

**Aus dem Department für Augenheilkunde Tübingen
Universitäts-Augenklinik
Forschungsinstitut für Augenheilkunde
Direktor: Professor Dr. med E. Zrenner**

**Untersuchungen zur Auswirkung des individuellen
Lang- und Mittelwellenzapfen-Verhältnisses in der
menschlichen Netzhaut auf die visuellen
Wahrnehmungs-
und Empfindungsleistungen**

**Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Medizin**

**der Medizinischen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen**

vorgelegt von

Kai Christian Martin Kroppe

aus

Konstanz

2009

Dekan: Professor Dr. I. B. Autenrieth

1. Berichterstatter: Professor Dr. F. Schaeffel

2. Berichterstatter: Professor Dr. R. Ulrich

1. Einleitung.....	1
1.1. Anatomische und Physiologische Grundlagen des Sehens.....	2
1.1.1. Anatomie des Auges	2
1.1.2. Rezeptoren der Retina	3
1.1.3. Informationsverarbeitung im Sehsystem unter besonderer Berücksichtigung des Farbsehens.....	5
1.1.4. Genetik des Farbsehens	16
1.1.5. Erworbene und vererbte Farbwahrnehmungsstörungen	18
1.1.6. Individuelle Unterschiede des L:M-Zapfenverhältnisses	26
1.2. Fragestellung und Nullhypothese.....	30
2. Material und Methoden.....	31
2.1. Versuchsaufbau	31
2.2. Probanden	31
2.3. Psychophysikalische Meßmethoden.....	32
2.4. Farbmetri.....	33
2.4.1. Definitionen	33
2.5. Allgemeine Versuchsdurchführung	35
2.5.1. Heterochromatischer Flickertest.....	36
2.5.2. Cambridge Colour Test (CCT).....	37
2.5.3. Messung der Kontrastempfindlichkeit.....	45
2.5.4. Messung der Farbkonstanz.....	52
2.6. Auswertung der Ergebnisse.....	58
2.6.1. Darstellung	58
2.6.2. Statistische Methoden	58
3. Ergebnisse	60
3.1. Ergebnisse des Heterochromatischen Flickertests	60
3.2. Messung der Kontrastempfindlichkeit für Helligkeits- und Farbreize... 63	
3.2.1. Temporale Helligkeitskontrastempfindlichkeit.....	64
3.2.2. Temporale Farbkontrastempfindlichkeit.....	66
3.2.3. Räumliche Helligkeitskontrastempfindlichkeit.....	68
3.2.4. Räumliche Farbkontrastempfindlichkeit.....	70
3.3. Ergebnisse Farbkonstanz	72

3.4. Zusammenhang zwischen Farbunterscheidungsvermögens und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit	73
3.4.1. Ergebnisse des Cambridge Colour Tests	74
3.4.2. Zusammenhang zwischen Farbunterscheidungvermögen und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit: Überblick über die Ergebnisse der Trichromaten und Anopen.	76
3.4.3. Zusammenhang zwischen Unterscheidungsvermögen im Rot-Bereich und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit	80
3.4.4. Zusammenhang zwischen Unterscheidungsvermögen im Grün-Bereich und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit	83
3.4.5. Zusammenhang zwischen Unterscheidungsvermögen im Blau-Bereich und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit	86
3.5. Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Kontrastempfindlichkeit	89
3.5.1. Individuelle Maxima der räumlichen Farbkontrastempfindlichkeit.	89
3.5.2. Individuelle Maxima der räumlichen Helligkeitskontrastempfindlichkeit	93
3.5.3. Individuelle Maxima der temporalen Farbkontrastempfindlichkeit	96
3.5.4. Individuelle Maxima der temporalen Helligkeitskontrastempfindlichkeit	99
3.5.5. Individuelle Gesamt-Kontrastempfindlichkeit: Räumliche Farbkontrastempfindlichkeit	102
3.5.6. Individuelle Gesamt-Kontrastempfindlichkeit: Räumliche Helligkeitskontrastempfindlichkeit	104
3.5.7. Individuelle Gesamt-Kontrastempfindlichkeit: Temporale Farbkontrastempfindlichkeit	107
3.5.8. Individuelle Gesamt-Kontrastempfindlichkeit: Temporale Helligkeitskontrastempfindlichkeit	110
3.5.9. Ortsfrequenz der maximalen räumlichen Farbkontrastempfindlichkeit	112
3.5.10. Ortsfrequenz der maximalen räumlichen Helligkeitskontrastempfindlichkeit	115

