwelle für Richtungs- als für Ortsbestimmung zeigt; in allen anderen Fällen erscheint die Ortsangabe entweder gleich oder geringfügig einfacher als die Richtungsbestimmung zu sein.

Die niedrigsten Schwellen liegen bei 0.3' bis 0.6' bei maximalen Kontrasten (40%), höchste Schwellen sind bei schwach kontrastigen Reizen (5%) im Bereich von 0.8' (MP) bis 3' (AK) zu finden. Lee et al. [29] berichten von niedrigsten Schwellen im Bereich von 48" (entspricht 0.8') bei 40% Kontrast, bei schwächstem Kontrast (5%) finden sie eine durchschnittliche Schwelle von 5'. Damit liegen die hier gemessenen Schwellen immer unter deren Werten, was durch den unterschiedlichen Versuchsaufbau erklärt werden könnte: Lee et al. präsentierten eine vertikale Kante mit 6.65° Ekzentrizität, die horizontal versetzt wurde, der Versuch wurde monokular durchgeführt; hier wurden die Experimente dagegen binokular durchgeführt, nach Wehrhahn et al. [49] würde dies um ungefähr den Faktor 1.4 niedrigere Schwellen als bei Lee et al. erklären. Zudem kann angenommen werden, daß bei gleicher Ekzentrizität ähnlichere Werte gefunden werden würden.

Eine Auflistung der über alle VP gemittelten Werte findet sich in Tab. 3.3.

Gemittelte achromatische Schwellen

	Schwelle	SEM	Km	Schwelle	SEM	Km
Ort	0.42	0.083	-40%	0.44	0.075	40%
Richtung	0.40	0.07		0.41	0.067	
Ort	1.69	0.28	-5%	1.61	0.32	5%
Richtung	1.48	0.226		1.7	0.338	

Tab. 3.3: 75%-Schwellen (arcmin) für Orts- und Richtungsbestimmung bei achromatischem Kantensprung schwächsten (-5%, 5%) und stärksten (-40%, 40%) Kontrasts (Km); die Werte stellen Mittelungen über alle VP dar, in der Spalte SEM ist der Standardfehler des Mittelwerts angegeben.

Die hier gefundenen Werte liegen in ähnlichen Bereichen wie die der an-

geführten Literatur; der Versuchsaufbau bietet also eine Möglichkeit, Bewegungsschwellen verlässlich zu messen, auch die VPn sind in keiner Weise ungewöhnlich im Vergleich zu den VPn anderer Arbeiten, allgemeingültige Aussagen sollten somit aufgrund ihrer Daten im Prinzip möglich sein.

3.3 *Isoluminante chromatische Bewegungsreize*

Die flickerphotometrisch ermittelten isoluminanten Farben an der 5.5-fachen Detektionsschwelle wurden im Kantensprungexperiment eingesetzt. Die VPn mußten nach Erscheinen des Bewegungsreizes Ort (welche Kante?) und Richtung (wohin?) der Bewegung angeben, diese Aufgaben werden weiter Detektion (Ort) und Identifikation (Richtung) genannt. Jeder Schwelle liegen wenigstens 60 Datenpunkte zugrunde, normalerweise 180. Die Bedingungen waren, abgesehen von der Farbe der Reize, identisch zu der achromatischen Versuchsreihe: die Bewegung fand bei einer Exzentrizität von 40' bis 80' statt, also außerhalb des "S-Blindspot"; die Präsentationsdauer des Reizes betrug $2 * 500$ ms.

3.3.1 *Detektion vs. Identifikation*

In Abb. 3.6 sind die Ergebnisse aller VPn in diesem Experiment dargestellt; verglichen werden hier Detektions- und Identifikationsschwellen.

Gezeigt sind die 75%-Schwellen (arcmin) der VP für Detektion (blau) und Identifikation (orange) der Bewegung der isoluminanten Kanten. Die Daten sind gegen den Winkel ϕ der verwendeten Farben (entsprechend den farbigen Punkten auf der X-Achse) aufgetragen. Bei allen VP zeigt sich ein drastischer Unterschied zu den Ergebnissen der achromatischen Kontrastreihe: nur in Ausnahmefällen ist Detektionsschwelle niedriger als die der Identifikation, die letztgenannten Unterschiede waren allerdings in keinem Fall signifikant, d.h. an diesen Stellen (bei AK und AP, je 45°) war die Streuung so groß, daß die Wahrnehmungsschwellen von Detektion und Identifikation nicht als unterschiedlich festgestellt werden konnten. Fast immer wird also leichter die Richtung der Bewegung erkannt, als welche der beiden Kanten sich bewegt hat. Dieses Ergebnis stimmt mit den Beschreibungen der VP überein, die zumeist eher eine Bewegung "ahnten" als tatsächlich bewußt sahen; oft berichteten sie auch, beide Kanten hätten sich zugleich bewegt, was allerdings nie stattfand, und da diese sich in dieselbe Richtung bewegten, hätten sie die Richtung angeben können, aber nicht gewußt, welche der Kanten nun

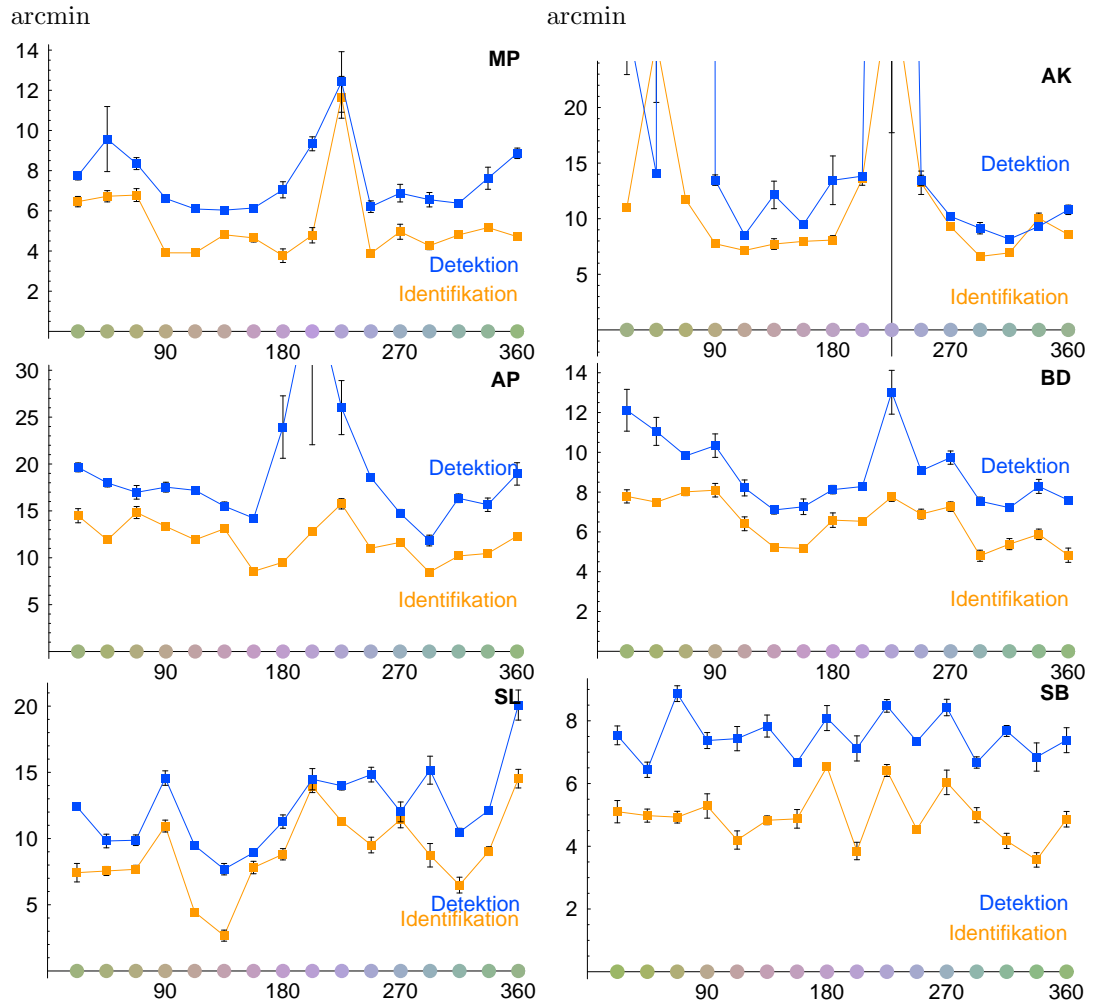


Fig. 3.6: Bewegungsschwellen (arcmin) für Detektion (blau) und Identifikation (orange) bei isoluminanten Kantensprüngen, aufgetragen gegen den Kreiswinkel ϕ der Reizfarbe in $[\circ]$. Fehlerbalken zeigen den SEM an.

die “richtige“ war. Ein wesentlicher Aspekt war, daß Kanten selten klar erkennbar waren, sondern gemäß dem “minimal distinct border“-Kriterium für Isoluminanz als mit dem Hintergrund verschwimmend beschrieben wurden. Niedrigste Schwellen in der Bewegungswahrnehmung liegen hier bei 4'. Offensichtlich ist die Aufgabe deutlich schwerer als in der achromatischen Bedingung (bei der niedrigste Schwellen im Sekundenbereich lagen). Die niedrigste Detektionsschwelle liegt bei ungefähr 6'.

Bei allen VP (bis auf SB, die das Experiment mit jeder Farbe ungefähr gleich gut durchführen konnte) war ein ähnlicher Schwellenverlauf entlang des Farbkreises vorhanden: Schwellenmaxima tauchten bei 45° oder 67.5° (Grün-Gelb) bzw. bei 225° bis 270° (Blau) auf. Starke Schwierigkeiten bei der Aufgabenerfüllung scheinen also mit Stimulation des Blau-Gelb-Kanals bzw. schwacher Stimulation des Rot-Grün-Kanals zu korrelieren.

Unterschiede zwischen Detektions- und Identifikationsschwellen liegen zu meist bei 2'; je nach VP schwankt diese Differenz allerdings sehr stark.

3.3.2 Schwellendifferenzen

Abb. 3.7 zeigt Beispiele für Schwellendifferenzen zwischen Detektion und Identifikation in der Elongations- bzw. Kontraktionsbedingung: Wehrhahn et al. [48] konnten zeigen, daß über On- und Off-Kanäle getrennt Bewegungsreize verarbeitet werden; dies wurde an achromatischen Reizen untersucht; bei isoluminanten chromatischen Reizen könnten ebenso Unterschiede entsprechend der Reizung von On- oder Off-Kanälen auftreten.

In, bis auf zwei Ausnahmen, allen Fällen bei den gezeigten Datensätzen liegt die Detektionsschwelle über der Identifikationsschwelle (d.h. die Differenz Detektion-Identifikation nimmt einen positiven Wert an), sowohl über On- als auch Off-Kanäle wird also mit höherer Empfindlichkeit für die Richtung als den Ort (bewegte Kante) Bewegungsinformation übermittelt. Auffällig dabei ist der extrem unterschiedliche Verlauf der Schwellen im Vergleich mehrerer VP; direkte Mittelwerte aus den Schwellen mehrerer VP zu bestimmen scheint nicht sinnvoll, zumal die Farbreize individuell ausgewählt sind und daher unterschiedliche Zapfenkontraste aufweisen; in Abschnitt 3.3.3 wird daher näher auf den Zusammenhang zwischen Schwellen und Zapfenkontrast eingegangen.

Charakteristisch für den Schwellenverlauf scheint vor allem der Bereich blauer bzw. grün-gelber Farben zu sein. Alle drei VP zeigen Maxima der Differenzen bei 202.5° (SB: 8', MP: 6') bzw 225° (BD: 3') bei wachsenden Reizen. Sowohl

SB als auch MP zeigen in der Elongationsbedingung sehr hohe Differenzen bei 337.5° (SB) bzw. 360° (MP) auf, SB hat ein weiteres Maximum bei 112.5° . In der Kontraktionsbedingung schwanken die Werte stärker, ausgeprägte Maxima sind nur bei BD (45° und 225°) und MP (45° und 337.5°) zu sehen, MP hat bei 202.5° eine negative Differenz, interessanterweise an der Stelle eines deutlichen Maximums in der Elongationsbedingung, ebenso SB bei 292.5° ohne vergleichsweise auffallenden Wert in der Elongationsbedingung.

Der Vergleich der Daten zeigt, daß zwar die Detektionsaufgabe, unabhängig von Stimulation der On- oder Off-Kanäle, schwieriger zu bewältigen ist als die Identifikationsaufgabe, ansonsten aber wenig Übereinstimmungen zwischen den VPn zu finden ist; die Differenz-Maxima in der Elongationsbedingung bei 202.5° und 225° könnten so verstanden werden, daß entweder Blue-On-Kanäle nicht oder nur sehr wenig zur Detektion beitragen oder aber daß in diesem Farbkontrastbereich Identifikation spezifisch erleichtert wird; in Abschnitt 3.3.3 wird gezeigt, daß bei der Kontraktion eine Faszilitation der Identifikation über unbekannte Wege vorliegen muß; der Vergleich von Detektions- und Identifikationsschwellen in der Elongationsbedingung zeigte ähnliche Verhältnisse, die für eine solche Sensitivierung sprechen.

In fast allen Fällen liegt also die Detektions- über der Identifikationsschwelle, Elongation und Kontraktion zeigen dagegen keine systematischen Verhältnisse zueinander: in der Identifikation scheinen beide eher gleiche Schwellen zu haben, in der Detektionsaufgabe zeigen sich große Differenzwerte im Blau-Gelb-Bereich der Reize, dabei variiert allerdings zwischen mehreren VPn und innerhalb eines Datensatzes, ob Elongation oder Kontraktion höhere Schwellen liefern.

3.3.3 On-/Off-Antworten

Die Daten wurden getrennt nach Elongation und Kontraktion ausgewertet zur Darstellung der Rolle von On- und Off-Kanälen in diesem Experiment. Sind Reize chromatisch, haben aber keinen Luminanzkontrast, kann z.B. erwartet werden, daß Kontraktion im Bereich blauer Reize ohne bzw. mit geringem L- und M-Zapfenkontrast zu höheren Schwellen als derselbe Reiz bei Elongation führt: die S-Zapfen besitzen vermutlich keine eigene Off-Bahn¹,

¹ Invaginierende Bipolarzellen gelten bislang als On-Zellen, nicht-invaginierende oder "flat"-Bipolarzellen scheinen die Off-Bahn einzuleiten. Bisher wurde nur ein Kandidat für eine invaginierende S-Zapfen-Bipolare, jedoch keine andere mit S-Zapfen verbundene Bipolarzelle gefunden [4].

