

**Bestimmung der spektralen Empfindlichkeit eines
Bewegungsdetektors auf der Basis von Zapfenerregungen
beim Menschen**

Dissertation

Zur Erlangung des Grades
„Doktor der Naturwissenschaften“

Am Fachbereich Biologie
der Johannes Gutenberg-Universität
in Mainz

Carolin Vitten, geb. Fängewisch
geboren am 03.08.1973 in Köln

Mainz, 2004

Tag der mündlichen Prüfung:

29.Juli 2004

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung	1
1.1 Bewegung: Eine fundamentale und multifunktionelle Fähigkeit der visuellen Wahrnehmung.....	1
1.2 Visuelle Bewegungswahrnehmung: Bewegungsreize im Experiment.....	2
1.3. Physiologie der Bewegungswahrnehmung.....	2
1.4.1 <i>Parallele Verarbeitung visueller Information</i>	2
1.4 Farbe und Bewegung.....	4
1.4.1 <i>Achromatischer Input bei der Bewegungswahrnehmung</i>	5
1.4.2 <i>Chromatischer Input bei der Bewegungswahrnehmung</i>	6
1.5 Fragestellung.....	7
2 Material und Methode	10
2.1 Versuchspersonen.....	10
2.1.1 <i>Genetik der Dichromaten</i>	10
2.2 Versuchsaufbau.....	13
2.3 Beleuchtung.....	15
2.4 Das Reizmuster.....	18
2.5 Bestimmung der Rotationsfrequenz.....	21
2.6 Versuchsablauf.....	21
2.7 Lichtmessung.....	22
2.8 Berechnung der Rezeptorerregungen.....	23
3 Ergebnisse	25
3.1 Teil A- Trichromaten.....	26
3.1.1 <i>Versuche unter rot-grüner Beleuchtung</i>	26
3.1.1.1 Zapfenkontrast.....	29
3.1.1.2 Zapfenkontrast unter Berücksichtigung des Vorzeichen.....	30
3.1.1.3 Relative Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund.....	31
3.1.1.4 Darstellung im Rezeptorraum.....	34
3.1.1.5 Leuchtdichtemessungen.....	35

3.1.2 <i>Versuche unter blau-roter Beleuchtung</i>	38
3.1.2.1 Zapfenkontrast.....	41
3.1.2.2 Zapfenkontrast unter Berücksichtigung des Vorzeichens.....	42
3.1.2.3 Relative Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund.....	43
3.1.2.4 Darstellung im Rezeptorraum.....	45
3.1.2.5 Leuchtdichtemessungen.....	46
3.1.3 <i>Versuche unter gelb-grüner Beleuchtung</i>	48
3.1.3.1 Zapfenkontrast.....	51
3.1.3.2 Zapfenkontrast unter Berücksichtigung des Vorzeichen.....	52
3.1.3.3 Relative Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund.....	53
3.1.3.4 Darstellung im Rezeptorraum.....	55
3.1.3.5 Leuchtdichtemessungen.....	56
3.1.4 <i>Versuche unter blau-gelber Beleuchtung</i>	58
3.1.3.1 Zapfenkontrast.....	61
3.1.3.2 Zapfenkontrast unter Berücksichtigung des Vorzeichens.....	62
3.1.3.3 Relative Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund.....	63
3.1.3.4 Darstellung im Rezeptorraum.....	65
3.1.3.5 Leuchtdichtemessungen.....	66
3.2 Teil B- Dichromaten.....	68
3.2.1 <i>Versuche unter rot-grüner Beleuchtung</i>	68
3.2.1.1 Zapfenkontrast.....	71
3.2.1.2 Zapfenkontrast unter Berücksichtigung des Vorzeichens.....	72
3.2.1.3 Relative Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund.....	73
3.2.1.4 Darstellung im Rezeptorraum.....	75
3.2.1.5 Leuchtdichtemessungen.....	76
3.2.2 <i>Versuche unter blau-roter Beleuchtung</i>	78
3.2.2.1 Zapfenkontrast.....	81
3.2.2.2 Zapfenkontrast unter Berücksichtigung des Vorzeichens.....	82
3.2.2.3 Relative Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund.....	83
3.2.2.4 Darstellung im Rezeptorraum.....	85
3.2.2.5 Leuchtdichtemessungen.....	86

3.2.3 <i>Versuche unter gelb-grüner Beleuchtung</i>	88
3.2.3.1 Zapfenkontrast.....	91
3.2.3.2 Zapfenkontrast unter Berücksichtigung des Vorzeichens.....	92
3.2.3.3 Relative Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund.....	93
3.2.3.4 Darstellung im Rezeptorraum.....	95
3.2.3.5 Leuchtdichtemessungen.....	96
3.2.4 <i>Versuche unter blau-gelber Beleuchtung</i>	99
3.2.4.1 Zapfenkontrast.....	102
3.2.4.2 Zapfenkontrast unter Berücksichtigung des Vorzeichens.....	103
3.2.4.3 Relative Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund.....	104
3.2.4.4 Darstellung im Rezeptorraum.....	106
3.2.4.5 Leuchtdichtemessungen.....	107
3.3 Bestimmungen der spektralen Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors.....	110
3.3.1 <i>Trichromaten</i>	113
3.3.2 <i>Dichromaten</i>	121
3.4 Nebenexperimente.....	128
3.4.1 <i>Einstellung des IEP aus maximaler und minimaler Intensität der Leuchtstoffröhren</i>	129
3.4.1.1 Trichromaten.....	130
3.4.1.1.1 <i>Zapfenkontrast</i>	131
3.4.1.1.2 <i>Leuchtdichte</i>	132
3.4.1.1.3 <i>Darstellung im Rezeptorraum</i>	134
3.4.1.2 Dichromaten.....	135
3.4.1.2.1 <i>Zapfenkontrast</i>	137
3.4.1.2.2 <i>Leuchtdichte</i>	138
3.4.1.2.3 <i>Darstellung im Rezeptorraum</i>	140
3.4.2 <i>Invertierung der Farben für Spirale und Hintergrund</i>	141
3.4.2.1 Trichromaten.....	142
3.4.2.1.1 <i>Zapfenkontrast</i>	143
3.4.2.1.2 <i>Leuchtdichte</i>	144
3.4.2.1.3 <i>Darstellung im Rezeptorraum</i>	146
3.4.2.2 Dichromaten.....	147
3.4.2.2.1 <i>Zapfenkontrast</i>	148

3.4.2.2.2 Leuchtdichte.....	149
3.4.2.2.3 Darstellung im Rezeptorraum.....	151
3.4.3 Einfluss des Duty Cycle.....	152
3.4.3.1 Versuchsablauf.....	153
3.4.3.1.1 Trichromaten.....	154
3.4.3.1.1.1 Zapfenkontrast.....	157
3.4.3.1.1.2 Leuchtdichte.....	158
3.4.3.1.1.3 Darstellung im Rezeptorraum.....	160
3.4.3.1.2 Dichromaten.....	161
3.4.3.1.2.1 Zapfenkontrast.....	163
3.4.2.1.2.2 Leuchtdichte.....	164
3.4.2.1.2.3 Darstellung im Rezeptorraum.....	166
4 Diskussion.....	168
4.1 Zapfenbeiträge zur Bewegungswahrnehmung.....	169
4.2 Bedeutung der Leuchtdichte (Luminanz).....	173
4.3 Einstellung des IEP: Unterschiede zwischen den Beleuchtungen und innerhalb der Versuchspersonen.....	174
4.3.1 Einfluss der Beleuchtung.....	174
4.3.2 Die Versuchspersonen.....	176
4.4 Die spektrale Empfindlichkeit des neuronalen Bewegungsdetektors entspricht $V(\lambda)$	177
4.5 Physiologisches Substrat für die ermittelte spektrale Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors.....	185
4.6 S-Zapfen-Input zur Bewegungswahrnehmung.....	188
4.7 Nebenexperimente.....	190
4.7.1 Einstellung des IEP.....	191
4.7.2 Invertierung der Farben für Spirale und Hintergrund.....	191
4.7.3 Einfluss des Duty Cycle.....	192
5 Zusammenfassung.....	195
6 Literaturverzeichnis.....	197
7 Anhang.....	205

1 Einleitung

1.1 Bewegung: Eine fundamentale und multifunktionelle Fähigkeit der visuellen Wahrnehmung

Unsere visuelle Umgebung ist reich an Bewegung, Instabilität ist eines der charakteristischen Merkmale der visuellen Welt. Objekte bewegen sich relativ zueinander und zu uns selbst. Dies stellt eine Fülle von Informationen über die Struktur der Umwelt dar und ermöglicht es, die zukünftige Position eines Objektes aufgrund seiner jetzigen Position einzuschätzen und darauf zu reagieren. Das Überqueren einer befahrenen Strasse etwa wäre ohne diese Fähigkeit wohl kaum möglich.

Bewegung vermittelt Informationen, mit der wir Figur und Hintergrund unterscheiden können. Durch relative Verschiebung von zusammengehörigen Strukturen gegen den Hintergrund können Konturen und Formen erkannt und von ihrer Umgebung abgesetzt werden.

Die Wahrnehmung relativer Bewegung etwa stellt einen wichtigen Hinweis für die Form- und Tiefenwahrnehmung dar. Objekte, die sich relativ zueinander im Blickfeld bewegen, bewegen sich in Abhängigkeit von der Entfernung mit unterschiedlicher Geschwindigkeit über die Retina (*Bewegungspallaxe*). Der *kinetic depth effect*, beschrieben von Wallach und O'Connell (1953), zeigt auf eindrucksvolle Weise, wie Geschwindigkeitsgradienten eines 2-dimensionalen Bildes zur Wahrnehmung einer 3-D-Struktur führen.

Die Bewegungswahrnehmung ist gerade im Tierreich eng an das Überleben geknüpft; so wird z.B. durch Bewegung die Tarnung von Fressfeinden aufgehoben, andererseits macht potentielle Beute durch Bewegung auf sich aufmerksam.

Es scheint daher, dass im Gegensatz zur Farbwahrnehmung und der Stereopsis, die Fähigkeit zur Bewegungswahrnehmung phylogenetisch sehr früh entstanden ist und eine grundlegende visuelle Dimension darstellt (Nakayama, 1985).

1.2 Visuelle Bewegungswahrnehmung: Bewegungsreize im Experiment

Die visuelle Wahrnehmung von Bewegung kann durch unterschiedliche Reizparameter ausgelöst werden.

Im Versuch kann entweder ein einzelnes Objekt vor einem ruhenden Hintergrund (Kleinfeld-Reiz) oder der Gesamt-Reiz (Objekt und Hintergrund), im extremen Fall die gesamte sichtbare Umgebung (Großfeld-Reiz), bewegt werden. Bewegt sich die gesamte sichtbare Umgebung, so wird sowohl beim Mensch als auch beim Tier ein reflexartiges Verhalten ausgelöst, indem sie die Bewegung der Umwelt durch Eigenbewegung zu kompensieren versuchen, um damit das Bild auf der Retina zu stabilisieren. Es können sowohl kompensatorische Augenbewegungen (optokinetischer Nystagmus) als auch kompensatorische Bewegungen des Kopfes oder des ganzen Körpers auftreten (optomotorische Reaktion).

In der vorliegenden Arbeit wurde ein Groß-Feld Stimulus basierend auf realen Bewegungen verwendet. Eine farbige Spiralscheibe rotierte angetrieben durch einen Elektromotor. Dadurch werden Bereiche auf der Retina abwechselnd durch die Spirale und den Hintergrund erregt.

1.3 Physiologie der Bewegungswahrnehmung

1.3.1 Parallele Verarbeitung visueller Informationen

Es kann passieren, dass Menschen nach einem Schlaganfall oder durch einen Tumor im Gehirn überraschende Ausfallerscheinungen (Agnosien) im visuellen Bereich aufweisen, die je nach Lokalisation im Cortex sehr spezifisch sein können. So kann es vorkommen, dass die betreffenden Personen keine Farben mehr voneinander unterscheiden können (Achromatopsie), sehr wohl aber verschiedene Formen. Oder sie verlieren die Fähigkeit zur Bewegungswahrnehmung (Bewegungsagnosie), sind aber noch in der Lage, Farben wahrzunehmen (Zihl et al., 1983).

Diese Selektivität in den Ausfällen bestätigte die Annahme, dass es eine funktionelle

Aufteilung in unterschiedliche visuelle Verarbeitungsbahnen geben muss, bei der die verschiedenen Eigenschaften der visuellen Szene gleichzeitig, aber zu einem gewissen Grad unabhängig und damit getrennt voneinander verarbeitet werden (parallele Verarbeitung). Postuliert wurde daher die Existenz zweier zentraler Verarbeitungskanäle, einer spezialisiert auf die Wahrnehmung von Bewegung und Form und ein zweiter, der für die Verarbeitung vor allem der chromatischen Informationen verantwortlich ist.

Anatomische, physiologische und psychophysische Studien haben inzwischen diese funktionale Dichotomie bestätigt (als Übersicht Merrigan und Maunsell, 1993).

Nach einer klassischen Einteilung wird zwei subcorticalen Kanälen - als magnozellular und parvozellulär bezeichnet- diese unterschiedliche Verarbeitung der Bewegungs- und Farbinformation zugeschrieben, die sich auf corticaler Ebene fortsetzt. In neuerer Zeit erfolgte eine differenzierte Einteilung durch die Erweiterung um einen dritten anatomisch und physiologisch distinkten subcorticalen Verarbeitungs kanal (als koniozellulär bezeichnet) (Casagrande, 1994; Hendry & Reid, 2000; Dobkins, 2000).

Einen zentralen Pfeiler in der magnozellularen Bahn stellt zweifelsohne das Gebiet MT, auch V5 genannt, dar. 1971 von Zeki und Dubner zuerst in Makaken beschrieben, zeichnen sich 95% der Neurone dieses recht kleinen Areals (etwa 60 mm²) durch eine Richtungsselektivität bei gleichzeitigem Fehlen jeglicher Empfindlichkeit für Form oder Farbe aus (Albright, 1993). Darüber hinaus finden sich hier Neurone, die selektiv auf Geschwindigkeiten reagieren. Aufgrund dieser Eigenschaften und den Ergebnissen aus Läsionsstudien sowie Mikrostimulations-Experimenten in der Region MT an Makaken (Newsome & Paré, 1988; Movshon & Newsome, 1992) wird dem mediotemporalen Cortex¹ daher eine zentrale Rolle in der Verarbeitung und Wahrnehmung von Bewegung zugewiesen.

Diese funktionale Dichotomie und damit Trennung der parallelen Bahnen darf jedoch nicht als absolut gesehen werden. Anatomische und physiologische Befunde belegen, dass eine klare Trennung zwischen den parvozellulären und magnozellularen Projektionen nach der Schicht 4 in V1 nicht mehr gegeben ist (z.B.

¹ Viele weitere Regionen des Cortex spielen sicherlich eine wichtige Rolle bei der Wahrnehmung von Bewegung, wie etwa MST (media superior temporal) oder VIP (ventral intraparietal). Leider sind diese Gebiete weniger gut erforscht.

Merrigan & Maunsell, 1993 als Übersicht); von einer 1:1 Projektion des subcorticalen zum corticalen System kann damit nicht gesprochen werden.

Untersuchungen von Maunsell, Nealey & DePriest (1991) beispielsweise zeigen, dass bei selektiver Läsion der M-Schichten des CGL eine messbare Aktivität in MT Neuronen vorlag.

Es ist somit offensichtlich, dass sowohl das P- als auch das M-System Information über Farbe als auch Bewegung, jedes auch seine Weise und mit verschiedener Empfindlichkeit, signalisieren kann.

Die Problematik, die sich daraus ergibt besteht darin, in wieweit es gelingt, die Verarbeitungskanäle zu isolieren und so diese unabhängig voneinander zu untersuchen.

Die vollständige Isolierung eines an der Bewegungswahrnehmung beteiligten Kanals und damit der Nachweis der Farbenblindheit auf Basis einer zu ermittelten spektralen Empfindlichkeit von Bewegungsdetektoren sollte daher im Rahmen dieser Arbeit erstmals durchgeführt werden.

1.4 Farbe und Bewegung

In der Tat scheint die große Heterogenität psychophysischer Experimente hinsichtlich der Bewegungswahrnehmung beim Menschen die Schwierigkeit der vollständigen Isolierung nur eines Kanals, und damit den eindeutigen Nachweis der Farbenblindheit des Bewegungssystems, zu bestätigen.

So liegt eine Fülle von psychophysischen Arbeiten auf diesem Gebiet vor, die deutlich machen, dass die beiden Systeme (Farbe und Bewegung) nur schwer gegeneinander abzugrenzen sind (als Übersicht Dobkins & Albright, 1998). Die Folge ist, dass, in Abhängigkeit von den Reizparametern und den Versuchsbedingungen sowohl ein achromatischer als auch ein chromatischer Input zum Bewegungssystem beschrieben wurde.

1.4.1 Achromatischer Input bei der Bewegungswahrnehmung

Objekte, die sich bewegen, unterscheiden sich vom Hintergrund in vielerlei Hinsicht: Luminanz, Farbe, Textur und Tiefe. Für das visuelle System würde es daher sinnvoll erscheinen, diese Fülle an Information zu integrieren, um sicher die Bewegung eines Objektes festzustellen. Zudem resultieren viele Luminanz-Kanten aus Änderungen in der Illumination (z.B. Schatten), so dass Farbdiskontinuitäten zuverlässigere Aussagen über die Lokalisation von Objektgrenzen geben könnten (Cavanagh, 1996). Dennoch haben psychophysische Experimente mit isoluminanten Stimuli gezeigt, dass die Wahrnehmung der Bewegung unter diesen Bedingungen stark abnimmt.

So konnten Anstis (1970) und Ramachandran und Gregory (1978) zeigen, dass Scheinbewegung, normalerweise in Zufallskinematogrammen sichtbar, unter isoluminanten Bedingungen nur noch gering wahrnehmbar ist. Auch bei sich bewegenden isoluminanten rot-grünen Streifenmustern kam es zu einer drastisch verringerten Wahrnehmung sowohl der Bewegung als auch der Geschwindigkeit (Cavanagh, Tyler & Favreau, 1984): *„the perceived velocity of equiluminous gratings is substantially slowed [...] the gratings often appear to stop even though their bars are clearly resolved [...] the motion is appreciated only because it is occasionally noticed that the bars are at some new position“*.

Eine andere Folge der Verwendung isoluminanter Reize zeigte, dass sowohl die Wahrnehmung von Tiefe als auch speziell die von illusorischen Konturen nicht mehr möglich war (Livingstone & Hubel, 1987, 1988; Cavanagh, 1991).

Die Ergebnisse aus diesen Experimenten wurden als Farbenblindheit des Bewegungssystems gewertet, welches nur Veränderungen in der Leuchtdichte als Information für die Detektion von Bewegung nutzen kann. Eine eindeutige Aussage bezüglich der Farbenblindheit des Bewegungssystems konnte jedoch nicht getroffen werden, da in den oben genannten Versuchen immer noch eine Bewegungswahrnehmung, wenn auch schlechter, möglich war. Eine selektive Isolierung des Bewegungskanal (M-System) war damit offenkundig nicht vollständig gelungen. Trotzdem wurden diese Ergebnisse aufgrund ihrer Einfachheit und ihrer scheinbaren Übereinstimmung mit der Vorstellung paralleler Subsysteme als Farbenblindheit des Bewegungssystems (M-System) propagiert.

1.4.2 Chromatischer Input bei der Bewegungswahrnehmung

Die Tatsache, dass die Bewegungswahrnehmung unter isoluminanten Bedingungen immer noch möglich ist, führte zu der Annahme, dass die Information der Farbe auf irgendeine Art und Weise dem Bewegungssystem zur Verfügung steht. Die getrennte Verarbeitung von Farbe und Bewegung wurde damit verstärkt in Frage gestellt.

Die Fähigkeit, chromatische Information für die Verarbeitung von Bewegung zu nutzen, wurde beispielsweise für apparent motion stimuli berichtet. Bewegung konnte, wenn auch nicht besonders ausgeprägt, bei rot-grünen Punkt-Zufallskinetogrammen trotz Isoluminanz wahrgenommen werden (Cavanagh, Boeglin & Favreau, 1985; aber Ramachandran & Gregory, 1978).

Mehrere psychophysische Studien haben darüber hinaus versucht, den Beitrag chromatischer Information zur Bewegungswahrnehmung zu quantifizieren (Lindsey & Teller, 1990; Dobkins & Teller, 1996). Mit Hilfe eines *motion nulling* Paradigmas zeigten Cavanagh & Anstis (1991), dass die Bewegung eines rot/grünen bzw. blau-gelben Streifenmusters durch die Bewegung eines achromatischen Streifenmusters in die entgegengesetzte Richtung aufgehoben werden kann. Sie schlossen daraus, dass beide Stimuli entlang eines gemeinsamen Kanals verarbeitet werden.

Diese unterschiedlichen Ergebnisse haben deutlich gemacht, dass eine Isolierung des Bewegungssystems und damit eindeutige Aussage bezüglich der Farbenblindheit des Bewegungssystems noch aussteht. Diese war eine zentrale Aufgabe der vorliegenden Arbeit.

1.5 Fragestellung der Arbeit

Das Ziel der vorliegenden Arbeit besteht darin - ausgehend von der Isolierung eines Bewegungssystems des Menschen durch psychophysische Methoden – die spektrale Empfindlichkeit des neuronalen Bewegungsdetektors auf der Basis von Rezeptorerregungen (Zapfen) zu bestimmen.

Verwendet wurde dazu ein zweifarbiges bewegtes Muster, dessen Leuchtdichteverhältnis von den Versuchspersonen so eingestellt werden sollte, dass die Bewegungswahrnehmung verschwindet, die Farbunterscheidung aber erhalten bleibt. Dieses Verfahren soll zur Charakterisierung eines neuronalen Bewegungsdetektorkanals führen, der allein bestimmt, ob die Bewegung wahrgenommen wird oder nicht, unabhängig von anderen parallelen Kanälen, die der Farbunterscheidung, dem Formsehen und auch anderen Arten von Bewegungswahrnehmung dienen.

Der experimentell zu isolierende Bewegungskanal ist notwendigerweise farbenblind, da sein Beitrag zur Bewegungswahrnehmung durch die relative Leuchtdichte des zweifarbigen Musters ausgeschaltet werden soll, obwohl die farbentüchtigen Kanäle noch funktionieren. Seine spektrale Empfindlichkeit soll durch Variation der beiden Farbreize ermittelt werden, was nur möglich ist, wenn diese Reize von dem Bewegungsdetektor nur aufgrund ihrer Intensität unterschieden werden können. Der zu untersuchende Bewegungsdetektor muss somit farbenblind sein, sonst ist er mit der verwendeten Methode nicht zu isolieren.

Von zentraler Bedeutung ist dabei die Frage, ob die Bewegungswahrnehmung und damit der zugrunde liegende Kanal nur von einem Rezeptortyp dominiert wird, oder ob eine Kombination von Rezeptorerregungen unterschiedlicher Zapfentypen vorliegt, die die spektrale Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors bestimmen. Hierbei sei darauf hingewiesen, dass die Farbenblindheit der Detektion von Bewegung unabhängig von der Anzahl der beteiligten Rezeptortypen zu sehen ist: Diese ist gegeben, sobald benachbarte Bewegungsdetektoren die gleiche spektrale Empfindlichkeit aufweisen (Srinivasan, 1985).

Die bisherigen Untersuchungen, die die Farbenblindheit des Bewegungssystems untersuchten (z.B. Anstis, 1970, Ramachandran und Gregory, 1978), konnten diesbezüglich keine Aussagen treffen, da es ihnen nicht gelang, die

Bewegungswahrnehmung vollständig zum Verschwinden zu bringen; eine Isolierung eines Bewegungskanals gelang nicht. Arbeiten, die durch psychophysische Methoden einen Bewegungskanal isolieren und auf Basis einer spektralen Empfindlichkeit eine Charakterisierung der Farbenblindheit erlauben, liegen damit nicht vor.

Im Rahmen dieser Arbeit soll die Beteiligung der 3 Zapfentypen an dem experimentell isolierten Bewegungskanal durchgeführt werden.

Voraussetzung zur Bearbeitung dieser Fragestellung ist ein Reizstimulus, der es ermöglicht, die Bewegungswahrnehmung eines verschieden farbigen Reizes zum Verschwinden zu bringen. Dies gelang C. v. Campenhausen (1993) durch die Verwendung eines speziellen Reizmusters in Form einer rotierenden archimedischen Spirale, bei dem sich Spirale und Hintergrund hinsichtlich ihres Farbtons unterscheiden. Durch Regulierung der farbigen Raumbelichtung konnte die Bewegung der Spirale vollständig zum Verschwinden gebracht werden, obwohl es sich um 2 unterschiedliche Farbreize (Spirale und Hintergrund) handelt (bei still stehender Scheibe bleiben Farbe und Form erkennbar). Eine Isolierung des Bewegungskanals und damit der Nachweis der Farbenblindheit des an dieser Form der Bewegungswahrnehmung beteiligten Kanals waren somit erstmals möglich.

Experimente, die eine ähnliche Fragestellung zur Farbenblindheit der Bewegungswahrnehmung bei Tieren behandelten, konnten mit Hilfe der optomotorischen Folgereaktion an der Honigbiene (*Apis mellific*) (Kaiser & Liske, 1974), am Goldfisch (*Carassius auratus*) bzw. Zebraäbrbling (*Danio rerio*) (Schaerer & Neumeyer, 1996; Krauss & Neumeyer, 2002) zeigen, dass die Bewegungswahrnehmung jeweils nur durch den langwelligsten Zapfentyp bestimmt wird und damit das System als farbenblind zu bezeichnen ist.

Untersuchungen von M. v. Campenhausen (2001) zur Bewegungswahrnehmung beim Menschen haben ebenfalls einen dominierenden L-Beitrag favorisiert. Die Vermutung lag daher nahe, dass auch beim Menschen nur der langwellige Rezeptortyp an der Bewegungswahrnehmung beteiligt ist. Aufgrund dieser Vorgabe wurden in der vorliegenden Arbeit die Versuche neben normalsichtigen trichromatischen auch mit protanopen Versuchspersonen durchgeführt, denen bekanntlich das L- Zapfenpigment fehlt. Dadurch soll ein möglicher alleiniger Input des L-Zapfens besser zu erkennen sein. Aber auch ein möglicher Input

unterschiedlicher Zapfentypen zum Bewegungskanal soll durch einen Vergleich der Ergebnisse beider Gruppen erleichtert werden. So lässt sich folgende Vorhersage machen: Ist nur 1 Rezeptortyp (eventuell L-Zapfen) beteiligt, müsste die zu ermittelnde spektrale Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors mit der des entsprechenden Zapfentyps übereinstimmen. Diese sollte bei den normalsichtigen Versuchspersonen der L-Zapfen, bei den protanopen, die nicht über das L-Pigment verfügen, entsprechend der M-Zapfen sein. Liegt dagegen dem Bewegungskanal eine Kombination von L- und M-Zapfen (L+M) zugrunde, so müsste die zu ermittelnde spektrale Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors bei den Normalsichtigen weitestgehend mit der spektralen Hellempfindlichkeitsfunktion (V_λ) übereinstimmen. Bei den Protanopen wird diese durch die Empfindlichkeit des M-Zapfens bestimmt.

Das besondere an diesem Verfahren ist, dass der Bewegungsdetektor in einem Zustand abgefragt wird, bei dem dieser keine Bewegung mehr signalisiert. Das bedeutet auf der Input-Ebene, dass der oder die beteiligten Rezeptortypen unter diesen Bedingungen durch den Wechsel der unterschiedlichen farbigen Eingangsgrößen (Spirale und Hintergrund) nicht mehr moduliert werden.

Die Erregungsstärken der 3 Zapfentypen wurden unter dieser speziellen Beleuchtungssituation bestimmt und in den 3-dimensionalen Rezeptorraum eingetragen. Die Betrachtung der Modulation der verschiedenen Zapfentypen sowohl auf graphischer Ebene (Rezeptorraum) als auch im Rahmen eines mathematischen Rechenverfahrens (wird im Rahmen der Arbeit genauer beschrieben) stellt den Ausgangspunkt für die Bestimmung der spektralen Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors dar. Damit sollte die Beteiligung der einzelnen Zapfentypen am Bewegungskanal und damit die Farbenblindheit zu charakterisieren sein.

2 Material und Methode

2.1 Versuchspersonen

An den Versuchen nahmen 7 trichromatische (Durchschnittsalter 35,5 Jahre) und 8 protanope (Durchschnittsalter 27,8 Jahre) Versuchspersonen teil. Die Trichromaten verfügten über normales Farbsehen, welches mittels des Ishihara-Test und des Farnsworth –Test zu Beginn der Versuche getestet wurde.

Die protanopen Versuchspersonen wurden ebenfalls über den Ishihara und den Farnsworth –Test ermittelt. Zusätzlich wurde bei 6 der protanopen Versuchspersonen eine genetische Analyse der X-chromosomalen Opsin Gene durchgeführt, um vollständige Sicherheit bezüglich der Farbfehlsichtigkeit zu erhalten. Zwei Versuchspersonen nahmen aus persönlichen Gründen nicht an der genetischen Analyse teil, konnten aber aufgrund der in den Versuchen gewonnen Daten einwandfrei als protanop identifiziert werden. Von den 8 Protanopen konnte 1 Versuchsperson nur an den ersten beiden Versuchsreihen teilnehmen.

Für ihre Teilnahme an den Versuchen erhielten die protanopen Versuchspersonen eine Aufwandsentschädigung von 7 € pro Stunde.

2.1.1 Genetik der Dichromaten

Die Gene, die die verschiedenen Zapfenpigmente codieren, wurden in ihrer Struktur 1986 von Nathans, Thomas & Hogness vollständig beschrieben. Das Gen für die Kodierung des S-Pigmentes befindet sich in einfacher Ausführung auf Chromosom 7. Im Gegensatz dazu befinden sich die Gene für das L- und M-Pigment auf dem q-Arm des X Chromosoms in einem so genannten *head-to-tail tandem array*¹ (Vollrath, Nathans & Davis, 1988) , (Abb. 2.1). In ihrer Struktur zeigen die L- und M-Gene eine ausgeprägte Homologie; sie bestehen jeweils aus 6 Exons und 5 Introns, wobei die 6 Exons zu 96 % übereinstimmen (Sharpe et al., 2001).

¹ Head- to tail: Benennung entsprechend der Transkriptionsrichtung von 5' (upstream oder head) nach 3' (downstream oder tail).

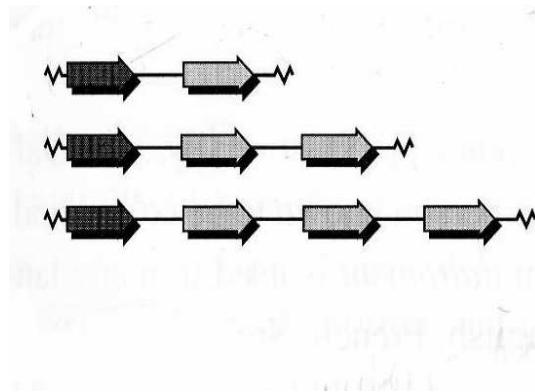


Abb. 2.1: 3 mögliche Gen-Anordnungen bei normalsichtigen Trichromaten

Das Gen des L-Zapfen-Pigments (dunkler Pfeil) liegt immer in einfacher Ausführung vor und geht den M-Pigment Genen (heller Pfeil), die meist in vielfacher Kopie vorliegen (bis zu 5), voraus (nach Nathans et al., 1986).

Die spezielle Anordnung der Gene ist Ursache dafür, dass es bei der ungleichen intragenetischen Rekombination (innerhalb der Introns) während der Meiose zu Fehlpaarungen kommt, die unter anderem auch Protanopie hervorrufen (Sharpe et al., 2001). Dabei treten vielfach so genannte Hybrid-Gene auf, die codierende Sequenzen sowohl von L- als auch M-Pigment Genen enthalten (Abb. 2.2). Der *Tail* entscheidet hierbei über die Art des zu exprimierenden Pigmentes (L oder M), der *Head* bestimmt den Zell-Typ, in dem das Pigment ausgebildet wird (Nathans et al., 1986).

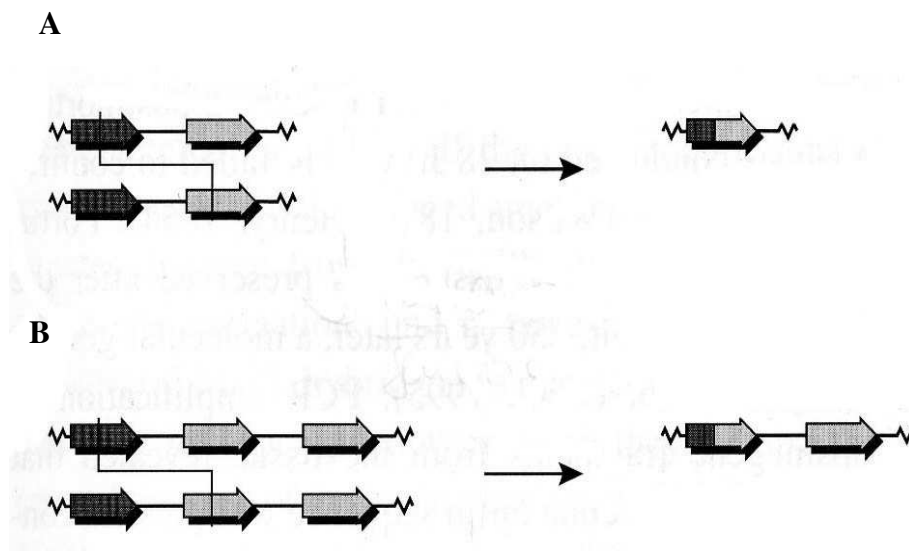


Abb. 2.2: Ungleiche intragenetische Rekombination kann zu unterschiedlichen Ergebnissen hinsichtlich der Protanopie führen:

A) In dem Gen Array liegt nach dem crossing-over nur ein 5'L-3'M Hybrid-Gen vor.

B) Neben dem 5'L-3'M Hybrid Gen liegt das M-Pigment Gen einfach oder mehrfach vor. Mehr als die Hälfte aller Protanopen weisen dieses Muster auf. Protanopie ist nur dann gegeben, wenn die Fusion der Gene vor Exon 3 stattfindet.

Die genetische Analyse der protanopen Versuchspersonen wurde von Frau Dr. Ulrike Dohrmann vom Institut für Humangenetik in Freiburg durchgeführt.

Genomische DNA wurde aus Blutproben der Versuchspersonen isoliert und in drei verschiedenen PCR Analysen untersucht.

Zunächst wurde eine konventionelle PCR durchgeführt um festzustellen, ob Exon 5 des L-Opsins deletiert war. Als Primer wurden M- bzw. L-Opsin spezifische sense Primer (aus Exon 5; enthält das divergierende Kodon 277) und ein antisense Primer (ebenfalls aus Exon 5), dessen Sequenz in beiden Opsinen (M und L) enthalten ist, verwendet.

Die Versuchspersonen P1-P6 und die trichromate Person RH (Positivkontrolle) zeigen in diesem Versuch mit Exon 5 Primern, die nur das M- Opsin erkennen, ein PCR Produkt. Die Wasserkontrolle ist negativ.

Exon 5 mit M- spezifischen Primern

RH	P1	P2	P3	P4	P5	P6	H2O
-	-	-	-	-	-	-	-

Wird die konventionelle PCR dagegen mit Exon 5 Primern durchgeführt, die nur das L-Opsin erkennen, so zeigen die Versuchspersonen P1-P6 kein PCR Produkt, ebenso die Wasserkontrolle. Die Kontrollperson RH weißt wie zu erwarten ein PCR Produkt auf.

Exon 5 mit L-spezifischen Primern

RH	P1	P2	P3	P4	P5	P6	H2O
-	-	-	-	-	-	-	-

Diese Ergebnisse bestätigten damit zweifelsfrei, dass es sich bei den Versuchspersonen um Protanope handelt, bei denen kein L- Opsin exprimiert wird.

Als nächstes wurde eine quantitative PCR durchgeführt, um die Anzahl an M- Opsin Genen zu bestimmen. Dazu wurde der LightCycler und der Fast Start DNA Master SYBR Green 1 Kit von Roche Diagnostics verwendet. Die hierbei ausgewählten

Primer sind zwischen den L- und M- Opsin Genen konserviert, d.h. sie können nicht zwischen L- und M- Opsin unterscheiden.

Alle Protanope (bis auf P4) haben für Intron 1, Exon 2, Exon 3 und Intron 5 sowie Exon 6 die gleiche Dosis wie die trichromate Kontrolle. Dies könnte darauf hinweisen, dass P1, P2, P3, P5 und P6 zwei M- Opsin Gene enthalten.

Als 3. PCR Analyse wurde wiederum eine konventionelle PCR durchgeführt, mit dem Ziel, Exon 5– Amplifikationsprodukte zu sequenzieren (von Codon 249 bis Codon 317). Dazu wurden wiederum Primer verwendet, die nicht zwischen M- und L- Opsinen unterscheiden können.

Für Protanope, die über keine L-spezifischen Sequenzen verfügen (diese also deletiert sind) würde dies bedeuten, dass Exon 5 nur M-spezifische Sequenzen aufweist. Dies konnte durch die Analyse bestätigt werden. Exon 5 aller Protanopen dieser Versuchsreihe zeigt nur rein M-spezifische Sequenzen.

2.2 Versuchsaufbau

Die Versuche wurden in einem durch lichtundurchlässige Rollos völlig tageslichtfreien Raum durchgeführt.

An der Decke waren 16 Leuchtstoffröhren (Osram) in 2 Doppelreihen symmetrisch zur Längsachse des Raumes angeordnet (Abb. 2.3). Das Anbringen der Leuchtstoffröhren erfolgte ebenfalls symmetrisch alternierend in jeder Doppelreihe. Damit konnte sowohl eine homogene Ausleuchtung des Raumes gewährleistet als auch Farb- bzw. Helligkeitsgradienten vermieden werden.

Im Abstand von 3 m von der Versuchsperson befand sich auf einem Tisch eine graue Platte (Länge: 155 cm; Breite: 78 cm), vor der die Spiralscheibe (Ø 24 cm) auf Augenhöhe der Versuchspersonen an einer Antriebswelle angebracht war. Bei diesem Abstand überstrich die Spirale ca. 5° Sehwinkel.

Über der Spiralscheibe wurden mittig in einem Abstand von 35 cm zwei Messfelder (7 x 7 cm) befestigt, die jeweils den gleichen Farbton aufwiesen wie die dazugehörige Spirale mit Hintergrund (Abb. 2.4). Auf diesen Farbfeldern erfolgte die

Lichtmessung mit Hilfe eines Spektroradiometers, das sich auf einem Stativ hinter der Versuchsperson befand.

Die Rotationsfrequenz der Spiralscheibe wurde mit Hilfe eines Oszilloskops überwacht, die Intensitätsregelung der Leuchtstoffröhren erfolgte mit einem Potentiometer.

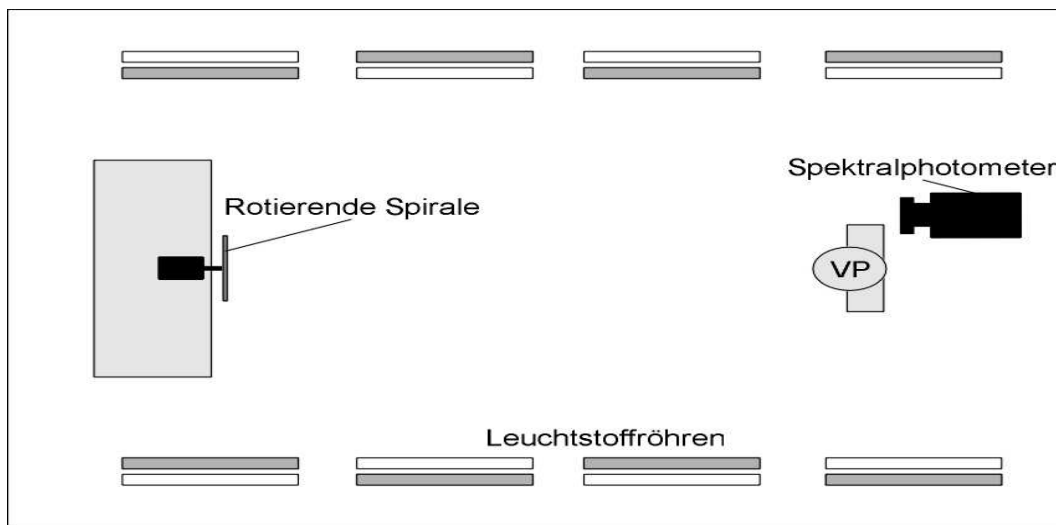


Abb. 2.3 : Aufsicht des Versuchsaufbaus

An der Decke waren 16 Leuchtstoffröhren in 2 Doppelreihen symmetrisch zur Längsachse des Raumes angebracht. Die Versuchsperson saß in einem Abstand von 3 m vor der rotierenden Spiralscheibe. Die Messung der spektralen Lichtverteilung erfolgt mit einem Spektroradiometer, das hinter der Versuchsperson auf einem Photostativ stand.

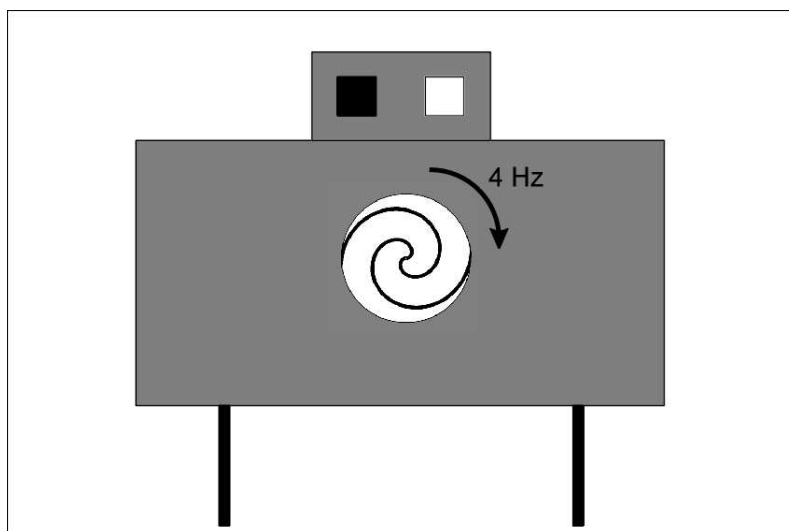


Abb. 2.4: Frontalsicht auf Spiralscheibe

In einem definierten Abstand zur Scheibe befanden sich die Messfelder für das Spektroradiometer.

2.3 Beleuchtung

Alle im Versuch verwendeten Leuchtstoffröhren stammen von der Firma Osram.

Es wurden folgende Leuchtstoffröhrentypen verwendet:

- Rot Osram L36W/60
- Grün Osram L36W/66
- Gelb Osram L36W/62
- Blau Osram L36W/67

Diese wurden in 4 verschiedenen Beleuchtungssituationen in 2 Reihen à 4 alternierender Lampenpaare angeordnet:

1. Rot/Grün
2. Blau/Rot
3. Blau/Gelb
4. Gelb/Grün

Die Regelung der Intensität der Leuchtstoffröhren erfolgte über eine spezielle Steuerungsanlage. Jeweils 8 Leuchtstoffröhren eines Typs konnten hierbei separat über je ein Zehngangpotentiometer in ihrer Intensität geregelt werden. Die Potentiometermechanik erlaubt 10 volle Umdrehungen, wobei jede Umdrehung auf einer Feinskala nochmals in 100 Skalenteile unterteilt ist. Daraus ergibt sich eine einstellbare Skalierung von 1000 Skalenteilen. Die Mechanik des Potentiometers erlaubt des Weiteren eine Fixierung des Einstellknopfes auf einen festen Wert. Somit war es möglich, die Intensität der Lampen im Vorfeld festzulegen.

Im Gegensatz zum normalen 50Hz Wechselspannungsbetrieb sind alle im Versuch verwendeten Leuchtstoffröhren durch elektronische Vorschaltgeräte abhängig von ihrer Intensität zwischen 36kHz und 70kHz getaktet. Dies ermöglichte eine Intensitätsregelung der Leuchtstoffröhren von 1 % bis 100 %, wobei die höchste Taktfrequenz der niedrigsten Intensität entspricht. Durch die hohen Taktfrequenzen konnten stroboskopische Effekte auf der rotierenden Spiralscheibe ausgeschlossen werden.

Nach einer halbstündigen Warmlaufphase der Leuchtstoffröhren stabilisierten sich die Emissionskurven.

Die folgenden Abbildungen (Abb. 2.5 - 2.8) zeigen die Emissionskurven der 4 Leuchtstoffröhren bei den verschiedenen Potentiometereinstellungen vom 0- 1000.

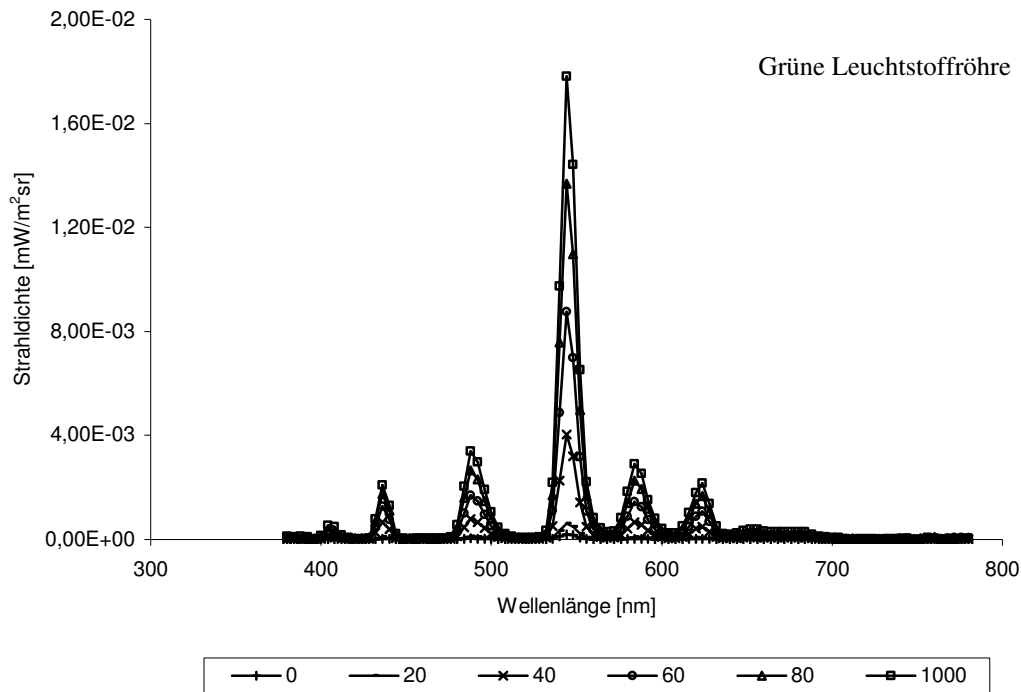


Abb. 2.5: Spektrale Strahllichtverteilung der Beleuchtung nach Warmlaufphase bei zunehmender Intensität (steigender Potentiometereinstellung von 0-1000).

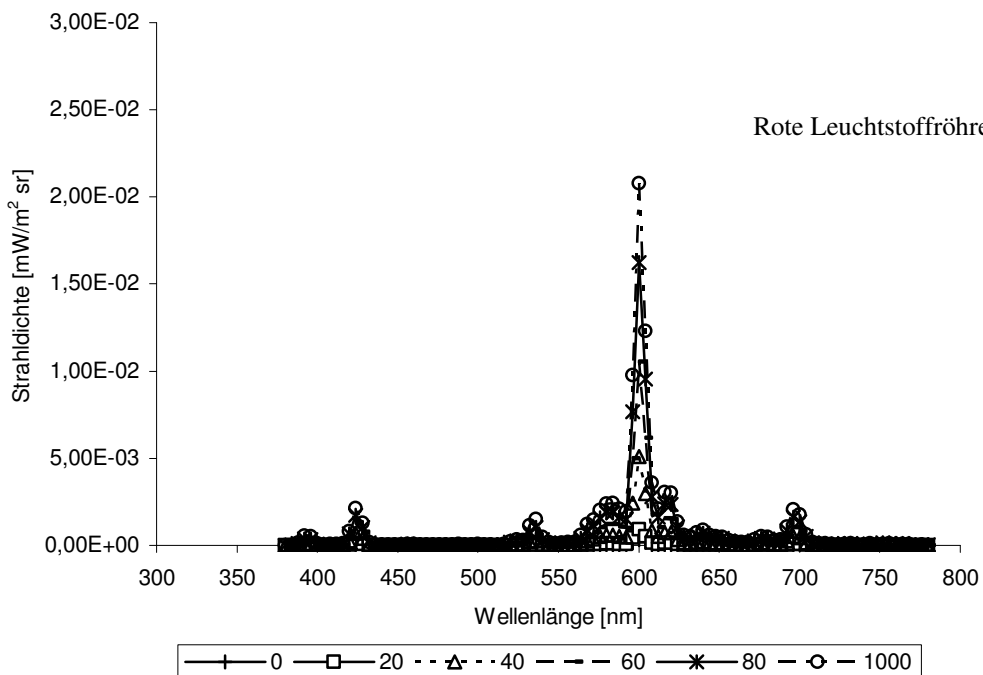


Abb. 2.6 Spektrale Strahllichtverteilung der Beleuchtung nach Warmlaufphase bei zunehmender Intensität (steigender Potentiometereinstellung von 0-1000).

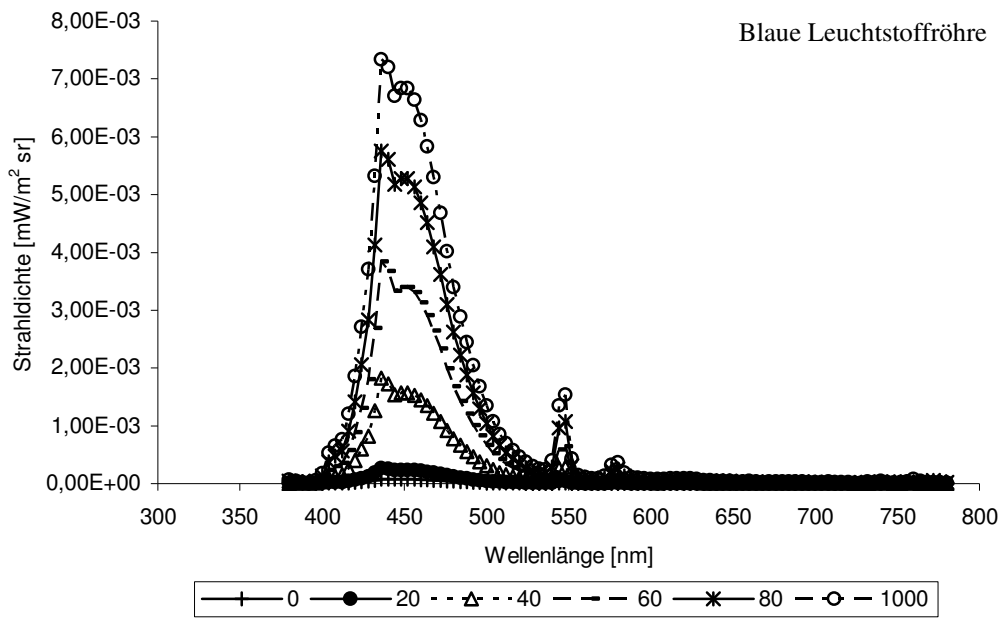


Abb. 2.7 Spektrale Strahllichtverteilung der Beleuchtung nach Warmlaufphase bei zunehmender Intensität (steigender Potentiometereinstellung von 0-1000).

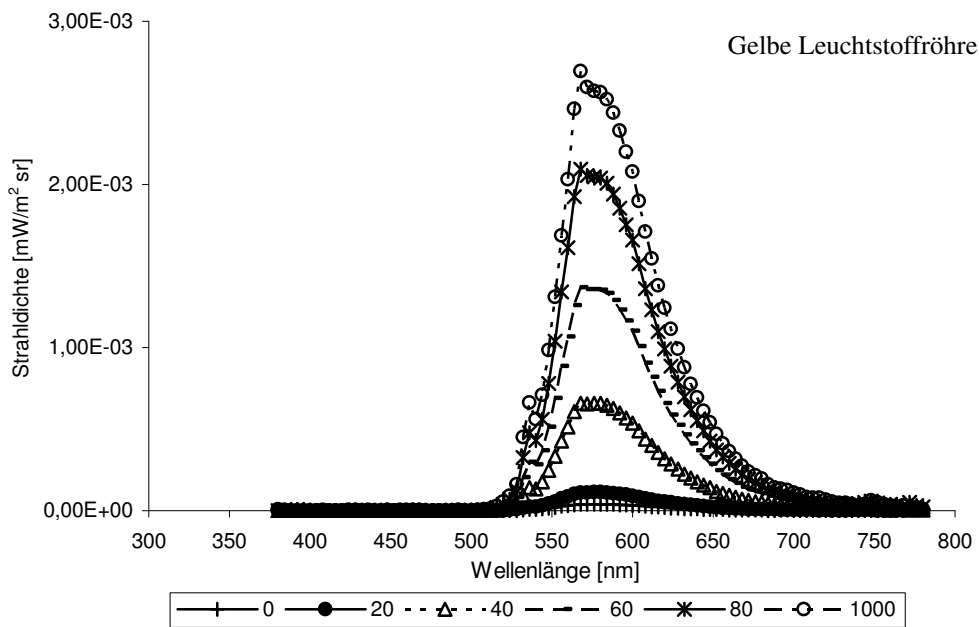


Abb. 2.8 Spektrale Strahllichtverteilung der Beleuchtung nach Warmlaufphase bei zunehmender Intensität (steigender Potentiometereinstellung von 0-1000).

2.4 Das Reizmuster

Als Reizmuster wurde im Versuch eine rotierende Scheibe (\varnothing 24 cm) mit einer 2-armigen archimedischen Spirale verwendet (Abb. 2.9).

Dieser Spiraltyp beschreibt die Kurve eines Punktes, der sich bei konstanter Winkelgeschwindigkeit ω mit konstanter radialer Geschwindigkeit V_R bewegt.

Es gilt in Polarkoordinaten: $r = a\varphi$; $a = \frac{V_R}{\omega} > 0$ (a: Konstante)

Daneben verfügt jeder Punkt der Spirale zusätzlich über eine tangentielle Geschwindigkeitskomponente (V_T), deren Betrag eine lineare Funktion des Radius darstellt.

Daraus folgt, dass sich der resultierende Geschwindigkeitsvektor jedes Punktes sowohl in Betrag als auch in Richtung unterscheidet.

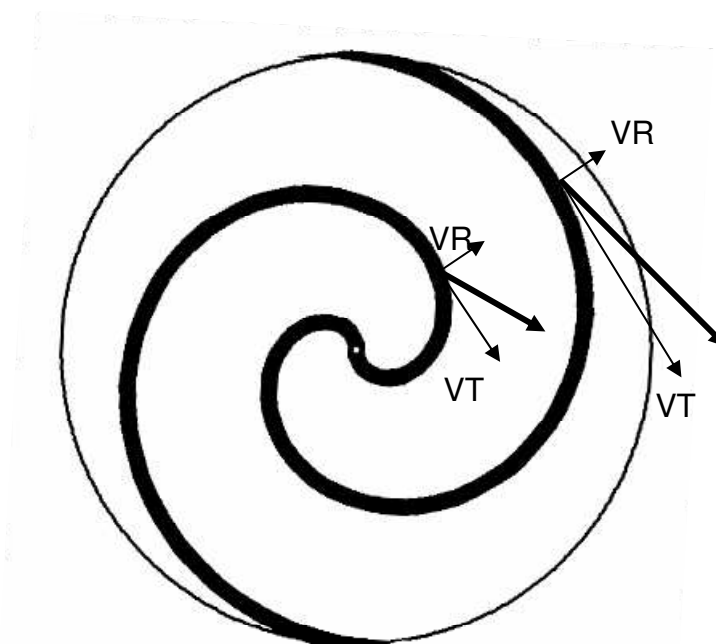


Abb. 2. 9: 2-armige Archimedische Spirale

Für 2 Punkte auf der Scheibe sind die Geschwindigkeitsvektoren eingezeichnet. Sie verfügen jeweils über eine konstante radiale Geschwindigkeitskomponente (V_R) und eine tangentielle Komponente (V_T), die eine lineare Funktion des Radius ist. Die vektorielle Summe beider Komponenten ist für jeden Punkt in Betrag und Richtung verschieden.

Die Erstellung der Spirale sowie der Messfelder erfolgte mit dem Programm Mathematica (Wolfram Research; Version 4.1). Dabei wurde eine Scheibe mit einem Durchmesser von 24 cm generiert, auf dem sich eine vom Hintergrund unterschiedlich farbige Spirale befand. Diese wurde auf speziellem Druckpapier (Epson Matte Paper-Heavyweight; SO41261), welches Photoqualität auf einer matten Oberfläche garantiert, ausgedruckt. Anschließend wurde die Scheibe mit der Spirale ausgeschnitten und auf eine stabilere Unterlage aufgeklebt. Zusätzlich wurden pro Spiralscheibe zwei in den Farben von Spirale und Hintergrund übereinstimmende Messfelder ausgedruckt. Um identische Farbqualität zu gewährleisten, wurde darauf geachtet, dass sowohl die Spiralscheibe als auch die Messfelder aus derselben Druckerpatrone stammten.

Bei den in der Hauptversuchsreihe verwendeten Scheiben wurde ein Verhältnis von Hintergrund zu Spirale von 7:1 gewählt. Es beschreibt den bei einer Umdrehung überstrichenen Winkelbereich für Hintergrund und Spirale.

Für das zeitliche Muster bedeutet dies bei einer Rotationsfrequenz von 4 Hz, dass pro Umdrehung an jeder Stelle der Scheibe der Hintergrund 109,78 ms und die Spirale 15,2 ms zu sehen ist.

Da es sich um eine 2-armige archimedische Spirale handelt, ist sowohl der Hintergrund als auch die Spirale 2-mal zu sehen. Hieraus ergibt sich eine Gesamtzeit pro Umdrehung für Hintergrund und Spirale von 219,6 ms bzw. 30,4 ms, was dem Verhältnis 7:1 entspricht (Abb. 2.10).

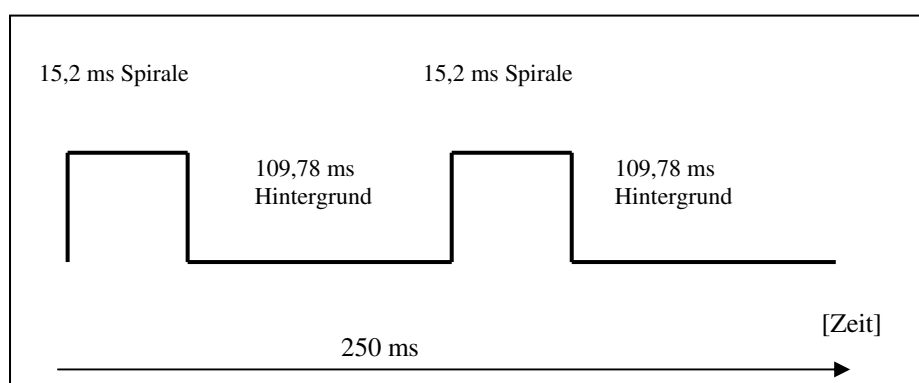


Abb. 2.10: Reizmuster über der Zeit

In den Versuchen wurden insgesamt 18 verschiedene Spiralscheiben² verwendet, wobei die mehrmalige Verwendung einer Scheibe unter verschiedenen Beleuchtungsbedingungen möglich war. Die bei den 4 Lichterkombinationen (Grün/Rot; Blau/Rot; Blau/Gelb; Gelb/Grün) verwendeten Scheiben sind der folgenden Tabelle zu entnehmen:

Tab. 2.1: Spiralscheiben und Beleuchtungskombinationen

Es wurden insgesamt 18 verschiedene Spiralscheiben verwendet. Das X markiert die unter den verschiedenen Beleuchtungen verwendeten Spiralscheiben. Die 1. Zahl und entsprechend der 1. Farbname steht für die Spirale, die 2. Zahl und der 2. Farbname für den Hintergrund.

Nr.	Spirale/ Hintergrund	Farbname	Beleuchtung			
			Rot-Grün	Blau-Rot	Blau-Gelb	Gelb-Grün
1	21 / 67	Rosa / Gelb-Grün	X			X
2	23 / 54	Rot / Grün	X			
3	67 / 81	Hell Grün / Orange	X			
4	57 / 25	Grün / Rot	X		X	X
5	65 / 13	Grün / Rot	X			
6	39 / 15	Blau / D. Lila		X		X
7	44 / 23	Blau / Rot		X		
8	33 / 46	Lila / Blau		X		X
9	78 / 39*	Bordeaux / Blau		X		
10	17 / 43	Rot / Blau		X		
11	10 / 52	Orange / Blau-Grün			X	
12	40 / 14	Rot-Orange / Blau			X	
13	39 / B	Okka / Blau			X	
14	73 / 51	Okka / dunkel Türkis			X	
15	HG / 54	Okka / Grün			X	
16	H8 / 50	Orange / H. Blau			X	X
17	74 / 62	Orange / Matt Grün				X
18	46 / 33	Blau / Lila				X

² Ein farbiger Ausdruck der verwendeten Spiralscheiben ist dem Anhang zu entnehmen.

2.5 Bestimmung der Rotationsfrequenz

Die Spiralscheiben wurden durch einen geregelten Elektromotor (Typ GR 53x58 der Firma DUNKER) mit einer 1,5 –fachen Untersetzung angetrieben. Die Untersetzung erfolgte mit Hilfe einer 2. Welle, auf welcher die Scheibe befestigt wurde. Über den Elektromotor konnte sowohl Drehrichtung als auch Drehzahl eingestellt werden. Letztere blieb dank eines Tachogenerators nach einer kurzen Warmlaufphase weitestgehend konstant ($\pm 0,5$ % Abweichung). Die Rotationsrichtung erfolgte immer im Uhrzeigersinn.

Auf der Rückseite der Scheiben wurde ein stark reflektierender Klebestreifen in einem definierten Abstand von der Welle angebracht. Eine Halterung ermöglichte die Ausrichtung von Reflex-Lichtschranken in einem Abstand von 1,5 cm von dem Reflektorstreifen. Dieser löste bei jeder Umdrehung einen elektrischen Impuls in einer Fotodiode aus, der über ein digitales Oszilloskop registriert und dargestellt wurde. In den Versuchen betrug die Rotationsfrequenz der Scheibe 4Hz (Reizfrequenz der 2-armigen archimedischen Spirale ist 8Hz).

2.6 Versuchsablauf

Vor Beginn jeder Versuchsreihe erfolgte eine 30-minütige Warmlaufphase der Leuchtstoffröhren. Einer der Leuchtstoffröhrentypen wurde dabei über das Potentiometer auf einen festen Leuchtdichtewert, der andere auf maximale Leuchtdichte eingestellt. Dies erleichterte den Versuchspersonen im Versuch eine schnelle Einstellung der gewünschten Lichtbedingungen.

Die Versuchspersonen nahmen auf einem Stuhl in einem Abstand von 3 m vor der Spiralscheibe Platz. Nach einer kurzen Adaptationsphase an die im Raum herrschenden Lichtverhältnisse wurde die Scheibe in Bewegung versetzt und die Versuche konnten beginnen. Die Versuchspersonen hatten die Aufgabe, über das Potentiometer die Intensität der Leuchtstoffröhren so zu verändern, dass die Bewegung der Spirale auf der rotierenden Scheibe nicht mehr zu erkennen war, d.h. unter dieser speziellen Beleuchtungssituation bracht die Bewegungswahrnehmung zusammen. Dieser Punkt wird im Folgenden als IEP (= Isoeffizienzpunkt) bezeichnet.

Unter diesen definierten Bedingungen erschien die Scheibe als homogen in der Mischfarbe von Spirale/Hintergrund.

Die Versuchspersonen stellten insgesamt 3-mal pro Scheibe diesen Punkt ein. Die Einstellung erfolgte immer aus maximaler Potentiometereinstellung, also von hell nach dunkel. Dabei hatten die Versuchspersonen die Aufgabe, den IEP zu überstreichen bis die Spirale wieder sichtbar wurde, um dann aus dieser dunkleren Einstellung die Intensität der Lampen wieder so lange zu erhöhen, bis die Spirale wieder leicht zum Vorschein kam. Nun regelte die Versuchsperson über das Potentiometer die Intensität der Lampen solange herunter bis die Bewegung der Spirale nicht mehr wahrgenommen werden konnte (= Einstellung von oben (VO)). Wichtig war hierbei, dass der erste Punkt, bei dem Spirale verschwand, eingestellt wurde (Schwellenmessung). Um eine Adaptation zu vermeiden, sollten die Versuchspersonen so schnell wie möglich diese Einstellung vornehmen. Dies dauerte in der Regel nicht länger als 15 sec. Die Versuchspersonen erhielten keine Rückmeldung bezüglich der Güte ihrer Einstellung.

Nach jeder Einstellung wurde die Scheibe angehalten und mit Hilfe eines Spektralradiometers wurde die zu diesem Zeitpunkt eingestellte spektrale Verteilung des Lichtes auf den über der Scheibe hängenden farbigen Messfeldern gemessen. Je nach Anzahl der im Versuch verwendeten Scheiben dauerte eine Versuchsreihe zwischen 30 und 60 Minuten.

2.7 Lichtmessung

Die Lichtmessung erfolgte mit Hilfe eines Spektroradiometers (PR-650 SPECTRA SCAN SPECTRA COLORIMETER) der Firma PHOTO RESEARCH.

Dieses befand sich hinter der Versuchsperson auf einem Photostativ in 3,20 m Entfernung vom Versuchsaufbau. Bestimmt wurden Leuchtdichte sowie spektrale Strahlungsverteilung, die unter den definierten Versuchsbedingungen vorlagen.

Die Bestimmung sowohl der Leuchtdichte als auch der spektralen Strahlungsverteilung der Spiralscheibe am IEP erfolgte auf den 2 Messfeldern, die in einem Abstand von 35 cm mittig über der Spiralscheibe angebracht waren.

Dies war erforderlich, da es bei einem Abstand vom 3,20 m nicht möglich war, die Zielscheibe des Gerätes, mit der die Messung erfolgte, einzig auf die Spirale zu richten; die Zielscheibe überspannte zusätzlich auch den Hintergrund.

Diese Art der Messung hatte jedoch keine Auswirkung auf die Aussagefähigkeit der ermittelten Daten. Die nähere Lage der Messfelder zu den Lampen bewirkte eine geringfügige Erhöhung der Leuchtdichte beider Farben um einen definierten Faktor. Ein zusätzlicher Vergleich der resultierenden Rezeptorerregungen in Abhängigkeit von der Lage der Messfelder bestätigte dies nochmals. Die Messung auf den Messfeldern über der Spiralscheibe führte im Vergleich zu den Messfeldern auf Höhe der Spiralscheibe zu erhöhten Rezeptorerregungen für L-, M-, und S- Zapfen um den Faktor 1,05.

Die Lichtmessung erfolgte pro Scheibe 3-mal. Aus den Werten wurde anschließend für jede Versuchsperson der Mittelwert gebildet.

2.8 Berechnung der Rezeptorerregungen

Die Rezeptorerregungen für die 3 Zapfentypen wurden mit Hilfe der spektralen Zapfenempfindlichkeitsfunktionen (Energie linear) nach Stockman und Sharpe (2000)³ für den 2° Normalbeobachter basierend auf den Werten von Stiles und Burch (1959) berechnet (Abb. 2.11).

Die Werte von Stockman und Sharpe konnten für den S-Zapfen jedoch nur bis 615 nm bestimmt werden, da die relative S- Zapfenempfindlichkeit oberhalb von 615 nm äußerst gering ist. Die Funktion wurde daher für die Berechnungen bis 780 nm extrapoliert (siehe Anhang).

³ Siehe Webseite: http://cvrl.ioo.ucl.ac.uk/database/data/cones/ss2_10q_1.txt (30.07.2002)

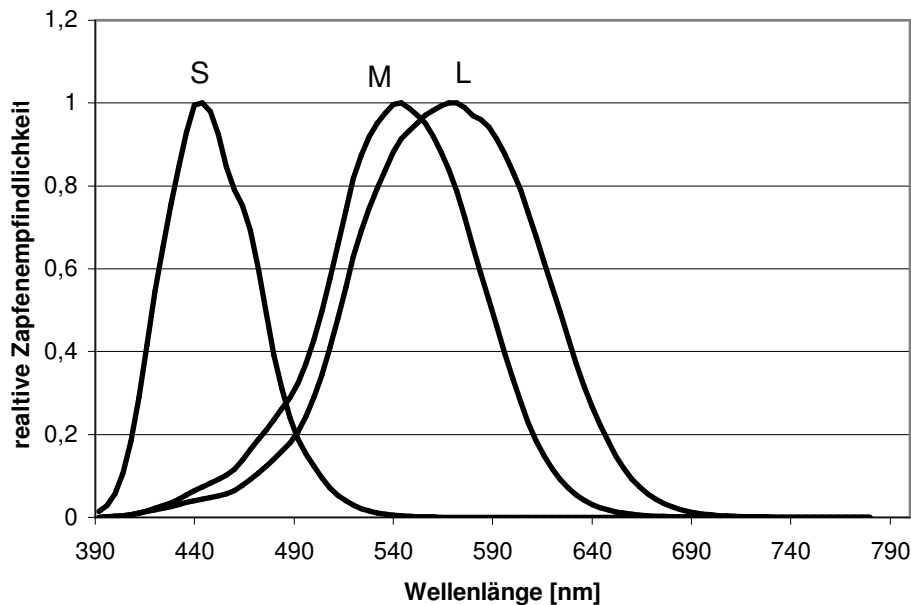


Abb. 2.11: Spektrale Empfindlichkeiten des S-, M- und L-Zapfens nach Stockman und Sharpe (2000) für den 2° -Normalbeobachter basierend auf den Werten von Stiles & Burch (1959).

Die Erregung eines einzelnen Rezeptortyps ist die Summe des Produkts aus spektraler Empfindlichkeit der entsprechenden Rezeptorzelle und der spektralen Strahlungsfunktion also der Farbreizfunktion.

Der Berechnung liegt folgende Funktion zugrunde:

$$S = \int_{392}^{780} r_s(\lambda) \cdot \phi(\lambda) \cdot d\lambda$$

$$M = \int_{392}^{780} r_m(\lambda) \cdot \phi(\lambda) \cdot d\lambda$$

$$L = \int_{392}^{780} r_l(\lambda) \cdot \phi(\lambda) \cdot d\lambda$$

Dabei entspricht r der spektralen Empfindlichkeit der einzelnen Zapfentypen (S, M, L) und ϕ ist die Farbreizfunktion (Produkt aus spektraler Strahlungsfunktion $S(\lambda)$ der Lichtquellen und dem spektralen Remissionsgrad $\beta(\lambda)$ der Oberfläche). Das Integral wurde durch die Summe approximiert.

3 Ergebnisse

In der vorliegenden Arbeit soll die spektrale Empfindlichkeit eines an der Bewegungswahrnehmung beteiligten neuronalen Bewegungsdetektors ermittelt werden.

Dazu wurde ein zweifarbiges bewegtes Muster in Form einer archimedischen Spirale verwendet, bei dem durch die Einstellung der Leuchtdichteverhältnisse der beiden Farbreize die Bewegungswahrnehmung verschwindet, eine Farbunterscheidung aber noch möglich ist. Unter diesen Bedingungen erscheinen der Farbreiz von Spirale und Hintergrund als gleich wirksam (=isoeffizient) für den neuronalen Bewegungsdetektor. Eine Modulation, verursacht durch den Wechsel von Spirale und Hintergrund, ist nicht mehr möglich. Die Folge ist der Verlust der Bewegungswahrnehmung für diesen speziellen Reiz. Der so experimentell isolierte Bewegungskanal ist farbenblind, da die beiden Farbreize (Spirale und Hintergrund) von dem Bewegungsdetektor nur aufgrund ihrer Intensität unterschieden werden können.

Die Beteiligung der 3 Zapfentypen an der spektralen Empfindlichkeit des neuronalen Bewegungsdetektors galt es zu bestimmen.

Durch Regelung der Lichtintensitäten farbiger Leuchtstoffröhren stellten die Versuchspersonen 3x pro Spiral-Scheibe den Punkt ein, an dem die Bewegung der Spirale nicht mehr wahrgenommen werden konnte. Die an diesem Punkt (IEP) vorliegende spektrale Strahlungsverteilung wurde gemessen, um daraus die Zapfenerregungen mit Hilfe der Zapfenempfindlichkeitsfunktionen nach Stockman und Sharpe (2000) zu berechnen. Aus den ermittelten Zapfenerregungen der 3 Messungen wurde anschließend für jede Person der Mittelwert gebildet. Dieser stellt die Grundlage für die Datenauswertung dar.

Die Versuchsergebnisse werden für Trichromaten und Dichromaten (hier Protanope) getrennt betrachtet. Teil A behandelt die Messdaten der Trichromaten, Teil B die der Protanopen.

Für beide Gruppen wurden Versuche unter 4 verschiedenen Beleuchtungsbedingungen (Rot-Grün, Blau-Rot, Gelb-Grün, Blau-Gelb) mit insgesamt

24¹ Scheiben durchgeführt. Sowohl Teil A als auch Teil B ist entsprechend der Beleuchtungsbedingungen in 4 Abschnitte unterteilt. Innerhalb dieser 4 Abschnitte werden die Messergebnisse hinsichtlich des Zapfenkontrastes, der relativen Übereinstimmung der Zapfenerregung für Spirale und Hintergrund, der Leuchtdichtewerte und der Lage der Differenzvektoren im Rezeptorraum betrachtet. Eine gewisse Redundanz in der Darstellung der Ergebnisse ist nicht zu vermeiden, lässt sich aber durch die Komplexität der Fragestellung erklären. So war zu Beginn der Arbeit nicht abzuschätzen, welche Art der Auswertung den gesuchten Kanal am besten charakterisieren würde. Verschiedene Auswertungen wurden daher ausprobiert und für alle Experimente durchgeführt, um bis zuletzt alle Optionen der Interpretation offen zu halten.

3.1 Teil A - Trichromaten

3.1.1 Versuche unter rot-grüner Beleuchtung

In dieser Versuchsreihe wurden 5 Spiralscheiben verwendet (Tab. 3.1). Die Intensität der grünen Leuchtstoffröhre wurde über das Potentiometer auf 30 fest eingestellt (= 30 cd/m²), die Intensität der roten Leuchtstoffröhre war variabel. Die Einstellung des IEP erfolgte immer aus maximaler Einstellung der roten Leuchtstoffröhre. Die Ergebnisse der Zapfenerregungen sind in Tab. 3.2 zusammengefasst.

Tab. 3.1: Verwendete Spiralscheiben unter Angabe des Zahlencodes und der Farbnamen für Spirale und Hintergrund unter rot-grüner Beleuchtung. Die erste Zahl bzw. der erste Farbname beziehen sich auf die Spirale; Entsprechendes gilt für den Hintergrund.

Spirale /Hintergrund	Farbname
21/67	Rosa / Gelb-Grün
23/54	Rot / Grün
67/81	Hell Grün / Orange
57/25	Grün / Rot
65/13	Grün / Rot

¹ Ein farbiger Ausdruck (aufklappbar) der verwendeten Spiralscheiben ist dem Anhang zu entnehmen.

Tab. 3.2: Zapfenerregungen der 3 Zapfentypen L, M und S für Spirale und Hintergrund aller 7 Versuchspersonen bei 5 Spiralscheiben

Angegeben sind für jede Versuchsperson (VP) die Mittelwerte der Zapfenerregungen aus dem pro Scheibe 3-mal eingestellten IEP.