3.5.11. Zeitfrequenz der maximalen temporalen Farbkontrastempfindlichkeit	117
3.5.12. Zeitfrequenz der maximalen Helligkeitskontrastempfindlichkeit	120
3.6. Zusammenhang zwischen Kontrastempfindlichkeit und Farbkonstanz	123
3.6.1. Individuelles Maximum der räumlichen Kontrastempfindlichkeit.	124
3.6.2. Individuelles Maximum der temporalen Kontrastempfindlichkeit.	128
3.7. Zusammenhang zwischen "Cut-Off"-Frequenz der Kontrastempfindlichkeit und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit	133
3.7.1. "Cut-Off"-Frequenz der räumlichen Farbkontrastempfindlichkeit	134
3.7.2. "Cut-Off"-Frequenz der räumlichen Helligkeitskontrastempfindlichkeit	137
3.7.3. "Cut-Off"-Frequenz der temporalen Farbkontrastempfindlichkeit	139
3.7.4. "Cut-Off"-Frequenz der temporalen Helligkeitskontrastempfindlichkeit	142
3.8. Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbkonstanz.....	144
3.8.1. Ergebnisse (Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbkonstanz).....	145
4. Zusammenfassung	149
4.1. Zusammenfassung der Ergebnisse des Heterochromatischen Flickertests	149
4.2. Zusammenfassung: Kontrastempfindlichkeit für Helligkeits- und Farbreize.	149
4.3. Zusammenfassung der Ergebnisse der Farbkonstanz-Messung	151
4.4. Zusammenfassung: Farbunterscheidungsvermögens und relative Rot:Grün-Empfindlichkeit.....	151
4.4.1. Zusammenfassung: Ergebnisse des Cambridge Colour Tests...	151
4.4.2. Zusammenfassung: Ergebnisse Farbunterscheidungsvermögen und relative Rot:Grün-Empfindlichkeit.....	151
4.5. Zusammenfassung: relative Rot:Grün-Empfindlichkeit und Kontrastempfindlichkeit	152
4.6. Zusammenfassung: Kontrastempfindlichkeit und Farbkonstanz	153

4.7.	Zusammenfassung: "Cut-Off"-Frequenz der Kontrastempfindlichkeit und relative Rot:Grün-Empfindlichkeit	155
4.8.	Zusammenfassung: Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbkonstanz.....	156
5.	Diskussion	157
5.1.	Kontrastempfindlichkeit.....	157
5.2.	Relative Rot:Grün-Empfindlichkeit	164
5.3.	Farbunterscheidung	165
5.4.	Kontrastempfindlichkeit und Farbkonstanz	166
5.5.	Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbkonstanz, Farbunterscheidung und Kontrastempfindlichkeit.	167
5.5.1.	Relative Rot:Grün-Empfindlichkeit und Frequenz des 75%-Abfalls der Kontrastempfindlichkeit.....	167
5.5.2.	Relative Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbkonstanz	168
5.5.3.	Relative Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbunterscheidung	169
5.5.4.	Relative Rot:Grün-Empfindlichkeit und Kontrastempfindlichkeit.	170
5.7.	Aufgabenschwierigkeit und Kompensation	175
5.7.1.	Einfluss der Aufgabenschwierigkeit.....	175
5.7.2.	Kompensationsmechanismen	176
5.8.	Zusammenfassung der Diskussion	179
6.	Literaturangaben	180
6.1.	Schrift.....	180
6.2.	Internetadressen und Weitere.....	187
7.	Liste der Abkürzungen.....	188