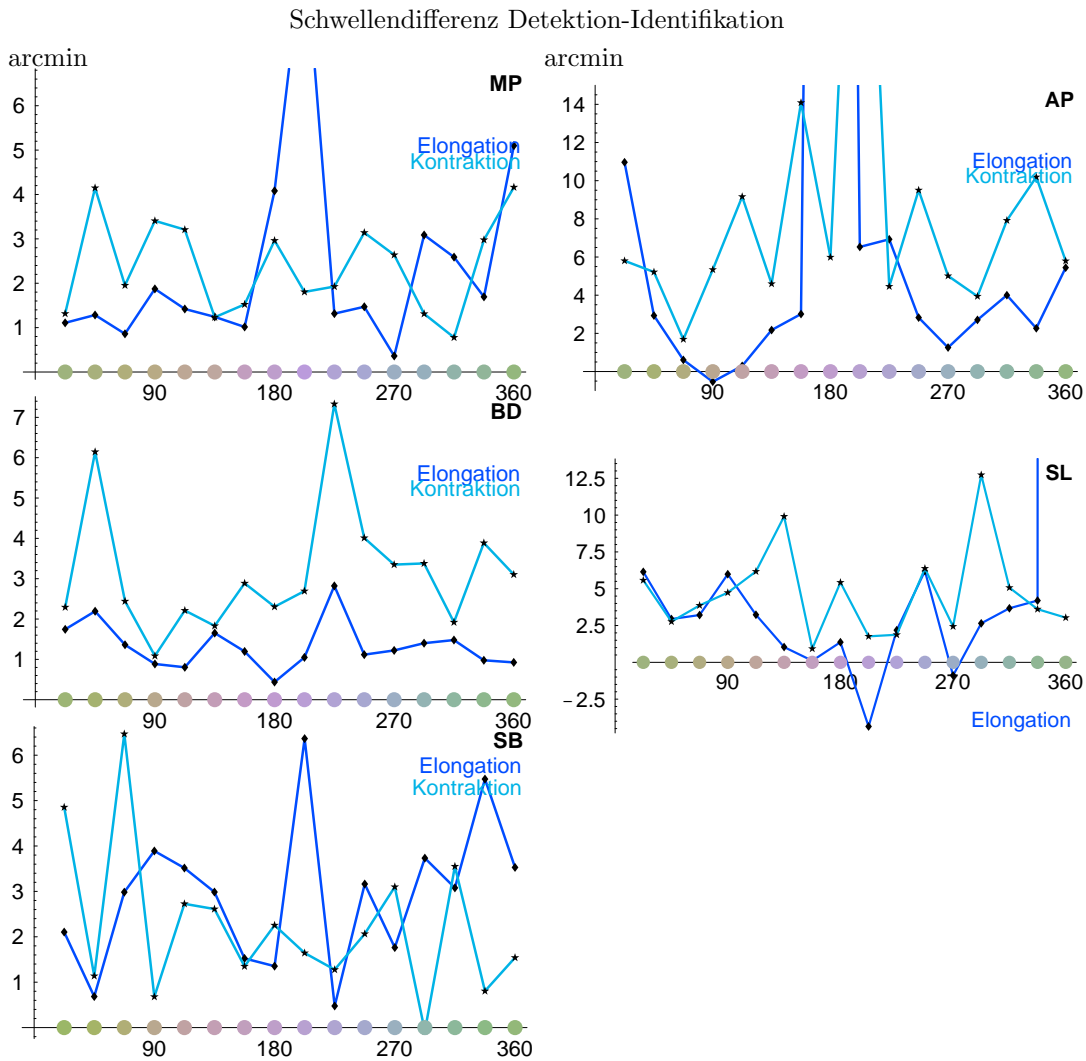


Fig. 3.7: Differenz (arcmin) von Detektions- und Identifikationsschwellen bei Elongation (dunkelblau) und Kontraktion (hellblau) über alle verwendete Farben (der Winkel ϕ ist in $[\circ]$ angegeben). In nur drei Ausnahmen (AP, SL) liegt die Differenz im negativen Bereich, die Identifikationsleistung kann also fast immer leichter erbracht werden als die Detektionsleistung.

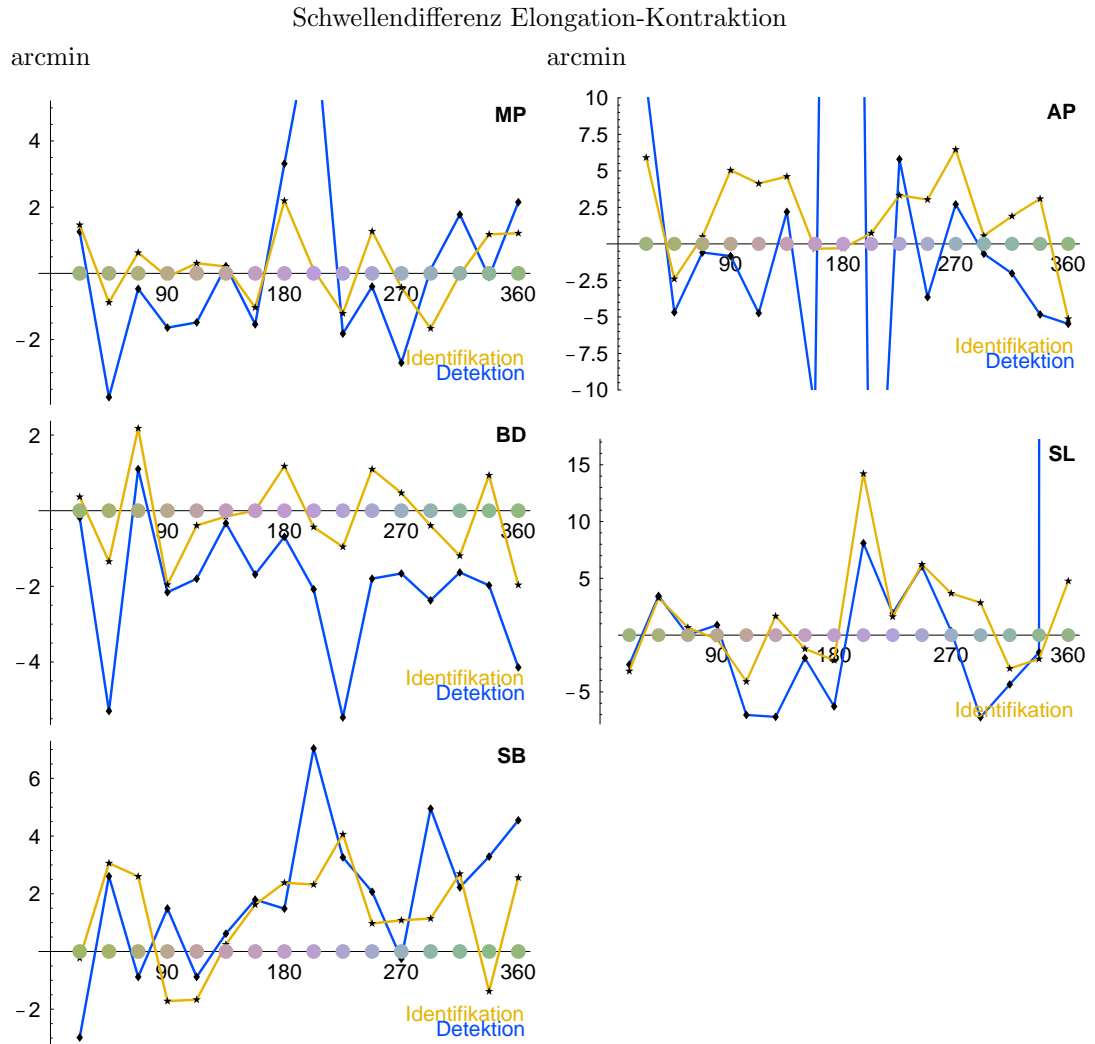


Fig. 3.8: Differenz (arcmin) von Elongations- und Kontraktionsschwellen in der Detektions- (blau) bzw. Identifikationsaufgabe (orange) der jeweiligen Reizfarbe.

die Blue-Off-Antwort wird indirekt durch Stimulation der L- und M-Zapfen bewirkt (siehe Boycott et al. [4]).

In Abb. 3.9 sind die Detektions- und Identifikationsschwellen größer werdender Reize dargestellt; bei den VPn liegt zwar in jedem Fall die Detektionsschwelle über der der Identifikation, jedoch schwanken die Differenzen sehr stark und in mehreren Fällen ist der Unterschied nicht signifikant. Die Schwellenverläufe bei Detektion und Identifikation sind einander bei allen VPn sehr ähnlich. Da aber die Farbreize individuell ausgewählt sind und daher unterschiedliche Zapfenkontraste aufweisen, liefert der Vergleich mit interpolierten Zapfenkontrast-Verläufen (siehe Abb. 3.10 mehr Information: der L+M-Zapfenkontrast schlägt sich in der Höhe der Bewegungsschwellen nieder, geringe L+M-Zapfenkontraste bzw. hoher S-Zapfenkontrast korrelieren mit hohen Bewegungsschwellen, Minima korrelieren mit hohem L+M-Kontrast bzw. niedrigem S-Kontrast. Diese Tendenz ist in jedem Fall für Detektion ausgeprägter als für Identifikation.

In der Kontraktionsbedingung (Abb. 3.11) findet sich eine ausgeprägte Differenz zwischen Detektion und Identifikation, die im Durchschnitt bei etwa $2'$ liegt. Wiederum ist der Kurvenverlauf der Detektions- und Identifikationsschwellen sehr ähnlich, und auch der Vergleich mit den Zapfenkontrasten (Abb. 3.12) der verwendeten Reizfarben zeigt Übereinstimmungen: im Kontraktionsfall führen große S-Zapfenkontraste (bei gleichzeitigem niedrigen L+M-Zapfenkontrast) zu hohen Schwellen; dies ist in der Detektionsaufgabe deutlich zu sehen, die Fähigkeit zur Identifikation einer Bewegung scheint kaum davon berührt, nur MP zeigt auch hier (225°) eine sehr hohe Schwelle.

Zu erwarten wäre sowohl bei Identifikation als auch Detektion bei Präsentation von Reizen mit niedrigem L- und M-Kontrast, aber hohem S-Kontrast eine deutlich erhöhte Wahrnehmungsschwelle in der Kontraktionsbedingung. Dies konnte hier nicht gefunden werden, was für getrennte Verarbeitungswege von Identifikation und Detektion, zumindest bei isoluminanten Reizen, spricht (vgl. Stromeyer et al. [42]). Da der Rest-Luminanzkontrast bei diesen Farben durch schwachen L- und M-Zapfenkontrast stärker als bei sonstigen Farben minimiert ist, kann angenommen werden, daß nur Identifikation zusätzlich über das Parvozelluläre System vermittelt wird und damit auch bei sehr schwach luminanten Reizen funktioniert. Wenn der L- und M-Kontrast für die S-Off-Information genügt, kann die Identifikationsleistung für isoluminante Bedingungen normal erbracht werden, die Detektionsleistung dagegen fällt deutlich ab, trotz hohem chromatischem Kontrast.

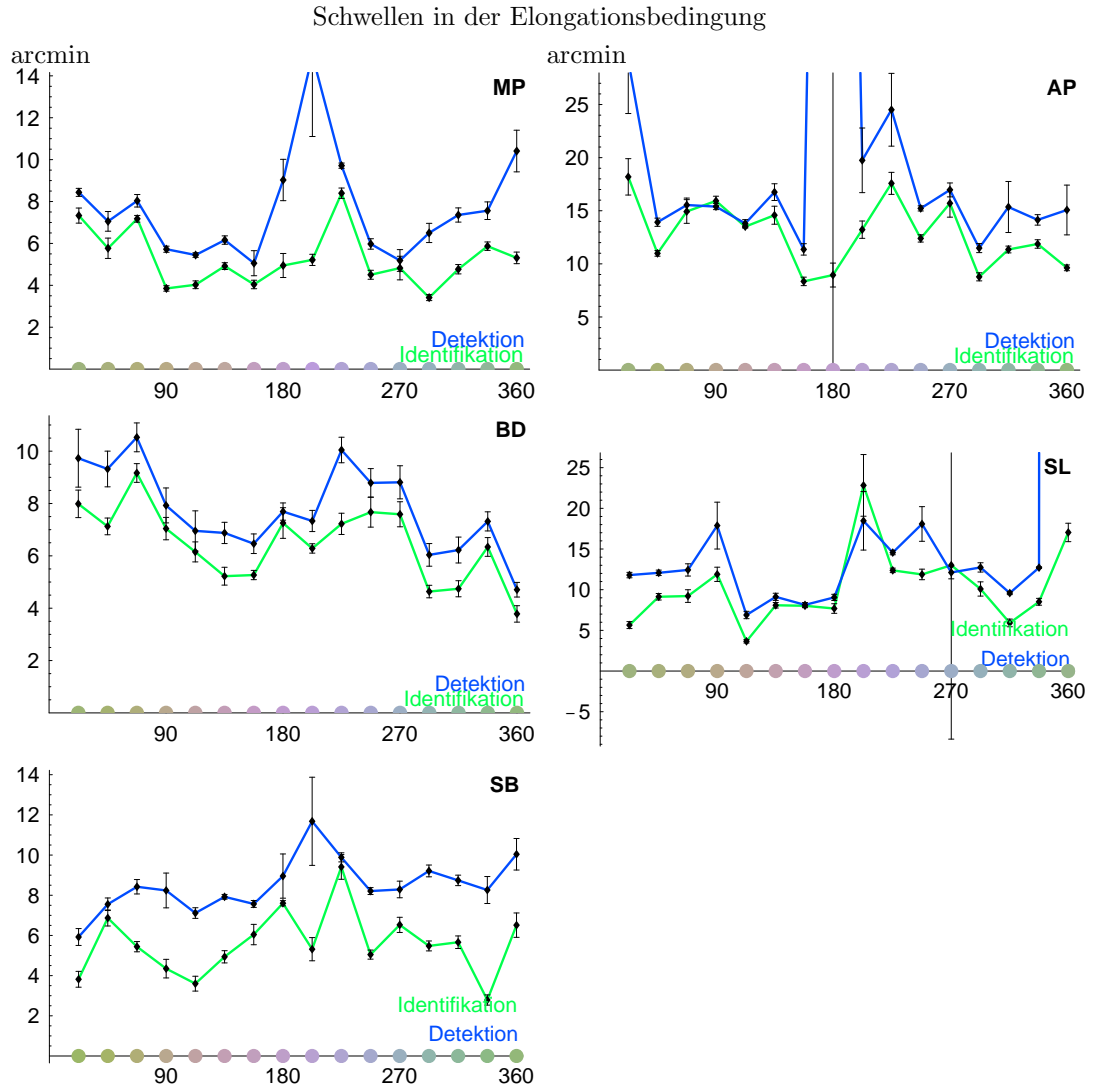


Fig. 3.9: Detektions- (blau) und Identifikationsschwellen (grün) in der Elongationsbedingung über alle verwendete Farben (der Winkel ϕ ist in $[\circ]$ angegeben). Fehlerbalken: SEM.