Scheibe	VP	L		M		S	
		Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund
21/67	HH	26,326	23,930	11,694	19,080	3,120	0,403
	BT	37,539	31,214	15,504	22,868	3,821	0,500
	HV	39,851	38,697	15,910	28,402	3,858	0,538
	RH	30,391	26,148	13,176	20,261	3,355	0,424
	KW	34,246	29,057	14,247	21,606	3,608	0,453
	JP	39,328	31,193	15,984	22,461	3,916	0,480
	JH	33,633	28,672	14,298	21,657	3,595	0,479
	Mittelwert	34,473	29,844	14,402	22,334	3,611	0,468
	STABW	4,928	4,703	1,574	2,972	0,290	0,046
23/54	HH	5,447	5,411	2,188	5,846	0,336	0,878
	BT	6,304	4,667	2,488	4,975	0,351	0,754
	HV	8,114	8,523	2,908	4,596	0,389	0,817
	RH	7,302	4,859	2,831	5,200	0,423	0,782
	KW	7,061	5,182	2,700	5,553	0,376	0,831
	JP	9,456	5,253	3,432	5,526	0,431	0,870
	JH	5,617	4,888	2,262	0,795	0,327	0,795
	Mittelwert	7,043	5,540	2,687	4,642	0,376	0,818
	STABW	1,424	1,340	0,427	1,746	0,041	0,045
67/81	HH	22,516	22,183	18,958	11,707	0,388	0,347
	BT	21,583	28,501	17,445	14,299	0,368	0,422
	HV	30,672	33,045	24,106	15,832	0,437	0,427
	RH	23,237	26,050	19,201	13,443	0,393	0,400
	KW	26,540	31,113	20,725	14,863	0,417	0,392
	JP	26,157	32,315	20,371	15,401	0,443	0,438
	JH	20,910	26,543	17,043	13,487	0,376	0,414
	Mittelwert	24,516	28,536	19,693	14,148	0,403	0,406
	STABW	3,462	3,911	2,376	1,404	0,030	0,030
57/25	HH	6,678	6,454	7,100	2,495	0,819	0,587
	BT	6,831	4,806	2,614	5,085	0,570	0,786
	HV	8,107	9,876	8,358	3,445	0,877	0,768
	RH	6,808	7,471	7,207	2,855	0,835	0,666
	KW	6,482	9,493	6,759	3,398	0,806	0,693
	JP	6,798	9,019	7,121	3,315	0,853	0,727
	JH	6,097	6,651	6,437	2,580	0,751	0,594
	Mittelwert	6,829	7,681	6,514	3,311	0,787	0,689
	STABW	0,621	1,860	1,820	0,874	0,104	0,079
65/13	HH	9,616	10,831	7,346	3,556	0,372	0,242
	BT	10,321	11,703	7,582	3,816	0,403	0,247
	HV	15,357	17,191	10,812	5,190	0,498	0,358
	RH	10,636	11,750	7,977	3,828	0,403	0,245
	KW	17,611	24,857	11,323	7,828	0,622	0,473
	JP	12,952	18,265	8,943	5,832	0,488	0,365
	JH	10,683	12,484	7,726	4,056	0,424	0,260
	Mittelwert	12,454	15,297	8,815	4,872	0,459	0,313
	STABW	3,009	5,118	1,626	1,547	0,086	0,088

Nach Aussage der Versuchspersonen konnte der IEP bei allen Scheiben problemlos eingestellt werden. Lediglich bei der Scheibe 65/13 musste die grüne Leuchtstoffröhre in ihrer Intensität leicht verringert werden (auf $5,62 \text{ cd/m}^2$), damit eine Einstellung möglich wurde.

Insgesamt stellten die Versuchspersonen den IEP einheitlich ein, was sich in der Übereinstimmung in den Werten der Zapfenerregungen zeigt (Tab. 3.2).

Die geringste Standardabweichung und damit größte Übereinstimmung in den Einstellungen liegt bei den Scheiben 23/54 und 57/25 vor. Dagegen bereitete die Scheibe 65/13 nach Aussage der Versuchspersonen größere Schwierigkeiten, was sich in der großen Abweichung in den Zapfenerregungen innerhalb der Versuchspersonen widerspiegelt.

Auffallend ist Scheibe 21/67: Hier ist die Streuung innerhalb der Versuchspersonen am größten, obwohl diese Scheibe von den Versuchspersonen als besonders gut hinsichtlich der Einstellung des IEP eingestuft wurde, d. h. die Bewegung der Spirale konnte sehr leicht zum Verschwinden gebracht werden.

Bei den Zapfenerregungswerten der einzelnen Versuchspersonen heben sich VP1, VP6 und VP5 besonders ab. VP1 weist bei fast allen Scheiben die geringsten Zapfenerregungswerte auf, VP6 hingegen fällt durch besonders hohe Zapfenerregungen auf.

Bei der Scheibe 65/13 ist es VP5, die durch ihre im Vergleich zu den anderen Versuchspersonen extrem hohen Zapfenerregungswerte hervorsticht.

Bei Betrachtung der Erregungswerte für Spirale und Hintergrund bei den einzelnen Zapfentypen fällt auf, dass der L-Zapfen bei allen Scheiben die größten Erregungswerte aufweist, der S-Zapfen dagegen weist die geringsten Erregungswerte auf. Darüber hinaus wird deutlich, dass die Erregungen des L-Zapfens, hervorgerufen durch den Wechsel von Spirale zu Hintergrund, sehr stark übereinstimmen, dieser also sowohl von Spirale als auch Hintergrund gleichermaßen erregt wird. Dies trifft besonders für die Scheiben 23/54 und 67/81 zu.

Die Erregungswerte für Spirale und Hintergrund bei dem M- und S-Zapfen unterscheiden sich jedoch weitaus stärker, der Wechsel Spirale/Hintergrund bewirkt hier eine starke Modulation der Zapfen. Eine Ausnahme macht Scheibe 67/81 beim S-Zapfen. Die Erregungswerte von Spirale und Hintergrund stimmen hier fast vollständig überein.

3.1.1.1 Zapfenkontrast

Der Zapfenkontrast stellt ein Maß für die Zapfenmodulation, hervorgerufen durch den Wechsel von Spirale und Hintergrund, dar. Er wurde für jeden Zapfentyp bei allen Scheiben ausgehend vom Mittelwert der Zapfenerregungen (Spirale und Hintergrund) aller Versuchspersonen bestimmt.

Der Berechnung des Zapfenkontrastes liegt folgende Formel zugrunde:

$$\frac{ZE_{\max} - ZE_{\min}}{ZE_{\max} + ZE_{\min}} \times 100 \quad \text{ZE steht hier für Zapfenerregung}$$

Der Zapfenkontrast kann dabei Werte zwischen 0 und 1 (0% und 100%) annehmen.

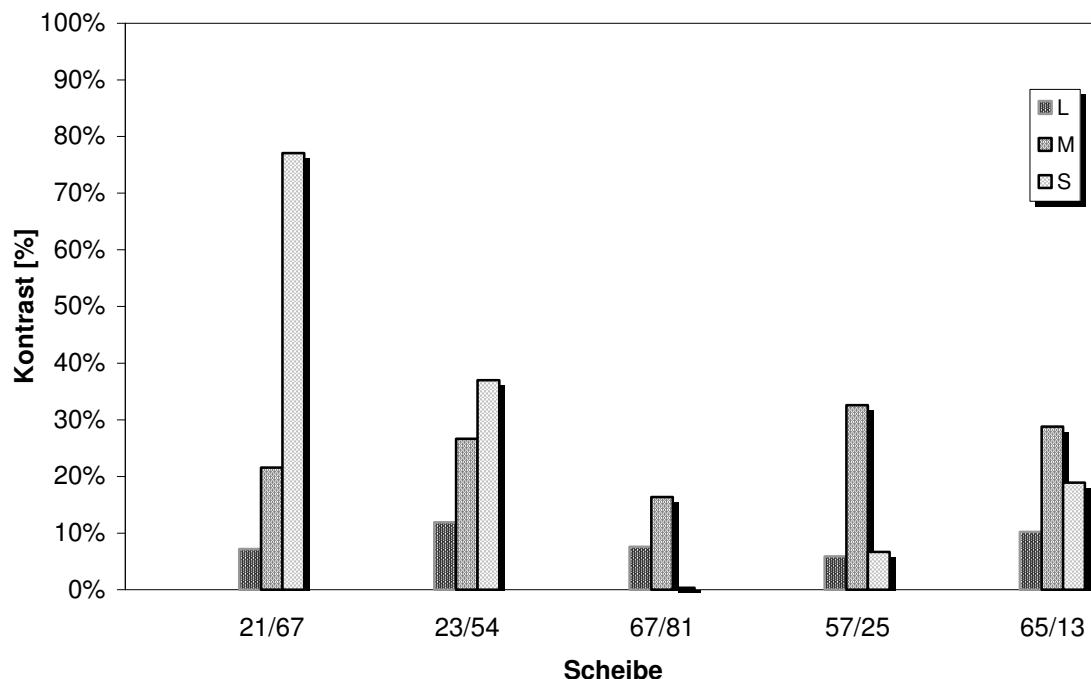


Abb. 3.1: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 5 Spiralscheiben am IEP (Mittelwert aus 7 VP)

Wie der Abb. 3.1 zu entnehmen ist, weist der L-Zapfen im Mittel für alle Scheiben den geringsten Kontrast (Mittelwert 8,6%) auf, M- und S-Zapfen dagegen werden durch den Wechsel von Spirale/Hintergrund deutlich moduliert. Mit einem mittleren Kontrast

von 27,9% weist der S-Zapfen die größte Modulation auf, die mittlere Modulation des M-Zapfens liegt bei 25,2%. Auffallend beim S-Zapfen sind die Scheiben 21/67 und 67/81. Diese weisen die größte (77%) bzw. kleinste (0,68%) Modulation aller hier verwendeten Scheiben auf.

3.1.1.2 Zapfenkontrast unter Berücksichtigung des Vorzeichens

Um Aussagen über das Vorzeichen beim Kontrast machen zu können, wurde oben verwendete Gleichung wie folgt modifiziert:

$$\frac{ZE_{sp} - ZE_{hi}}{ZE_{sp} + ZE_{hi}}$$

ZE_{sp}= Zapfenerregung Spirale; ZE_{hi}= Zapfenerregung Hintergrund

Ein positiver Wert bedeutet, dass die Zapfenerregung hervorgerufen durch die Spirale größer ist als die des Hintergrundes. Bei negativen Vorzeichen gilt folglich der umgekehrte Schluss.

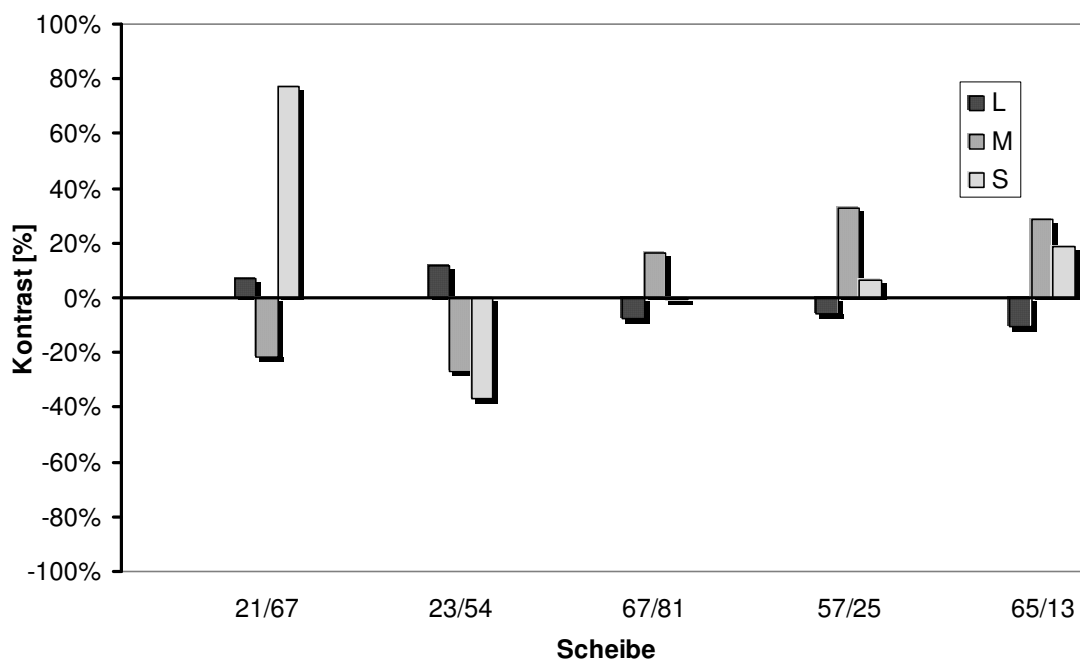


Abb. 3.2: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 5 Spiralscheiben unter Berücksichtigung des Vorzeichens (Mittelwert aus 7 VP)

Der Darstellung ist zu entnehmen, dass der Zapfenkontrast für den L-Zapfen immer ein negatives Vorzeichen hat, wenn eine grüne Spirale auf einem roten bzw. orangen-farbigen Hintergrund verwendet wurde (z.B. Scheibe 67/81). Dementsprechend ist der L-Kontrast positiv bei einer roten Spirale auf grünem Hintergrund (z.B. Scheibe 21/67).

Der M-Zapfenkontrast verhält sich dazu genau antagonistisch. Hinsichtlich des Vorzeichenwechsels beim S-Zapfenkontrast ist keine Korrelation mit den anderen Zapfenarten festzustellen.

3.1.1.3 Relative Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund

Eine völlige Übereinstimmung in der Zapfenerregung zwischen Spirale und Hintergrund liegt vor, wenn das Verhältnis der Zapfenerregung von Spirale zu Hintergrund gleich eins ist. Bei einer graphischen Darstellung der Zapfenerregungen der Spirale in Abhängigkeit von den Zapfenerregungen des Hintergrundes lägen die Datenpunkte dementsprechend genau auf der Ursprungsgeraden (Abb. 3.3). Um ein Maß für den Grad der Übereinstimmung zu erhalten, wurde die relative Übereinstimmung in den Zapfenerregungen zwischen Spirale und Hintergrund bestimmt. Dazu wurde der maximale Erregungswert gleich 100% gesetzt; durch diesen wurde dann der minimale Erregungswert dividiert. Die Abweichung in der Zapfenerregung ergibt sich dann aus 100% minus diesen Wert.

Dies wurde für alle Scheiben bei jedem der 3 Zapfentypen durchgeführt.

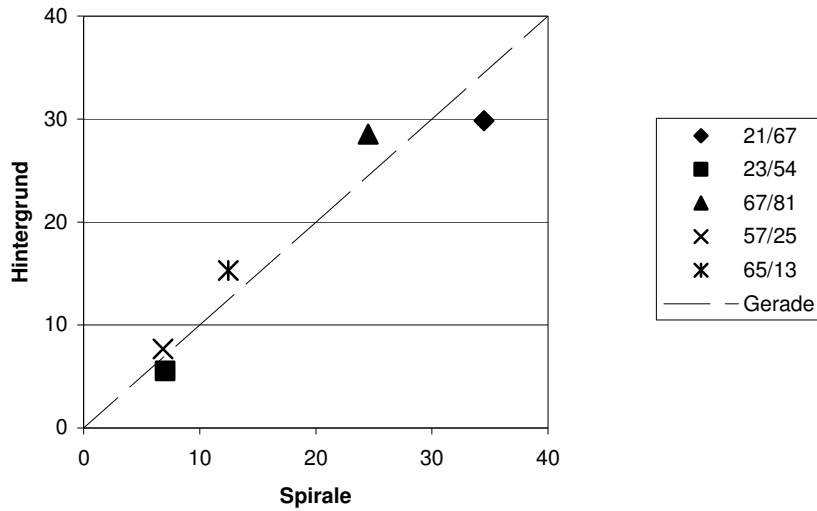


Abb. 3.3: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund
 Dargestellt sind die Zapfenerregungen des L- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 5 Spiralscheiben aller 7 Versuchspersonen (Mittelwert).
 Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

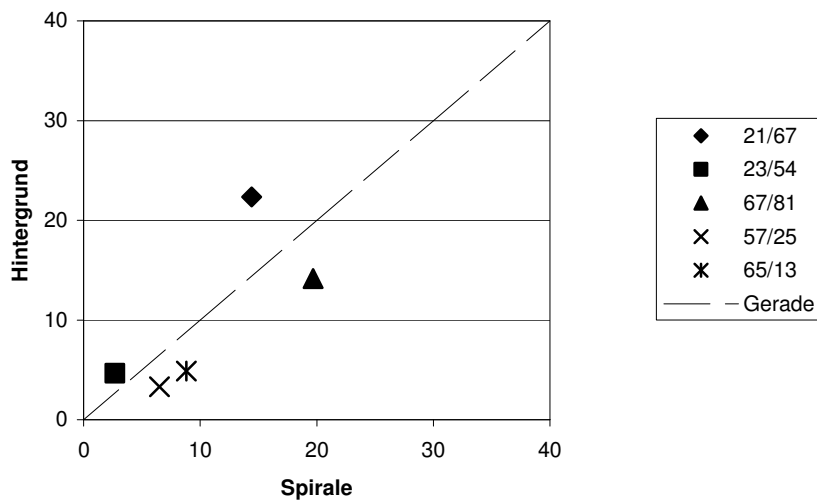


Abb. 3.4: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund
 Dargestellt sind die Zapfenerregungen des M- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 5 Spiralscheiben aller 7 Versuchspersonen (Mittelwert).
 Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

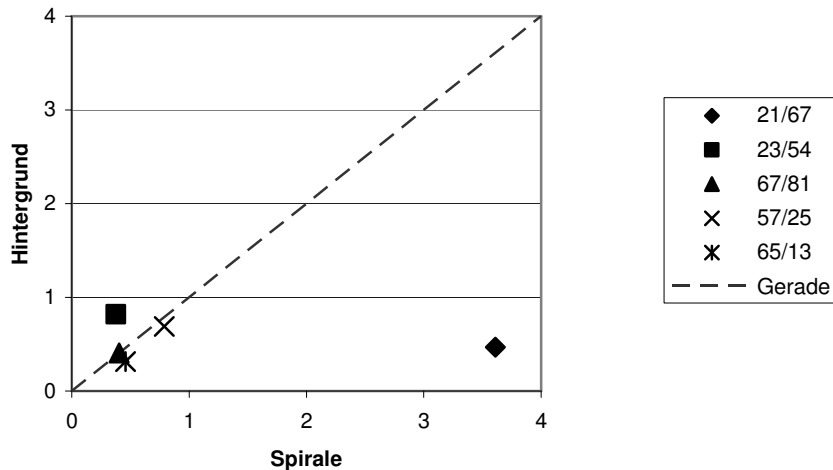


Abb. 3.5: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund

Dargestellt sind die Zapfenerregungen des S- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 5 Spiralscheiben aller 7 Versuchspersonen (Mittelwert).

Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

Den Diagrammen ist zu entnehmen, dass für den L-Zapfen die Zapfenerregungswerte Spirale/Hintergrund stark übereinstimmen, die Datenpunkte schmiegen sich entlang der Ursprungsgeraden (Abb. 3.3). Dies gilt besonders für die Scheiben 23/54 und 57/25. Anhand der Datenwerte wird dies nochmals deutlich: mit 84% zeigt der L-Zapfen im Mittel die größte Übereinstimmung in den Zapfenerregungswerten. Die höchste Übereinstimmung ist, wie aus Abbildung 3.4 hervorgeht, bei der Scheibe 57/25 mit 89% festzustellen. Mit einer mittlern Übereinstimmung von 63% liegt der S-Zapfen knapp vor dem M-Zapfen mit 61%.

3.1.1.4 Darstellung im Rezeptorraum

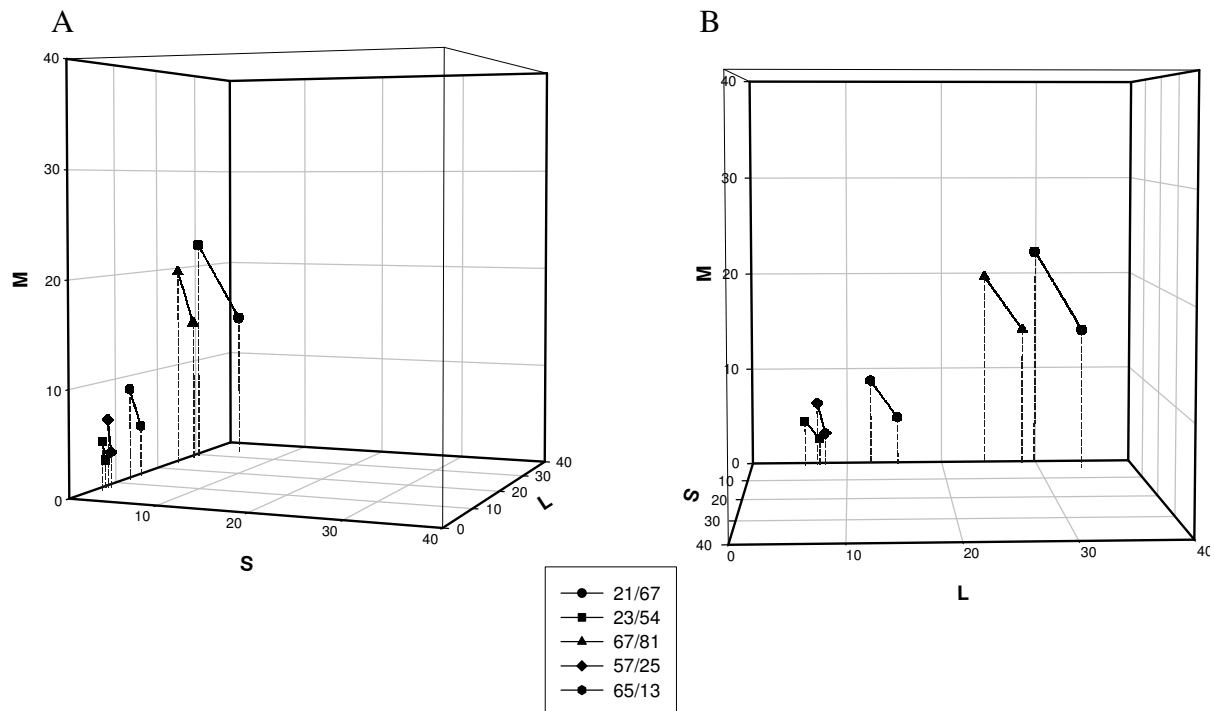


Abb. 3.6: Rezeptorraum: Dargestellt sind die Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund in Form von Differenzvektoren bei 5 Spiralscheiben

A) Blick schräg von der S/M Ebene in den Rezeptorraum.

B) Rotation des Raumes, so dass der Blick direkt auf die M/L-Ebene fällt.

Die Zapfenerregungswerte von Spirale und Hintergrund wurden für jede Scheibe als Differenzvektoren in den Rezeptorraum eingetragen. So ergeben sich für die 5 Scheiben 5 Differenzvektoren (Der Differenzvektor ergibt sich formal, indem man die Endpunkte der Ortsvektoren für Spirale und Hintergrund miteinander verbindet).

Aus der Lage der Vektoren wird ersichtlich, dass sich alle Vektoren fast vollständig in der M/L Ebene befinden (Abb. 3.6 A). Es sind die Vektoren der Scheiben 67/81 und 21/67, die leicht in den Raum hinein ragen, was Ausdruck einer stärkeren Modulation des S-Zapfens ist. Der S-Zapfen spielt jedoch, wie aus der Lage der Vektoren deutlich wird, eine vernachlässigbare Rolle. Sein Beitrag ist, wie bereits oben beschrieben, bei allen Scheiben annähernd null. Ein Blick auf die M/L-Ebene zeigt, dass die Vektoren zudem schräg in dieser Ebene liegen (Abb. 3.6 B). Dies spricht für eine Modulation sowohl des M- als auch des L- Zapfens. Der Differenzvektor der

Scheibe 57/25 liegt dagegen nahezu senkrecht auf der L-Achse, was auf einen etwa gleichen Input von Spirale und Hintergrund bezüglich des L-Zapfens hinweist.

Generell gilt, dass die Differenzvektoren in Abhängigkeit von der Lichtintensität und damit von den Zapfenerregungen unterschiedlich weit vom Ursprung entfernt liegen.

3.1.1.5 Leuchtdichtemessungen

Die Messung der Leuchtdichte für Spirale und Hintergrund erfolgte mit dem Spektralphotometer jeweils am eingestellten IEP auf den dafür vorgesehenen Messfeldern. Diese waren in einem Abstand von 30 cm mittig über der Spiralscheibe angebracht. Die so ermittelten Werte wurden für jede Scheibe in 2 gesonderten Abbildungen dargestellt: Die absoluten Leuchtdichtewerte für Spirale als auch Hintergrund und in einer weiteren Darstellung der Leuchtdichtekontrast.

Die Leuchtdichtewerte für Spirale und Hintergrund setzen sich aus den gemittelten Werten der 3-maligen Einstellung des IEP für jede Versuchsperson zusammen. Aus diesen wurden anschließend die Mittelwerte der Einstellungen aller Versuchspersonen gebildet und im Diagramm dargestellt. Die Angaben über die Leuchtdichtewerte für Spirale und Hintergrund der einzelnen Versuchspersonen sind dem Anhang zu entnehmen.

Was den Leuchtdichtekontrast betrifft, so setzt sich dieser aus dem Leuchtdichtekontrast der einzelnen Versuchsperson zusammen. Diese individuellen Kontraste wurden dann über alle Versuchspersonen gemittelt.

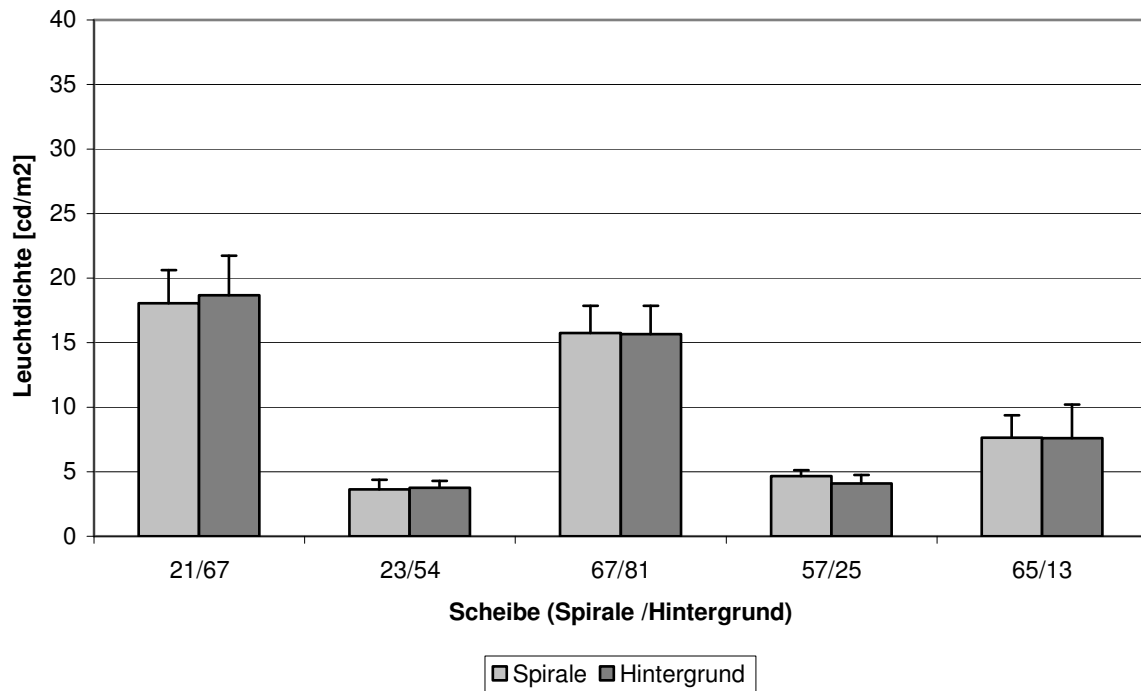


Abb. 3.7: Leuchtdichte [cd/m²] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 5 Spiralscheiben (Mittelwert aus 7 VP)

Es zeigt sich, dass sowohl Spirale als auch Hintergrund am IEP ähnliche Leuchtdichtewerte aufweisen (Abb. 3.7); der Leuchtdichtekontrast ist dementsprechend gering. Dieser liegt bei allen Scheiben unter 8% (Abb. 3.8). Es herrschen nahezu isoluminante Bedingungen. Dies gilt insbesondere für die Scheiben 21/67 und 67/81 mit je 5% bzw. 4% Leuchtdichtekontrast.

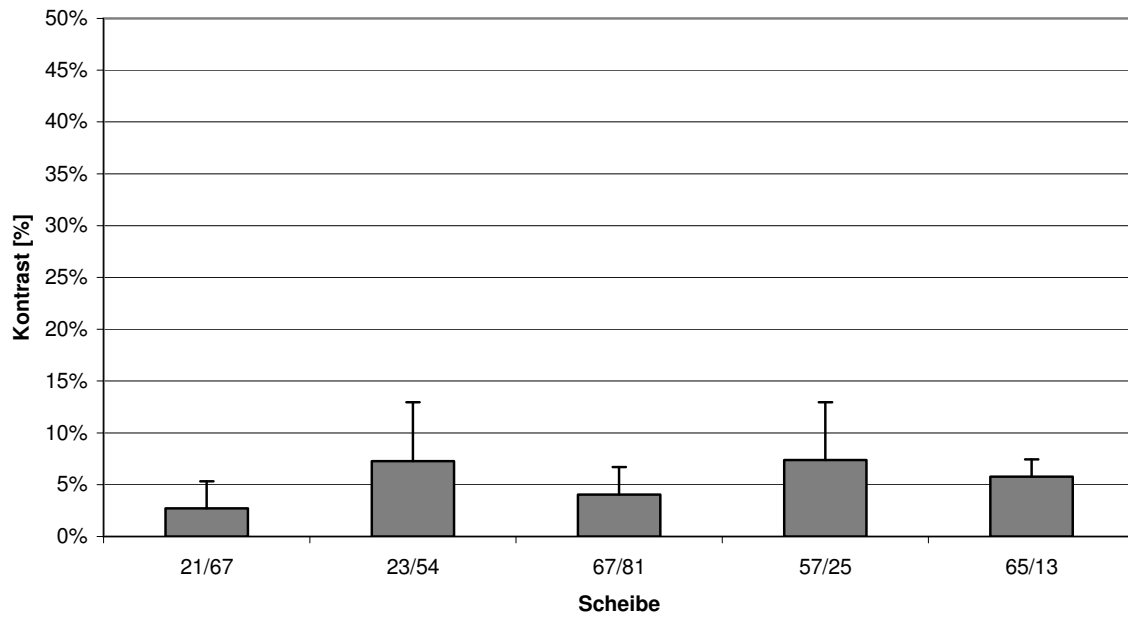


Abb. 3.8: Leuchtdichtekontrast aus Spirale und Hintergrund bei 5 Spiralscheiben am IEP
Mittelwert aus den individuellen Kontrasten aller Versuchspersonen.

Bei Betrachtung der Leuchtdichtewerte für Spirale und Hintergrund (Abb.3.7) fällt weiterhin auf, dass Rot unabhängig davon, ob es sich um den Farbton der Spirale oder den des Hintergrundes handelt, immer eine geringfügig höhere Leuchtdichte aufweist als Grün. Dies könnte ein Hinweis auf chromatische Adaptation sein.

3.1.2 Versuche unter blau-roter Beleuchtung

Unter diesen Beleuchtungsbedingungen wurden 5 Scheiben verwendet (Tab. 3.3). Die Intensität der blauen Leuchtstoffröhre wurde über das Potentiometer auf eine Leuchtdichte von $21,3 \text{ cd/m}^2$ fest eingestellt. Die Regelung der roten Leuchtstoffröhre war variabel, wobei die Einstellung des IEP immer aus maximaler Potentiometereinstellung und somit maximaler Intensität erfolgte.

Tab. 3.3: Verwendete Spiralscheiben unter Angabe des Zahlencodes und der Farbnamen für Spirale und Hintergrund unter blau-roter Beleuchtung Die erste Zahl bzw. der erste Farbname beziehen sich auf die Spirale; Entsprechendes gilt für den Hintergrund.

Spirale /Hintergrund	Farbname
39/15	Blau / D. Lila
44/23	Blau / Rot
78/39	Lila / Blau
17/43	Bordeaux / Blau
33/46	Rot / Blau

Die Einstellung des IEP gestaltete sich nach Aussagen der Versuchspersonen in dieser Versuchsreihe weitaus schwieriger. Zwar konnte bei allen Scheiben ein Punkt gefunden werden, an dem die Bewegung der Spirale mehr oder weniger zu verschwinden schien, jedoch war dieser Bereich zum Teil sehr eng, so dass immer noch eine Restbewegung, eine 'zuckende Unruhe' wahrgenommen wurde. Ein vollständiges Verschwinden der Bewegung und auch der Struktur der Spirale wie unter rot-grün Bedingungen war nach Angaben der Versuchspersonen hier nicht möglich.

Tab. 3.4: Zapfenerregungen der 3 Zapfentypen L, M und S für Spirale und Hintergrund aller 7 Versuchspersonen bei 5 Spiralscheiben

Angegeben sind für jede Versuchsperson (VP) die Mittelwerte der Zapfenerregungen aus dem pro Scheibe 3-mal eingestellten IEP.

Scheibe	VP	L		M		S	
		Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund
39/15	HH	6,397	7,044	9,138	4,645	46,763	20,916
	HV	6,391	9,567	8,715	5,630	44,174	22,280
	RH	7,136	9,466	9,813	5,537	49,848	21,663
	KW	6,109	10,836	8,064	5,903	40,408	20,809
	JP	7,059	9,385	9,637	5,436	48,352	20,983
	BT	5,916	7,039	8,403	4,756	43,302	21,603
	JH	5,717	8,135	8,597	5,146	45,712	22,118
	Mittelwert	6,618	9,260	9,073	5,430	45,909	21,330
	STABW	0,542	1,423	0,646	0,465	3,194	0,593
44/23	HH	7,044	8,052	10,771	3,707	55,129	9,615
	HV	6,304	8,837	9,535	3,786	48,415	8,478
	RH	6,859	12,018	10,329	4,832	53,029	9,444
	KW	6,156	13,913	9,069	5,312	46,143	8,858
	JP	7,002	9,827	10,624	4,306	53,939	10,262
	BT	6,251	6,992	9,524	3,410	48,415	9,614
	JH	6,104	9,923	9,163	4,296	46,670	9,769
	Mittelwert	6,673	10,529	10,065	4,389	51,331	9,332
	STABW	0,417	2,366	0,703	0,669	3,687	0,593
33/46	HH	10,577	8,967	5,563	12,828	21,285	61,779
	HV	12,990	9,374	6,280	13,037	21,091	62,289
	RH	14,916	9,327	7,069	12,949	23,051	62,126
	KW	15,330	8,558	7,060	11,652	21,700	55,347
	JP	14,791	10,029	7,053	13,908	23,167	65,859
	BT	9,670	9,083	5,376	13,006	21,957	62,676
	JH	12,285	8,816	6,384	12,385	23,969	59,605
	Mittelwert	13,721	9,251	6,605	12,875	22,059	61,480
	STABW	2,227	0,475	0,716	0,687	1,085	3,236
78/39	HH	6,648	5,802	4,140	8,811	15,466	46,078
	HV	7,643	6,163	4,450	9,257	15,313	48,598
	RH	8,879	5,821	4,949	8,704	16,190	45,502
	KW	9,031	5,693	4,772	8,056	14,409	41,431
	JP	8,920	6,085	4,939	9,081	16,043	47,018
	BT	5,990	5,418	4,097	8,247	16,667	43,472
	JH	7,206	6,629	4,449	9,077	16,466	46,771
	Mittelwert	8,224	5,913	4,650	8,781	15,484	45,726
	STABW	1,218	0,390	0,354	0,450	0,784	2,398
17/43	HH	7,038	6,145	3,481	9,370	10,655	50,526
	HV	8,168	6,062	3,819	9,159	10,707	49,393
	RH	9,720	6,193	4,395	9,354	11,611	50,608
	KW	12,542	5,688	5,001	8,327	10,000	44,451
	JP	8,337	6,326	3,928	9,595	11,148	51,532
	BT	6,204	5,501	3,277	8,356	10,830	44,562
	JH	7,092	8,816	6,384	12,385	23,969	59,605
	Mittelwert	9,161	6,083	4,125	9,161	10,824	49,302
	STABW	2,134	1,109	1,074	1,365	4,992	5,098

Trotz dieser erschwerten Bedingungen ist eine große Übereinstimmung innerhalb der Versuchspersonen in den Erregungswerten für Spirale und Hintergrund zu erkennen (Tab. 3.4).

Die Standardabweichung ist insgesamt mit 12% gering. Die größten Schwankungen innerhalb der Versuchspersonen treten bei der Scheibe 17/43 auf. Besonders deutlich wird dies an der hohen Standardabweichung beim S-Zapfen für Spirale und Hintergrund. Dieses Ergebnis stimmt mit der Aussage der Versuchspersonen überein; nach ihren Angaben war bei dieser Scheibe die Einstellung des IEP besonders schwierig.

Auffallend sind die geringen Erregungswerte beim L-Zapfen bei Versuchsperson BT und die im Gegensatz dazu hohen Zapfenerregungen bei Versuchsperson KW.

Weiterhin zeigt sich, dass die Zapfenerregungen bei Spirale und Hintergrund für den L- und M-Zapfen in ihren Absolutwerten kleiner sind als bei rot-grüner Beleuchtung. Mit einem mittleren Erregungswert von 13,7 (Spirale) und 9,2 (Hintergrund) und 6,60 (Spirale) und 12,87 (Hintergrund) weist Scheibe 33/46 die größten Erregungswerte für den L- bzw. M-Zapfen auf.

Waren die Erregungswerte von Spirale und Hintergrund für den L-Zapfen unter rot-grüner Beleuchtung noch sehr übereinstimmend, so unterschieden sich die Erregungswerte in dieser Reihe sehr stark. Die größte Schwankung in den Erregungswerten liegt bei dem S-Zapfen vor.

Dies wird im Folgenden auch anhand des Zapfenkontrastes deutlich.

3.1.2.1 Zapfenkontrast

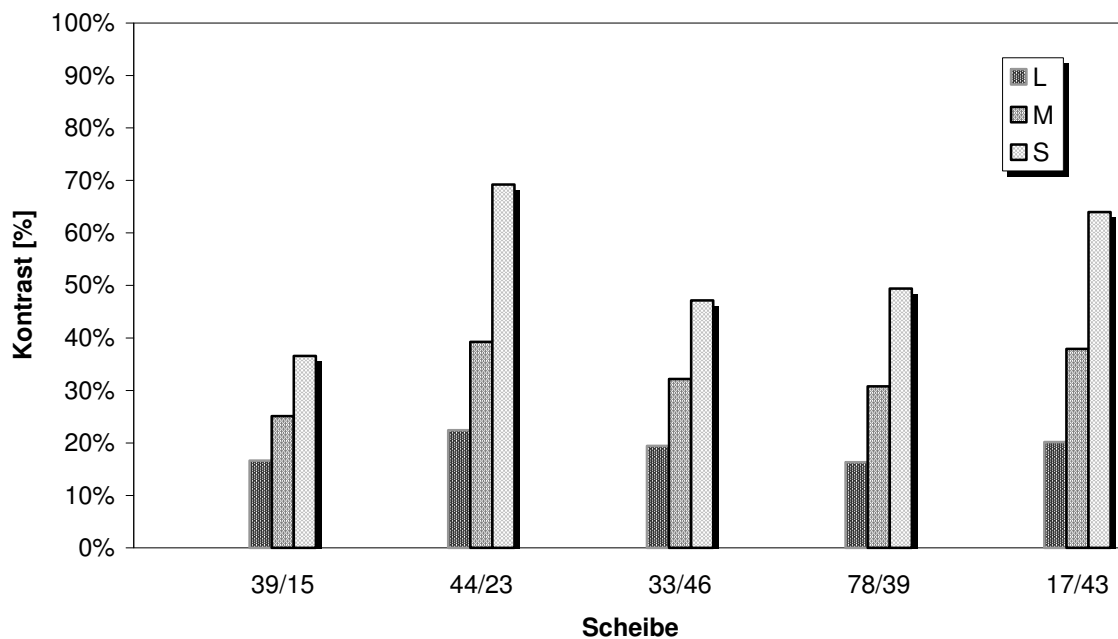


Abb. 3.9: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 5 Spiralscheiben am IEP (Mittelwert aus 7 VP)

Mit einem mittleren Kontrast von 19,1% zeigt der L-Zapfen im Vergleich zu den anderen Zapfen die geringste Modulation. Die Modulation des M-Zapfens unterscheidet sich mit einem mittleren Kontrast von 33,05% deutlich von der des L-Zapfens. Der S-Zapfenkontrast ist im Mittel mit 54,98% am größten.

Die Scheiben 39/15 und 78/39 weisen den kleinsten L-Zapfenkontrast mit 16,64% bzw. 16,35 % auf. Nach Angaben der Versuchspersonen waren dies die Scheiben, bei der die Einstellung des IEP am besten möglich war. Dagegen wurde die Scheibe 44/23 als besonders schwierig eingestuft, was sich in dem größten L-Kontrast von 22,42% widerspiegelt

Insgesamt lag die Modulation der Zapfen unter diesen Beleuchtungsbedingungen weitaus höher als es unter rot-grüner Beleuchtung der Fall war.

3.1.2.2 Zapfenkontrast unter Berücksichtigung des Vorzeichens

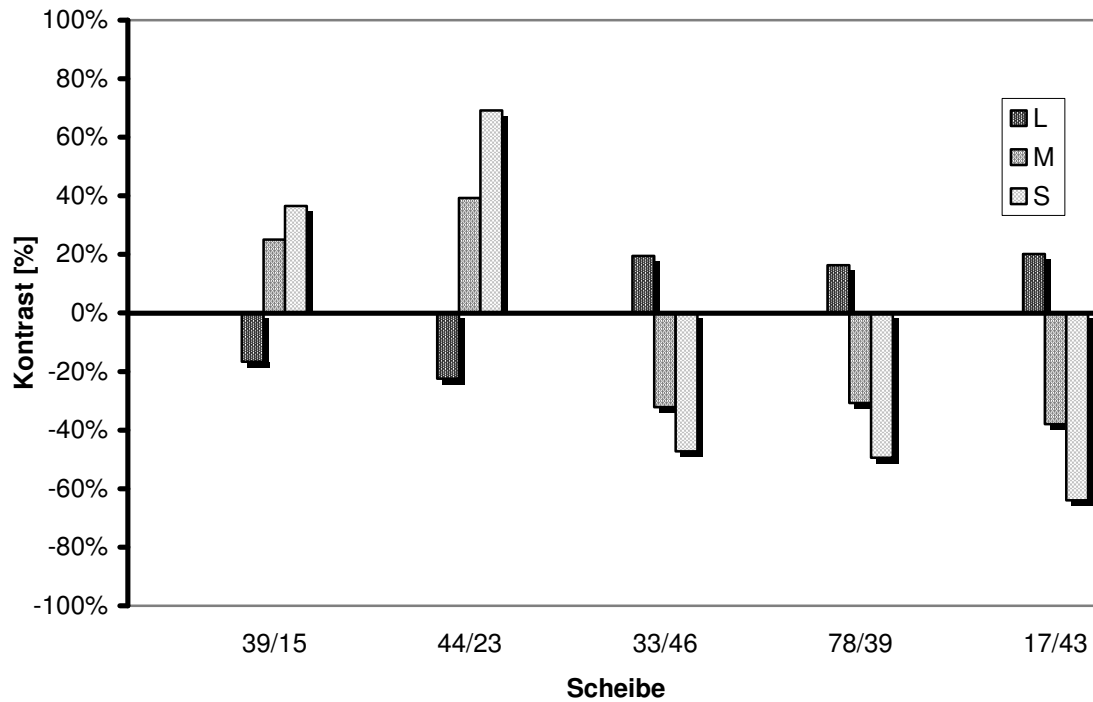


Abb. 3.10: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 5 Spiralscheiben unter Berücksichtigung des Vorzeichens. (Mittelwert aus 7 VP)

Es zeigt sich, dass der Kontrast des L-Zapfens bezüglich des Vorzeichens genau um 180° phasenverschoben zu den von M- und S-Zapfen ist. Besitzt der L-Kontrast ein negatives Vorzeichen, so verhalten sich M- und S-Kontrast mit einem positiven Vorzeichen genau antagonistisch dazu. Berücksichtigt man zusätzlich die Farbtöne von Spirale und Hintergrund der einzelnen Scheiben, so fällt auf, dass der Kontrast von M- und S-Zapfen immer negativ ist, wenn der Hintergrund einen blauen Farbton hat, jedoch ein positives Vorzeichen besitzt, wenn der Hintergrund aus einem roten Farbton besteht. Der entgegengesetzte Fall liegt beim L-Zapfen vor.

3.1.2.3 Relative Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund

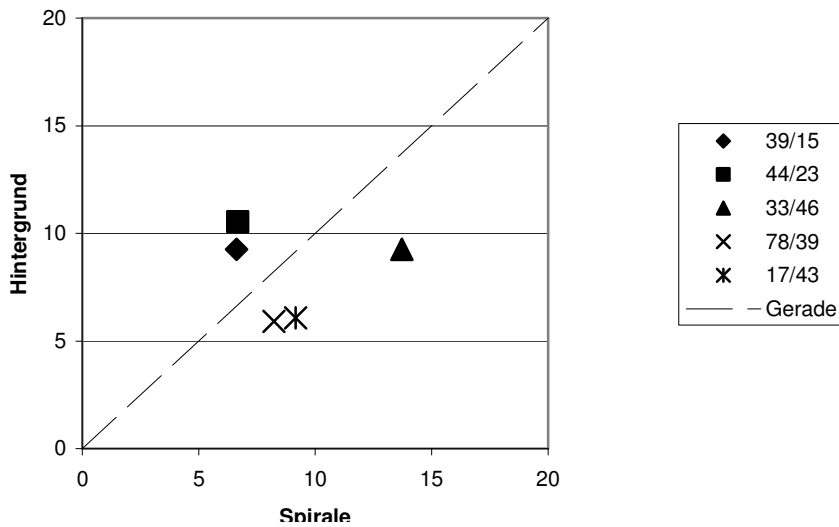


Abb. 3.11: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund
 Dargestellt sind die Zapfenerregungen des L- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 5 Spiralscheiben aller 7 Versuchspersonen (Mittelwert).
 Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

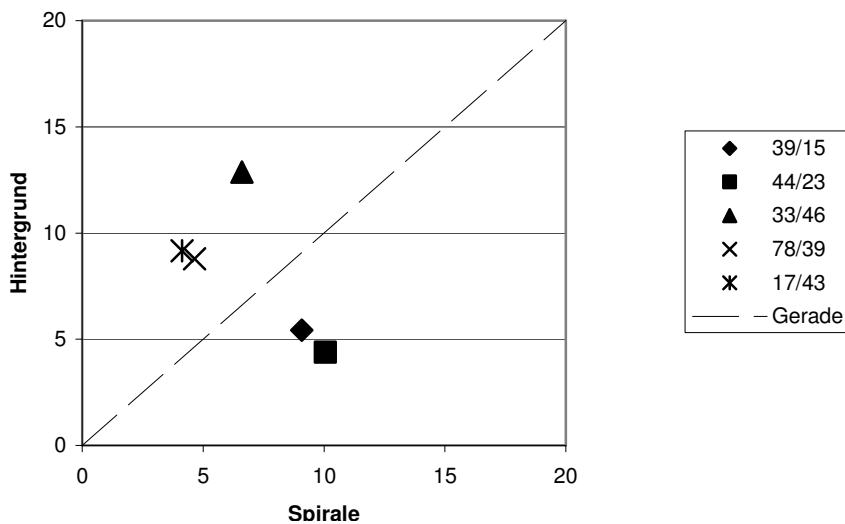


Abb. 3.12: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund
 Dargestellt sind die Zapfenerregungen des M- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 5 Spiralscheiben aller 7 Versuchspersonen (Mittelwert).
 Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

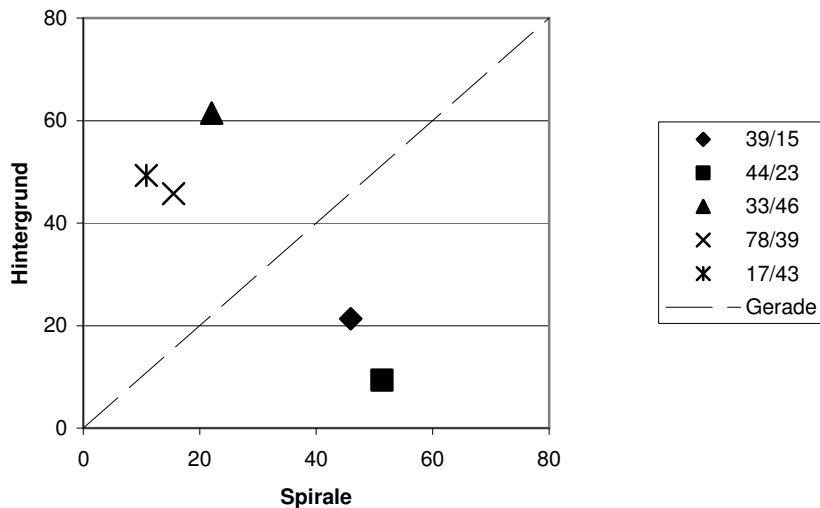


Abb. 3.13: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund

Dargestellt sind die Zapfenerregungen des S- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 5 Spiralscheiben aller 7 Versuchspersonen (Mittelwert).

Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

Wie den Diagrammen zu entnehmen ist, ist die Übereinstimmung in den Zapfenerregungen, hervorgerufen durch den Wechsel von Spirale und Hintergrund, nicht besonders groß. Dies zeigt sich an der starken Abweichung der Punkte von der Ursprungsgeraden. Besonders deutlich wird dies bei dem S-Zapfen (Abb. 3.13). Hier beträgt die mittlere Übereinstimmung gerade mal 31%, d.h. die Werte weichen um 69% voneinander ab.

Bei dem M-Zapfen liegt eine mittlere Übereinstimmung von nur 51% vor. Mit einer Übereinstimmung der Erregungswerte von 60% weist die Scheibe 39/15 die geringste Abweichung auf (Abb. 3.12).

Die größte Übereinstimmung der Zapfenerregungswerte Spirale/Hintergrund ist bei dem L-Zapfen mit insgesamt 68% festzustellen (Abb. 3.11). Anhand der Abbildung wird deutlich, dass es die Scheiben 78/39 und 39/15 sind, die der Ursprungsgeraden am nächsten liegen und damit mit 72% bzw. 71% die höchste Übereinstimmung aufweisen.

3.1.2.4 Darstellung im Rezeptorraum

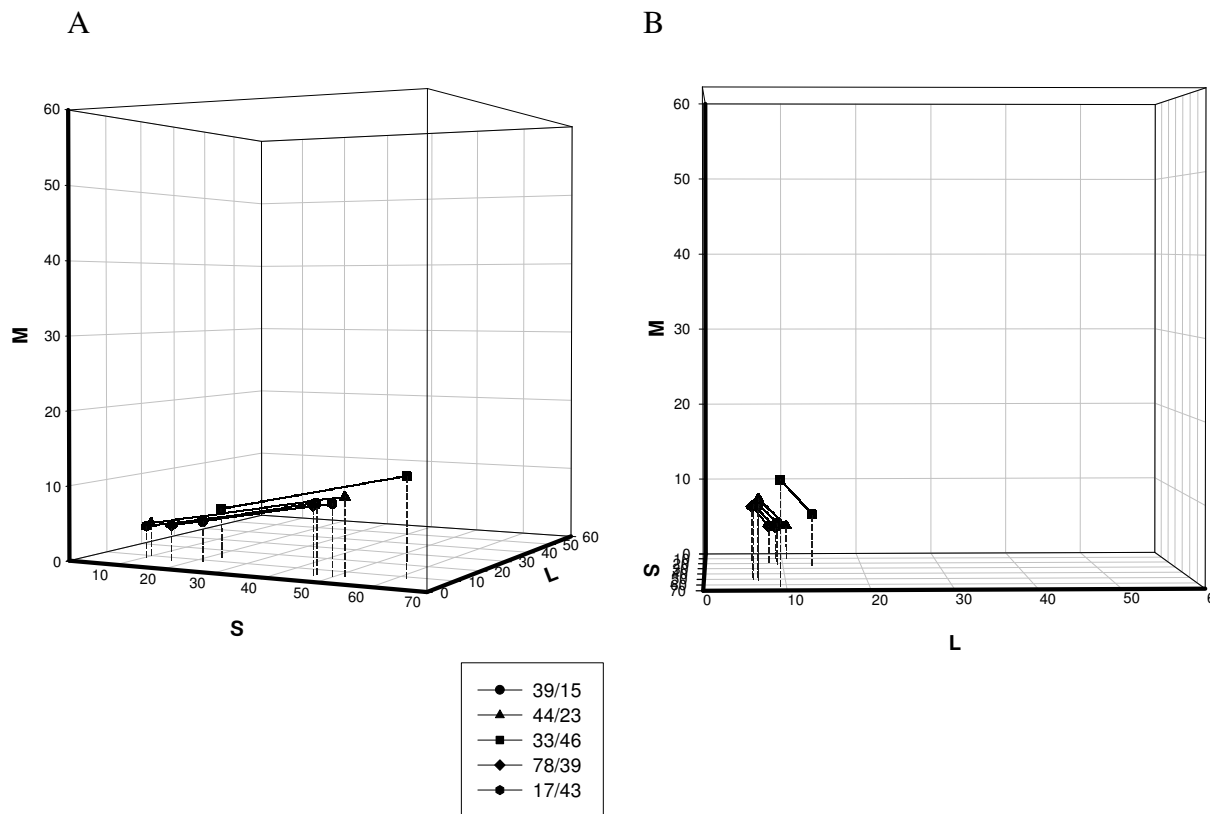


Abb. 3.14: Rezeptorraum: Dargestellt sind die Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund in Form von Differenzvektoren bei 5 Spiralscheiben

A) Blick schräg von der S/M Ebene in den Rezeptorraum.

B) Rotation des Raumes, so dass der Blick direkt auf die M/L-Ebene fällt.

Aus der Abb. 3.14 A geht hervor, dass alle Vektoren nahe der S/L-Ebene liegen. Besonders deutlich ist der große S-Anteil der Differenzvektoren, erkennbar an der Länge der Vektoren. Dies gilt besonders für den Vektor der Scheibe 33/46, der der längste Vektor ist. Ein Blick von der L-Achse aus (Abb. 3.14 B) zeigt den im Vergleich relativ geringen Beitrag von M bzw. L. Die Ticks verdeutlichen, dass die Vektoren schräg auf der L-Achse liegen. Das bedeutet, dass der L-Zapfen durch den Wechsel von Spirale und Hintergrund moduliert wird, diese Modulation jedoch geringer ausfällt als bei den anderen Zapfentypen. Die größte Modulation zeigt, wie aus der Lage der Vektoren ersichtlich, der S-Zapfen. Bei Betrachtung der Differenzvektoren von der S/M Ebene (Abb. 3.14 A) wird zudem die Modulation des M-Zapfens klar sichtbar. Diese ist ebenfalls bei der Scheibe 33/46 am größten.

3.1.2.5 Leuchtdichtemessungen

Trotz der nach Aussage der Versuchspersonen bestandenen Schwierigkeit, den IEP unter diesen Beleuchtungen einzustellen, zeigen die Leuchtdichtewerte für Spirale /Hintergrund innerhalb der Versuchspersonen eine große Übereinstimmung. Dies bestätigt die insgesamt geringe Standardabweichung von 12%.

Spirale und Hintergrund zeigen eine hohe Übereinstimmung in den Leuchtdichtewerten (Abb. 3.16), was sich im geringen Leuchtdichtekontrast ($< 12\%$) widerspiegelt (Abb. 3.15). Dieser ist mit 11% bei Scheibe 44/23 am höchsten und bei den Scheiben 39/15 und 17/43 mit 7% am niedrigsten.

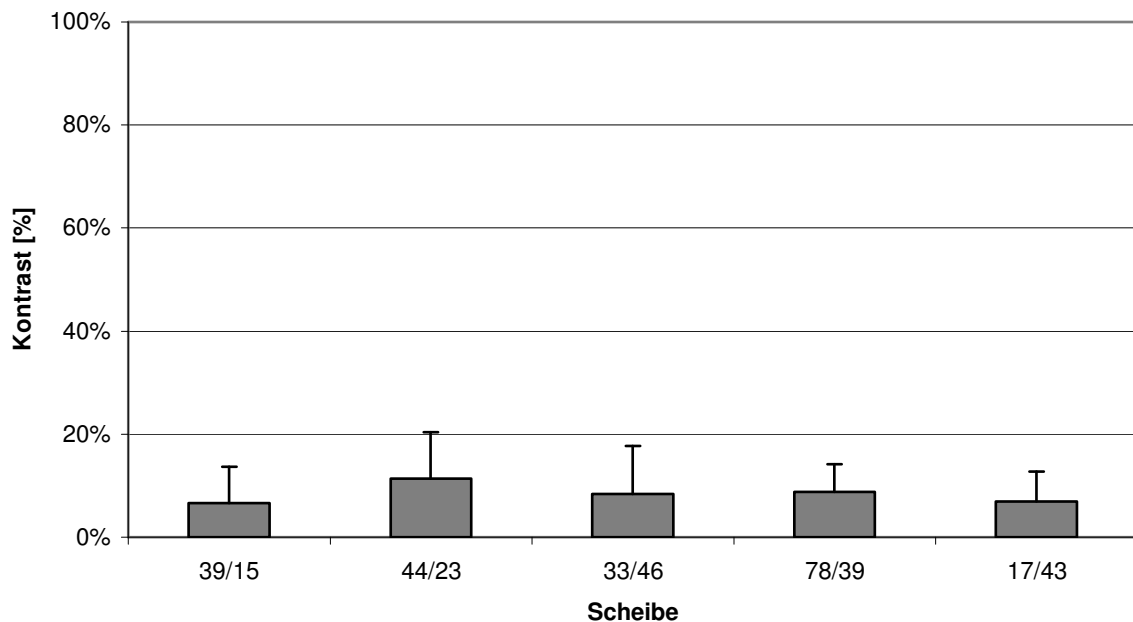


Abb. 3.15: Leuchtdichtekontrast aus Spirale und Hintergrund bei 5 Spiralscheiben am IEP

Wie der Abb. 3.16 zu entnehmen ist, spielt der Farbton bei den Leuchtdichtewerten eine Rolle.

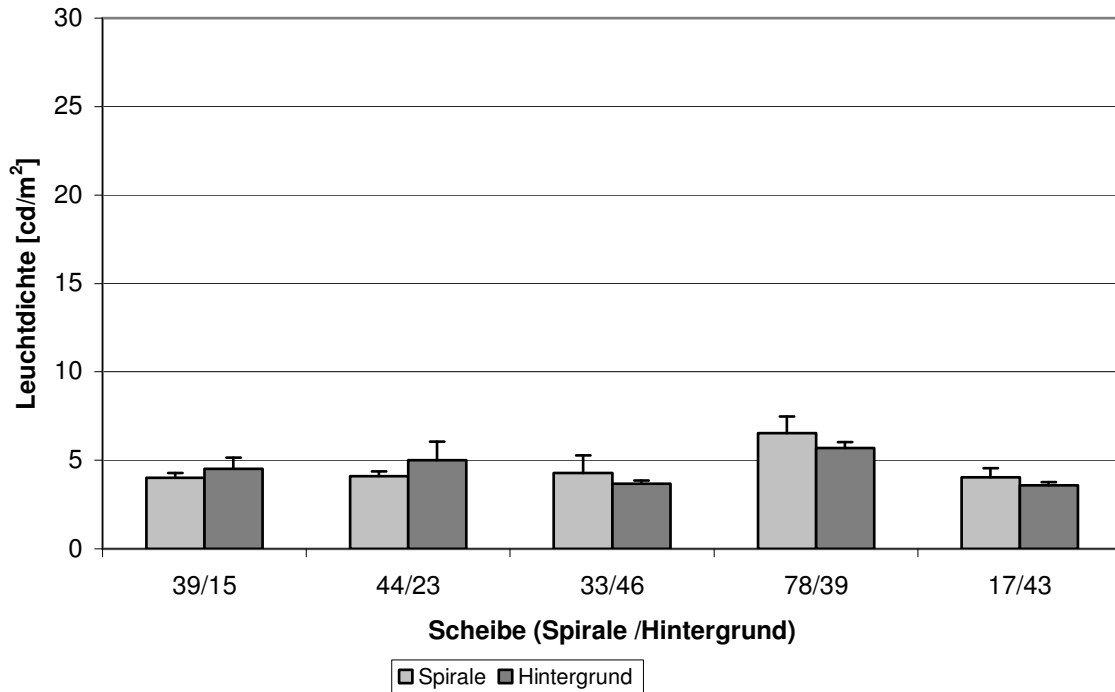


Abb. 3.16: Leuchtdichte [cd/m²] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 5 Spiralscheiben (Mittelwert aus 7 Versuchspersonen)

Die größere Leuchtdichte zeigt sich immer bei einem roten/lila Farbton unabhängig davon, ob es sich um Spirale oder Hintergrund handelt. Bei einem blauen Farbton dagegen ist die Leuchtdichte im Vergleich geringer. Dies könnte ein Hinweis auf chromatische Adaptation sein.

3.1.3 Versuche unter grün-gelber Beleuchtung

In dieser Versuchsreihe wurden 7 Scheiben verwendet. Die Einstellung der grünen Leuchtstoffröhre war variabel, wobei die Einstellung des IEP bei jeder Scheibe immer aus maximaler Einstellung des Potentiometers und damit maximaler Intensität der grünen Lampen erfolgte. Die Intensität der gelben Leuchtstoffröhre wurde über das Potentiometer auf 60 fest eingestellt. Dies entspricht einer Leuchtdichte von 40,1 cd/m².

Tab. 3.5: Verwendete Spiralscheiben unter Angabe des Zahlencodes und der Farbnamen für Spirale und Hintergrund unter gelb-grüner Beleuchtung Die erste Zahl bzw. der erste Farbname beziehen sich auf die Spirale; Entsprechendes gilt für den Hintergrund.

Spirale / Hintergrund	Farbname
57/25	Grün / Rot
H8/50	Orange / H. Blau
33/46	Lila / Blau
74/62	Orange / Matt Grün
39/15	Blau / D. Lila
46/33	Blau/ Lia
21/67	Rosa / Grün

Tab. 3.6: Zapfenerregungen der 3 Zapfentypen L, M und S für Spirale und Hintergrund aller 7 Versuchspersonen bei 7 Spiralscheiben

Angegeben sind für jede Versuchsperson (VP) die Mittelwerte der Zapfenerregungen aus dem pro Scheibe 3-mal eingestellten IEP.

Scheibe	VP	L		M		S	
		Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund
57/25	HH	30,958	34,164	31,396	12,994	2,613	1,970
	BT	31,269	34,026	31,826	12,989	2,689	2,295
	HV	32,206	31,167	32,627	11,752	2,719	1,652
	RH	27,932	32,748	28,225	12,290	2,352	1,806
	KW	17,789	26,813	17,066	9,372	1,253	0,852
	JP	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	JH	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Mittelwert	20,022	22,703	20,163	8,485	1,661	1,225
STABW	5,945	3,030	6,460	1,496	0,617	0,538	
H8/50	HH	139,352	130,277	94,541	131,999	2,116	22,946
	BT	120,991	126,558	81,181	127,919	1,822	23,117
	HV	111,033	109,642	73,541	110,163	1,534	18,943
	RH	127,648	122,324	86,439	123,923	1,897	21,864

Ergebnisse

	KW	117,200	95,323	76,530	95,017	1,595	16,522
	JP	137,342	111,047	88,926	112,157	1,946	19,051
	JH	114,074	103,507	75,775	103,983	1,682	17,995
	Mittelwert	123,949	114,097	82,419	115,023	1,799	20,063
	STABW	11,172	12,771	7,795	13,464	0,207	2,581
33/46	HH	18,877	17,753	9,040	18,784	2,237	7,680
	BT	18,538	16,521	8,821	17,397	2,271	7,262
	HV	16,376	13,682	7,582	14,223	1,645	5,609
	RH	16,369	16,055	7,709	16,920	1,897	7,072
	KW	16,758	14,107	7,589	14,450	1,560	5,751
	JP	17,936	17,730	8,597	18,844	2,118	7,643
	JH	16,610	15,330	7,744	16,054	1,833	6,569
	Mittelwert	17,352	15,883	8,155	16,667	1,937	6,798
STABW	1,072	1,615	0,638	1,874	0,281	0,851	
74/62	HH	63,552	63,402	42,571	52,930	0,999	1,021
	BT	58,601	57,650	38,473	47,427	0,859	0,904
	HV	55,928	52,370	36,012	42,301	0,753	0,791
	RH	60,769	65,207	40,565	54,369	0,946	1,098
	KW	60,031	52,626	38,275	42,113	0,798	0,774
	JP	60,475	60,876	40,075	50,460	0,880	0,973
	JH	58,660	60,094	38,278	49,187	0,836	0,951
	Mittelwert	59,717	58,889	39,179	48,398	0,867	0,930
STABW	2,353	4,983	2,097	4,808	0,084	0,118	
39/15	HH	7,803	8,526	8,671	6,031	4,539	2,320
	BT	8,573	9,153	9,553	6,532	5,056	2,549
	HV	6,527	6,896	7,200	4,729	3,622	1,667
	RH	8,056	7,922	8,951	5,567	4,719	2,140
	KW	4,578	5,644	4,939	3,668	2,430	1,199
	JP	12,971	12,196	14,574	8,997	7,110	3,294
	JH	7,722	7,799	8,564	5,437	4,419	2,038
	Mittelwert	8,033	8,305	8,922	5,851	4,556	2,172
STABW	2,550	2,057	2,926	1,667	1,427	0,664	
46/33	HH	16,736	19,919	17,787	9,626	7,405	2,633
	BT	17,838	18,554	19,021	8,992	8,114	2,529
	HV	16,404	14,924	7,577	15,516	1,671	6,168
	RH	19,875	18,282	9,585	19,442	2,662	8,302
	KW	11,109	16,242	11,219	7,232	4,276	1,418
	JP	18,597	18,405	19,850	8,909	7,896	2,305
	JH	15,667	17,588	16,517	8,316	6,882	2,164
	Mittelwert	16,604	17,702	14,508	11,148	5,558	3,646
STABW	2,809	1,650	4,946	4,531	2,655	2,558	
21/67	HH	44,041	43,862	19,413	29,769	0,759	0,164
	BT	44,886	40,648	19,560	26,965	0,596	0,129
	HV	45,700	42,650	19,796	28,088	0,514	0,126
	RH	42,469	41,350	18,612	27,780	0,648	0,154
	KW	43,984	39,045	18,677	24,731	0,240	0,075
	JP	42,966	40,593	18,529	26,533	0,415	0,096
	JH	40,619	40,645	17,524	26,567	0,422	0,107
	Mittelwert	43,524	41,256	18,873	27,205	0,514	0,122
STABW	1,680	1,571	0,781	1,566	0,172	0,031	

Die Einstellung des IEP erwies sich nicht bei allen Scheiben als problemlos. Die Versuchspersonen äußerten bei der Scheibe 57/25 Schwierigkeiten, den IEP einzustellen, da es sich um einen sehr engen Bereich handelte. So war es 2 Versuchspersonen (JP und JH) bei dieser Scheibe nicht möglich, einen Punkt zu finden, an der sie die Bewegung der Spirale nicht mehr wahrnehmen konnten. Alle Versuchspersonen dagegen hatten bei der Scheibe H8/50 Probleme, den IEP einzustellen. Dies zeigt sich an der großen Streuung in den Zapfenerregungswerten bei dieser Scheibe (Tab. 3.6).

Bei den restlichen Scheiben hingegen erfolgte die Einstellung des IEP problemlos und damit einheitlich innerhalb der Versuchspersonen. Bei der Scheibe 39/15 musste die gelbe Beleuchtung in ihrer Intensität verringert werden (Leuchtdichte $8,86 \text{ cd/m}^2$), damit der IEP gefunden werden konnte. Danach jedoch war eine Einstellung des IEP ohne Schwierigkeiten möglich.

Als besonders gut hinsichtlich der Einstellung des IEP erwiesen sich nach Aussage der Versuchspersonen die Scheiben 74/62 und 21/67. Eine völlige Homogenität in der Mischfarbe und jedweder Verlust der Bewegung konnte hier erreicht werden. Diese Tatsache spiegelt sich in einer entsprechend geringen Standardabweichung (<5%) wider. Bei Betrachtung der Zapfenerregungen zeigt sich insgesamt, dass diese für den L- und M-Zapfen recht hoch sind, die des S-Zapfens fallen im Vergleich dazu weitaus geringer aus. Bei den einzelnen Scheiben gibt es jedoch zum Teil deutliche Unterschiede bezüglich der Erregungswerte. So zeichnet sich Scheibe H8/50 durch besonders hohe L- und M- Werte aus, bei der Scheibe 39/15 fallen diese Werte hingegen deutlich geringer aus. Das besondere an Scheibe 33/46 und 46/33 ist, dass hier Spiral- und Hintergrundfarbe vertauscht wurden. Entsprechend haben sich die Erregungswerte, hervorgerufen durch Spirale und Hintergrund, ebenfalls umgekehrt, wobei die Absolutwerte besonders beim L-Zapfen fast gleich geblieben sind (17,35 und 15,88 zu 16,6 und 17,7).

Der S-Zapfen wird durch alle Scheiben in deutlich geringerem Maße erregt als die beiden anderen Zapfentypen. Sein Beitrag ist bei den Scheiben 21/67 und 74/62 sogar annähernd null.

Die geringste Modulation und damit größte Übereinstimmung in den Erregungswerten für Spirale und Hintergrund zeigt sich bei allen Scheiben beim L-Zapfen. Der größte Unterschied hingegen ist beim S-Zapfen festzustellen. Dies wird nochmals besonders bei der Betrachtung des Kontrastes deutlich.

3.1.3.1 Zapfenkontrast

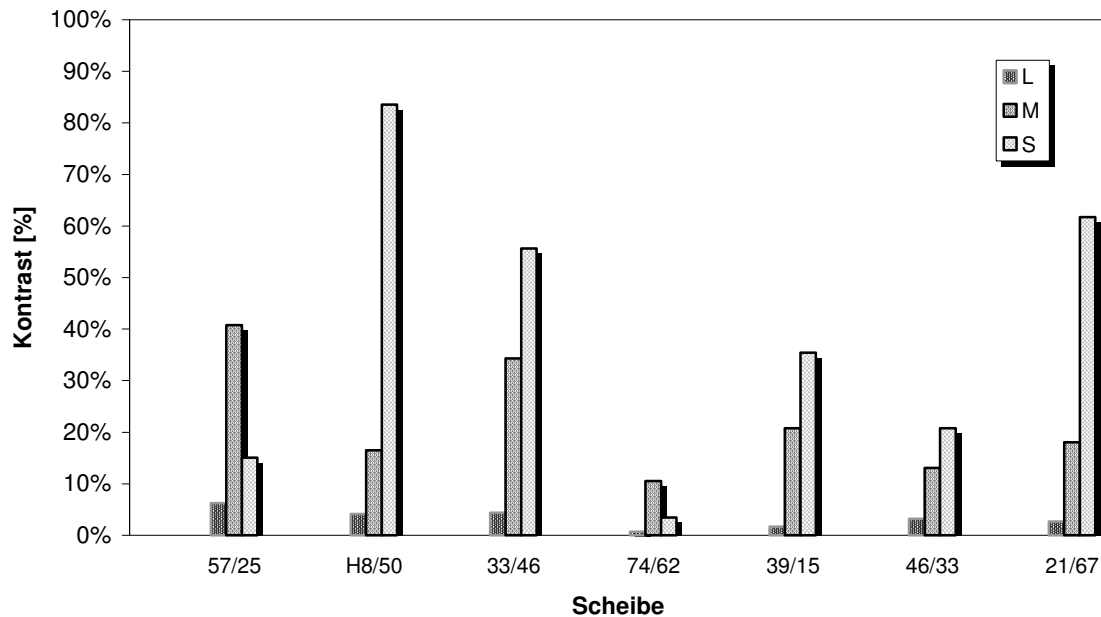


Abb. 3.17: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 7 Spiralscheiben am IEP (Mittelwert aus 7 VP)

Wie aus der Abb. 3.17 zu entnehmen ist, zeigt der L-Zapfen die geringste Modulation. Bei einer mittleren Modulation von 3,3% wird der L-Zapfen durch den Wechsel von Spirale und Hintergrund damit annähernd gleich stark erregt. Im Vergleich dazu werden die restlichen beiden Zapfen mit einem mittleren Kontrast von 22,1% für den M-Zapfen und 39,39% für den S-Zapfen deutlich stärker moduliert.

Der geringste Kontrast liegt bei der Scheibe 74/62 mit 0,7% vor und bewirkt damit so gut wie keine Modulation des L-Zapfens. Diese Scheibe wurde von den Versuchspersonen im Versuch auch als besonders gut hinsichtlich der Einstellung des IEP empfunden. Die größte Modulation des L-Zapfens liegt mit 6,27% bei der Scheibe 57/25 vor. Es war diese Scheibe, bei der 2 Versuchspersonen keinen IEP einstellen konnten.

Bei dem M-Zapfen sind es ebenfalls genau diese 2 Scheiben, die die größte (40,76%) und die kleinste (10,53%) Modulation hervorrufen. Der S-Zapfen hingegen zeigt mit 83,55% die größte Modulation bei der Scheibe H8/50. Auffallend ist die extrem geringe Modulation des S-Zapfens bei der Scheibe 74/62, die mit 3,5% erheblich geringer ist als bei allen anderen Scheiben des S-Zapfens.

3.1.3.2 Zapfenkontrast unter Berücksichtigung des Vorzeichens

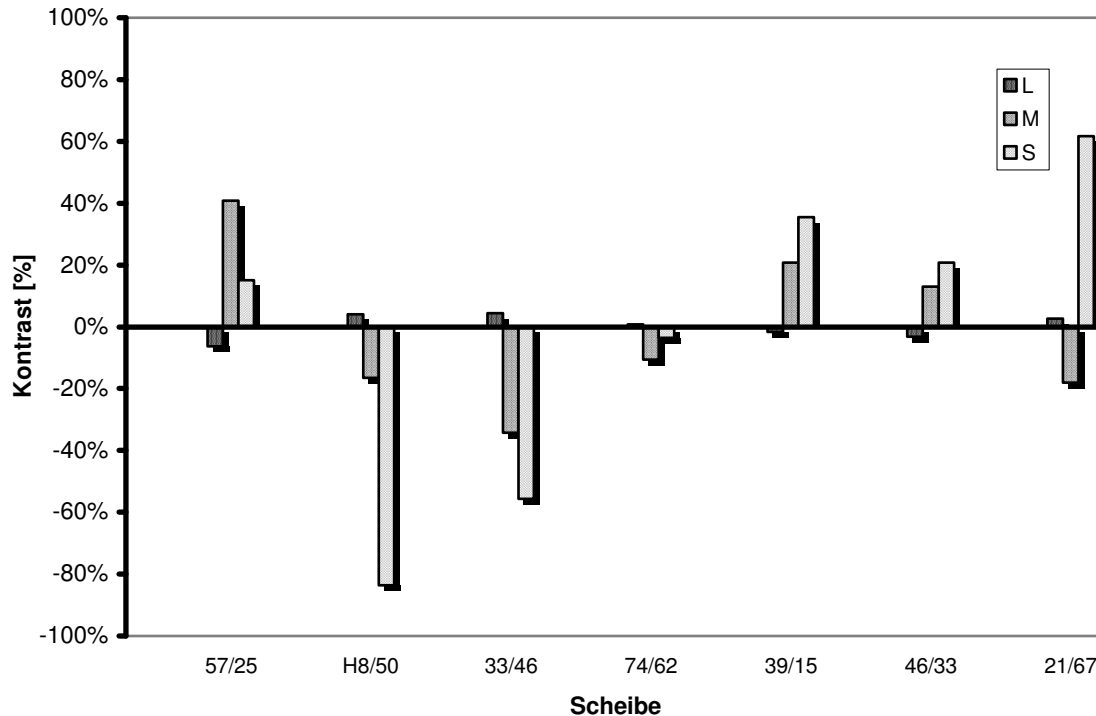


Abb. 3.18: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 7 Spiralscheiben unter Berücksichtigung des Vorzeichens (Mittelwert aus 7 VP)

Die Zapfenerregungen des L-Zapfens verhalten sich antagonistisch zu den von M- und S-Zapfen (Abb. 3.18). Wenn der L-Kontrast negativ ist, weisen M- und S-Zapfen immer ein positives Vorzeichen auf. Es liegt somit eine Phasenverschiebung von 180° vor. Die Vorzeichen des M- und S-Zapfens sind dementsprechend miteinander korreliert. Eine Ausnahme stellt Scheibe 21/67 dar, bei der der M-Zapfen ein negatives, der S-Zapfen dagegen ein positives Vorzeichen besitzt.