1. Einleitung

Das Sehsystem spielt eine herausragende Rolle bei der Orientierung des Menschen in seiner Umwelt. Als Fernsinn liefert das Sehen Informationen, die nach der Verarbeitung auf kognitiver Ebene Planung komplexen Verhaltens zu ermöglichen. Die visuellen Informationen sind zudem akkurater als die der anderen Fernsinne.

Das Farbsehen im Besonderen ist wichtig zur schnellen Identifizierung von Objekten. Zudem werden farbige Objekte besser im Gedächtnis gespeichert (Gegenfurtner und Kiper, 2003).

Die visuelle Wahrnehmung setzt sich zusammen aus der Wahrnehmung von Farbe, Form, Helligkeit, Bewegung und Farbkonstanz.

Am Zustandekommen dieser Leistung sind viele anatomische Substrate beteiligt, angefangen von den Rezeptoren in der Netzhaut des Auges bis zu hierarchisch höchsten Arealen des Gehirns. Wie aber ist es für das menschliche Gehirn möglich, aus den Informationen, die die Rezeptoren der Netzhaut liefern, ein dreidimensionales, farbiges Bild der Umwelt zu konstruieren, das auch Bewegungsinformationen enthält? Die eingehenden Informationen müssen ausgewertet werden. Der lange Weg der Reizwahrnehmung und -verarbeitung wird seit langer Zeit untersucht.

Um die Verarbeitung von visuellen Informationen zu verstehen, liefert die Untersuchung von Personen mit extrem veränderter Wahrnehmung wertvolle Erkenntnisse. Solche Veränderungen sind beispielsweise Farbsinnesstörungen. In der vorliegenden Arbeit wird daher auch Wahrnehmung dieser Personen untersucht.

Bei den Untersuchungen spielen neben anatomischen Untersuchungen bildgebende Verfahren und elektrophysiologische Meßmethoden eine wichtige Rolle. Eine bereits im vorvergangenen Jahrhundert beschriebene Methode trägt noch heute dazu bei, Fragen der Sinneswahrnehmung zu klären: Die Psychophysik. Im Folgenden werden die für die vorliegende Arbeit wichtigen Komponenten des Sehsystems und die wichtigsten physikalischen

Eigenschaften von Licht charakterisiert, außerdem werden Theorien der Wahrnehmung, Farbmeterik und Farbräume, Besonderheiten der visuellen Wahrnehmung und die häufigsten Störungen der Farbwahrnehmung vorgestellt.

1.1. Anatomische und Physiologische Grundlagen des Sehens

1.1.1. Anatomie des Auges

Eine schematische Darstellung des menschlichen Auges zeigt die Abbildung 1. Wichtige Strukturen sind in der Abbildung dargestellt. Einfallendes Licht passiert Cornea, Linse und Glaskörper und trifft auf die Netzhaut (Retina), welche die Photorezeptoren (siehe unten) enthält. Durch die Brechung in Cornea und Linse wird der Lichtstrahl auf der Fovea centralis der Retina gebündelt, welche die Stelle des schärfsten Sehens ist. Die Photorezeptoren wandeln den Lichtreiz in elektrische Signale um, die durch Nerven weitergeleitet werden. Eine erste Verarbeitung der Informationen findet in der Retina statt, die ein Teil des Gehirns ist. Über den Nervus opticus, den zweiten Hirnnerven, werden die Informationen weitergeleitet über Chiasma opticum, Tractus opticus an das Corpus geniculatum laterale. Von hier aus verläuft die Sehbahn über die Sehstrahlung zum primären visuellen Kortex, welcher mit hierarchisch höher stehenden Hirnarealen verschaltet ist.