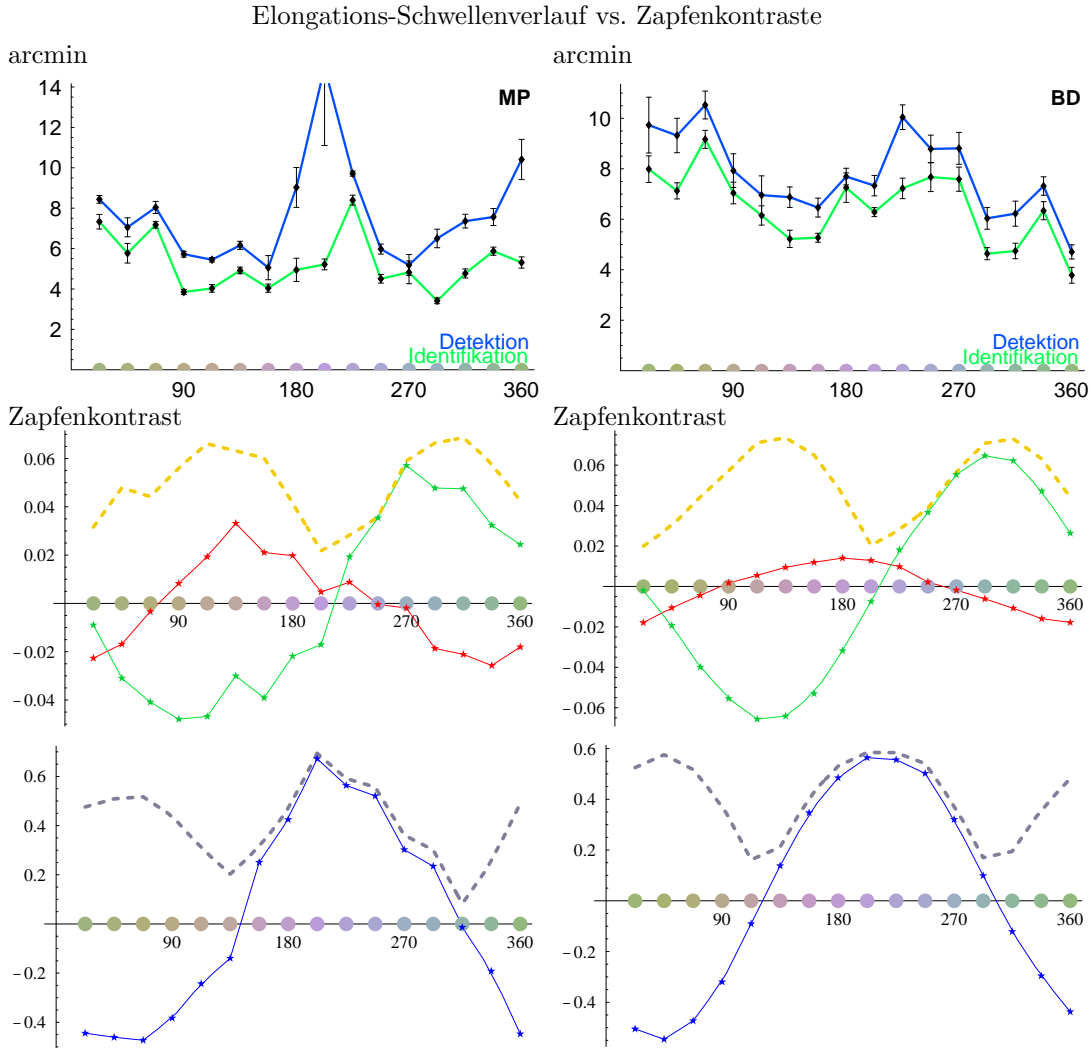


Fig. 3.10: Detektions- (blau) und Identifikationsschwellen (grün) in der Elongationsbedingung über alle verwendete Farben (deren Winkel ϕ in $[\circ]$ angegeben ist) im Vergleich mit dem jeweiligen L- (rot) und M-Zapfenkontrast (grün) darunter, gelb gestrichelt dargestellt ist die Interpolation der Summe der Beträge der L- und M-Zapfenkontraste. Die unterste Bildreihe zeigt die zugehörigen S-Zapfenkontraste (blau) und die Summe der Beträge von S-, M- und L-Zapfenkontrasten (grau, gestrichelt).

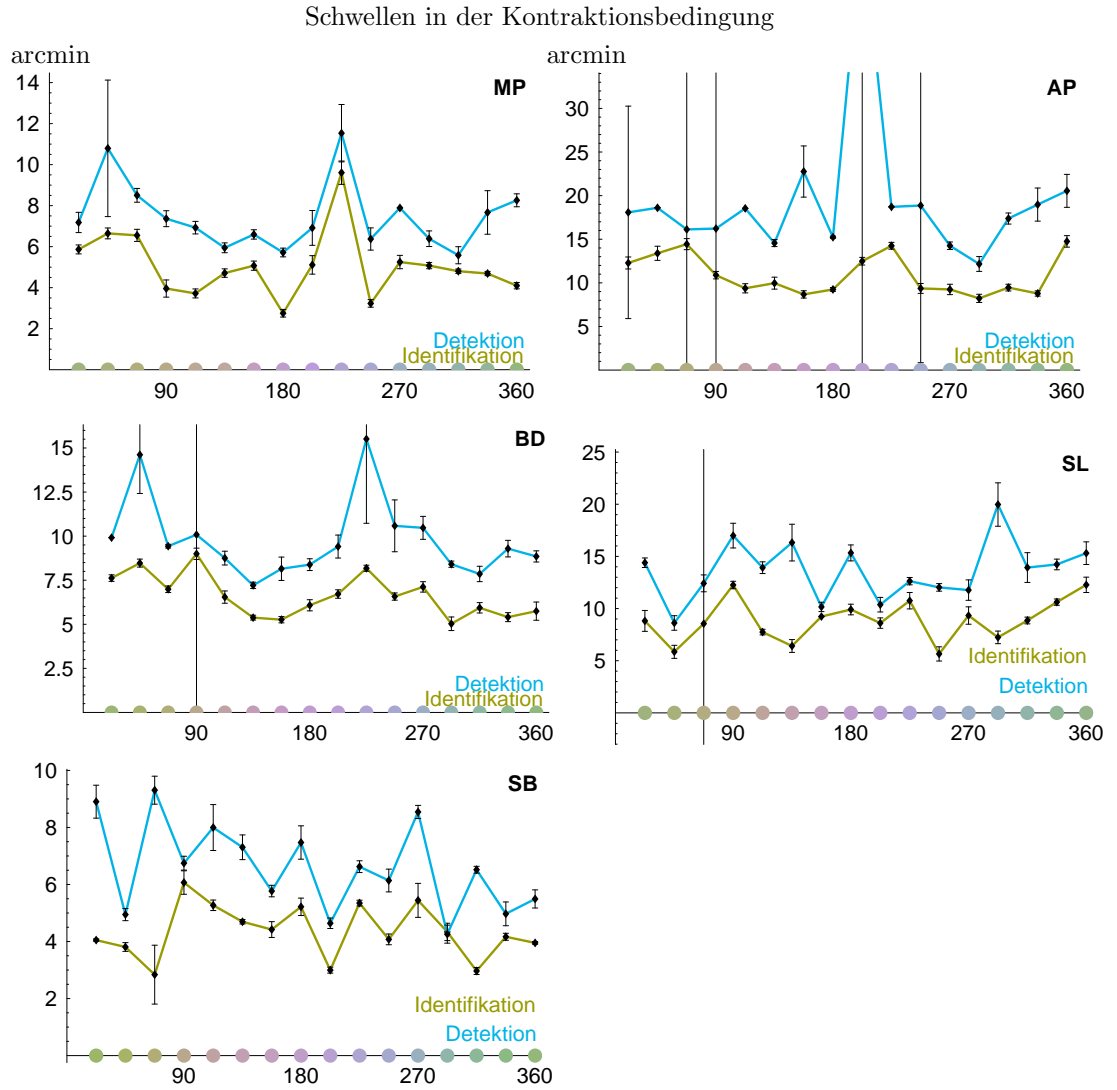


Fig. 3.11: Detektions- (blau) und Identifikationsschwellen (grün) in der Kontraktionsbedingung über alle verwendete Farben (der Winkel ϕ ist in $[\circ]$ angegeben). Fehlerbalken: SEM.

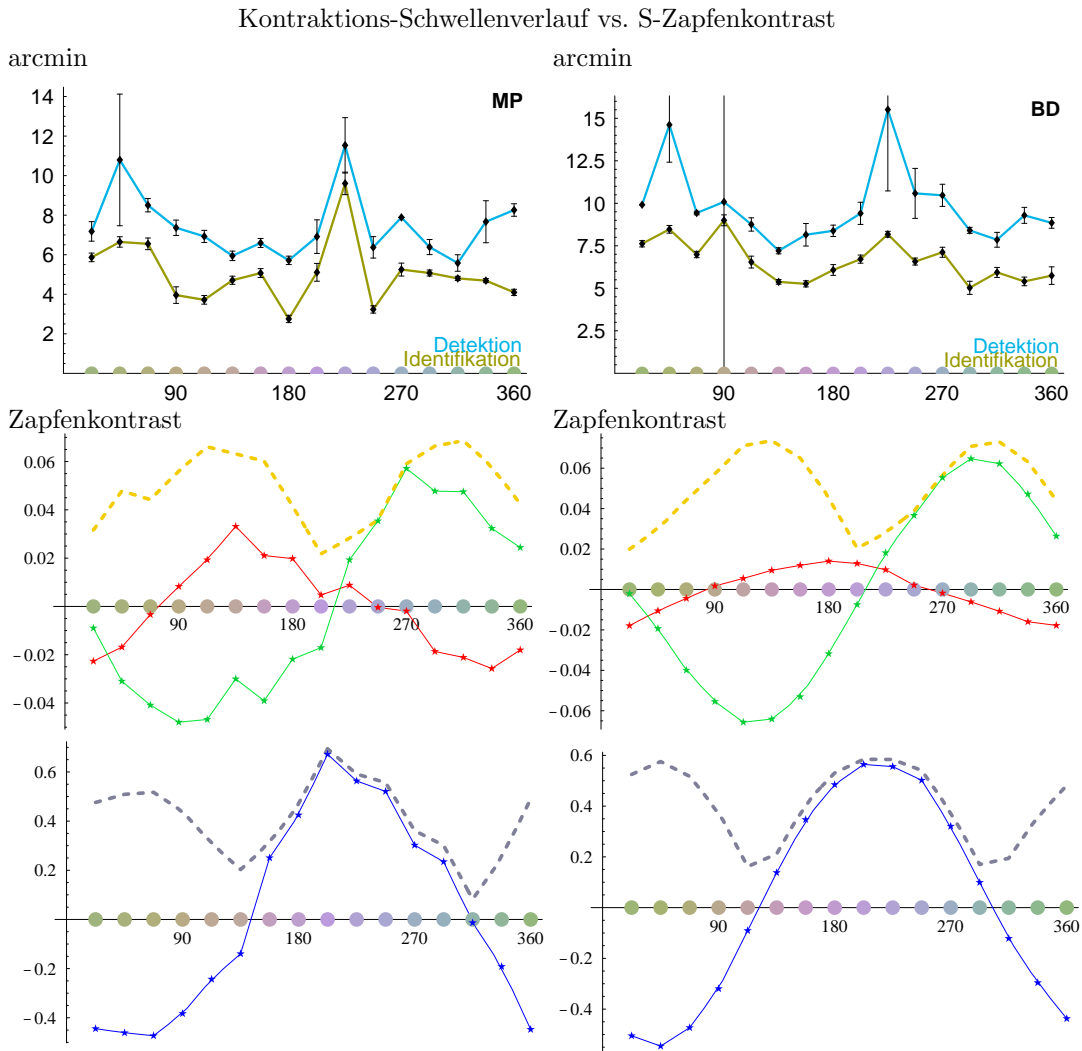


Fig. 3.12: Detektions- (blau) und Identifikationsschwellen (grün) von MP und BD in der Kontraktionsbedingung über alle verwendete Farben (der Winkel ϕ ist in $[\circ]$ angegeben) im Vergleich mit dem jeweiligen L- (rot) und M-Zapfenkontrast (grün) darunter, gelb gestrichelt dargestellt ist die Interpolation der Summe der Beträge der L- und M-Zapfenkontraste. Die unterste Bildreihe zeigt die zugehörigen S-Zapfenkontraste (blau) und die Summe der Beträge von S-, M- und L-Zapfenkontrasten (grau, gestrichelt).

In einem Kontrollexperiment (Abschnitt 3.4) wurde überprüft, ob die Kantensprung-Ergebnisse auf die Versuchsanordnung zurückzuführen sind. Die Detektionsaufgabe mußte zuerst beantwortet werden, danach die Identifikationsaufgabe. Die Antwort zur Detektion könnte also ein Schlüssel zur Antwort der nächsten Frage sein, zumindest kann angenommen werden, daß die erste Antwort die zweite beeinflußt.

Bei Identifikation und Detektion erscheinen Unterschiede in der Kontrastempfindlichkeit, abhängig vom Anteil des L- und M-Zapfenkontrasts. Demnach könnte auch die absolute Kontrastschwelle der Identifikation niedriger als die der Detektion sein, möglicherweise in geringerem Ausmaß bei Reizen mit hohem L- und M-Zapfenkontrast; dazu wurde eine entsprechendes Experiment durchgeführt (siehe Abschnitt 3.5).

Zum Vergleich mit einer reinen Detektionsschwelle wurden Detektionsexperimente mit kleinen isoluminanten chromatischen Reizen durchgeführt (siehe Abschnitt 3.6); erhöhte Bewegungsdetektions-Schwellen bei Farben mit geringem L- und M-Kontrast sollten vergleichbar hohe Schwellen bei einfachen Detektionsexperimenten erwarten lassen: möglicherweise wird dasselbe System für diese beide Leistungen, jedoch nicht bzw. nicht alleine für eine Identifikation der Bewegung eingesetzt.

3.4 *Trennung von Detektion und Identifikation*

Bei dem in Abschnitt 3.3 beschriebenen Experiment wurde davon ausgegangen, daß eine Angabe der VP zum gesehenen Reiz unabhängig davon stattfindet, ob die VP zum Einen mehrere Angaben zu dem Reiz machen muß und zum Anderen diese Angaben in einer immer gleichen Reihenfolge gemacht werden müssen. Um etwaige gegenseitige Beeinflussungen der zwei Aufgabenstellungen (Detektion und Identifikation des Bewegungsreizes) auszuschließen, wurden exemplarisch bei vier Reizen - mit hohem (L+M)-Kontrast (Gelb), hohem L-Kontrast (Rot), hohem S-Kontrast (Blau) und hohem M-Kontrast (Grün) - die beiden Aufgaben getrennt, die VPn hatten also in einem Experiment anzugeben, welche Kante des Rechtecks sich bewegt hatte (Detektion), in einem anderen, in welche Richtung sich der Reiz bewegte (Identifikation).

Die beiden Experimente wurden wieder wenigstens zweimal an unterschiedlichen Tagen durchgeführt, die VPn sollten zusätzlich, um Verwirrung zu vermeiden, nur mehrere Experimente einer Aufgabenstellung nacheinander

durchführen, bei einem Wechsel der Aufgabe erst eine Pause einlegen.

Es zeigte sich, daß die VPn anfänglich Probleme hatten, sich darauf zu konzentrieren, nur eine der Antworten zu geben. Vor allem fanden sie es schwierig, bewußt nur auf die Bewegungsrichtung des Reizes zu achten, die oft mehr “erahnt“ wurde nach den Beschreibungen der VP. Nach wenigen Übungsdurchgängen konnten aber stabile Schwellen bestimmt werden. Diese sind in Abb. 3.13 dargestellt; für die Detektion wurde bei jeder Farbe und VP eine höhere Schwelle bestimmt als für die Identifikation der Bewegung, die Reihenfolge der Beantwortung ist demnach nicht ausschlaggebend für die Ergebnisse der Sprungexperimente, auch in diesem Fall, in dem die Richtung der Bewegung zuerst bzw. unabhängig von der sich bewegenden Kante angegeben werden mußte, lagen die Detektionsschwellen im Schnitt 2' bis 5' höher als die der Identifikation der Bewegung.

3.5 Chromatische Kontrastreihe

Sind unterschiedliche System für Identifikation und Detektion einer Bewegung zuständig, ist zu erwarten, daß diese Trennung sich auch in unterschiedlichen Kontrastschwellen niederschlägt. Aus diesem Grund wurden die Kontrastschwellen für beide Aufgaben in der Elongations- und Kontraktionsbedingung exemplarisch bei vier Reizen (Gelb, Rot, Grün, Blau, wie auch in Abschnitt 3.4) bestimmt.