Auch hier ist ein Zusammenhang mit dem Vorzeichenwechsel und dem Farbton von Spirale bzw. Hintergrund zu erkennen. So ist der Kontrast bei M und S negativ, wenn der Hintergrund einen blauen oder grünen Farbton aufweist (z.B. Scheibe 74/62), er ist jedoch positiv bei einem roten bzw. lila Farbton (z.B. Scheibe 57/25). Dies gilt mit Ausnahme von Scheibe 21/67.

3.1.3.3 Relative Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund

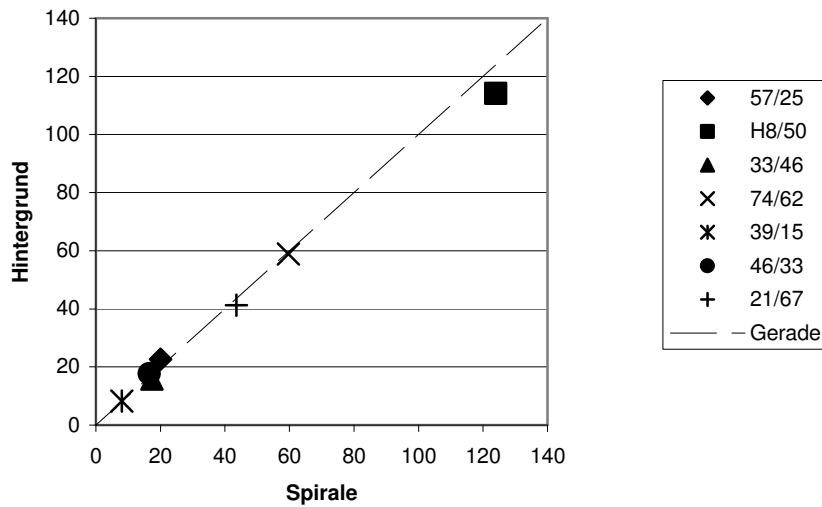


Abb. 3.19: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund
 Dargestellt sind die Zapfenerregungen des L- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 7 Spiralscheiben aller 7 Versuchspersonen (Mittelwert).
 Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

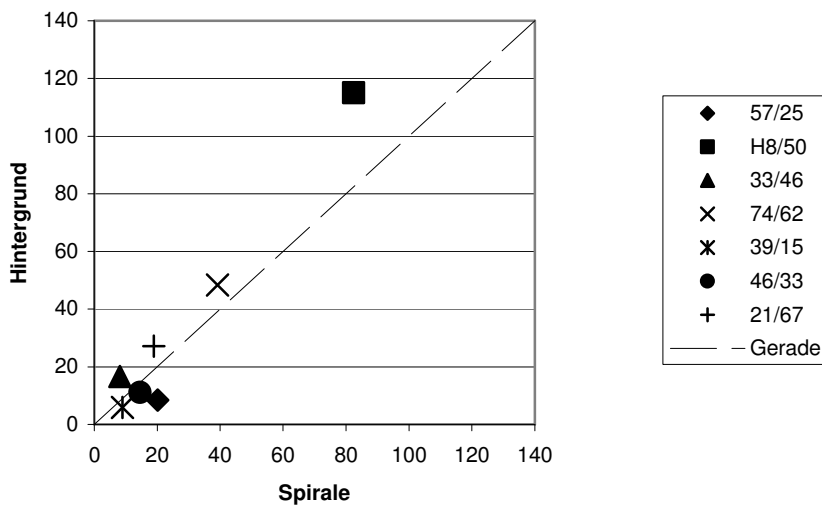


Abb. 3.20: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund
 Dargestellt sind die Zapfenerregungen des M- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 7 Spiralscheiben aller 7 Versuchspersonen (Mittelwert).
 Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

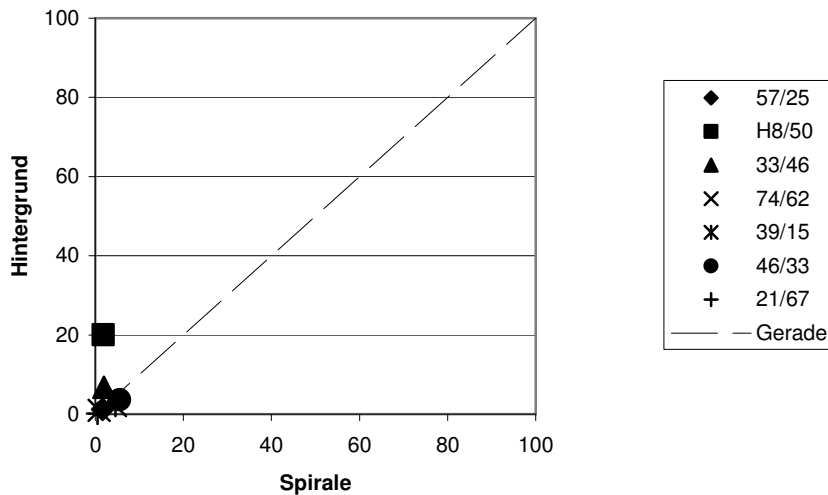


Abb. 3.21: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund
 Dargestellt sind die Zapfenerregungen des S- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 7 Spiralscheiben aller 7 Versuchspersonen (Mittelwert).
 Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

Deutlich ist die hohe Übereinstimmung in den Zapfenerregungswerten, hervorgerufen durch den Wechsel von Spirale und Hintergrund, bei dem L-Zapfen zu erkennen (Abb. 3.19). Fast alle Punkte liegen nahezu vollständig auf der Ursprungsgeraden. Die mittlere Übereinstimmung in den Zapfenerregungen von Spirale und Hintergrund ist mit 94% sehr hoch. Diese Übereinstimmung in den Erregungswerten ist im Mittel mit 65% für den M-Zapfen (Abb. 3.20) und nur 49% für den S-Zapfen (Abb. 3.21) weitaus geringer, was sich auch an der starken Abweichung der Datenpunkte von der Ursprungsgeraden widerspiegelt.

Die größte Übereinstimmung in den Erregungswerten liegt beim L-Zapfen bei der Scheibe 74/62 mit 99% vor, die geringste Übereinstimmung ist mit 88% noch sehr hoch und zeigt sich bei der Scheibe 57/25. Ein ähnliches Bild bezüglich dieser Scheibe ist beim M-Zapfen festzustellen. Auch hier liegt die größte Übereinstimmung (81%) bei der Scheibe 74/62, die geringste (42%) bei der Scheibe 57/25 vor.

Der S- Zapfen weist ebenfalls die größte Übereinstimmung bei der Scheibe 74/62 auf, jedoch ist die geringste Übereinstimmung bei der Scheibe H8/50 festzustellen. Mit 9% liegt hier die geringste Übereinstimmung vor.

3.1.3.4 Darstellung im Rezeptorraum

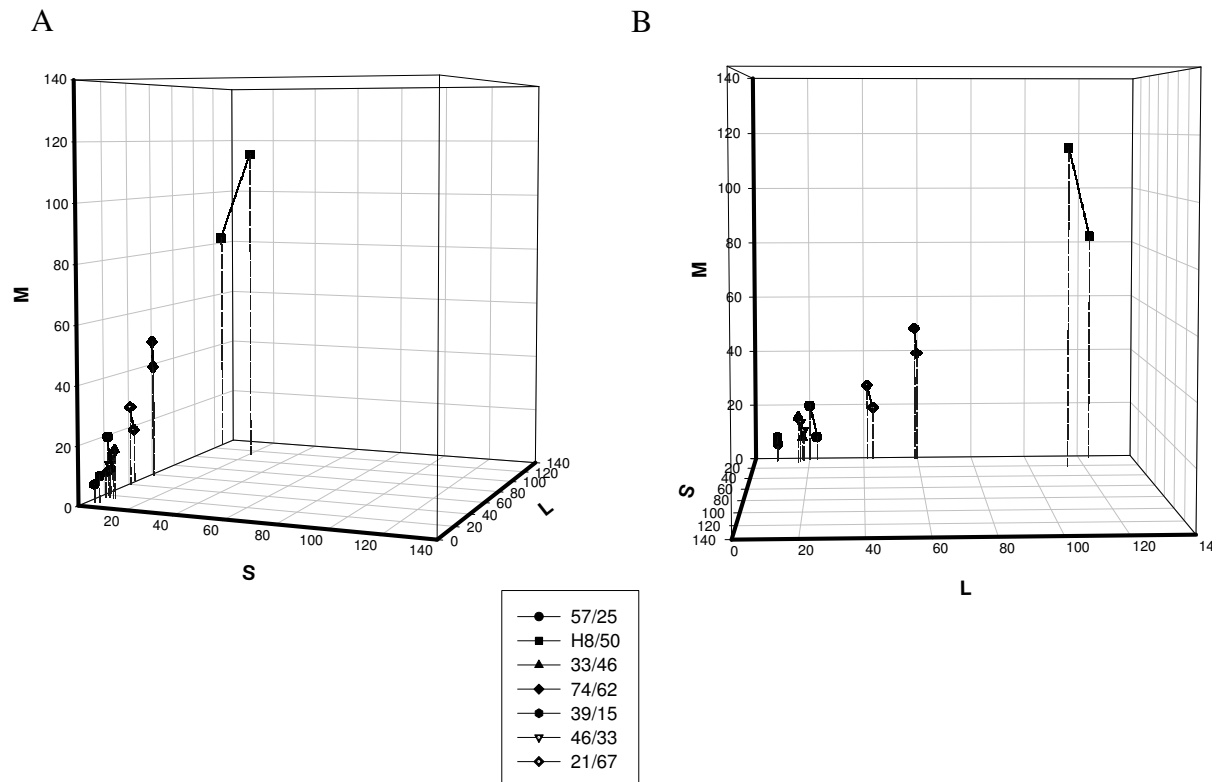


Abb. 3.22: Rezeptorraum: Dargestellt sind die Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund in Form von Differenzvektoren bei 7 Spiralscheiben

A) Blick schräg von der S/M Ebene in den Rezeptorraum.

B) Rotation des Raumes, so dass der Blick direkt auf die M/L-Ebene fällt.

Alle Differenzvektoren liegen fast vollständig in der M-L-Ebene (Abb. 3.22 A). Die Lage der Vektoren nahe zum Ursprung zeigt, dass die Erregungswerte der Zapfen durch diese Scheiben geringer sind als vom Ursprung entfernt. Es wird deutlich, dass der Beitrag des S-Zapfens sehr gering ist. Einzig bei Scheibe H8/50 ist ein deutlicher S-Beitrag und damit auch eine starke Modulation dieses Zapfens zu erkennen; der Vektor ragt in die S/L-Ebene hinein.

Ein Blick von der L-Achse auf die M/L Ebene (Abb. 3.22 B) zeigt, dass die Vektoren fast senkrecht zu der L-Achse stehen. Dies ist besonders deutlich bei dem Vektor der Scheibe 74/62 zu erkennen. Die Modulation des L-Zapfens ist somit sehr klein, jedoch nicht Null, da die Vektoren nicht völlig senkrecht auf der L-Achse stehen.

Die Modulation des M-Zapfens hingegen spiegelt sich in der Länge der Vektoren wider. Der Vektor der Scheibe H8/50 besitzt die größte Länge und, wie bereits oben beschrieben, auch die größte M-Modulation.

3.1.3.5 Leuchtdichtemessungen

Insgesamt stellten die Versuchspersonen den IEP sehr einheitlich ein, was sich in der großen Übereinstimmung in den Leuchtdichtewerten für Spirale und Hintergrund widerspiegelt (Abb. 3.23). Die Standardabweichung ist gering ($< 10\%$).

Nach Angaben der Versuchspersonen bereiteten die Scheiben 57/25 und H8/50 die größten Schwierigkeiten; sie weisen auch die größten Streuungen innerhalb der Versuchspersonen auf.

Es zeigt sich, dass sowohl Spirale als auch Hintergrund am IEP ähnliche Leuchtdichtewerte aufweisen. Es herrschen nahezu isoluminante Bedingungen (Kontrast $< 9\%$) (Abb. 3.24). Dies gilt insbesondere für die Scheiben 74/62 und 21/67 mit je nur 4% Leuchtdichtekontrast.

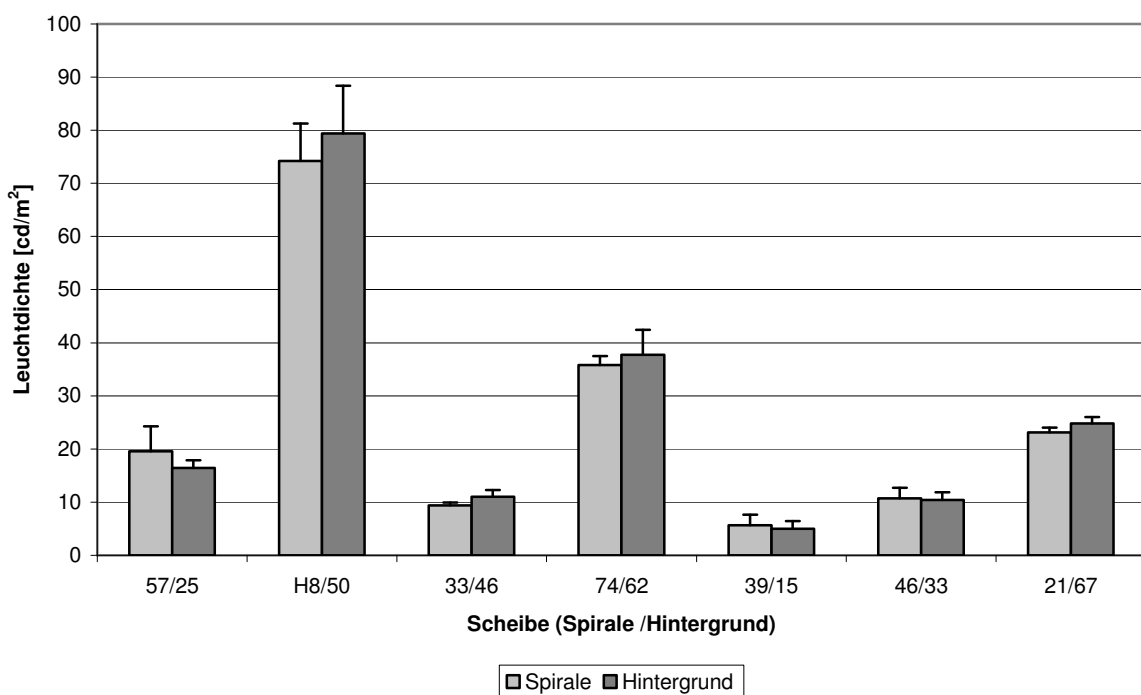


Abb. 3.23: Leuchtdichte [cd/m²] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 7 Spiralscheiben (Mittelwert aus 7 Versuchspersonen)

Bei der Scheibe 39/15 musste die Intensität der gelben Leuchtstoffröhre verringert werden (Potentiometer auf 30), damit eine Einstellung des IEP möglich war.

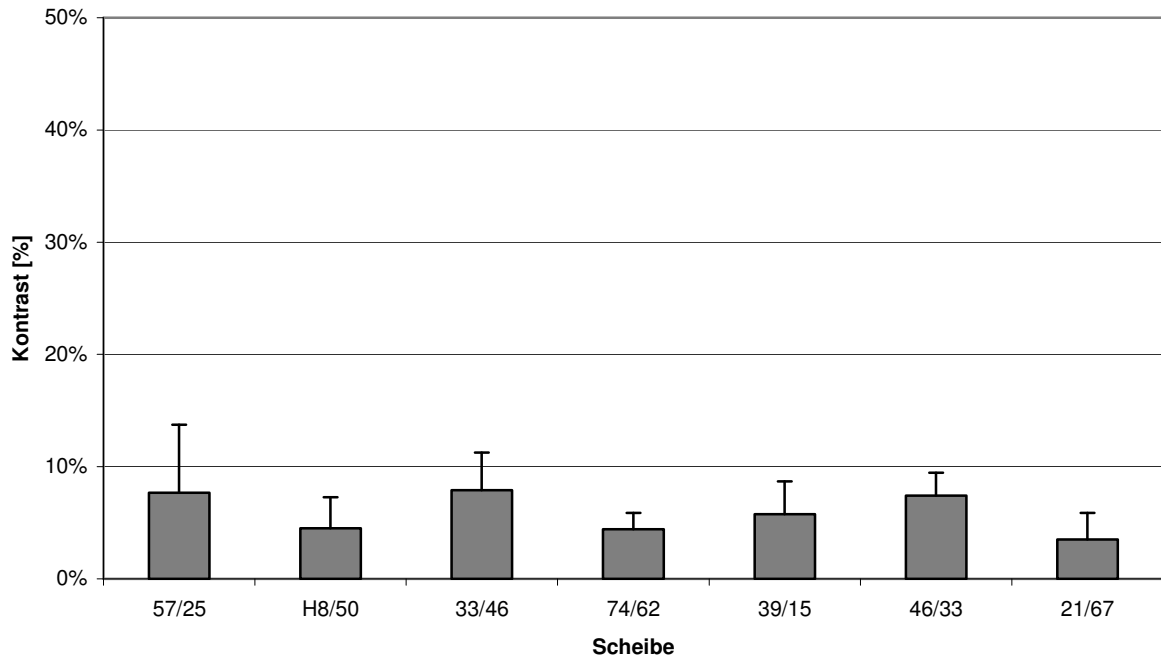


Abb. 3.24: Leuchtdichtekontrast aus Spirale und Hintergrund bei 7 Spiralscheiben am IEP

Ein Zusammenhang zwischen der Einstellung der Leuchtdichte und den verwendeten Farbtönen auf der Scheibe ist auch hier zu erkennen (Abb. 3.23). Die Leuchtdichte ist immer für Spirale oder Hintergrund geringfügig höher, wenn diese einen grünen oder blauen Farbton aufweisen. Adaptationseinflüsse könnten dafür verantwortlich sein.

3.1.4 Versuche unter blau-gelber Beleuchtung

Insgesamt wurden innerhalb dieser Versuchsreihe 7 Scheiben verwendet. Die blaue Leuchtstoffröhre war in ihrer Intensität über das Potentiometer (Einstellung 65) vorgegeben und wies eine Leuchtdichte von $21,3 \text{ cd/m}^2$ auf. Die Einstellung der gelben Leuchtstoffröhre konnte in ihrer Intensität variiert werden, wobei diese zu Beginn jeden Durchgangs auf maximale Intensität geregelt wurde.

Tab. 3.7: Verwendete Spiralscheiben unter Angabe des Zahlencodes und der Farbnamen für Spirale und Hintergrund unter blau-gelber Beleuchtung. Die erste Zahl bzw. der erste Farbname bezieht sich auf die Spirale; Entsprechendes gilt für den Hintergrund.

Spirale / Hintergrund	Farbname
10/52	Orange / Blau-Grün
57/25	Grün / Rot
HG/54	Okka / Grün
40/14	Rot-Orange / Blau
39/B	Okka / Blau
H8/50	Orange / H. Blau
73/51	Okka / D. Türkis

Tab. 3.8: Zapfenerregungen der 3 Zapfentypen L, M und S für Spirale und Hintergrund aller 7 Versuchspersonen bei 7 Spiralscheiben

Angegeben sind für jede Versuchsperson (VP) die Mittelwerte der Zapfenerregungen aus dem pro Scheibe 3-mal eingestellten IEP.

Scheibe	VP	L		M		S	
		Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund
10/52	HH	7,340	6,747	6,012	10,064	13,156	39,866
	BT	7,370	7,028	5,968	10,498	12,836	41,735
	HV	8,232	7,609	6,353	11,304	12,387	40,360
	RH	8,103	6,251	6,099	9,265	11,964	36,333
	KW	7,230	6,558	5,826	9,764	12,412	38,126
	JR	9,105	6,427	7,036	9,534	14,424	37,356
	JH	8,337	6,590	6,524	9,796	13,488	38,481
	Mittelwert	7,959	6,744	6,260	10,032	12,952	38,894
	STABW	0,685	0,453	0,417	0,683	0,826	1,864
57/25	HH	7,260	9,141	9,059	5,284	19,059	21,425
	BT	8,838	8,021	11,198	4,636	24,361	19,098
	HV	9,544	11,279	11,676	6,053	22,360	22,365
	RH	8,669	10,024	10,722	5,458	22,455	20,588
	KW	8,193	12,079	9,936	6,348	20,112	22,449
	JR	8,776	11,691	10,669	6,135	21,692	21,510

Ergebnisse

	JH	7,529	10,148	9,270	5,497	19,138	20,508
	Mittelwert	8,401	10,341	10,361	5,630	21,311	21,135
	STABW	0,797	1,454	0,977	0,592	1,962	1,177
HG/54	HH	7,088	6,516	6,516	8,916	7,247	23,607
	BT	6,362	6,467	6,075	8,940	7,101	23,956
	HV	9,645	7,049	8,404	9,570	8,070	22,784
	RH	8,636	6,703	7,565	9,106	7,595	23,971
	KW	9,780	6,563	8,084	8,756	7,339	8,756
	JR	8,826	6,496	7,520	8,722	7,381	22,609
	JH	8,845	6,649	7,760	9,031	7,936	23,687
	Mittelwert	8,455	6,635	7,418	9,006	7,524	21,338
	STABW	1,274	0,201	0,835	0,284	0,361	5,575
40/14	HH	6,319	8,491	9,276	6,479	48,356	18,936
	BT	6,103	6,935	9,069	5,802	47,747	18,634
	HV	6,361	11,836	9,114	8,092	42,206	20,002
	RH	6,746	10,295	9,740	7,176	50,017	18,851
	KW	6,188	12,709	8,740	8,370	43,707	20,435
	JR	6,165	11,258	8,821	7,629	44,813	19,290
	JH	6,061	10,592	8,734	7,443	44,665	19,843
	Mittelwert	6,277	10,302	9,071	7,284	45,930	19,427
	STABW	0,233	1,990	0,360	0,897	2,815	0,676
39/B	HH	8,874	10,458	13,843	11,345	73,896	17,039
	BT	8,610	10,365	13,435	11,279	71,765	17,020
	HV	9,567	12,481	14,913	13,254	71,189	18,250
	RH	x	x	x	x	x	x
	KW	9,359	11,657	14,519	11,922	76,432	16,704
	JR	8,478	11,041	13,161	11,379	69,783	16,099
	JH	8,723	10,068	13,602	10,863	72,286	16,215
	Mittelwert	8,935	11,012	13,912	11,674	72,559	16,888
	STABW	0,434	0,916	0,673	0,845	2,327	0,775
H8/50	HH	12,582	11,298	7,207	13,663	2,916	48,717
	BT	11,704	10,908	6,977	13,635	2,543	50,831
	HV	17,257	16,525	9,274	19,421	3,046	62,402
	RH	15,199	13,724	8,557	16,281	3,039	57,295
	KW	22,419	16,375	12,000	17,913	2,980	56,043
	JR	18,112	13,920	9,931	15,864	3,085	52,538
	JH	19,683	13,238	10,762	15,002	3,236	38,601
	Mittelwert	16,708	13,712	9,244	15,969	2,978	52,347
	STABW	3,831	2,197	1,832	2,141	0,216	7,569
73/51	HH	10,116	8,434	7,927	12,584	8,004	54,668
	BT	7,098	7,954	6,040	12,011	6,950	52,684
	HV	11,220	9,983	8,381	14,853	7,272	57,781
	RH	11,134	8,773	8,226	12,985	7,356	56,011
	KW	14,365	8,537	10,042	12,413	7,958	52,327
	JR	10,570	8,181	7,894	12,113	7,224	52,106
	JH	9,812	8,659	7,609	10,775	7,553	38,601
	Mittelwert	10,617	8,646	8,017	12,534	7,474	52,025
	STABW	2,159	0,653	1,181	1,235	0,390	6,281

Nach Aussage der Versuchspersonen war es unter diesen Beleuchtungsbedingungen zum Teil schwierig, den IEP optimal einzustellen. Zwar konnte bei allen Scheiben ein Punkt gefunden werden, an dem die Struktur der Spirale nicht mehr zu erkennen war, eine Restbewegung war bei einigen Scheiben jedoch immer noch wahrzunehmen. So musste bei der Scheibe H8/50 die blaue Leuchtstoffröhre in ihrer Intensität leicht verringert werden (Potentiometer auf 40; $8,58 \text{ cd/m}^2$), damit eine Einstellung möglich wurde. Auch dann hatten einige der Versuchspersonen immer noch Schwierigkeiten, da hier nur innerhalb eines sehr engen Bereichs die Bewegung kurzfristig verschwand. Zudem war es einer Versuchsperson bei Scheibe 39/B nicht möglich, den IEP einzustellen. Auffallend war zudem, dass die Meinungen darüber, ob der IEP bei den einzelnen Scheiben gut oder schlecht einzustellen war, bei den einzelnen Versuchspersonen zum Teil sehr widersprüchlich waren.

Insgesamt zeigt sich an den Zapfenerregungen, dass die Versuchspersonen trotz der unterschiedlichen Einschätzung hinsichtlich der Einstellung des IEP diesen sehr übereinstimmend einstellten (Tab. 3.8). Als besonders gut hinsichtlich der Einstellung des IEP erwiesen sich nach Aussage der Versuchspersonen die Scheiben 57/25 und HG/54. Dagegen bereitete die Scheibe H8/50 den Versuchspersonen größere Schwierigkeiten, erkennbar an der großen Standardabweichung von etwa 15%. Ein Vergleich der Zapfenerregungswerte für Spirale und Hintergrund bei den 3 Zapfentypen macht deutlich, dass der S-Zapfen den größten Unterschied aufweist. L- und M-Zapfen dagegen werden ähnlich durch den Wechsel von Spirale und Hintergrund erregt, wie im nächsten Abschnitt am Zapfenkontrast sichtbar wird.

3.1.4.1 Zapfenkontrast

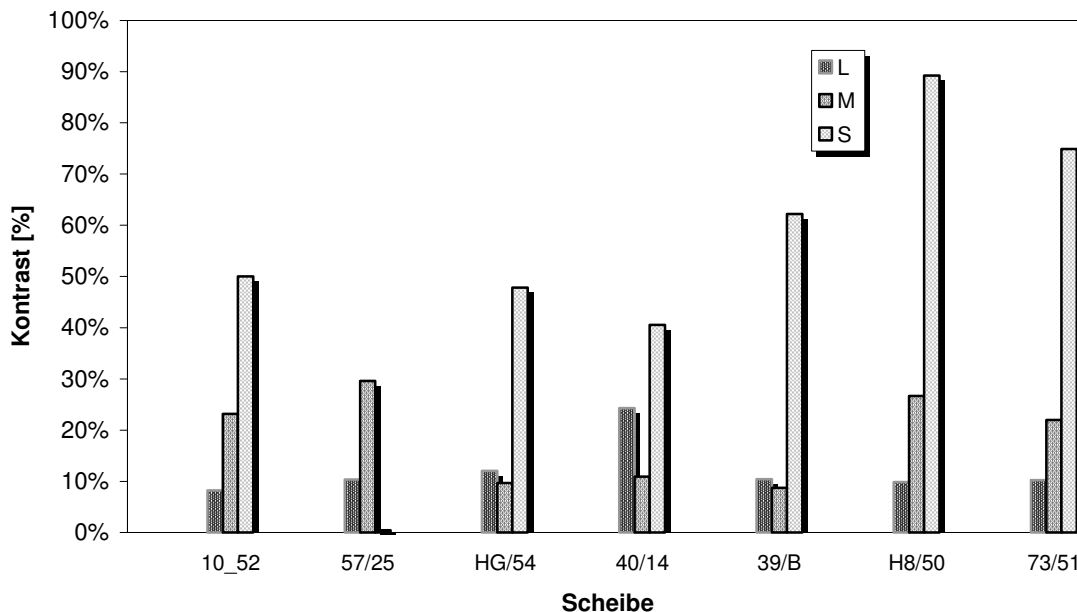


Abb. 3.25: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 5 Spiralscheiben am IEP (Mittelwert aus 7 VP)

Wie bei allen anderen Beleuchtungssituationen auch ist es der L-Zapfen, der den geringsten Kontrast bei allen Scheiben aufweist (Abb. 3.25). Er liegt mit 12,21% deutlich unter dem des S-Zapfens mit 52,17%. Der mittlere Kontrast des M-Zapfens ist mit 18,68% nur um knapp 7% größer als der des L-Zapfens.

Die geringste Modulation des L-Zapfens liegt bei der Scheibe 57/25 mit 8,26% vor, die größte Modulation dagegen bei Scheibe 40/14. Der M-Zapfen hingegen zeigt den größten Kontrast bei Scheibe 57/25 (29,59%) und den geringsten bei Scheibe 39/B mit 8,75%. Bei den Scheiben HG/54, 40/24 und 39/B ist die Modulation des M-Zapfens sogar geringer als die des L-Zapfens.

Auffallend ist der extrem geringe Kontrast des S-Zapfens bei Scheibe 57/25. Dieser besitzt mit 0,42% die kleinste Modulation aller Zapfen in dieser Reihe. Den größten Kontrast besitzt der S-Zapfen bei Scheibe H8/50 mit 89,24%.

3.1.4.2 Zapfenkontrast unter Berücksichtigung des Vorzeichens

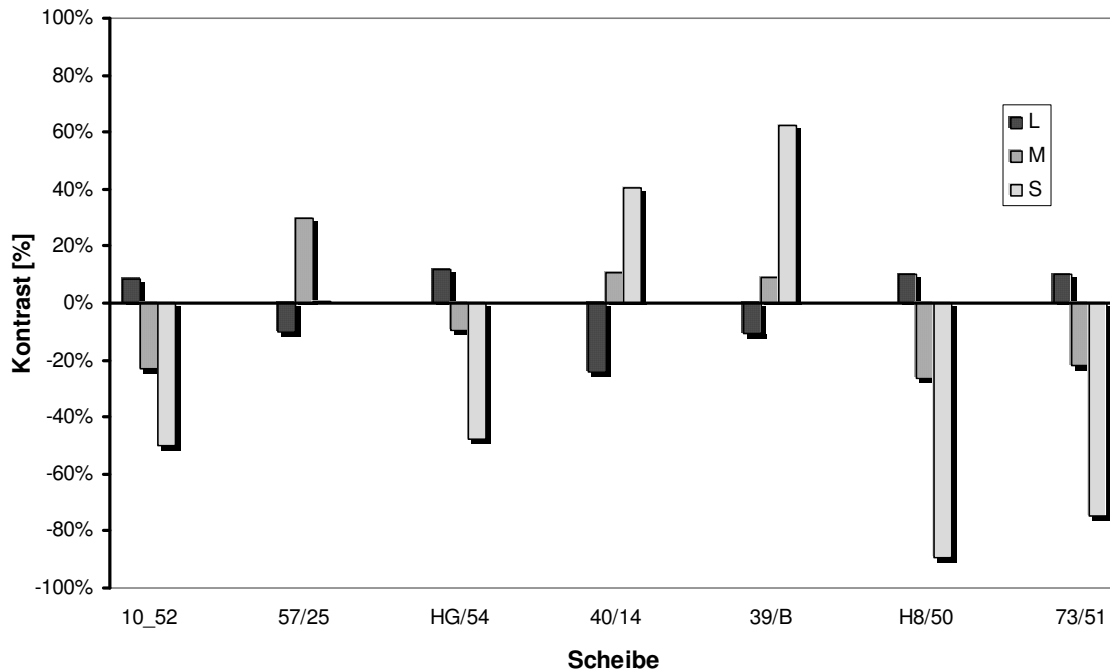


Abb. 3.26: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 7 Spiralscheiben unter Berücksichtigung des Vorzeichens (Mittelwert aus 7 VP)

Das Vorzeichen des Kontrasts von M- und S-Zapfen ist miteinander korreliert. Es verhält sich zudem genau gegensätzlich zum Vorzeichen des L-Kontrasts, d.h. das Vorzeichen von M- und S-Zapfen ist immer dann negativ, wenn der L-Zapfen ein positives Vorzeichen besitzt (Abb. 3.26).

Ein Zusammenhang zwischen Vorzeichenwechsel und Farbton von Spirale bzw. Hintergrund ist hier nicht direkt zu erkennen. So besitzt der L-Zapfen bei den Scheiben 39/B und 40/14, die einen blauen Farbton aufweisen, ein negatives Vorzeichen, bei den Scheiben H8/50 und 73/51 jedoch ist das Vorzeichen des L-Zapfens positiv, obwohl auch hier ein blauer Farbton des Hintergrundes vorliegt.

3.1.4.3 Relative Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund

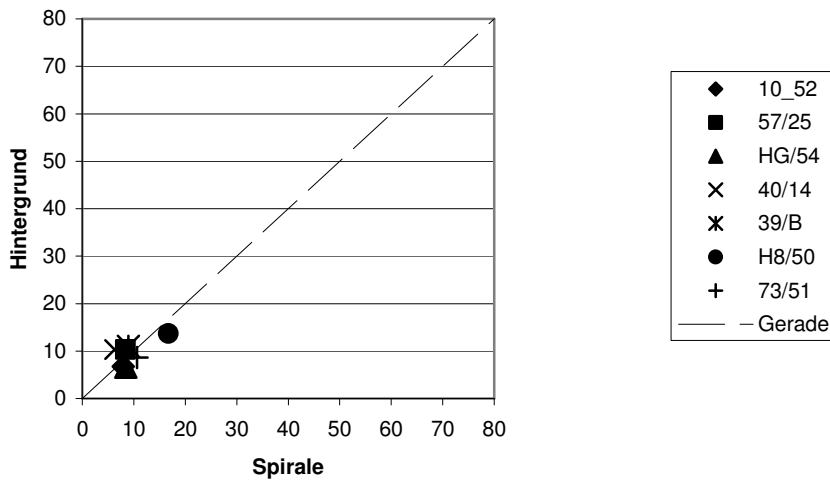


Abb. 3.27: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund
 Dargestellt sind die Zapfenerregungen des L- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 7 Spiralscheiben aller 7 Versuchspersonen (Mittelwert).
 Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgereaden.

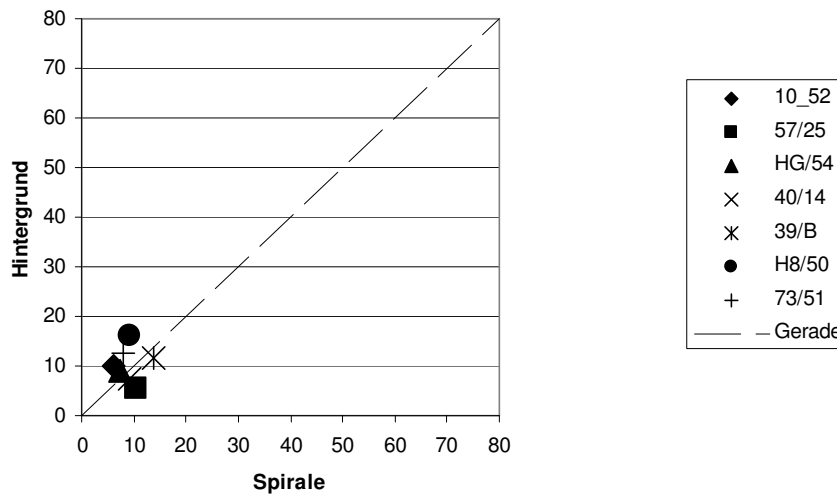


Abb. 3.28: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund
 Dargestellt sind die Zapfenerregungen des M- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 7 Spiralscheiben aller 7 Versuchspersonen (Mittelwert).
 Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgereaden.

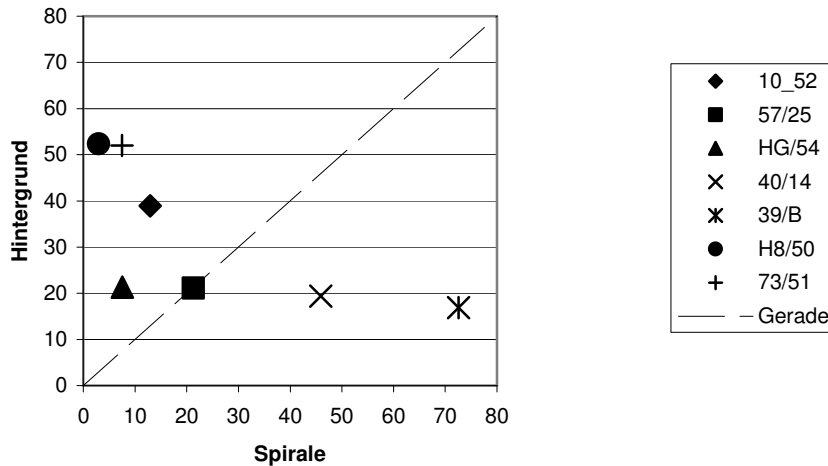


Abb. 3.29: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund
 Dargestellt sind die Zapfenerregungen des S- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 7 Spiralscheiben aller 7 Versuchspersonen (Mittelwert).
 Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

Wie der Abb. 3.27 zu entnehmen ist, weist der L-Zapfen die größte Übereinstimmung in den Erregungswerten für Spirale und Hintergrund auf. Die Datenpunkte liegen hier deutlich näher an der Ursprungsgeraden. Die Übereinstimmung ist mit 79% am größten.

Bei der Betrachtung des M-Zapfens zeigt sich, dass dieser eine mittlere Übereinstimmung in den Erregungswerten von immerhin 69% besitzt. Diese fällt damit nur um 10% geringer aus als beim L-Zapfen. Bei 3 Scheiben (HG/54, 40/14, 39/B) liegt sogar eine größere Übereinstimmung vor (Abb. 3.28).

Deutlich ist beim S-Zapfen die große Modulation und damit der Unterschied in den Erregungswerten zu erkennen (Abb. 3.29). Die starke Streuung der Datenpunkte verdeutlicht dies. Eine Übereinstimmung von nur 36% ist hier die Folge. Eine Ausnahme macht Scheibe 57/25. Mit einer Übereinstimmung von 99% liegt hier beim S-Zapfen eine höhere Übereinstimmung vor als beim L-Zapfen.

3.1.4.4 Darstellung im Rezeptorraum

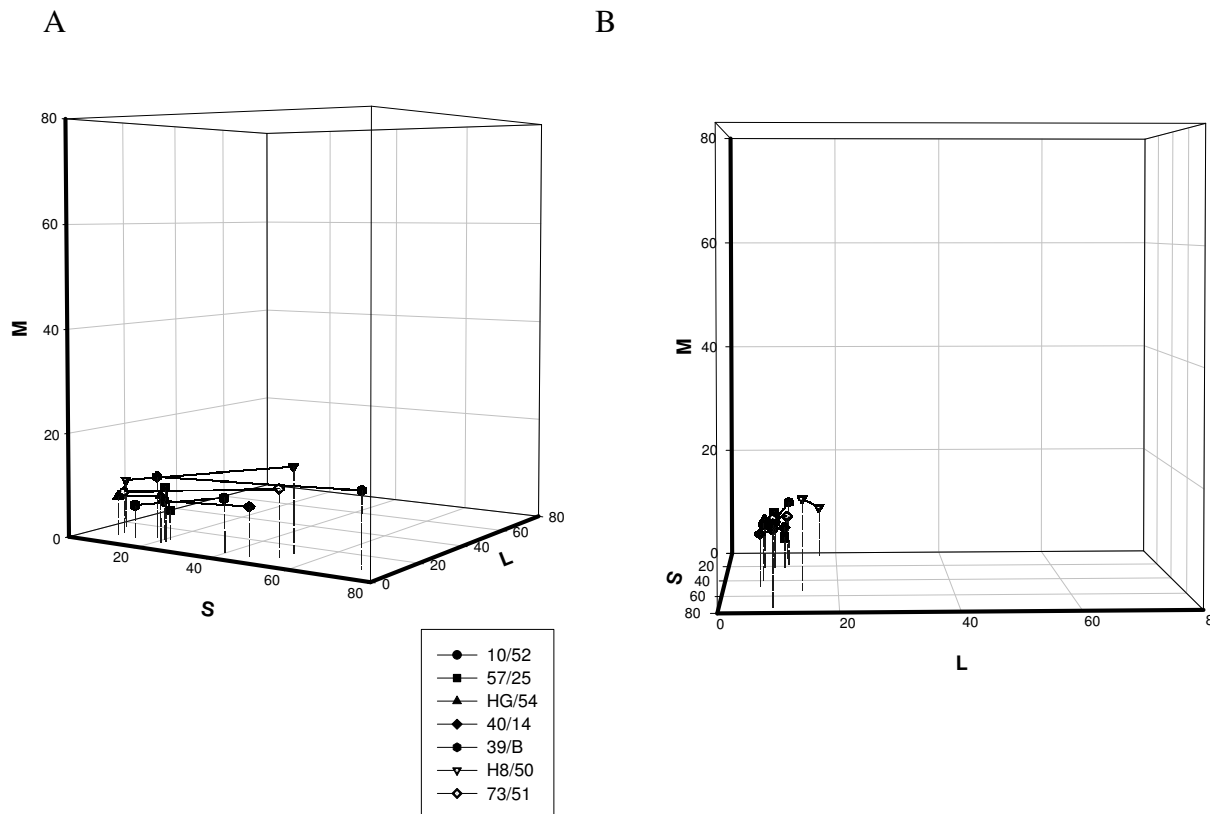


Abb. 3.30: Rezeptorraum: Dargestellt sind die Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund in Form von Differenzvektoren bei 7 Spiralscheiben

A) Blick schräg von S/M Ebene in den Rezeptorraum.

B) Rotation des Raumes, so dass der Blick direkt auf die M/L-Ebene fällt.

Wie aus Abb. 3.30 A hervorgeht, liegen die Vektoren aller Scheiben nahe der S/L-Ebene. Deutlich ist die starke Modulation des S-Zapfens zu erkennen. Diese zeigt sich an der Länge der Vektoren und ist besonders stark bei der Scheibe 39/B ausgeprägt.

Die starke Modulation des S-Zapfens wird besonders bei Scheibe H8/50 deutlich, wenn man die Vektoren von der L-Achse aus betrachtet (Abb. 3.30 B).

Aus dieser Perspektive zeigt sich auch, dass die Vektoren, soweit erkennbar, mehr oder weniger schräg zur L-Achse stehen. Es liegt damit eine Modulation des L-Zapfens vor, die jedoch weitaus geringer ausfällt als beim S-Zapfen.

Die Modulation des M-Zapfens ist, wie bereits beim Zapfenkontrast zu sehen war, ebenfalls nicht sehr stark ausgeprägt: Die Vektoren liegen nicht schräg zur M-Achse, was Ausdruck einer geringen M-Modulation ist (Abb. 3.30 A).

Auffallend ist hier die Lage des Vektors der Scheibe 57/25. Er liegt genau schräg zu den anderen Vektoren. Dies wird durch die im Vergleich zu den anderen Scheiben starke M-Modulation hervorgerufen.

3.1.4.5 Leuchtdichtemessungen

Die Leuchtdichtewerte von Spirale und Hintergrund innerhalb der einzelnen Versuchspersonen weisen geringe Streuungen ($< 10\%$) auf; der IEP wurde damit von den Versuchspersonen einheitlich eingestellt. Lediglich bei der Scheibe H8/50 und 39/B ist die Standardabweichung höher als bei den anderen Scheiben. Die Scheibe H8/50 war es auch, bei der nach Angaben der Versuchspersonen die größten Schwierigkeiten bestanden, den IEP einzustellen.

Insgesamt zeigt sich, dass am IEP sowohl Spirale als auch Hintergrund ähnliche Leuchtdichten aufweisen (Abb. 3.31).

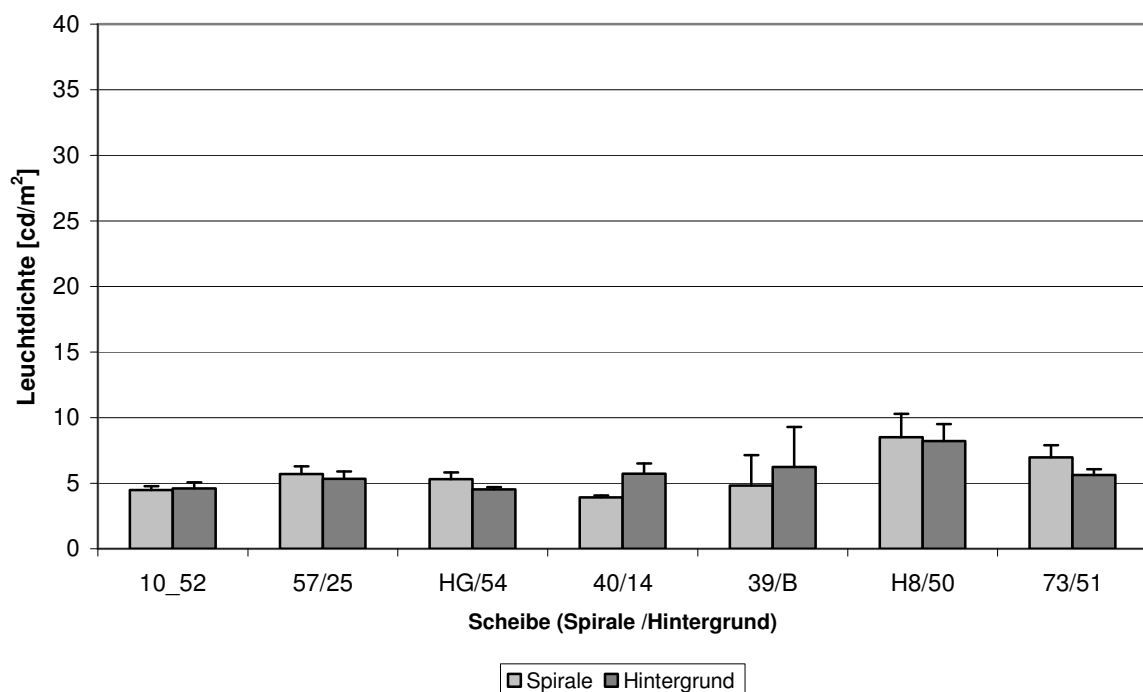


Abb. 3.31: Leuchtdichte [cd/m²] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 7 Spiralscheiben. (Mittelwert aus 7 Versuchspersonen)

Bei der Scheibe H8/50 musste die Intensität der blauen Leuchtstoffröhre verringert werden (Potentiometer auf 40), damit eine Einstellung des IEP möglich war.

Die Übereinstimmung in den Leuchtdichtewerten spiegelt sich im Leuchtdichtekontrast wider (Abb. 3.32).

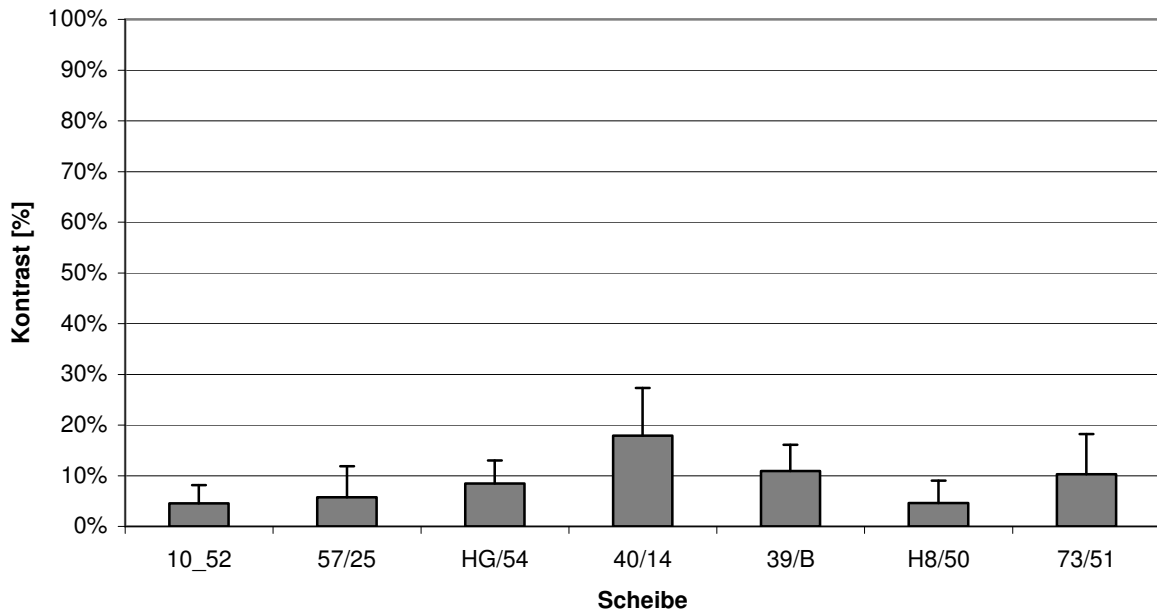


Abb. 3.32: Leuchtdichtekontrast aus Spirale und Hintergrund bei 7 Spiralscheiben am IEP

Der Leuchtdichtekontrast schwankt bei den einzelnen Scheiben zum Teil erheblich. So liegt bei den Scheiben 10/52 und H8/50 nur 5% Kontrast vor, dagegen weist Scheibe 40/14 mit 18% Kontrast die größten Leuchtdichteunterschiede zwischen Spirale und Hintergrund auf. Bei allen anderen Scheiben ist der Kontrast jedoch nicht größer als 11%.

3.2 Teil B - Dichromaten

Die Durchführung der Versuche verlief vollkommen identisch zu den Versuchen der Trichromaten. Lediglich bei der Einstellung der Intensität derjenigen Leuchtstoffröhren, die im Versuch fest vorgegeben wurden, konnten Unterschiede zwischen Di- und Trichromaten bei einigen Scheiben auftreten. Dies wird innerhalb der Darstellung der Ergebnisse kenntlich gemacht.

Im Gegensatz zu den Trichromaten nahmen bei den Versuchen unter rot-grüner und blau-roter Beleuchtung nicht 7, sondern 8 Versuchspersonen teil.

Um die Unterschiede zu den Trichromaten zu verdeutlichen, wurden bei der Betrachtung der Zapfenerregungen der Dichromaten zusätzlich die Ergebnisse für den L-Zapfen, über den die Protanopen nicht verfügen, mit aufgenommen.

3.2.1 Versuche unter rot-grüner Beleuchtung

Innerhalb dieser Versuchsreihe wurden 5 Spiralscheiben verwendet. Die Intensität der grünen Leuchtstoffröhre war mit einer Leuchtdichte von $19,2 \text{ cd/m}^2$ (Potentiometer auf 30) fest eingestellt, die Intensität der roten Leuchtstoffröhre konnte über das Potentiometer variiert werden. Die Einstellung des IEP erfolgte immer aus maximaler Einstellung der roten Leuchtstoffröhre.

Tab. 3.9: Verwendete Spiralscheiben unter Angabe des Zahlencodes und der Farbnamen für Spirale und Hintergrund unter rot-grüner Beleuchtung. Die erste Zahl bzw. der erste Farbname bezieht sich auf die Spirale; Entsprechendes gilt für den Hintergrund.

Spirale /Hintergrund	Farbname
21/67	Rosa / Gelb-Grün
23/54	Rot / Grün
67/81	H. Grün / Orange
57/25	Grün / Rot
65/13	Grün / Rot

Tab. 3.10: Zapfenerregungen der 3 Zapfentypen L, M und S für Spirale und Hintergrund aller 8 Versuchspersonen bei 5 Spiralscheiben

Angegeben sind für jede Versuchsperson (VP) die Mittelwerte der Zapfenerregungen aus dem pro Scheibe 3-mal eingestellten IEP.

Scheibe	VP	L		M		S	
		Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund
21/67	HI	113,635	68,163	40,900	38,856	7,953	0,956
	BM	136,458	73,045	49,327	41,816	9,333	0,909
	TH	121,890	59,661	44,181	34,230	8,602	0,735
	PD	104,995	62,980	38,201	36,950	7,760	0,836
	GZ	110,441	60,379	40,064	35,284	8,154	0,753
	MP	110,644	70,412	39,950	41,007	7,721	0,858
	MI	124,965	74,320	45,228	43,425	8,888	0,896
	RB	129,182	71,839	46,716	41,090	9,247	0,907
	Mittelwert	116,536	66,822	42,177	38,692	8,332	0,849
STABW	10,826	5,825	3,883	3,309	0,651	0,078	
23/54	HI	22,140	6,242	7,264	5,893	0,679	1,179
	BM	21,729	6,440	7,067	6,237	0,625	1,190
	TH	19,754	5,850	6,409	5,650	0,567	1,079
	PD	20,061	6,153	6,577	5,919	0,603	1,150
	GZ	20,921	6,249	6,831	6,141	0,619	1,154
	MP	25,342	6,748	8,131	6,567	0,694	1,262
	MI	23,233	7,047	7,536	6,976	0,686	1,294
	RB	21,103	6,161	6,886	6,006	0,605	1,163
	Mittelwert	21,793	6,350	7,091	6,165	0,636	1,183
STABW	1,820	0,378	0,554	0,423	0,046	0,067	
67/81	HI	48,011	90,512	29,045	35,352	0,701	0,934
	BM	50,808	94,677	31,291	37,272	0,763	0,871
	TH	57,955	94,938	35,195	36,978	0,810	0,897
	PD	40,566	79,685	25,208	31,684	0,598	0,800
	GZ	49,735	73,546	31,551	29,296	0,694	0,669
	MP	55,944	94,898	34,358	37,069	0,741	0,810
	MI	52,078	88,932	32,748	35,272	0,709	0,727
	RB	54,678	94,777	33,328	37,055	0,786	0,808
	Mittelwert	51,281	88,184	31,633	34,672	0,720	0,806
STABW	5,432	8,137	3,214	2,959	0,066	0,087	
57/25	HI	8,217	26,942	7,568	8,697	1,177	1,294
	BM	8,504	28,829	8,029	9,252	1,203	1,360
	TH	7,917	25,732	7,402	8,223	1,139	1,176
	PD	7,612	23,834	7,184	7,738	1,092	1,150
	GZ	8,602	26,877	8,213	8,638	1,232	1,326
	MP	8,670	29,466	8,214	9,346	1,219	1,345
	MI	9,557	30,547	9,138	9,767	1,343	1,451
	RB	8,192	26,817	7,748	8,654	1,175	1,271
	Mittelwert	8,395	27,174	7,924	8,723	1,197	1,288
STABW	0,585	2,156	0,613	0,650	0,074	0,098	
65/13	HI	19,667	33,160	10,095	10,222	0,681	0,569
	BM	23,919	40,577	12,196	12,458	0,784	0,623
	TH	46,261	77,582	24,125	23,929	1,424	1,147
	PD	15,444	26,395	8,163	8,134	0,547	0,453
	GZ	17,713	33,561	9,295	10,300	0,605	0,566
	MP	20,690	38,623	10,731	11,843	0,676	0,613
	MI	48,131	94,581	25,649	29,088	1,420	1,279
	RB	28,138	47,571	14,153	14,629	0,933	0,708
	Mittelwert	28,006	50,210	14,602	15,449	0,898	0,762
STABW	12,760	24,129	6,792	7,433	0,352	0,300	

Nach Aussagen der Versuchspersonen gestaltete sich die Einstellung der IEP ohne Probleme. Einzig bei Scheibe 65/13 musste die Intensität der grünen Leuchtstoffröhre auf eine Leuchtdichte von $1,92 \text{ cd/m}^2$ verringert werden, um ein Einstellen des IEP zu ermöglichen. Betrachtet man die Zapfenerregungswerte, so zeigt sich, dass die Versuchspersonen insgesamt einheitlich den IEP einstellten (Tab. 3.10). Dies kommt in den geringen Standardabweichungen von etwa 10% zum Ausdruck. Eine Ausnahme macht Scheibe 65/13. Bei dieser war nach Aussagen der Versuchspersonen der IEP nicht optimal einzustellen, was in der hohen interindividuellen Streuung zum Ausdruck kommt.

Ein Vergleich der Zapfenerregungswerte mit denen der Trichromaten zeigt einen insgesamt höheren Absolutwert in den Erregungen. Der IEP wurde also schon bei sehr hohen Lichtintensitäten der Leuchtstoffröhren erreicht. Auffallend sind auch hier wieder die extrem geringen Erregungswerte des S-Zapfens. Dieser wird durch alle Scheiben in deutlich geringerem Maße erregt als der M-Zapfen; so liegen die Erregungswerte bei allen Scheiben mit Ausnahme der von Scheibe 21/67 nahezu bei null.

Weiterhin wird deutlich, dass die Zapfenerregungswerte für Spirale und Hintergrund für den M-Zapfen eine große Übereinstimmung und damit geringe Modulation aufweisen. Bei den Trichromaten hingegen war dies beim L-Zapfen festzustellen.

Dies wird nochmals besonders bei der Betrachtung des Kontrastes deutlich.

3.2.1.1 Zapfenkontrast

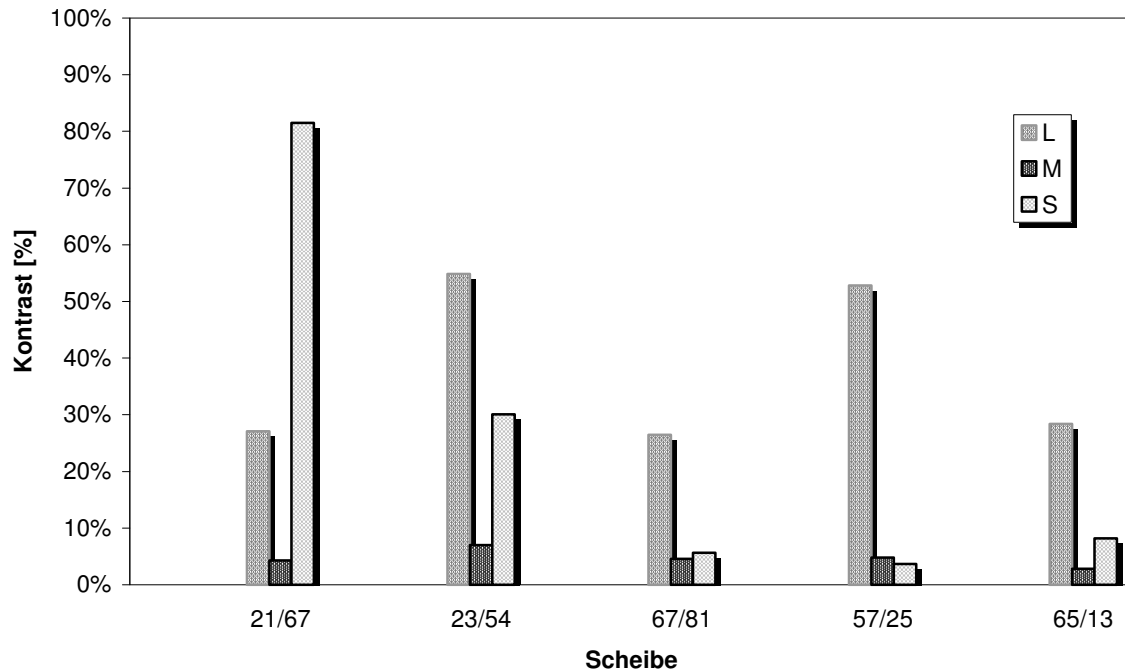


Abb. 3.33: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 5 Spiralscheiben am IEP (Mittelwert aus 8 VP)

Aus der Abb. 3.33 geht hervor, dass der M-Zapfen bei allen Scheiben die geringste Modulation aufweist. Mit einem mittleren Kontrast von 4,70% liegt dieser damit deutlich unter dem des S-Zapfens, bei dem ein mittlerer Kontrast von 25,81% vorliegt.

Wie der Abbildung 3.33 zu entnehmen ist, würde unter diesen Bedingungen ein vorhandener L-Zapfen die größte Modulation zeigen.

Im Gegensatz zu den Trichromaten ist es hier also der M-Zapfen, der die höchste Übereinstimmung in den Zapfenerregungen zwischen Spirale und Hintergrund besitzt.

Die geringste Modulation des M-Zapfens zeigt sich bei Scheibe 65/13 mit nur 2,82 %, die größte liegt bei Scheibe 23/54 mit 6,99% vor. Auffallend ist die starke Schwankung bei den verschiedenen Scheiben hinsichtlich der Modulation des S-Zapfens. Bei Scheibe 57/25 zeigt dieser einen Kontrast von nur 3,65%. Bei der Scheibe 21/67 hingegen sind die Modulation und damit der Kontrast mit 81,51% extrem hoch.

3.2.1.2 Zapfenkontrast unter Berücksichtigung des Vorzeichens

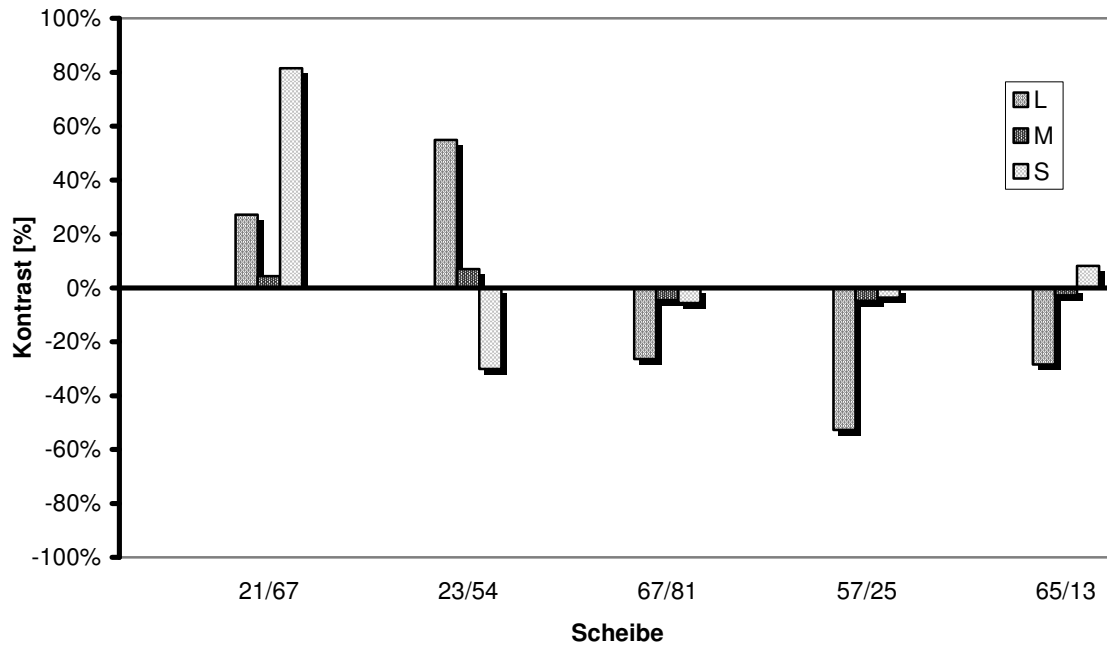


Abb. 3.34: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 5 Spiralscheiben unter Berücksichtigung des Vorzeichens (Mittelwert aus 8 VP)

Die Vorzeichen im Kontrast für den M- und S-Zapfen verhalten sich bei Scheibe 21/67, 67/81 und 57/25 genau gleich, d.h. beide besitzen entweder ein positives oder negatives Vorzeichen (Abb. 3.34). Bei den Scheiben 23/54 und 65/13 ist jedoch genau der entgegengesetzte Sachverhalt zu erkennen. So ist bei Scheibe 23/54 das Vorzeichen des M-Zapfens negativ, das des S-Zapfens jedoch positiv.

Wie aus der Abbildung ersichtlich, würde ein vorhandener L-Zapfen sich bezüglich seines Vorzeichens entsprechend dem des M-Zapfens verhalten. Ein Zusammenhang zwischen Vorzeichen und Farbton ist bei dem M-Zapfen zu erkennen. Dieser weist immer ein positives Vorzeichen auf, wenn die Spirale aus einem roten Farbton besteht (z.B. Scheibe 21/67), das Vorzeichen ist dagegen negativ, wenn die Spirale einen grünen Farbton besitzt (z.B. 67/81). Für den S-Zapfen ist eine derartige Korrelation nicht zu erkennen.

3.2.1.3 Relative Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund

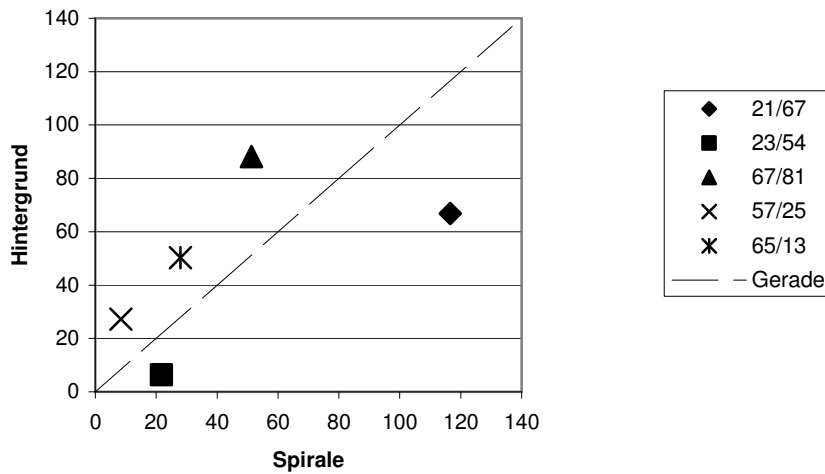


Abb. 3.35: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund
 Dargestellt sind die Zapfenerregungen des L- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 5 Spiralscheiben aller 8 Versuchspersonen (Mittelwert).
 Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

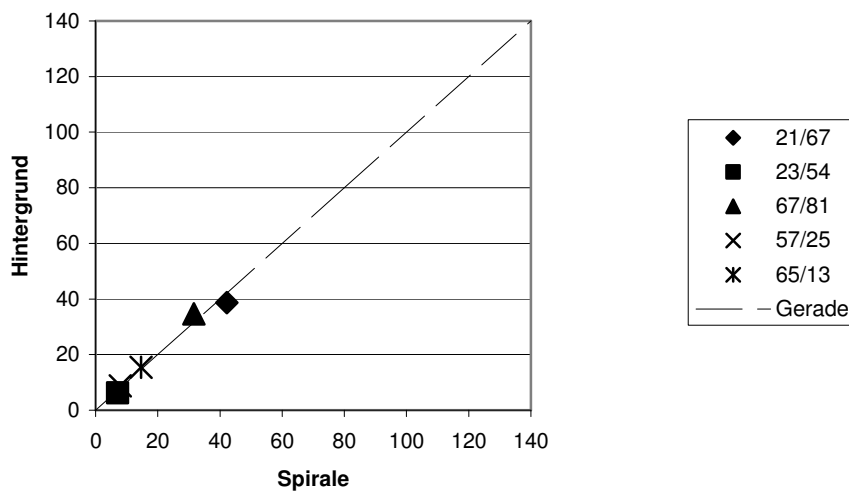


Abb. 3.36: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund
 Dargestellt sind die Zapfenerregungen des M- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 5 Spiralscheiben aller 8 Versuchspersonen (Mittelwert).
 Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

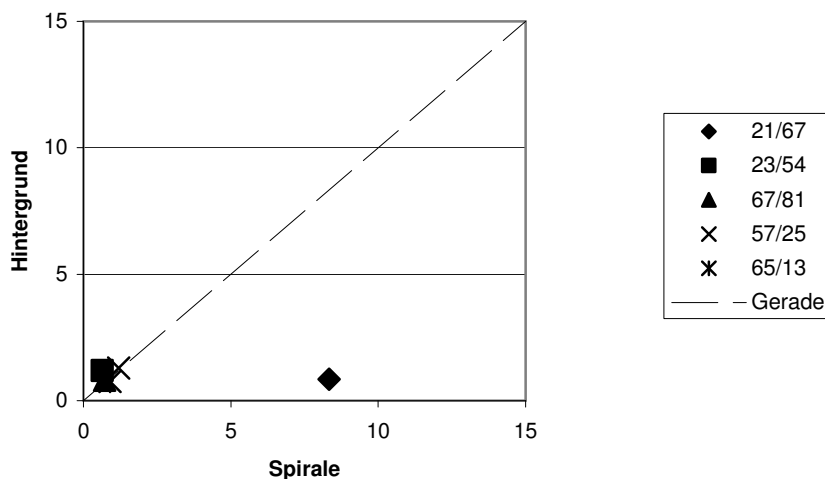


Abb. 3.37: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund

Dargestellt sind die Zapfenerregungen des S- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 5 Spiralscheiben aller 8 Versuchspersonen (Mittelwert).

Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

Wie der Abb. 3.36 zu entnehmen ist, zeigt sich die größte Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund bei dem M-Zapfen; die Datenpunkte liegen fast vollständig auf der Ursprungsgeraden. So fällt auch die mittlere Übereinstimmung in den Erregungswerten aller Scheiben mit 91% sehr hoch. Die größte Übereinstimmung liegt mit 95% bei der Scheibe 65/13, die geringste mit immerhin noch 87% bei Scheibe 23/54 vor.

Im Vergleich dazu zeigt der S-Zapfen eine weitaus geringere Übereinstimmung in den Erregungswerten; diese liegt bei nur 66% (Abb. 3.37). Es ist Scheibe 21/67, die beim S-Zapfen mit 10% die geringste Übereinstimmung und damit die stärkste Modulation aufweist. Mit 93% zeigt sich bei Scheibe 57/25 die höchste Übereinstimmung.

3.2.1.4 Darstellung im Rezeptorraum

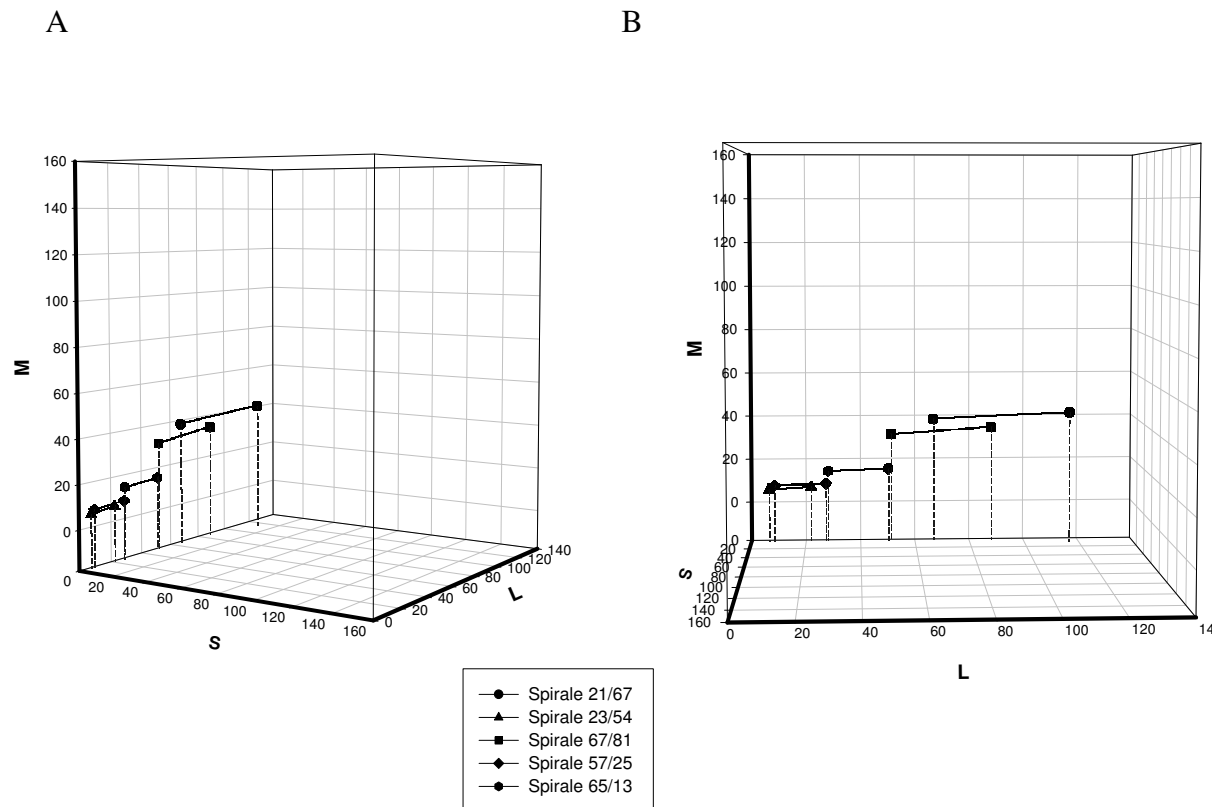


Abb. 3.38: Rezeptorraum: Dargestellt sind die Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund in Form von Differenzvektoren bei 5 Spiralscheiben

A) Blick schräg von der S/M Ebene in den Rezeptorraum.

B) Rotation des Raumes, so dass der Blick direkt auf die M/L-Ebene fällt.

Aus der Abb. 3.38 A wird ersichtlich, dass sich alle Differenzvektoren nahezu vollständig in der der M/L-Ebene befinden. Sie liegen parallel zur L-Achse und fast senkrecht zur M-Achse. Dies wird besonders bei der Betrachtung der Vektoren von der L-Achse aus deutlich (Abb. 3.38 B). Im Gegensatz zu den Trichromaten liegen die Differenzvektoren fast vollständig senkrecht zur M-Achse; die Modulation des M-Zapfens ist somit minimal. Es wird deutlich, dass der Beitrag des S-Zapfens sehr gering ist. Lediglich Scheibe 21/67 zeigt eine erkennbare Modulation des S-Zapfens; der Vektor ragt leicht in die S-Ebene hinein (Abb. 3.38 A).

3.2.1.5 Leuchtdichtemessungen

Die Leuchtdichtewerte von Spirale und Hintergrund innerhalb der einzelnen Versuchspersonen weisen geringe Streuungen (10%) auf; der IEP wurde damit einheitlich eingestellt. Eine Ausnahme macht, wie auch schon bei den Zapfenerregungen deutlich wurde, die Scheibe 65/13. Hier fallen die Streuungen innerhalb der Versuchspersonen größer aus. Nach Aussagen der Versuchspersonen hatten sie bei dieser Scheibe die größten Probleme, den IEP eindeutig einzustellen.

Aus der Abb. 3.39 geht hervor, dass sich die Leuchtdichtewerte für Spirale und Hintergrund am IEP im Gegensatz zu den Trichromaten deutlich unterscheiden. Konnte bei letzteren eine starke Übereinstimmung in den Leuchtdichtewerten und infolge dessen auch nur ein geringer Leuchtdichtekontrast festgestellt werden, so zeigt sich bei den Protanopen eine stärkere Abweichung und dementsprechend ein erhöhter Kontrast (Abb. 3.40). Dieser fällt bei den Scheiben 23/54 und 57/25 mit über 40% am größten aus, dagegen zeigt Scheibe 21/67 mit einem Kontrast von 21% die geringste Modulation in der Leuchtdichte.

Darüber hinaus zeigt sich an den Leuchtdichtewerten für Spirale und Hintergrund, dass die Protanopen im Vergleich zu den Trichromaten höhere Leuchtdichtewerte aufweisen, und damit schon bei höheren Lichtintensitäten den IEP einstellen.

Ein Zusammenhang zwischen der Einstellung der Leuchtdichte und den verwendeten Farbtönen auf der Scheibe ist auch hier zu erkennen: Die Leuchtdichte ist immer für Spirale oder Hintergrund geringfügig höher, wenn diese einen roten Farbton aufweist.