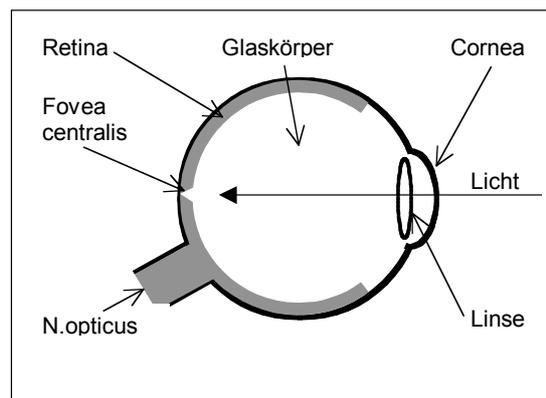


Abbildung 1: Schematischer Querschnitt durch das menschliche Auge. Einfallendes Licht wird durch Cornea und Linse in der Fovea centralis der Retina fokussiert. In der Retina befinden sich die Photorezeptoren, über den Nervus opticus werden deren Informationen weitergeleitet.

1.1.2. Rezeptoren der Retina

Das für das menschliche Auge sichtbare Licht ist elektromagnetische Strahlung einer Wellenlänge zwischen etwa 380 und 780 Nanometer.

Im Auge befinden sich zwei Klassen von Photorezeptoren, Stäbchen und Zapfen.

Stäbchen

Stäbchen weisen eine hohe Empfindlichkeit für Photonen auf. Schon geringe Mengen sorgen also für starke Erregung. Stäbchen sind wichtig für die Wahrnehmung von Helligkeit. Ihre hohe Empfindlichkeit ermöglicht das Sehen bei Dämmerlicht. Sie besitzen nur ein Pigment, erreichen aber eine absolute höhere Empfindlichkeit (Billmeyer, Fred und Saltzman, 1993; Methling, 1996).

Zapfen

Zapfen weisen eine geringere Empfindlichkeit als Stäbchen auf. Es gibt drei unterschiedliche Zapfentypen, die Lang (L)-, Mittel (M)- und die Kurzwellen („Short“=S)-Rezeptoren. Sie unterscheiden sich durch die Absorptionskurven ihrer Pigmente, deren Maxima bei verschiedenen Frequenzen liegen. Die Absorptionskurven überlappen sich teilweise. Tabelle 1 zeigt die Absorptionsmaxima, Abbildung 2 die Absorptionskurven.

Schon bevor deren Existenz physiologisch nachgewiesen wurde, stellten von Helmholtz (1896) sowie Young und Maxwell unabhängig voneinander die Theorie auf, dass im menschlichen Auge drei Arten von Rezeptoren existieren müssen. Durch Farbmischexperimente wurde diese bestätigt (Wyszecki und Stiles, 1974).

Rezeptor	Absorptionsmaximum
Langwellenrezeptor (L)	ca. 440 nm
Mittelwellenrezeptor (M)	ca. 545 nm
Kurzwellenrezeptor (S)	ca. 565 nm

Tabelle 1: Die Absorptionsmaxima der Zapfenpigmente.