In Abb. 3.14 sind die Kontrastschwellen von fünf VPn, getrennt nach Aufgabe (Detektion oder Identifikation) und Bedingung (Elongation oder Kontraktion) dargestellt. Wie erwartet, sind Detektions- und Identifikationschwellen zu unterscheiden, die zum sicheren Lösen der Detektionsaufgabe nötigen Kontraste sind höher als die zur Identifikation des Reizes benötigten. Elongation und Kontraktion spielen dabei eine offenbar nur geringe Rolle, in der jeweiligen Aufgabe bestehen zwischen wachsenden und kontrahierenden Reizen keine signifikanten Unterschiede. Innerhalb der Detektionsleistungen sind wiederum Differenzen zwischen blauen oder gelben mit höheren Schwellen bzw. roten und grünen Reizen mit niedrigeren Schwellen bei fast allen VPn erkennbar (SL und MP zeigen diese Trennung nur bei Elongation); solche Unterscheidungen sind in der Identifikation bei AP ebenfalls deutlich zu erkennen, MP und SL zeigen in der Elongationsbedingung Tendenzen einer schlechteren Identifikationsleistung bei blauen und gelben Reizen, BD weist lediglich eine ähnliche Tendenz bei gelben Reizen auf. Die Kontrastschwellen

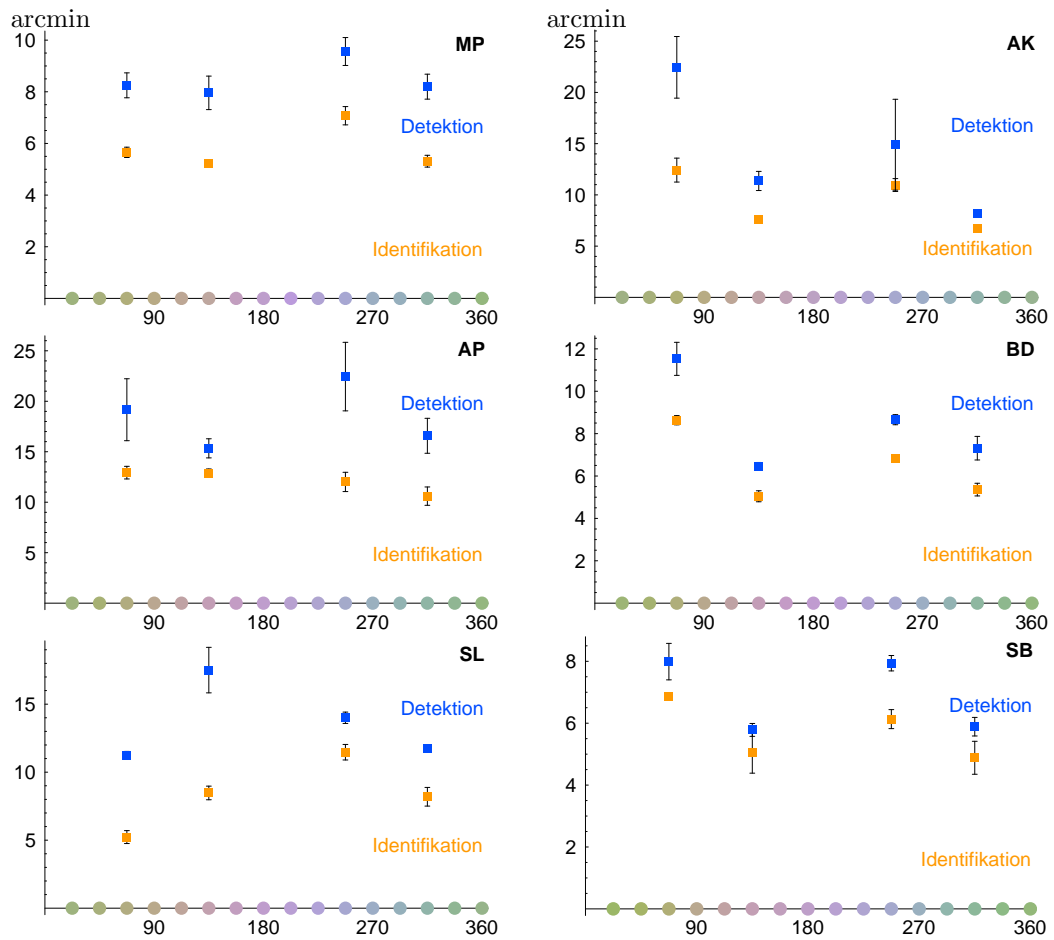


Fig. 3.13: Die Detektions- und Identifikationsschwellen in der Trennungsaufgabe sind mit SEM-Fehlerbalken oben dargestellt; getestet wurden exemplarisch vier Reizfarben: Gelb (67.5°), Rot (135°), Blau (247.5°) und Grün (315°). In jedem Fall lag die Detektions- über der Identifikationsschwelle.

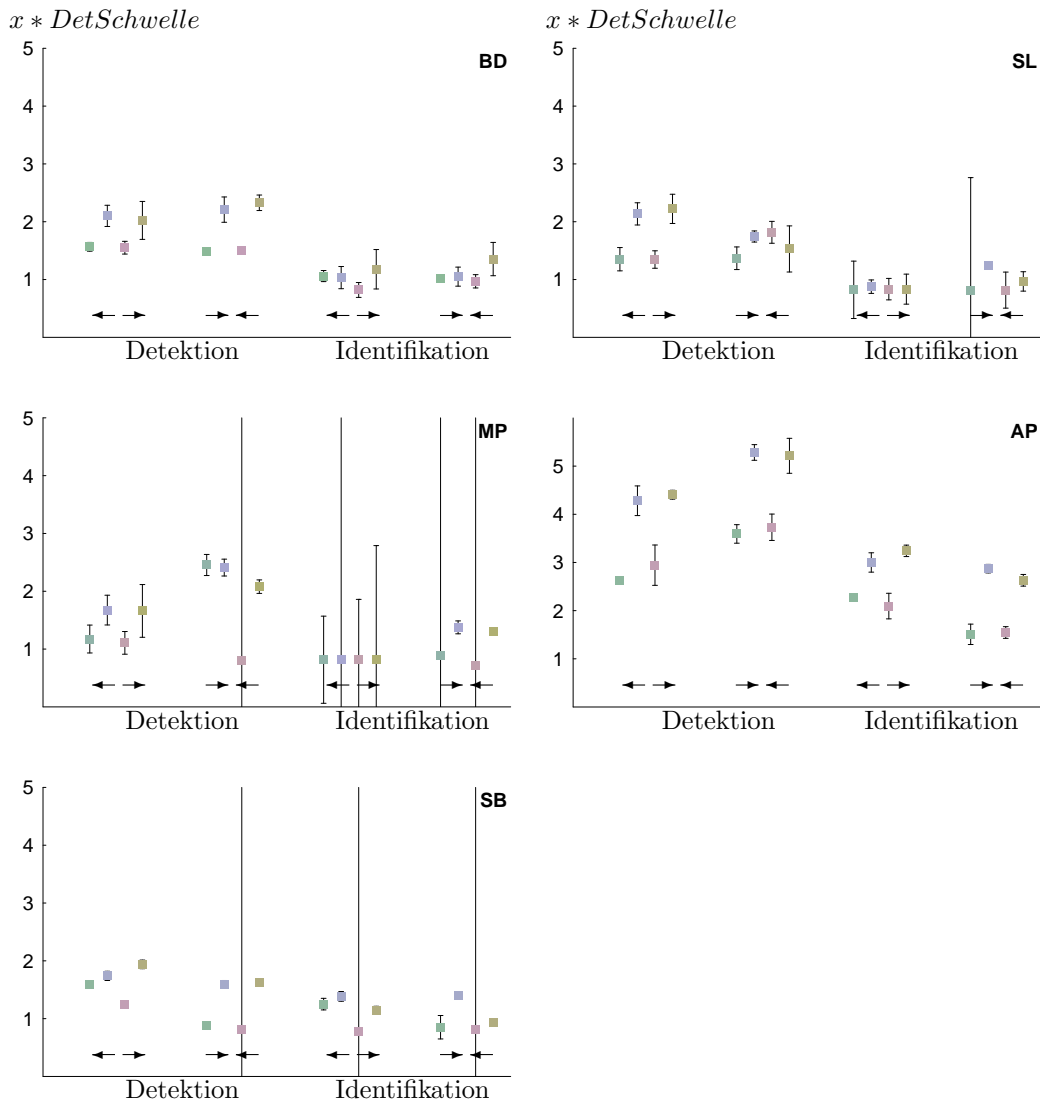


Fig. 3.14: Kontrastschwellen der VPn in der Detektions- bzw. Identifikationsaufgabe als Vielfache der einfachen Detektionsschwelle nach Teufel et al., Elongations- und Kontraktionsbedingung sind durch die schwarzen Pfeile angedeutet, der SEM durch die Fehlerbalken. Gezeigt sind die Schwellen bei vier Reizfarben (entsprechend der Symbolfärbung): Detektionsschwellen liegen dabei immer über den Identifikationsschwellen, Unterschiede zwischen Elongations- und Kontraktionsbedingung sind nicht erkennbar, Reizfarben-abhängig sind die Schwellen allein bei Detektionsaufgaben.

in der Elongations- und Kontraktionsbedingung sind in der Identifikationsaufgabe bei keiner VP signifikant unterscheidbar.

Hohe Fehlerstreuung (MP, SB) wurde durch abrupte Übergänge von annähernd 100% korrekter Antworten auf Zufallsantworten verursacht; bei den entsprechenden VPn hätten schwächere Kontraste zur Ermittlung der Kontrastschwellen angeboten werden müssen.

Über alle VPn gemittelte Ergebnisse, Differenzen von Elongations- und Kontraktionsschwellen bzw. Detektions- und Identifikationsschwellen (siehe Abb. 3.15), machen deutlich, daß die Differenz von Detektion und Identifikation in jedem Fall positiv ist. Es werden in jedem Fall höhere Kontraste benötigt, um die Detektionsaufgabe zu lösen als für die Identifikation, wie auch schon in den Bewegungsexperimenten des stärksten Kontrasts (siehe Abschnitt 3.3) gezeigt werden konnte. Die Differenzen von Elongation und Kontraktion dagegen liegen im Mittel bei 0, es gibt keine signifikanten Unterschiede zwischen Kontrastschwellen der Elongations- und der Kontraktionsbedingung bei blauen und gelben Reizen. Für rote Reize dagegen wurden höhere Elongations- als Kontraktionsschwellen in der Identifikationsaufgabe gemessen, in der Detektionsaufgabe waren höhere Kontraktionsschwellen zu finden: die Differenz von Elongation und Kontraktion ist negativ im Mittel über alle VPn. Grüne Reize zeigen die gegenteilige Auftrennung, dies allerdings eher tendenziell. Differenzen von Detektion und Identifikation sind 3-6mal größer als Differenzen von Elongation und Kontraktion, unabhängig von Reizfarbe und weiteren Bedingungen.

Auch in den Kontrastschwellen findet sich also eine deutliche Trennung von Detektion und Identifikation, die auf getrennte Systeme deutet, die unter isoluminanten Bedingungen beide Bewegungsqualitäten sowohl unabhängig voneinander als auch von On- und Off-Kanälen verarbeiten.

3.6 *Detektion in der Ebene gleicher Helligkeit*

Sowohl bei der Bestimmung von Sprungweiteschwellen als auch von Kontrastschwellen der untersuchten Kantensprünge zeigten sich Abhängigkeiten von der jeweiligen Reizfarbe bzw. den Zapfenkontrasten: hohe L- und M-Kontraste führten zu niedrigen, Reize mit hohem S-Kontrast und geringem L- und M-Kontrast zeigten hohe Schwellen. Dies fiel deutlicher in der Detektionsaufgabe aus, bei der Kontrastschwellenbestimmung war lediglich eine Tendenz in dieser Richtung zu sehen, diese allerdings ebenfalls bei Detekti-

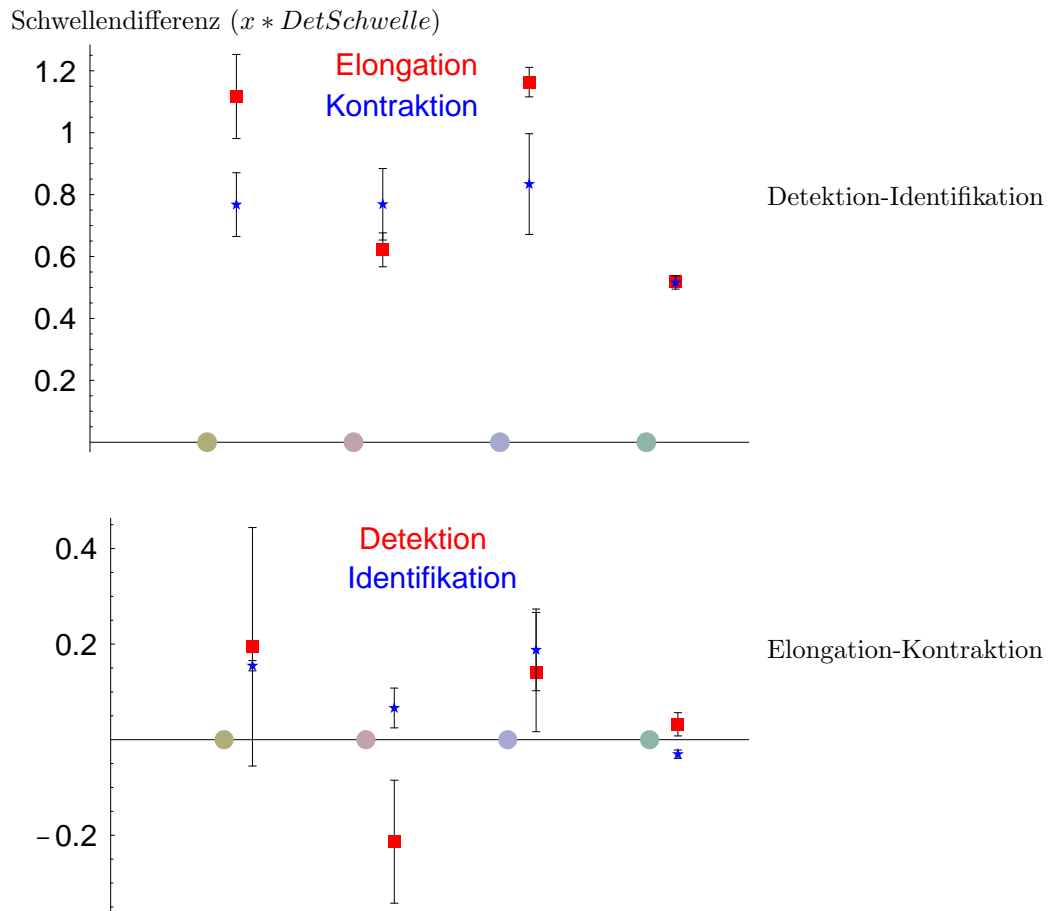


Fig. 3.15: Differenzen von Kontrastschwellen (als Vielfaches der einfachen Detektionsschwelle nach Teufel et al.) bei Detektion und Identifikation bzw. Elongation und Kontraktion, gemittelt über alle VPn; Fehlerbalken zeigen den SEM, die farbigen Kreise die Reizfarbe an.

on, nicht bei Identifikation der Bewegung.