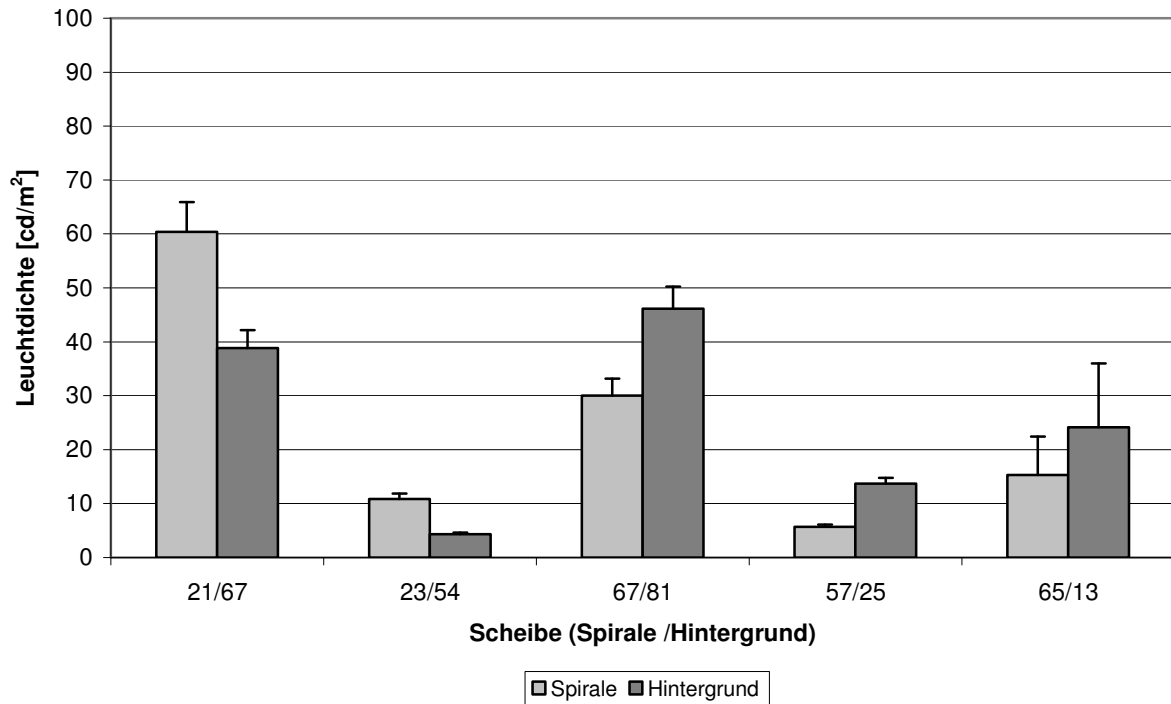


Abb. 3.39: Leuchtdichte [cd/m²] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 5 Spiralscheiben (Mittelwert aus 8 Versuchspersonen)

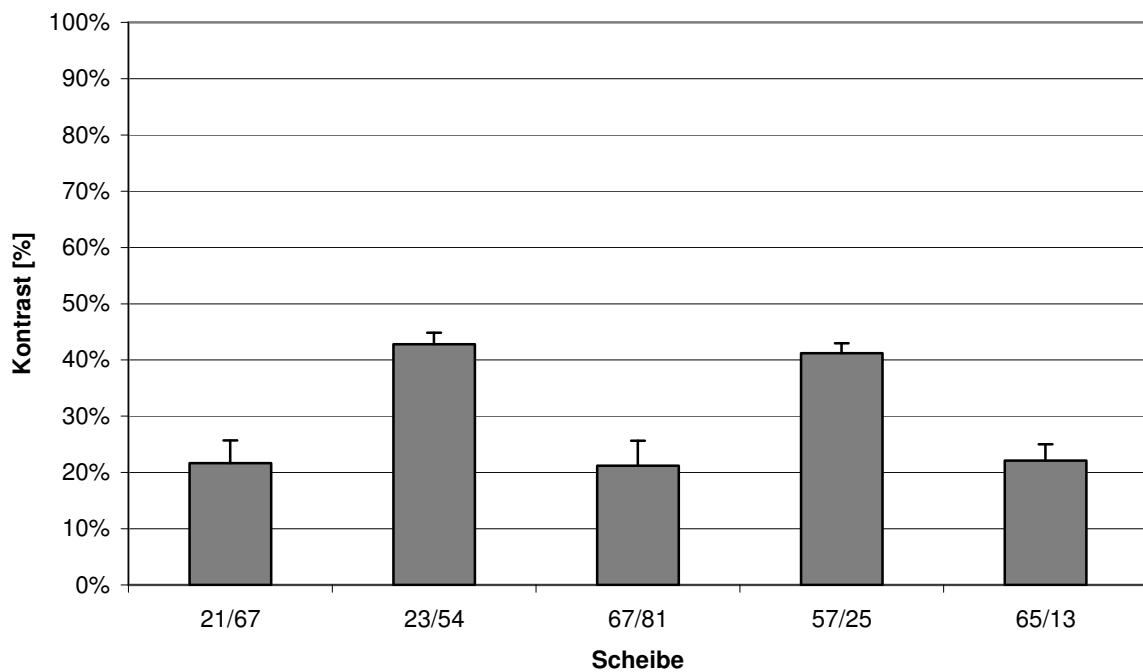


Abb. 3.40: Leuchtdichtekontrast aus Spirale und Hintergrund bei 5 Spiralscheiben am IEP

3.2.2 Versuche unter blau-roter Beleuchtung

Bei dieser Versuchsreihe wurden 5 verschiedene Scheiben gewählt. Die Intensität der blauen Leuchtstoffröhren war über das Potentiometer fest vorgegeben (Potentiometer auf 60; $13,2 \text{ cd/m}^2$). Bei den Scheiben 39/15 und 33/46 musste die Leuchtdichte der blauen Leuchtstoffröhren mit $8,85 \text{ cd/m}^2$ vorgegeben werden, damit eine Einstellung des IEP möglich war. Die Intensität der roten Leuchtstoffröhre konnte von den Versuchspersonen variiert werden, wobei diese zu Beginn jeden Durchgangs auf maximale Intensität regelt wurde.

Tab. 3.11: Verwendete Spiralscheiben unter Angabe des Zahlencodes und der Farbnamen für Spirale und Hintergrund unter blau-roter Beleuchtung Die erste Zahl bzw. der erste Farbname beziehen sich auf die Spirale; Entsprechendes gilt für den Hintergrund.

Spirale /Hintergrund	Farbname
39/15	Blau / D. Lila
44/23	Blau / Rot
78/39	Lila / Blau
17/43	Bordeaux / Blau
33/46	Rot / Blau

Tab. 3.12: Zapfenerregungen der 3 Zapfentypen L, M und S für Spirale und Hintergrund aller 8 Versuchspersonen bei 5 Spiralscheiben

Angegeben sind für jede Versuchsperson (VP) die Mittelwerte der Zapfenerregungen aus dem pro Scheibe 3-mal eingestellten IEP.

Scheibe	VP	L		M		S	
		Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund
39/15	HI	3,116	9,324	3,117	3,835	13,852	6,409
	RB	3,365	10,407	3,313	4,205	14,361	6,719
	TH	3,724	10,041	3,918	4,204	17,539	7,866
	BM	3,372	9,088	3,578	3,857	16,303	7,542
	MI	2,326	7,808	2,566	3,171	12,060	5,987
	MP	4,209	14,212	4,037	5,689	17,262	8,557
	GZ	3,954	12,426	3,945	5,059	17,217	8,375
	PD	4,122	13,777	4,053	5,557	17,491	8,646
	Mittelwert	3,523	10,885	3,566	4,447	15,761	7,513
STABW	0,621	2,326	0,533	0,896	2,075	1,029	
44/23	HI	9,195	45,678	11,937	14,655	57,357	9,584
	RB	9,962	81,283	10,774	24,915	46,187	8,136
	TH	8,410	40,880	11,135	13,315	53,931	10,167
	BM	2,334	8,874	3,166	3,008	15,444	2,961
	MI	8,041	35,559	10,913	11,673	53,054	9,986
	MP	8,866	52,863	11,191	16,936	53,381	10,335
	GZ	9,158	49,046	11,691	15,713	55,641	9,991
	PD	9,666	48,050	12,403	15,337	59,225	9,552
	Mittelwert	9,043	50,480	11,435	16,078	54,111	9,679
STABW	2,452	20,053	2,975	6,072	14,201	2,471	
33/46	HI	17,494	4,762	6,149	4,852	6,898	19,609
	RB	28,516	6,391	9,690	5,944	8,259	21,573
	TH	6,561	1,909	2,322	2,042	2,903	8,436
	BM	19,263	5,266	6,793	5,436	8,157	21,824
	MI	10,610	3,416	3,928	3,878	6,090	16,973
	MP	25,680	5,928	8,923	5,920	9,196	23,193
	GZ	22,822	6,019	7,949	6,128	8,819	24,366
	PD	24,501	6,487	8,496	6,525	8,783	25,532
	Mittelwert	21,269	5,467	7,418	5,526	8,029	21,867
STABW	7,616	1,614	2,557	1,488	2,093	5,456	
78/39	HI	34,974	7,801	13,588	9,870	18,300	48,893
	RB	53,046	8,027	19,069	8,766	14,971	39,949
	TH	31,459	7,510	12,359	9,606	17,555	49,646
	BM	7,076	30,643	12,048	9,003	17,153	44,376
	MI	29,198	7,597	11,519	9,942	17,284	49,118
	MP	38,402	7,967	14,714	9,830	17,838	48,459
	GZ	23,010	6,773	9,624	9,116	17,324	46,197
	PD	41,134	8,012	15,575	9,831	18,192	47,940
	Mittelwert	32,287	10,541	13,562	9,495	17,327	46,822
STABW	13,553	8,133	2,906	0,462	1,041	3,275	
17/43	HI	44,817	8,031	14,690	10,257	12,081	52,034
	RB	69,598	8,374	21,716	9,187	10,287	42,419
	TH	35,318	7,253	11,855	9,606	11,835	49,324
	BM	36,276	7,082	12,023	9,063	10,834	45,249
	MI	35,042	7,219	11,754	9,614	12,138	49,118
	MP	44,699	7,948	14,628	9,964	11,532	50,193
	GZ	26,556	6,019	11,089	9,037	22,908	45,822
	PD	50,010	7,834	16,599	9,781	11,443	48,813
	Mittelwert	42,789	7,470	14,294	9,563	12,882	47,871
STABW	13,095	0,742	3,556	0,441	4,099	3,118	

Die Einstellung des IEP unter diesen Beleuchtungsbedingungen bereitete den Versuchspersonen nach eigenen Angaben größere Schwierigkeiten, als es unter der rot-grünen Beleuchtung der Fall war. Zwar war es möglich, bei allen Scheiben einen solchen Punkt einzustellen, doch berichteten die Versuchspersonen über eine stärkere Restunruhe. Der Effekt einer in der Mischfarbe homogenen Scheibe mit vollständigem Verlust der Bewegungswahrnehmung war nur eingeschränkt zu erreichen. 2 Versuchspersonen (BM und TH) benötigen darüber hinaus zur Einstellung des IEP bei den Scheiben 44/23 und 33/46 eine von den restlichen Versuchspersonen abweichende Einstellung der blauen Leuchtstoffröhre (BM: 44/23 Potentiometer auf 30; TH: 33/46 Potentiometer auf 20). Damit erklärt sich die hohe Standardabweichung bei diesen Scheiben.

Insgesamt lässt sich feststellen, dass im Vergleich zur Einstellung unter rot-grüner Beleuchtung die Zapfenerregungen stärker schwanken. Die Standardabweichung liegt über 20%.

Auffallend ist in diesem Zusammenhang Versuchsperson RB, der bei den Scheiben 78/39 und 17/43 durch erhöhte Zapfenerregungswerte des M-Zapfens auffällt.

Betrachtet man die Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund, so zeigt sich, dass beim M-Zapfen eine große Übereinstimmung, und damit im Vergleich zum S-Zapfen geringe Modulation vorliegt.

3.2.2.1 Zapfenkontrast

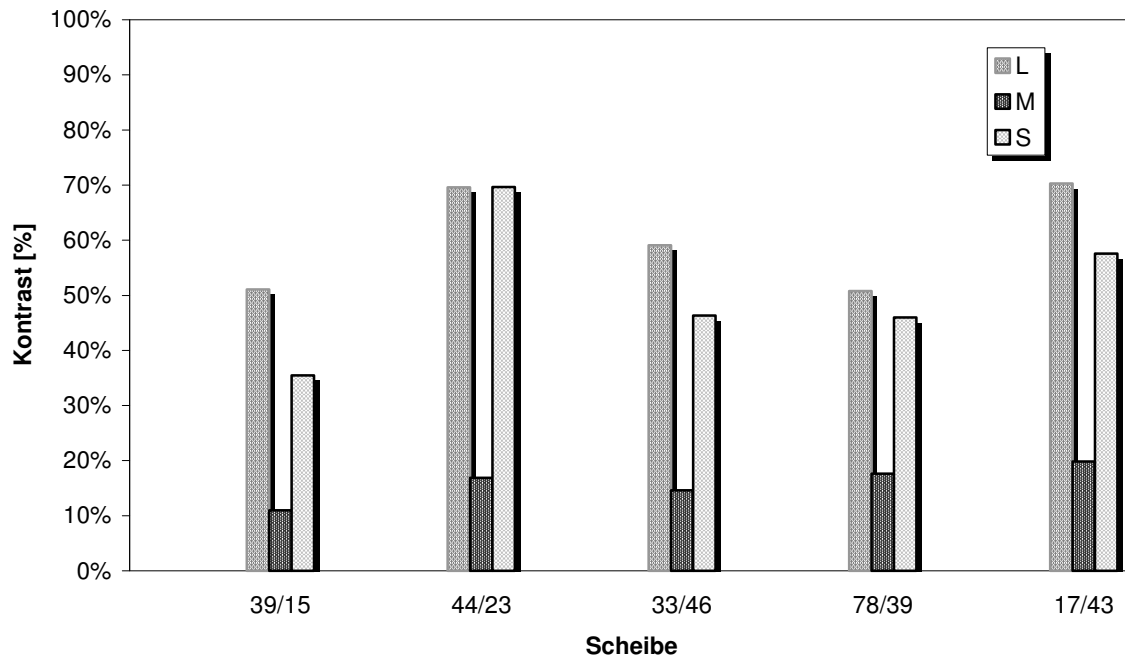


Abb. 3.41: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 5 Spiralscheiben am IEP (Mittelwert aus 8 VP)

Wie aus Abb. 3.41 ersichtlich ist, ist die Modulation des M-Zapfens bei allen in dieser Versuchsreihe verwendeten Scheiben am geringsten. Der mittlere Kontrast liegt bei 15,99 %. Dieser ist damit jedoch 3-mal höher als unter rot-grüner Beleuchtung.

Im Gegensatz dazu zeigt der S-Zapfen eine sehr ausgeprägte Modulation: Mit einem mittleren Kontrast von 50,99% liegt er um 35% über dem des M-Zapfens.

Betrachtet man die Modulation eines potentiell vorhandenen L-Zapfens, so läge diese unter diesen Bedingungen im Mittel bei 60,17% und damit vor der des M- und S-Zapfens.

Es ist die Scheibe 39/15, bei der der M-Zapfen am geringsten durch den Wechsel von Spirale zu Hintergrund moduliert wird. Der Kontrast liegt bei nur 11%. Die größte Modulation des M-Zapfens wird durch die Scheibe 17/43 hervorgerufen. Hier beträgt der Kontrast 19,83 %.

Für den S-Zapfen ergibt sich eine maximale Modulation bei Scheibe 44/23 mit 69,35%. Der geringste Kontrast liegt, wie für den M-Zapfen auch, bei der Scheibe 39/15 vor. Die Modulation ist mit insgesamt 35,44% im Vergleich jedoch recht hoch.

3.2.2.2 Zapfenkontrast unter Berücksichtigung des Vorzeichens

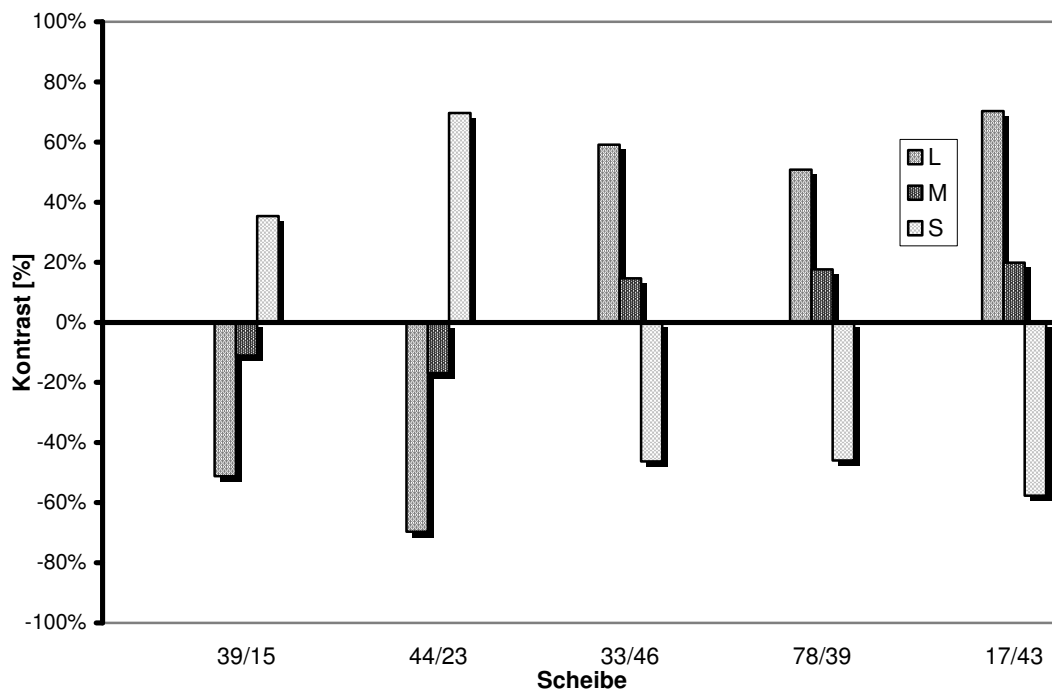


Abb. 3.42: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 5 Spiralscheiben unter Berücksichtigung des Vorzeichens (Mittelwert aus 8 VP)

Es fällt auf, dass sich die Vorzeichen des Kontrastes von M- und S-Zapfen genau entgegengesetzt zueinander verhalten (Abb. 3.42). Bezieht man zusätzlich noch das Vorzeichen des L-Zapfens mit ein, so würde sich dieser immer genau so verhalten wie der M-Zapfen: M- und L-Zapfen zeigen immer dann ein positives Vorzeichen, wenn der S-Zapfen ein negatives Vorzeichen aufweist.

Berücksichtigt man zusätzlich die Farbtöne von Spirale und Hintergrund der einzelnen Scheiben, so ist zu erkennen, dass der Kontrast von M- und (L-Zapfen) immer positiv ist, wenn der Hintergrund einen blauen Farbton aufweist, jedoch ein

positives Vorzeichen besitzt, wenn der Hintergrund aus einem roten Farbton besteht. Der entgegengesetzte Fall liegt beim S-Zapfen vor.

Ein Vergleich zu den Ergebnissen der Trichromaten zeigt, dass M- und S- Zapfen hinsichtlich des Vorzeichens miteinander korreliert sind. Bei den Protanopen dagegen verhalten sich die Vorzeichen der beiden Zapfen, wie oben erwähnt, antagonistisch.

3.2.2.3 Relative Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund

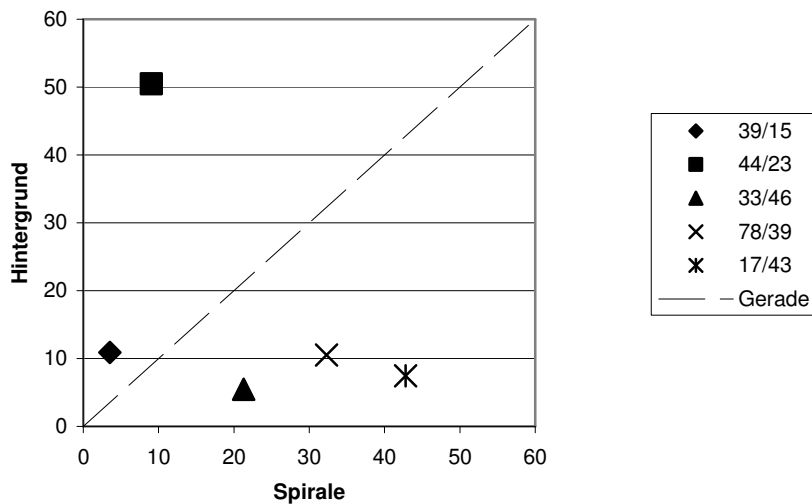


Abb. 3.43: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund

Dargestellt sind die Zapfenerregungen des L- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 5 Spiralscheiben aller 8 Versuchspersonen (Mittelwert).

Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

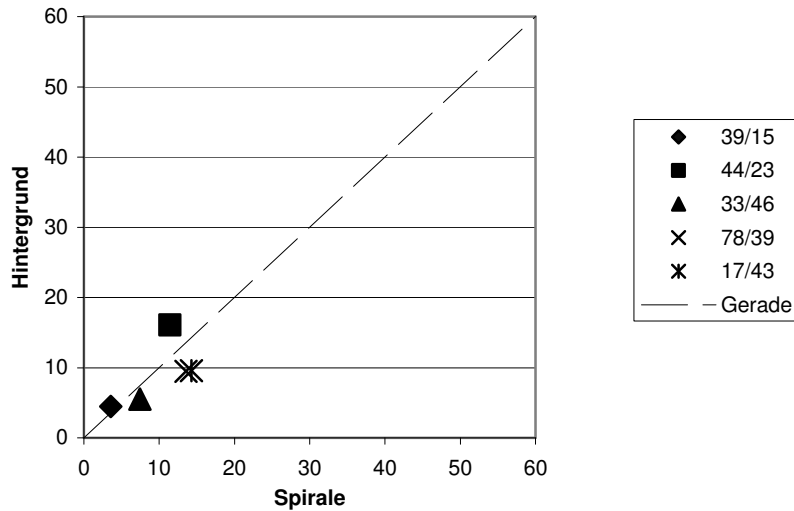


Abb. 3.44: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund
 Dargestellt sind die Zapfenerregungen des M- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 5 Spiralscheiben aller 8 Versuchspersonen (Mittelwert).
 Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

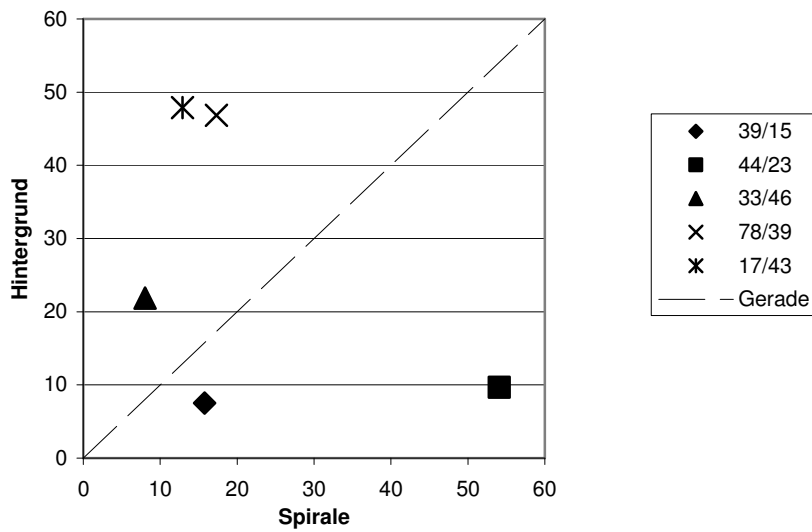


Abb. 3.45: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund
 Dargestellt sind die Zapfenerregungen des S-Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 5 Spiralscheiben aller 8 Versuchspersonen (Mittelwert).
 Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

Die Übereinstimmung in den Zapfenerregungen, hervorgerufen durch den Wechsel von Spirale und Hintergrund, ist für den M-Zapfen am größten (Abb. 3.44). Dies kommt, wie aus der Abbildung ersichtlich, durch die nahe Lage der Datenpunkte zur Ursprungsgeraden zum Ausdruck. Die mittlere Übereinstimmung ist mit 73% sehr

hoch. Die größte Übereinstimmung und damit die geringste Modulation des M-Zapfens liegt wie schon beim Zapfenkontrast sichtbar wurde, bei der Scheibe 39/15 mit 80% vor.

Im Gegensatz dazu liegt beim S-Zapfen eine mittlere Übereinstimmung von nur 33% vor. Die starke Streuung der Datenpunkte verdeutlicht diesen Sachverhalt zusätzlich (Abb. 3.45). Es ist Scheibe 44/23, die mit 18% die geringste Übereinstimmung in den Zapfenerregungen und damit die größte Modulation des S-Zapfens aufweist.

3.2.2.4 Darstellung im Rezeptorraum

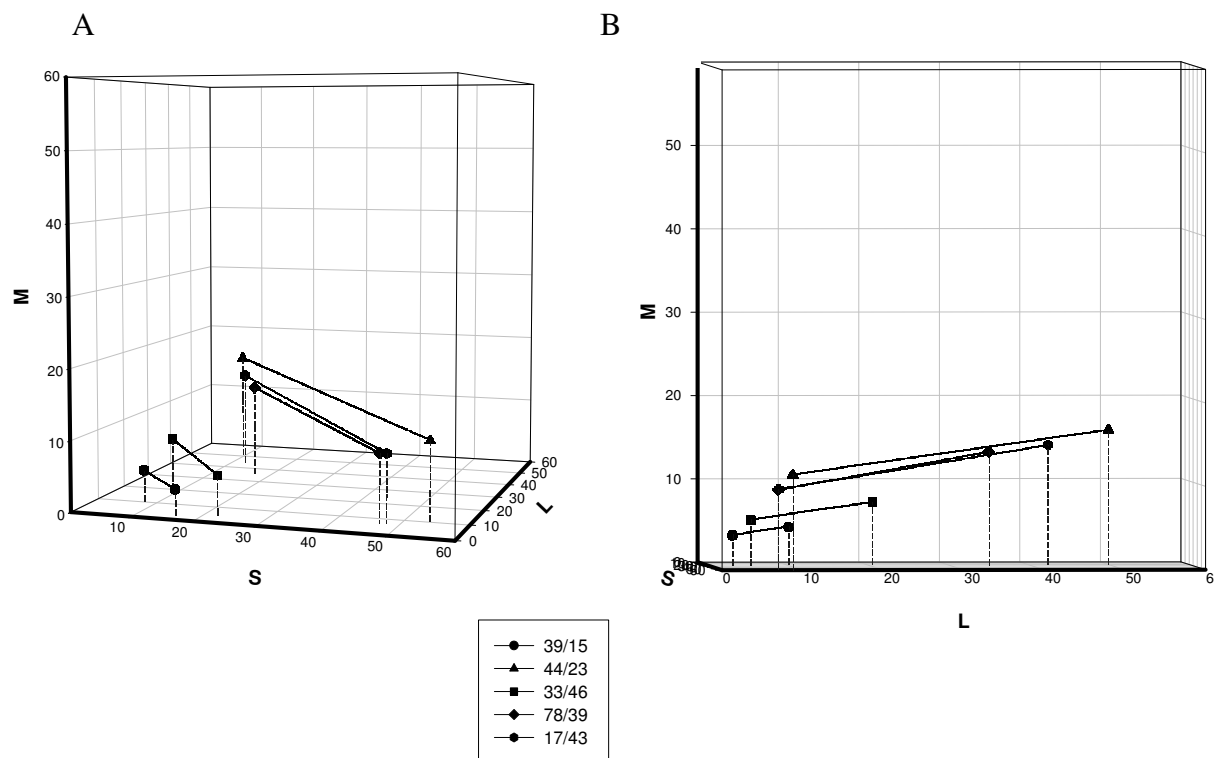


Abb. 3.46: Rezeptorraum: Dargestellt sind die Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund in Form von Differenzvektoren bei 5 Spiralscheiben

A) Blick schräg von der S/M Ebene in den Rezeptorraum.

B) Rotation des Raumes, so dass der Blick direkt auf die M/L-Ebene fällt.

Es zeigt sich, dass alle Vektoren schräg zur S/L-Ebene liegen (Abb.3.46 A). Besonders deutlich ist der große S-Anteil der Differenzvektoren. Dies kommt in der

Länge der Vektoren zum Ausdruck: Der S-Zapfen wird durch den Wechsel von Spirale und Hintergrund stark moduliert. Dies gilt in besonderem Maße für Scheibe 44 /23. Diese besitzt den längsten Differenzvektor und ragt weit in den Raum hinein. Betrachtet man die Lage der Vektoren von der L-Achse aus (Abb. 3.46 B), so wird deutlich, dass die Vektoren schräg zur M-Achse stehen. Diese Schräglage ist Ausdruck der Modulation des M-Zapfens. Sie ist, wie aus der Abbildung hervor geht, für die Scheibe 39/15 am geringsten.

3.2.2.5 Leuchtdichtemessungen

Trotz der nach Aussage der Versuchspersonen bestandenen Schwierigkeit, den IEP unter diesen Beleuchtungen einzustellen, weichen die Leuchtdichtewerte für Spirale und Hintergrund innerhalb der Versuchspersonen nicht stark voneinander ab. Insgesamt jedoch ist die Streuung innerhalb der Versuchspersonen größer als es unter rot-grüner Beleuchtung der Fall war; die Standardabweichung beträgt über 20%. Es zeigt sich, dass sich die Leuchtdichten am IEP für Spirale und Hintergrund stark unterscheiden (Abb. 3.47). Die Folge ist ein großer Leuchtdichtekontrast (Abb. 3.48). Dieser ist mit 36% und 37% für die Scheiben 78/39 bzw. 39/15 am niedrigsten, bei den restlichen Scheiben liegt er weit über 40%.

Ein Vergleich der Leuchtdichten für Spirale und Hintergrund bei den einzelnen Scheiben zeigt, dass die größere Leuchtdichte immer bei einem roten/lila Farbton vorliegt unabhängig davon, ob es sich um Spirale oder Hintergrund handelt. Bei einem blauen Farbton dagegen ist die Leuchtdichte im Vergleich dazu wesentlich geringer. Die Ursache dafür könnte im fehlenden L-Pigment liegen.

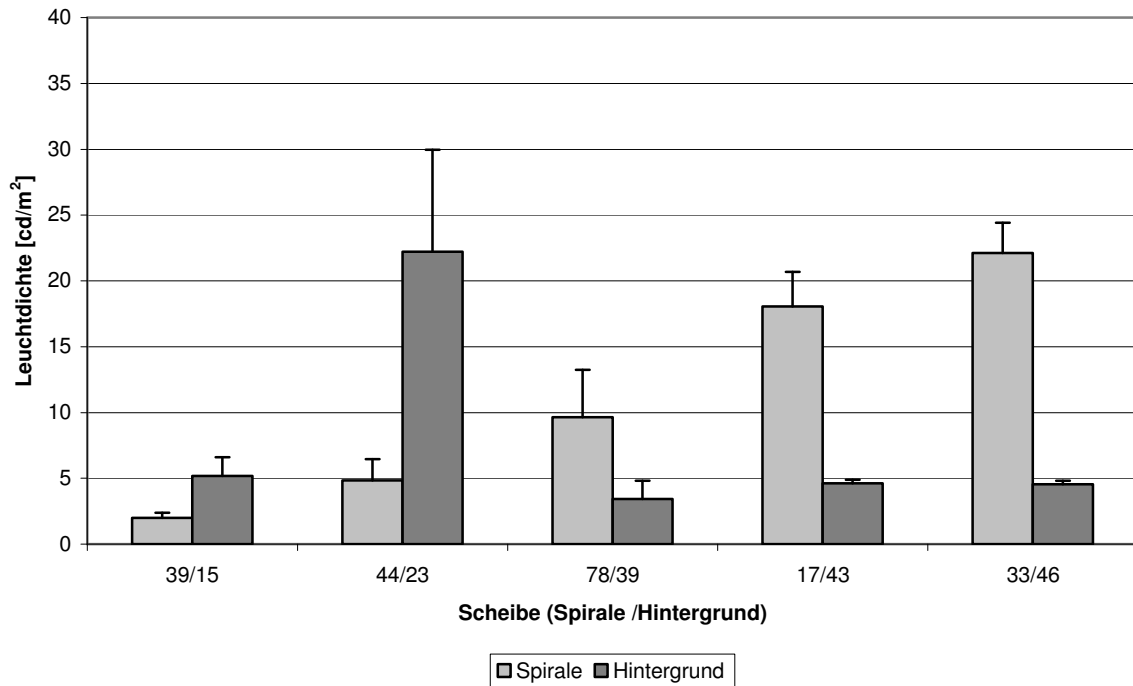


Abb. 3.47: Leuchtdichte [cd/m²] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 5 Spiralscheiben (Mittelwert aus 8 Versuchspersonen)

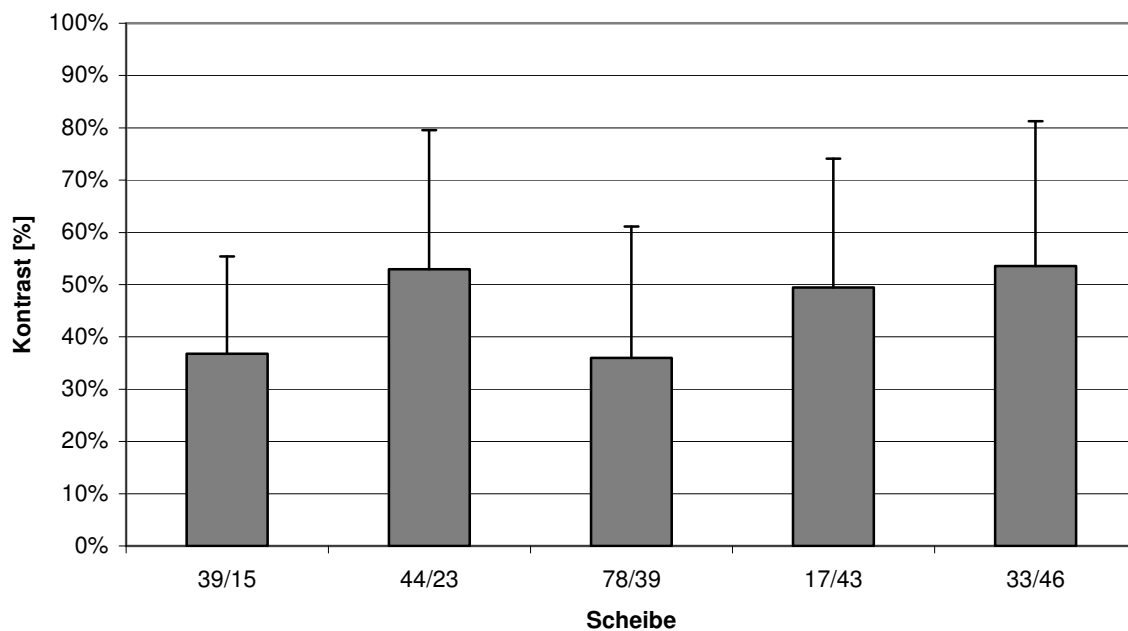


Abb. 3.48: Leuchtdichtekontrast aus Spirale und Hintergrund bei 5 Spiralscheiben am IEP

3.2.3 Versuche unter gelb-grüner Beleuchtung

Innerhalb dieser Versuchsreihe wurden 6 verschiedene Scheiben verwendet. Im Gegensatz zu den Trichromaten, die 7 Scheiben im Versuch nutzten, konnte bei der Scheibe 21/67 von den Protanopen kein IEP eingestellt werden.

Die gelbe Leuchtstoffröhre wurde über das Potentiometer auf 60 eingestellt, was einer Leuchtdichte von $40,1 \text{ cd/m}^2$ entspricht. Lediglich bei Scheibe 39/15 musste diese auf $8,86 \text{ cd/m}^2$ herabgesetzt werden, um eine Einstellung zu ermöglichen.

Die Intensität der roten Leuchtstoffröhren war variabel und wurde zu Beginn jedes Durchgangs auf maximale Intensität eingestellt.

Tab. 3.13: Verwendete Spiralscheiben unter Angabe des Zahlencodes und der Farbnamen für Spirale und Hintergrund unter gelb-grüner Beleuchtung. Die erste Zahl bzw. der erste Farbname beziehen sich auf die Spirale; Entsprechendes gilt für den Hintergrund.

Spirale/Hintergrund	Farbname
57/25	Grün / Rot
H8/50	Orange / H. Blau
33/46	Lila / Blau
74/62	Orange / Matt Grün
39/15	Blau / D. Lila
46/33	Blau / Lia

Tab. 3.14: Zapfenerregungen der 3 Zapfentypen L, M und S für Spirale und Hintergrund aller 7 Versuchspersonen bei 6 Spiralscheiben

Angegeben sind für jede Versuchsperson (VP) die Mittelwerte der Zapfenerregungen aus dem pro Scheibe 3-mal eingestellten IEP.

Scheibe	VP	L		M		S	
		Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund
57/25	MP	8,311	23,870	7,148	7,820	0,317	0,254
	BM	9,367	24,607	8,009	8,078	0,379	0,272
	RB	9,038	22,059	7,632	7,210	0,344	0,225
	MI	9,867	23,166	8,519	7,653	0,448	0,322
	PD	8,602	24,578	7,351	8,108	0,364	0,298
	HI	8,205	22,433	6,809	7,340	0,287	0,212
	GZ	9,184	24,611	7,837	8,081	0,375	0,290
	Mittelwert	8,939	23,618	7,615	7,756	0,359	0,268
STABW	0,600	1,079	0,571	0,370	0,051	0,040	
	MP	57,037	36,996	30,916	32,619	0,355	4,679
	BM	65,228	45,336	36,074	36,074	0,436	5,753
	RB	68,689	41,904	38,085	37,608	0,498	5,530

H8/50	MI	74,428	45,117	42,526	41,464	0,610	6,675
	PD	67,376	12,079	37,557	40,535	0,486	6,419
	HI	59,339	40,617	32,453	36,062	1,946	5,229
	GZ	67,678	41,981	37,412	37,603	0,468	5,501
	Mittelwert	65,682	37,719	36,432	37,424	0,391	5,684
	STABW	5,882	11,653	3,840	2,967	0,561	0,683
33/46	MP	12,206	5,621	4,863	4,858	0,364	1,300
	BM	12,597	5,901	5,044	5,153	0,367	1,337
	RB	12,409	5,720	4,989	4,991	0,388	1,353
	MI	12,936	6,654	5,297	6,023	0,552	1,906
	PD	12,569	6,199	5,064	5,418	0,417	1,525
	HI	11,973	5,753	4,770	4,952	0,313	1,224
	GZ	12,589	5,568	5,015	4,818	0,329	1,172
	Mittelwert	12,468	5,916	5,006	5,173	0,390	1,402
	STABW	0,310	0,387	0,166	0,426	0,080	0,248
74/62	MP	33,759	27,284	17,730	17,914	0,135	0,140
	BM	36,507	30,692	19,532	20,625	0,176	0,177
	RB	34,082	29,490	18,225	19,790	0,161	0,182
	MI	35,726	31,816	19,404	21,762	0,201	0,229
	PD	36,874	29,299	20,055	20,011	0,214	0,210
	HI	34,978	27,832	18,299	18,171	0,136	0,133
	GZ	34,827	27,458	18,547	18,323	0,161	0,148
	Mittelwert	35,250	29,124	18,827	19,513	0,169	0,174
	STABW	1,175	1,717	0,843	1,437	0,030	0,036
39/15	MP	1,661	3,151	1,596	1,693	1,596	1,693
	BM	1,994	3,623	1,990	2,023	0,815	0,405
	RB	1,784	3,346	1,762	1,845	0,739	0,368
	MI	1,931	3,424	1,934	1,910	0,841	0,404
	PD	2,063	3,400	2,074	1,927	0,910	0,423
	HI	1,701	3,402	1,658	1,844	0,626	0,315
	GZ	1,735	3,158	1,689	1,714	0,652	0,294
	Mittelwert	1,839	3,358	1,815	1,851	0,883	0,557
	STABW	0,157	0,164	0,184	0,117	0,331	0,503
46/33	MP	5,345	12,537	4,667	5,006	1,257	0,392
	BM	5,646	12,297	4,941	4,917	1,275	0,369
	RB	6,099	12,593	5,408	5,096	1,520	0,439
	MI	6,671	13,120	6,099	5,382	1,890	0,574
	PD	6,015	13,613	5,344	5,519	1,562	0,506
	HI	5,445	13,155	4,753	5,263	1,228	0,405
	GZ	5,465	13,238	4,800	5,309	1,238	0,409
	Mittelwert	5,812	12,936	5,145	5,213	1,424	0,442
	STABW	0,476	0,468	0,510	0,215	0,248	0,073

Die Einstellung des IEP gestaltete sich unter diesen Bedingungen, wie auch unter rot-grüner Beleuchtung, als einfach. Nach Aussagen der Versuchspersonen konnte die Bewegung der Spirale vollständig zum Verschwinden gebracht werden: Am IEP wurde nur noch eine einheitliche Fläche in der Mischfarbe wahrgenommen.

Dieser Effekt war, wie auch bei den Trichromaten, besonders stark bei der Scheibe 74/62 ausgeprägt.

Betrachtet man die Zapfenerregungen, so zeigt sich eine große Übereinstimmung innerhalb der Versuchspersonen (Tab. 3.14). Die Standardabweichung fällt mit unter 10% sogar noch geringer aus als bei den Trichromaten. Einzig bei Scheibe H8/50 treten innerhalb der Versuchspersonen größere Schwankungen auf.

Bei Betrachtung der Zapfenerregungen zeigt sich insgesamt, dass diese für den M-Zapfen recht hoch sind, die des S-Zapfens fallen im Vergleich dazu weitaus geringer aus. Bei den einzelnen Scheiben gibt es jedoch zum Teil deutliche Unterschiede bezüglich der Erregungswerte. So zeichnet sich Scheibe H8/50 durch besonders hohe M- und S- Werte aus, bei der Scheibe 39/15 fallen diese Werte hingegen weit geringer aus. Das besondere an Scheibe 33/46 und 46/33 ist, dass hier Spiral- und Hintergrundfarbe vertauscht wurden. Entsprechend haben sich die Erregungswerte, hervorgerufen durch Spirale und Hintergrund, ebenfalls umgekehrt.

Die am IEP herrschenden Lichtbedingungen bewirken nahezu identische Zapfenerregungen durch Spirale und Hintergrund beim M-Zapfen; der S-Zapfen variiert trotz seiner sehr geringen Erregungswerte weitaus stärker.

Dies wird im Folgenden am Zapfenkontrast besonders deutlich.

3.2.3.1 Zapfenkontrast

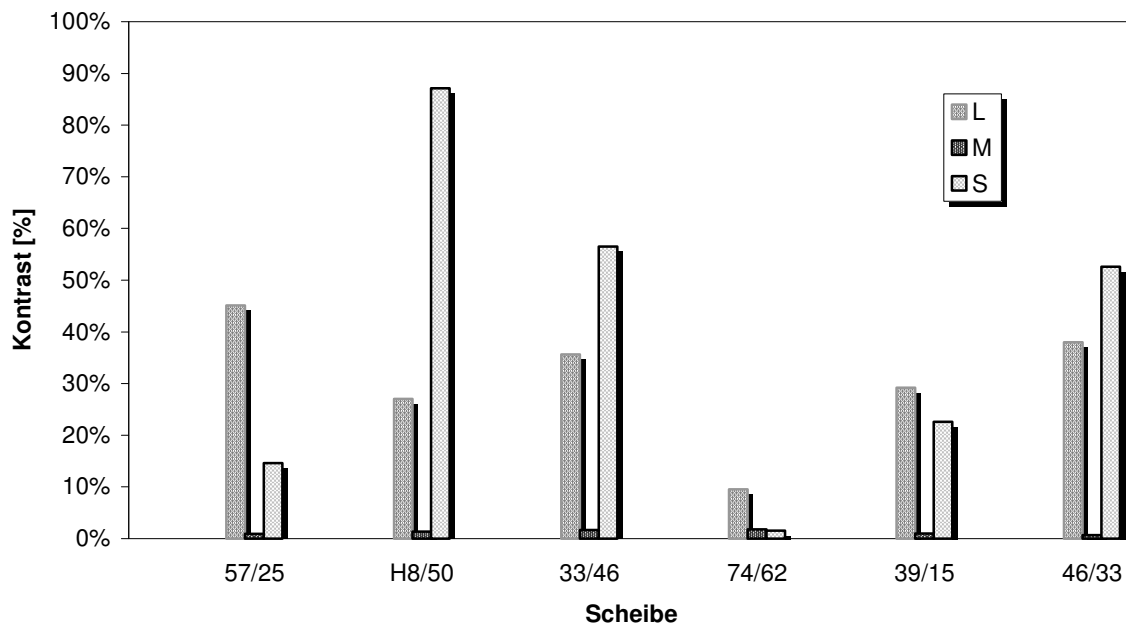


Abb. 3.49: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 6 Spiralscheiben am IEP (Mittelwert aus 7 VP)

Die Modulation des M-Zapfens durch den Wechsel von Spirale und Hintergrund ist bei alle Scheiben äußerst gering. (Abb. 3.49). Lediglich bei Scheibe 74/62 ist die Modulation des S-Zapfens noch kleiner als die des M-Zapfens. Im Mittel liegt der Kontrast des M-Zapfens bei 1,22%. Die Modulation des S-Zapfens fällt dagegen mit 39,16% vergleichsweise groß aus. Der L-Zapfen würde unter diesen Bedingungen ebenfalls stark moduliert werden (30,75%).

Mit einem Kontrast von nur 0,66% wird der M-Zapfen durch die Scheibe 46/33 am geringsten moduliert. Erstaunlicherweise ist die Modulation durch die Scheibe 33/46, bei der Spiral- und Hintergrundfarbe zur Scheibe 46/33 invertiert waren, mit 1,64% mehr als doppelt so groß.

Nach Aussagen der Versuchspersonen konnte bei Scheibe 74/62 die Bewegung der Spirale besonders gut zum Verschwinden gebracht werden; die Modulation sowohl des M-Zapfens als auch besonders die des S-Zapfens ist hier sehr gering. Der S-Zapfen zeigt die größte Modulation mit 87,12% bei der Scheibe H8/50. Mit einem

Kontrast von nur 1,54% liegt die geringste Modulation des S-Zapfens bei Scheibe 74/62 vor und ist damit im Vergleich zu allen anderen Scheiben auffallend gering.

3.2.3.2 Zapfenkontrast unter Berücksichtigung des Vorzeichens

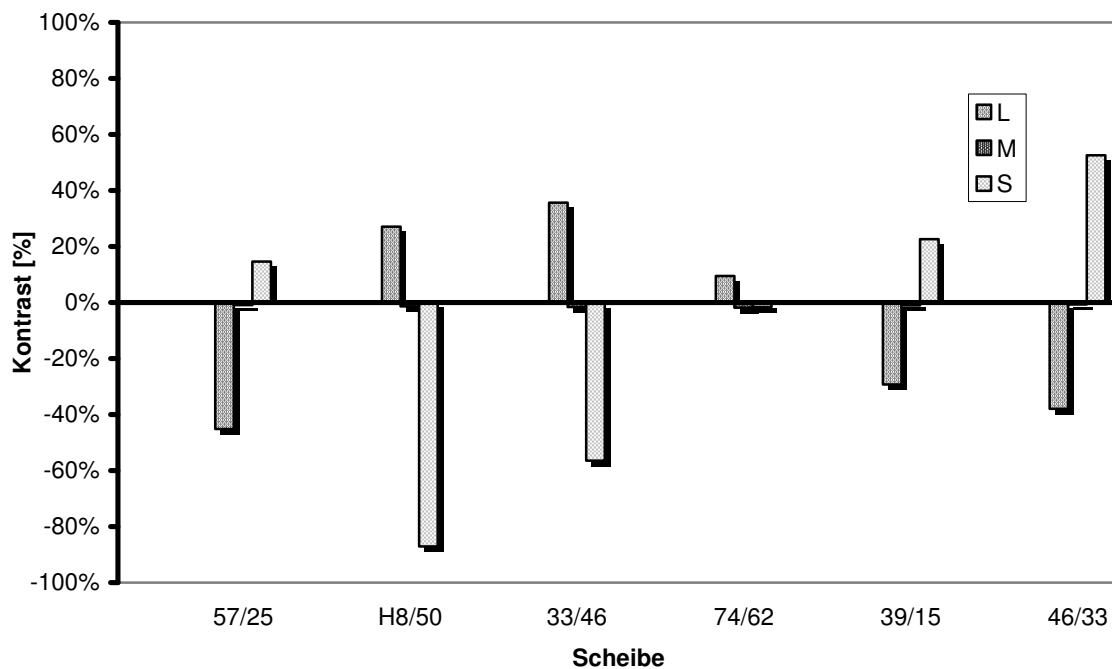


Abb. 3.50: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 6 Spiralscheiben unter Berücksichtigung des Vorzeichens (Mittelwert aus 7 VP)

Wie der Abb. 3.50 zu entnehmen ist, verhält sich das Vorzeichen des S- und M-Zapfens bei den Scheiben 57/25, 39/15 und 46/33 entgegengesetzt. Der M-Zapfen hat bei diesen Scheiben immer ein negatives Vorzeichen. Der S-Zapfen hingegen ist in seinem Vorzeichen positiv, d.h. die Erregung durch die Spirale war stärker als die hervorgerufen durch den Hintergrund.

Bei den Scheiben H8/50, 33/46 und 74/62 zeigt sich ein ganz anderes Bild. M- und S-Zapfen besitzen hier immer das gleiche Vorzeichen: Beide sind negativ.

Wäre ein L-Zapfen vorhanden, so würde sich dieser hinsichtlich seines Vorzeichens genau umgekehrt wie der S-Zapfen verhalten: Ist das Vorzeichen des S-Zapfens positiv, so wäre das des L-Zapfens negativ.

Bei Betrachtung von Farbton und Vorzeichen der Zapfen ist ein Zusammenhang zwischen Vorzeichenwechsel und Farbton von Spirale und Hintergrund zu erkennen. Die Vorzeichen von M- und S-Zapfen sind immer antagonistisch zueinander, wenn die Spirale einen grünen oder blauen Farbton, der Hintergrund dagegen einen roten bzw. lila Farbton aufweist. Genau umgekehrt verhält es sich, wenn M- und S-Zapfen beide ein negatives Vorzeichen besitzen. Dies ist immer dann der Fall, wenn die Spirale ein Orange bzw. ein Lila aufweist, der Hintergrund aber aus einem blauen oder grünen Farbton besteht.

3.2.3.3 Relative Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund

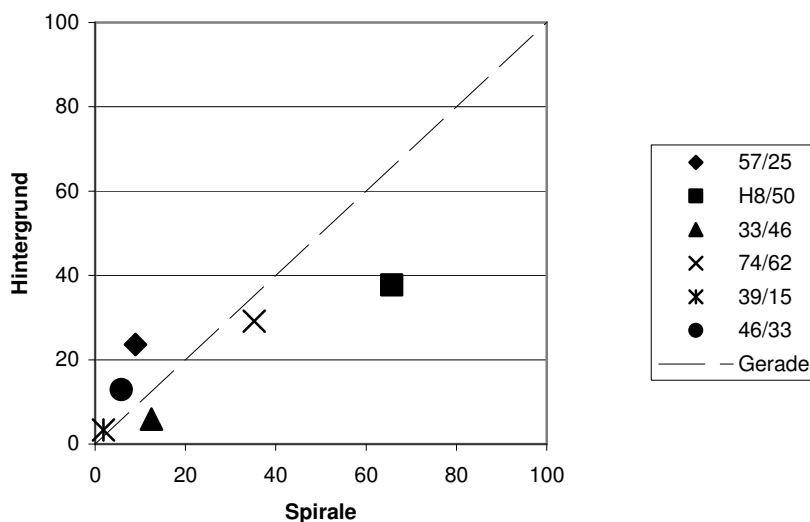


Abb. 3.51: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund

Dargestellt sind die Zapfenerregungen des L-Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 6 Spiralscheiben aller 7 Versuchspersonen (Mittelwert).

Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgerade.

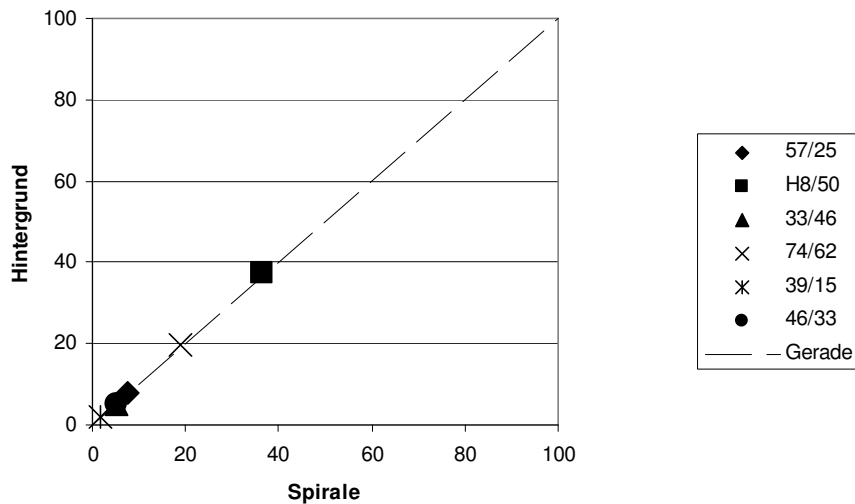


Abb. 3.52: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund
 Dargestellt sind die Zapfenerregungen des M-Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 5 Spiralscheiben aller 7 Versuchspersonen (Mittelwert).
 Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

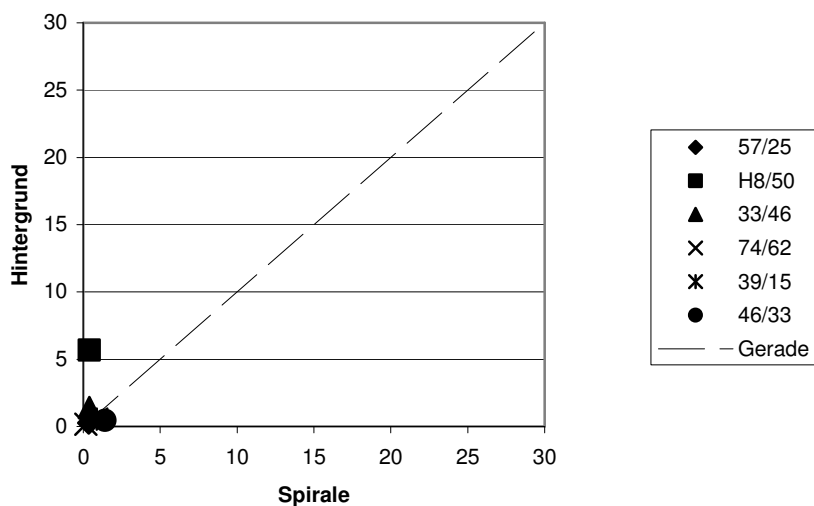


Abb.3.53: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund.
 Dargestellt sind die Zapfenerregungen des S- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 5 Spiralscheiben aller 7 Versuchspersonen (Mittelwert).
 Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

Die Abbildung 3.52 macht deutlich, dass der M-Zapfen die höchste Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund bei den verschiedenen Scheiben aufweist; die Datenpunkte liegen fast völlig auf der Ursprungsgeraden. Die mittlere Übereinstimmung liegt bei 98%. Die höchste Übereinstimmung ist bei Scheibe 46/33 mit 99% zu erkennen.

Im Gegensatz dazu zeigt der S-Zapfen eine mittlere Übereinstimmung von nur 50% (Abb. 3.53).

Auffallend ist bei dem S-Zapfen, wie oben bereits erwähnt, die hohe Übereinstimmung von 97% in den Erregungswerten von Spirale/Hintergrund bei Scheibe 74/62. Dies steht im Gegensatz zur extrem geringen Übereinstimmung bei Scheibe H8/50 von nur 7%.

3.2.3.4 Darstellung im Rezeptorraum

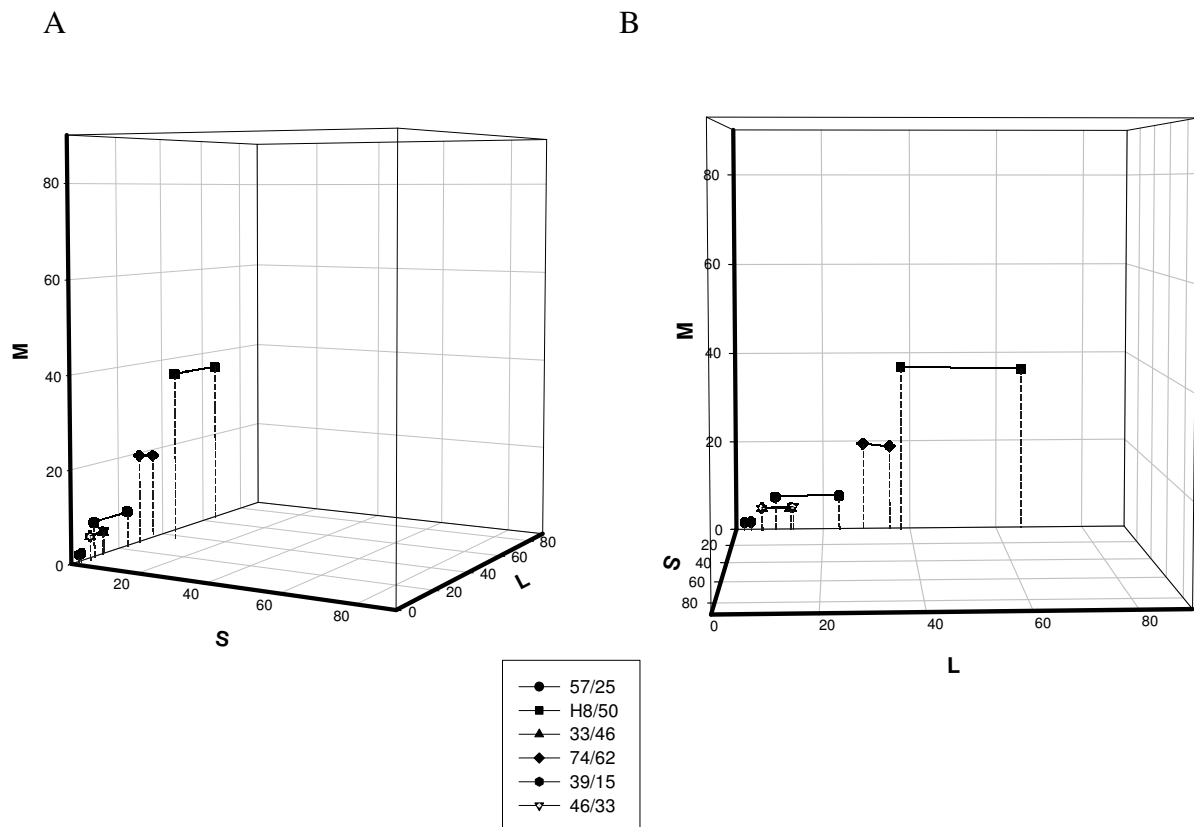


Abb. 3.54: Rezeptorraum: Dargestellt sind die Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund in Form von Differenzvektoren bei 5 Spiralscheiben

A) Blick schräg von der S/M Ebene in den Rezeptorraum.

B) Rotation des Raumes, so dass der Blick direkt auf die M/L-Ebene fällt.

Alle Differenzvektoren liegen fast vollständig in der M/L- Ebene. Sie verlaufen parallel zur L-Achse und stehen fast senkrecht auf der M-Achse. Dies ist Ausdruck der

äußerst geringen Modulation des M-Zapfens. Der Beitrag des S-Zapfens ist, wie auch schon unter rot-grüner Beleuchtung, verschwindend gering. Einzig bei Scheibe H8/50 ist eine Modulation des S-Zapfens zu erkennen; der Vektor ragt leicht in die S/L-Ebene (Abb. 3.54 A).

Bei der Betrachtung der Differenzvektoren von Scheibe 33/46 und 46/33 zeigt sich, dass die Invertierung des Farbtons keine Auswirkung auf die Lage der Vektoren im Rezeptorraum hat.

Ein Blick von der L-Achse (Abb. 3.54 B) verdeutlicht nochmals die nahezu senkrechte Stellung der Vektoren zur M-Achse. Es ist Spirale 57/25, die aufgrund der geringsten Modulation des M-Zapfens als einzige Scheibe völlig senkrecht auf dieser Achse steht.

Die leicht schräge Lage des Vektors der Scheibe 74/62 ist Ausdruck einer stärkeren Modulation des M-Zapfens. Diese fällt bei der Scheibe im Vergleich zu den anderen höher aus, obwohl bei dieser Scheibe nach Angaben der Versuchspersonen der Bewegungsverlust besonders deutlich wurde.

3.2.3.5 Leuchtdichtemessungen

Aus den Leuchtdichtewerten für Spirale und Hintergrund (Abb. 3.55) wird ersichtlich, dass die Versuchspersonen den IEP einheitlich einstellten. Dies kommt in der geringen Standardabweichung von unter 10% zum Ausdruck.

Wie der Abbildung weiterhin zu entnehmen ist, unterscheiden sich die Leuchtdichtewerte für Spirale und Hintergrund zum Teil erheblich voneinander. Dies spiegelt sich in einem hohen Leuchtdichtekontrast wider (Abb. 3.56). Er beträgt im Mittel 23%. Es ist Scheibe 74/62, die mit nur 6% den geringsten Kontrast aufweist. Den größten Leuchtdichtekontrast mit 34% besitzt Scheibe 57/25.

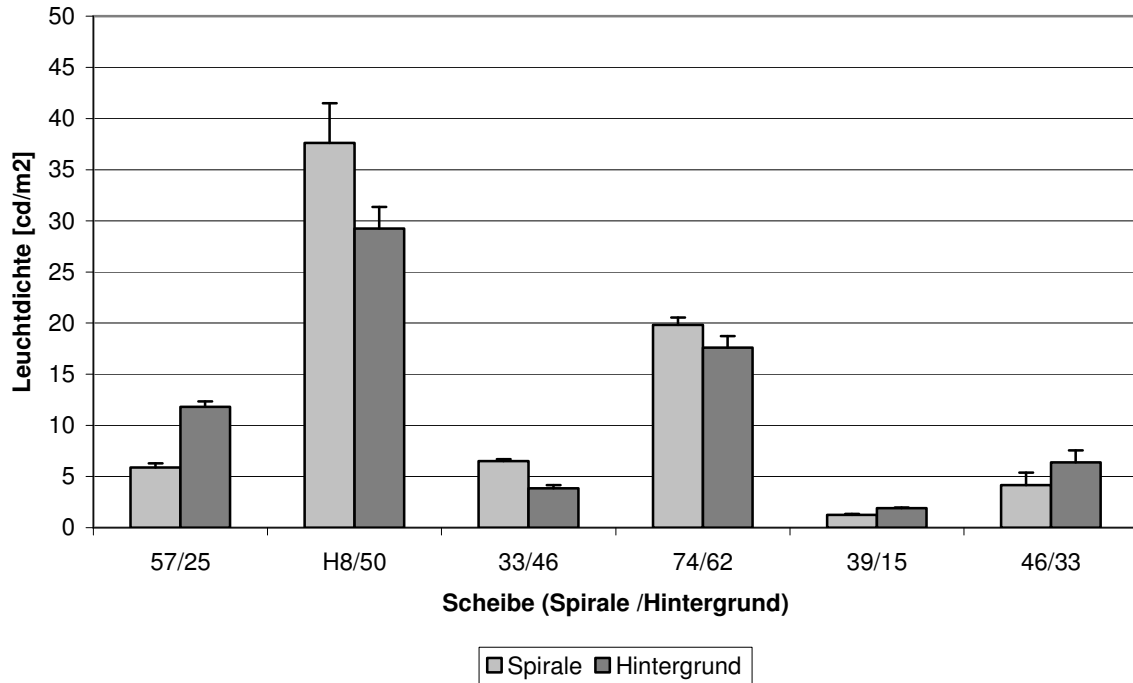


Abb. 3.55: Leuchtdichte [cd/m²] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 6 Spiralscheiben (Mittelwert aus 7 VP)

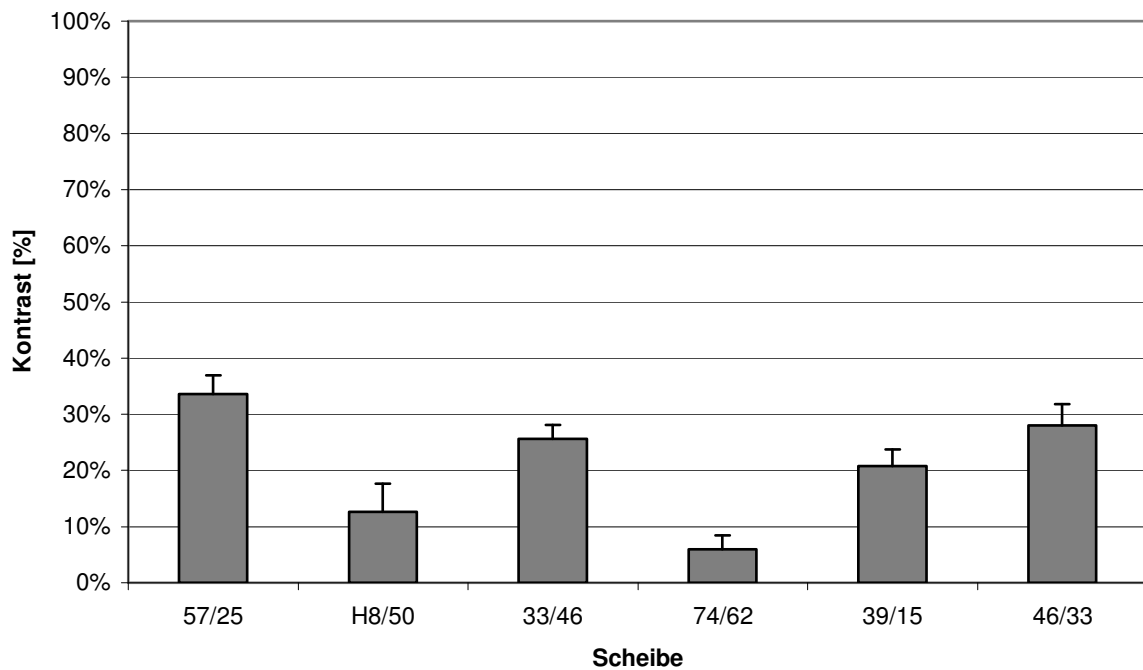


Abb. 3.56: Leuchtdichtekontrast aus Spirale und Hintergrund bei 6 Spiralscheiben am IEP

Insgesamt fallen die Leuchtdichtewerte für Spirale und Hintergrund im Vergleich zu den Trichromaten höher aus, d.h. die Protanopen erreichen den Verlust der Bewegungswahrnehmung schon bei hoher Intensität der grünen Leuchtstoffröhren; der IEP wird also schon früher erreicht.

Ein Zusammenhang zwischen der Einstellung der Leuchtdichte und den verwendeten Farbtönen auf der Scheibe ist auch hier zu erkennen: Die Leuchtdichte ist immer für Spirale oder Hintergrund geringfügig höher, wenn diese einen roten oder orange-farbenen Farbton aufweisen. Die Ursache dafür könnte im fehlenden L-Pigment liegen.

3.2.4 Versuche unter blau-gelber Beleuchtung

Unter diesen Beleuchtungsbedingungen wurden 7 verschiedene Spiralscheiben verwendet. Wie bei den Trichromaten auch war die blaue Leuchtstoffröhre über das Potentiometer (Einstellung 65) in ihrer Intensität fest vorgegeben. Die Leuchtdichte betrug $21,3 \text{ cd/m}^2$. Bei 3 Scheiben (57/25, HG/54 und H8/50) jedoch mussten zur Einstellung des IEP für die blauen Röhren eine Leuchtdichte von $8,88 \text{ cd/m}^2$ vorgegeben werden.

Die gelbe Leuchtstoffröhre konnte in der Intensität von den Versuchspersonen über das Potentiometer verändert werden. Die Einstellung des IEP erfolgte wie gewohnt aus maximaler Potentiometereinstellung (= max. Intensität).

Tab. 3.15: Verwendete Spiralscheiben unter Angabe des Zahlencodes und der Farbnamen für Spirale und Hintergrund unter blau-roter Beleuchtung. Die erste Zahl bzw. der erste Farbname beziehen sich auf die Spirale; Entsprechendes gilt für den Hintergrund.

Spirale / Hintergrund	Farbname
10/52	Orange / Blau-Grün
57/25	Grün / Rot
HG/54	Okka / Grün
40/14	Rot-Orange / Blau
39/B	Okka / Blau
H8/50	Orange / H. Blau
73/51	Okka / D. Türkis

Tab. 3.16: Zapfenerregungen der 3 Zapfentypen L, M und S für Spirale und Hintergrund aller 7 Versuchspersonen bei 7 Spiralscheiben

Angegeben sind für jede Versuchsperson (VP) die Mittelwerte der Zapfenerregungen aus dem pro Scheibe 3-mal eingestellten IEP.

Scheibe	VP	L		M		S	
		Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund
10_52	HI	22,857	8,201	12,205	11,158	11,658	40,493
	BM	26,953	7,785	14,332	10,578	13,290	38,697
	PD	24,577	7,486	13,118	10,153	12,416	37,061
	GZ	24,827	7,991	13,367	10,965	12,991	40,581
	MP	22,450	7,102	12,390	9,838	13,174	36,512
	MI	19,483	6,929	11,059	9,710	12,745	36,419
	RB	39,698	7,959	19,573	10,135	12,490	34,673
	Mittelwert	25,649	7,611	13,619	10,326	12,579	37,623
	STABW	6,541	0,480	2,777	0,553	0,558	2,224
	HI	9,634	28,202	9,011	10,644	10,827	11,283
	BM	9,009	26,273	8,534	9,935	10,445	10,741

57/25	PD	10,283	28,648	9,585	10,820	11,496	11,143
	GZ	9,740	29,936	9,169	11,247	10,874	11,599
	MP	7,484	20,219	7,189	7,668	9,240	8,657
	MI	9,136	24,177	8,773	9,215	11,221	10,725
	RB	10,346	29,221	9,458	10,867	10,420	9,666
	Mittelwert	9,437	26,734	8,864	10,077	10,680	10,512
	STABW	0,978	3,450	0,806	1,254	0,731	1,034
HG/54	HI	8,107	3,517	5,583	4,274	3,386	9,920
	BM	6,423	3,194	4,517	3,980	2,797	9,457
	PD	7,965	3,420	5,478	4,167	3,252	9,674
	GZ	7,520	3,609	5,183	4,436	2,939	10,413
	MP	6,488	3,442	4,608	4,323	2,901	10,458
	MI	6,182	3,212	4,549	4,107	3,238	10,129
	RB	16,046	7,909	11,406	9,817	7,680	23,196
Mittelwert	8,718	4,185	6,135	5,187	3,899	12,298	
STABW	3,464	1,711	2,467	2,123	1,750	4,998	
40/14	HI	8,909	39,243	10,490	18,604	44,253	19,574
	BM	8,510	40,476	9,974	19,259	42,007	20,271
	PD	8,495	40,415	9,946	19,178	41,931	20,126
	GZ	7,804	32,298	9,332	15,621	40,233	17,664
	MP	8,620	36,637	10,223	17,473	43,797	14,775
	MI	7,451	26,427	9,328	13,411	42,163	18,311
	RB	8,251	36,499	9,950	17,793	43,236	20,771
Mittelwert	8,255	35,253	9,878	17,013	42,602	18,537	
STABW	0,504	5,100	0,430	2,132	1,361	2,087	
39/B	HI	9,754	19,296	14,521	15,444	74,208	14,777
	BM	8,709	20,563	13,006	17,034	66,837	17,367
	PD	9,275	23,803	13,647	18,349	69,528	16,127
	GZ	9,305	21,016	13,879	17,283	71,560	17,523
	MP	8,862	17,326	13,303	14,374	69,036	14,775
	MI	8,442	16,052	12,784	14,173	66,453	16,169
	RB	9,290	17,195	14,003	14,484	72,724	15,221
Mittelwert	9,155	19,114	13,690	15,684	70,585	15,765	
STABW	0,443	2,699	0,605	1,669	2,924	1,143	
H8/50	HI	54,951	26,892	27,511	24,130	2,982	48,651
	BM	58,697	26,276	29,526	24,021	3,290	50,860
	PD	57,861	28,045	29,041	25,296	3,195	51,978
	GZ	46,061	25,053	23,306	23,649	2,883	54,645
	MP	60,473	29,955	30,556	27,423	3,420	58,193
	MI	44,979	24,151	22,941	23,264	3,270	56,386
	RB	53,418	25,441	27,017	23,788	3,560	53,883
Mittelwert	45,324	25,293	24,425	23,184	14,485	48,475	
STABW	6,112	1,968	2,985	1,432	0,236	3,281	
73/51	HI	30,758	10,831	18,232	14,492	7,807	56,982
	BM	28,254	10,243	16,929	13,805	7,469	54,796
	PD	32,695	10,767	19,004	14,133	7,004	54,813
	GZ	29,470	9,565	17,456	12,732	7,178	49,925
	MP	26,939	10,666	16,297	14,544	7,649	58,740
	MI	23,449	8,753	14,700	12,138	8,091	49,431
	RB	21,792	9,264	13,779	12,985	7,796	53,483
Mittelwert	27,517	9,974	16,578	13,504	7,587	53,896	
STABW	3,900	0,823	1,868	0,936	0,381	3,425	

Nach Angaben der Versuchspersonen gestaltete sich das Einstellen des IEP und damit der Verlust der Bewegungswahrnehmung schwieriger als unter gelb-grüner Beleuchtung. So berichteten die Versuchspersonen bei einigen Scheiben über eine Restunruhe und von einem sehr engen Bereich, in dem die Bewegung und Struktur der Spirale verschwand. Trotz dieser Umstände erfolgte die Einstellung des IEP bei allen Versuchspersonen sehr übereinstimmend (Tab. 3.16). Dies kommt in der geringen Standardabweichung zum Ausdruck.

Auffallend sind die sehr hohen Zapfenerregungen von Versuchsperson RO bei Scheibe HG/54. Dieser hebt sich damit deutlich von der Einstellung aller anderen Versuchspersonen ab.

Betrachtet man die Zapfenerregungswerte für Spirale und Hintergrund, so zeigt sich eine große Übereinstimmung bei allen Scheiben für den M-Zapfen. Im Vergleich dazu unterscheiden sich diese beim S-Zapfen, mit Ausnahme von Scheibe 57/25, zum Teil sehr stark voneinander. Ein potentiell vorhandener L-Zapfen würde unter diesen Beleuchtungsbedingungen ebenfalls stark moduliert werden. Dies spiegelt sich im Folgenden im Zapfenkontrast wider.

3.2.4.1 Zapfenkontrast

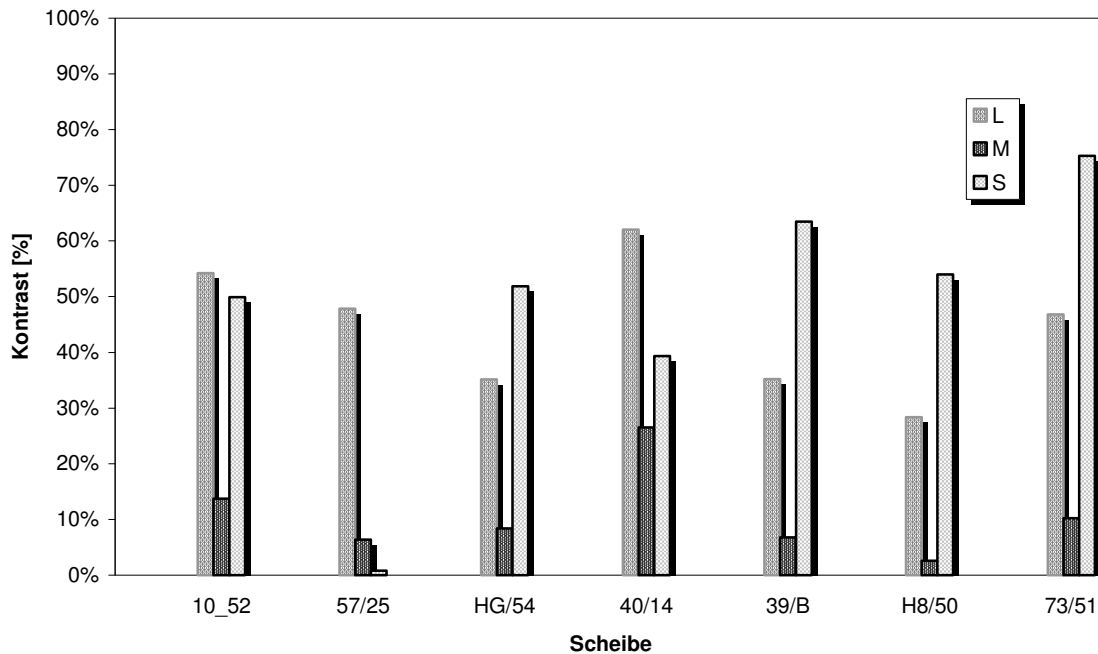


Abb. 3.57: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 7 Spiralscheiben am IEP (Mittelwert aus 7 VP)

Wie aus Abb. 3.57 hervorgeht, zeigt der M-Zapfen die geringste Modulation. Eine Ausnahme macht Scheibe 57/25, bei der die Modulation des S-Zapfens noch geringer ausfällt. Im Mittel liegt die Modulation des M-Zapfens bei 10,67%. Mit einem Kontrast von nur 2,61% liegt die Modulation des M-Zapfens bei Scheibe H8/50 am niedrigsten, am höchsten dagegen ist sie bei Scheibe 40/14 mit 26,53%. Bei den Trichromaten hingegen war die Modulation des L-Zapfens bei Scheibe 10/52 am geringsten. Im Vergleich dazu ist die Modulation des S-Zapfens durch den Wechsel von Spirale und Hintergrund mit 47,81% sehr groß. Am größten ist sie bei Scheibe 73/51 mit 75,32%. Auffallend ist im Vergleich dazu der extrem geringe Kontrast bei Scheibe 57/25. Dieser liegt mit 0,79% sogar noch unter dem des M-Zapfens. Diese geringe Modulation des S-Zapfens bei dieser Scheibe war auch bei den Trichromaten festzustellen.