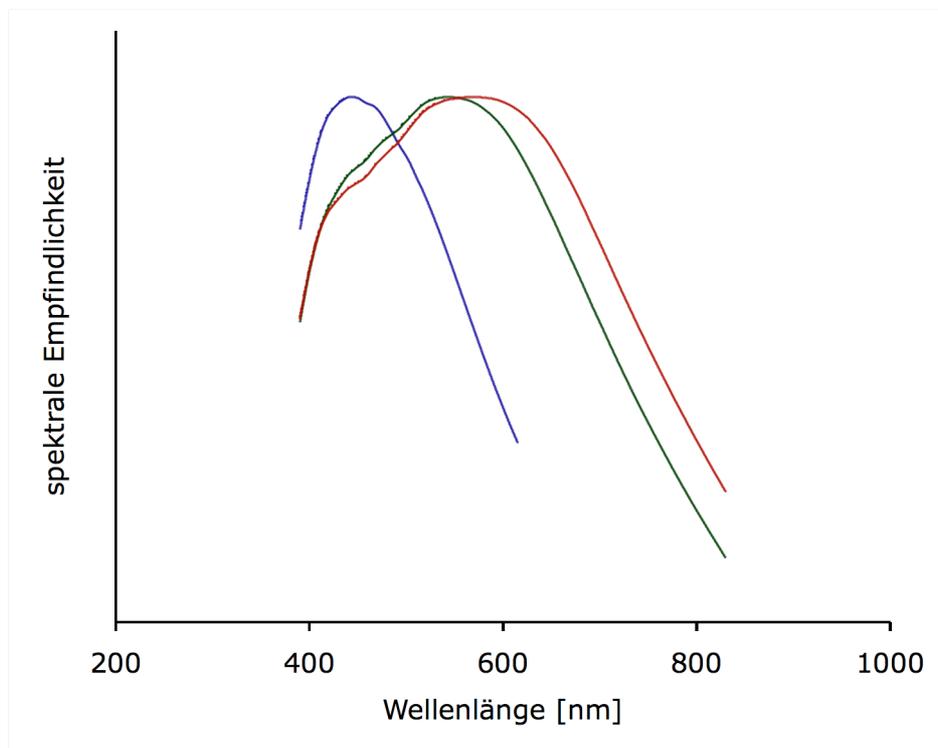


Abbildung 2: Die Absorptionskurven der Kurz-, Mittel- und Langwellen-Rezeptoren. Auf der y-Achse ist die spektrale Empfindlichkeit angegeben, auf der x-Achse die Wellenlänge. Die einzelnen Absorptionskurven überlappen sich teilweise, sie haben jedoch verschiedene Maxima. Für die Kurven der Mittelwellen-Rezeptoren und der Langwellen-Rezeptoren liegen die Maxima sehr nahe beieinander, auch ist der Verlauf der Kurven in diesem Bereich relativ flach (Quelle: Stockman und Sharpe, 2000).

Zapfen und Stäbchen weisen ein unterschiedliches Verteilungsmuster in der Netzhaut des Auges auf. Die größte Dichte der Zapfen (fast 150.000 pro mm^2) befindet sich in der Fovea centralis. Hier finden sich im innersten Bereich mit einem Durchmesser von 100 μm allerdings keine Kurzwellen-Rezeptoren. In der Peripherie der Retina ist ihre Dichte weitaus geringer (um 10.000 pro mm^2). Stäbchen finden sich ausschließlich in der Peripherie der Retina. Ihre Dichte ist in der Umgebung der Fovea centralis jedoch am größten (hier beträgt sie etwa 150.000 pro mm^2 , sie nimmt mit Entfernung zur Fovea bis auf circa 50.000 pro mm^2 ab). Im „blinden Fleck“, der Austrittsstelle des Nervus opticus aus dem Auge, befinden sich keine Rezeptoren.

Schließlich haben die drei Zapfentypen unterschiedliche Anteile an der Gesamtzahl der Zapfen. Das Verhältnis der Kurz- zu Lang- und Mittelwellen-Rezeptoren zueinander beträgt durchschnittlich 1:8:5. Das L:M-Zapfenverhältnis ist variabel, das Verhältnis zu den Kurzwellen-Rezeptoren kaum. Dieser Aspekt, der in der vorliegenden Arbeit eine zentrale Rolle spielt, wird im Abschnitt „L:M-Zapfenverhältnis in der Retina“ eingehend betrachtet.