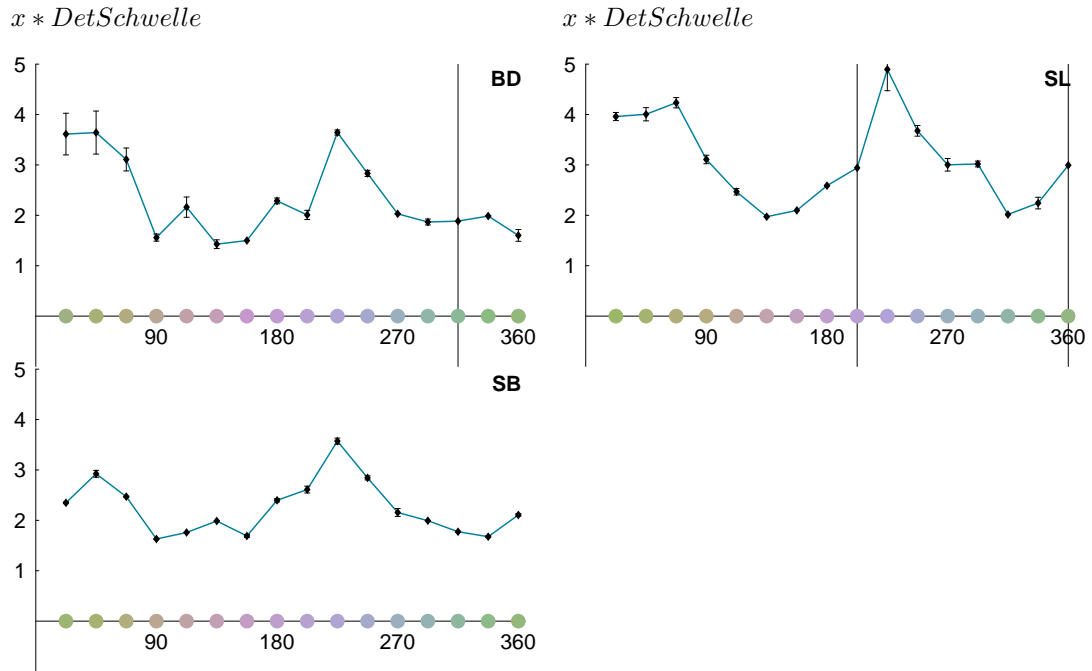


Fig. 3.16: Detektionsschwellen aller VPn; Fehlerbalken zeigen den SEM, die farbigen Kreise die Reizfarbe, der Kontrast ist in Form Vielfacher der einfachen Detektionsschwelle (nach Teufel et al. [43]) angegeben.

Unterschiedliche Schwellen in Abhängigkeit von Reizfarben könnten durch eine unterschiedlich gute Detektierbarkeit erklärt werden: auf Grundlage gemittelter isoluminanter Reize nach Teufel et al. [43] wurden Geraden bestimmt, auf denen flickerphotometrisch isoluminante Punkte für jede VP in dieser Arbeit ermittelt wurden (siehe Abschnitt 2.3.2). Die Reizfarben von Teufel et al. waren von ihm als auf der 5fachen Detektionsschwelle liegend bestimmt, also gleich gut detektierbar (gemittelt über seine VPn). Da die hier gezeigten Experimente auf einem anderen Rechner und Monitor und von anderen VPn (mit Ausnahme von BD) durchgeführt wurden, mußte die Detektierbarkeit der hier eingesetzten Reize erst experimentell bestimmt werden, um Vergleiche zwischen Bewegungs-Kontrastschwellen und Detektionsschwellen ziehen zu können. Im Experiment wurden dazu kleine chromatische, isoluminante Rechtecke links oder rechts eines Fixationspunkts präsentiert (Versuchsbeschreibung siehe Abschnitt 2.3.2) und anschließend

maskiert, um lediglich Schwellen für den Onset des Reizes zu bestimmen; die VPn sollte im 2AFC-Verfahren angeben, auf welcher Seite der Reiz zu sehen war.

Abb. 3.16 zeigt die bestimmten Kontrastschwellen für sämtliche VPn als Abstand vom Weißpunkt (als Vielfaches von der Detektionsschwelle nach Teufel et al. [43]). In diesem Experiment wurden erhöhte Detektionsschwellen in Abhängigkeit von den Zapfenkontrasten gefunden: bei niedrigem L- und M-Zapfenkontrast und gleichzeitig hohem S-Zapfenkontrast ist der Reiz schwieriger zu detektieren als in den anderen Fällen; hier ist also, vereinfacht ausgedrückt, die Aufgabe mit gelben oder blauen Reizen schwieriger zu lösen als mit roten und grünen, wie auch in den Sprungexperimenten. Die unterschiedliche Detektionsleistung könnte eine Erklärung für die unterschiedlich hohen Bewegungsschwellen sein; da die Detektion mit einer Maske durchgeführt wurde, also nur der Beginn des Reizes und entsprechend die On-Kanäle betrachtet wurden, sollte sich eine Übereinstimmung zu den Bewegungsschwellen vor allem in der Elongationsbedingung finden. Interessanterweise stimmen aber die Schwellenverläufe von Detektion und Bewegungsdetektion überein, unabhängig von Kontraktion oder Elongation in der letzteren Aufgabe, besonders deutlich im Vergleich mit den Bewegungskontrastschwellen zu sehen, bei denen sich in der Detektionsaufgabe eine Auftrennung in höhere Schwellen für blaue und gelbe und niedrigere Schwellen bei roten oder grünen Reizen zeigt.

Das obere Bild in Abb. 3.17 zeigt das Verhältnis der M- und L-Zapfenkontraste: die hier gemessenen Werte deuten auf eine ähnliche Abhängigkeit der Schwelle vom L- wie vom M-Zapfenkontrast hin; allgemein werden höhere L- und M-Kontraste benötigt, um die Reize sicher detektieren zu können, als dies in der Arbeit von Teufel et al. der Fall war. Auf mögliche Gründe hierfür wird in der Diskussion näher eingegangen werden.

In der unteren Graphik wurde die Summe von L- und M-Zapfenkontrasten gegen den S-Zapfenkontrast aufgetragen; die Abhängigkeit vom S-Kontrastanteil ist hier erhöht zu Teufels Detektionsellipse. Je größer die S-Zapfeninformation ist, desto mehr müssen auch die L- bzw. M-Zapfen erregt werden, damit der Reiz sicher detektiert werden kann. Die niedrigsten Schwellenwerte werden entsprechend bei Reizen hohem L+M-Kontrasts, aber niedrigen S-Kontrasts gefunden (siehe auch Abb. 3.16).

Zwecks Vergleich der Detektions- und Bewegungskontrastschwellen wurden die Verhältnisse von Sprung- zu Detektionsschwellenkontrasten über drei VPn (BD, SB, SL) gemittelt und in Abb. 3.18 dargestellt. Bewegungsschwel-

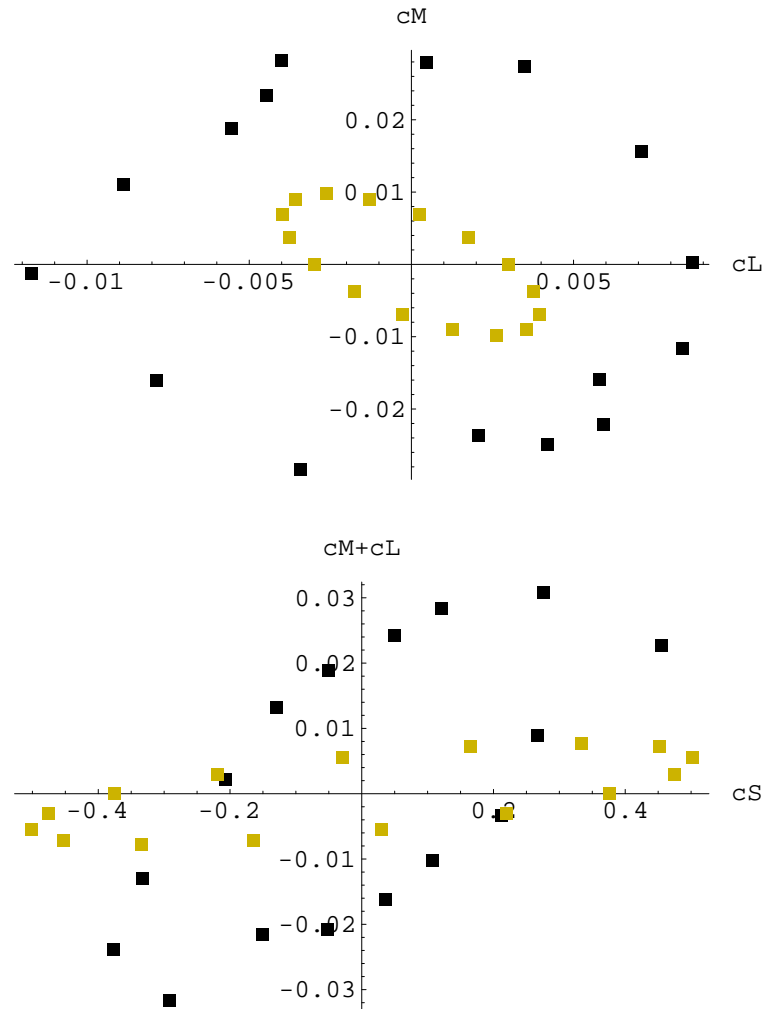


Fig. 3.17: Gemittelte Zapfenkontraste der Detektionsschwellen der drei VPn (BD, SB, SL) im Vergleich zur einfachen Detektionsschwelle nach Teufel et al. Im oberen Bild ist der M-Zapfenkontrast gegen den L-Zapfenkontrast aufgetragen (gelb: Daten von Teufel, schwarz: gemitteltes Ergebnis dieser Arbeit), das untere Bild zeigt die Summe der L- und M-Zapfenkontraste gegen S-Zapfenkontrast im Mittel über alle Daten.

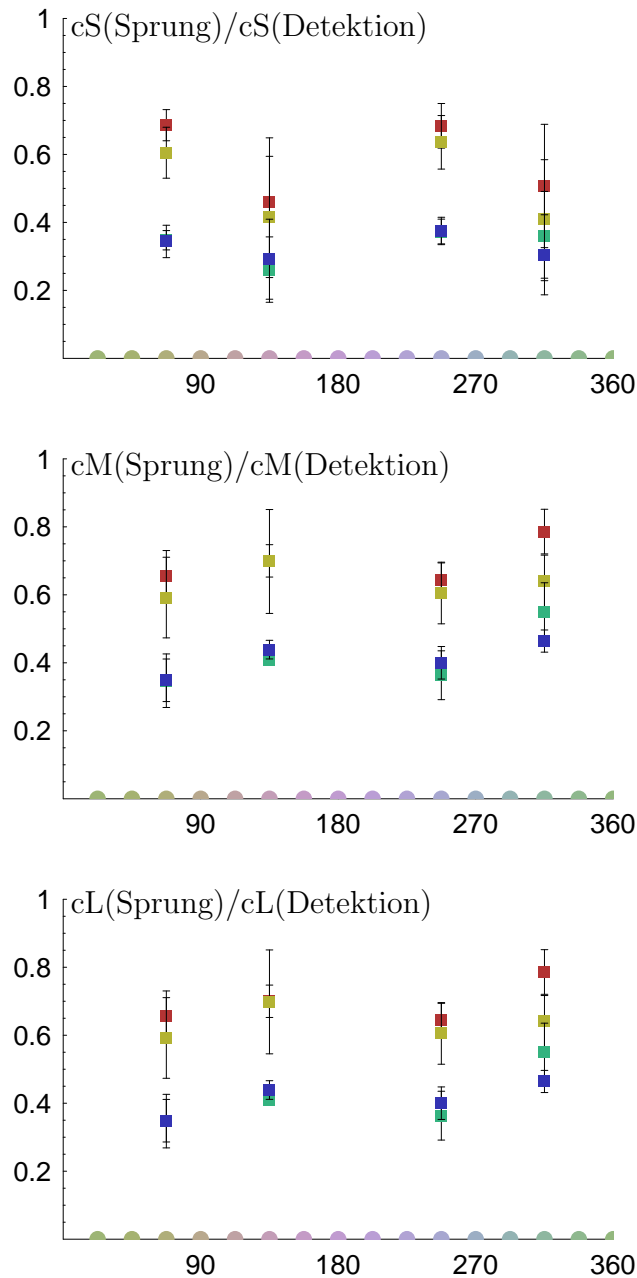


Fig. 3.18: Bestimmt wurde das Verhältnis von Detektionsschwellenkontrast und Bewegungsschwellenkontrast, jeweils für S-, M- und L-Zapfen. Der Mittelwert des Verhältnisses über die drei VPn BD, SB, und SL ist dargestellt für Detektion (Rot: Elongation, Gelb: Kontraktion) und Identifikation (Grün: Elongation, Blau: Kontraktion). Aufgetragen sind die Verhältnisse gegen die Reizfarbe in [°].

len liegen immer unter den Detektionsschwellen, Identifikationsschwellen haben einen durchschnittlichen Kontrast von 40% der Detektionsschwellen, bei Bewegungsdetektion liegt dieser Wert bei 60% bis 80% des Detektionskontrasts bei L- und M-Zapfenkontrast, beim S-Zapfenkontrast finden sich 40% bis 50% bei roten und grünen Reizen. Bestätigt wird durch diese Darstellung somit auch die Trennung zwischen Detektion (rot/gelb) und Identifikation von Bewegung (grün/blau); bei dem grünen Reiz ist sie allerdings nicht signifikant, der S-Zapfenkontrast der Schwelle des roten Reizes ist im Mittel über die drei VPn ebenfalls nicht signifikant unterschiedlich zwischen Detektion und Identifikation.

Differenzen zwischen Elongation und Kontraktion sind in keinem Fall signifikant.

4. DISKUSSION

4.1 *Flickerphotometrie*

Die Feinstruktur der Retina ist seit der Diskussion um Gegenfarben-Theorie (Hering) und Trichromatizität (Young und Helmholtz) im 19. Jahrhundert Gegenstand vielfältigster Untersuchungen gewesen. Beide Theorien wurden durch Beobachtung der menschlichen Farbwahrnehmung gestützt: Nachbilder, die in der Gegenfarbe des vorher gesehenen Bildes wahrgenommen werden, sprechen für Herings Ansatz, Farbmischexperimente¹ dagegen für die Ideen von Young und Helmholtz. Bestätigt werden konnten beide Theorien erst sehr viel später: es wurden drei Farbrezeptortypen (Trichromatizität) gefunden, die für kurzwelliges (=short, S-Zapfen), mittelwelliges (=middle, M-Zapfen) und langwelliges (=long, L-Zapfen) Licht am empfindlichsten sind; nachgeschaltet fand man Neurone, die opponente Kanäle (Gegenfarben) für die Farbpaare Rot-Grün und Blau-Gelb bilden.

Zellbiologisch können bisher nur S-Zapfen eindeutig identifiziert werden (siehe Ahnelt et al. [1], Williams et al. [52]). L- und M-Zapfen unterscheiden sich in dem Proteinanteil (Opsin) ihres Farbpigments, sie sind also genetisch verschieden und lassen mittels mRNA-Analysen Aussagen über Anteile von L- und M-Zapfen in einer Retina zu [19]. Durch ihre ansonsten hohe Ähnlichkeit sind diese beiden Rezeptortypen aber bisher nicht durch Markierung unterscheidbar.

Um die Verteilung der Zapfentypen in der Retina erforschen zu können und dadurch besser zu verstehen, wie Farbsehen “funktioniert“, sind daher indirekte Methoden notwendig, die zum Beispiel die Sensitivität der L- und M-Zapfen für Licht unterschiedlicher Wellenlängen ausnutzen.

Rushton et al. [39] führten beispielsweise Fundusreflectometrische Untersuchungen durch: wenn Licht unterschiedlicher Wellenlängen von verschiedenen

¹ Zur Herstellung jeder beliebigen Farbe wird ein Satz aus Licht nur drei verschiedener Wellenlängen benötigt.

Zapfen absorbiert wird, ist auch das Spektrum des reflektierten Lichts der drei Zapfentypen unterschiedlich; Roorda et al. [38] bleichten, auf Rushtons Arbeit aufbauend, einzelne Zapfentypen mit Licht bestimmter Wellenlängen und verglichen Absorptionsbilder miteinander, um auf die Verteilung der Rezeptorzellen schließen zu können. Estevez et al. [13] verbesserten, ebenfalls auf der Arbeit von Rushton et al. basierend, die “silent substitution“-Methode, mit der Reize bestimmt werden können, die gezielt nur einen Zapfentyp ansprechen.