3.2.4.2 Zapfenkontrast unter Berücksichtigung des Vorzeichens

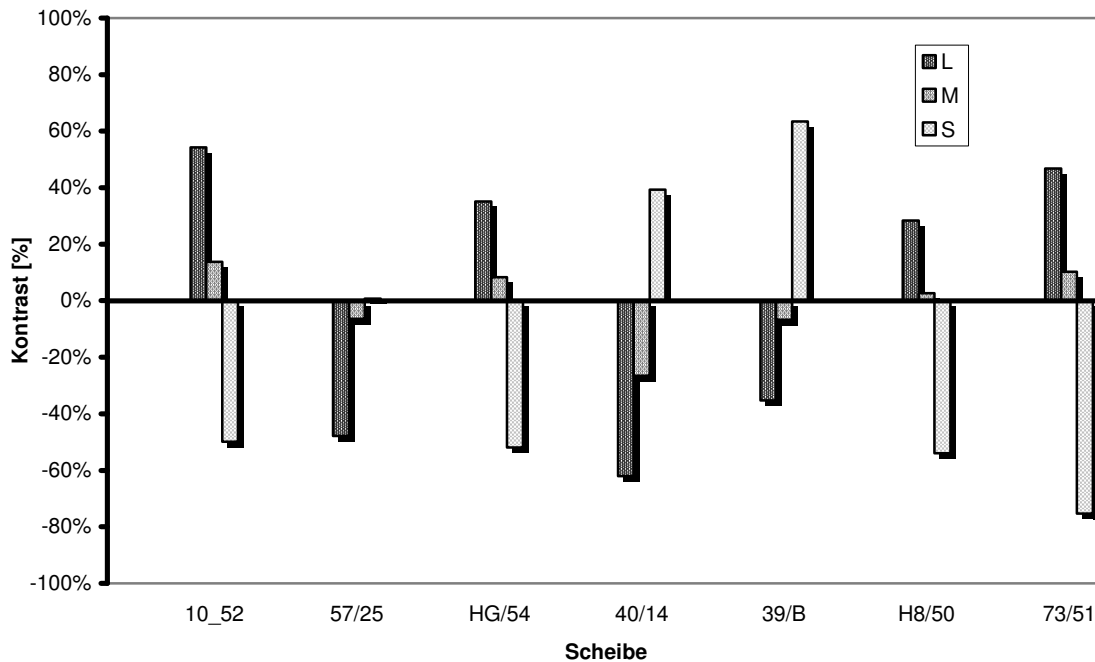


Abb. 3.58: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 5 Spiralscheiben unter Berücksichtigung des Vorzeichens. (Mittelwert aus 7 VP)

Es zeigt sich, dass der Kontrast des M-Zapfens bezüglich des Vorzeichens genau um 180° phasenverschoben zu dem des S-Zapfens ist (Abb. 3.58). Besitzt der M-Kontrast ein negatives Vorzeichen, so verhält sich der S-Kontrast mit einem positiven Vorzeichen genau antagonistisch dazu. Der Kontrast des L-Zapfens würde sich genau entsprechend zum M-Zapfen verhalten. Bei den Trichromaten dagegen besaßen M und S-Zapfen immer das gleiche Vorzeichen.

Eine direkte Beziehung zwischen Vorzeichenwechsel und Farbton von Hintergrund/Spirale ist in dieser Versuchsreihe nicht zu erkennen. Zwar zeigt der S-Zapfen hauptsächlich ein negatives Vorzeichen, wenn der Hintergrund einen blauen Farbton aufweist, jedoch trifft diese Aussage nicht für die Scheiben 40/14 und 39/B zu. Der S-Zapfen besitzt ein positives Vorzeichen, obwohl auch hier der Hintergrund aus einem blauen Farbton besteht.

3.2.4.3 Relative Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund

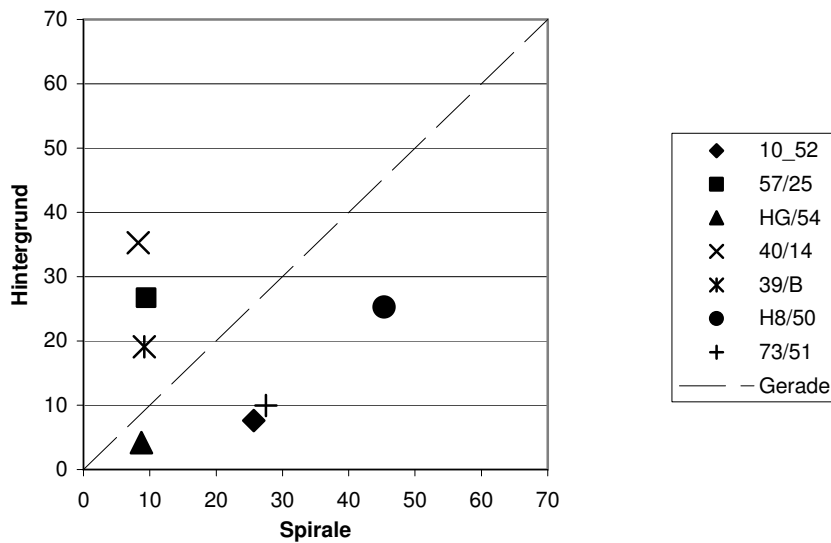


Abb. 3.59: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund

Dargestellt sind die Zapfenerregungen des L- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 7 Spiralscheiben aller 7 Versuchspersonen (Mittelwert). Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

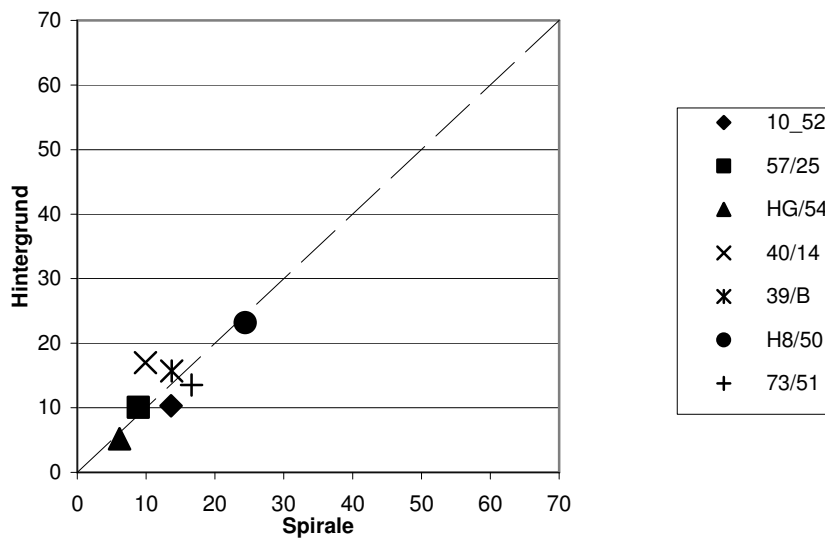


Abb. 3.60: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund

Dargestellt sind die Zapfenerregungen des M- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 7 Spiralscheiben aller 7 Versuchspersonen (Mittelwert). Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

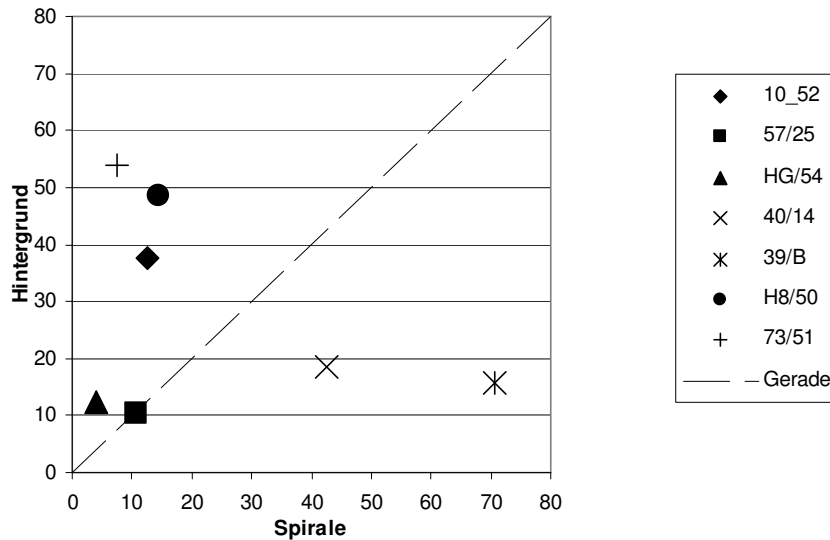


Abb. 3.61: Übereinstimmung in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund

Dargestellt sind die Zapfenerregungen des S- Zapfens für den Hintergrund (Ordinate) und die Spirale (Abszisse) bei 7 Spiralscheiben aller 7 Versuchspersonen (Mittelwert).

Bei völliger Übereinstimmung in den Zapfenerregungen liegen die Datenpunkte auf der Ursprungsgeraden.

Die Übereinstimmungen in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund sind, wie aus Abb. 3.60 klar hervorgeht, beim M-Zapfen am größten. Die Datenpunkte liegen sehr nahe der Ursprungsgeraden. Die mittlere Übereinstimmung beim M-Zapfen liegt bei 81%. Sie ist am größten bei Scheibe H8/50 mit 95%. Am weitesten entfernt von der Ursprungsgeraden liegt Scheibe 10/52 und weicht damit am stärksten in den Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund ab. Die Übereinstimmung beträgt 76%.

Die Übereinstimmung beim S-Zapfen ist mit einem mittleren Wert von 39% sehr gering. Dies kommt auch durch die starke Streuung der Datenpunkte entlang der Ursprungsgeraden zum Ausdruck (Abb. 3.61). Eine Ausnahme macht Scheibe 57/25. Wie aus der Abbildung ersichtlich, liegt der Datenpunkt fast auf der Geraden. Die Übereinstimmung ist mit 95% sehr hoch.

3.2.4.4 Darstellung im Rezeptorraum

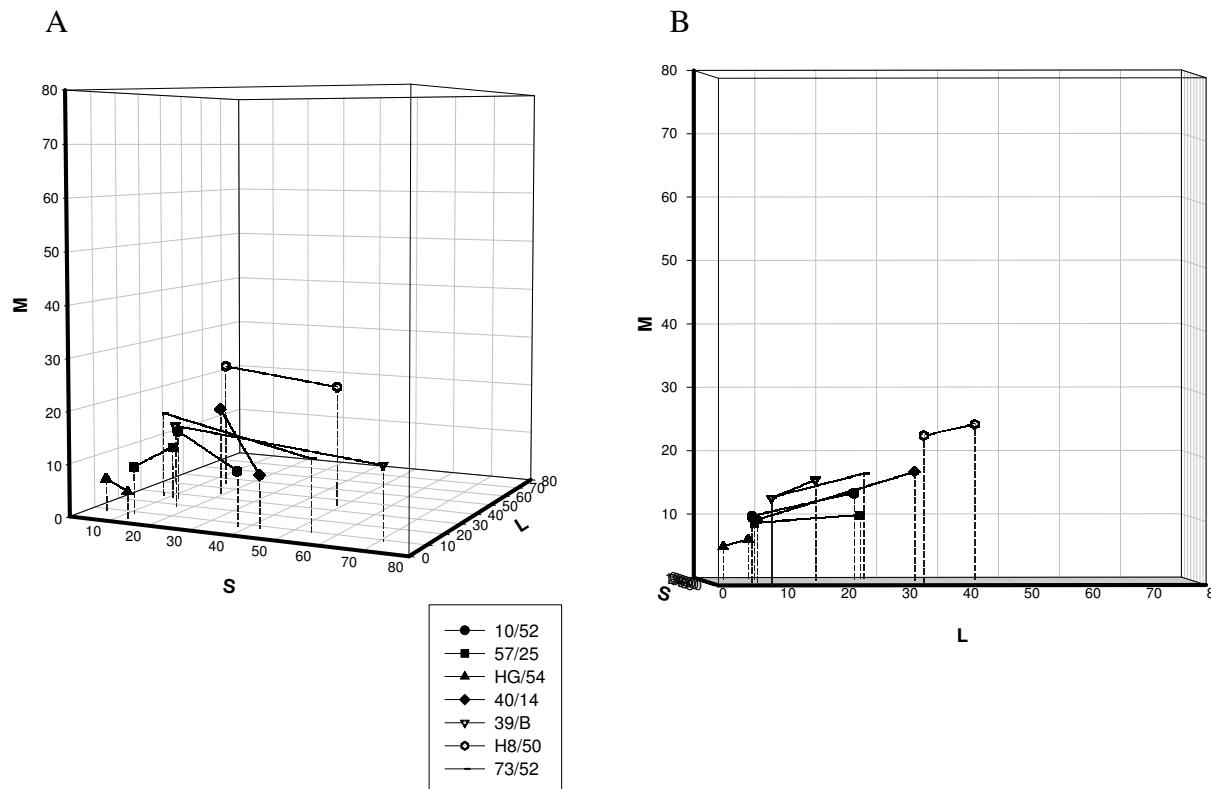


Abb. 3.62: Rezeptorraum: Dargestellt sind die Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund in Form von Differenzvektoren bei 7 Spiralscheiben

A) Blick schräg von der S/M Ebene in den Rezeptorraum.

B) Rotation des Raumes, so dass der Blick direkt auf die M/L-Ebene fällt.

Abbildung 3.62 B ist zu entnehmen, dass alle Differenzvektoren schräg zur L/M-Ebene liegen. Deutlich ist die starke Modulation des S-Zapfens zu erkennen; die Vektoren ragen weit in die S/L-Ebene hinein (Abb. 3.62 B). Diese ist jedoch bei Scheibe 57/25, wie an den Ticks zu erkennen, im Vergleich zu den anderen Vektoren sehr gering. Auffallend ist die Lage der Differenzvektoren der Scheiben 57/25 und HG/54. Diese stehen fast senkrecht zueinander.

Ein Blick auf die M/L-Ebene zeigt (Abb. 3.62 A), dass die Vektoren insgesamt schräg zur M-Achse stehen. Diese Schräglage ist Ausdruck der Modulation des M-Zapfens. Bei Scheibe 40/14 ist diese Modulation besonders ausgeprägt, wohingegen sie bei den Scheiben 57/25 bzw. H8/50 sehr gering ausfällt. Der Differenzvektor der Scheibe 57/25 steht sogar fast senkrecht zur M-Achse, d.h. der Zapfentyp wird durch den Wechsel von Spirale und Hintergrund dieser Scheiben nur sehr gering moduliert.

3.2.4.5 Leuchtdichtemessungen

Betrachtet man die Leuchtdichte bei den verschiedenen Scheiben für Spirale und Hintergrund, so ist eine hohe Streuung zwischen den Versuchspersonen festzustellen. Dies kommt in der großen Standardabweichung von bis zu 40%, wie bei Scheibe HG/54 der Fall, zum Ausdruck. Wie bei allen Versuchen auch zeigt sich, im Gegensatz zu den Trichromaten, ein starker Unterschied in den Leuchtdichtewerten für Spirale und Hintergrund (Abb. 3.63).

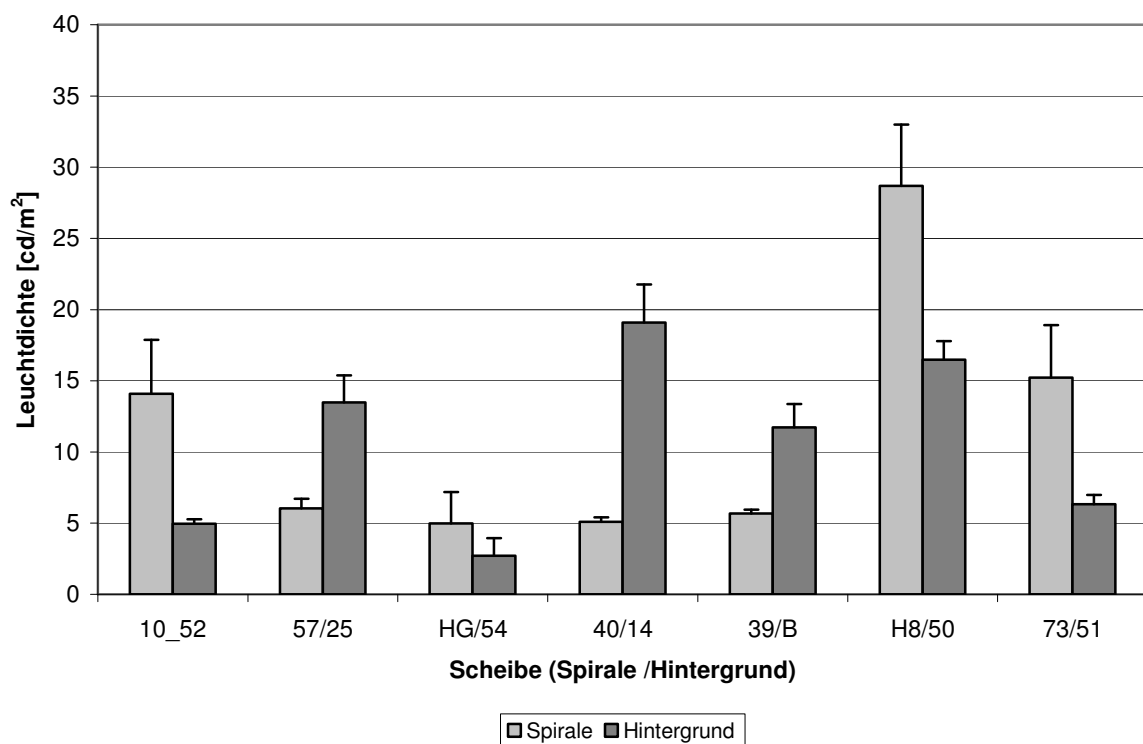


Abb. 3.63: Leuchtdichte [cd/m²] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 7 Spiralscheiben (Mittelwert aus 7 Versuchspersonen)

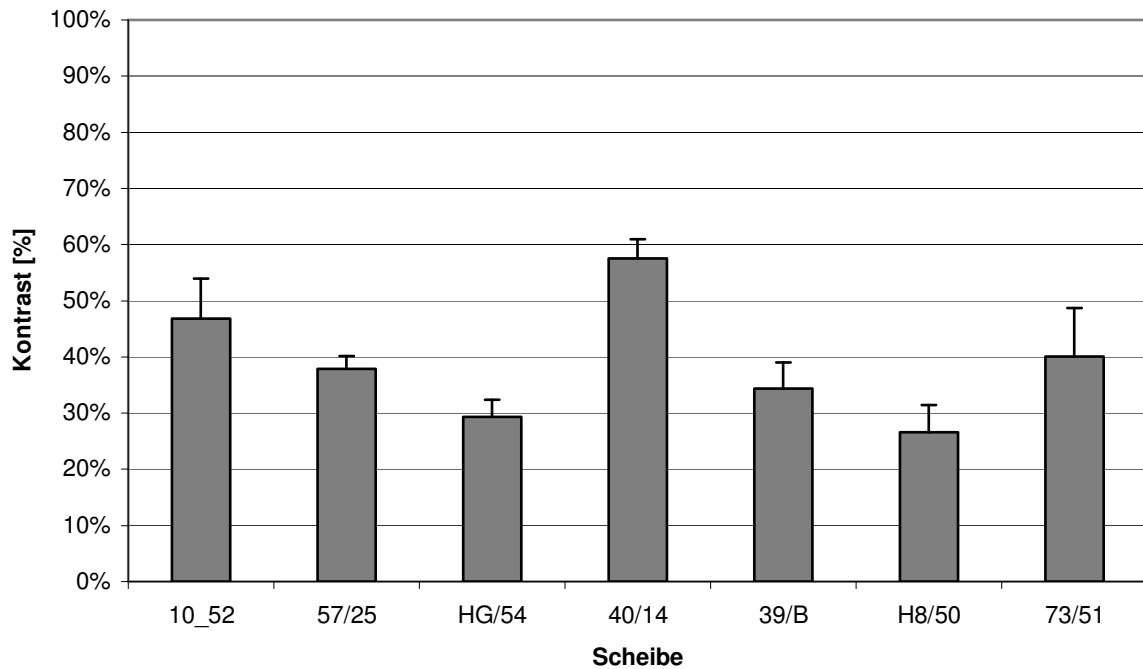


Abb. 3.64: Leuchtdichtekontrast aus Spirale und Hintergrund bei 7 Spiralscheiben am IEP

Die Folge ist ein hoher Leuchtdichtekontrast am IEP (Abb. 3.64). Er ist mit 48% bei Scheibe 40/14 am größten, am geringsten ist er dagegen bei Scheibe H8/50 mit 27 %. Dies deckt sich mit den Ergebnissen des Zapfenkontrastes.

Insgesamt ist die Leuchtdichte für Spirale und Hintergrund bei den Protanopen höher als bei den Trichromaten. Das bedeutet, dass die Protanopen die Einstellung des IEP schon bei höheren Intensitäten der gelben Leuchtstoffröhre erreichten.

Zusammenfassung

Unter 4 verschiedenen Beleuchtungssituationen (Rot-Grün, Blau-Rot, Blau-Gelb, Gelb-Grün) sollten die 7 protanopen und 7 trichromatischen Versuchspersonen die Bewegung einer Spirale auf einem anders farbigen Hintergrund durch Regelung der Lichtintensitäten zum Verschwinden bringen.

Anhand der Auswertung der Zapfenerregungen, hervorgerufen durch den Wechsel von Spirale und Hintergrund, und den gemessenen Leuchtdichtewerten ist eine Zweiteilung der Ergebnisse festzustellen:

- Unter rot-grüner und gelb-grüner Beleuchtung fiel es beiden Versuchspersonengruppen leichter, die Bewegung zum Verschwinden zu bringen. Aus der Lage der Vektoren im Rezeptorraum (alle nahe der L/M-Ebene) sowie der Betrachtung des Zapfenkontrastes wurde die geringe Modulation des M-Zapfens bei den protanopen und im Gegensatz dazu die geringe Modulation des L-Zapfens der trichromatischen Versuchspersonen deutlich. Die Modulation des S-Zapfens war bei beiden Versuchsgruppen gering. Die Auswertung der Leuchtdichte ergab nahezu isoluminante Bedingungen am IEP für die Trichromaten; bei den Protanopen jedoch lag ein starker Leuchtdichtekontrast vor.
- Die Versuche unter blau-gelber und blau-roter Beleuchtung bereiteten beiden Gruppen nach eigenen Angaben größere Schwierigkeiten. Die Differenzvektoren liegen bei diesen Reihen schräg zur M/L-Ebene und zeigen eine deutliche Modulation des S-Zapfens. Der Zapfenkontrast für M- und L- Zapfen ist sichtbar höher als bei den ersten Versuchsreihen, wobei der L-Zapfen bei den Trichromaten und der M-Zapfen bei den Protanopen auch hier die geringste Modulation aller 3 Zapfen aufweist. Die Analyse der Leuchtdichte ergab für die Trichromaten am IEP einen geringen Leuchtdichtekontrast. Dieser fiel insgesamt jedoch höher aus als unter den anderen beiden Beleuchtungsbedingungen. Letzteres gilt auch für die Protanopen.

3.3 Bestimmung der spektralen Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors

Das Ziel dieser Arbeit besteht darin, die spektrale Empfindlichkeit der an dieser Form der Bewegungswahrnehmung beteiligten neuronalen Bewegungsdetektoren zu ermitteln.

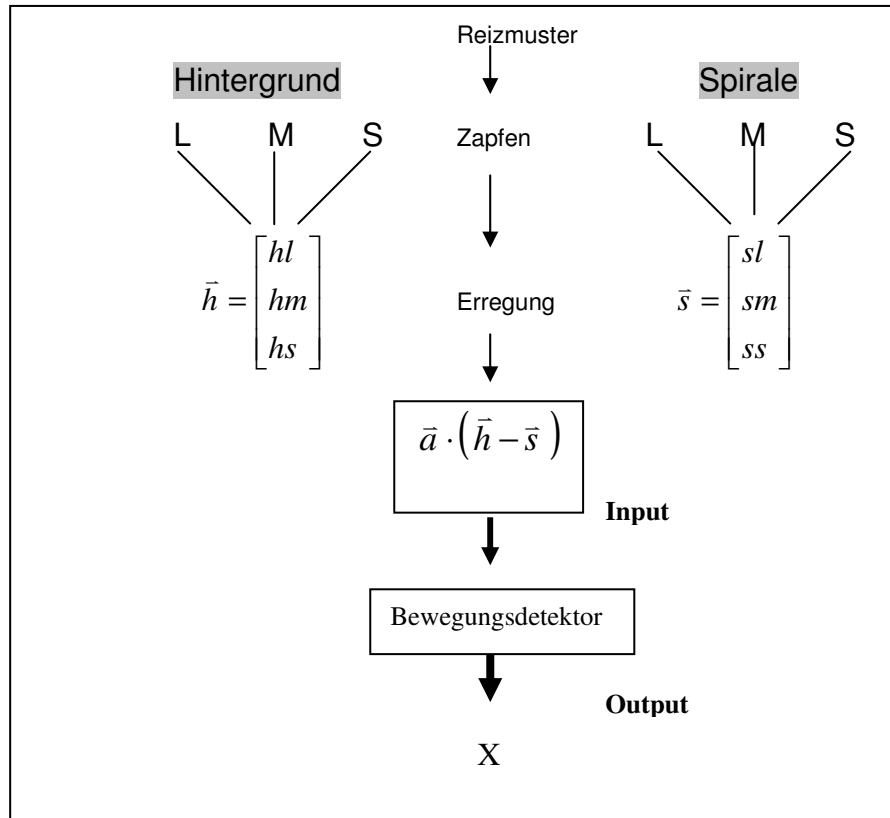
Dazu wurde das spezielle Reizmuster in Form einer 2-armigen archimedischen Spirale verwendet, bei dem sich Spirale und Hintergrund hinsichtlich ihres Farbtons unterscheiden. Durch Änderung der Beiträge der Lampen konnte eine Beleuchtungssituation geschaffen werden, bei der die Spirale und die Bewegung auf der rotierenden Scheibe fast vollständig unsichtbar wurden. Unter diesen Bedingungen erscheinen der Farbreiz von Spirale und Hintergrund als gleich wirksam (=isoeffizient) für den neuronalen Bewegungsdetektor. Eine Modulation, verursacht durch den Wechsel von Spirale und Hintergrund, ist nicht mehr möglich. Die Folge ist der Verlust der Bewegungswahrnehmung für diesen speziellen Reiz.

Bestimmt man die Erregungen der drei Zapfentypen für Spirale und Hintergrund und trägt diese als Differenzvektoren in den Rezeptorraum ein, so lässt sich aus der Lage der Vektoren eine 1. Abschätzung über die an der Bewegungswahrnehmung beteiligten Rezeptortypen machen.

Ist nur eine Zapfenart an der Bewegungswahrnehmung beteiligt, so liegen die Vektoren (Farbreize) in einer Ebene, die senkrecht auf der Achse der betreffenden Zapfenart liegt. Die spektrale Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors stimmt in diesem Fall mit der des Zapfens überein. Ist dagegen mehr als ein Rezeptortyp an der Bewegungswahrnehmung beteiligt, so liegen die Vektoren schräg im Raum.

Um die spektrale Empfindlichkeitsfunktion des neuronalen Bewegungsdetektors unter diesen Bedingungen zu ermitteln, muss der Beitrag der einzelnen Zapfentypen genau bestimmt werden.

Zur Verdeutlichung der anschließenden Berechnungen, die zur Bestimmung der spektralen Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors führen, soll folgendes Modell dienen:



Nach Lichtenthal 1997

Abb. 3.65: Modell zu Erklärung des Verlusts der Bewegungswahrnehmung am IEP
Erläuterungen siehe Text.

Dargestellt ist der Zusammenhang zwischen dem Farbreiz der Spirale bzw. des Hintergrunds und dem Ausgang des Bewegungsdetektors (Abb. 3.65).

Die Erregungen der drei Zapfentypen sind als Ortsvektoren \bar{h} und \bar{s} dargestellt.

Sie liefern den Input für den Bewegungsdetektor. Dessen spektrale Empfindlichkeit sei durch den Vektor \bar{a} repräsentiert. Am IEP signalisiert der Bewegungsdetektor den Wert $X = 0$. Spirale und Hintergrund sind isoeffizient und somit ist eine Bewegungswahrnehmung nicht mehr möglich. Dies ist der Fall, wenn der Differenzvektor $\bar{h} - \bar{s}$ senkrecht auf \bar{a} steht. Unter diesen Bedingungen ist das Skalarprodukt 0:

$$\bar{a} \cdot (\bar{h} - \bar{s}) = 0 \quad \text{Gl.:1}$$

\bar{a} = Bewertungsdetektor (beschreibt Beitrag der Zapfentypen)

Die Aufgabe besteht nun darin, den Vektor \vec{a} zu bestimmen, der senkrecht auf dem Differenzvektor steht. Dazu muss man seine Komponenten bestimmen. Diese geben Aufschluss über den Grad der Beteiligung der Zapfentypen für das Bewegungssehen.

Die Komponenten des gesuchten Bewertungsvektors \vec{a} sind: $\vec{a} = \begin{bmatrix} aL \\ aM \\ aS \end{bmatrix}$ Gl.:2

L, M, S = Zapfentypen

Aufgrund der Tatsache, dass der Bewertungsvektor \vec{a} senkrecht auf dem Differenzvektor liegt, kann aber noch nicht die spektrale Kurve abgeleitet werden, da unendlich viele auf dem Differenzvektor $(\vec{h} - \vec{s})$ senkrecht stehende Vektoren existieren. Der Bewertungsvektor \vec{a} ist daher mit dem in Gl. 1 beschriebenen Lösungsansatz für eine einzelne Spiralscheibe noch nicht eindeutig definiert.

Aus diesem Grunde benötigt man einen zweiten Differenzvektor einer zweiten Spiralscheibe, der schräg, im optimalen Fall senkrecht, zu dem Differenzvektor der ersten Spiralscheibe steht. Steht der Bewertungsvektor nun senkrecht auf beiden Differenzvektoren, so ist er bis auf das Vorzeichen bestimmt.

Es gilt daher:

$$1. \quad \vec{a} \cdot (\vec{h}_1 - \vec{s}_1) = 0 \quad \text{Gl.:3}$$

$$2. \quad \vec{a} \cdot (\vec{h}_2 - \vec{s}_2) = 0 \quad \text{Gl.:4}$$

Da die 3 Komponenten von \vec{a} bestimmt werden sollen, ist das Gleichungssystem aus 1. und 2. unterbestimmt. Die Festlegung der Länge des Bewertungsvektors auf 1 löst dieses Problem, da nur die relative Größe der Komponenten ermittelt wird.

$$3. \quad |\vec{a}| = 1 \quad \text{Gl.:5}$$

Nach Auflösung ergeben sich die Komponenten aL, aM, aS wie folgt:

$$aL = \frac{hsS1 \cdot hsM2 - hsS2 \cdot hsM1}{hsL2 \cdot hsM1 - hsL1 \cdot hsM2} \cdot aS = b \cdot aS \quad \text{Gl.:6}$$

$$a_M = \frac{hs_{S1} \cdot hs_{L2} - hs_{S2} \cdot hs_{L1}}{hs_{M2} \cdot hs_{L1} - hs_{M1} \cdot hs_{L2}} * a_S = c * a_S \quad \text{Gl.:7}$$

$$a_S = \frac{1}{\sqrt{1 + (b)^2 + (c)^2}} \quad \text{Gl.:8}$$

Die einzelnen Rechenschritte sind dem Anhang zu entnehmen.

Im Folgenden werden zuerst die Ergebnisse der Berechnungen zur Bestimmung der spektralen Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors bei den trichromatischen Versuchspersonen betrachtet. Anschließend werden die Ergebnisse der Protanopen dargestellt.

3.3.1 Trichromaten

Aus den 24 Scheiben, die insgesamt unter 4 verschiedenen Beleuchtungssituationen verwendet wurden, ergeben sich 276 verschiedene Kombinationen des Bewertungsvektors \vec{a} (man braucht immer 2 verschiedene Differenzvektoren, um \vec{a} zu bestimmen), die der Matrix zu entnehmen sind (Abb. 3.66).

	21/67	23/54	67/81	57/25	65/13	39/15	44/23	33/46	78/39	17/43	10/52	57/25	HG/54	40/14	39/B	H8/50	73/51	57/25	H8/50	33/46	74/62	39/15	46/33	21/67
21/67	-	a1	a2	a3	a4	a5	a6	a7	a8	a9	a10	a11	a12	a13	a14	a15	a16	a17	a18	a19	a20	a21	a22	a23
23/54	-	-	a24	a25	a26	a27	a28	a29	a30	a31	a32	a33	a34	a35	a36	a37	a38	a39	a40	a41	a42	a43	a44	a45
67/81	-	-	-	a46	a47	a48	a49	a50	a51	a52	a53	a54	a55	a56	a57	a58	a59	a60	a61	a62	a63	a64	a65	a66
57/25	-	-	-	-	a67	a68	a69	a70	a71	a72	a73	a74	a75	a76	a77	a78	a79	a80	a81	a82	a83	a84	a85	a86
65/13	-	-	-	-	-	a87	a88	a89	a90	a91	a92	a93	a94	a95	a96	a97	a98	a99	a100	a101	a102	a103	a104	a105
39/15	-	-	-	-	-	-	a106	a107	a108	a109	a110	a111	a112	a113	a114	a115	a116	a117	a118	a119	a120	a121	a122	a123
44/23	-	-	-	-	-	-	-	a124	a125	a126	a127	a128	a129	a130	a131	a132	a133	a134	a135	a136	a137	a138	a139	a140
33/46	-	-	-	-	-	-	-	-	a141	a142	a143	a144	a145	a146	a147	a148	a149	a150	a151	a152	a153	a154	a155	a156
78/39	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a157	a158	a159	a160	a161	a162	a163	a164	a165	a166	a167	a168	a169	a170	a171
17/43	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a172	a173	a174	a175	a176	a177	a178	a179	a180	a181	a182	a183	a184	a185
10/52	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a186	a187	a188	a189	a190	a191	a192	a193	a194	a195	a196	a197	a198
57/25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a199	a200	a201	a202	a203	a204	a205	a206	a207	a208	a209	a210
HG/54	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a211	a212	a213	a214	a215	a216	a217	a218	a219	a220	a221
40/14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a222	a223	a224	a225	a226	a227	a228	a229	a230	a231
39/B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a232	a233	a234	a235	a236	a237	a238	a239	a240
H8/50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a241	a242	a243	a244	a245	a246	a247	a248
73/51	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a249	a250	a251	a252	a253	a254	a255
57/25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a256	a257	a258	a259	a260	a261
H8/50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a262	a263	a264	a265	a266
33/46	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a267	a268	a269	a270
74/62	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a271	a272	a273
39/15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a274	a275
46/33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a276
21/67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Abb. 3.66: Anzahl der Bewertungsvektoren \vec{a}

Bei 24 Spiralscheiben ergeben sich 276 Kombinationen und damit 276 Bewertungsvektoren \vec{a} . Insgesamt wurden 24 Scheiben unter 4 verschiedenen Beleuchtungssituationen getestet. Nur die grau unterlegten 214 Bewertungsvektoren wurden in die Berechnung mit einbezogen.

Die Bestimmung der Komponenten aller 276 Vektoren erfolgte entsprechend der zuvor beschriebenen Rechnung (Gl. 1-7). Es soll jedoch darauf hingewiesen werden, dass für die endgültige Bestimmung der Komponenten a_L , a_M und a_S zur Ermittlung der spektralen Empfindlichkeit letztendlich nur die Vektorkombinationen miteinbezogen wurden (in der Matrix grau unterlegt), bei denen die Vektoren nicht aus ein und derselben Versuchsreihe miteinander kombiniert wurden (214 Vektoren). Dies erschien deshalb nicht als sinnvoll, da diese Vektoren nahezu parallel zueinander stehen und der gesuchte Bewertungsvektor so nur sehr ungenau zu bestimmen ist. Dass die Vektoren innerhalb einer Versuchsreihe mehr oder weniger parallel zueinander stehen lässt sich wie folgt erklären: Die Verwendung verschiedener Scheiben unter gleicher Beleuchtung führt notwendiger Weise zur Verschiebung der Kombinationspunkte der Zapfenerregung in ähnlicher Richtung. Des Weiteren war es nötig, zur endgültigen Bestimmung der Komponenten des Bewegungsdetektors eine Korrektur des Vorzeichens vorzunehmen. Dies soll anhand eines Beispiels exemplarisch erläutert werden:

Tab.: 3.17 Komponenten a_S , a_M und a_L ohne Korrektur des Vorzeichens (hellgrauer Bereich), und nach Korrektur des Vorzeichens (dunkelgrauer Bereich) für die Vektoren a_7 und a_8

Vektor	Scheibe	a_S	a_M	a_L	a_S	a_M	a_L
a7	33/46						
	21/67	0,01665	0,05888	0,86068	0,01665	0,05888	0,86068
a8	78/39						
	21/67	0,00181	-0,5035	-0,864	-0,00181	0,5035	0,864

Dargestellt sind die Komponenten ohne Korrektur des Vorzeichens (hellgrauer Bereich), und nach Korrektur des Vorzeichens (dunkelgrauer Bereich) für die Vektoren a_7 und a_8 (Tab. 3.17). Wie der Tabelle zu entnehmen ist, sind die Komponenten von a_M und a_L des Vektors a_7 positiv, die des Vektors a_8 jedoch negativ. Würden diese Werte ohne Vorzeichenwechsel addiert werden, so würden sich die Komponenten a_L und a_M nahezu aufheben. Um das zu verhindern wurde immer dann ein Vorzeichenwechsel vorgenommen, wenn a_L und a_M ein negatives und a_S ein positives Vorzeichen besaßen. Da der Betrag von a_S in den meisten Fällen gegen Null geht, wurden hier verschiedene Vorzeichen geduldet. Der Fall, wie er soeben im Beispiel dargestellt wurde, trifft auf die überwiegende Mehrheit der Vektorkombinationen zu. In diesem Zusammenhang sei daran erinnert, dass der

Vektor a , der die spektrale Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors beschreibt, bis auf das Vorzeichen bestimmt werden kann ($a(+)$ oder $a(-)$). In der Arbeit wurde sich an den Vorzeichen von a_M und a_L orientiert. Diese waren mehrheitlich positiv, so dass sich für die Bestimmung von a (+) entschieden wurde.

Daneben existieren in einigen wenigen Fällen jedoch Vorzeichenkombinationen, bei denen a_S und a_L positiv waren, a_M jedoch negativ. Diese wurden ohne Vorzeichenwechsel mit in die Berechnung einbezogen. Da die Anzahl dieser Vektoren jedoch so gering war, hatte dies letztendlich nur eine minimale Auswirkung auf die endgültigen Komponenten a_S , a_M und a_L .

Die Ergebnisse von insgesamt 214 Vektoren wurden nach der Korrektur des Vorzeichens gemittelt und so ergeben sich für die Komponenten des Bewertungsvektors \bar{a} unter Einbeziehung auch solcher Vektoren, bei denen a_M ein negatives Vorzeichen hatte, folgende Werte:

Tab.: 3.18: Komponenten a_S , a_M und a_L aus 214 Vektoren

	aL	aM	aS
Mittelwert	0,78835	0,29697	-0,0356
STABW	0,2613	0,32547	0,34087

Die spektrale Empfindlichkeit wird bestimmt, indem man die Zapfenempfindlichkeitsfunktionen (r , m , s) nach Stockman und Sharpe (2000) mit den gemittelten Komponenten gewichtet. Anschließend wurde die Kurve auf 1 normiert.

Damit ergibt sich folgende Funktion:

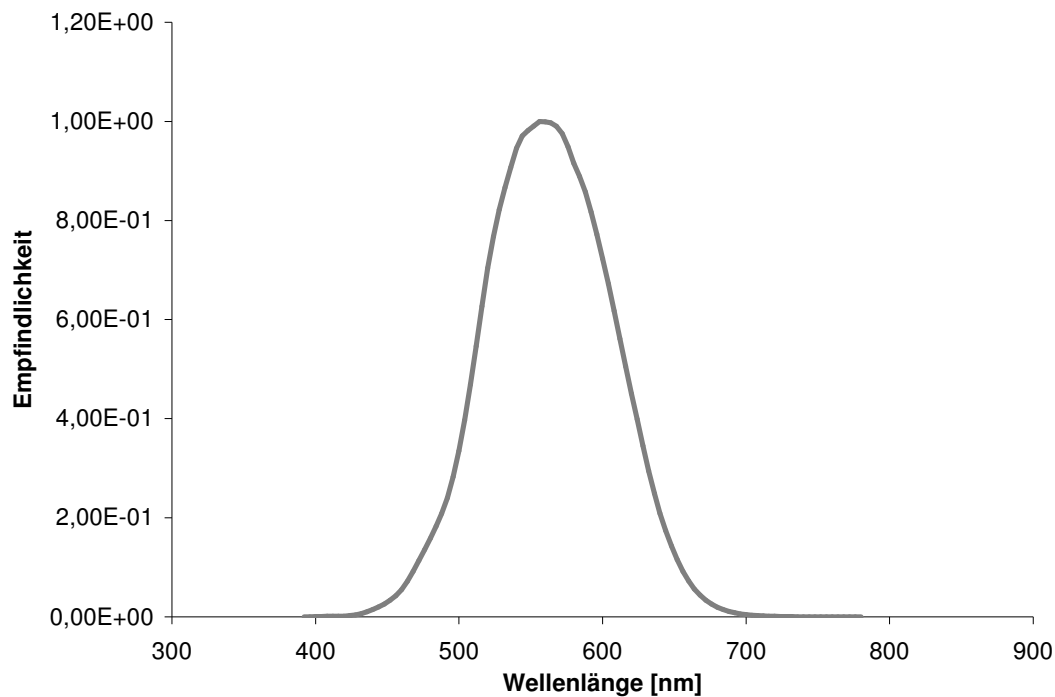


Abb. 3.67: Spektrale Empfindlichkeit des neuronalen Bewegungsdetektors unter Einbeziehung aller 214 Vektorkombinationen

Die Gewichtung der Zapfenempfindlichkeitsfunktionen und damit der Verlauf der Kurve zeigen, dass die Zapfen L und M die spektrale Empfindlichkeit des neuronalen Bewegungsdetektors bestimmen (Abb. 3.67). Deutlich ist der dominierende Anteil des L-Zapfens zu erkennen. Der Gewichtungsfaktor für die spektrale Empfindlichkeit des L-Zapfens fällt mit 0,788 weitaus größer aus als für den M-Zapfen mit einem Faktor von 0,296. Der Beitrag des S-Zapfens liegt bei null (-0,03).

Bisher wurden bei dieser Berechnung alle Vektorkombinationen betrachtet, also auch solche Vektorkombinationen, die sich aus Scheiben von 2 unterschiedlichen Versuchsreihen zusammensetzten, diese jedoch trotzdem mehr oder weniger parallel zueinander lagen (gilt für Scheiben unter blau-roter und blau-gelber Beleuchtung bzw. für rot-grüne und gelb-grüne Beleuchtungen). Da diese Vektoren somit nicht schräg bzw. senkrecht zueinander standen, wie als Bedingung vorgegeben, wurden im weiteren die Komponenten des Vektors \vec{a} nur für diejenigen

Vektorkombinationen berechnet, die aus 2 verschiedenen Versuchsreihen stammten und zudem schräg, im optimalen Fall senkrecht, zueinander standen. Dies trifft für die Vektor-Kombinationen der Scheiben unter folgenden Beleuchtungssituationen zu: Rot-Grün mit Blau-Rot, Rot-Grün mit Blau-Gelb; Gelb-Grün mit Blau-Rot und Gelb-Grün mit Blau-Gelb (im Folgenden als optimale Vektorkombinationen bezeichnet).

Die Berechnung der Komponenten führte zu folgenden Werten:

Beleuchtung	Gelb-Grün mit Blau-Rot		
	<i>S</i>	<i>M</i>	<i>L</i>
Mittelwert	0,06131139	0,18681323	0,97540726
STABW	0,02333584	0,09715039	0,01521454

Tab.: 3.19a

Beleuchtung	Gelb-Grün mit Blau-Gelb		
	<i>S</i>	<i>M</i>	<i>L</i>
Mittelwert	0,04478402	0,19236941	0,92034027
STABW	0,25706538	0,1091956	0,1957808

Tab.: 3.19b

Beleuchtung	Rot-Grün mit Blau-Rot		
	<i>S</i>	<i>M</i>	<i>L</i>
Mittelwert	-0,00106477	0,56197878	0,82298367
STABW	0,01705117	0,07359594	0,03815768

Tab.: 3.19c

Beleuchtung	Rot-Grün mit Blau-Gelb		
	<i>S</i>	<i>M</i>	<i>L</i>
Mittelwert	-0,06061255	0,48516291	0,75739076
STABW	0,33345071	0,17555195	0,22539594

Tab.: 3.19c

Berechnet man nun aus all diesen optimalen Kombinationen den Mittelwert für aL, aM und aS, so sehen die Komponenten wie folgt aus:

Tab.: 3.20: Komponenten aS, aM und aL der optimalen Vektorkombinationen

	Mittelwert aus den optimalen Kombinationen		
	<i>L</i>	<i>M</i>	<i>S</i>
Mittelwert	0,87721664	0,32635233	0,01522401
STABW	0,1796386	0,20317223	0,22598625

Wie der Tabelle 3.20 zu entnehmen ist, zeigt sich insgesamt, dass der Beitrag von a_L immer den größten Wert annimmt, der des M-Zapfens liegt weiter unter dem des L-Zapfens und der Beitrag des S-Zapfens ist unabhängig von der Beleuchtungssituation bei null. Ein Vergleich mit den Komponenten aus Tabelle 3.18 (alle Vektor-Kombinationen) zeigt, dass die Bestimmung der Komponenten von a_L , a_M und a_S nur unter Einbeziehung der optimalen Vektoren (Tab. 3.20) einen größeren Wert für a_L und a_M , jedoch einen kleineren für a_S liefert. Die Standardabweichung ist zudem geringer, als es bei der Berücksichtigung aller Vektorkombinationen der Fall war.

Aufgrund dessen wird im Folgenden ausgehend von den Komponenten a_L , a_M und a_S der optimalen Kombination (Tab. 3.20) die spektrale Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors bestimmt.

Daraus ergibt sich nach Gewichtung der Komponenten mit den spektralen Empfindlichkeitsfunktionen nach Stockman und Sharpe (2000) folgende Funktion:

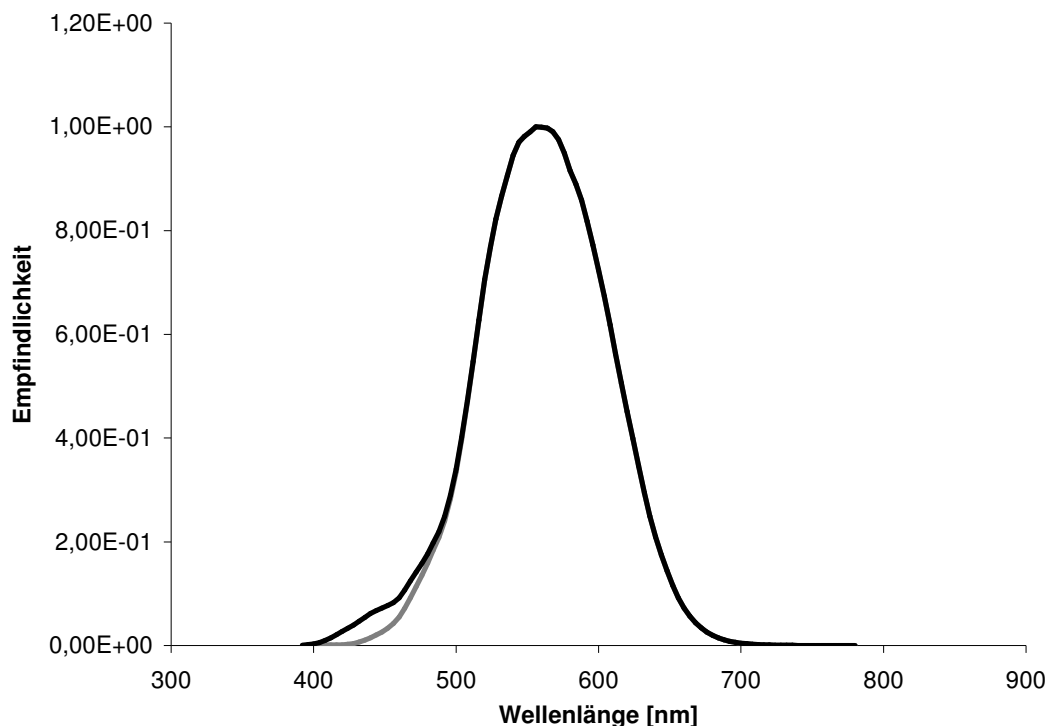


Abb. 3.68: Spektrale Empfindlichkeit des neuronalen Bewegungsdetektors

Graue Kurve unter Einbeziehung aller 214 Vektorkombinationen, schwarze Kurve unter Einbeziehung der optimalen Vektorkombinationen.

Zum Vergleich wurde die Kurve aus den Komponenten aller 214 Vektoren (graue Kurve) mit in die Abbildung 3.68 aufgenommen. Aus dieser geht hervor, dass der Unterschied in der spektralen Empfindlichkeit zwischen beiden Kurven im kurzwelligen Bereich bei 400 nm und 450 nm deutlich zum Vorschein kommt. Die schwarze Kurve, welche sich nur aus den Komponenten der optimalen Kombinationen ergab, zeigt eine im Vergleich zur grauen Kurve erhöhte Empfindlichkeit in dem genannten Wellenlängenabschnitt. Darüber hinaus unterscheiden sich die beiden Kurven im weiteren Verlauf jedoch nicht sichtbar voneinander.

Ingesamt gilt für beide Kurven, dass die Zapfen L und M die spektrale Empfindlichkeit des neuronalen Bewegungsdetektors bestimmen. Das Maximum der Empfindlichkeit liegt bei 560 nm. Damit ähneln beide Kurven in auffälliger Weise der spektralen Hellempfindlichkeitsfunktion ($V\lambda$), was aber erst später zu diskutieren sein wird.

Betrachtet man nun den Beitrag der Komponenten a_L , a_M und a_S unter den verschiedenen Beleuchtungssituationen, so ist ein gewisser Einfluss der Beleuchtungssituation auf die absolute Größe der Komponenten erkennbar. Es zeigt sich, dass a_L mit 0,82 bzw. 0,75 unter rot-grüner Beleuchtung (Tab. 3.19 c und d) geringer ausfällt als bei der Vektorkombination der Scheiben unter gelb-grüner Beleuchtung (0,97 bzw. 0,92) (Tab. 3.19 a und b). Dies könnte ein Hinweis auf chromatische Adaptation sein

3.3.2 Dichromaten

Bei den protanopen Versuchspersonen wurden 23 Scheiben unter insgesamt 4 verschiedenen Beleuchtungssituationen verwendet. Daraus ergeben sich 253 verschiedene Bewertungsvektoren \bar{a} , die der Matrix zu entnehmen sind. Auch hier gilt aus den gleichen Gründen wie zuvor bei den Trichromaten beschrieben, dass nur die Vektorkombinationen mit einbezogen wurden (in der Matrix grau unterlegt), bei denen die Vektoren nicht aus ein und derselben Versuchsreihe miteinander kombiniert wurden (197 Vektoren). Ähnlich wie bei den Trichromaten auch, erfolgte vor der endgültigen Bestimmung der Komponenten a_L , a_M und a_S ein Vorzeichenwechsel; in diesem Falle in Abhängigkeit des Vorzeichen des M-Zapfens.

	21/67	23/54	67/81	57/25	65/13	39/15	44/23	33/46	78/39	17/43	10_52	57/25	HG/54	40/14	39/B	H8/50	73/51	57/25	H8/50	33/46	74/62	39/15	46/33
21/67	-	a1	a2	a3	a4	a5	a6	a7	a8	a9	a10	a11	a12	a13	a14	a15	a16	a17	a18	a19	a20	a21	a22
23/54	-	-	a23	a24	a25	a26	a27	a28	a29	a30	a31	a32	a33	a34	a35	a36	a37	a38	a39	a40	a41	a42	a43
67/81	-	-	-	a44	a45	a46	a47	a48	a49	a50	a51	a52	a53	a54	a55	a56	a57	a58	a59	a60	a61	a62	a63
57/25	-	-	-	-	a64	a65	a66	a67	a68	a69	a70	a71	a72	a73	a74	a75	a76	a77	a78	a79	a80	a81	a82
65/13	-	-	-	-	-	a83	a84	a85	a86	a87	a88	a89	a90	a91	a92	a93	a94	a95	a96	a97	a98	a99	a100
39/15	-	-	-	-	-	-	a101	a102	a103	a104	a105	a106	a107	a108	a109	a110	a111	a112	a113	a114	a115	a116	a117
44/23	-	-	-	-	-	-	-	a118	a119	a120	a121	a122	a123	a124	a125	a126	a127	a128	a129	a130	a131	a132	a133
33/46	-	-	-	-	-	-	-	-	a134	a135	a136	a137	a138	a139	a140	a141	a142	a143	a144	a145	a146	a147	a148
78/39	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a149	a150	a151	a152	a153	a154	a155	a156	a157	a158	a159	a160	a161	a162
17/43	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a163	a164	a165	a166	a167	a168	a169	a170	a171	a172	a173	a174	a175
10_52	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a176	a177	a178	a179	a180	a181	a182	a183	a184	a185	a186	a187
57/25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a188	a189	a190	a191	a192	a193	a194	a195	a196	a197	a198
HG/54	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a199	a200	a201	a202	a203	a204	a205	a206	a207	a208
40/14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a209	a210	a211	a212	a213	a214	a215	a216	a217
39/B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a218	a219	a220	a221	a222	a223	a224	a225
H8/50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a226	a227	a228	a229	a230	a231	a232
73/51	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a233	a234	a235	a236	a237	a238
57/25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a239	a240	a241	a242	a243
H8/50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a244	a245	a246	a247
33/46	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a248	a249	a250
74/62	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a251	a252
39/15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	a253
46/33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Abb. 3.69: Anzahl der Bewertungsvektoren \vec{a}

Bei 23 Spiralscheiben ergeben sich 253 Kombinationen und damit 253 Bewertungsvektoren a. Insgesamt wurden 24 Scheiben unter 4 verschiedenen Beleuchtungssituationen getestet. Nur die grau unterlegten 197 Bewertungsvektoren wurden in die Berechnung mit einbezogen.

Die Ergebnisse aller 197 Vektoren wurden nach der Korrektur des Vorzeichens gemittelt. Es ergeben sich daraus für die Komponenten des Bewertungsvektors \bar{a} folgende Werte:

Tab.: 3.21: Komponenten aS, aM und aL aller 197 Vektoren.

	aL	aM	aS
Mittelwert	-0,01998421	0,91495853	0,01741834
STABW	0,09084387	0,2203942	0,25551979

Zur Bestimmung der spektralen Empfindlichkeit wurden die Zapfenempfindlichkeitsfunktionen (r, m, s) nach Stockman und Sharpe (2000) mit den gemittelten Komponenten gewichtet. Anschließend wurde die Kurve auf 1 normiert.

Damit ergibt sich folgende Funktion:

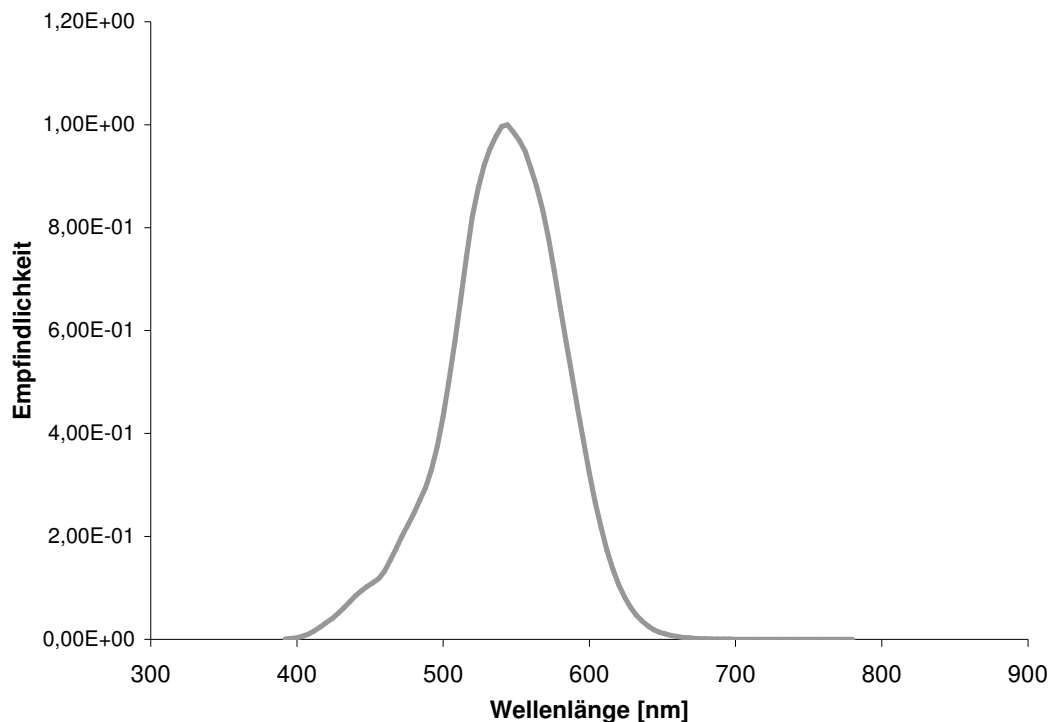


Abb. 3.70: Spektrale Empfindlichkeit des neuronalen Bewegungsdetektors unter Einbeziehung aller 197 Vektorkombinationen

Aus der Abb. 3.70 wird ersichtlich, dass die spektrale Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors von der Empfindlichkeit des M-Zapfens bestimmt wird. Eine Empfindlichkeit im kurzwelligen Bereich ($< 400 \text{ nm}$) ist nicht zu erkennen, die Komponente für den S-Zapfen liegt bei null. Ein potentiell vorhandener L-Zapfen weist ebenfalls ein Beitrag von null aus. Dies bestätigt damit die durch die genetische Analyse bereits bekannte Tatsache, dass es sich um protanope Versuchspersonen handelt.

Bestimmt man nun die Komponenten des Bewegungsdetektors für diejenigen Vektorkombinationen, die aus 2 verschiedenen Versuchsreihen stammen und zudem senkrecht zueinander stehen, ergeben sich die Vektor-Kombinationen der Scheiben unter folgenden Beleuchtungssituationen: Rot-Grün mit Blau-Rot, Rot-Grün mit Blau-Gelb; Gelb-Grün mit Blau-Rot und Gelb-Grün mit Blau-Gelb.

Die Berechnung der Komponenten führte zu folgenden Werten:

Beleuchtung	Gelb-Grün mit Blau-Rot		
	<i>S</i>	<i>M</i>	<i>L</i>
Mittelwert	0,15914747	0,98462079	0,03899114
STABW	0,04355993	0,00951581	0,04257143

Tab.: 3.22a

Beleuchtung	Gelb-Grün mit Blau-Gelb		
	<i>S</i>	<i>M</i>	<i>L</i>
Mittelwert	-0,00987116	0,96025359	0,02442308
STABW	0,19519736	0,10132395	0,3964553

Tab.: 3.22b

Beleuchtung	Rot-Grün mit Blau-Rot		
	<i>S</i>	<i>M</i>	<i>L</i>
Mittelwert	0,06767574	0,99550721	-0,05939994
STABW	0,02358695	0,00119262	0,0183027

Tab.: 3.22c

Beleuchtung	Rot-Grün mit Blau-Gelb		
	<i>S</i>	<i>M</i>	<i>L</i>
Mittelwert	0,09083602	0,94215708	-0,0572946
STABW	0,26868332	0,17640984	0,02144551

Tab.: 3.22d

Berechnet man nun aus all diesen optimalen Kombinationen den Mittelwert für a_L , a_M und a_S , so sehen die Komponenten wie folgt aus:

Tab. 3.23: Komponenten a_S , a_M und a_L der optimalen Vektorkombinationen

	Mittelwert aus den optimalen Kombinationen		
	<i>L</i>	<i>M</i>	<i>S</i>
Mittelwert	-0,00868253	0,96506113	0,10490582
STABW	0,0587101	0,1246235	0,19765124

Betrachtet man die Komponenten a_L , a_M und a_S zunächst unabhängig von der Beleuchtungssituation (Tab. 3.23), so zeigt sich auch hier erneut, dass die Komponenten a_S und a_L in ihrem Beitrag für die spektrale Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors prinzipiell von keiner Bedeutung sind; ihr Beitrag liegt bei null. Die spektrale Empfindlichkeit wird damit vom Beitrag der Komponente a_M bestimmt. Ein Vergleich mit den Komponenten aus Tabelle 3.21 (alle Vektor-Kombinationen) zeigt, dass die Bestimmung der Komponenten von a_L , a_M und a_S nur unter Einbeziehung der optimalen Vektoren (Tab. 3.23) einen größeren Wert für a_M , und besonders für a_S liefert, jedoch die Komponente für a_L sich noch mehr an null annähert. Ein weiterer Effekt ist, dass die Standardabweichung geringer ist, als es bei Berücksichtigung aller Vektorkombinationen der Fall war.

Aufgrund dessen wird im Folgenden ausgehend von den Komponenten a_L , a_M und a_S der optimalen Kombination (Tab. 3.23) die spektrale Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors bestimmt.

Daraus ergibt sich nach Gewichtung der Komponenten mit den spektralen Empfindlichkeitsfunktionen nach Stockman und Sharpe (2000) folgende Funktion:

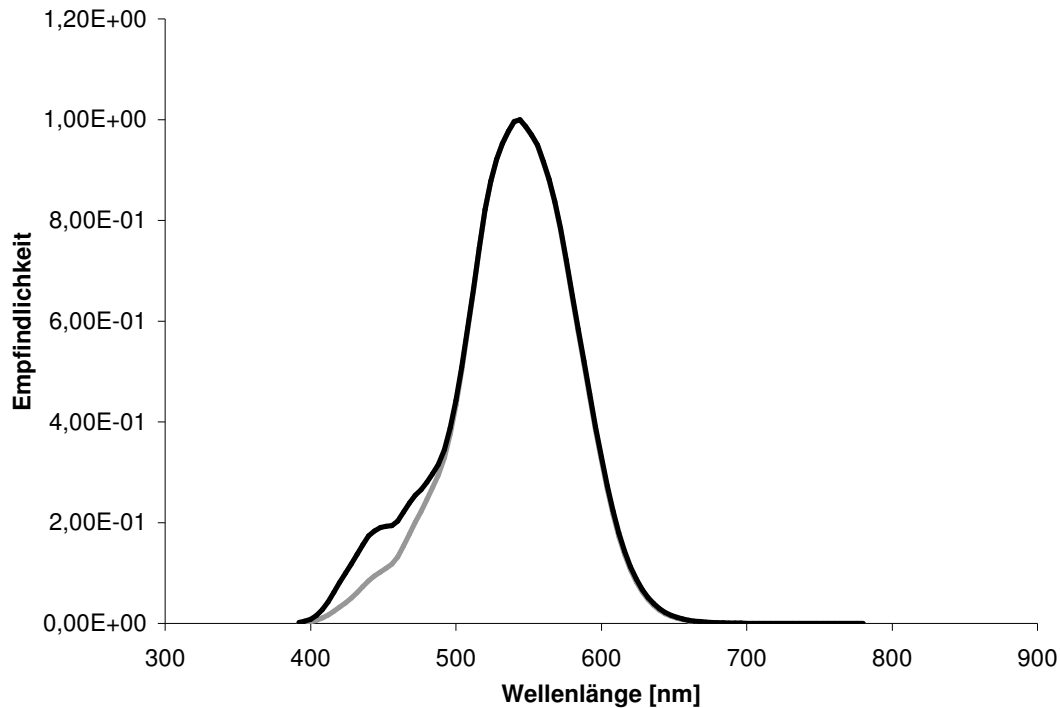


Abb. 3.71: Spektrale Empfindlichkeit des neuronalen Bewegungsdetektors
Graue Kurve unter Einbeziehung aller 197 Vektorkombinationen, schwarze Kurve unter Einbeziehung der optimalen Vektorkombinationen.

Um einen Vergleich zu erleichtern, wurde die Kurve aus den Komponenten aller 197 Vektoren (graue Kurve) mit in die Abbildung aufgenommen (Abb. 3.71). Aus dieser wird ersichtlich, dass ein Unterschied in der spektralen Empfindlichkeit zwischen beiden Kurven im kurzwelligen Bereich bei 400 nm und 480 nm vorliegt. Die schwarze Kurve, welche sich aus den Komponenten nur der optimalen Kombinationen ergab, zeigt eine im Vergleich zur grauen Kurve erhöhte Empfindlichkeit in dem genannten Wellenlängenabschnitt. Ähnliches konnte zuvor auch schon bei den Trichromaten beobachtet werden, wenn auch nicht in einem so ausgeprägtem Maße. Darüber hinaus unterscheiden sich die beiden Kurven im weiteren Verlauf jedoch nicht sichtbar voneinander.

Ingesamt gilt für beide Kurven, dass der M- Zapfen die spektrale Empfindlichkeit des neuronalen Bewegungsdetektors bestimmt. Das Maximum der Empfindlichkeit liegt bei 540 nm.

Ein Vergleich der Komponenten aL, aM und aS unter den verschiedenen Beleuchtungssituationen zeigt, dass der Beitrag von aM bei den Beleuchtungen Gelb-Grün mit Blau-Rot und Rot-Grün mit Blau-Rot mit 0,98 bzw. 0,99 am größten ist

(Tab. 3.17 a und c). Dies gilt auch für den S-Zapfen, dessen Beitrag leicht zunimmt, jedoch immer noch verschwindend gering ist im Vergleich zu dem des M-Zapfens. Betrachtet man die Ergebnisse der Vektorkombinationen unter Beteiligung der Scheiben bei blau-gelber Beleuchtung (Tab. 3.14 b und d), so ist die Komponente a_M deutlich kleiner (0,96 und 0,94). Eine Abhängigkeit von der Beleuchtung und damit ein Einfluss chromatischer Adaptation können nicht ausgeschlossen werden.

3.4 Nebenexperimente

Die folgenden Experimente sind unabhängig von der Bestimmung der spektralen Empfindlichkeit eines an der Bewegungswahrnehmung beteiligten neuronalen Bewegungsdetektors zu sehen, welche den zentralen Punkt dieser Arbeit darstellt.

Ziel dieser Experimente war es, die Auswirkung der Änderung definierter Parameter auf die Bewegungswahrnehmung einer rotierenden Spiralscheibe zu untersuchen. Im Vordergrund stand dabei die Frage, ob unter diesen veränderten Bedingungen eine Einstellung des IEP weiterhin möglich war, der zum Verlust der Bewegungswahrnehmung führte.

Insgesamt 3 verschiedene Aspekte wurden betrachtet

1. Einstellung des IEP aus maximaler und minimaler Intensität der Leuchtstoffröhren
2. Invertierung der Farben für Spirale und Hintergrund
3. Änderung des Duty Cycle und damit des zeitlichen Verhältnisses für Spirale und Hintergrund

Die Versuche wurden sowohl mit trichromatischen als auch mit protanopen Versuchspersonen durchgeführt, die bereits an den zuvor geschilderten Experimenten teilgenommen hatten. Die Ergebnisse werden für jede Versuchsreihe zuerst für die Trichromaten, im Anschluss daran für die Protanopen dargestellt.

3.4.1 Einstellung des IEP aus maximaler und minimaler Intensität der Leuchtstoffröhren

Bei diesem Versuch sollte untersucht werden, inwieweit sich die Einstellung des IEP, ausgehend von unterschiedlichen Lichtintensitäten, auswirkte.

In den bisherigen Versuchen erfolgte die Einstellung des IEP immer aus max. Potentiometereinstellung, d.h. ausgehend von der max. Intensitätseinstellung der variablen Leuchtstoffröhren. Die Versuchspersonen regelten über das Potentiometer die Leuchtstoffröhren derart, dass sie deren Intensität verringerten, bis sie den IEP erreichten. Die Intensität wurde dann weiter verringert bis die Spirale wieder zum Vorschein kam. Nun erhöhten die Versuchspersonen die Intensität wieder, bis sie den IEP überstrichen und die Spirale leicht sichtbar wurde. Aus dieser Einstellung näherten sich die Versuchspersonen nun erneut dem IEP zur endgültigen Einstellung (= Einstellung von oben (VO)).

Bei der Einstellung des IEP, ausgehend von minimaler Lichtintensität, begannen die Versuchspersonen die Einstellung ebenfalls aus max. Potentiometereinstellung. Sie verringerten die Intensität solange bis sie den IEP erreichten und die Spirale dann wieder leicht zum Vorschein kam. Nun erhöhten sie die Intensität erneut ein wenig, bis der IEP erreicht wurde (= Einstellung von unten (VU)).

Die Versuche wurden mit 3 verschiedenen Spiralscheiben unter blau-roter Beleuchtung durchgeführt. Die Intensität der blauen Leuchtstoffröhre war über das Potentiometer (Einstellung 50; Leuchtdichte $13,2 \text{ cd/m}^2$) fest vorgegeben, die der roten Leuchtstoffröhre war variabel.

Insgesamt nahmen 4 Versuchspersonen an dieser Versuchsreihe teil. Diese stellten erst den IEP von oben (VO) ein, dann erfolgte bei derselben Scheibe die Einstellung von unten (VU). Bei jeder Scheibe wurde die Einstellung des IEP VO und VU jeweils 3-mal durchgeführt.

Tab. 3.24: Verwendete Spiralscheiben unter Angabe des Zahlencodes und der Farbnamen für Spirale und Hintergrund unter blau-roter Beleuchtung. Die erste Zahl bzw. der erste Farbname beziehen sich auf die Spirale; Entsprechendes gilt für den Hintergrund.

Spirale/ Hintergrund	Farbname
25/57	Rot/ Grün
33/46	Lila/ Blau
39/15	Blau/ Lila

3.4.1.1 Trichromaten

Tab. 3.25: Zapfenerregungen der 3 Zapfentypen L, M und S für Spirale und Hintergrund aller 4 Versuchspersonen bei 3 verschiedenen Spiralscheiben

Angegeben sind für jede Versuchsperson (VP) die Mittelwerte der Zapfenerregungen aus dem pro Scheibe 3-mal eingestellten IEP für die Einstellung von oben (VO) und von unten (VU).

Scheibe	VP	L		M		S	
		Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund
25/57VO	HV	7,437	5,965	3,671	7,758	14,271	15,874
	JP	9,178	5,588	4,223	7,194	15,063	14,761
	BT	5,207	5,041	2,980	6,700	13,534	14,343
	HH	5,058	4,615	3,036	6,114	14,422	12,914
	Mittelwert	6,720	5,302	3,477	6,942	14,322	14,473
	STABW	1,967	0,595	0,588	0,701	0,628	1,223
25/57VU	HV	6,659	5,427	3,514	7,165	14,905	14,906
	JP	6,523	5,442	3,546	7,205	15,421	15,034
	BT	4,386	4,908	2,815	6,585	14,091	14,112
	HH	4,382	4,854	2,799	6,487	13,933	13,803
	Mittelwert	5,487	5,157	3,168	6,860	14,588	14,464
	STABW	1,275	0,320	0,418	0,377	0,700	0,600
33/46VO	HV	15,545	11,107	6,844	15,177	21,130	61,903
	JP	17,256	11,287	7,424	15,235	22,077	61,940
	BT	10,567	9,063	5,091	12,758	18,531	54,448
	HH	10,296	10,607	4,849	14,888	16,950	14,888
	Mittelwert	13,416	10,516	6,052	14,514	19,672	48,295
	STABW	3,518	1,011	1,275	1,181	2,354	22,548
33/46VU	HV	13,531	11,329	6,288	15,764	21,564	64,665
	JP	10,188	10,028	4,996	14,221	18,491	58,787
	BT	8,525	9,573	4,432	13,735	17,763	58,985
	HH	10,360	9,828	5,073	13,890	18,848	59,253
	Mittelwert	10,651	10,189	5,197	14,402	19,167	60,422
	STABW	2,091	0,782	0,782	0,930	1,661	2,835
39/15VO	HV	8,742	10,808	11,580	5,284	51,962	11,494
	JP	8,158	10,193	10,968	5,158	49,550	11,951
	BT	6,960	6,118	9,899	3,624	46,098	10,314
	HH	7,003	7,684	9,723	4,194	44,966	10,708
	Mittelwert	7,716	8,701	10,543	4,565	48,144	11,117
	STABW	0,881	2,189	0,884	0,794	3,206	0,742
39/15VU	HV	8,795	9,553	11,890	4,842	53,788	11,275
	JP	6,581	6,713	9,325	3,921	42,790	11,133
	BT	6,244	4,643	9,170	3,228	42,933	10,735
	HH	7,121	6,939	9,962	3,848	46,102	10,080
	Mittelwert	7,185	6,962	10,087	3,960	46,403	10,806
	STABW	1,132	2,013	1,250	0,665	5,155	0,535

Aus der Tabelle 3.25 geht hervor, dass insgesamt eine hohe Übereinstimmung in den Zapfenerregungen bei den unterschiedlichen Einstellungen für alle Scheiben vorliegt. Es fällt jedoch auf, dass bei der Einstellung des IEP VU die Zapfenerregungen geringfügig niedriger sind als bei der Einstellung VO. Betrachtet man die Einstellung der einzelnen Versuchspersonen, so zeigt sich, dass die Versuchspersonen HV und JP immer etwas niedrigere Zapfenerregungen aufweisen als es bei den Versuchspersonen BT und HH der Fall ist. Insgesamt jedoch ist die Übereinstimmung in den Einstellungen zwischen den Versuchspersonen hoch, was sich in der geringen Standardabweichung von etwa 10% widerspiegelt.

3.4.1.1.1 Zapfenkontrast

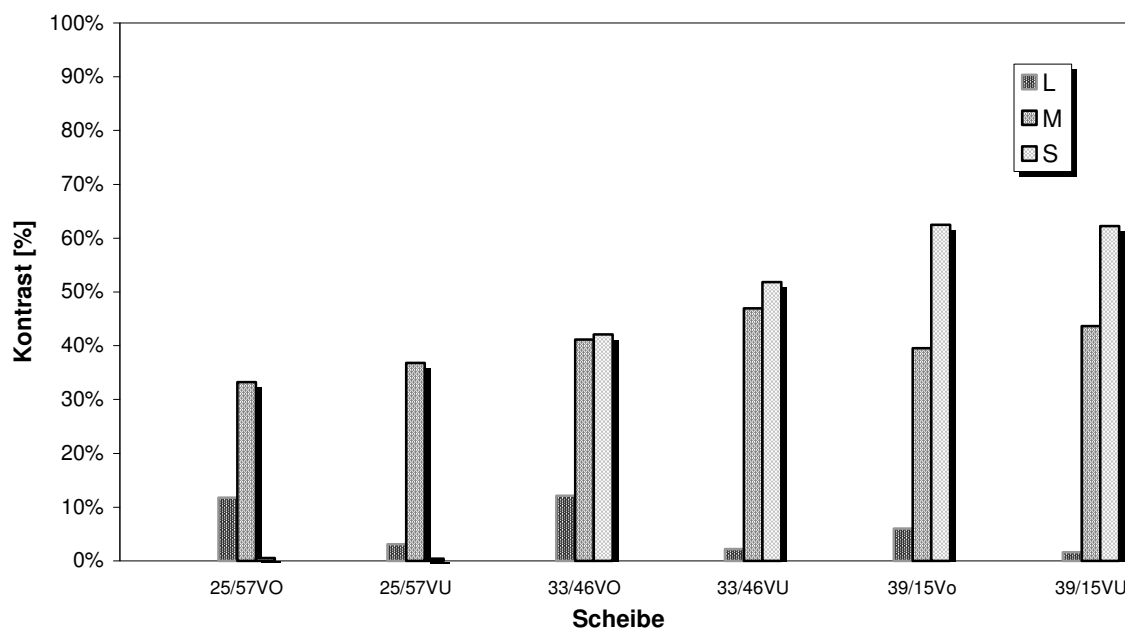


Abb. 3.72: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 3 Spiralscheiben am IEP für die Einstellung VO und VU (Mittelwert aus 4 VP)

Es zeigt sich, dass der L-Zapfen sowohl bei der Einstellung VO als auch bei der Einstellung VU insgesamt die geringste Modulation aufweist (Abb. 3.72). Die mittlere Modulation liegt bei 6,03%. Dagegen weisen der M- und der S-Zapfen eine mittlere Modulation von 40,2 % bzw. 36,6% auf. Auffallend ist die geringe Modulation des S-

Zapfens bei der Scheibe 25/57 mit unter 1% sowohl bei der Einstellung VO als auch VU.