Psychophysisch wurden zur Untersuchung der Zapfenverteilung verschiedene Phänomene genutzt: so hängt die Aktivierung unterschiedlicher Rezeptoren durch einen kleinen monochromatischen Reiz von dem Ort der Reizung und der räumlichen Verteilung der Farbrezeptoren in der Retina ab; dies wirkt sich bei der Messung von Auflösungs-schwellen aus (Kelly et al. [26], Vimal et al. [46], Cicerone et al. [9]). Das Helligkeitsverarbeitende System wird durch Signale der erregten Zapfen aktiviert, die Helligkeitswahrnehmung ist abhängig von den prozentualen Anteilen der Rezeptoren in der Retina; Helligkeitsminimierende Techniken (“minimial-distinct motion“, Flickerfusion) nutzen dies aus (Dobkins et al. [11], Teufel et al. [43]).

Die verschiedenen Ansätze liefern ähnliche Aussagen über die Struktur der Primaten-Retina: bei normalsichtigen Menschen sind ungefähr 7% der Farbrezeptoren S-Zapfen, L-Zapfen sind stärker vertreten als M-Zapfen. Bei Makaken sind L- und M-Zapfen dagegen ungefähr gleich häufig, sie treten in einem Zahlenverhältnis von durchschnittlich 1:1 auf, bei Menschen variieren die publizierten Werte von 1:1 bis 3:1; die individuelle Variabilität dieses Zahlenverhältnisses ist sowohl bei Makaken als auch bei Menschen sehr hoch.

In dieser Arbeit wurde das Bewegungssehen chromatischer Reize ohne Helligkeitskontrast untersucht; dementsprechend mußte ein Satz isoluminanter Farben für jede VP gefunden werden. Diese Farben wurden mittels heterochromatischer Flickerphotometrie ermittelt: eine Fläche wird mit einer Frequenz von 15 Hz abwechselnd farbig oder mit dem Hintergrundweiß präsentiert; das Helligkeitsverarbeitende System hat eine hohe zeitliche Auflösung, es kann 15 Bilder pro Sekunde leicht unterscheiden, dadurch flickert das Bild. Wird der Helligkeitskontrast minimiert, wird nur noch das Farbverarbeitende System durch den Reiz aktiviert; dieses hat ein geringes zeitliches Auflösungsvermögen und unterscheidet nicht zwischen Einzelbildern dieser Frequenz: das Bild erscheint flickerfrei. Durch Modulation der Rot-, Grün- und Blau-Anteile der Reizfarbe wird individuell der Flickerfusionspunkt eingestellt, i.e. der Farbpunkt im Zapfenerregungs-Raum, an dem der Flickereindruck

minimiert ist. Zwischen Reizfarbe und Hintergrundweiß wird also kein Helligkeitsunterschied wahrgenommen, der Flickerfusionspunkt ist isoluminant im Vergleich zum Hintergrundweiß. Isoluminanz wird durch die Zapfenverteilung in der Retina bestimmt: alle drei Zapfentypen tragen entsprechend ihrer Häufigkeit zur Helligkeitswahrnehmung bei. Durch heterochromatische Flickerphotometrie kann daher indirekt die Verteilung der drei Zapfentypen in der menschlichen Retina bestimmt werden.

Die Anteile von L- und M-Zapfen in der Retina (im Folgenden als “L/M-Quotient“ bezeichnet) wurden bei 6 VPn und 23 Praktikanten flickerphotometrisch ermittelt.

Es zeigte sich eine hohe Variabilität der individuellen L/M-Quotienten (1.36 bis 6.6), die konsistent mit den Daten früherer Arbeiten ist (L/M-Quotienten von 0.3 bis 10); die hier präsentierten Daten weichen im Mittelwert (3.11 ± 0.29) geringfügig von den Literaturdaten (mittlere L/M-Quotienten zwischen 1 und 3) ab. Dies kann zum Einen darauf zurückzuführen sein, daß die hier beschriebenen Experimente mit einer höheren Leuchtdichte (40 cd/m^2) durchgeführt wurden als in den früheren Arbeiten: bei dieser Helligkeit sollte das Stäbchensystem weitestgehend inaktiv sein, das Flickern wird also nicht durch Stäbchen-Helligkeitssehen beeinflusst, der isoluminante Punkt spiegelt demnach tatsächlich reine Zapfenaktivitäten wider. Möglicherweise variiert allerdings auch der indirekt gemessene L/M-Quotient mit der Helligkeit der angebotenen Reize. Die Zuverlässigkeit der psychophysischen Methoden wurde mehrfach überprüft durch indirekte Messungen der Zapfenverhältnisse mittels ERG oder Microspectrophotometrie und auch direkt unter Verwendung adaptiver Optik [38]. Da die verschiedenen Messungen unter sehr unterschiedlichen (Luminanz-) Bedingungen durchgeführt wurden und trotzdem zu vergleichbaren Ergebnissen führten, kann davon ausgegangen werden, daß die hier vorgestellten Experimente nicht auf Schwankungen der Flickerfusionspunkte in Abhängigkeit von der Helligkeit beruhen.

Die meisten psychophysischen Daten zum L/M-Quotienten beruhen auf Experimenten mit Rot-Grün-Reizen, deren relative Helligkeit variiert wurde; hier wurde dagegen die Aktivität aller drei Zapfentypen moduliert. Teufel et al. [43] zeigten, daß S-Zapfen einen kleinen, negativen Beitrag zur Helligkeitsinformation liefern. Sie dürfen bei der Bestimmung isoluminanter Ebenen nicht vernachlässigt werden; deshalb sind Reize, die lediglich die Aktivität der L- oder M-Zapfen modulieren, notwendig weniger genau als die hier eingesetzten: S-Zapfenstimulation beeinflusst die L- und M-Faktoren der isoluminanten Ebene.

In diesen Experimenten wurden abwechselnd ein farbiges und ein weißes Quadrat präsentiert; die Frequenz betrug 15 Hz. Bei diesem Wert (im Bereich von 12 bis 20 Hz) kann nach Kelly et al. [27] nur noch das Helligkeitsverarbeitende System jedes Einzelbild unterscheiden, ohne Luminanzkontrast bricht der Flickereindruck zusammen.

Die Bedingungen der Flickerexperimente sind demnach ähnlich wie die anderer Gruppen.

Es wurden isoluminante Ebenen, die bei mehreren Kontraststufen gemessen wurden, miteinander und mit der gemittelten isoluminanten Ebene von Teufel et al. [43] verglichen; es zeigte sich, daß die Beschreibung isoluminanter Farbkoordinaten im SML-Zapfenraum mindestens bis zur 5-fachen Detektionsschwelle durch eine Ebenengleichung erfolgen kann. Bei höheren Kontrasten werden Abweichungen von dieser Ebene gefunden: die isoluminante Fläche krümmt sich in L- und M-Richtung mit gegensätzlichem Vorzeichen. Wie sich die isoluminante Fläche bei noch höheren Kontrasten verhält, sollte durch weitere Experimente geklärt werden; diese Information könnte wesentlich zum besseren Verständnis des Farbsehens im Allgemeinen und zur Beschreibung der Geometrie des Farbraums beim Menschen beitragen².

Aus den hier ermittelten Daten ergeben sich bisher nicht beschriebene Unterschiede zwischen L/M-Quotienten männlicher und weiblicher VPn: weibliche VPn zeigen eine zweifach höhere Varianz als männliche VPn, sie weisen zwei Populationen auf mit mittlerem L/M-Quotienten von 3.8 ± 0.55 , die L/M-Quotienten der Männer bilden dagegen eine Population mit einem Mittelwert von nur 2.55 ± 0.21 (siehe Abb. 3.1) .

Welche Faktoren für die Verteilung der L- und M-Zapfen verantwortlich sind, ist bislang ungeklärt; die hier gezeigten Unterschiede zwischen Männern und Frauen lassen sich möglicherweise auf genetische Faktoren zurückführen. Da sämtliche VPn farbnormal waren und man zudem Farbsehanomalien vor allem bei Männern³ und entsprechend auch nur eine Auftrennung der männlichen L/M-Population erwarten würde, liegen hier wahrscheinlich keine Variationen in der Empfindlichkeit der Rezeptoren (auf Pigmentebene) vor,

² Die bekannten Farbräume stellen die Annäherung an einen "standard observer" dar; deutlich verbessert gegenüber älteren Farbräumen wie dem CIE1931 z.B., gerade im blauen Bereich des Spektrums sind entsprechend neuere Farbräume wie der LAB-Raum, die sich stärker auf psychophysisch gewonnene Erkenntnisse stützen [25].

³ Die Farbpigmente der L- und M-Zapfen sind X-chromosomal codiert; entsprechend kommen Rot/Grün-Farbsehstörungen fast nur bei Männern vor, die eine Mutation nicht durch ein zweites X-Chromosom kompensieren können [35].

sondern tatsächlich unterschiedliche Zahlen von L- und M-Zapfen in der Retina.

Frauen können als heterozygote Träger eines mutanten Farbrezeptorgens Tetrachromaten sein; dies dürfte aber nur etwa 15% aller Frauen betreffen, in unseren Daten zeigen sich dagegen zwei gleichstarke Populationen (siehe Abb. 3.1), die vermutlich nicht als Folge von Tetrachromasie erklärt werden können⁴. Um dies tatsächlich ausschließen zu können, sollte die Genetik der weiblichen VPn beider Gruppen untersucht werden.

Die Bildung von zwei distinkten Gruppen kleiner und großer L/M-Quotienten nur bei Frauen läßt daher vermuten, daß die Zahlenverhältnisse von L- und M-Zapfen genetisch vorbestimmt und X-chromosomal codiert sind.

Hendrickson et al. [21] untersuchten die pränatale Entwicklung von Retinae (bei Makaken) und fanden foveale Synapsen noch vor Expression Zapfenspezifischer Opsine; möglicherweise wird also die Zapfendifferenzierung durch postsynaptische Signale induziert. Es könnten demnach beim Menschen genetische Faktoren vorliegen, die bestimmten Bipolarzellen (L) eine schnellere Synapsenbildung als anderen (M) ermöglichen und somit höhere L/M-Quotienten verursachen.

Bisher ist nicht bekannt, welchen Einfluß der L/M-Quotient auf die Wahrnehmung hat; die Empfindlichkeit für Licht mit Wellenlängen von 550 bis 660 nm wird durch diesen Quotienten nach Jacobs et al. [23] kaum beeinflusst, auch die Farbwahrnehmung scheint relativ unberührt davon zu sein (vgl. Dobkins et al. [11], Wesner et al. [51]).

In dieser Arbeit wurde die Farb-Perzeption durch VPn unterschiedlicher L/M-Quotienten nicht betrachtet, VPn mit hohem L/M-Quotienten berichteten allerdings mehrfach, sie fühlten sich von den Reizfarben in den Sprungexperimenten geblendet.

Die VPn schienen keine Probleme mit den Farben des Flickerexperiments zu haben, auf die sie während des Experiments beliebig lange adaptieren konnten; da aber die kurzen (2*500 ms) Bewegungsreiz-Präsentationen zum Blendeindruck führten, kann vermutet werden, daß die Helligkeitsadaptation bei den VPn mit hohem L/M-Quotienten verringert oder verlangsamt ist.

Über eventuelle Korrelationen zwischen Farbwahrnehmung bzw. Helligkeitswahrnehmung und L/M-Quotient könnten Adaptationsexperimente (vgl. Rin-

⁴ Die Wirkung von Tetrachromasie auf die Wahrnehmung ist zudem bisher kaum geklärt; es sind lediglich schwache Formen dieses Phänotyps bekannt, bei denen der vierte Zapfen kein eigenständiges Farbsignal über eigene Bahnen geben kann [32][24].

ner et al. [37]) mit den erflickerten isoluminanten Farben Aufschluß geben; liegt eine veränderte Adaptationsleistung je nach L/M-Quotient vor, sollte sich eine Wahrnehmungsänderung über eine geringere Zeitdauer bei niedrigem L/M-Verhältnis einstellen als bei hohem.

4.2 Bewegungssehen

Bewegung ist eine überlebensrelevante Information; noch die einfachsten Sehsysteme können Bewegungsinformation verarbeiten. Bewegung in der Umwelt informiert über Fremdbewegung (Fressfeinde oder Beute), Eigenbewegung (und so z.B. über die Notwendigkeit von Haltungs-Korrekturen), sie ermöglicht Tiefenbestimmungen (Bewegungsparallaxe) und Abschätzung von Objektgrößen.

Erste Versuche, Bewegungswahrnehmung zu erforschen, gehen auf Exner zurück, der 1875 Scheinbewegungen beschrieb: blitzt rasch nach dem Verschwinden eines Punktes an einer anderen Position ein weiterer Punkt auf, wird dies als Bewegung des ersten Punktes von seiner Position zu der des zweiten wahrgenommen.

Wertheimer [50] führte 1912 weitere Versuche zu Scheinbewegungen mit dem Stroboskop durch; er folgerte aus diesen Experimenten, daß Scheinbewegungen und reale Objektbewegungen vom selben Mechanismus verarbeitet und daher als gleichwertige Bewegungen wahrgenommen werden. In der Folge wurden weitere Bewegungsmuster entwickelt zur Untersuchung der Bewegungswahrnehmung: Zufallspunkt-Kinematogramme ("Random dot"-Muster), bewegte Streifenmuster ("Gratings") und Objektbewegungen bzw. Kantensprünge.

Der Einfluß von der Farbe eines Reizes auf die Wahrnehmung seiner Bewegung ist weitgehend ungeklärt.

Nakayama [33] schloß 1985 aus Experimenten von Ramachandran et al. [36] und Cavanagh et al. [5], daß der chromatische Beitrag zum Bewegungssystem relativ zu dem luminanten Beitrag zumindest sehr schwach ist, wenn überhaupt vorhanden.

Daß farbsensitive Bewegungsmechanismen doch vorhanden sein müssen, wurde wenig später von mehreren Gruppen gefunden (siehe Gorea et al. [17], Pappathomas et al. [34], Chichilnisky et al. [8], Stromeyer et al. [42]); strittig ist allerdings immer noch, ob isoluminante und achromatische Bewegungsreize durch denselben Mechanismus verarbeitet werden oder ob getrennte Kanäle

hierfür bestehen.

Das wichtigste Bewegungsverarbeitende Cortex-Areal ist die Area MT; die Hinweise auf eine Beteiligung dieses Areals an der Wahrnehmung isoluminanter Bewegungsreize sind widersprüchlich: Gegenfurtner et al. [15] berichteten von geringerer Sensitivität von MT-Neuronen gegenüber isoluminanten, chromatischen Reizen, als man aus psychophysischen Experimenten erwarten würde, MT wäre demnach zumindest nicht allein verantwortlich für die Bewegungswahrnehmung isoluminanter Reize. Thiele et al. [45] dagegen fanden Hinweise darauf, daß die Area MT sowohl für die Wahrnehmung luminanter als auch isoluminanter Stimuli verantwortlich sein könnte⁵.

Untersuchungen an cortical Farbenblinden von Cavanagh et al. [6] zeigten, daß wahrscheinlich direkte Verbindungen von der Retina zu höheren Bewegungszentren bestehen (vgl. Beckers et al. [3]); die bekannten Wege (über das primäre visuelle Areal V1) konnten durch die Läsionen der Patienten ausgeschlossen werden.

In der Literatur sind also widersprüchliche Vermutungen zu finden; offen bleibt, ob isoluminante Reize über eigene Bahnen verarbeitet werden und in welchen Gehirnregionen sich die entsprechenden Verarbeitungszentren befinden.

In dieser Arbeit wurde untersucht, ob Bewegungswahrnehmung unter isoluminanten Bedingungen grundsätzlich andere Merkmale aufweist als unter achromatischen Bedingungen. Eingesetzt wurden flickerphotometrisch ermittelte isoluminante Farben, die auch dem "minimal distinct border"-Kriterium für Isoluminanz genügten.

Bisherige Arbeiten beruhen auf Untersuchungen von bewegten Streifenmustern; die Struktur dieses Reizes läßt nur die Untersuchung der Richtungswahrnehmung zu. Hier wurden dagegen Identifikation (Richtung der Bewegung) und Detektion (wo fand die Bewegung statt) eines Bewegungsreizes getrennt betrachtet: es wurde ein Rechteck mit einer "springenden" Kante präsentiert; die VPn mußten angeben, welche der Kanten sich bewegt hatte (Detektion) und in welche Richtung die Bewegung ging (Identifikation).

Wehrhahn et al. [48] zeigten 1992, daß über On- und Off-Kanäle Bewegungsinformation separat verarbeitet wird. Der hier verwendete Reiz ermöglichte eine Unterscheidung zwischen On- und Off-Bahn-Stimulation (Elongation vs. Kontraktion); diese Unterscheidung war in bisherigen Experimenten so nicht

⁵ Diese neuen Evidenzen widersprechen der älteren These von Thiele et al. [44], daß keine Trennung von isoluminanter und achromatischer Bewegungsverarbeitung vorliegt.

möglich.

Die hier präsentierten Daten können demnach neue Aspekte des Bewegungssehens unter isoluminanten Bedingungen, auch im Vergleich zu achromatischen Reizen, aufzeigen.

Bei allen VPn wurden niedrigere Schwellen bei isoluminanten, chromatischen Bewegungsreizen für Identifikation als für Detektion gefunden, wie in Abb. 3.6 zu sehen ist. Dieser Befund steht im Gegensatz zu den Ergebnissen im achromatischen Sprungexperiment (siehe Abb. 3.5), in dem die VPn bei beiden Aufgaben meistens gleiche Schwellen zeigten; bei unterschiedlichen Schwellen wurden in der achromatischen Bedingung fast immer höhere Identifikations- als Detektionsschwellen gefunden.

Die Schwellen-Differenzen zwischen Detektion und Identifikation bewegten sich bei den chromatischen isoluminanten Reizen in Bereichen von 2' bis 5', bei den achromatischen Sprüngen wurden Differenzen von 0.5' nie überschritten.

Diese Unterschiede zwischen achromatischen einerseits und chromatisch-isoluminanten Bewegungsschwellen andererseits legen nahe, daß chromatische Information vom Bewegungssystem anders verarbeitet wird als Luminanzinformation. Möglicherweise ist das Verhältnis Detektion-Identifikation auch bei achromatischen Bewegungen schwächerer Kontraste umgekehrt; durch entsprechende Experimente sollte untersucht werden, ob bei sehr geringem Luminanzkontrast ein zweites Bewegungssystem zum Tragen kommt, das chromatische Kontraste nutzen kann.

Zur Absicherung, daß die Schwellendifferenzen von Identifikation und Detektion keine Artefakte aufgrund des Versuchsaufbaus darstellen, wurden exemplarisch für vier Reizfarben (Gelb, Rot, Blau, Grün) die Aufgaben getrennt voneinander wiederholt: in einem Experiment mußten die VPn nur die Bewegungsrichtung, in einem anderen nur den Ort der Bewegung (welche Kante?) angeben. Es ergaben sich auch hier deutliche Unterschiede zwischen Identifikations- und Detektionsaufgabe, für letztere wurden in jedem Fall signifikant höhere Schwellen bestimmt (siehe Abb. 3.13). Die Reihenfolge der Aufgabenstellung ist demnach nicht verantwortlich für dieses Ergebnis.

Unter isoluminanten Bedingungen konnte eine deutliche Trennung der On- und Off-Kanäle gefunden werden: On-Kanäle zeigen nur geringe und oft nicht signifikante Unterschiede zwischen Detektion und Identifikation, in der Kontraktionsbedingung (Off-Kanal) dagegen werden hohe Differenzwerte von Detektions- und Identifikationsschwellen gefunden.

Hohe On-Detektionsschwellen korrelieren in einzelnen Fällen mit hohem S-

Zapfenkontrast (MP, SB), die entsprechenden Identifikationsschwellen sind nicht oder kaum erhöht. Erhöhte Off-Detektionsschwellen korrelierten in fast jedem Fall mit hohem S-Zapfenkontrast (und niedrigem L- und M-Zapfenkontrast), die entsprechenden Identifikationsschwellen waren schwach erhöht.

Bewegungssehen unter isoluminanten Bedingungen zeigt demnach kaum Unterschiede zwischen Identifikation und Detektion in der Elongationsbedingung, in der Kontraktionsbedingung dagegen wurden hohe Schwellendifferenzen zwischen beiden Aufgabenstellungen festgestellt. Es fand sich also eine Faszilitation der Identifikation von Bewegung über Off-Bahnstimulation.

Die Schwellenverläufe bei chromatischen Sprungreizen (siehe Abb. 3.10 und Abb.3.12) zeigten eine Abhängigkeit von der Stärke der L- und M-Zapfen-Aktivierung: relativ zum S-Zapfenkontrast hohe L- und M-Zapfenkontraste führten zu niedrigen Schwellen, relativ zum S-Zapfenkontrast niedrige L- und M-Zapfenkontraste führten zu stark erhöhten Schwellen. Dieses Verhältnis war stärker bei der Detektions- als in der Identifikationsaufgabe ausgeprägt und deutlicher bei kontrahierenden Bewegungen als in der Elongationsbedingung.

McKeefry [30] konnte zeigen, daß die Kontrastsensitivität des S-Zapfen-Kanals gleich der des L-M-Kanals ist, nur findet bei Reizen mit L- und M-Zapfenkontrast immer auch eine gleichzeitige Aktivierung des magnozellulären Systems statt; völlig isoluminante Punkte sind bei diesen Reizen nicht zu finden. Die Restaktivierung des Magno-Systems führt zu niedrigeren Schwellen für Reize mit hohem L- oder M-Kontrast, wie sie auch hier bei den Kantensprungexperimenten gefunden wurden; dies entspricht nach McKeefry aber keiner höheren Kontrastsensitivität dieser Zapfensysteme im Vergleich zu der des S-Zapfensystems.

Durch die geringe Aktivität des Magnozellulären Systems bei Isoluminanz kann auch die hier gefundene Auftrennung der Kontrastschwellen für Bewegungsreize verstanden werden: in der Detektionsaufgabe wurden immer höhere Kontrastschwellen gefunden als in der Identifikationsaufgabe, allerdings konnte bei roten und grünen Reizen leichter angegeben werden, welche der Kanten sich bewegt hatte, als dies bei blauen oder gelben Reizen der Fall war. Durch den Beitrag des magnozellulären Systems zu der Bewegungswahrnehmung bei isoluminanten Reizen mit hohem L- oder M-Zapfenkontrast war die Detektionsaufgabe bei schwächeren Reizen lösbar, als es mit hohem S-Zapfenkontrast und niedrigem L- und M- Zapfenkontrast möglich war.

Bei der Kontrastschwellen-Bestimmung zeigte sich die Trennung zwischen Detektion und Identifikation von chromatischer Bewegung: die Bewegungs-

richtung ist immer mit niedrigeren Kontrasten wahrzunehmen als der Ort der Bewegung.

In der Detektionsaufgabe zeigt sich eine Abhängigkeit von hohen L- und M-Zapfenkontrasten; die gefundene Detektionsleistung könnte also durch Stimulierung des Helligkeitsverarbeitenden Systems erklärt werden, wie sie bei Reizen mit hohem L- und M-Kontrast auch bei Isoluminanz zu erwarten ist. Diese Auftrennung ist ausgeprägter in der Elongations- als in der Kontraktionsbedingung zu finden.

In der Identifikationsaufgabe findet sich keine ähnliche Auftrennung über alle VPn; Elongation und Kontraktion sind nicht unterschiedlich, Farbabhängigkeiten der Kontrastschwellen sind bei AP in beiden Bedingungen zu finden, MP zeigt lediglich schwache Tendenzen dafür in der Kontraktionsbedingung. Detektion und Identifikation von isoluminanten Bewegungen werden demnach von unterschiedlichen Mechanismen verarbeitet: für die Identifikation wurden immer niedrigere Schwellen bestimmt als für die Detektion, sowohl bei Sprungweite-Schwellen als auch bei Kontrastschwellen; Detektion ist in stärkerem Maße als Identifikation von L- und M-Zapfenkontrasten abhängig, für diese Leistung könnte also eine Resthelligkeit verantwortlich sein. Dafür sprechen Schwellendifferenzen von Elongations- und Kontraktionsbedingung (siehe Abb. 3.8): Identifikationsschwellen der beiden Bedingungen sind fast identisch, Detektionsschwellen beider Bedingungen unterscheiden sich dagegen drastisch bei gelben und blauen Reizen, also hohem S-Zapfenkontrast und niedriger Resthelligkeit.

Daher ist anzunehmen, daß die Detektionsleistung allein von dem Helligkeitsverarbeitenden System erbracht wird und entsprechend bei Reizen geringer Resthelligkeit einbricht; dies würde auch erklären, weshalb höhere Kontraste für diese Leistung notwendig sind. Ebenso spricht dafür, daß zur Bewegungsdetektion blauer und gelber Reize höhere Kontraste nötig sind als bei derselben Aufgabe mit roten oder grünen Reizen. Eine systematische Farbabhängigkeit dieser Art tritt bei Bewegungsidentifikation nicht auf.

Die präsentierten Daten, zusammengefaßt dargestellt in Abb. 4.1, sprechen für zwei getrennte Bewegungsverarbeitende Systeme: ein chromatisches und ein achromatisches. Das chromatische Bewegungssystem verfügt über Informationen von On- und Off-Bahnen gleichermaßen und wird vermutlich aus Parvo- und Koniozellulären Systemen gebildet; es ist verantwortlich für die Identifikationsleistung unter isoluminanten Bedingungen und wird vom achromatischen Bewegungssystem beeinflusst. Das achromatische Bewegungssystem greift hauptsächlich auf Informationen der On-Bahn zurück, diese

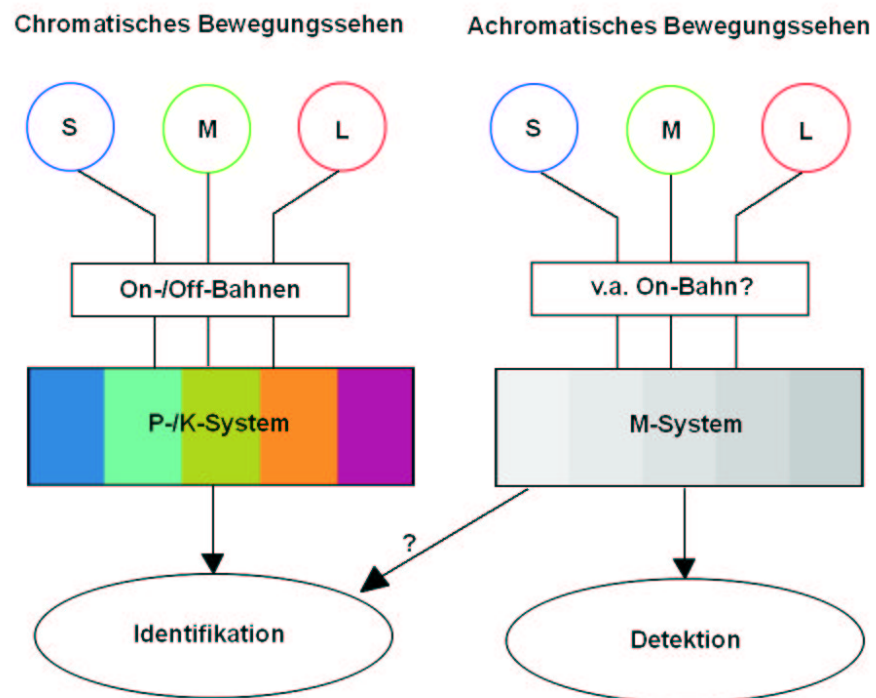


Fig. 4.1: Zusammenfassung der Ergebnisse zu den Bewegungsexperimenten; Beschreibung siehe Text.

werden nur über das Magnozelluläre System verarbeitet; Detektionsleistungen werden allein von diesem System erbracht, wahrscheinlich ist es aber auch Richtungssensitiv und beeinflusst das chromatische Bewegungssystem. Auch diese Daten lassen offen, wo die Verarbeitung chromatischer, isoluminanter Bewegung stattfindet. Die Area MT scheint nicht oder kaum an der chromatischen Bewegungswahrnehmung beteiligt zu sein [42][17].

Für eine sehr frühe Verarbeitungsstufe spricht, daß sowohl On- als auch Off-Kanal-Informationen zur Identifikation beitragen. Die hier vorgestellten Experimente wurden binokular durchgeführt; Stereo-Experimente könnten aufzeigen, ob chromatische Bewegungsverarbeitung monokular stattfindet, die entsprechenden Mechanismen also bereits in der Retina vorliegen.

Ein derart kontrastsensitiver Mechanismus könnte auf großflächige Reizung angewiesen sein (Aufsummierung der Stimulation). Sprungexperimente mit schmalen Balken könnten Aufschluss darüber geben, wie isoluminante Bewegung verarbeitet wird.

4.3 Detektion

Um Experimente mit verschieden-farbigen Reizen vergleichen zu können, muß die Sensitivität der Wahrnehmung für die einzelnen Reizfarben ermittelt werden. Die Detektierbarkeit farbiger, kleiner Reize ("flashes") wurde von verschiedenen Gruppen unter folgenden Gesichtspunkten untersucht: welche Mechanismen sind an der Detektierbarkeit solcher Reize beteiligt, und wie können diese Mechanismen experimentell getrennt werden?

Finkelstein et al. [14] fanden, daß die Detektierbarkeit von kleinen, kurz präsentierten Reizen wahrscheinlich von opponenten Mechanismen (Rot-Grün) beeinflusst wird.

Cole et al. [10] berichteten von einem Rot-Grün-Mechanismus, der deutlich empfindlicher auf die Reize reagierte als ein Helligkeitsmechanismus und ein chromatischer Blau-Gelb-Mechanismus. Chaparro et al. [7] fanden für foveale Reize ebenfalls, daß ein chromatischer Rot-Grün-Mechanismus am empfindlichsten reagierte. Von beiden Gruppen wurde dieser Mechanismus als balanciert beschrieben, mit gleichgroßen L- und M-Zapfeneingängen gegensätzlicher Vorzeichen und ohne S-Zapfeninformation⁶.

⁶ Chaparro et al. [7] konnten bei ihrer fovealen Reizung wahrscheinlich weniger wegen der chromatischen Eigenschaften des untersuchten Detektionsmechanismus, als vielmehr aufgrund des "S-cone blindspot" keinen S-Zapfenbeitrag finden.

Neuere Arbeiten (Stromeyer et al. [41]) zeigen, daß dieser Mechanismus doch S-Zapfeninformation erhält, mit einem dem L-Zapfeneingang gleichen Vorzeichen.

Zur Untersuchung der Detektierbarkeit kleiner Reize wurde entweder ein Adaptationshintergrund oder aber nach Erscheinen des Reizes eine Maske präsentiert: mehrere Bilder in schneller Folge, deren Helligkeits- und Farbverteilung Zusatzinformation durch das Reizende vermeiden soll. Die neuesten Arbeiten wurden, entsprechend den Annahmen über Eigenschaften des Detektionsmechanismus, mit Masken durchgeführt, die aus abwechselnd roten oder grünen Quadraten (mit Helligkeitskontrast zum Hintergrund) bestanden.