Vergleicht man den Zapfenkontrast bei den Einstellungen VO und VU, so zeigt sich, dass der Kontrast bei der Einstellung von unten (VU) bei allen 3 Zapfentypen insgesamt geringer ist. Insbesondere beim L-Zapfen zeigt sich ein klarer Unterschied. Die Modulation des L-Zapfens fällt bei der Einstellung von unten (VU) mit einem mittleren Kontrast von 2,3% deutlich geringer aus als bei VO mit 9,97%.

3.4.1.1.2 Leuchtdichte

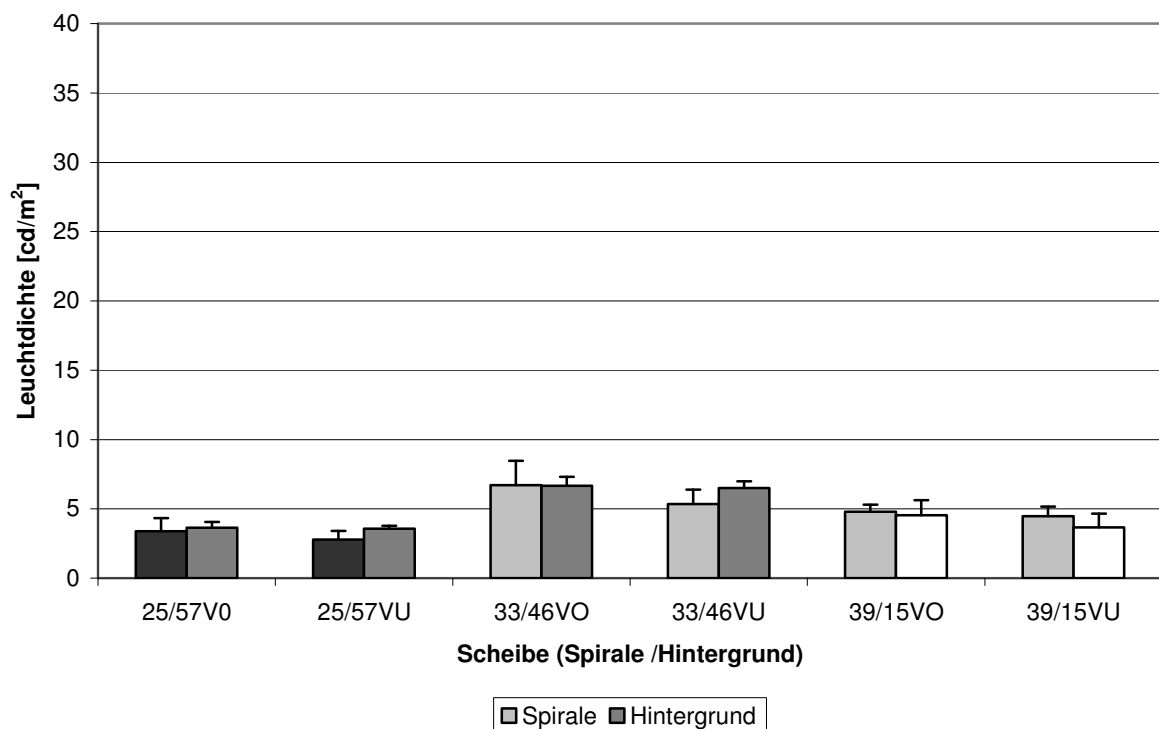


Abb. 3.73: Leuchtdichte [cd/m^2] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 3 verschiedenen Spiralscheiben für die Einstellungen VO und VU (Mittelwert aus 4 VP)

Aus der Abb.: 3.73 geht hervor, dass bei beiden Einstellungen des IEP sowohl Spirale als auch Hintergrund bei den verschiedenen Scheiben eine hohe Übereinstimmung in den Leuchtdichtewerten aufweisen. Die absoluten Leuchtdichtewerte für Spirale und Hintergrund sind bei der Einstellung VU jedoch

immer etwas geringer als bei der Einstellung von VO. Betrachtet man den Leuchtdichtekontrast, so ist dieser bei beiden Einstellungen gering (<12%). Ein Vergleich des Leuchtdichtekontrastes (Abb. 3.74) bei der Einstellung VO mit der VU macht deutlich, dass dieser bei der Einstellung VO bei allen Scheiben mit einem mittleren Kontrast von 7,7% geringer ausfällt, als bei der Einstellung VU mit einem mittleren Leuchtdichtekontrast von 11,3%.

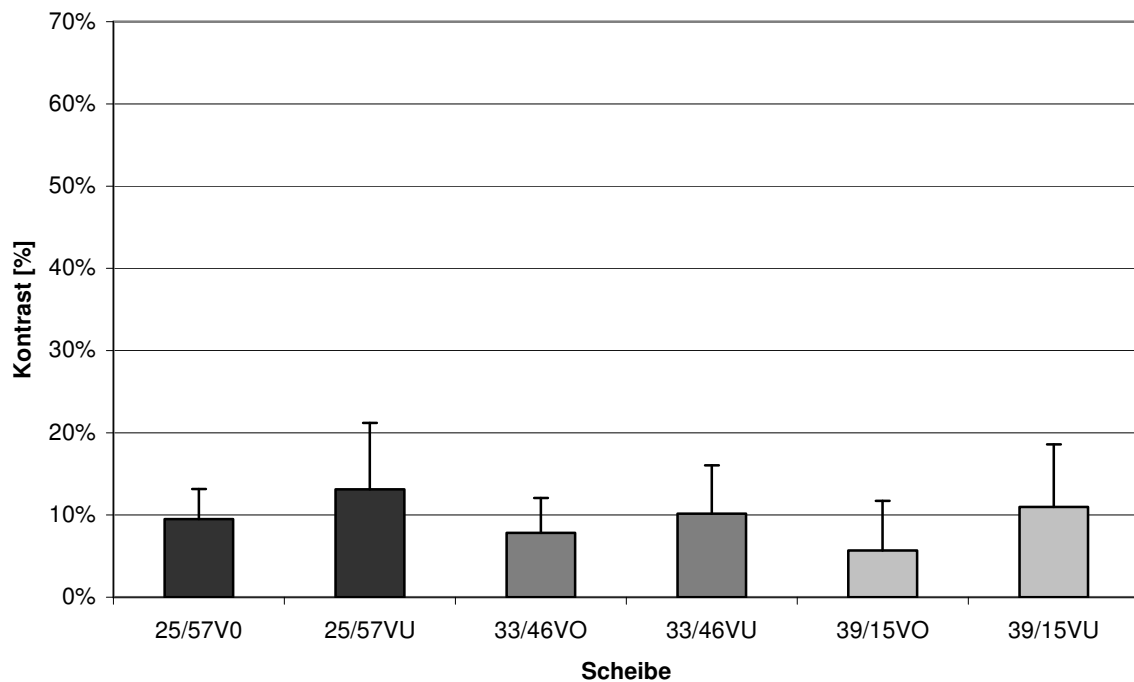


Abb. 3.74: Leuchtdichtekontrast am IEP aus Spirale und Hintergrund bei 3 verschiedenen Spiralscheiben für die Einstellung VO und VU

3.4.1.1.3 Darstellung im Rezeptorraum

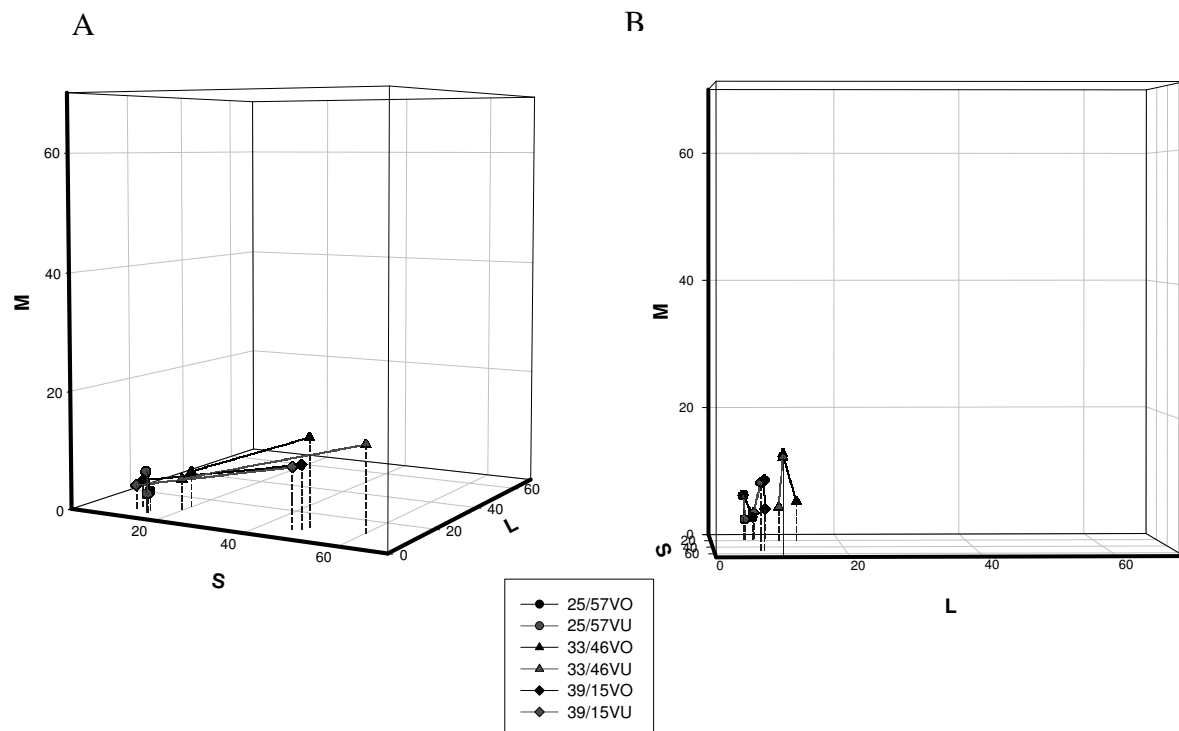


Abb. 3.75: Rezeptorraum: Dargestellt sind die Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund in Form von Differenzvektoren bei 3 Spiralscheiben jeweils für die Einstellung VO (schwarz) und VU (grau)

A) Blick schräg von der S/M Ebene in den Rezeptorraum.

B) Rotation des Raumes, so dass der Blick direkt auf die M/L-Ebene fällt.

Die Differenzvektoren wurden für beide Einstellungen (VO und VU) in den Rezeptorraum eingetragen.

Wie aus Abb. 3.75 A hervorgeht, liegen die Differenzvektoren nahe der S/M-Ebene. Es wird deutlich, dass sich die relative Lage der Vektoren im Raum bei den beiden Einstellungen nicht voneinander unterscheidet. Die Vektoren sind lediglich geringfügig parallel zueinander verschoben, was Ausdruck stärkerer Erregungswerte ist. Dies wird besonders bei der Scheibe 33/46 deutlich. Bei beiden Einstellungen liegen die Vektoren schräg zur L-Achse, der Vektor bei der Einstellung VO ist jedoch etwas in den Raum verlagert (Abb. 3.75 B). Es ist die Art der Einstellung, welche zwangsläufig zu höheren Zapfenerregungswerten führt.

3.4.1.2 Dichromaten

Der Ablauf bei den protanopen Versuchspersonen war identisch mit dem der Trichromaten. Im Gegensatz zu den Trichromaten wurden hier z.T. unterschiedliche Scheiben verwendet. Ein weiterer Unterschied lag in der Anzahl der teilnehmenden Versuchspersonen; 3 Protanope nahmen an dieser Reihe teil.

Was die Einstellung der Leuchtstoffröhren betraf, war die Intensität der blauen Leuchtstoffröhren über das Potentiometer (Einstellung 50; Leuchtdichte $13,2 \text{ cd/m}^2$) fest vorgegeben, die der roten Leuchtstoffröhre war variabel.

Tab. 3.26: Verwendete Spiralscheiben unter Angabe des Zahlencodes und der Farbnamen für Spirale und Hintergrund unter blau-roter Beleuchtung. Die erste Zahl bzw. der erste Farbname beziehen sich auf die Spirale; Entsprechendes gilt für den Hintergrund.

Spirale/ Hintergrund	Farbname
57/25	Grün/ Rot
39/A	Blau/ Lila
39/15	Blau/ Lila

Tab. 3.27: Zapfenerregungen der 3 Zapfentypen L, M und S für Spirale und Hintergrund aller 3 Versuchspersonen bei 3 verschiedenen Spiralscheiben

Angegeben sind für jede Versuchsperson (VP) die Mittelwerte der Zapfenerregungen aus dem pro Scheibe 3-mal eingestellten IEP für die Einstellung von oben (VO) und von unten (VU).

Scheibe	VP	L		M		S	
		Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund
57/25VO	RB	5,925	18,719	6,855	6,809	13,162	13,162
	PD	6,861	26,028	7,596	8,935	14,134	15,582
	HI	6,551	24,475	7,281	8,512	13,682	15,695
	Mittelwert	6,445	23,074	7,244	8,085	13,659	14,813
	STABW	0,477	3,851	0,371	1,125	0,486	1,431
57/25VU	RB	6,461	18,782	7,463	6,830	14,401	14,478
	PD	6,244	22,026	7,078	7,775	13,367	15,065
	HI	6,735	21,029	7,632	7,346	14,471	13,867
	Mittelwert	6,480	20,613	7,391	7,317	14,079	14,470
	STABW	0,246	1,661	0,284	0,473	0,618	0,599
39/AVO	RB	5,266	8,274	3,637	3,456	12,737	7,348
	PD	13,626	4,321	5,271	4,294	8,587	17,274
	HI	12,956	4,245	5,089	4,303	8,884	17,398
	Mittelwert	10,616	5,613	4,666	4,018	10,069	14,007
	STABW	4,645	2,305	0,895	0,486	2,315	5,767
39/AVU	RB	3,409	3,701	3,733	3,774	16,076	15,433
	PD	12,662	4,224	5,079	4,412	9,634	18,279
	HI	12,211	4,138	4,844	4,277	8,916	17,549
	Mittelwert	9,428	4,021	4,552	4,154	11,542	17,087
	STABW	5,217	0,280	0,719	0,336	3,943	1,478
39/15VO	RB	3,920	11,273	3,862	4,189	15,581	3,750
	PD	5,416	16,685	4,928	5,971	18,285	4,118
	HI	5,561	14,954	5,196	5,403	19,706	4,145
	Mittelwert	4,966	14,304	4,662	5,188	17,857	4,004
	STABW	0,909	2,764	0,706	0,910	2,096	0,221
39/15VU	RB	3,701	9,429	3,774	3,551	15,433	3,507
	PD	5,301	14,446	5,098	5,287	19,819	4,368
	HI	4,822	14,000	4,526	5,142	17,177	4,470
	Mittelwert	4,608	12,625	4,466	4,660	17,476	4,115
	STABW	0,821	2,776	0,664	0,963	2,208	0,529

Insgesamt erfolgte die Einstellung des IEP sowohl von oben (VO) als auch von unten (VU) zwischen den Versuchspersonen sehr einheitlich. Die Standardabweichung fällt im Mittel mit 10% entsprechend gering aus (Tab. 3.27). Einzig bei Scheibe 39/A fällt Versuchsperson RB bei der Einstellung VU durch seine im Vergleich zu den anderen Versuchspersonen abweichenden Zapfenerregungswerte auf. Entsprechend hoch ist deshalb hier auch die Standardabweichung.

Ein Vergleich der Zapfenerregungen des M und des S-Zapfens bei den Einstellungen VO und VU zeigt, dass die Übereinstimmung sehr hoch ist. Nur geringfügige Abweichungen sind festzustellen.

Im Gegensatz zu den Trichromaten fallen damit die Zapfenerregungen bei der Einstellung VU nicht geringer aus als bei der Einstellung VO. Dies trifft lediglich für der Scheibe 39/15 zu. Bei den übrigen Scheiben dagegen ist es genau umgekehrt.

3.4.1.2.1 Zapfenkontrast

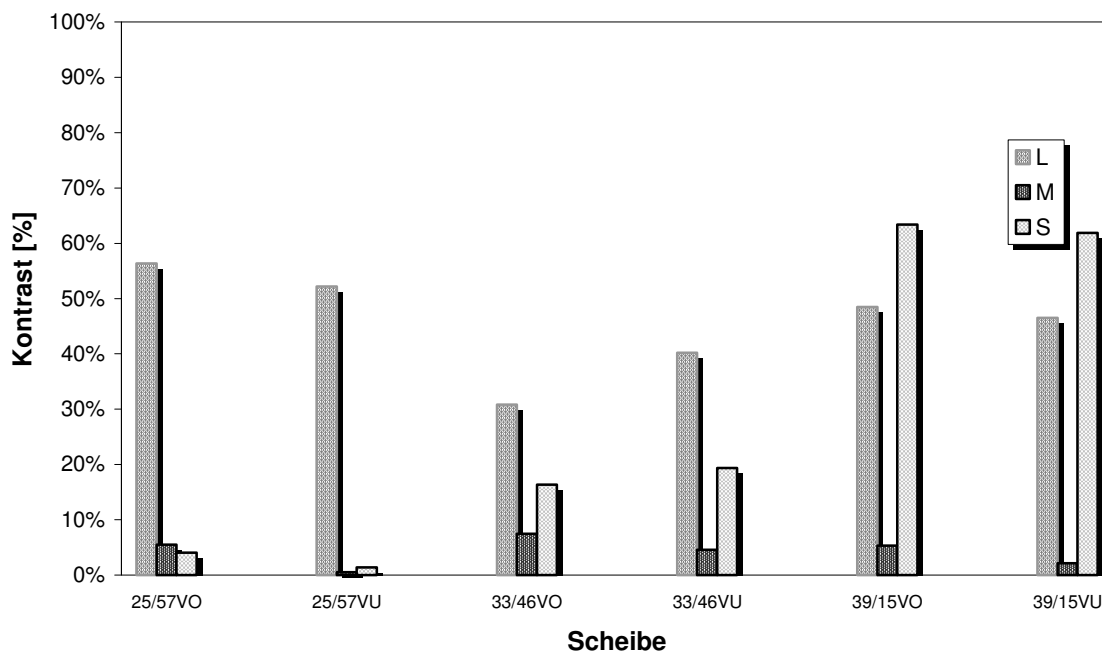


Abb. 3.76: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 3 Spiralscheiben am IEP für die Einstellung VO und VU (Mittelwert aus 3 VP)

Es zeigt sich, dass unabhängig von der Einstellung des IEP der Zapfenkontrast für den M-Zapfen mit einem mittleren Kontrast von 4,27% insgesamt deutlich niedriger ausfällt als der des S-Zapfens. Dieser zeigt mit 27,73% im Mittel eine weitaus stärkere Modulation. Auffallend ist, wie auch schon zuvor bei den Trichromaten, die geringe Modulation des S-Zapfens bei der Scheibe 25/57 bei beiden Einstellungen mit 5,5% (VO) bzw. 0,5% (VU).

Vergleicht man den Zapfenkontrast der beiden Einstellungen, so wird deutlich, dass der Kontrast des M- und des S- Zapfens bei der Einstellung VO generell etwas höher ist als bei der Einstellung VU. So beträgt die mittlere Modulation des M- Zapfens bei der Einstellung VO 6,09%, bei der Einstellung VU dagegen nur 2,4%. Für den S- Zapfen liegen die Werte bei 27,9% bzw. 27,54%; sie weichen vergleichsweise wenig voneinander ab. Insgesamt fällt die Abweichung zwischen den beiden Einstellungen -bis auf Scheibe 25/57- mit weniger als 3% sehr gering aus.

3.4.1.2.2 Leuchtdichte

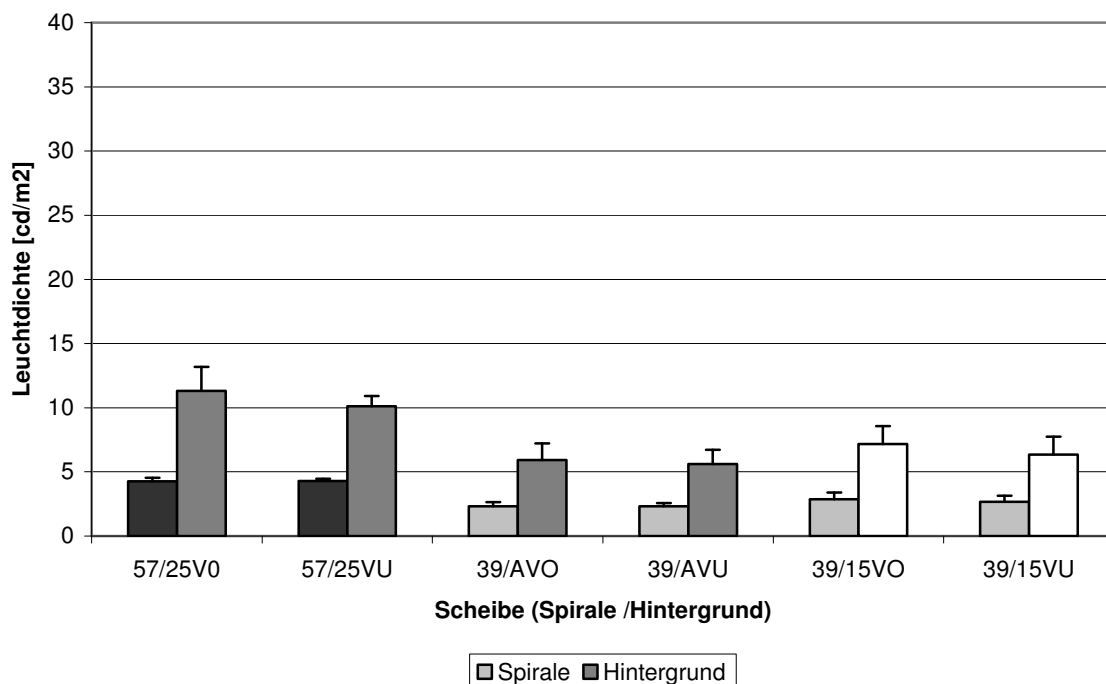


Abb. 3.77: Leuchtdichte [cd/m^2] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 3 verschiedenen Spiralscheiben für die Einstellungen VO und VU (Mittelwert aus 3 Versuchspersonen)

Auf den ersten Blick unterscheidet sich die Leuchtdichte für Spirale und Hintergrund bei der Einstellung VO nur geringfügig von der VU (Abb. 3.77). Bei genauerer Betrachtung zeigt sich jedoch, dass die Leuchtdichte sowohl für Spirale als auch Hintergrund bei der Einstellung VU insgesamt immer etwas geringer ausfällt.

Ein Zusammenhang zwischen der Einstellung der Leuchtdichte und dem verwendeten Farbtönen auf der Scheibe ist zu deutlich zu erkennen: Die Leuchtdichte ist immer für Spirale oder Hintergrund geringfügig höher, wenn diese einen roten oder lila Farbton aufweisen.

Betrachtet man den Leuchtdichtekontrast (Abb. 3.78), so stellt man fest, dass dieser im Mittel mit 42% weitaus größer ist als bei den Trichromaten. Übereinstimmend mit den Trichromaten ist jedoch auch hier ein insgesamt geringerer Leuchtdichtekontrast bei der Einstellung VU zu erkennen. So liegt der mittlere Kontrast bei der Einstellung VU bei 40,3 %, bei der Einstellung VO dagegen bei 43,6%.

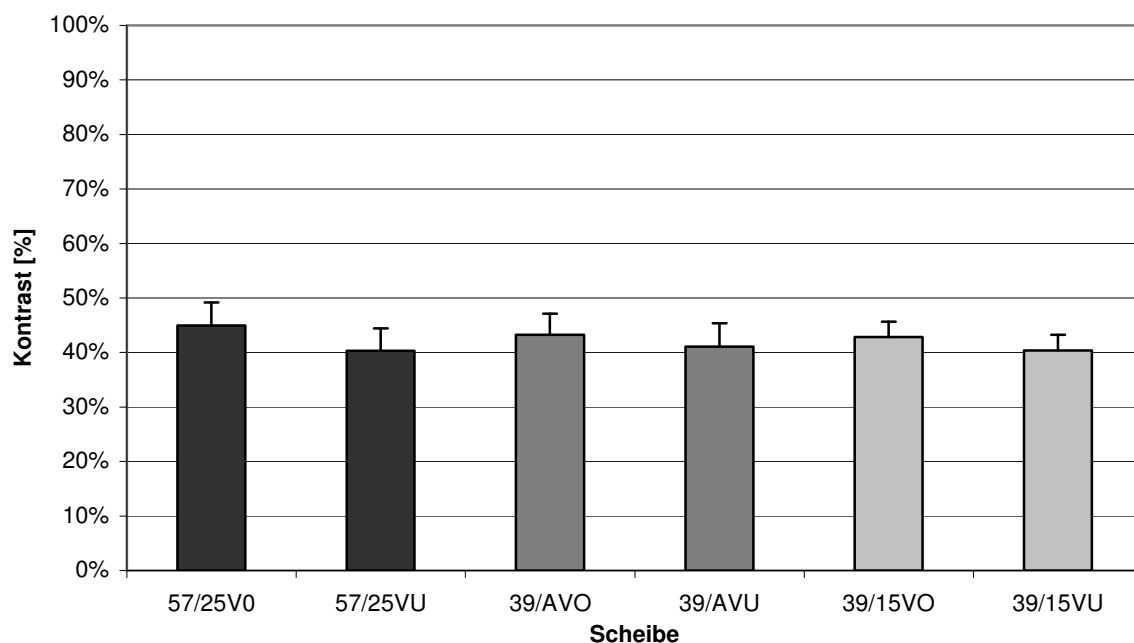


Abb. 3.78: Leuchtdichtekontrast am IEP aus Spirale und Hintergrund bei 3 verschiedenen Spiralscheiben für die Einstellung VO und VU

3.4.1.2.3 Darstellung im Rezeptorraum

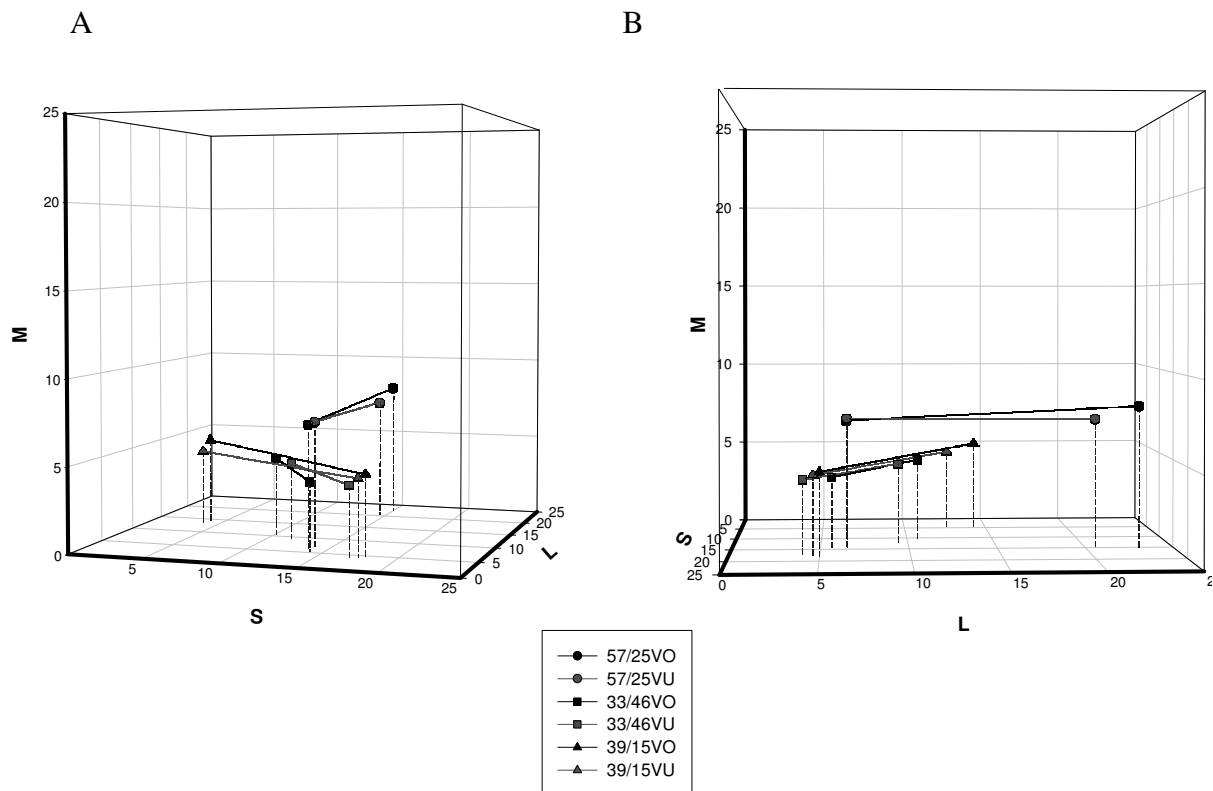


Abb. 3.79: Rezeptorraum: Dargestellt sind die Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund in Form von Differenzvektoren bei 3 Spiralscheiben jeweils für die Einstellung VO(schwarz) und VU (grau)

A) Blick schräg von der S/M Ebene in den Rezeptorraum.

B) Rotation des Raumes, so dass der Blick direkt auf die M/L-Ebene fällt.

Alle Vektoren liegen schräg zur S/L- Ebene. Ein Blick auf die M/L Ebene zeigt (Abb. 3.79B), dass die Vektoren der Scheibe 57/25 nahezu senkrecht auf der M-Achse stehen: Dieser Zapfentyp wird durch den Wechsel von Spirale und Hintergrund somit kaum moduliert. Die Vektoren der beiden übrigen Scheiben hingegen stehen schräg zur M-Achse; folglich liegt hier eine stärkere Modulation des Zapfentyps vor. Die Modulation des S-Zapfens ist bei allen Scheiben unabhängig von der Einstellung des IEP groß; die Vektoren ragen weit in die S/L-Ebene hinein.

Aus der Lage der Differenzvektoren im Rezeptorraum geht hervor, dass die relative Lage im Raum bei beiden Einstellungen gleich bleibt. Geringfügige Unterschiede in den absoluten Werten sind zu erkennen; an der Lage im Raum ändert sich dadurch jedoch nichts.

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass eine Einstellung des IEP sowohl in der Einstellung VO als auch VU bei beiden Versuchsgruppen möglich war. Darüber hinaus führten beide Einstellungen zu derselben Aussage; es lag kein deutlicher Unterschied in der Einstellung der IEP weder bei den Trichromaten noch bei den Protanopen vor. Die Art der Einstellung des IEP hatte damit keinen Einfluss auf die relative Lage der Differenzvektoren im Rezeptorraum.

3.4.2 Invertierung der Farben für Spirale und Hintergrund

In dieser Versuchsreihe wurde der Einfluss der Farbe von Spirale und Hintergrund auf die Einstellung des IEP untersucht. Im Mittelpunkt stand dabei die Frage, inwieweit sich die Invertierung der Farbe von Spirale und Hintergrund auf die Einstellung des IEP auswirkte.

Die Versuche wurden unter blau-roter Beleuchtung durchgeführt. Die blauen Leuchtstoffröhren waren in ihrer Intensität fest vorgegeben ($13,2 \text{ cd/m}^2$), die der roten Leuchtstoffröhren konnte von den Versuchspersonen in ihrer Intensität geregelt werden. An dieser Versuchsreihe nahmen 3 normalsichtige und 3 protanope Versuchspersonen teil.

Es wurden insgesamt 3 verschiedene Spiralscheiben verwendet, wobei jede Scheibe hinsichtlich der Farben für Spirale und Hintergrund invertiert war. Daraus ergeben sich in der Gesamtheit 6 Scheiben, die in der Versuchsreihe genutzt wurden.

Tab. 3.28: Verwendete Spiralscheiben unter Angabe des Zahlencodes und der Farbnamen für Spirale und Hintergrund unter blau-roter Beleuchtung. Die erste Zahl bzw. der erste Farbname beziehen sich auf die Spirale,; Entsprechendes gilt für den Hintergrund.

Spirale/ Hintergrund	Farbname
25/57	Rot/ Grün
33/46	Lila/ Blau
39/15	Blau/ Lila

3.4.2.1 Trichromaten

Tab. 3.29: Zapfenerregungen der 3 Zapfentypen L, M und S für Spirale und Hintergrund aller 3 Versuchspersonen bei 3 verschiedenen Spiralscheibenpaaren (Invertiert; Nicht-Invertiert).

Angegeben sind für jede Versuchsperson (VP) die Mittelwerte der Zapfenerregungen aus dem pro Scheibe 3-mal eingestellten IEP.

Scheibe	VP	L		M		S	
		Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund
57/25	HV	5,311	6,626	7,002	3,516	14,565	14,830
	JP	5,369	6,836	7,051	3,470	14,559	14,130
	HH	4,860	4,804	6,480	3,109	13,670	15,154
	Mittelwert	5,180	6,089	6,844	3,365	14,264	14,705
	STABW	0,279	1,117	0,317	0,223	0,515	0,524
25/57	HV	7,071	5,654	3,637	7,421	14,909	15,457
	JP	10,241	5,796	4,595	7,400	15,697	15,075
	HH	4,766	4,866	2,791	6,477	12,925	13,799
	Mittelwert	7,359	5,439	3,674	7,099	14,510	14,777
	STABW	2,749	0,501	0,903	0,539	1,428	0,868
33/46	HV	13,297	11,473	5,845	15,740	18,203	64,650
	JP	14,952	11,249	6,455	15,294	19,425	62,224
	HH	11,122	9,310	5,395	13,105	19,666	55,892
	Mittelwert	13,124	10,677	5,898	14,713	19,098	60,922
	STABW	1,921	1,189	0,532	1,410	0,784	4,522
46/33	HV	10,536	13,189	14,398	5,751	58,724	5,751
	JP	9,867	14,640	13,477	6,425	54,797	19,834
	HH	9,404	9,744	13,312	4,880	56,668	18,652
	Mittelwert	9,935	12,524	13,729	5,685	56,730	14,746
	STABW	0,569	2,515	0,585	0,775	1,965	7,812
39/15	HV	8,178	10,884	10,958	5,457	49,626	12,303
	JP	7,876	10,286	10,565	5,167	47,739	11,879
	HH	7,698	7,823	10,675	4,294	49,239	11,179
	Mittelwert	7,918	9,664	10,733	4,972	48,868	11,787
	STABW	0,243	1,623	0,203	0,605	0,997	0,568
15/39	HV	11,745	9,794	5,715	9,659	12,433	39,036
	JP	12,603	9,068	5,929	11,790	12,034	52,588
	HH	8,198	7,945	4,199	10,824	9,861	49,635
	Mittelwert	10,848	8,936	5,281	10,758	11,443	47,086
	STABW	2,335	0,931	0,943	1,067	1,384	7,126

Aus der Tab. 3.29 geht hervor, dass die Invertierung der Farben von Spirale und Hintergrund zu einer entsprechenden Invertierung in den Zapfenerregungen führt. So ergibt sich z. B. bei der Scheibe 33/46 für den L- Zapfen bei der Spirale ein Wert von 13,1 und für den Hintergrund ein Wert von 10,6. Für die invertierte Scheibe 46/33 liegen die Werte für Spirale mit 9,9 und für den Hintergrund 12,5 entsprechend der Farben genau umgekehrt.

Was die Einstellung der Versuchspersonen angeht, so lässt sich insgesamt eine hohe interindividuelle Übereinstimmung feststellen. Dies wird durch die geringe Standardabweichung von etwa 10% bestätigt.

3.4.2.1.1 Zapfenkontrast

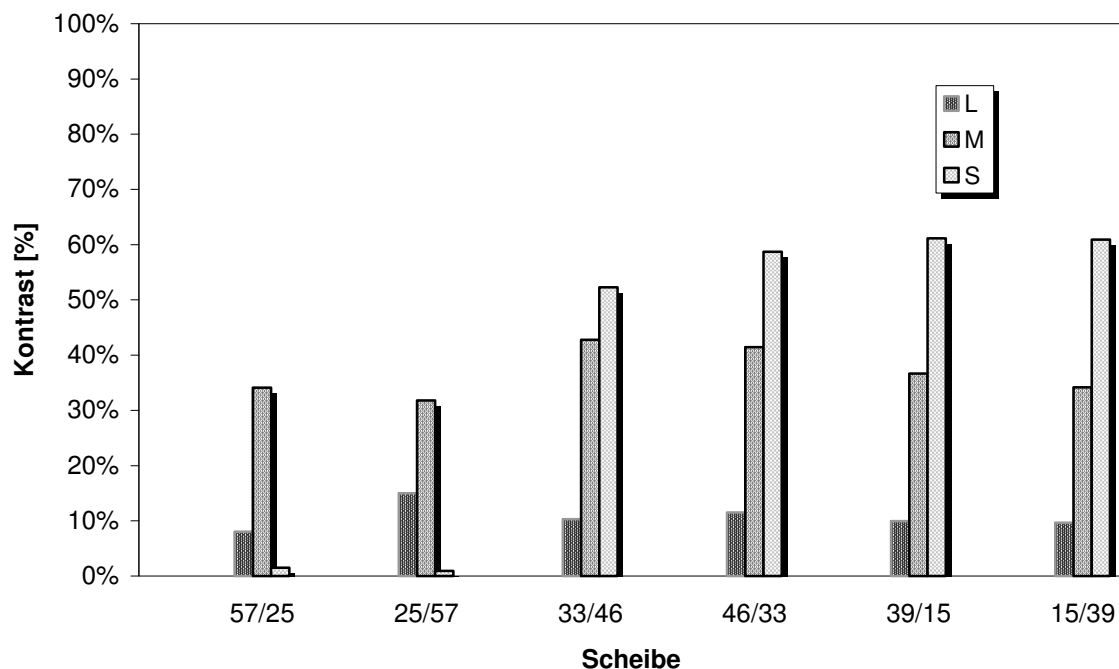


Abb. 3.80: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 3 Spiralscheiben am IEP für invertierte und nicht-invertierte Spiralscheibe (Mittelwert aus 3 VP)

Unabhängig von der Invertierung der Farben ist bei dem L-Zapfen die geringste Modulation festzustellen (Abb. 3.80). Sie liegt im Mittel bei 10,7%. Die größte Modulation ist mit 58% beim S-Zapfen festzustellen. Eine Ausnahme macht das Scheibenpaar 57/25, 25/57; die Modulation des S-Zapfen liegt hier unter 1%.

Es zeigt sich, dass die Invertierung der Farbe von Spirale und Hintergrund zu ähnlichen Modulationen aller 3 Zapfentypen führt. Dies gilt im besonderen Maße für die Scheibenpaare 33/46, 46/33 und 39/15, 15/39. Hier beträgt der Unterschied in den Zapfenmodulationen für die invertierten und nicht-invertierten Scheiben nicht

mehr als 4%. Eine Ausnahme macht das Scheibenpaar 57/25, 25/57: Hier liegt beim L-Zapfen ein Unterschied von fast 8% vor.

3.4.2.1.2 Leuchtdichte

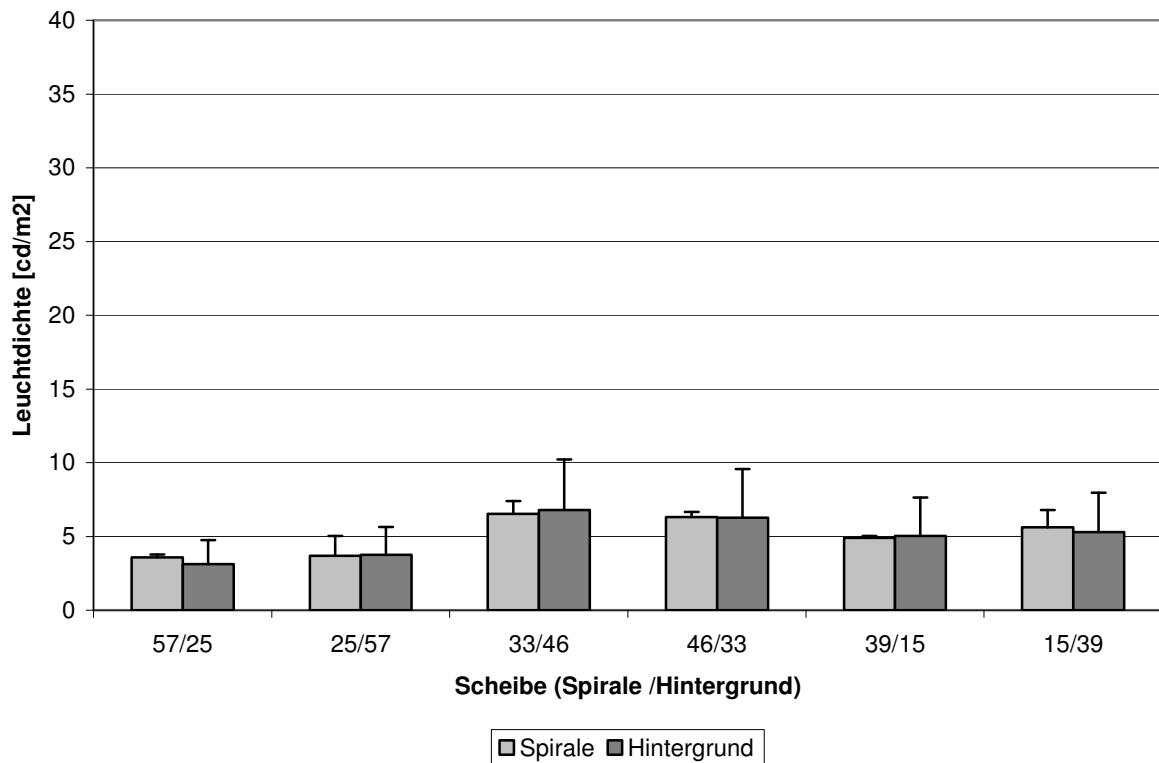


Abb. 3.81: Leuchtdichte [cd/m²] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 3 Spiralscheibenpaaren (Invertierte und nicht invertierte Scheiben); (Mittelwert aus 3 Versuchspersonen)

Auch der Vergleich der Leuchtdichte für Spirale und Hintergrund macht deutlich, dass eine Invertierung der Farben für Spirale und Hintergrund zu sehr ähnlichen Leuchtdichtewerten führt (Abb. 3.81).

Insgesamt zeigen Spirale und Hintergrund unabhängig von der Invertierung der Farben bei allen Scheiben eine hohe Übereinstimmung in den Leuchtdichtewerten. Die Folge ist ein niedriger Leuchtdichtekontrast (Abb. 3.82). Dieser liegt bei allen Scheiben unter 11%. Es herrschen nahezu isoluminante Bedingungen. Dies gilt insbesondere für die Scheibe 33/46 mit einem Kontrast von nur 3%.

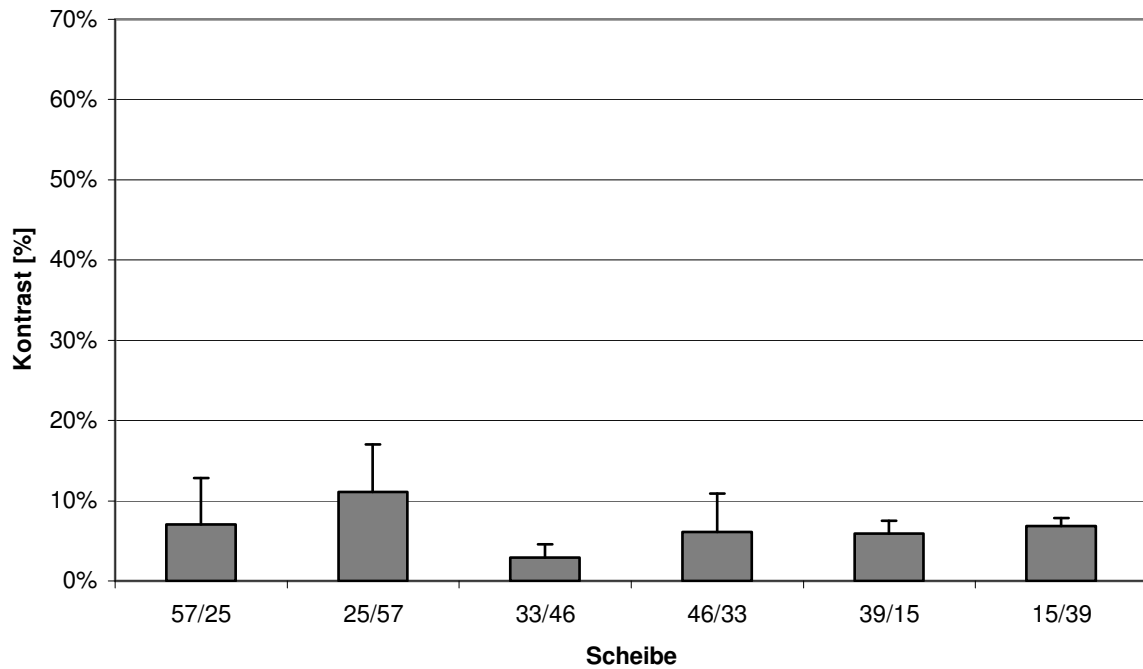


Abb. 3.82: Leuchtdichtekontrast am IEP aus Spirale und Hintergrund bei 3 verschiedenen Spiralscheibenpaaren (Invertierte und Nicht invertierte Scheiben); (Mittelwert aus 3 Versuchspersonen)

3.4.2.1.3 Darstellung im Rezeptorraum

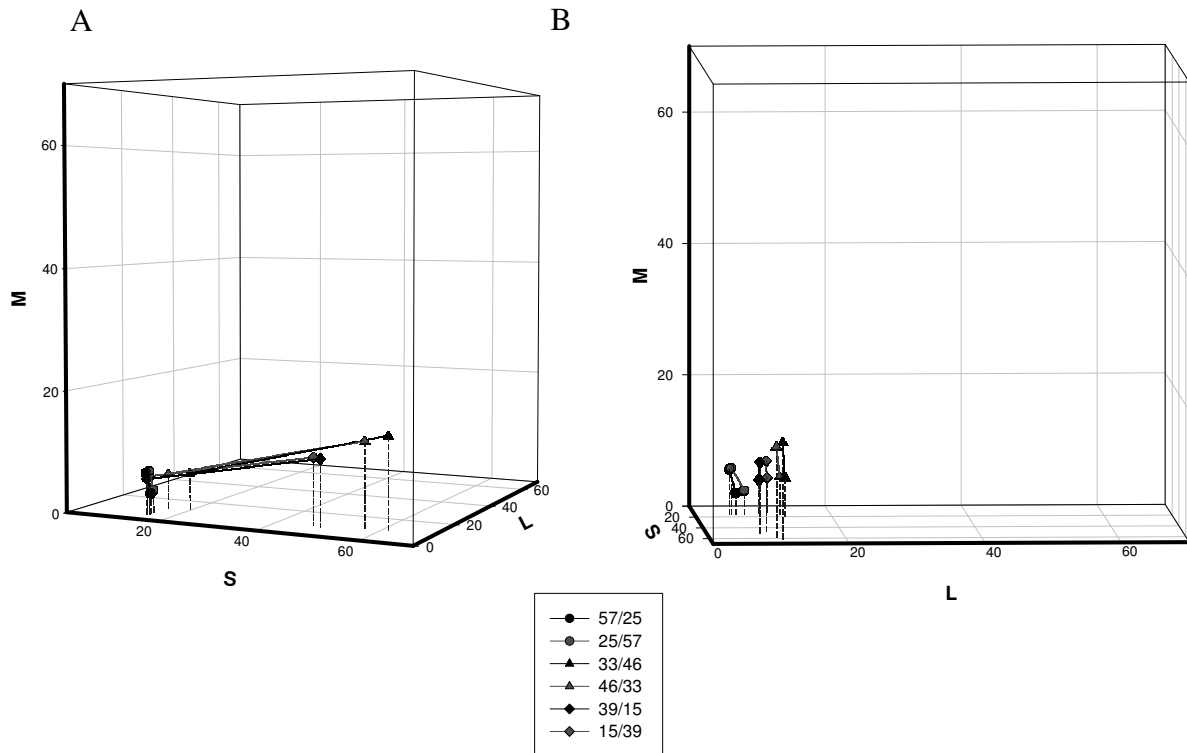


Abb. 3.83: Rezeptorraum: Dargestellt sind die Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund in Form von Differenzvektoren bei 3 Spiralscheiben jeweils für die nicht-invertierte Scheibe(schwarz) und die invertierte Scheibe (grau)

A) Blick schräg von der S/M Ebene in den Rezeptorraum.

B) Rotation des Raumes, so dass der Blick direkt auf die M/L-Ebene fällt.

Wie der Abb. 3.83 A zu entnehmen ist, liegen alle Differenzvektoren schräg zur S/L-Ebene und zwar schräg zur L-Achse. Aus der Lage der Vektoren wird deutlich, dass eine Invertierung der Farbe von Spirale und Hintergrund prinzipiell zu keiner Änderung der relativen Lage der Differenzvektoren im Raum führt.

Was die einzelnen Vektoren angeht, so fällt auf, dass die Vektoren der Scheiben 57/25 und 25/57 schräg zu den restlichen Vektoren stehen.

3.4.2.2 Dichromaten

Allen Versuchspersonen war es möglich, bei einer Invertierung der Farbe von Spirale und Hintergrund den IEP einzustellen. Die Einstellung erfolgte innerhalb der Versuchspersonen sehr einheitlich, was sich in der geringen Standardabweichung (<10%) widerspiegelt. Wie der Tabelle 3.30 zu entnehmen ist, stellen die Versuchspersonen bei einer Invertierung den IEP ähnlich ein. Die Werte für die Zapfenerregungen sind entsprechend der Invertierung der Farben ebenfalls umgekehrt, zeigen trotz dieser Invertierung aber eine hohe Übereinstimmung.

Tab. 3.30: Zapfenerregungen der 3 Zapfentypen L, M und S für Spirale und Hintergrund aller 3 Versuchspersonen bei 3 verschiedenen Spiralscheibenpaaren (Invertiert; Nicht-Invertiert)

Angegeben sind für jede Versuchsperson (VP) die Mittelwerte der Zapfenerregungen aus dem pro Scheibe 3-mal eingestellten IEP.

Scheibe	VP	L		M		S	
		Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund
57/25	RB	10,562	18,054	7,351	6,452	14,368	13,005
	PD	7,064	24,642	7,863	8,471	14,680	15,115
	BM	6,733	20,736	7,726	7,390	14,852	14,813
	Mittelwert	8,120	21,144	7,647	7,438	14,634	14,311
	STABW	2,122	3,313	0,265	1,010	0,245	1,141
25/57	RB	22,662	6,385	7,820	7,166	14,088	13,497
	PD	26,240	6,682	8,887	7,273	14,558	13,314
	BM	23,253	6,385	8,090	7,166	14,869	13,497
	Mittelwert	24,051	6,484	8,265	7,202	14,505	13,436
	STABW	1,918	0,171	0,555	0,062	0,393	0,106
33/46	RB	17,756	5,398	5,916	5,608	6,873	20,792
	PD	22,367	6,242	7,303	6,163	7,468	22,044
	BM	16,513	4,972	5,581	5,295	7,084	19,934
	Mittelwert	18,878	5,537	6,267	5,689	7,142	20,923
	STABW	3,084	0,646	0,913	0,440	0,301	1,061
46/33	RB	4,844	15,544	5,186	5,278	19,504	7,009
	PD	5,693	20,647	5,745	6,817	20,801	7,673
	BM	4,740	13,816	5,239	4,755	20,084	6,952
	Mittelwert	5,092	16,669	5,390	5,617	20,130	7,211
	STABW	0,523	3,552	0,308	1,072	0,650	0,401
39/15	RB	4,191	12,082	4,199	4,506	16,928	4,213
	PD	4,514	13,784	4,211	4,999	16,184	3,860
	BM	3,925	10,292	3,958	3,857	16,044	3,662
	Mittelwert	4,210	12,052	4,123	4,454	16,385	3,912
	STABW	0,295	1,746	0,143	0,573	0,475	0,279
15/39	RB	12,697	4,517	4,641	4,380	3,849	17,352
	PD	17,674	5,341	6,278	4,674	4,072	17,154
	BM	12,797	5,069	4,661	4,880	3,724	19,223
	Mittelwert	14,389	4,976	5,193	4,645	3,882	17,910
	STABW	2,845	0,420	0,940	0,251	0,176	1,142

3.4.2.2.1 Zapfenkontrast

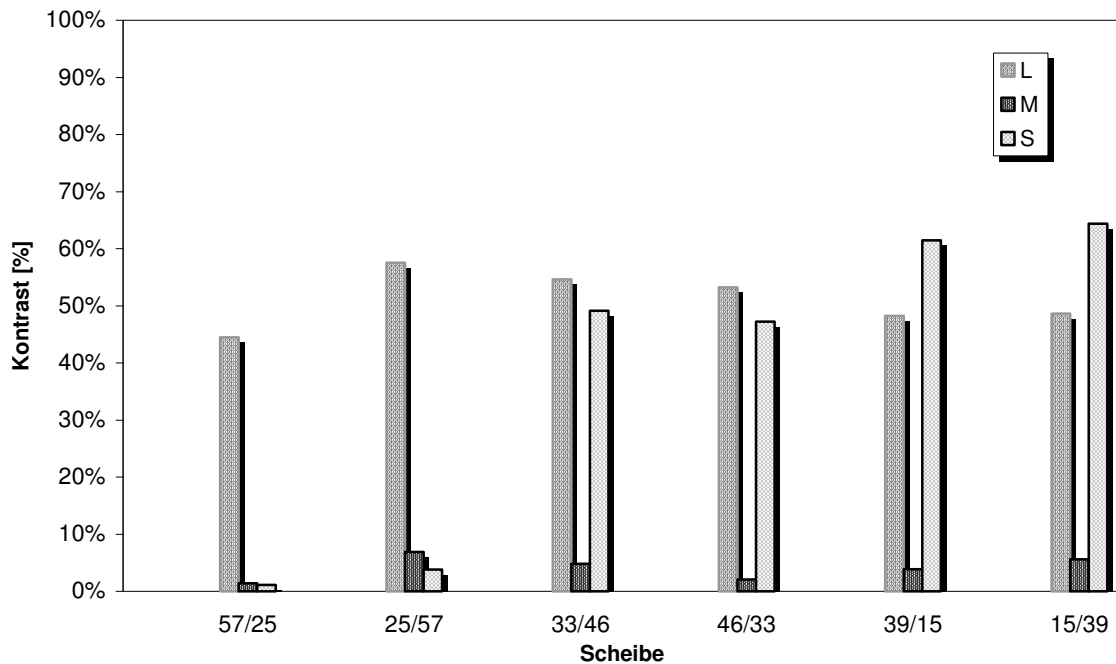


Abb. 3.84: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 3 Spiralscheiben am IEP für invertierte und nicht-invertierte Spiralscheiben (Mittelwert aus 3 VP)

Wie der Abbildung 3.84 entnommen werden kann, ist die Modulation unabhängig von der Invertierung der Farben beim M-Zapfen am geringsten; sie liegt bei allen Scheiben unter 7%. Der S-Zapfen dagegen zeigt bei der Scheibe 15/39 eine sehr hohe Modulation von fast 65%. Auffallend ist der geringe Kontrast des S-Zapfens bei dem Scheibenpaar 57/25, 25/57 von unter 4%.

Insgesamt betrachtet führt eine Invertierung der Farben zu keinen größeren Unterschieden im Zapfenkontrast sowohl beim M- als auch beim S-Zapfen; die Abweichung im Kontrast zwischen den invertierten Scheiben liegt unter 5%.

Es zeigt sich jedoch, dass die Modulation der Zapfen am geringsten ist, wenn die Spirale einen blauen bzw. grünen Farbton aufweist, der Hintergrund dagegen lila oder rot ist. Dies ist bei den Scheiben 57/25, 46/33 und 39/15 der Fall.

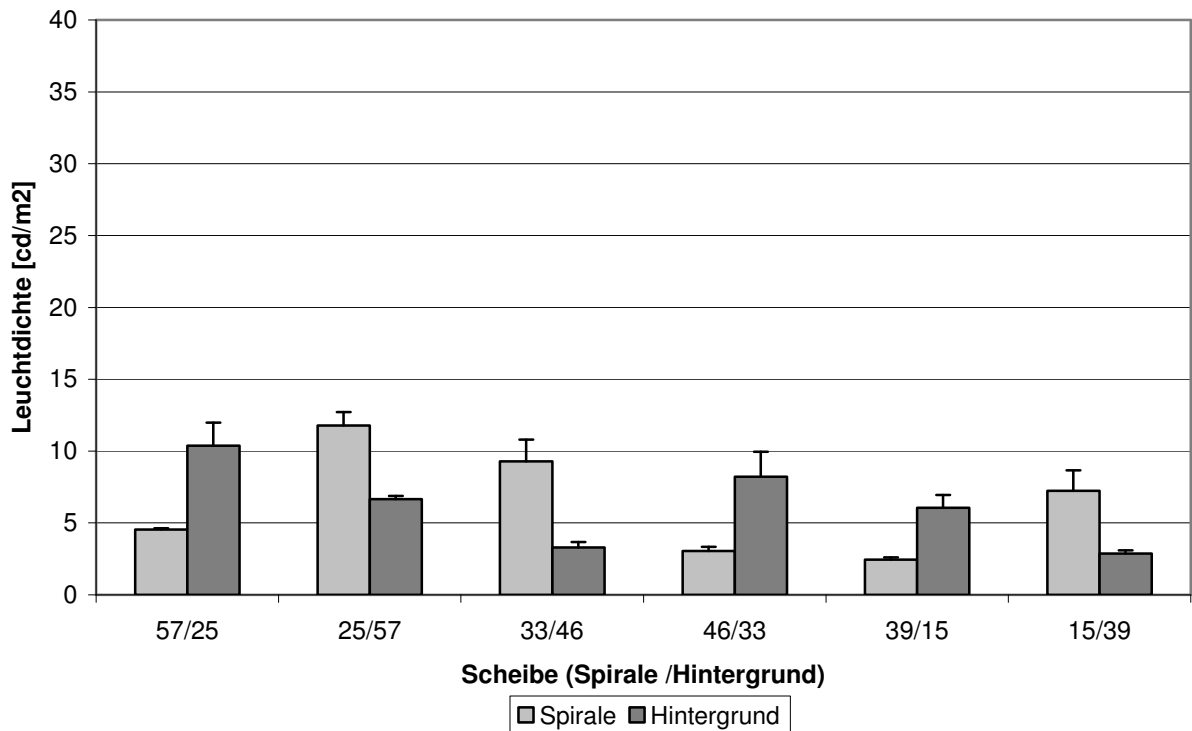
3.4.2.2.2 *Leuchtdichte*

Abb. 3.85: Leuchtdichte [cd/m²] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 3 Spiralscheibenpaaren (Invertierte und nicht invertierte Scheiben); (Mittelwert aus 3 Versuchspersonen)

Die Ergebnisse aus Abb. 3.85 machen deutlich, dass eine Invertierung der Farben für Spirale und Hintergrund zu einer entsprechenden Umkehrung in den Leuchtdichtewerten führt. So zeigt bei Scheibe 57/25 der rote Hintergrund eine Leuchtdichte von etwa 10 cd/m², bei der invertierten Scheibe 25/57 ist es die rote Spirale, die eine Leuchtdichte von knapp 10 cd/m² aufweist. Entsprechendes gilt für die restlichen Scheiben. Infolgedessen ist die Übereinstimmung beim Leuchtdichtekontrast ebenfalls sehr hoch (der Betrag des Kontrastes ist gleich, das Vorzeichen jedoch verschieden) (Abb. 3.86).

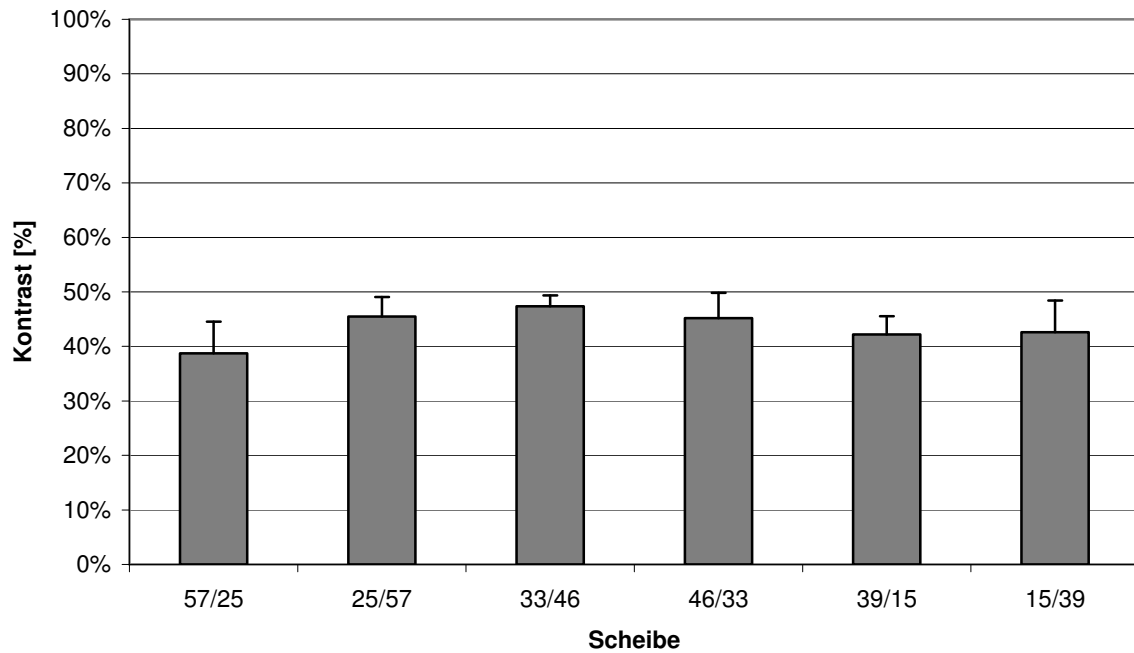


Abb. 3.86: Leuchtdichtekontrast am IEP aus Spirale und Hintergrund bei 3 verschiedenen Spiralscheibenpaaren (Invertierte und Nicht invertierte Scheiben); (Mittelwert aus 3 Versuchspersonen)

Die Abweichung im Kontrast beträgt zwischen dem invertierten Scheibenpaar 57/25, 25/57 6%, bei den beiden übrigen Scheibenpaaren 33/46, 46/33 und 39/15, 15/39 sogar nur 2% bzw. 4%.

Eine Invertierung der Farbe führt somit zu einer annähernd gleichen Einstellung des IEP. Die Leuchtdichtewerte stimmen entsprechend der Farben für Spirale und Hintergrund bei beiden Einstellungen sehr gut überein.

3.4.2.2.3 Darstellung im Rezeptorraum

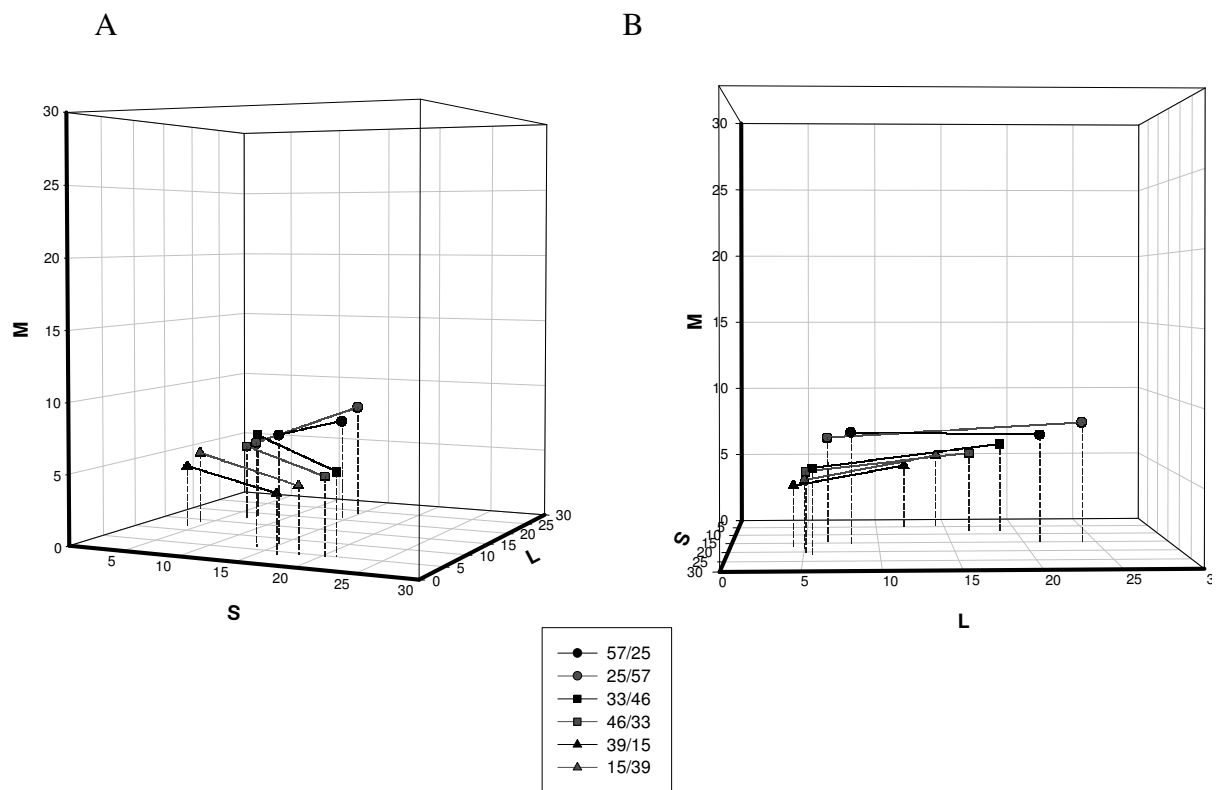


Abb. 3.87: Rezeptorraum: Dargestellt sind die Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund in Form von Differenzvektoren bei 3 Spiralscheiben jeweils für die nicht-invertierte Scheibe (schwarz) und die invertierte Scheibe (grau)

A) Blick schräg von der S/M Ebene in den Rezeptorraum.

B) Rotation des Raumes, so dass der Blick direkt auf die M/L-Ebene fällt.

Es zeigt sich, dass alle Differenzvektoren schräg zur S/L- Ebene liegen (Abb. 3.87 A). Ein Blick von der L-Achse macht deutlich (Abb. 3.87 B), dass die Vektoren der Scheibenpaare 33/46 und 39/15 sowohl schräg zur M- als auch zur S-Achse stehen. Die Vektoren des Pairs 57/25 jedoch stehen fast senkrecht sowohl zur S- als auch zur M-Achse und folglich schräg zu den anderen Differenzvektoren. Dies ist Ausdruck der bereits angesprochenen extrem geringen Modulation des S-Zapfens sowie des M-Zapfens bei diesem Scheibenpaar.

Es wird weiterhin sichtbar, dass die relative Lage der Differenzvektoren im Raum durch die Invertierung der Farben so gut wie nicht beeinflusst wird; es liegt lediglich eine geringfügige parallele Verschiebung der Vektoren vor.

Insgesamt betrachtet hat sich sowohl bei den trichromatischen als auch bei den protanopen Versuchspersonen gezeigt, dass eine Invertierung der Farben für Spirale und Hintergrund zu keinem Unterschied hinsichtlich der Einstellung des IEP führt. Es traten nur geringfügige Unterschiede sowohl bei den Zapfenerregungen als auch bei den Leuchtdichtewerten auf. Die Folge ist, dass sich die relative Lage der Differenzvektoren im Raum nicht verändert.

3.4.3 Einfluss des Duty Cycle

Bei den bisher durchgeführten Versuchsreihen hatten Spirale und Hintergrund ein zeitliches Verhältnis von etwa 1:7, das heißt an jeder Stelle der Scheibe ist der Hintergrund 7-mal länger sichtbar als die Spirale. Die Rotationsfrequenz betrug immer 4Hz. Gewählt wurde dieses Verhältnis aus ganz pragmatischen Gründen: Die Bewegung der Spirale verschwand unter diesen Bedingungen vollständig. Dies war leider nicht der Fall bei einem veränderten zeitlichen Verhältnis von Spirale zu Hintergrund, etwa wenn das sich das zeitliche Verhältnis von Spirale und Hintergrund immer mehr annäherte (z.B. von 1:7 auf 1:4).

Aber warum war das so? Um diese Frage zu beantworten, wurde in dieser Versuchsreihe der Einfluss der Änderung des zeitlichen Verhältnisses von Spirale und Hintergrund untersucht. Dabei sollte geklärt werden, inwieweit die Bewegung und Struktur der Spirale durch Regelung der Lichtverhältnisse bei einem veränderten Verhältnis weiterhin minimiert werden kann und wenn nicht, wie eine zusätzliche Änderung der Rotationsfrequenz Einfluss auf die IEP- Einstellung hat.

Im Folgenden soll der Begriff des Duty Cycle zur Beschreibung dieser zeitlichen Beziehung eingeführt werden. Der Begriff des Duty Cycle wird verwendet, um die Dauer eines wirksamen Anteils in einem periodischen Vorgang relativ zur Gesamtdauer der Periode zu beschreiben. Der periodische Vorgang des hier verwendeten Reizes besteht in der Wiederholung der Musterfrequenz von Spirale

und Hintergrund. Dabei wurde die Spirale willkürlich als reizwirksamer Anteil definiert.

Bei einem zeitlichen Verhältnis Hintergrund zu Spirale von 7:1 ergibt sich ein Duty Cycle (bezogen auf die Spirale) von 12,1%.

Innerhalb dieser Versuchsreihen wurden Scheiben mit einem Verhältnis von 15:1 (= Duty Cycle des reizwirksamen Anteils von 6,2%) und 1:1 (= Duty Cycle des reizwirksamen Anteils von 50%) verwendet. Es wurden 3 verschiedene Spiralscheiben (Tab. 3.31) mit jeweils beiden Duty Cycle genutzt; daraus ergeben sich insgesamt 6 Scheiben.

Tab. 3.31: Verwendete Spiralscheiben unter Angabe des Zahlencodes und der Farbnamen für Spirale und Hintergrund unter gelb-grüner Beleuchtung. Die erste Zahl bzw. der erste Farbname beziehen sich auf die Spirale. Entsprechendes gilt für den Hintergrund.

Spirale/ Hintergrund	Farbname
57/25	Grün/ Rot
33/46	Lila/ Blau
74/62	Orange /Grün

3.4.3.1 Versuchsablauf

Die Versuche wurden unter gelb-grüner Beleuchtung durchgeführt. Die Einstellung der grünen Leuchtstoffröhren war variable, die Intensität der gelben Leuchtstoffröhren wurde über das Potentiometer auf 60 eingestellt, was einer Leuchtdichte von 40,1 cd/m² entspricht.

Drei protanope und drei trichromatische Versuchspersonen nahmen an dieser Reihe teil.

Die Einstellung des IEP erfolgte aus max. Potentiometereinstellung nach der Methode von oben (VO) insgesamt 3-mal pro Scheibe. Die Rotationsfrequenz betrug 4Hz. War bei einem gegebenen Duty Cycle die Einstellung des IEP unter diesen Bedingungen nicht möglich, so wurde die Rotationsfrequenz solange verändert, bis eine Einstellung möglich wurde.

3.4.3.1.1 Trichromaten

Alle drei Versuchspersonen hatten kein Problem, unter den gegebenen Bedingungen bei einem Duty Cycle von 6,2% die Bewegung der Spirale zum Verschwinden zu bringen. Nach Aussagen der Versuchspersonen gestaltet sich die Einstellung sogar als besonders einfach dahingehend, dass die Bewegung der Spirale besonders gut und eindeutig verschwand.

Dagegen war die Einstellung des IEP bei einem Duty Cycle von 50% keiner der Versuchspersonen möglich. Die Bewegung der Spirale und auch ihre Struktur waren noch gut zu erkennen. Daher stellten die Versuchspersonen bei der Rotationsfrequenz von 4Hz den Punkt ein, an dem die Struktur der Spirale am schlechtesten wahrzunehmen war. Anschließend wurde die Geschwindigkeit vom Versuchsleiter über den Drehzahlregler solange erhöht, bis die Versuchspersonen mitteilten, die Bewegung der Spirale sei verschwunden. Die Frequenz konnte direkt vom Oszilloskop abgelesen werden. Abschließend stellten die Versuchspersonen bei dieser neuen Rotationsfrequenz den IEP erneut ein. Diese spektrale Verteilung wurde dann mit dem Spektralphotometer gemessen.

Tab. 3.32: Rotationsfrequenz [Hz] bei 3 verschiedenen Spiralscheiben mit einem Duty Cycle von 50 %.
Angegeben sind die Rotationsfrequenzen bei 3- maliger Einstellung des IEP.

VP	57/25 (50%)	33/46 (50%)	74/62 (50%)
JP	5,5	5,4	4,5
	5	4,8	4,5
	5	4,7	4,5
BT	7,7	7,3	5,1
	8,6	7,4	5,7
	7,7	6,7	5,9
HH	6,3	6,8	4,8
	6,3	6,4	4,7
	5,8	5,8	4,6
Mittelwert	6,433	6,144	4,922
STABW	1,290	1,017	0,536

Wie der Tabelle 3.32 zu entnehmen ist, musste die Geschwindigkeit der Scheibe 57/25 am stärksten erhöht werden, damit ein Verlust der Bewegungswahrnehmung erreicht werden konnte. Die mittlere Geschwindigkeit liegt bei 6,4Hz. Die

Schwankungen innerhalb der Versuchspersonen sind bei dieser Scheibe zudem mit einer Standardabweichung von 20% vergleichsweise hoch.

Bei der Scheibe 74/62 hingegen musste die Geschwindigkeit im Durchschnitt nur um 0,9Hz von der normalen Rotationsfrequenz erhöht werden. Die Schwankungen innerhalb der Versuchspersonen sind zudem bei dieser Scheibe mit etwa 10% von allen Scheiben am geringsten.

Es fällt auf, dass Versuchsperson BT bei allen 3 Scheiben die höchste Frequenz benötigte, um die Bewegung der Spirale nicht mehr wahrnehmen zu können.

Nach Aussagen der Versuchspersonen gestaltet es sich insgesamt trotz Erhöhung der Rotationsfrequenz als schwierig, bei einem Duty Cycle von 50% den IEP der Scheiben einzustellen.

Tab. 3.33: Zapfenerregungen der 3 Zapfentypen L, M und S für Spirale und Hintergrund aller 3 Versuchspersonen bei 3 verschiedenen Spiralscheibenpaaren in Abhängigkeit vom Duty Cycle (6,2% und 50%)
Angegeben sind für jede Versuchsperson (VP) die Mittelwerte der Zapfenerregungen aus dem pro Scheibe 3-mal eingestellten IEP.