Zum Vergleich der Schwellen der hier durchgeführten Bewegungsexperimente mit der Detektierbarkeit der jeweiligen Farben wurden Detektionsschwellen für drei VPn (SB, SL, BD) bestimmt. Eingesetzt wurden flickerphotometrisch ermittelte chromatische, isoluminante Reize. Nach 200 ms dauernder Präsentation wurde der Reiz maskiert; ein Bild bestand aus kleinen Quadraten in jeweils einer der 16 Reizfarben des stärksten Reizkontrasts. Mehrere solcher nach Zufallsprinzip erstellten Bilder wurden abwechselnd insgesamt 100 ms lang gezeigt (siehe Abb. 2.4).

Etwaige Helligkeitsinformationen der Reize werden so durch die den Reizfarben eigene Resthelligkeit maskiert, durch die chromatische Maskierung mit den Reizfarben wird eine Antwort der Off-Bahn verhindert. Die hier beschriebene Maskierung entspricht damit keiner bisher verwendeten, basiert aber auf der Arbeit von Stromeyer et al. [41], die dem empfindlichsten Detektionsmechanismus chromatische Eingänge aller drei Zapfentypen zuspricht. Die im chromatischen Kantensprungexperiment eingesetzten Reizfarben sind alle überschwellig detektierbar. Die ermittelten individuellen Detektionsschwellen (siehe Abb. 3.16) wurden mit Bewegungsschwellen (Abb. 3.6) verglichen. Erhöhte Detektionsschwellen korrelieren mit erhöhten Bewegungsschwellen und damit mit hohem S-Zapfenkontrast und niedrigem L- und M-Zapfenkontrast. Diese Korrelation tritt in der Elongationsbedingung (Abb. 3.9) sowohl bei Identifikation als auch Detektion auf. In der Kontraktionsbedingung (Abb. 3.11) zeigt nur die Bewegungsdetektion eine solche Übereinstimmung. Detektion und Bewegungsdetektion/-identifikation in der Elongationsbedingung könnten daher vom selben Mechanismus geleistet werden. Identifikation von Kontraktionsbewegungen scheint dagegen unter isoluminanten Bedingungen lediglich einen kleinen Beitrag dieses Mechanismus zu erhalten.

Detektionsellipsen im Zapfenkontrastrraum (M vs. L bzw. M+L vs S) wurden

gemittelt über die Daten der drei VPn (siehe Abb. 3.17). Es ergab sich eine fast kreisförmige Ellipse bei Auftragung von M- gegen L-Zapfenkontrast: die hier präsentierten Daten entsprechen damit früheren Berichten von balanciertem M- und L-Zapfeneingang zum Detektionsmechanismus (vgl. [7] [41]). Im Vergleich mit der Arbeit von Teufel et al. [43] (siehe Abb. 3.17, oberes Bild, cM vs. cL) wurden hier höhere Detektionsschwellen gefunden. Dies kann zum Einen auf die genauere Methode zur Ermittlung isoluminanter Reize zurückzuführen sein, zum Anderen wurde hier eine andere Maskierung als bei Teufel et al. (rote und grüne Quadrate) beschrieben verwendet. Die hier eingesetzte Maske verhindert sowohl Luminanz-Stimulation durch Resthelligkeit der Reize als auch, im Gegensatz zu früheren Arbeiten, Stimulation der Off-Bahn durch das Reizende. Daher kann angenommen werden, daß die gezeigten Detektionsellipsen ein genaueres Bild von den Eigenschaften des Detektionsmechanismus geben.

Die Auftragung von cM+cL vs. cS (Abb. 3.17, unteres Bild) zeigt eine größere Abhängigkeit der Detektionsschwellen vom S-Zapfenkontrast in dieser Arbeit als in der Arbeit von Teufel et al. Zur sicheren Detektierbarkeit von Reizen mit hohem S-Zapfenkontrast wird ein größerer M+L-Zapfenkontrast benötigt, als dies bei Reizen mit geringem S-Anteil festzustellen ist. In unseren Daten zeichnet sich also ein größerer hemmender Einfluß der S-Zapfen auf den Detektionsmechanismus ab, als bei Teufel et al. Dieser Unterschied kann auf der Anzahl der VPn beruhen (hier 3, bei Teufel et al. 5): bei geringen VP-Anzahlen kommen individuelle Differenzen in den gemittelten Daten stärker zum Tragen und erschweren so den Vergleich.

In der vorliegenden Arbeit wurde eine modifizierte Maske für Detektionsexperimente vorgestellt: die Reizfarben selbst werden zur Maskierung des Reizendes eingesetzt. Die Maskierungsdauer von nur 100 ms zeigt vergleichbare Ergebnisse zu früheren Arbeiten (Teufel et al. [43]). Die Ergebnisse stimmen mit Aussagen zu balanciertem L- und M-Zapfensignal zum Detektionsmechanismus überein (vgl. [7] [41]). Zur Untersuchung der Reproduzierbarkeit der hier gezeigten Daten sollten Experimente mit weiteren VPn, sowohl mit der hier beschriebenen Maske als auch mit Rot-Grün-Maske, durchgeführt werden.

Das Verhältnis aus Bewegungsschwellen- und Detektionsschwellen-Zapfenkontrasten (Abb. ??) zeigt, daß in jedem Fall signifikant niedrigere Kontraste für die Wahrnehmung von Bewegung als von kleinen Detektionsreizen benötigt werden. Identifikation von Bewegung benötigt durchschnittlich weniger als halb so große Kontraste wie Detektion, Bewegungsdetektion dagegen benötigt

mindestens 50% und bis zu 80% desselben Kontrasts. Unterschiede zwischen Elongation und Kontraktion sind im Mittel über die drei VPn nicht signifikant. Die Bewegungsreize sind deutlich größer als die zur Detektion präsentierten Reize; dieser Unterschied könnte die Kontrastschwelen-Differenzen zwischen Detektion und Bewegungsdetektion erklären, selbst wenn hierfür derselbe Mechanismus verantwortlich wäre; die wesentlich höhere Kontrastempfindlichkeit des Identifikationsmechanismus läßt jedoch einen anderen Mechanismus erwarten, der nur durch den Detektionsmechanismus beeinflußt wird.

Die gezeigten individuellen Detektionsschwellen korrelieren mit Bewegungsschwellen der Elongationsbedingung (Abb. 3.9) und Bewegungsdetektionsschwellen der Kontraktionsbedingung (Abb. 3.11); alle zeigen erhöhte Werte in Abhängigkeit von hohem S-Zapfenkontrast und niedrigem L- und M-Zapfenkontrast. Dies legt die Vermutung nahe, daß derselbe Mechanismus für diese Aufgaben zumindest mitverantwortlich ist. Ein geringer Beitrag desselben Mechanismus zur Identifikationsleistung ist nicht auszuschließen.

LITERATURVERZEICHNIS

- [1] P.K. Ahnelt, H. Kolb, and R. Pflug. Identification of a subtype of cone photoreceptor, likely to be blue sensitive, in the human retina. *J Comp Neurol*, 255(1):18–34, 1987.
- [2] D.A. Baylor, B.J. Nunn, and J.L. Schnapf. Spectral sensitivity of cones of the monkey macaca fascicularis. *J. Physiol.*, 390:145–160, 1987.
- [3] G. Beckers and S. Zeki. The consequences of inactivating areas v1 and v5 on visual motion perception. *Brain*, 118:49–60, 1995.
- [4] B. Boycott and H. Wässle. Parallel processing in the mammalian retina. *IOVS*, 40(7):1313–27, 1999.
- [5] P. Cavanagh, J. Boeglin, and O.E. Favreau. Perception of motion in equiluminous kinematograms. *Perception*, 14(2):151–62, 1985.
- [6] P. Cavanagh, M.A. Hénaff, F. Michel, T. Landis, T. Troscianko, and J. Intriligator. Complete sparing of high-contrast color input to motion perception in cortical color blindness. *Nature Neuroscience*, 1(3):242–7, 1998.
- [7] A. Chaparro, C.F. Stromeyer, R.E. Kronauer, and R.T. Eskew. Separable red-green and luminance detectors for small flashes. *Vision Research*, 34(6):751–62, 1994.
- [8] E.J. Chichilnisky, D. Heeger, and B.A. Wandell. Functional segregation of color and motion perception examined in motion nulling. *Vision Research*, 33(15):2113, 1993.
- [9] C.M. Cicerone and J.L. Nerger. The relative numbers of long-wavelength-sensitive and middle-wavelength-sensitive cones in the human fovea centralis. *Vision Research*, 29(1):115–28, 1989.

- [10] G.R. Cole, T. Hine, and W. McIlhagga. Detection mechanisms in l-, m-, and s-cone contrast space. *J. Opt. Soc. Am. A*, 10(1):38–51, 1993.
- [11] K.R. Dobkins, K.L. Gunther, and D.H. Peterzell. What covariance mechanisms underlie green/red equiluminance, luminance contrast sensitivity and chromatic (green/red) contrast sensitivity? *Vision Research*, 40(6):613–28, 2000.
- [12] K.R. Dobkins, A. Thiele, and T.D. Albright. Comparison of red-green equiluminance points in humans and macaques: evidence for different l:m cone ratios between species. *J. Opt. Soc. Am. A*, 17(3):545–56, 2000.
- [13] O. Estevez and H. Spekreijse. The “silent substitution“ method in visual research. *Vision Research*, 22(6):681–91, 1982.
- [14] M.A. Finkelstein and D.C. Hood. Opponent-color cells can influence detection of small, brief lights. *Vision Research*, 22(1):89–95, 1982.
- [15] K.R. Gegenfurtner, D.C. Kiper, J.M.H. Beusmans, M. Carandini, Q. Zaidi, and J.A. Movshon. Chromatic properties of neurons in macaque mt. *Visual Neuroscience*, 11(3):455–66, 1994.
- [16] G. A. Gescheider. *Psychophysics Method, Theory, and Application*. Lawrence Erlbaum Associates, 1985.
- [17] A. Gorea and T. V. Papathomas. Motion processing by chromatic and achromatic visual pathways. *J. Opt. Soc. Am. A*, 6(4):590–602, 1989.
- [18] R.L. Gregory. *Concepts and mechanisms of perception*. London: Duckworth, 1974. pp. 475-481.
- [19] S.A. Hagstrom, J. Neitz, and M. Neitz. Variations in cone populations for red-green color vision examined by analysis of mrna. *Neuroreport*, 9(9):1963–7, 1998.
- [20] H. Helmholtz. *Physiological optics*. Rochester, New York: Optical Society of America, 1924.
- [21] A.E. Hendrickson. Synaptic development in macaque monkey retina and its implications for other developmental sequences. *Perspect. Dev. Neurobiol.*, 3(3):195–201, 1996.

-
- [22] E. Hering. *Zur Lehre vom Lichtsinn*. Wien: Gerold und Söhne, 1878.
- [23] G.H. Jacobs and J.F.2nd Deegan. Spectral sensitivity of macaque monkeys measured with erg flicker photometry. *Vis. Neurosci.*, 14(5):921–8, 1997.
- [24] G. Jordan and J.D. Mollon. A study of women heterozygous for color deficiency. *Vision Research*, 33(11):1495–508, 1993.
- [25] P.K. Kaiser and R.M. Boynton. *Human color vision*. Optical society of America, 2nd edition, 1996.
- [26] D.H. Kelly. Spatio-temporal frequency characteristics of color-vision mechanisms. *J. Physiol.*, 228:55–72, 1973.
- [27] D.H. Kelly and D. van Norren. Two-band model of heterochromatic flicker. *J.Opt.Soc.Am.A.*, 67(8):1081–91, 1977.
- [28] B.B. Lee. Receptive field structure in the primate retina. *Vision Research*, 36(5):631–44, 1996.
- [29] B.B. Lee, C. Wehrhahn, G. Westheimer, and J. Kremers. Macaque ganglion cells responses to stimuli that elicit hyperacuity in man: detection of small displacements. *J.Neuroscience*, 13(3):1001–9, 1993.
- [30] D.J. McKeefry, I.J. Murray, and J.J. Kulikowski. Red-green and blue-yellow mechanisms are matched in sensitivity for temporal and spatial modulation. *Vision Research*, 41(2):245–55, 2001.
- [31] A. Michelson. *Studies in Optics*. Chicago: The University of Chicago Press, 1927.
- [32] A.L. Nagy, D.I.A. McLeod, N.E. Heynemann, and A. Eisner. Four cone pigments in women heterozygous for color deficiency. *J.Opt.Soc.Am.A*, 71:719–22, 1981.
- [33] K. Nakayama. Biological image motion processing: a review. *Vision Research*, 25(5):625–60, 1985.
- [34] T.V. Pappathomas, A. Gorea, and B. Julesz. Two carriers for motion perception: color and luminance. *Vision Research*, 31(11):1883–92, 1991.

- [35] T. Piantanida. The molecular genetics of color vision and color blindness. *Trend in Genetics*, 4(11):319–23, 1988.
- [36] V.S. Ramachandran and R.L. Gregory. Does colour provide an input to human motion perception? *Nature*, 275(5675):55–6, 1978.
- [37] J. Rinner and K. Gegenfurtner. Time course of chromatic adaptation for color appearance and discrimination. *Vision Research*, 40(14):1813–26, 2000.
- [38] A. Roorda and D.R. Williams. The arrangement of the three cone classes in the living human eye. *Nature*, 397(6719):520–2, 1999.
- [39] W.A.H. Rushton and H.D. Baker. Red/green sensitivity in normal vision. *Vision Research*, 4(1):75–85, 1964.
- [40] J.L. Schnapf, T.W. Kraft, and D.A. Baylor. Spectral sensitivity of human cone photoreceptors. *Nature*, 325:439–441, 1987.
- [41] C.F. Stromeyer, A. Chaparro, C. Rodriguez, D. Chenn, E. Hu, and R.E. Kronauer. Short-wave cone signal in the red-green detection mechanism. *Vision Research*, 38(6):813–26, 1998.
- [42] C.F. Stromeyer, R.E. Kronauer, A. Ryu, A. Chaparro, and R.T. Eskew Jr. Contributions of human long-wave and middle-wave cones to motion detection. *J. Physiol.*, 485:221–43, 1995.
- [43] H. Teufel and C. Wehrhahn. Evidence for the contribution of s cones to the detection of flicker brightness and red-green. *J. Opt.Soc.Am.A.*, 17(6):994–1006, 2000.
- [44] A. Thiele, K.R. Dobkins, and T.D. Albright. The contribution of color to motion processing in macaque middle temporal area. *J. Neuroscience*, 19(15):6571–87, 1999.
- [45] A. Thiele, K.R. Dobkins, and T.D. Albright. Neural correlates of chromatic motion perception. *Neuron*, 32:351–8, 2001.
- [46] R.L. Vimal, J. Pokorny, V.C. Smith, and S.K. Shevell. Foveal cone thresholds. *Vision Research*, 29(1):61–78, 1989.

-
- [47] J.J. Vos. Colorimetric and photometric properties of a 2-deg fundamental observer. *Color Research and Application*, 3:125–8, 1978.
- [48] C. Wehrhahn and D. Rapf. On- and off-pathways form separate neural substrates for motion perception: psychophysical evidence. *J. Neuroscience*, 12(6):2247–50, 1992.
- [49] C. Wehrhahn, G. Westheimer, and A. Abulencia. Binocular summation in temporal-order detection. *J.Opt.Soc.Am.A.*, 7(4):731–2, 1990.
- [50] M. Wertheimer. Experimentelle studien über das sehen von bewegung. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane*, 61:161–265, 1912.
- [51] M.F. Wesner, J. Pokorny, S.K. Shevell, and V.C. Smith. Foveal cone detection statistics in color-normals and dichromats. *Vision Research*, 31(6):1021–37, 1991.
- [52] D.R. Williams, D.I.A. MacLeod, and M. Hayhoe. Punctate sensitivity of the blue-sensitive mechanisms. *Vision Research*, 21(9):1357–75, 1981.
- [53] T. Young. On the theory of light and colours. *Philosophical Transactions*, pages 12–48, 1802.