Scheibe	VP	L		M		S	
		Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund
57/25 (6,2%)	BT	35,275	41,108	35,818	15,581	3,145	2,582
	JP	37,914	39,855	38,803	15,114	3,362	2,464
	HH	36,848	40,080	37,802	15,273	3,325	2,565
	Mittelwert	36,679	40,348	37,474	15,323	3,277	2,537
	STABW	1,328	0,668	1,519	0,238	0,116	0,064
57/25 (50%)	BT	39,581	43,242	40,545	16,600	3,581	2,878
	JP	37,848	39,883	38,730	15,130	3,373	2,471
	HH	30,891	36,860	31,408	13,764	2,706	2,163
	Mittelwert	36,107	39,995	36,894	15,165	3,220	2,504
	STABW	4,599	3,192	4,838	1,418	0,457	0,358
33/46 (6,2%)	BT	16,729	16,905	7,990	17,958	1,913	7,509
	JP	19,043	18,022	9,215	19,108	2,254	7,730
	HH	18,563	16,905	8,952	17,958	2,267	7,509
	Mittelwert	18,112	17,277	8,719	18,341	2,145	7,583
	STABW	1,221	0,645	0,645	0,664	0,201	0,127
33/46 (50%)	BT	18,648	19,233	9,215	20,570	2,508	8,565
	JP	19,534	17,530	9,537	15,731	2,524	12,235
	HH	18,638	16,905	8,996	17,958	2,341	7,509
	Mittelwert	18,940	17,889	9,249	18,086	2,458	9,437
	STABW	0,515	1,205	0,272	2,422	0,101	2,481
74/62 (6,2%)	BT	58,113	63,094	38,882	52,326	0,906	1,022
	JP	79,526	70,360	55,209	59,957	1,350	1,211

	HH	66,740	68,111	45,310	57,262	1,048	1,133
	Mittelwert	68,126	67,188	46,467	56,515	1,101	1,122
	STABW	10,774	3,720	8,225	3,870	0,226	0,095
74/62 (50%)	BT	65,584	65,848	43,910	54,710	0,996	1,042
	JP	84,713	75,589	59,618	65,030	1,488	1,365
	HH	66,287	67,259	44,889	56,460	1,054	1,110
	Mittelwert	72,195	69,565	49,473	58,733	1,179	1,172
	STABW	10,847	5,264	8,800	5,523	0,269	0,170

Betrachtet man die Zapfenerregungen bei den verschiedenen Duty Cycle, so lässt sich feststellen, dass diese sehr stark übereinstimmen (Abb. 3.33). Die Einstellung des IEP erfolgte somit unabhängig vom veränderten zeitlichen Verhältnis von Spirale und Hintergrund in übereinstimmender Weise. Dies zeigt sich besonders bei den Scheiben 57/25 und 33/46. Zudem ist bei diesen Scheiben die Übereinstimmung in den Zapfenerregungen innerhalb der Versuchspersonen sehr hoch, was sich in der geringen Standardabweichung von unter 10% widerspiegelt.

Bei der Scheibe 74/62 hingegen ist der Unterschied in den Zapfenerregungen bei einem Duty Cycle von 6,2% im Vergleich zu einem Duty Cycle von 50% weitaus größer. Auch die Schwankungen innerhalb der Versuchspersonen fallen bei dieser Scheibe größer aus.

3.4.3.1.1.1 Zapfenkontrast

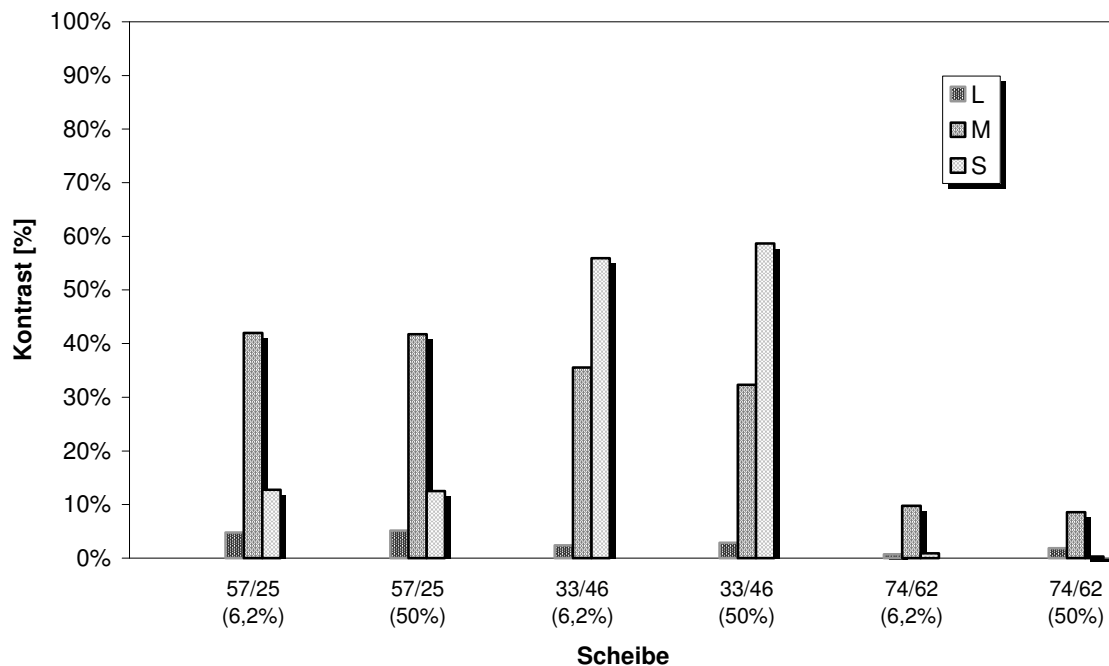


Abb. 3.88: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 3 Spiralscheiben am IEP in Abhängigkeit vom Duty Cycle (6,2% und 50%); (Mittelwert aus 3 VP)

Insgesamt zeigt sich, dass die Modulation des L-Zapfens unabhängig vom Duty Cycle die geringste Modulation aufweist (Abb. 3.88). Sie liegt bei allen Scheiben unter 6%. M- und S-Zapfen sind dagegen, wie aus der Abbildung hervorgeht, deutlicher moduliert. Letzterer fällt durch eine extrem geringe Modulation bei Scheibe 74/62 von unter 1% auf.

Ein Einfluss des Duty Cycle bezüglich des Zapfenkontrasts ist festzustellen. Vergleicht man die Modulation des L-Zapfens in Abhängigkeit vom Duty Cycle, so zeigt sich, dass der Kontrast leicht geringer wird je kleiner der Duty Cycle ist. Die Modulation der 2 übrigen Zapfentypen ist dazu genau antagonistisch; ihr Kontrast nimmt etwas zu, wenn der Duty Cycle abnimmt. Eine Ausnahme macht die Modulation des S-Zapfens bei der Scheibe 33/46: Hier ist die Modulation bei einem Duty Cycle von 50% mit 58,68% etwas größer als bei einem Duty Cycle von 6,2% mit 55,91%.

Es zeigt sich jedoch allgemein, dass die Unterschiede des Zapfenkontrasts in Abhängigkeit vom Duty Cycle sehr gering ausfallen.

3.4.3.1.1.2 Leuchtdichte

Für einen besseren Vergleich wurden die Werte der Scheiben aus den bisher durchgeführten Versuchen mit einem Duty Cycle von 12,1% in die Analyse mit aufgenommen.

Betrachtet man die Leuchtdichte für Spirale und Hintergrund in Abhängigkeit vom Duty Cycle, so ist eine große Übereinstimmung in der Leuchtdichte festzustellen (Abb. 3.89). Daraus folgt, dass unabhängig vom zeitlichen Verhältnis die Einstellung des IEP sehr einheitlich erfolgte. Es zeigt sich, dass sowohl Spirale als auch Hintergrund eine große Übereinstimmung in der Leuchtdichte aufweisen. Entsprechend gering ist auch der Leuchtdichtekontrast (Abb. 3.90). Er liegt bei allen Scheiben unter 15%, bei der Scheibe 74/62 liegt er sogar unter 6%.

Insgesamt ist zu erkennen, dass die Änderung des Duty Cycle nur wenig Einfluss auf den Leuchtdichtekontrast hat; er schwankt innerhalb der Scheiben max. um 4%.

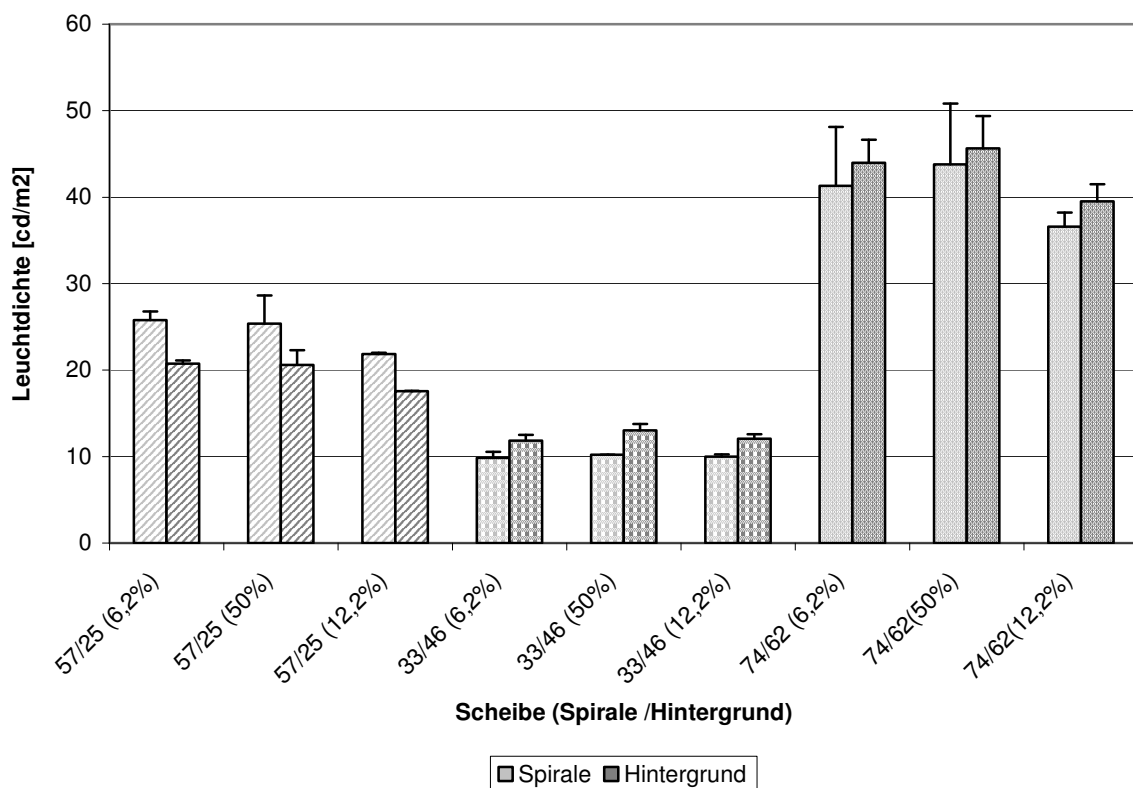


Abb. 3.89: Leuchtdichte [cd/m²] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 3 Spiralscheibenpaaren in Abhängigkeit vom Duty Cycle (6,2%, 12,2% und 50%), (Mittelwert aus 3 Versuchspersonen)

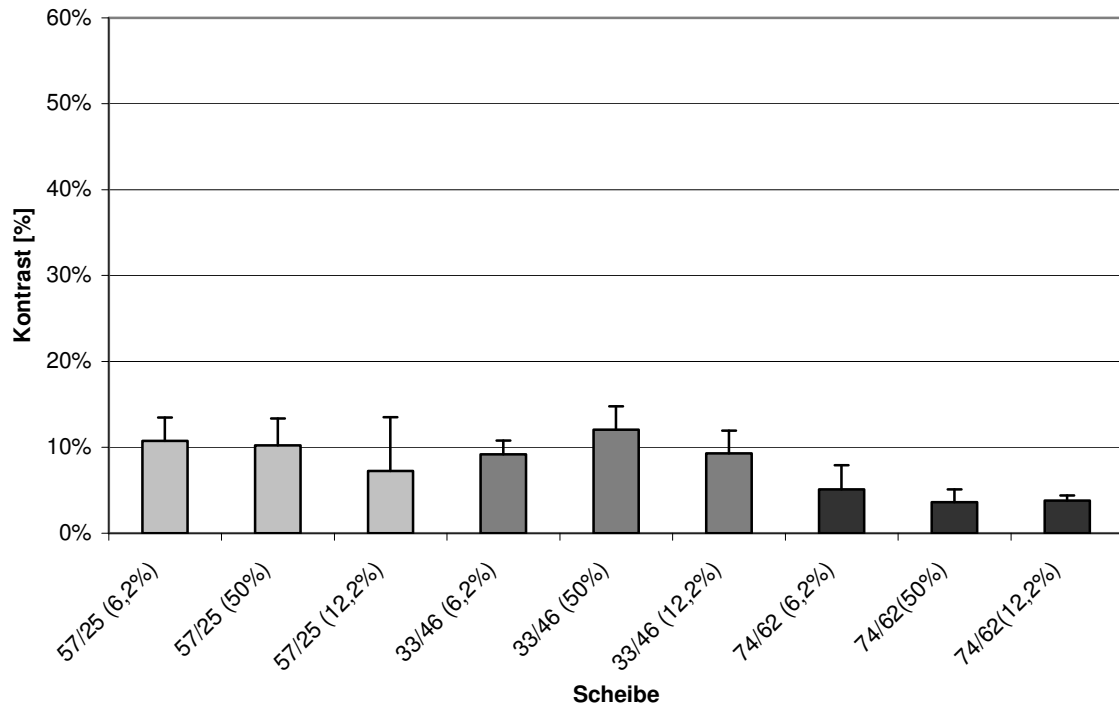


Abb. 3.90: Leuchtdichtekontrast [%] am IEP bei 3 Spiralscheibenpaaren in Abhängigkeit vom Duty Cycle (6,2%, 12,2% und 50%), (Mittelwert aus 3 Versuchspersonen)

3.4.3.1.1.3 Darstellung im Rezeptorraum

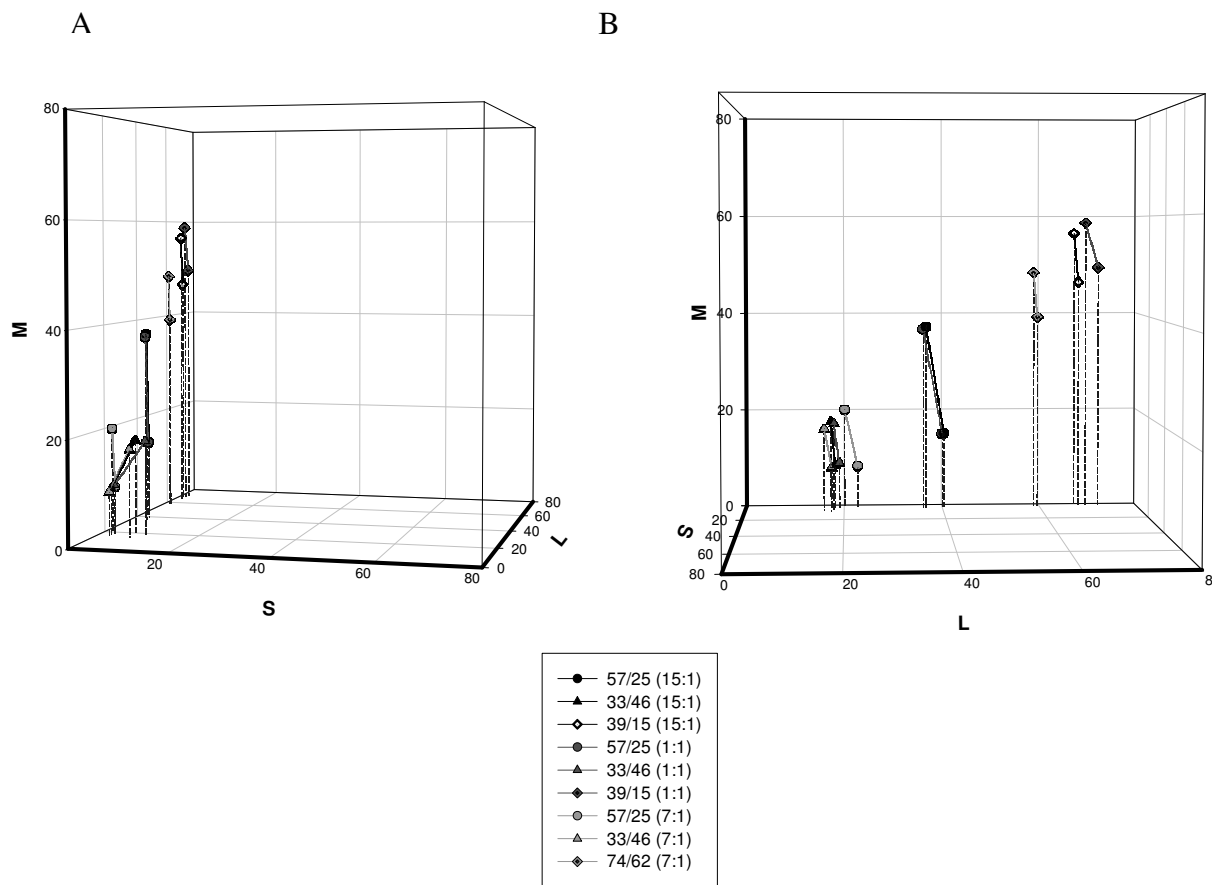


Abb. 3.91: Rezeptorraum: Dargestellt sind die Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund in Form von Differenzvektoren bei 3 Spiralscheiben in Abhängigkeit vom Duty Cycle

A) Blick schräg von der S/M Ebene in den Rezeptorraum.

B) Rotation des Raumes, so dass der Blick direkt auf die M/L-Ebene fällt.

In den Rezeptorraum wurden neben den Scheiben mit einem Duty Cycle von 50% und 6,2% auch die Werte der Scheiben mit einem Duty Cycle von 12,1% eingetragen. Dadurch wird ein Vergleich erleichtert.

Es zeigt sich, dass alle Vektoren fast vollständig in der M/L- Ebene liegen (Abb. 3.91 A). Es sind die Vektoren der Scheibe 33/46, die leicht in den Raum ragen, was Ausdruck einer S-Modulation ist. Für alle Vektoren gilt zudem, dass sie fast senkrecht zur L-Achse stehen. Dies wird besonders bei der Scheibe 74/62 deutlich (Abb. 3.91 B).

Wie aus den Abbildungen hervorgeht, hat der Duty Cycle der Scheiben keinen Einfluss auf die relative Lage der Vektoren im Raum. Der Unterschied liegt einzig in den absoluten Erregungen der Zapfen: Je stärker die Erregung, desto weiter vom Ursprung liegen die Vektoren entfernt.

3.4.3.1.2 Dichromaten

Der Ablauf des Versuchs und die Versuchsbedingungen waren identisch zu denen der Trichromaten.

Den 3 protanopen Versuchspersonen war es unter den gegebenen Bedingungen möglich sowohl bei einem Duty Cycle von 6,2% als auch bei einem von 50% die Bewegung der Spirale zum Verschwinden zu bringen. Im Gegensatz zu den Trichromaten musste somit bei den Scheiben mit einem Duty Cycle von 50% die Rotationsfrequenz nicht erhöht werden; eine Einstellung des IEP war schon bei 4Hz möglich.

Der Tabelle 3.34 ist zu entnehmen, dass die Einstellung des IEP bei einem Duty Cycle von 6,2% mit der bei einem Duty Cycle von 50% übereinstimmt. Diese Tatsache spiegelt sich in den Zapfenerregungen wieder. Es liegen unabhängig vom Duty Cycle sehr ähnliche Zapfenerregungen bei den 3 Spiralscheibenpaaren vor.

Die Einstellung des IEP erfolgte innerhalb der Versuchspersonen einheitlich, was an der geringen Standardabweichung von unter 10% zum Ausdruck kommt.

Tab. 3.34: Zapfenerregungen der 3 Zapfentypen L, M und S für Spirale und Hintergrund aller 3 Versuchspersonen bei 3 verschiedenen Spiralscheibenpaaren in Abhängigkeit vom Duty Cycle (6,2% und 50%)
 Angegeben sind für jede Versuchsperson (VP) die Mittelwerte der Zapfenerregungen aus dem pro Scheibe 3-mal eingestellten IEP.

Scheibe S/H	VP	L		M		S	
		Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund	Spirale	Hintergrund
57/25 (6,2%)	RB	10,109	26,740	8,737	8,776	0,474	0,355
	HI	9,583	26,241	8,275	8,621	0,439	0,346
	BM	10,171	26,088	8,913	8,617	0,498	0,376
	Mittelwert	9,954	26,356	8,642	8,671	0,470	0,359
	STABW	0,323	0,341	0,330	0,091	0,030	0,016
57/25 (50%)	RB	9,842	26,550	8,441	8,688	0,447	0,320
	HI	9,213	26,048	7,868	8,536	0,406	0,335
	BM	9,300	25,706	7,973	8,441	0,419	0,322
	Mittelwert	9,452	26,101	8,094	8,555	0,424	0,326
	STABW	0,341	0,424	0,305	0,125	0,021	0,008
33/46 (6,2%)	RB	12,916	5,644	5,233	4,943	0,374	1,280
	HI	11,841	5,189	4,742	4,444	0,329	1,120
	BM	12,155	5,145	4,872	4,432	0,315	1,096
	Mittelwert	12,304	5,326	4,949	4,607	0,339	1,165
	STABW	0,553	0,276	0,254	0,292	0,031	0,100
33/46 (50%)	RB	13,013	5,903	5,304	5,250	0,458	1,511
	HI	11,890	5,386	4,781	4,675	0,361	1,255
	BM	12,408	5,333	5,025	4,667	0,436	1,304
	Mittelwert	12,437	5,541	5,036	4,864	0,418	1,357
	STABW	0,563	0,314	0,261	0,335	0,051	0,136
74/62 (6,2%)	RB	40,040	35,983	22,784	25,819	0,296	0,322
	HI	36,228	27,621	18,883	17,876	0,138	0,119
	BM	38,324	34,627	21,459	24,421	0,252	0,275
	Mittelwert	38,197	32,744	21,042	22,705	0,229	0,239
	STABW	1,909	4,488	1,984	4,240	0,082	0,106
74/62 (50%)	RB	36,695	31,180	19,877	21,199	0,199	0,190
	HI	38,190	29,963	20,556	20,182	0,197	0,177
	BM	36,136	31,825	19,624	21,714	0,188	0,205
	Mittelwert	37,007	30,989	20,019	21,032	0,194	0,191
	STABW	1,062	0,945	0,482	0,780	0,006	0,014

3.4.3.1.2.1 Zapfenkontrast

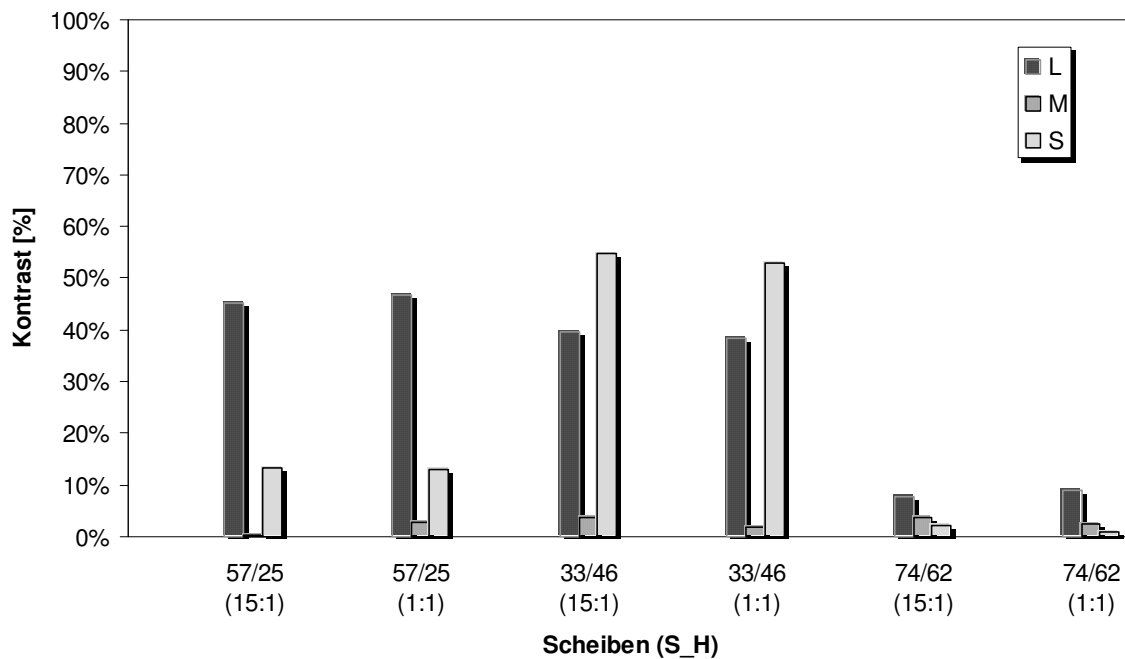


Abb. 3.92: Kontrast der Zapfenerregungen in [%] für L, M und S-Zapfen zwischen Spirale und Hintergrund bei 3 Spiralscheiben am IEP in Abhängigkeit vom Duty Cycle (6,2% und 50%); (Mittelwert aus 3 VP)

Um einen möglichen Einfluss des Duty Cycle auf die Einstellung des IEP sichtbar zu machen, wurden in dieser Darstellung zusätzlich die Werte aus den Versuchen mit einem Duty Cycle von 12,2% aus den zuvor durchgeführten Versuchen unter denselben Versuchsbedingungen mit aufgenommen (Abb. 3.92).

Insgesamt zeigt sich, dass unabhängig vom zeitlichen Verhältnis von Spirale und Hintergrund beim M-Zapfen die geringste Modulation vorliegt. Diese liegt bei allen Scheiben unter 5%. Die Modulation des S-Zapfens ist dagegen im Vergleich dazu deutlich größer. Abhängig von den Spiralscheiben liegt diese bei über 15% (Scheiben 57/25) und bei den Scheiben 33/46 sogar bei über 50%. Auffallend gering ist dagegen der S-Zapfen Kontrast bei der Scheibe 74/62; hier liegt er unter 3%.

Vergleicht man die Modulation der Zapfen bei den verschiedenen Duty Cycle, so ist festzustellen, dass es nur geringfügige Unterschiede innerhalb der Scheibenpaare gibt. Bei genauerer Betrachtung zeigt sich jedoch, dass die Modulation sowohl des S- als auch des M-Zapfens bei einem Duty Cycle von 6,2% immer ein wenig höher liegt als bei einem Duty Cycle von 50%. Einzig bei Scheibe 57/25 ist die Modulation

des M-Zapfens bei einem Duty Cycle von 50% mit 2,77% größer als bei einem Duty Cycle von 6,2 % (Modulation 0,17%).

3.4.3.1.2.2 Leuchtdichte

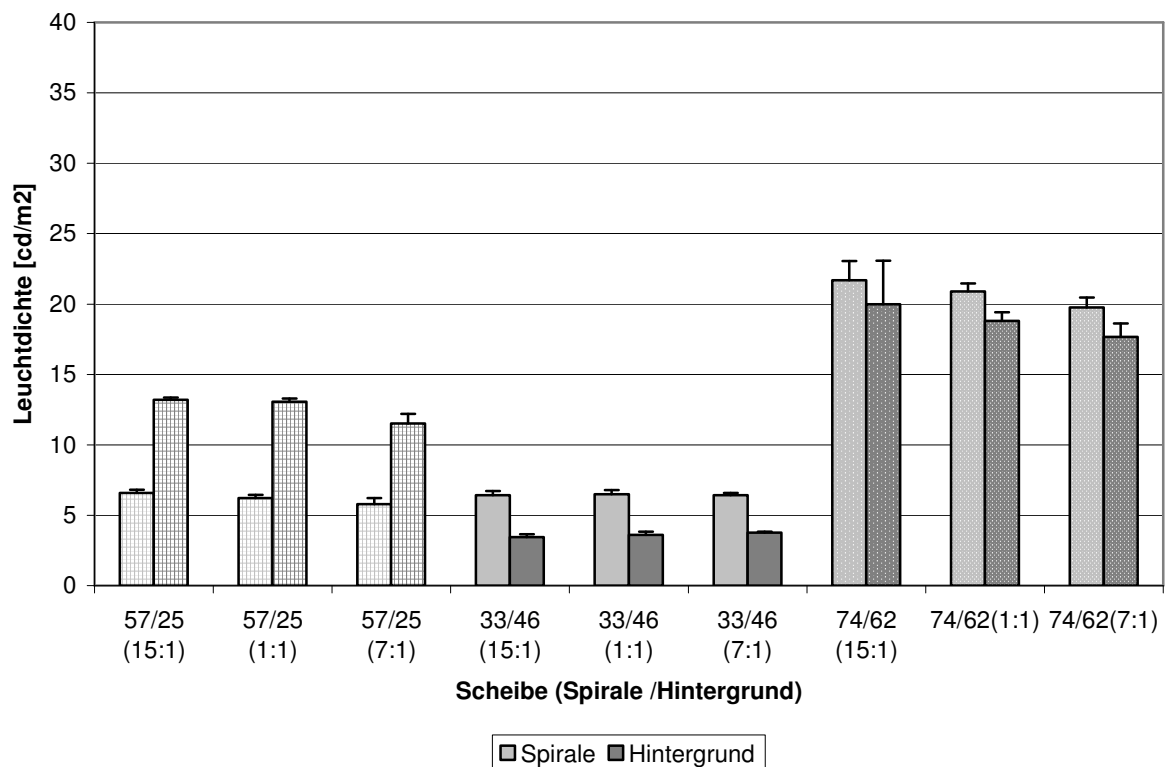


Abb. 3.93: Leuchtdichte [cd/m²] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 3 Spiralscheibenpaaren in Abhängigkeit vom Duty Cycle (6,2%, 12,2% und 50%), (Mittelwert aus 3 Versuchspersonen)

Ein Vergleich der Leuchtdichte für Spirale und Hintergrund am IEP macht deutlich, dass unabhängig vom zeitlichen Verhältnis von Spirale und Hintergrund bei den Scheiben eine hohe Übereinstimmung in der Leuchtdichte vorliegt (Abb. 3.93). Daraus folgt, dass das zeitliche Verhältnis keinen Einfluss auf die Einstellung des IEP hatte. Die Versuchspersonen stellten somit immer annähernd den gleichen IEP ein.

Dies wird nochmals anhand des Leuchtdichtekontrastes deutlich (Abb. 3.94). Dieser ist innerhalb der gleichen Scheiben fast identisch. So beträgt der Unterschied bei allen Scheiben bezogen auf den Duty Cycle weniger als 2%.

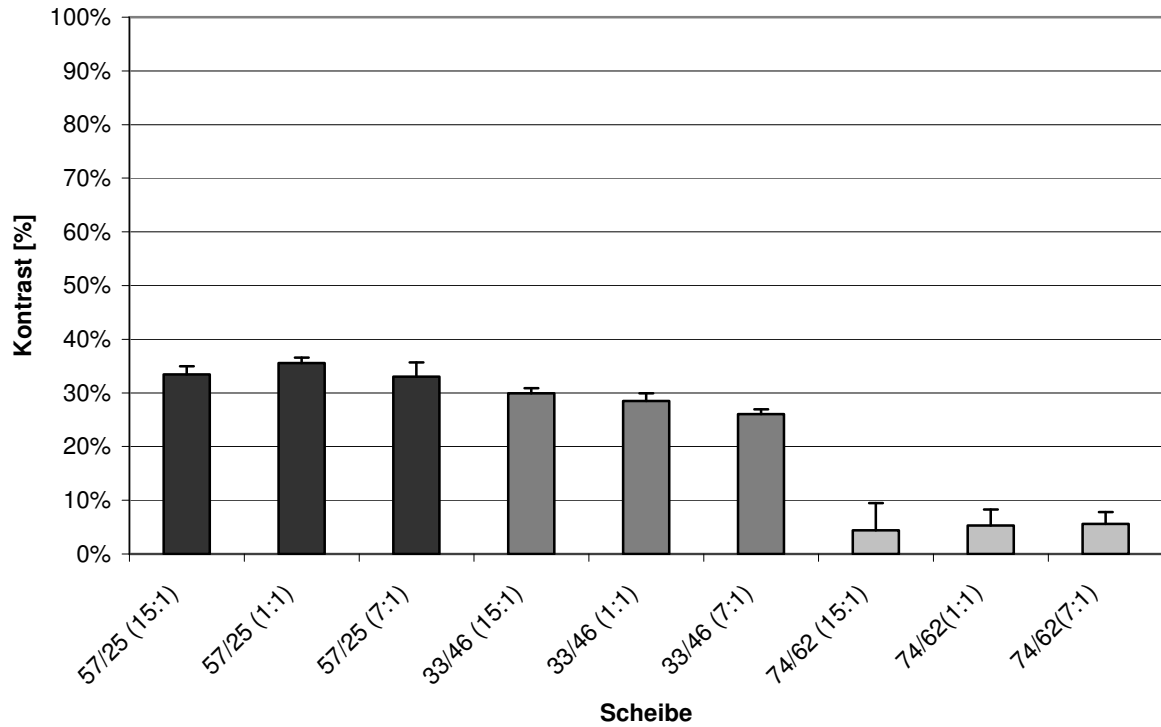


Abb. 3.94: Leuchtdichtekontrast [%] am IEP bei 3 Spiralscheibenpaaren in Abhängigkeit vom Duty Cycle (6,2%, 12,2% und 50%), (Mittelwert aus 3 Versuchspersonen)

3.4.3.1.2.3 Darstellung im Rezeptorraum

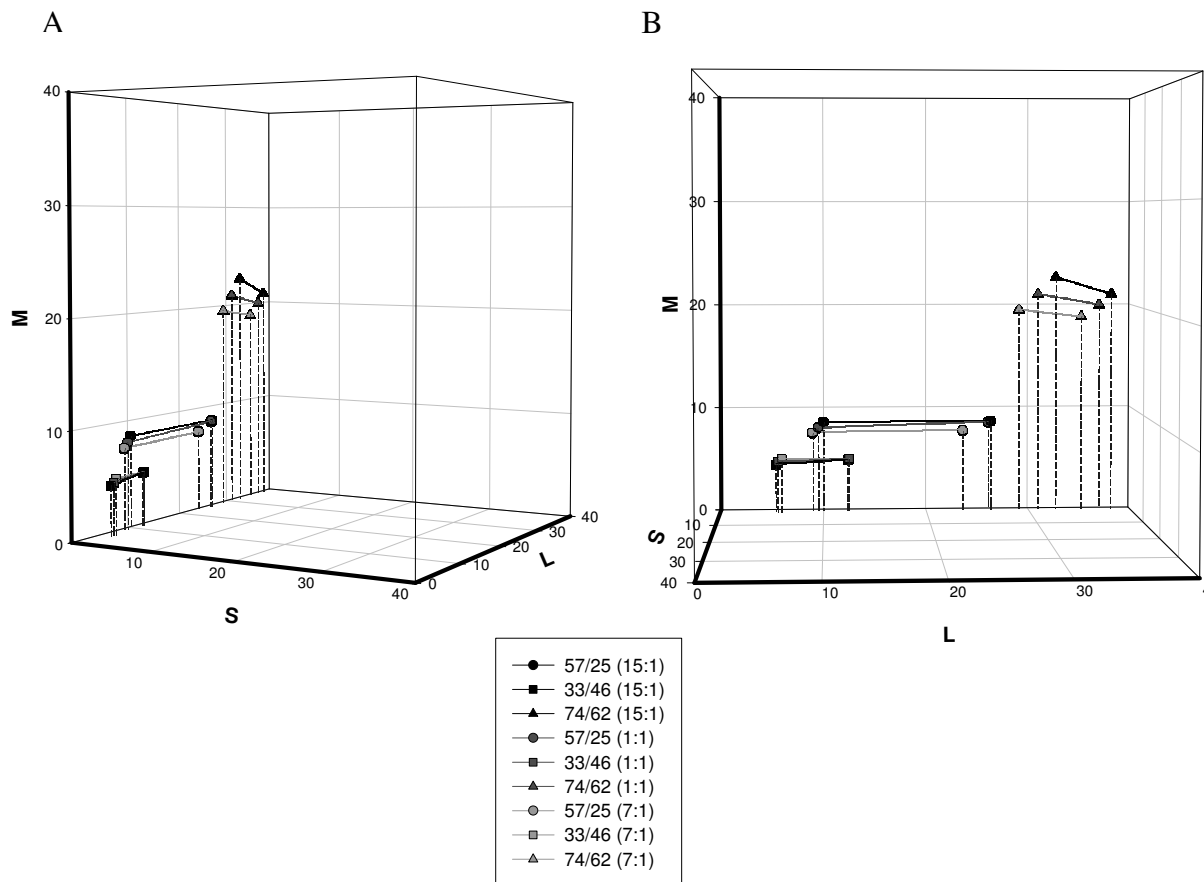


Abb. 3.95: Rezeptorraum: Dargestellt sind die Zapfenerregungen für Spirale und Hintergrund in Form von Differenzvektoren bei 3 Spiralscheiben in Abhängigkeit vom Duty Cycle.

A) Blick schräg von der S/M Ebene in den Rezeptorraum.

B) Rotation des Raumes, so dass der Blick direkt auf die M/L-Ebene fällt.

Wie aus der Abb. 3.95 A hervorgeht, liegen alle Differenzvektoren fast vollständig in der M/L- Ebene. Lediglich die Vektoren der Scheibe 33/46 ragen leicht in den Raum hinein. Aus dieser Perspektive wird zudem sichtbar, dass die Modulation des S-Zapfens gering ist, sein Beitrag liegt nahe null.

Ein Blick auf die M/L- Ebene macht deutlich (Abb. 3.95 B), dass die Differenzvektoren fast senkrecht zur M-Achse stehen. Dies gilt besonders für die Scheiben 57/25 und 33/46. Diese Lage der Vektoren ist Ausdruck der extrem geringen Modulation des M-Zapfens.

Vergleicht man die Lage der Differenzvektoren für die verschiedenen Duty Cycle, so ist erkennbar, dass diese keinen Einfluss auf die relative Lage der Vektoren im Raum hat. Es handelt sich vielmehr um eine parallele Verschiebung der Vektoren im

Rezeptorraum. Dies wird an den Differenzvektoren der Scheibe 74/62 deutlich. Der Vektor bei einem Duty Cycle von 6,2% liegt am weitesten im Raum. Dies erklärt sich durch die insgesamt höheren absoluten Zapfenerregungswerte: Der IEP wurde bei dieser Scheibe schon früh bei hohen Lichtintensitäten erreicht. An der relativen Lage im Raum ändert dies jedoch nichts.

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass bei den trichromatischen Versuchspersonen bei einem Duty Cycle von 50% eine Erhöhung der Rotationsfrequenz nötig war, damit ein IEP eingestellt werden konnte. Bei einem Duty Cycle von 6,2% dagegen war dies ohne Veränderung der Geschwindigkeit möglich. Unabhängig vom Duty Cycle wurde der IEP jedoch einheitlich eingestellt; die relative Lage der Vektoren im Rezeptorraum blieb unverändert.

Den protanopen Versuchspersonen hingegen war es bei beiden Duty Cycle ohne Veränderung der Rotationsfrequenz möglich, den IEP einzustellen. Auch hier hatte der Duty Cycle keinen Einfluss auf die Lage der Vektoren im Raum.

4 Diskussion

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war die Bestimmung der spektralen Empfindlichkeit eines hypothetischen neuronalen Bewegungsdetektors beim Menschen auf der Basis der Rezeptorerregungen des L-, M-, und S- Zapfens.

Zwar liegt auf diesem Gebiet eine Vielzahl von Untersuchungen vor, doch sind die Forschungsergebnisse hinsichtlich der Farbenblindheit des Bewegungssystems einerseits und der möglichen Beteiligung von chromatischer Information zur Bewegungswahrnehmung andererseits sehr heterogen. So postuliert eine Gruppe von Forschern, dass die Information zur Bewegungswahrnehmung allein auf der Modulation der Leuchtdichte beruht, das System damit als farbenblind zu bezeichnen ist (z.B. Anstis, 1970; Ramachandran & Gregory, 1978; Livingstone & Hubel, 1987,1988), basierend auf neueren Ergebnissen hingegen sehen sich viele Forscher bestätigt, dass das Bewegungssystem durchaus in der Lage ist, chromatische Informationen zur Bewegungswahrnehmung zu nutzen (z.B. Cavanagh et al., 1984; Cavanagh & Anstis, 1992; Logothetis, 1992; Dobkins & Albright, 1993). Im Rahmen dieser Experimente wurden isoluminante Reizmuster in Form von Streifenmustern bzw. Zufallsstereogrammen verwendet. Farbenblindheit des Bewegungssystems wurde postuliert, da die Bewegungswahrnehmung bei isoluminanten Bedingungen stark abnimmt, obwohl eine Restbewegung immer noch zu erkennen war. Gerade dies galt jedoch für andere als Hinweis auf einen chromatischen Input zum Bewegungssystem, da die Bewegungswahrnehmung nicht völlig zusammenbrach und es sogar weiterhin möglich war, die Richtung der Bewegung anzugeben (Lindsey & Teller, 1990; Mullen & Boulton, 1992).

In keiner der in diesem Bereich durchgeführten Arbeiten wird das vollständige Verschwinden der Bewegungswahrnehmung chromatisch verschiedener Reize beschrieben. Darüber hinaus liegen bisher keine Ergebnisse bezüglich der Bestimmung einer spektralen Empfindlichkeitsfunktion des an der Bewegungswahrnehmung beteiligten hypothetischen neuronalen Bewegungsdetektors vor, die eine eindeutige Aussage hinsichtlich der Art der Farbenblindheit der Bewegungswahrnehmung erlauben.

Dies konnte erstmals innerhalb der vorliegenden Arbeit unter der Verwendung eines Reizmusters in Form einer rotierenden archimedischen Spirale, bei dem sich Spirale und Hintergrund farblich voneinander unterschieden, gezeigt und bestimmt werden.

Im Gegensatz zu den meisten Arbeiten auf diesem Gebiet (z.B. Ramachandran & Gregory, 1978; Cavanagh et al., 1984; Dobkins & Albright, 1998) wurde auf bewegte Reize, basierend auf Scheinbewegungen, die auf Computerdisplays generiert wurden, verzichtet und ein *real motion* Stimulus in Form der rotierenden Spirale verwendet. Dies erschien sinnvoll, da der Reiz unter der Gesamtbeleuchtung des Raumes präsentiert wurde und daher mehr der Wahrnehmung von Bewegung entspricht wie es in der natürlichen Umgebung der Fall ist.

Die Verwendung von real und apparent motion Stimuli macht prinzipiell keinen Unterschied - so signalisiert ein Bewegungsdetektor nach dem Reichardt-Modell bei beiden Arten von Reizen Bewegung; eine Unterscheidung hinsichtlich der Bewegungsart ist somit nicht möglich. Die Tatsache, dass real motion und apparent motion sich gegenseitig aufheben können, spricht zusätzlich für einen gemeinsamen Verarbeitungsmechanismus (Gregory & Harris, 1984).

4.1 Zapfenbeiträge zur Bewegungswahrnehmung

Durch Veränderung der Beiträge farbiger Leuchtstoffröhren konnte im Versuch eine Beleuchtungssituation geschaffen werden, bei der die Bewegung und Struktur der Spirale vollständig verschwanden.

Der neuronale Bewegungsdetektor wird dabei in einem Zustand abgefragt, bei dem dieser keine Bewegung mehr signalisiert. Auf der Input-Ebene der Retina bedeutet dies, dass der oder die beteiligten Rezeptortypen unter diesen speziellen Bedingungen durch den Wechsel der unterschiedlichen farbigen Eingangsgrößen (Spirale und Hintergrund) kaum oder gar nicht moduliert werden. Diese sind somit gleich wirksam für die betreffenden Zapfenarten bzw. eine geeignete Kombination aus diesen und rufen daher keine oder wenigstens nur eine sehr geringe Modulation hervor, die unter der Schwelle des Bewegungsdetektors liegt.

Die Modulation in der spektralen Verteilung bzw. in der Leuchtdichte stellt die Grundvoraussetzung für die Wahrnehmung von Bewegung dar (Nakayama, 1985; Borst & Egelhaaf, 1993). Eine sich bewegende Oberfläche, die keine Variation in der Strahlungsverteilung oder in der Leuchtdichte zeigt, kann nicht als bewegt

wahrgenommen werden. Die Modulation der Zapfen gibt damit Aufschluss über die Fähigkeit, Bewegung zu signalisieren.

Wenn wir die Modulation eines Zapfentyps als Maß für die Fähigkeit zur Detektion von Bewegung ansehen, so zeigt sich bei den Trichromaten, dass unter den verwendeten vier verschiedenen Beleuchtungssituationen beim L-Zapfen die geringste Modulation aller drei Zapfentypen vorliegt. Bei den Dichromaten wies hingegen der M-Zapfen die geringste Modulation auf.

Bei Betrachtung allein dieser Ergebnisse ist man gewillt, einen Beitrag eines einzelnen Zapfentyps (L bzw. M) anzunehmen. Doch erstens ist die Modulation der betreffenden Zapfenart nicht vollständig Null, zweitens zeigt sich speziell bei den Trichromaten, dass beim M-Zapfen ebenfalls am IEP die Modulation deutlich abnimmt, wenn auch geringer als bei dem L-Zapfen.

Eine Betrachtung der Modulation allein erlaubt damit noch keine vollständige Aussage über die Beteiligung der Zapfen an der Bewegungswahrnehmung. Die Ergebnisse im 3-dimensionalen Rezeptorraum ermöglichen es dagegen, eine genauere Aussage zu treffen.

Aus der Lage der Differenzvektoren im Rezeptorraum lässt sich eine erste Abschätzung über die an der Bewegungswahrnehmung beteiligten Rezeptortypen machen. Ist nur eine Zapfenart beteiligt, so liegen die Vektoren (Farbreize) in einer Ebene, die senkrecht auf der Achse der betreffenden Zapfenart steht (Abb. 4.1). Ist dagegen mehr als ein Zapfentyp an der Bewegungswahrnehmung beteiligt, so liegen die Vektoren schräg im Raum.

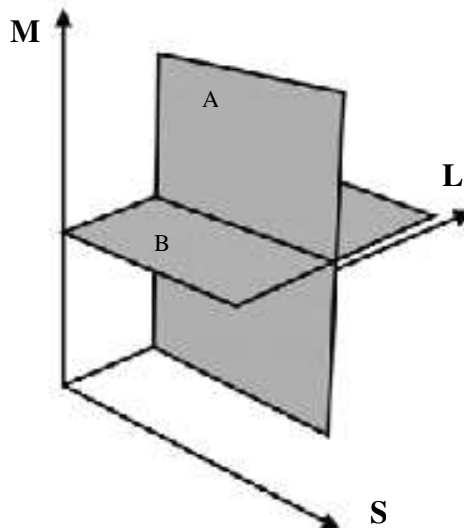


Abb. 4.1: Ebenen im Rezeptorraum

Die Ebene A liegt senkrecht zur L-Achse, d.h. alle Vektoren, die in dieser Ebene liegen, rufen keine Modulation des L-Zapfens hervor.

Die Ebene B dagegen steht senkrecht zur M-Achse, d.h. alle Vektoren, die in dieser Ebene liegen, rufen keine Modulation des M-Zapfens hervor. Sie sind isoeffizient.

Wie aus den Ergebnissen für die Trichromaten (3.1.1- 3.1.4) hervorgeht, liegen die Differenzvektoren unter den gelb-grünen und rot-grünen Beleuchtungsbedingungen fast vollständig schräg in der L/M–Ebene. Diese Schräglage ist unter rot-grüner Beleuchtung stärker ausgeprägt, als unter gelb-grüner Beleuchtung. Unter letzterer Beleuchtung liegen einige Differenzvektoren fast vollständig senkrecht zur L-Achse (z.B. Scheibe 74/62). Ein Einfluss der Beleuchtungskombinationen scheint hierfür am wahrscheinlichsten. So ist die Ebene, die durch die gelben und grünen Lichter aufgespannt wird, steiler für die Beleuchtungsänderung; infolgedessen liegen die Vektoren in dieser Ebene auch steiler im Bezug zur L-Achse.

Die Tatsache, dass die Differenzvektoren schräg sowohl zur L– als auch zur M-Achse stehen, spricht für einen Beitrag beider Zapfentypen zur Bewegungswahrnehmung. Bei den Protanopen hingegen liegen die Differenzvektoren unter beiden Beleuchtungsbedingungen nahezu senkrecht zur M-Achse. Dies deutet bei dieser Versuchsgruppe auf einen dominierenden, wenn nicht gar alleinigen Input des M-Zapfens zum Bewegungssystem hin und ist damit ein Hinweis auf die Farbenblindheit des Systems.

Ein ähnliches Bild zeigt sich bei den Versuchen unter blau-gelber und blau-roter Beleuchtung. Aus der Lage der Vektoren im Rezeptorraum wird die These gestützt, dass eine alleinige Beteiligung nur eines Zapfentypes zumindest für die Trichromaten ausgeschlossen werden kann – die Vektoren liegen sowohl schräg zur L- als auch zur M-Achse, was für einen Beitrag beider Zapfentypen zur Bewegungswahrnehmung spricht. Die Tatsache, dass der L-Zapfen durchgehend

innerhalb der verschiedenen Beleuchtungen am geringsten moduliert wird, spricht zudem für die dominierende Beteiligung des L-Zapfens bezüglich des zugrunde liegenden Mechanismus. Dies deckt sich mit den Ergebnissen von Gegenfurtner & Hawken (1995) und Stromeyer et al. (1994), welche ebenfalls eine dominierende Rolle des L-Zapfens bei der Bewegungswahrnehmung feststellen konnten.

Bei den protanopen Versuchspersonen deutet hingegen die Lage der Differenzvektoren erneut auf eine alleinige Beteiligung des M-Zapfens hin - die Vektoren liegen auch hier fast senkrecht zur M-Achse.

Was die Modulation und damit die Beteiligung des S-Zapfens betrifft, zeigte sich unter der gelb-grünen und rot-grünen Beleuchtung, dass diese sowohl für Protanope als auch für Trichromaten gegen null geht. Dagegen wird der S-Zapfen unter blau-gelber und gelb-blauer Beleuchtung extrem moduliert, was unter anderem aus der Lage der Differenzvektoren im Rezeptorraum hervorgeht. Eine Beteiligung dieses Zapfenstyps an der Bewegungswahrnehmung kann jedoch weitestgehend ausgeschlossen werden, da seine Modulation beliebig ist. Nur wenn die Modulation unter allen Beleuchtungsbedingungen nahezu null wäre, könnte von einer klaren Beteiligung des S-Zapfens gesprochen werden.

Die Tatsache, dass die Differenzvektoren bei den Trichromaten schräg in der L/M-Ebene liegen, spricht für die Beteiligung sowohl des M- als auch des L-Zapfens. Da die Luminanz-Ebene ebenfalls schräg zur M- und L-Achse steht, spricht dies für einen achromatischen postrezeptoralen Mechanismus, der die Signale von L- und M-Zapfen in einem bestimmten Verhältnis gewichtet und summiert. Ein Luminanz-Mechanismus übereinstimmend mit der Hellempfindlichkeitsfunktion ist zu vermuten, da diese durch Addition der Empfindlichkeitskurven des L- und des M-Zapfens in einem Verhältnis von etwa 2:1 angenähert werden kann. (Smith & Pokorny, 1975; Lennie et al., 1993).

Eine Beteiligung des S-Zapfens an der Bewegungswahrnehmung wird in dieser Arbeit, wie oben dargelegt, weitestgehend ausgeschlossen. Diese Aussage wird gestützt durch die Ergebnisse von Gegenfurtner & Hawken (1995), die ebenfalls nur einen vernachlässigbaren Einfluss des S-Zapfens zur Bewegungswahrnehmung feststellen konnten. Die Beliebigkeit in der Modulation des S-Zapfens und damit seine offensichtlich fehlende Beteiligung zur Bewegungswahrnehmung spricht zusätzlich für einen Luminanz-Mechanismus als Grundlage der Bewegungswahrnehmung. So wird allgemein die Meinung vertreten, dass der S-

Zapfen prinzipiell keinen Beitrag zur Hellempfindlichkeitsfunktion leistet (Eisner & McLeod, 1980).

4.2 Bedeutung der Leuchtdichte (Luminanz)¹

Ein neuronaler achromatischer Mechanismus, der die Informationen nur aufgrund von Leuchtdichteunterschieden verarbeitet, versagt unter isoluminanten Bedingungen.

In der Tat bestätigen die Ergebnisse der Leuchtdichteanalyse die These der Beteiligung eines achromatischen Mechanismus ähnlich der $V(\lambda)$ -Funktion hinsichtlich der Bewegungswahrnehmung.

Für die trichromatischen Versuchspersonen konnte gezeigt werden, dass am IEP sowohl für Spirale als auch Hintergrund nahezu isoluminante Bedingungen vorlagen. Der Leuchtdichtekontrast lag insgesamt unter 12%, in Abhängigkeit von der verwendeten Scheibe sogar bei nur 4%.

Zwar lag am IEP ein restlicher Leuchtdichtekontrast vor und scheint daher auf den ersten Blick isoluminanten Bedingungen zu widersprechen, doch kann diese scheinbare Diskrepanz durch den Unterschied in photometrischer und individueller Isoluminanz begründet werden.

Photometrische Isoluminanz basierend auf dem Standard-Normalbeobachter liegt vor, wenn beide Reize (hier Spirale und Hintergrund) gleiche Leuchtdichte aufweisen. Gleiche photometrische Isoluminanz und damit gleiche Antwort eines Luminanz-Kanals auf chromatisch verschiedene Reize garantiert jedoch nicht Isoluminanz für die betreffende Versuchsperson (subjektive Isoluminanz) (Kaiser, 1988).

So beruht die $V(\lambda)$ -Kurve basierend auf dem Normalbeobachter auf der gemittelten Messung einer großen Anzahl von Individuen (Überblick in Lennie et al., 1993) und repräsentiert nicht den individuellen Beobachter. So kommt es, dass der Isoluminanzpunkt individuell verschieden ist ebenso wie die spektrale Hellempfindlichkeitsfunktion $V(\lambda)$ eine starke interindividuelle Streuung aufweist

¹ Die Begriffe *Luminanz* und *Isoluminanz* sowie *Hellempfindlichkeitsfunktion* ($V(\lambda)$) beziehen sich nur auf den von der CIE definierten (trichromatischen) Standard-Normal-Beobachter. Für Dichromaten gelten sie streng genommen nicht. In der Arbeit werden für die Protanopen diese Begriffe jedoch ebenfalls verwendet, da sie zur Beschreibung desselben Sachverhaltes dienen und so leichter mit den Trichromaten verglichen werden können.

(Lennie et al. 1993; Kaiser, 1991). Zusätzlich ist der Isoluminanzpunkt sowohl abhängig von der Exzentrizität als auch von der räumlichen und zeitlichen Frequenz (Cavanagh et al., 1987).

Bei den protanopen Versuchspersonen liegt bei der Leuchtdichte für Spirale und Hintergrund ein weitaus größerer Leuchtdichtekontrast ($< 30\%$) vor. So war die Leuchtdichte für Spirale und Hintergrund immer deutlich erhöht, wenn diese einen roten Farbton aufwiesen. Dies kann durch das fehlende L-Pigment erklärt werden. Hierdurch besitzen Protanope eine verminderte Empfindlichkeit für den langwelligen Bereich des sichtbaren Spektrums. Infolgedessen müssen diese die Intensität der roten bzw. grünen Lampe so variieren (diese waren im Versuch regelbar), dass der M-Zapfen für den roten Teil des Reizes die gleiche Menge an Photonen absorbiert wie bei einem grünen Anteil. Dieser erhöhte Leuchtdichtekontrast spiegelt also letztlich den isoluminanten Bereich eines Protanopen wieder. Annähernd photometrisch isoluminante Bedingungen hinsichtlich der Leuchtdichte wären zu erwarten, wenn im Versuch die Leuchtdichte mit einem Spektralphotometer bestimmt worden wäre, das einen Sensor beinhaltet, der die Eigenschaften einer Helligkeits-Empfindlichkeitsfunktion für Dichromaten (Protanope) widerspiegelt.

Im Zusammenhang mit dem fehlendem L-Pigment erklärt sich auch, dass die Protanopen den IEP früher, d.h. bei einer höheren Lichtintensität der roten bzw. grünen Leuchtstoffröhre, erreichen.

4.3 Einstellung des IEP: Unterschiede zwischen den Beleuchtungen und innerhalb der Versuchspersonen

4.3.1 Einfluss der Beleuchtung

Unter rot-grüner und gelb-grüner Beleuchtung fiel es beiden Versuchsgruppen besonders leicht, die Bewegung der Spirale durch Regelung der Lichtintensitäten zum Verschwinden zu bringen. Der Leuchtdichtekontrast am IEP betrug z. T. nur 4%. Legt man entsprechend der Ergebnisse dieser Arbeit einen Luminanz-Kanal, der seinen Input über einen linearen Input sowohl des M- als auch des L-Zapfens bezieht, als möglichen Mechanismus der Bewegungswahrnehmung zu Grunde, so

könnte dies erklären, warum eine Einstellung des IEPs unter gelb-grüner und rot-grüner Beleuchtung als besonders einfach und eindeutig von den Versuchspersonen empfunden wurde. Durch die Regelung der Lichtintensitäten konnte möglicherweise leichter eine Beleuchtungssituation geschaffen werden, in der sowohl die Spirale als auch der Hintergrund gleich wirksam waren. Gleich wirksam und damit nicht mehr unterscheidbar für einen Luminanz-Mechanismus sind isoluminante Reize.

In der Theorie werden zwei chromatische Reize als isoluminant bezeichnet, wenn die Summe der L- und M-Zapfen-Erregungen hervorgerufen durch die eine Farbe genau der Summe der L- und M-Zapfen-Erregungen hervorgerufen durch die andere Farbe entspricht. Es ist daher möglich, dass L- und M- Zapfen, welche die neuronale Grundlage für die perzeptuelle Fähigkeit, einen 'luminance match' zu machen, bilden, durch diese Art von Reizen leichter so moduliert werden können, dass die Differenz sich ändert, ihre Summe aber konstant bleibt. Dies könnte auch erklären, warum in der überwiegenden Anzahl an Publikationen, die sich mit dem Einfluss der Leuchtdichte auf die Bewegungswahrnehmung beschäftigten, ausschließlich rot-grüne Reizmuster verwendet wurden.

Unter blau-roter und gelb-blauer Beleuchtung berichteten beide Versuchsgruppen dagegen übereinstimmend über größere Schwierigkeiten. So war der Bereich, in dem die Bewegung verschwand, sehr viel enger als unter den anderen beiden Beleuchtungen; zudem konnte eine stärkere Restbewegung wahrgenommen werden. Hierbei ist zu bedenken, dass über die gelb-blaue Beleuchtung vor allem ein chromatischer Mechanismus entlang der blau-gelb Dimension angesprochen wird, der nach S-(L+M) arbeitet und vor allem den S-Zapfen moduliert. Es ist möglich, dass es sich durch die verwendeten Beleuchtungen als schwieriger erwies, die Summe der Erregungen der L- und M-Zapfen annähernd konstant zu halten, wie es für einen Luminanz Kanal gilt. Dies würde auch erklären, warum unter diesen Beleuchtungen ein größerer Leuchtdichtekontrast vorlag als unter gelb-grüner und blau-roter Beleuchtung.

Eine weitere Möglichkeit, die für die Erklärung der bestehenden Schwierigkeiten angeführt werden kann, beruht auf den Folgen der retinalen Inhomogenität in der Absorption der kurzwelligen Strahlung. Diese, so Cavanagh (1991), sei nicht nur extrem inhomogen innerhalb und außerhalb des 2° Macula Gebietes, sondern auch innerhalb der Macula selbst. Infolgedessen sollte, so Cavanagh, wenn möglich auf

blaue Farbreize verzichtet werden, da es diese Inhomogenität sehr erschwert, isoluminante blaue Stimuli zu erzeugen.

Darüber hinaus könnte die chromatische Abberation, speziell bei der Verwendung von blau-roten Stimuli, einen Einfluss gehabt haben. So bestanden die Scheiben unter der rot-blauen Beleuchtung aus blauen bzw. roten Spiralen. Das kann je nach Versuchsperson dazu führen, dass eine rote Spirale auf einem blauen Hintergrund eine Tiefenwahrnehmung hervorruft, bei der Rot vor Blau wahrgenommen wird. (Farbstereopsis). Dieser Effekt kann sich aber auch umkehren: So wird von einigen Menschen Blau vor Rot gesehen (Stiles-Crawford-Effekt 1. Art), (C. v. Campenhausen, S.213, 1993). Dies würde erklären, warum am IEP sowohl eine starke Restbewegung der Spirale als auch ihre Form wahrgenommen werden konnten.

4.3.2 Die Versuchspersonen

Die Einstellung des IEP zeigte eine hohe Übereinstimmung innerhalb der Versuchspersonen. Abweichungen waren aber durchaus erkennbar, speziell unter blau-roter und blau-gelber Beleuchtung (s.o.).

Die Schwankungen, die innerhalb der Versuchspersonen auftraten, können auf einen Polymorphismus in den L- und M-Genen zurückgeführt werden. Der Polymorphismus ist das Ergebnis eines Austauschs von nur einem Nukleotid innerhalb des Genes. Auswirkungen auf die spektrale Empfindlichkeit haben nur Änderungen in den codierenden Sequenzen von Exon 3 und 5 (Sharpe et al., 2001). Besonders bemerkbar macht sich der Austausch von Alanin gegen Serin bei Codon 180 in Exon 3 im L- und M-Gen. Dieser wirkt sich phänotypisch dahingehend aus, dass er einen rot-shift in der spektralen Empfindlichkeit hervorruft, die Versuchspersonen also bei Farbmischungsexperimenten (z.B. Anomaloskop) weniger rot benötigen (z.B. Nathans, 1989; Bowmaker, 1998). Der dabei vorhandene Unterschied in der spektralen Empfindlichkeit beträgt je nach verwendeter Technik 2,7 nm (Sharpe et al., 1998; in vivo Messung der spektralen Empfindlichkeit) bis 7 nm (Asenjo et al., 1994; Klonierungsexperimente). Innerhalb der L-Pigment-Gene zeigen 56,3% Serin und 43,7% Alanin an Position 180. Bei den M- Genen sind es etwa 6% Serin und 94 % Alanin (Stockman & Sharpe, 2000). Der Alanin-Serin Polymorphismus

innerhalb des M-Pigments ist somit nicht so ausgeprägt wie beim L-Pigment. Dies könnte erklären, warum die Schwankungen innerhalb der protanopen Versuchsgruppe deutlich geringer ausfielen als bei den Trichromaten.

Die spektrale Empfindlichkeit wird darüber hinaus durch vielfältige Faktoren wie Photopigmentdichte, Zapfenverhältnis vom L-, M-, und S-Zapfen und der Dichte in der Linsen- sowie Macularpigmentation beeinflusst, da diese individuell verschieden sind (Stockman & Sharpe, 2001). Es ist daher anzunehmen, dass sich der eine oder andere Faktor zusätzlich auf die Einstellung des IEP auswirkte.

4.4 Die spektrale Empfindlichkeit des neuronalen Bewegungsdetektors entspricht $V(\lambda)$

Die Betrachtung der Zapfenmodulation sowie die Analyse der Leuchtdichte am IEP als auch die Lage der Differenzvektoren innerhalb der Trichromaten hat einwandfrei ergeben, dass der Detektion von Bewegung des innerhalb dieser Versuchsreihe verwendeten Reizmusters nicht ein einzelner Zapfentyp zugrunde gelegt werden kann. Vielmehr ist ein achromatischer Mechanismus erkennbar, der die Signale des L- und M-Zapfens entsprechend der Definition des Luminanz-Kanals additiv miteinander verrechnet, wobei ein dominierender Input des L-Zapfens sichtbar wurde. Folglich ist eine spektrale Empfindlichkeit ähnlich der photopischen $V(\lambda)$ -Funktion anzunehmen. Die zu erwartende Funktion muss breitbandig sein und sollte prinzipiell keinen Input des S-Zapfens aufweisen. Auch für die protanopen Versuchspersonen kann von einem achromatischen, auf Leuchtdichteunterschieden basierenden, Mechanismus der Bewegungswahrnehmung ausgegangen werden. So wird die Hellempfindlichkeitsfunktion der Protanopen allein durch die Empfindlichkeit des M-Zapfens repräsentiert.

Aus der einfachen Betrachtung der Lage der Vektoren im Raum alleine kann jedoch nicht eine spektrale Empfindlichkeitskurve des potentiellen neuronalen Bewegungsdetektors abgelesen werden. Dazu müsste man die Gewichtungskoeffizienten für die spektrale Empfindlichkeit der L-, M und S-Zapfen genau bestimmen.

Um dies zu tun, wurde ein geometrischer Lösungsweg gewählt, wie er unter 3.3 beschrieben ist.

Für die trichromatische Versuchsgruppe ergab die Bestimmung der Koeffizienten für den Bewertungsvektor (Tab. 4.1) nach anschließender Gewichtung mit den spektralen Zapfenempfindlichkeitsfunktionen nach Stockman und Sharpe (2000) eine breitbandige spektrale Empfindlichkeitskurve des hypothetischen Bewegungsdetektors (Abb. 4.2).

	Koeffizienten		
	<i>L</i>	<i>M</i>	<i>S</i>
Mittelwert	0,87721664	0,32635233	0,01522401
STABW	0,1796386	0,20317223	0,22598625

Tab. 4.1: Koeffizienten für L-, M-, und S-Zapfen

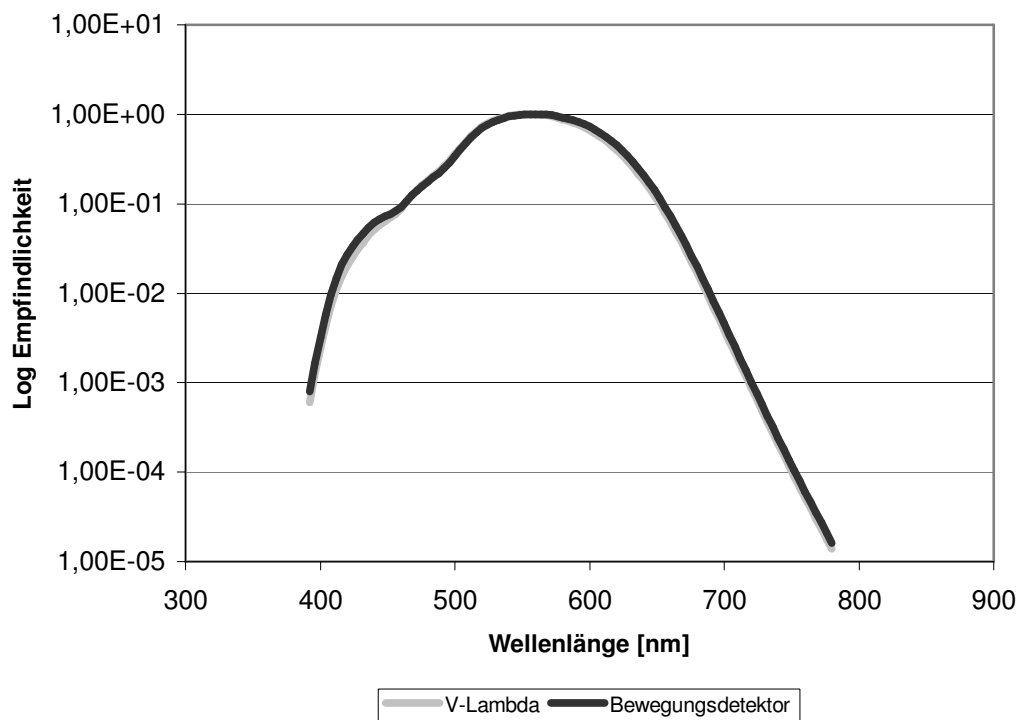


Abb. 4.2: Spektrale Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors (schwarz) und $V(\lambda)$ -Funktion (grau) nach Stockman & Sharpe (2000)

Die in dieser Arbeit ermittelte spektrale Empfindlichkeitskurve stimmt erstaunlich gut mit der von Stockman und Sharpe (2000) ermittelten photopischen $V(\lambda)$ -Funktion überein. Damit konnte in dieser Arbeit klar gezeigt werden, dass der an dieser Form

der Bewegungswahrnehmung beteiligte Bewegungsdetektor eine spektrale Empfindlichkeit aufweist, die prinzipiell $V(\lambda)$ entspricht. Ein farb-opponenter Mechanismus wie ihn z.B. Stromeyer et al. (1994) beschrieben, konnte somit nicht festgestellt werden. Wie anhand der Koeffizienten sichtbar, liegt der S-Beitrag bei null. Der Input des L-Zapfens ist doppelt so stark wie der des M-Zapfens und deckt sich damit mit den Ergebnissen hinsichtlich der $V(\lambda)$ -Funktion. So ist allgemein anerkannt, dass die Signale des L- und M-Zapfens postrezeptoral in einem Verhältnis von etwa 2:1 (Smith & Pokorny, 1975; Eisner & McLeod, 1980) kombiniert werden und die sich daraus ergebende spektrale Empfindlichkeit letztlich durch $V(\lambda)$ repräsentiert wird. Das dabei angegebene Verhältnis von L zu M wird oft auf das Zapfenverhältnis von L- und M-Zapfen zurückgeführt (Smith & Pokorny, 1975). Dieses variiert individuell jedoch beträchtlich von 1:1 bis hin zu 4:1 (Williams & Roorda, 2001), die spektrale Hellempfindlichkeitsfunktion ändert sich jedoch nur geringfügig durch das Verhältnis von L- und M-Zapfen (Jacobs & Deegan, 1997). So wird vermutet, dass sich in dem Verhältnis von 2:1 zusätzlich das relative synaptische Verhältnis zu den M-Zellen widerspiegelt (Lee, 2001).

Stockman und Sharpe (2000) bestimmen die $V(\lambda)$ -Kurve (für 2° Bedingungen) innerhalb ihrer Arbeit, indem sie die Linearkombination der Zapfenempfindlichkeitsfunktionen von $l(\lambda)$ und $m(\lambda)$ ermittelten, die am besten den Daten aus der Heterochromatischen-Flicker-Photometrie (HFP) angenähert werden konnten. Aufgrund des geringen S-Beitrages (durch HFP minimiert) vernachlässigten sie diesen in ihrer Betrachtung. Dies könnte den geringfügigen Unterschied in den Kurven im kurzwelligen Bereich erklären. So zeigt die hier ermittelte spektrale Empfindlichkeitsfunktion eine geringfügig höhere Empfindlichkeit im kurzwelligen Bereich.

Die Frage, in wieweit der S-Zapfen einen Beitrag zur Luminanz und damit zu einem achromatischen System leistet, ist zum Teil strittig (Cavanagh, McLeod & Anstis, 1987; Lee & Stromeyer, 1989; Eisner & McLeod, 1980), ist aber nach neuerer Erkenntnis nicht mehr ausgeschlossen (Lee & Stromeyer, 1989) und vielfach abhängig von der Reizkonfiguration (Calkins, 2001). Damit wäre es möglich, dass sich in dieser Kurve der wenn auch äußerst kleine, aber messbare Beitrag des S-Zapfens zur Bewegungswahrnehmung widerspiegelt. Immerhin konnte ein S-Zapfen-Input sowohl durch fMRT (funktionelle Magnetik-Resonanz-Tomographie) Experimente an Menschen in MT und MST als auch durch Multizell-Ableitungen an

M-Neuronen nachgewiesen werden (Wandell et al., 1999; Calkins, 2001 als Übersicht).

Der Skalierungsfaktor zur Erfüllung der Linearkombination wurde von Stockman & Sharp mit 1,5 angegeben, so dass sich die $V(\lambda)$ -Funktion wie folgt ergibt: $1,5 l(\lambda) + m(\lambda)$.

In dieser Arbeit ergab sich entsprechend der Koeffizienten ein Faktor von 2,7 für $l(\lambda)$. Dies erklärt, warum die Kurve im Vergleich zu Stockman & Sharpe (2000) leicht in den langwelligen Bereich verschoben ist. Der Unterschied bezüglich des Faktors kann auf die völlig verschiedene Methodik und Reizkonfiguration zurückgeführt werden. So bestand das Ziel ja nicht in der Bestimmung von $V(\lambda)$ über HFP. Vielmehr wurde über einen geometrischen Lösungsansatz die spektrale Empfindlichkeit und damit die Beteiligung der 3 Zapfentypen für diese spezielle Form der Bewegungswahrnehmung charakterisiert. Folglich ist es fast zwingend zu erwarten, dass geringe Unterschiede in den Ergebnissen auftreten müssen. Die Ergebnisse bestätigen jedoch, dass Flicker-Reize und bewegte Reize über denselben Mechanismus verarbeitet werden (Anstis & Cavanagh, 1983) und infolgedessen eine ähnliche spektrale Empfindlichkeit aufweisen.

Im Gegensatz zu den spektralen Zapfenempfindlichkeiten variiert die Form der $V(\lambda)$ -Funktion infolge chromatischer Adaptation (z.B. deVries, 1948; Eisner & MacLeod, 1980). Dies könnte erklären, warum die Koeffizienten und damit der Verlauf der Kurve sich in Abhängigkeit von der Beleuchtungssituation verändern.

So macht ein Vergleich der Koeffizienten deutlich, dass etwa bei der Kombination Rot-Grün mit Blau-Gelb und Rot-Grün mit Blau-Rot der kleinste Faktor für L vorliegt. Der M-Zapfen hingegen weist bei diesen Beleuchtungskombinationen jeweils den größten Faktor auf. Es ist somit zu vermuten, dass unter diesen Beleuchtungsbedingungen, unter denen die Versuchspersonen durchschnittlich eine Stunde an den Versuchen teilnahmen, der L-Zapfen stärker adaptierte als unter den anderen Beleuchtungskombinationen.

Ausgangspunkt der geometrischen Lösung zur Ermittlung der spektralen Empfindlichkeitskurve war die Bestimmung des Bewertungsvektors, der senkrecht zu den Differenzvektoren liegt. Wie oben dargelegt, gibt dieser Bewertungsvektor die Koeffizienten und damit den Grad der Beteiligung der Zapfen an der Bewegungswahrnehmung an. Die entsprechende Gewichtung mit den spektralen

Empfindlichkeitsfunktionen charakterisiert die daraus resultierende Funktion als ähnlich einer photopischen Hellempfindlichkeitsfunktion, welche sich aus einer gewichteten Summe der spektralen Empfindlichkeit des L- und M-Zapfens ableiten lässt. Trägt man den ermittelten Vektor in den Rezeptorraum ein, so definiert er die Luminanz-Achse. Die im Versuch ermittelten Differenzvektoren müssten nun mehr oder weniger senkrecht zu dieser Achse stehen und damit die Ebenen gleicher Luminanz bilden. Schließlich ist die Bewegungswahrnehmung zusammengebrochen, als Spirale und Hintergrund hinsichtlich ihrer Luminanz annähernd gleich (isoluminant) und folglich gleich wirksam für den Bewegungsdetektor waren.

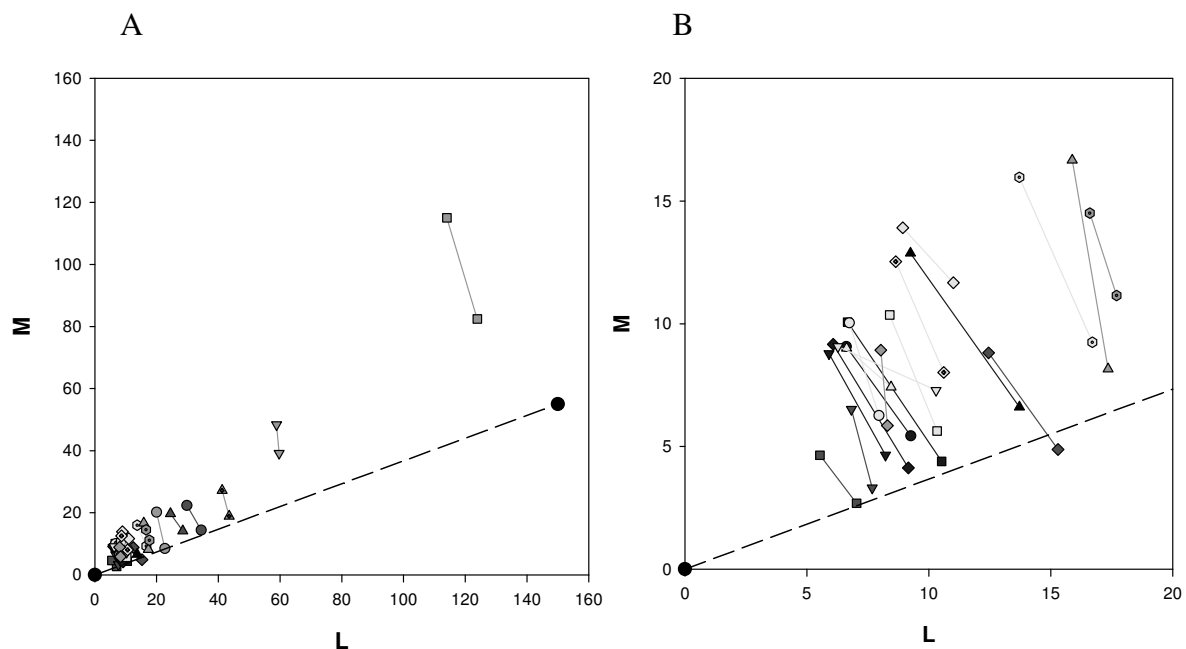


Abb. 4.3: Rezeptorraum

A) Dargestellt sind die Differenzvektoren aller Versuchsreihen. Da der Beitrag von S bei Null liegt, wurde dieser vernachlässigt und nur die Werte für L und M eingetragen (Blick auf L/M Ebene). Die Differenzvektoren stehen nahezu senkrecht auf dem ermittelten Bewertungsvektor a (gestrichelte Linie), welcher die spektrale Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors repräsentiert.

B) Gleiche Darstellung wie bei A: Hier wurde jedoch die Skalierung geändert, so dass die Lage der Differenzvektoren nahe dem Ursprung besser sichtbar wird.

In der Tat stehen die Differenzvektoren wie gefordert fast vollständig senkrecht zur ermittelten Luminanzachse (schwarze Linie, Abb. 4.3)); sie liegen in unterschiedlichen Isoluminanz-Ebenen, die in Abhängigkeit von der Intensität unterschiedlich weit vom Ursprung entfernt liegen. Folglich ist der Wechsel von

farbiger Spirale und Hintergrund für ein System, das Veränderungen nur aufgrund von Leuchtdichteunterschieden verarbeitet, nicht zu detektieren.

Auch für die protanope Versuchsgruppe ist eine spektrale Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors analog zu der Hellempfindlichkeitsfunktion der Trichromaten zu erwarten. So wies der M-Zapfen in allen Experimenten die geringste Modulation auf. Ebenso wie bei den Trichromaten wird für die Hellempfindlichkeitsfunktion der Dichromaten angenommen, dass diese eine Linearkombination der Zapfenempfindlichkeiten darstellt (Wyszecki & Stiles, 2000). Da der Beitrag des L-Zapfens bei den Protanopen Null ist, wird diese ausschließlich über den M-Zapfen bestimmt. Wie aus den Koeffizienten zur Bestimmung der spektralen Empfindlichkeit hervor geht, ist dies - wie zu erwarten - der Fall.

	Koeffizienten		
	<i>L</i>	<i>M</i>	<i>S</i>
Mittelwert	-0,00868253	0,96506113	0,10490582
STABW	0,0587101	0,1246235	0,19765124

Tab. 4.2: Koeffizienten für L-, M-, und S-Zapfen

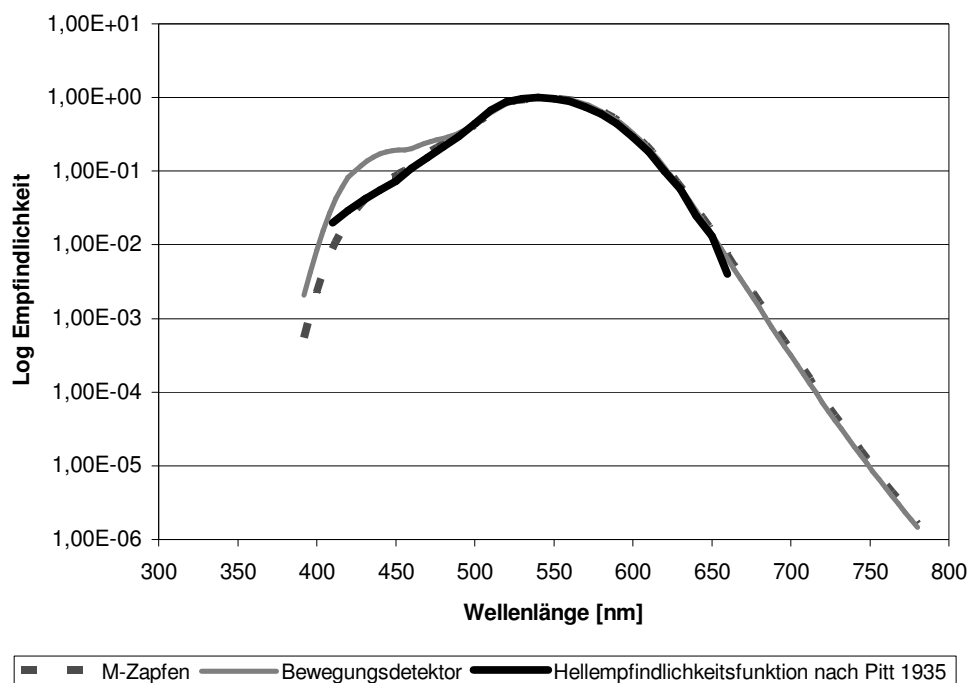


Abb. 4.4: Spektrale Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors (grau) und Hellempfindlichkeitsfunktion der Protanopen (schwarz) nach Pitt (1935) sowie Empfindlichkeit des M-Zapfens (gestrichelt) nach Stockman & Sharpe (2000)

Zum Vergleich wurde die ermittelte spektrale Empfindlichkeitsfunktion des Bewegungsdetektors zusammen mit der spektralen Empfindlichkeit des M-Zapfens nach Stockman und Sharpe (2000) sowie die von Pitt (1935) bestimmte Hellempfindlichkeitsfunktion für Protanope in ein Diagramm eingetragen. Wie der Abbildung 4.4 zu entnehmen ist, stimmen die Funktionen außerordentlich gut, gerade in dem mittel- und langwelligen Bereich des Spektrums, überein. Die spektrale Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors beruht damit wie erwartet auf Leuchtdichteunterschieden. Obwohl die von Pitt (1935) bestimmte Kurve als Standard-Funktion für Protanope herangezogen wird², sollte beachtet werden, dass die Messung von Pitt auf *brightness matching* beruht, einer Methode, welche nicht dem geforderten Gesetz der Additivität unterliegt und einen, im Vergleich zu HFP ermittelten Hellempfindlichkeitsfunktion, stärkeren Beitrag des S-Zapfens aufweist (Lennie et al., 1993; Wyszecki & Stiles, 2000). Für die Betrachtung der Unterschiede im kurzwelligen Teil des Spektrums hat dies jedoch keine Auswirkung, da es die in dieser Arbeit ermittelte Kurve ist, die einen deutlich stärkeren Beitrag des S-Zapfens aufweist. Dieser ist, wenn man den Koeffizient des S-Zapfens nimmt, mit 0,104 deutlich stärker ausgeprägt als bei den Trichromaten.

Der Beitrag des S-Zapfens zur Luminanz wurde - wie oben erwähnt - lange Zeit kontrovers diskutiert (Stockman, MacLeod & DePriest, 1991). Heute scheint jedoch klar, dass unter bestimmten Bedingungen (wenn z.B. sowohl L- als auch M-Zapfen selektiv adaptieren) ein geringer Beitrag des S-Zapfens vorliegt (Lee & Stromeyer, 1989; MacLeod & DePriest, 1991).

Der hier ermittelte stärkere Beitrag des S-Zapfens könnte mehrere Gründe haben: So könnte es sein, dass unter der Gesamtbeleuchtung des Versuchsraumes der M-Zapfen besonders stark adaptierte und infolgedessen ein sichtbarer S-Beitrag gemessen werden konnte. Dies würde aber auch analog für die Trichromaten gelten. Hier fiel der S-Beitrag jedoch weit geringer aus, so dass fraglich ist, inwieweit diese These anwendbar ist.

Durch die hohe Flickerfrequenz (15 Hz) bei HPF wird ein Beitrag des S-Zapfens infolge seiner geringen zeitlichen Empfindlichkeit im Vorfeld minimiert. Denkbar wäre daher, dass aufgrund der hier verwendeten deutlich geringeren Frequenz (4 Hz) ein geringer S-Beitrag, so vorhanden, stärker zum Tragen kommen könnte. Dies müsste

² Eine Kurve analog der $V(\lambda)$ -Funktion basierend den Kriterien des CIE-Standard-Normal-Beobachters liegt für Protanope nicht vor (Wyszecki & Stiles, 2000). Pitt führte seine Messungen an 6 Protanopen durch, jedoch nur in einem Bereich von 410 nm bis 660 nm.

dann auch bei den Trichromaten zum Ausdruck kommen, was jedoch nur äußerst begrenzt sichtbar wurde.

Schließlich könnte es möglich sein, dass in Folge des fehlenden L- Zapfenpigmentes der Anteil des S-Zapfens im kurzwelligen Bereich stärker erkennbar wird.

Letztlich kann nicht völlig ausgeschlossen werden, dass der eine oder andere oben genannte Punkt ursächlich für den stärkeren Input verantwortlich ist.

Der ermittelte Bewertungsvektor \bar{a} beschreibt die Linearkombination der drei Zapfen unter der die Bewegungswahrnehmung des Reizmusters möglich ist. Trägt man diesen Vektor in den Rezeptorraum ein, so definiert er die Luminanz-Achse, die bei Protanopen weitestgehend mit der spektralen Empfindlichkeit des M-Zapfens übereinstimmt. Die im Versuch ermittelten Differenzvektoren müssten nun mehr oder weniger senkrecht zu dieser Achse stehen und damit die Ebenen gleicher Luminanz bilden.

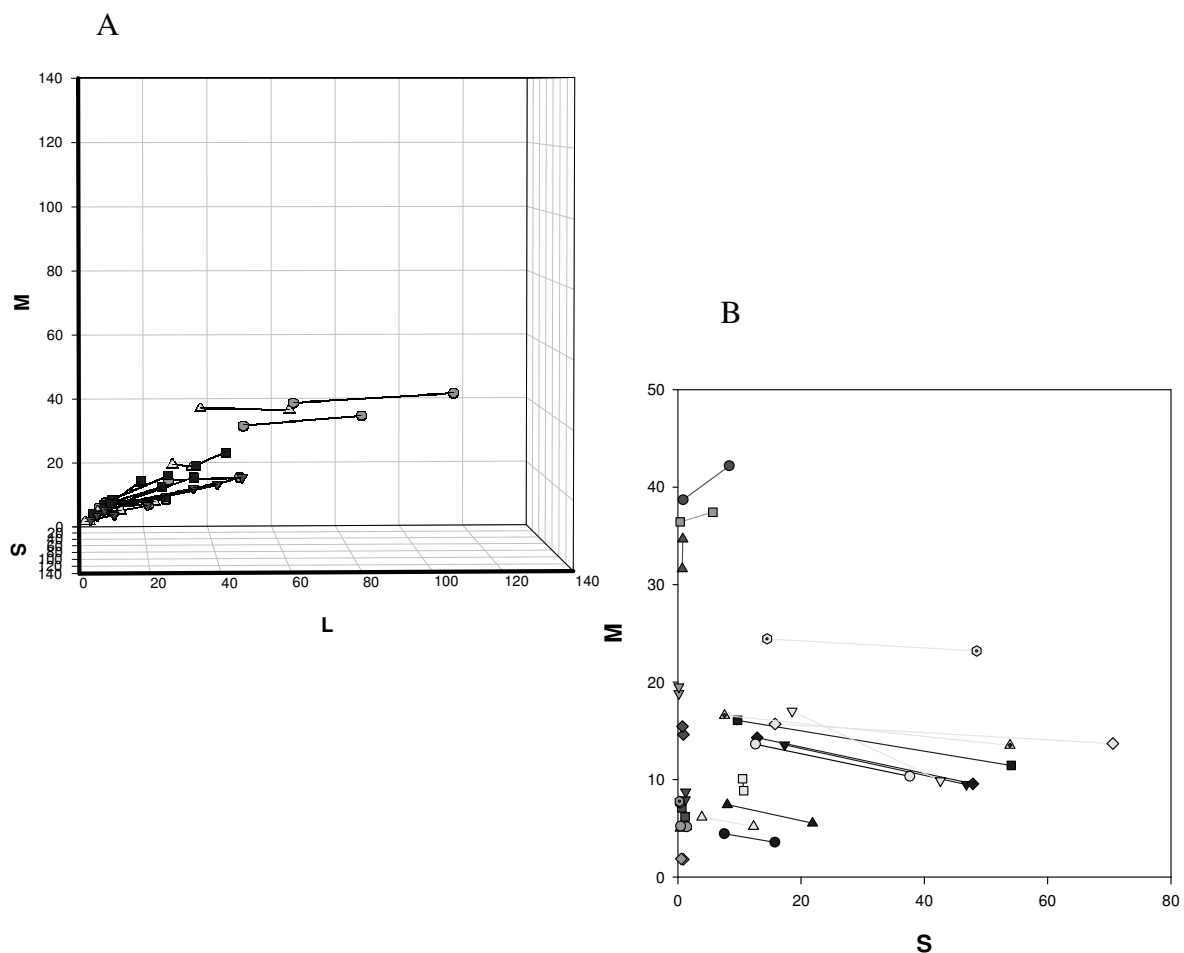


Abb. 4.5: Rezeptorraum

Dargestellt sind die Differenzvektoren aller Versuchsreihen. Diese stehen nahezu senkrecht auf dem ermittelten Bewertungsvektor \bar{a} (entspricht M-Zapfen), welcher die spektrale Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors repräsentiert.

A) Blick auf L/M-Ebene

B) Blick auf M/S-Ebene. Da die Protanopen nicht über ein L-Pigment verfügen, wurde die L-Achse weggelassen.

Wie zu erwarten, stehen die Differenzvektoren nahezu senkrecht zu der M- Achse. Die spektrale Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors wird bei den Protanopen damit hauptsächlich von der spektralen Empfindlichkeit des M-Zapfens bestimmt und stimmt sehr gut mit der Hellempfindlichkeitsfunktion der Dichromaten (Potanopen) nach Pitt (1935) überein.

4.5 Physiologisches Substrat für die ermittelte spektrale Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors

Die in dieser Arbeit ermittelte spektrale Empfindlichkeit eines neuronalen Bewegungsdetektors für das innerhalb der Versuche verwendete bewegte Reizmuster hat ergeben, dass der zugrunde liegende physiologische Mechanismus farbenblind ist: Die Bewegung kann nur aufgrund von Leuchtdichteunterschieden detektiert werden. Es hat sich gezeigt, dass die spektrale Empfindlichkeit, welche sich aus der Linearkombination der Zapfenempfindlichkeiten des L- und M-Zapfens (M-Zapfen bei Protanopen) zusammensetzt, außerordentlich gut mit der über HFP bestimmten Hellempfindlichkeitsfunktion $V(\lambda)$ übereinstimmt. Da sich diese ebenfalls aus der linearen Kombination des L- und M-Zapfens bestimmen lässt, ist eine Interpretation von $V(\lambda)$, dass diese die Empfindlichkeit des postrezeptoralen psychophysisch definierten Luminanz-Kanals repräsentiert (Lennie et al., 1993).

Die Fragen, die sich stellen, sind folgende: Liegt der hier ermittelten spektralen Empfindlichkeit derselbe Luminanz-Kanal wie $V(\lambda)$ zugrunde und wie sieht ein möglicher neuronaler Mechanismus aus?

Ein neuronaler Mechanismus, der die Grundlage der hier ermittelten spektralen Empfindlichkeit für die Bewegungswahrnehmung darstellt, sollte annähernd linear in seinem Verhalten sein, sollte sowohl breitbandig hinsichtlich seiner spektralen Empfindlichkeit als auch schnell in seinem Antwortverhalten sein. Darüber hinaus ist zu fordern, dass die neuronale Population sehr ähnlich in ihren spektralen Eigenschaften sein muss. Das Antwortverhalten bei Isoluminanz sollte gegen null gehen.

Ein potentieller neuronaler Mechanismus, auf den diese Eigenschaften zutreffen, stellt zweifelsohne der magnozelluläre Kanal dar. Dieser nimmt seinen Ursprung in den M-Ganglien Zellen und projiziert über das CGL in Schicht 4 C von V1 (Übersicht Valberg & Lee, 1992; Merrigan & Maunsell, 1993; Dobkins & Albright, 1998). Kennzeichnend für diese Zellen sind eine hohe Kontrastempfindlichkeit, ein geringes räumliches jedoch hohes zeitliches Auflösungsvermögen, ein phasisches Antwortverhalten sowie jedwedem Fehlen von Wellenlängenselektivität. So zeigen die rezeptiven Felder sowohl im Zentrum als auch in dem antagonistischen Umfeld additiven Input von L- und M-Zapfen.

Lee et al. (1988) konnte an M-Ganglien Zellen und M-CGL Zellen von Makaken nachweisen, dass diese den Input des L- und M-Zapfens in einem Verhältnis von 2:1 kombinieren. Damit weisen diese Zellen eine spektrale Empfindlichkeit ähnlich der hier gemessenen Funktion sowie der von $V(\lambda)$ auf. Ein signifikanter S-Input zum rezeptiven Feld der M-Zellen scheint jedoch nicht vorzuliegen (Lee et al., 1988; Darcy, 2001).

Die Folge des additiven Inputs des L- und M-Zapfens ist, dass die Magno-Zellen bei Isoluminanz eine Null-Antwort zeigen; die Aktivitäten in Zentrum und Umfeld heben sich dann genau auf (Shapley & Hawken, 2001). Dieser Isoluminanzpunkt schwankt zwar von Neuron zu Neuron, jedoch nur geringfügig (Lee et al., 1988; Shapley & Hawken, 2001).

Ein weiterer Punkt, der für den magnozellulären Kanal als neuronales Substrat spricht, ist die Tatsache, dass die M-Zellen den Hauptinput in MT ausmachen, dem Gebiet im Cortex, dem eine zentrale Rolle in der Verarbeitung von Bewegung zugeschrieben wird (Zeki, 1978; Albright, 1993). Maunsell et al. (1990) leiteten an Zellen in MT ab, während sie selektiv die Aktivität der M- bzw. P-Zellen des CGL durch chemische Substanzen blockierten. Sie konnten dabei zeigen, dass durch die Blockierung der Magno-Zellen die Aktivität in MT zum Teil vollständig zum Erliegen kam, wohingegen nach Blockierung der P-Zellen immer noch eine deutliche Aktivität in MT gemessen werden konnte.

Darüber hinaus zeigten einige, jedoch nicht alle MT-Zellen, eine Null-Antwort bei Stimulierung mit isoluminanten Reizen (Gegenfurtner et al., 1994).

Sowohl die Magno- Zellen als auch die MT-Zellen verfügen damit über Eigenschaften, die es erlauben, die in dieser Arbeit ermittelte spektrale Empfindlichkeit und damit den Verlust der Bewegungswahrnehmung bei nahezu

isoluminanten Bedingungen auf physiologischer Basis zu erklären. Dies deckt sich mit Aussagen bezüglich $V(\lambda)$, wo zumindest bei HPC und MDB (Minimal Distinct Border) klar scheint, dass Magno-Zellen das physiologische Substrat bilden (Lennie et al., 1993).

Was aber ist mit dem parvozellulären System? Könnten eventuell Zellen dieses subcorticalen Systems die Grundlage der hier bestimmten spektralen Empfindlichkeit darstellen?

P-Zellen der Retina und des CGL zeichnen sich durch kleine rezeptive Felder, eine geringe Helligkeitskontrastempfindlichkeit, hohe räumliche aber geringe zeitliche Auflösung aus. Die rezeptiven Felder im Bereich der Fovea erhalten im Zentrum Input nur durch einen Zapfen (L oder M). Hinsichtlich des Umfeldes herrscht dagegen noch eine gewisse Uneinigkeit darüber, ob auch hier nur ein Zelltyp oder beide einen Input liefern, doch spricht vieles für letztere Variante (Lee, 2001). In beiden Fällen jedoch führt dies zu einem farb-opponenten Mechanismus mit der Folge, dass einzelne P-Zellen bei Isoluminanz niemals eine Null-Antwort zeigen können (Lee et al., 1988).

Dennoch gibt es Anzeichen, dass P-Zellen durch Stimulierung mit extrem schnellen Flicker-Reizen (33HZ) eine breitbandige spektrale Empfindlichkeit ähnlich der von $V(\lambda)$ zeigen, etwa dann, wenn ein Neuron den Input mehrerer P-Zellen summieren würde (Shapely & Hawken, 2001). Dies erscheint eher unwahrscheinlich, da P-Zellen alle eine ähnliche spektrale Empfindlichkeit aufweisen müssten (Shapely & Hawken, 2001). So spricht daher die Vielzahl der Experimente für das M-System als neuronale Grundlage von $V(\lambda)$ (Kaiser, 1991; Lennie et al., 1993; Shapely & Hawken, 2001). Auch für die hier durchgeführten Experimente scheint es eher wahrscheinlich, das M-System als neuronales Substrat für die hier ermittelte spektrale Empfindlichkeit anzunehmen, da die mögliche Beteiligung des P-Systems am Luminanz-Kanal unter extremen Flickerbedingungen ermittelt wurde.

Daran schließt sich die Frage an, ob die hier ermittelte spektrale Empfindlichkeit demselben Luminanz-Kanal wie $V(\lambda)$ zugrunde liegt. Lennie et al. (1993) gehen davon aus, dass der M-Kanal als neuronales Substrat von $V(\lambda)$ angesehen werden kann, wenn diese nach HFP, MDB oder minimal-motion Technik ermittelt wird. Aufgrund der hier gezeigten ausgesprochen hohen Übereinstimmung der spektralen Empfindlichkeitskurve mit $V(\lambda)$ scheint es eher wahrscheinlich, dass beide einem

gemeinsamen Luminanz-Kanal zugrunde gelegt werden können. Es kann jedoch nicht vollständig ausgeschlossen werden, dass, in Abhängigkeit von der verwendeten Methode, unterschiedliche Mechanismen und damit Kanäle angesprochen werden, die eine ähnliche Empfindlichkeit wie die von $V(\lambda)$ aufweisen.

4.6 S-Zapfen-Input zur Bewegungswahrnehmung

Ein Beitrag des S-Zapfens zur Bewegungswahrnehmung schien allein aufgrund seiner geringen zeitlichen Auflösung als eher unwahrscheinlich, doch kann der S-Zapfen starkem Flickern folgen (Stockman et al., 1991); und Hinweise zum Beitrag zur Bewegungswahrnehmung liegen ebenfalls vor (Cavanagh et al., 1984; Lee & Stromeyer, 1989). Diese Aufgaben werden in der Regel dem Luminanz-Kanal zugeschrieben, doch scheint der S-Beitrag von der verwendeten Methode abzuhängen (Eisner & McLeod, 1980). Nichtsdestotrotz ergaben Experimente, bei denen die Versuchspersonen durch chromatische Reize die Bewegung eines Luminanz-Reizes aufheben mussten, dass der S-Zapfen in gewisser Hinsicht einen Beitrag zum gleichen Bewegungskanal leistet wie der L- und M-Zapfen (Cavanagh & Anstis, 1991).

In ähnlicher Weise konnten Experimente mit Stimuli, die speziell die blau-gelbe Dimension ansprechen (um den Beitrag des S-Zapfens zu isolieren), über fMRT einen S-Input in MST nachweisen (Wandell et al., 1999). Gestützt wurden die Ergebnisse durch Ableitungen an MT-Neuronen in Makkaken, bei denen ebenfalls ein S-Input nachgewiesen wurde (Seidemann et al., 1999). Bei beiden Versuchen war der S-Input jedoch deutlich geringer als z.B. für hell-dunkel Reize. Damit scheint klar, dass über die S-Zapfen ein Beitrag zur Bewegungswahrnehmung möglich ist, der jedoch deutlich kleiner ausfällt als bei M- oder L-Zapfen.

Aber wie gelangen die Signale des S-Zapfens in MT bzw. MST? Eine Möglichkeit besteht darin, dass die Signale über den K-Kanal indirekt über V1(blobs) und V2 in MT gelangen bzw. direkt vom CGL in MT (Merrigan & Maunsell, 1993; Hendry & Reid, 2000). Des Weiteren wäre es denkbar, dass die S-Signale MT über den Magno-Kanal erreichen, doch zeigen neurophysiologische Studien, dass der Beitrag

der S-Zapfen zum Magno-Kanal äußert gering, wenn nicht vernachlässigbar, ist (Lee et al., 1988).

Weitere Studien sind daher nötig, um den Ursprung des S-Zapfen-Inputs in MT genauer zu charakterisieren.

Farbenblindheit des Bewegungssystems infolge des völligen Verlustes der Bewegungswahrnehmung chromatisch verschiedener Reize konnte damit für diese spezielle Versuchsbedingungen gezeigt werden: Ob Farbenblindheit, wie es Srinivasan (1985) für die richtungsselektive Bewegungswahrnehmung forderte, zwangsläufig zu erwarten ist, ist zu bezweifeln. So scheint klar, dass sowohl das M- als auch das P-System, jedes auf seine Art, sowohl Bewegung als auch chromatische Informationen nutzen kann. So weist eine Vielzahl an psychophysischen als auch physiologischen Experimenten zweifelsohne auf einen chromatischen Input hin. Die Tatsache, dass isoluminante Objektgrenzen im Gegensatz zu farbigen Objektgrenzen in der natürlichen Umgebung äußerst selten sind, könnte zudem dazu führen, dass ein Mechanismus, der auf die Verarbeitung von Helligkeit spezialisiert ist, unter diesen unnatürlichen Bedingungen rein chromatische Grenzen nicht mehr zuverlässig verarbeiten kann (Derrington, 2000).

Es ist daher anzunehmen, dass in Abhängigkeit von den Versuchsbedingungen das jeweils empfindlichste System angesprochen wird, bei dem Farbenblindheit der Bewegungswahrnehmung eine Möglichkeit der Verarbeitung bewegter Reize ist.

4.7 Nebenexperimente

4.7.1 Einstellung des IEP

Im Rahmen dieser Versuchsreihe sollte untersucht werden, inwieweit sich die Art der Einstellung des IEP auf die Ergebnisse auswirkt.

Die in diesen Versuchen durchgeführten Messungen basieren auf Schwellenmessungen. Die Versuchspersonen stellten über Veränderung der Beleuchtungen immer die Schwelle ein, an der die Bewegung der Spirale gerade verschwunden war.

Die Ergebnisse haben gezeigt, dass eine Einstellung des IEP unabhängig von der Art der Annäherung (VO-VU) möglich ist. Beide Arten führen darüber hinaus zu ähnlichen Ergebnissen. Ein Unterschied besteht - wie zu erwarten - in der Leuchtdichte und damit auch in den absoluten Zapfenerregungen. Dies ist verständlich, wenn man bedenkt, dass sich die Versuchspersonen bei der Einstellung VO ausgehend von höheren Lichtintensitäten an den IEP annäherten. Dabei ist zu beachten, dass der IEP nicht einem einzigen Punkt entspricht, bei dem die Wahrnehmung der Bewegung nicht mehr möglich ist. Es handelt sich dabei vielmehr um einen größeren Bereich, innerhalb dessen die Bewegungswahrnehmung verschwindet. Eine einheitliche Annäherung an den IEP ist daher zwingend erforderlich.

Innerhalb der Versuche wurde die Einstellung VO gewählt. Dies erschien als sinnvoll, da die Versuchspersonen so den Bereich, an dem die Bewegung verschwand, 2-mal überstrichen. So war es einfacher, den IEP letztlich einzustellen.

4.7.2 Invertierung der Farben für Spirale und Hintergrund

Ziel dieser Versuchsreihe war es festzustellen, ob die Invertierung der Farbe von Spirale und Hintergrund eine Auswirkung auf die Einstellung des IEP hat. Die Versuche wurden sowohl mit Trichromaten als auch Protanopen unter blau-roter Beleuchtung durchgeführt.

Für beide Versuchsgruppen konnte festgestellt werden, dass die Invertierung der Farben keinen Einfluss auf die Einstellung des IEP hatte. Dies geht sowohl aus der Darstellung des Zapfenkontrastes, der Leuchtdichte als auch der Darstellung im Rezeptorraum hervor. Die geringfügigen Unterschiede, die auftraten, sind auf die individuellen Schwankungen bei der Einstellung des IEP zurückzuführen.

Daraus folgt, dass die Einstellung des IEP unabhängig von der Farbe stattfindet und die chromatische Information bei dieser Art der Bewegungswahrnehmung nicht genutzt wird. Durch dieses Experiment wird nunmehr die zuvor beschriebene Farbenblindheit des Bewegungssystems bestätigt.

Ein Hinweis auf einen chromatischen Input hätte vorgelegen, wenn ein deutlicher Unterschied in der Einstellung des IEP und infolgedessen sich die Lage der Differenzvektoren in Raum verändert hätte. Für einen farb-opponenten Mechanismus würde es nämlich sehr wohl einen Unterschied machen, ob sich eine rote Spirale auf einem blauen Hintergrund befindet oder umgekehrt. Das Antwortverhalten eines Gegenfarbneurons wäre verschieden.

Die Tatsache, dass das Flächenverhältnis von Spirale und Hintergrund und damit auch das zeitliche Verhältnis verschieden sind, scheint keinen Einfluss auf die Einstellung des IEP zu haben. Allgemein gilt, dass die gesamte Energie eines Reizes von 3 Parametern abhängt: 1. der Intensität, 2. der Reizgröße (Fläche) und 3. der Reizdauer. Infolge dessen könnte man im Vorfeld annehmen, dass bedingt durch die größere Fläche (etwa 7-mal größer) des Hintergrundes dieser, um gleich wirksam zu erscheinen wie die Spirale, hinsichtlich der Lichtintensität einen geringeren Wert aufweisen müsste.

Dies ist aber offensichtlich nicht der Fall. Bei beiden Einstellungen wurde der gleiche IEP eingestellt, wie z.B. aus der Lage der Differenzvektoren im Raum hervorgeht. Dies kommt auch in der Übereinstimmung der Leuchtdichte, die unabhängig von der Invertierung war, zum Ausdruck.

4.7.3 Einfluss des Duty Cycle

Das Ziel dieser Versuchsreihe bestand darin, den Einfluss der Änderung des zeitlichen Verhältnisses von Spirale und Hintergrund zu untersuchen. In diesem Zusammenhang sollte geklärt werden, ob die Bewegung der Spirale durch Regelung der Lichtverhältnisse bei den veränderten Bedingungen weiterhin zum Verschwinden gebracht werden konnte, und falls nicht, inwieweit sich eine zusätzliche Änderung der Rotationsfrequenz auf die Einstellung des IEP auswirkte.

Vorversuche hatten ergeben, dass sich ein Verhältnis von Spirale und Hintergrund von 1:9 bzw. - wie in diesen Versuchen verwendet - von 1:7 als optimal für die Einstellung des IEP erwiesen. Im Rahmen der Versuche wurden deshalb zusätzlich Scheiben mit einem Verhältnis von 1:15 (duty cycle von 6,2 %) und 1:1 (duty cycle von 50%) benutzt.

Bei den Trichromaten ergab sich folgendes Bild: Bei einem Verhältnis von 1:15 hatten die Versuchspersonen keine Schwierigkeiten, die Bewegung der Spirale zum Verschwinden zu bringen. Nach Aussagen der Versuchspersonen gestaltete sich die Einstellung sogar als besonders einfach dahingehend, dass die Bewegung der Spirale besonders leicht und eindeutig verschwand. Dagegen war die Einstellung des IEP bei einem Verhältnis von 1:1 erst bei einer Erhöhung der Rotationsfrequenz möglich.

Um diesen Sachverhalt zu klären, wurde eine Fourier-Analyse der beiden Muster durchgeführt. Demnach kann jedes beliebige periodische Signal als Linearkombination von harmonischen Sinus- und Cosinus- Funktionen dargestellt werden (Fourier-Analyse). Tatsächlich lässt sich jedes optische Muster in Sinusfunktionen mit unterschiedlichen Raumfrequenzen, Amplituden und Phasen zerlegen. Die Anwendung der Fourier-Transformation im visuellen Bereich ist vor allem durch die Versuche von Campbell und Robson (1968) beeinflusst worden. Diese propagierten die These der Raumfrequenzkanäle, wonach jedes Muster vom visuellen System in eine Anzahl von Sinusfunktionen zerlegt und von definierten Raumfrequenzkanälen analysiert wird (DeValois & DeValois, 1990).

Das periodische Muster von Spirale und Hintergrund ist als Rechteckfunktion darstellbar (Abb. 4.6). In diesem Falle kann die Fourier-Analyse allein auf Sinusfunktionen unterschiedlicher Frequenz, Amplitude und Phase basieren.

Das Ergebnis der Zerlegung ist im Amplitudenspektrum für zwei verschiedene Verhältnisse von Spirale und Hintergrund dargestellt (Abb. 4.7).

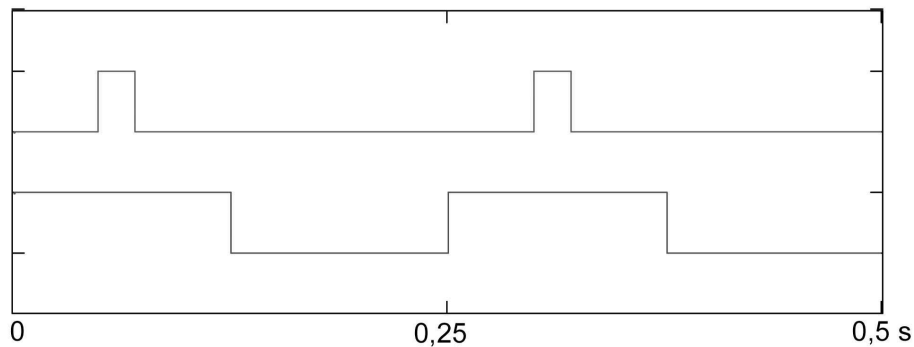


Abb. 4.6: Zeitliches Muster für Spirale und Hintergrund: Oben: Verhältnis 1:15;
Unten: Verhältnis 1:1.

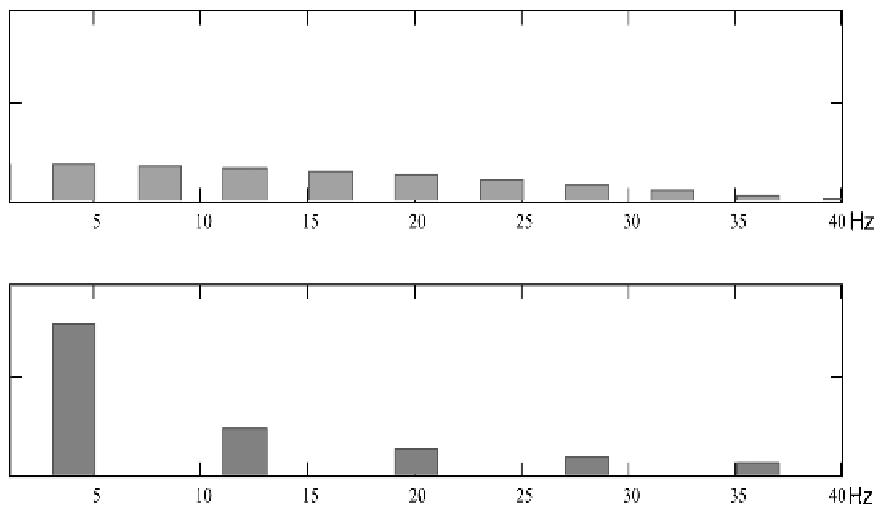


Abb. 4.7: Amplitudenspektrum. Oben: 1:15; Unten: 1:1.

Aus der Abbildung 4.7 geht hervor, dass das Muster mit einem Verhältnis von 1:15 einen hohen Anteil an hohen zeitlichen Frequenzen beinhaltet, wohingegen bei der Scheibe mit einem Verhältnis mit 1:1 der Anteil der niedrigen zeitlichen Raumfrequenzen deutlich dominiert.

Dies kann wie folgt interpretiert werden: Das parvozelluläre System stellt aufgrund seiner zeitlichen Übertragungseigenschaften einen low-pass Filter dar, das magnozellanuläre System hingegen einen band-pass Filter. Infolgedessen kann das parvozelluläre System bei den Scheiben mit einem hohen Anteil an niedrigen zeitlichen Frequenzen das Reizmuster noch verarbeiten. Die Folge ist, dass trotz entsprechender Einstellung der Lampen (das magnozellanuläre System ist durch

Verringerung des Leuchtdichtekontrastes ausgeschaltet), über das parvozelluläre System die Wahrnehmung der Bewegung weiterhin möglich ist. Erst durch eine Erhöhung der Rotationsfrequenz und die damit verbundene Zunahme von hohen zeitlichen Frequenzen ist das parvozelluläre System nicht mehr in der Lage, dieses Reizmuster zu verarbeiten. Die Folge ist, dass die Bewegung der Spirale zum Verschwinden gebracht werden kann. Der eingestellte IEP unterschied sich nur hinsichtlich der absoluten Zapfenerregungen; auf die relative Lage der Differenzvektoren im Rezeptorraum hatte es keinen Einfluss (Parallelverschiebung).

Bei den protanopen Versuchspersonen ergab sich jedoch ein anderes Bild. Hier konnten die Versuchspersonen unabhängig vom Verhältnis Spirale/Hintergrund die Bewegung der Spirale zum Verschwinden bringen. Eine Erhöhung der Rotationsfrequenz bei den Scheiben mit einem Verhältnis von 1:1, wie bei den trichromatischen Versuchspersonen der Fall, war nicht erforderlich.

Das bedeutet, dass im Gegensatz zu den Trichromaten, das parvozelluläre System ebenfalls keine Information über Bewegung signalisieren konnte.

Es ist daher anzunehmen, dass bei den Protanopen (und bei den Deuteranopen auch) aufgrund des fehlenden L-Zapfenpigmentes das P-System genau die gleiche spektrale Empfindlichkeit besitzt wie das M-System. Die Folge ist, dass das P-System ebenso wie das M-System unter den eingestellten Bedingungen keine Bewegung mehr signalisiert und so die Bewegungswahrnehmung verschwindet, ohne dass die Rotationsfrequenz der Scheibe erhöht werden muss.

5 Zusammenfassung

Das Ziel der vorliegenden Arbeit besteht darin - ausgehend von der Isolierung eines Bewegungssystems des Menschen durch psychophysische Methoden – die spektrale Empfindlichkeit des neuronalen Bewegungsdetektors auf der Basis von Rezeptorerregungen (Zapfen) zu bestimmen.

Dazu wurde ein Reizmuster in Form einer 2-armigen archimedischen Spirale verwendet, bei dem sich Spirale und Hintergrund hinsichtlich ihrer Farbe unterschieden. Durch Änderung der Beiträge der farbigen Leuchtstoffröhren konnte eine Beleuchtungssituation geschaffen werden, bei der die Bewegung der Spirale vollständig verschwand.

Von zentraler Bedeutung ist dabei die Frage, ob die Bewegungswahrnehmung und damit der zugrunde liegende Kanal nur von einem Rezeptortyp dominiert werden, oder ob eine Kombination von Rezeptorerregungen unterschiedlicher Zapfentypen vorliegt, die die spektrale Empfindlichkeit des Bewegungsdetektors bestimmen.

Zur Klärung dieser Fragen wurden die Versuche in dieser Arbeit sowohl mit normalsichtigen trichromatischen als auch mit protanopen Versuchspersonen durchgeführt. Durch einen Vergleich der Ergebnisse beider Gruppen sollte eine umfassende Charakterisierung der an der Bewegungswahrnehmung beteiligten Zapfentypen erleichtert werden.

Die Analyse der Leuchtdichte sowie der Zapfenerregungen gaben bereits Hinweise auf einen achromatischen Mechanismus, dem eine spektrale Empfindlichkeit ähnlich der $V(\lambda)$ -Funktion zugrunde liegt. Eine Beteiligung nur eines Zapfentyps, wie er zum Beispiel beim Goldfisch und beim Zebraabärbling nachgewiesen wurde, scheidet damit aus.

Die Bestimmung der spektralen Empfindlichkeit bestätigte die Beteiligung mehrerer Zapfentypen und zeigte, dass dieser ein additiver Beitrag des L- und M-Zapfens in einem Verhältnis von etwa 2,7:1 zugrunde liegt (bei den Protanopen entsprechend nur M). Der Beitrag des S-Zapfens war äußerst gering, fiel aber bei der protanopen Versuchsgruppe stärker aus. Dies wurde als Hinweis auf einen äußerst geringen Input des S-Zapfens zur Bewegungswahrnehmung gewertet.

Als neuronales Substrat der ermittelten Empfindlichkeitskurve erscheint das Magno-System aufgrund seiner Eigenschaften als sehr wahrscheinlich.

Die Untersuchung des Einflusses der Parameter *Einstellung des IEP aus maximaler und minimaler Intensität, Invertierung der Farben von Spirale und Hintergrund* sowie des *Duty Cycle* hinsichtlich des Verlustes der Bewegungswahrnehmung führte zu folgenden Ergebnissen:

- *Die Art der Einstellung (VO oder VU) des IEP* hat keinen Einfluss auf den Verlust der Bewegungswahrnehmung. Beide Einstellungen führen zu vergleichbaren Ergebnissen.
- *Die Invertierung der Farbe von Spirale und Hintergrund* hat ebenfalls keine Auswirkung auf die Einstellung des IEP. Auch hier führen beide Varianten zu vergleichbaren Ergebnissen. Diese Ergebnisse stützen damit die Aussage der Farbenblindheit des Bewegungssystems. Darüber hinaus hat das unterschiedliche Verhältnis von Spirale und Hintergrund keinen Einfluss auf die Einstellung des IEP.
- *Der Duty Cycle* beeinflusste nur bei den Trichromaten die Einstellung des IEP. Bei einem Verhältnis von 1:1 musste die Rotationsfrequenz erhöht werden, damit die Bewegung der Spirale verschwand. Zurückgeführt wurde dies auf die zeitlichen Übertragungseigenschaften des parvozellulären Systems (low-pass Filter). Durch Erhöhung der Rotationsfrequenz nimmt auch der Anteil an hohen zeitlichen Frequenzen zu, mit der Folge, dass das parvozelluläre System nicht mehr darauf reagieren kann.

Bei den Protanopen war eine Erhöhung der Rotationsfrequenz nicht nötig. Zurückgeführt wurde dies auf die Tatsache, dass aufgrund des fehlenden L-Zapfenpigmentes das P-System der Protanopen genau die gleiche spektrale Empfindlichkeit besitzt wie das M-System. Die Folge ist, dass das P-System ebenso wie das M-System unter den eingestellten Bedingungen keine Bewegung mehr signalisiert.

6 Literaturverzeichnis

Anstis, S. (1970). Phi movement as a subtraction process. *Vision Research* 10, 1411-1430.

Anstis, S. & Cavanagh, P. (1983). A minimal motion technique for judging equiluminance. In: Mollon, J.D. & Sharpe, L.T. (Hrsg.), *Colour vision: Physiology and Psychophysics* (S.156-166). Academic Press.

Albright, T.D., (1993). Cortical processing of visual motion. In: Miles, F.A., Wallman, J. (Hrsg.), *Visual motion and its role in the stabilization of gaze* (S.177-196). Elsevier Science.

Asenjo, A.B., Rim, J. & Oprian, D.D. (1994). Molecular determinants of human red /green color discrimination. *Neuron*, 12, 1131-1138.

Borst, A & Egelhaaf, M (1993). Detecting visual motion: Theory and models. In: Miles, F.A. and Wallman, J. (Hrsg.), *Visual motion and its stabilization of gaze* (S.3-27). Elsevier Science.

Bowmaker, J.K. (1998). Visual pigments and molecular genetics of color blindness. *News in Physiological Sciences*, 13, 63-69.

Calkins, D.J. (2001). Seeing with S-cones. *Progress in Retinal and Eye Research*, 20, 255-287.

Campbell, F.W. & Robson, J.G. (1968). Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. *Journal of Physiology*, 197, 551-566.

v. Campenhausen, M. (2001). Untersuchungen zur Bewegungswahrnehmung beim Menschen. Unveröffentlichte Arbeit.

v. Campenhausen, C. (1993). *Die Sinne des Menschen: Eine Einführung in die Psychophysik der Wahrnehmung*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.

Casagrande, V.A. (1994). A third parallel visual pathway to primate area V1. *Trends in Neuroscience*, 17, 305-310.

Cavanagh, P. (1996). When colours move. *Nature*, 379, 26.

Cavanagh, P. (1991). Vision at Equiluminance. In: Cronly-Dillon, Kulikowski, Walsh, Murray (Hrsg.), *Vision and Visual Dysfunctions: Limits of Vision* (S.234-250). Mac Millan.

Cavanagh, P. & Anstis, S. (1991). The contribution of color to motion in normal and color-deficient observers. *Vision Research*, 31, 2109-2148.

Cavanagh, P. Anstis, S.M. & McLeod, D.I.A. (1987). Equiluminance: Spatial and temporal factors and the contribution of blue-sensitive cones. *Journal of the Optical Society of America A* 4, 1428-1438.

Cavanagh, P. Boeglin, J. & Favreau, O.E. (1985): Perception of motion in equiluminous kinematograms. *Perception*, 14, 151-162.

Cavanagh, P., Tyler, C.W., Favreau, O.E. (1984). Perceived velocity of moving chromatic gratings. *Journal of the Optical Society of America A* 1, 893-899.

Derrington, A. D. (2000). Can colour contribute to motion? *Current Biology*, 10, 268-270.

De Valois, R.L. & De Valois, K.K. (1990). *Spatial Vision*. Oxford University Press.

De Vries, H. L. (1948). The luminosity curve of the eye as determined by measurements with the flicker photometer. *Physica*, 14, 319-348.

Dobkins K. R. (2000). Moving colors in the lime light. *Neuron*, 25, 15-18.

Dobkins, K.R. & Albright, T.D. (1998). The influence of chromatic information on visual motion processing in the primate visual system. In: Watanabe, T. (Hrsg.), *High level motion processing: computational, neurobiological and psychophysical perspectives* (S.53-94). Cambridge: MIT Press.

Dobkins, K.R. & Teller, D.Y. (1996). Infant motion:detection (M:D) ratios for chromatically-defined and luminance-defined moving stimuli. *Vision Research*, 36(20), 3293-3310.

Duber, R. & Zeki, S.M. (1971). Response properties and receptive fields of cells in an anatomically defined region of the superior temporal sulcus in the monkey. *Brain Research*, 35, 528-532.

Eisner, A. & McLeod, D.I.A. (1980). Blue-sensitive cones do not contribute to luminance. *Journal of the Optical Society of America*, 70,121-124.

Exner, S (1888). Einige Beobachtungen über bewegungsnachbilder. *Centralbl. Physiologie*, 1, 135-140.

Gegenfurtner, K. & Hwaken, M.J. (1996). Interaction of motion and color in the visual pathways. *Trends in Neuroscience*, 19, 394-401.

Gegenfurtner, K. & Hwaken, M.J. (1995). Temporal and chromatic properties of motion mechanisms. *Vision Research*, 35, 1557-1563.

Gegenfurtner, K. R., Kiper, D.C., Beusmans, J., Carandini, M., Zaidi, Q. and Movshon, J. A. (1994). Chromatic properties of neurons in Macaque MT. *Visual Neuroscience*, 11, 455-466.

Gregory, R. L. & Harris. J.P. (1984). Real and apparent motion nulled. *Nature*, 307, 729-30.

Hendry, S.H.C. & Reid, R.C. (2000). The koniocellular pathway in primate vision. *Annual Review of Neuroscience*, 23, 127-153.

Jacobs, G.H. & Deegan, J.F.II (1997). Spectral sensitivity of macaque monkeys measured with ERG flicker photometry. *Visual Neurosciences*, 14, 921-928.

Kaiser, P. (1991). Visual Photometry: Relating Psychophysics to some Aspects of Neurophysiology. In: Valberg, A & Lee, B.B. (Hrsg.), *From pigments to perception* (S.281-291). Plenum Press, New York.

Kaiser, P. (1988). Research Note: Sensation to luminance: A new name to distinguish CIE luminance from luminance dependent on an individual's spectral sensitivity. *Vision Research*, 28, 455-456.

Kaiser, W. & Liske, E. (1974). Die optomotorische Reaktion von fixiert fliegenden Bienen bei Reizung mit Spektrallichtern. *Journal of Comparative Physiology*, 89, 391-408.

Krauss, A. & Neumeyer, C. (2002). Wavelength dependence of the optomotor response in zebrafish (*Danio rerio*). *Vision Research*, 43, 1273-1282.

Lee, B.B. (2001). Receptor inputs to primate ganglion cells. In: Gegenfurtner K.R. & Sharpe L.T. (Hrsg.), *Color Vision, From genes to perception* (S.203-217). Cambridge University Press.

Lee, B.B., Martin, P.R. & Valberg, A. (1988). The physiological basis of heterochromatic flicker photometry demonstrated in the ganglion cells of the macaque retina. *Journal of Physiology*, 404, 323-347.

Lee, B.B. & Stromeyer, C. F. (1988). The contribution of human short wave cones to luminance and motion detection. *Journal of Physiology*, London, 413, 563-593.

Lennie, P., Pokorny, J. & Pokorny, V. (1993). Luminance. *Journal of the Optical Society of America*, 10, 1283-1293.

Lichtenthal, A. (1997). *Über den Beitrag der Zapfenerregungen für die visuelle Bewegungswahrnehmung des Menschen*. Dissertation am Fachbereich Biologie der Johannes Gutenberg-Universität Mainz.

Linsey, D.T. & Teller, D.Y. (1990). Motion at isoluminance: Discrimination/Detection ratios for moving isoluminant gratings. *Vision Research*, 30, 1751-1761.

Livingstone, M., Hubel, D. (1987). Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *Journal of Neuroscience*, 7, 3416-3468.

Livingstone, M., Hubel, D. (1988). Segregation of Form, Color, Movement, and Depth: Anatomy, Physiology, and Perception. *Science*, 240, 740-749.

Logothetis, N.K. (1991). Is movement perception color blind ? *Current Biology*, 1, 298- 300.

Merrigan, W.H. & Maunsell, J.H.R. (1993). How parallel are the primate visual pathways? *Annual Review of Neuroscience*, 16, 369-402.

Maunsell, J.H., Nealey, T.A. & DePriest, D.D. (1990). Magnocellular and parvocellular contributions to responses in the middle temporal visual area (MT) of the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, 10, 3323-3334.

Movshon, J. A. & Newsome, W. (1992). Neural foundation of visual motion perception. *American Psychological Society*

Mullen, K.T. & Boulton, J.C. (1992). Absence of smooth motion perception in colour vision. *Vision Research*, 21, 369-402.

Nakayama, K. (1985). Biological image motion processing: A review. *Vision Research*, 25, 625-660.

Nathans, J., Thomas, D. & Hogness, D.S. (1986). Molecular genetics of human color vision: The genes encoding blue, green, and red pigments. *Science*, 232, 193-202.

Nathans, J. (1989). The genes for color vision. *Scientific American*, 42-49.

Newsome, W.T. & Paré, E.B. (1988). A selective impairment of motion perception following lesions of the middle temporal visual area (MT). *Journal of Neuroscience*, 8, 2201-2211.

Pitt, F. H. G. (1935). Characteristics of dichromatic vision. *Medical Research Council Special Report Series*, No. 200. London: His Majesty's Stationery Office.

Ramachandran, V.S. & Gregory, R. (1978). Does colour provide an input to human motion perception? *Nature*, 275; 55-56.

Schaerer, S. & Neumeier, C. (1996). Motion detection in goldfish investigated with the optomotor response is 'color blind'. *Vision Research*, 36, 4025-4034.

Seidemann, E., Poirson, A.B, Wandell, B.A, Newsome, W.T (1999). Color signals in area MT of the macaque monkey. *Neuron*, 24, 911-917.

Shapley , R.M., Hawken, J.H. (2001). Parallel retino-cortical channels and luminance. In: Gegenfurtner K.R. & Sharpe L.T. (Hrsg.), *Color Vision, From genes to perception* (S.221-234). Cambridge University Press.

Sharpe, L.T., Stockman, A., Jägle, H. & Nathans, J. (2001): Opsin genes, cone pigments, color vision, and color blindness. In: Gegenfurtner, K.R. & Sharpe, L.T. (Hrsg.), *Color Vision, From genes to perception* (S.3-52): Cambridge University Press.

Sharpe, L.T., Stockman, A., Jägle, H., Knau, H., Klausen, G., Reitner, A. & Nathans, J. (1998). Red, green, and red-green hybrid pigments in the human retina: Correlations between deduced protein sequences and psychophysically-measured spectral sensitivities. *Journal of Neuroscience*, 18, 10053-10069.

Smith, V. & Pokorny, J. (1975). Spectral sensitivity of the foveal cone photopigments between 400 and 500 nm. *Vision Research*, 15,161-171.

Srinivasan, M. V. (1985). Shouldn't directional movement detection necessarily be colour-blind? *Vision Research*, 25, 997-1000.

Stiles, W. S. & Burch, J. M. (1959). NPL colour-matching investigation: Final report. *Optica Acta*, 6, 1-26.

Stockman, A. & Sharpe, L. T. (2001). Cone spectral sensitivities and color matching. In: Gegenfurtner K.R. & Sharpe L.T. (Hrsg.), *Color Vision, From genes to perception* (S.53-88): Cambridge University Press.

Stockman, A. & Sharpe, L. T. (2000). The spectral sensitivities of the middle- and long-wavelength- sensitive cones derived from measurements in observers of known genotype. *Vision Research*, 40, 1711-1737.

Stockman, A., McLeod, D.I.A. & DePriest (1991). The temporal properties of the human short- wave photoreceptors and their associated pathways. *Vision Research*, 31, 189-208.

Stromeyer, C.F., Kronauer, R.E., RYU, A., Chaparro, A., Eskew Jr., Rhea T. (1994). Contribution of human long-wave and middle-wave cones to motion detection. *Journal of Physiology*, 485, 221-243.

Valberg, A. & Lee, B.B. (1992). Main cell systems in primate visual pathways. *Current Opinion in Ophthalmology*, 3, 813- 823.

Vollrath, D., Nathans, J. & Davis, R.W. (1988). Tandem array of human visual pigment genes at Xq28. *Science*, 240, 1669-1672.

Wandell, B.A., Poirson, A.B., Newsome, W.T., Baseler, H.A., Boynton, G.M., Huk, A., Gandhi, S. & Sharpe L. T. (1999). Color signals in human motion- selective cortex. *Neuron*, 24, 901-909.

Wallch, H. & O'Connel, D.N. (1953). The kinetic depth effect. *Journal of experimental Psychology*, 45, 205-217.

Williams, D.R. & Roorda, A. (2001). The trichromatic cone mosaic in the human eye. In: Gegenfurtner, K.R. & Sharpe, L.T. (Hrsg.), *Color Vision, From genes to perception* (S.113-122): Cambridge University Press.

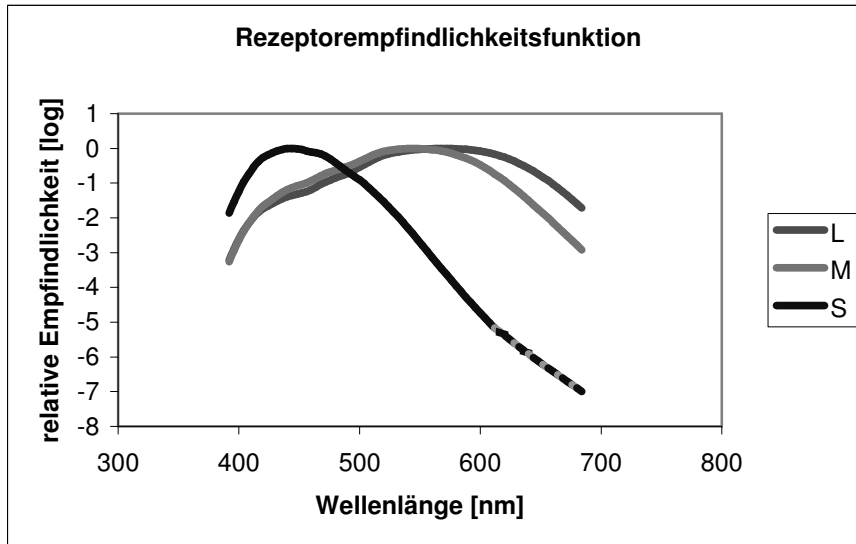
Wyszecki, G. & Stiles, W.S. (2000). *Color Science: Concepts and methods, Quantitative data and formulae*. Wiley, New York.

Zeki, S.M. (1978). Function specialisation in the visual cortex of the rhesus monkey. *Nature*, 236, 549-573.

Zihl, J., von Cramon, D. & Mai, N. (1983). Selective disturbance on movement vision after bilateral brain damage. *Brain*, 106, 313-340.

Anhang

Material und Methode



Rezeptorempfindlichkeitsfunktionen nach Stockman & Sharpe (2000) (Log Darstellung).

Aufgrund der Unempfindlichkeit des S-Zapfens im langwelligen Bereich, konnten Stockmann und Sharpe nur bis zu 615 nm die Empfindlichkeit des S-Zapfens bestimmen. Die des L- und M-Zapfens dagegen war bis 821 nm möglich. Berechnungen in dieser Arbeit mussten jedoch bis 780 nm durchgeführt werden. Deshalb musste die Funktion des S-Zapfens bis 780 nm extrapoliert werden. Dazu wurden ab 615 nm die entsprechenden Werte vom M-Zapfen an den S-Zapfen angehängt (bis 685 nm; gestrichelte Linie). Um zu vermeiden, dass in der Berechnung mit einem Werte von 0 gerechnet wurde, wurde von 685 nm bis 780 nm der Wert 0,0000001 angehängt.

Der Spektroradiometer misst in einer Schrittweite von 4 nm. Deshalb wurde bei der Ermittlung der Rezeptorerregungen das Integral mit 4 multipliziert.

$$\int_{392}^{780} r_s(\lambda) \cdot \phi(\lambda) \cdot 4nm$$

Ergebnisse Leuchtdichte

Trichromaten; Rot-Grüne Beleuchtung

Tab. 1: Angegeben ist die Leuchtdichte [cd/m²] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 5 Spiralescheiben. Für jede Versuchsperson ist der Mittelwert der Leuchtdichte aus den 3 Einstellungen pro Scheibe angegeben.

Name VP	Leuchtdichte [cd/m ²] Spirale -Hintergrund	21/67	23/54	67/81	57/25	65/13
HH	Spirale	14,00	2,83	14,73	4,76	6,05
	Hintergrund	15,33	3,88	12,40	3,49	5,40
BT	Spirale	19,60	3,27	13,93	3,51	6,40
	Hintergrund	19,37	3,32	15,70	3,41	5,83
KW	Spirale	17,90	3,64	16,83	4,58	10,43
	Hintergrund	18,13	3,70	16,93	4,81	12,30
HV	Spirale	20,70	4,13	19,57	5,72	9,40
	Hintergrund	24,10	4,83	18,03	4,99	8,45
JH	Spirale	17,67	2,93	13,50	4,34	6,59
	Hintergrund	18,00	3,49	14,67	3,43	6,21
JP	Spirale	20,47	4,81	16,60	4,82	7,87
	Hintergrund	19,27	3,72	17,57	4,60	9,06
RH	Spirale	16,03	3,77	15,13	4,85	6,65
	Hintergrund	16,60	3,47	14,47	3,84	5,85
Mittelwert	Spirale	18,05	3,63	15,76	4,65	7,63
STABW		<i>2,5733175</i>	<i>0,74548642</i>	<i>2,1146491</i>	<i>0,4683149</i>	<i>1,75061</i>
Mittelwert	Hintergrund	18,69	3,77	15,68	4,08	7,59
STABW		<i>3,0311286</i>	<i>0,50733728</i>	<i>2,1875066</i>	<i>0,6877176</i>	<i>2,61984</i>

Blau-Rote Beleuchtung

Tab. 2: Angegeben ist die Leuchtdichte [cd/m^2] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 5 Spiralscheiben. Für jede Versuchsperson ist der Mittelwert der Leuchtdichte aus den 3 Einstellungen pro Scheibe angegeben.

Name VP	Leuchtdichte [cd/m^2] Spirale -Hintergrund	39/15	44/23	78/39	17/43	33/46
HH	Spirale	3,94	4,43	5,37	3,50	3,58
	Hintergrund	3,69	4,07	5,62	3,62	3,82
BT	Spirale	3,64	3,93	4,94	3,19	3,18
	Hintergrund	3,70	3,56	5,69	3,38	3,42
KW	Spirale	3,71	3,83	7,72	4,67	6,26
	Hintergrund	5,56	6,93	5,30	3,36	3,50
HV	Spirale	3,90	3,95	6,56	3,99	4,13
	Hintergrund	4,97	4,44	5,83	3,83	3,76
JH	Spirale	3,99	3,82	6,24	3,79	3,61
	Hintergrund	4,25	5,00	5,50	3,54	3,43
JP	Spirale	4,31	4,40	7,46	4,63	4,22
	Hintergrund	4,85	4,95	6,25	3,78	3,93
RH	Spirale	4,51	4,28	7,52	4,61	4,90
	Hintergrund	4,61	6,01	5,80	3,62	3,83
Mittelwert	Spirale	4,00	4,09	6,55	4,05	4,27
STABW		0,2946366	0,2818563	0,9174675	0,5060376	1,009914
Mittelwert	Hintergrund	4,52	4,99	5,71	3,59	3,67
STABW		0,6410778	1,0566656	0,3256219	0,1697373	0,2004042

Blau-Gelbe Beleuchtung

Tab. 3: Angegeben ist die Leuchtdichte [cd/m^2] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 5 Spiralscheiben. Für jede Versuchsperson ist der Mittelwert der Leuchtdichte aus den 3 Einstellungen pro Scheibe angegeben.

Name VP	Leuchtdichte [cd/m^2] Spirale -Hintergrund	10/52	57/25	HG/54	40/14	39/B	H8/50	73/51
HH	Spirale	4,32	4,95	4,54	3,94	5,56	6,88	6,16
	Hintergrund	4,44	4,77	4,47	4,79	6,97	7,20	5,45
BT	Spirale	4,33	6,03	4,12	3,81	5,40	6,77	8,50
	Hintergrund	4,63	4,15	4,44	3,97	6,91	6,98	5,51
KW	Spirale	4,25	5,55	5,86	3,86	5,88	6,68	8,50
	Hintergrund	4,33	6,21	4,47	7,00	7,54	6,98	5,51
HV	Spirale	4,79	6,50	6,09	4,03	6,13	9,61	6,75
	Hintergrund	5,08	5,79	4,86	6,55	8,28	10,53	6,53
JH	Spirale	4,87	5,11	5,60	3,78	5,47	11,00	5,96
	Hintergrund	4,34	5,23	4,51	5,89	6,70	8,38	5,49
JP	Spirale	4,23	5,95	5,47	3,84	5,32	10,15	6,36
	Hintergrund	5,30	6,02	4,43	6,23	7,25	8,81	5,29
RH	Spirale	4,69	5,89	5,47	4,20	0,00	8,57	6,68
	Hintergrund	4,11	5,16	4,58	5,72	0,00	8,72	5,67
Mittelwert	Spirale	4,50	5,71	5,31	3,92	4,82	8,52	6,99
STABW		0,289923	0,5765	0,53019	0,1541	2,334	1,7649	0,918
Mittelwert	Hintergrund	4,60	5,33	4,54	5,74	6,24	8,23	5,63
STABW.		0,473479	0,5616	0,15965	0,7634	3,048	1,2872	0,444

Gelb-Grüne Beleuchtung

Tab. 4: Angegeben ist die Leuchtdichte [cd/m^2] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 7 Spiralescheiben. Für jede Versuchsperson ist der Mittelwert der Leuchtdichte aus den 3 Einstellungen pro Scheibe angegeben.

Name VP	Leuchtdichte [cd/m^2] Spirale -Hintergrund	57/25	H8/50	33/46	74/62	39/15	46/33	21/67
HH	Spirale	21,73	84,40	10,23	38,33	5,49	11,63	23,50
	Hintergrund	17,60	90,90	12,33	41,43	5,16	10,8	26,63
BT	Spirale	21,97	73,03	10,02	35,10	6,04	12,43	23,87
	Hintergrund	17,53	88,17	11,47	37,43	5,56	10,08	24,50
KW	Spirale	12,21	70,10	8,97	35,60	3,19	7,60	23,23
	Hintergrund	14,23	66,07	9,70	33,80	3,33	8,66	23,17
HV	Spirale	22,50	66,70	8,81	33,30	4,58	8,82	24,27
	Hintergrund	16,03	76,23	9,45	30,43	4,14	10,33	25,63
JH	Spirale	0,00	68,60	8,95	35,07	5,43	10,89	21,60
	Hintergrund	0,00	72,00	10,60	38,97	4,70	9,51	24,37
JP	Spirale	0,00	79,53	9,73	36,33	9,18	12,97	22,90
	Hintergrund	0,00	77,33	12,37	39,63	7,49	10,98	24,37
RH	Spirale	19,57	77,27	8,84	36,93	5,67	10,80	22,60
	Hintergrund	16,83	85,33	11,13	42,57	4,79	12,73	25,00
Mittelwert	Spirale	19,60	74,23	9,37	35,81	5,66	10,73	23,14
STABW		4,694004	7,014	0,58557	1,7156	1,986	1,9409	0,899
Mittelwert	Hintergrund	16,45	79,43	11,01	37,75	5,02	10,44	24,81
STABW		1,443857	8,9683	1,2545	4,7098	1,406	1,3937	1,193

Dichromaten

Rot-Grüne Beleuchtung

Tab. 5: Angegeben ist die Leuchtdichte [cd/m^2] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 5 Spiralescheiben.
Für jede Versuchsperson ist der Mittelwert der Leuchtdichte aus den 3 Einstellungen pro Scheibe angegeben.

Name VP	Leuchtdichte [cd/m^2] Spirale -Hintergrund	21/67	23/54	67/81	57/25	65/13
HI	Spirale	57,60	11,03	27,97	5,52	10,89
	Hintergrund	39,00	4,22	46,83	13,37	16,37
BM	Spirale	69,23	10,83	29,73	5,77	13,20
	Hintergrund	41,87	4,40	49,10	14,30	19,97
TH	Spirale	61,87	9,84	33,80	5,35	25,77
	Hintergrund	34,20	3,99	49,10	12,77	38,23
PDr	Spirale	53,33	9,99	23,83	5,16	8,63
	Hintergrund	36,33	4,19	41,43	11,83	13,00
GZ	Spirale	56,03	10,42	29,40	5,86	9,88
	Hintergrund	34,80	4,29	38,27	13,33	16,53
MP	Spirale	56,10	12,80	32,77	5,89	11,47
	Hintergrund	40,53	4,62	49,10	14,60	18,97
MI	Spirale	63,40	11,63	30,70	6,52	26,93
	Hintergrund	42,83	4,86	46,17	15,13	46,60
RB	Spirale	65,50	10,50	31,90	5,56	15,53
	Hintergrund	41,10	4,22	49,07	14,30	23,40
Mittelwert	Spirale	60,38	10,88	30,01	5,70	15,29
STABW.		<i>5,484032</i>	<i>0,964526</i>	<i>3,134748</i>	<i>0,413051</i>	<i>7,144785</i>
Mittelwert	Hintergrund	38,83	4,35	46,13	13,70	24,13
STABW.		<i>3,321837</i>	<i>0,273349</i>	<i>4,131298</i>	<i>1,081363</i>	<i>11,8935</i>

Blau-Rote Beleuchtung

Tab. 6: Angegeben ist die Leuchtdichte [cd/m^2] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 5 Spiralescheiben. Für jede Versuchsperson ist der Mittelwert der Leuchtdichte aus den 3 Einstellungen pro Scheibe angegeben.

Name VP	Leuchtdichte [cd/m^2] Spirale -Hintergrund	39/15	44/23	78/39	17/43	33/46
HI	Spirale	1,80	5,60	8,69	17,60	22,03
	Hintergrund	4,73	22,47	2,82	4,69	4,82
RB	Spirale	1,94	5,91	14,13	26,57	34,07
	Hintergrund	5,27	40,83	3,75	4,71	4,92
TH	Spirale	2,17	5,14	3,25	15,83	17,40
	Hintergrund	5,09	20,07	1,14	4,64	4,38
BM	Spirale	1,97	1,43	9,55	15,43	17,87
	Hintergrund	4,61	4,50	3,13	4,26	4,26
MI	Spirale	1,36	4,94	5,28	14,70	17,23
	Hintergrund	3,13	17,47	5,38	4,61	4,37
MP	Spirale	2,42	5,36	12,70	19,33	21,97
	Hintergrund	7,19	26,00	3,56	4,76	4,76
GZ	Spirale	2,29	5,56	11,30	11,63	17,77
	Hintergrund	6,29	24,13	3,57	4,12	4,19
PD	Spirale	2,38	5,87	12,13	20,70	23,90
	Hintergrund	6,97	23,60	3,84	4,79	4,69
Mittelwert	Spirale	1,99	4,85	9,64	18,05	22,12
STABW		<i>0,383014</i>	<i>1,606015</i>	<i>3,59119</i>	<i>2,62371</i>	<i>2,301175</i>
Mittelwert	Hintergrund	5,19	22,21	3,44	4,62	4,55
STABW		<i>1,416602</i>	<i>7,759393</i>	<i>1,370995</i>	<i>0,260006</i>	<i>0,261013</i>

Gelb-Grüne Beleuchtung

Tab. 7: Angegeben ist die Leuchtdichte [cd/m^2] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 6 Spiralescheiben.
Für jede Versuchsperson ist der Mittelwert der Leuchtdichte aus den 3 Einstellungen pro Scheibe angegeben.

Name VP	Leuchtdichte [cd/m^2] Spirale -Hintergrund	57/25	H8/50	33/46	74/62	39/15	46/33
MP	Spirale	5,54	32,20	6,35	18,93	1,11	3,48
	Hintergrund	11,93	24,50	3,65	16,37	1,77	6,53
BM	Spirale	6,15	39,07	6,56	20,53	1,36	3,68
	Hintergrund	12,30	37,07	3,85	18,57	2,05	6,41
RB	Spirale	5,92	39,07	6,47	19,17	1,21	6,58
	Hintergrund	11,03	27,93	3,73	17,80	1,89	4,00
MI	Spirale	6,51	42,70	6,77	20,20	1,31	4,41
	Hintergrund	11,63	30,30	4,39	19,37	1,94	6,87
PD	Spirale	5,66	38,37	6,56	20,87	1,40	3,94
	Hintergrund	12,33	29,93	4,04	17,80	1,93	7,11
HI	Spirale	5,34	33,43	6,24	19,57	1,15	3,55
	Hintergrund	11,23	26,93	3,73	16,67	1,91	6,84
GZ	Spirale	6,03	38,43	6,59	19,53	1,17	3,57
	Hintergrund	12,30	27,97	3,62	16,60	1,77	6,9
Mittelwert	Spirale	5,88	37,61	6,51	19,83	1,24	4,17
STABW		<i>0,41651</i>	<i>3,88942</i>	<i>0,18846</i>	<i>0,71108</i>	<i>0,11079</i>	<i>1,18998</i>
Mittelwert	Hintergrund	11,82	29,23	3,86	17,60	1,89	6,38
STABW		<i>0,54229</i>	<i>2,11612</i>	<i>0,29843</i>	<i>1,13373</i>	<i>0,07788</i>	<i>1,1805</i>

Blau-Gelbe Beleuchtung

Tab. 8: Angegeben ist die Leuchtdichte [cd/m^2] für Spirale und Hintergrund am IEP bei 7 Spiralescheiben.
Für jede Versuchsperson ist der Mittelwert der Leuchtdichte aus den 3 Einstellungen pro Scheibe angegeben.

Name VP	Leuchtdichte [cd/m^2] Spirale -Hintergrund	10/52	57/25	HG/54	40/14	39/B	H8/50	73/51
HI	Spirale	12,47	6,20	4,82	5,46	6,10	30,27	17,60
	Hintergrund	5,34	14,23	2,35	20,73	11,83	16,63	6,91
BM	Spirale	14,70	5,82	3,84	5,22	5,45	32,37	16,17
	Hintergrund	5,05	13,27	2,14	21,43	11,33	16,33	6,54
PD	Spirale	13,35	6,61	4,43	5,21	5,79	31,83	18,57
	Hintergrund	4,86	14,47	2,29	21,40	14,39	17,37	6,85
GZ	Spirale	13,57	6,29	4,48	4,79	5,81	25,40	16,83
	Hintergrund	5,19	15,13	2,42	17,13	13,00	15,60	6,10
MP	Spirale	12,30	4,84	3,89	5,29	5,54	33,37	15,47
	Hintergrund	4,63	10,22	2,32	19,40	10,73	18,60	6,81
MI	Spirale	10,73	5,91	3,77	4,59	5,29	24,83	13,53
	Hintergrund	4,52	12,23	2,17	14,10	10,10	15,07	5,61
RB	Spirale	21,47	6,64	9,61	5,07	5,81	22,77	8,50
	Hintergrund	5,13	14,80	5,31	19,40	10,67	15,80	5,51
Mittelwert	Spirale	14,08	6,05	4,98	5,09	5,68	28,69	15,24
STABW		<i>3,801877</i>	<i>0,66593</i>	<i>2,2136</i>	<i>0,3238</i>	<i>0,278</i>	<i>4,307</i>	<i>3,671</i>
Mittelwert	Hintergrund	4,96	13,48	2,71	19,09	11,72	16,49	6,33
STABW		<i>0,327629</i>	<i>1,90859</i>	<i>1,2294</i>	<i>2,684</i>	<i>1,642</i>	<i>1,306</i>	<i>0,645</i>

Berechnung der Komponenten aL , aM und aS

Es gilt:

$$\bar{a} \cdot (\bar{h}1 - \bar{s}1) = 0 \quad \bar{a} = \begin{bmatrix} aL \\ aM \\ aS \end{bmatrix}$$

$$\bar{a} \cdot (\bar{h}2 - \bar{s}2) = 0 \quad \text{h-s wird im Folgenden als hs abgekürzt}$$

$$|\bar{a}| = 1 \Rightarrow \sqrt{aS^2 + aM^2 + aL^2} = 1$$

In Komponentenschreibweise folgt daraus:

$$\text{Gl.: 1 } aL \cdot hsL1 + aM \cdot hsM1 + aS \cdot hsS1 = 0$$

$$\text{Gl.:2 } aL \cdot hsL2 + aM \cdot hsM2 + aS \cdot hsS2 = 0$$

Bestimmung von aL

$$\Rightarrow \text{Gl.:1 } aM1 = \frac{-aL \cdot hsL1 - aS \cdot hsS1}{hs \cdot M1}$$

$$\Rightarrow \text{Gl.:2 } aM2 = \frac{-aL \cdot hsL2 - aS \cdot hsS2}{hs \cdot M2}$$

$$\Rightarrow -aL \cdot \frac{hsL1}{hsM1} - aS \cdot \frac{hsS1}{hsM1} = -aL \cdot \frac{hsL2}{hsM2} - aS \cdot \frac{hsS2}{hsM2}$$

$$\Rightarrow -aL \cdot \frac{hsL1}{hsM1} + aL \cdot \frac{hsL2}{hsM2} = -aS \cdot \frac{hsS2}{hsM2} + aS \cdot \frac{hsS1}{hsM1}$$

$$\Rightarrow aL \cdot \left(\frac{-hsL1 \cdot hsM2 + hsL2 \cdot hsM1}{hsM1 \cdot hsM2} \right) = aS \cdot \left(\frac{-hsS2 \cdot hsM1 + hsS1 \cdot hsM2}{hsM2 \cdot hsM1} \right)$$

$$\Rightarrow aL = aS \cdot \frac{hsS1 \cdot hsM2 - hsS2 \cdot hsM1}{hsL2 \cdot hsM1 - hsL1 \cdot hsM2} \quad \Rightarrow \text{letzter Term als b bezeichnet}$$

$$\Rightarrow aL = aS \cdot b$$

Bestimmung von aM (Analog zu aL):

$$\Rightarrow aM = aS \cdot \frac{hsS1 \cdot hsL2 - hsS2 \cdot hsL1}{hsM2 \cdot hsL1 - hsM1 \cdot hsL2} \quad \Rightarrow \text{letzter Term als c bezeichnet}$$

$$\Rightarrow aM = aS \cdot c$$

Bestimmung von aS

$$\sqrt{aS^2 + b^2 aS^2 + c^2 aS^2} = 1$$

$$\Leftrightarrow \sqrt{aS^2 \cdot (1 + b^2 + c^2)} = 1$$

$$\Leftrightarrow aS = \frac{1}{\sqrt{1 + b^2 + c^2}}$$

Somit sind die Komponenten aL, aM und aS bekannt und der Bewertungsvektor a bestimmt

Hiermit versichere ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig verfasst und keine anderen Mittel als die angegebenen Hilfsmittel verwendet habe. Die Stellen der Arbeit, die anderen Werken entnommen wurden, habe ich unter Angabe der Quelle als Entlehnung kenntlich gemacht.

Mainz, den 26. 05.2004