1.1.3. Informationsverarbeitung im Sehsystem unter besonderer Berücksichtigung des Farbsehens.

Wie aber wird aus der „Zählung einzelner Photonen“, die durch die Photorezeptoren stattfindet, ein Bild der Umwelt konstruiert? Hierzu müssen die Informationen prozessiert werden.

Die Photorezeptoren geben ihre Informationen an verschiedene Neurone weiter. Diese sind untereinander verschaltet, bereits hier finden die ersten Verarbeitungsprozesse statt. Erste Beweise für die Theorie, dass verschiedene Zapfensysteme miteinander interagieren, lieferten die Untersuchungen von Svaetichin und MacNichol (1958). Er fand heraus, dass die Horizontalzellen in der Retina von einem Reiz depolarisiert, während sie von einem anderen hyperpolarisiert werden. In späteren Studien wurde sowohl in der Retina als

auch im CGL wurde eine entsprechende Verschaltung gefunden (DeValois 1960; Hubel und Livingstone 1985; Hubel 1988).

Psychophysisch lassen sich mehrere Kanäle abgrenzen, in denen verschiedene Informationen weitergeleitet werden. Interessanterweise wurde ihre Existenz zunächst aus theoretischen Überlegungen abgeleitet und dann durch elektrophysiologische und psychophysische Experimente belegt (DeValois et al. 1966; Lee. et al. 1988; Derrington, Krauskopf und Lennie 1984; Krauskopf, Williams und Heeley 1982; Gegenfurtner, Walter und Braun, URL 2005; Kremers 2005; Michael 1979).

Helligkeitskanal

Mehrere L- und M-Rezeptoren projizieren über Horizontal- und Amakrinzellen auf je eine bipolare Zelle und auf eine parasol-Zelle. Die zu dieser Ganglionzelle projizierenden Photorezeptoren bilden ihr rezeptives Feld. Es gliedert sich in Zentrum und Peripherie. Es lassen sich so genannte ON-Center-Felder von OFF-Center-Felder unterscheiden. Wird das Zentrum eines ON-Center-Feldes beleuchtet, erhöht sich die Frequenz der weitergeleiteten Aktionspotentiale. Wird dessen Peripherie beleuchtet, so verringert sie sich (genau entgegengesetzt verhalten sich die OFF-Center-Felder). Durch dieses als „laterale Hemmung“ bezeichnete Prinzip werden Reize kontrastiert.

Diese werden über Nervus opticus und Tractus opticus auf Neurone der magnozellulären Schicht des Corpus geniculatum laterale (CGL) weitergeleitet. Dieser Kanal wird magnozellulärer oder auch M-Kanal genannt. In ihm werden vorwiegend Bewegungsinformationen weitergeleitet.

„Rot-Grün“-Kanal

Hier projizieren individuelle L- oder M-Rezeptoren auf eine individuelle Midget-Ganglionzelle. Das Zentrum des rezeptiven Feldes einer Midget-Zelle besteht aus einem einzelnen Photorezeptor. Die Struktur der Peripherie ist noch nicht vollständig geklärt, aber auch hier findet laterale Hemmung zur Erhöhung des Kontrastes statt.

„Blau-Gelb“-Kanal

In diesem Kanal werden Signale der Kurzwellen-Rezeptoren mit speziellen „Blau“-Bipolarzellen verschaltet, die wiederum auf kleine bistratifizierte Ganglienzellen projizieren. Diese erhalten auch Informationen von anderen Bipolarzellen. Dadurch erhalten diese Zellen Farbinformationen. Sie projizieren ebenfalls in das CGL.

Konzentrische Breitbandzellen (Concentric broad-band-cells)

Das rezeptive Feld dieser Zellen ist in Zentrum und Peripherie organisiert. Im gesamten Feld befinden sich L- und M-Rezeptoren. Wird das Zentrum des Feldes beleuchtet, wird die Aktionspotential-Frequenz (AP-Frequenz) erhöht, wird die Peripherie beleuchtet, verringert. Den beschriebenen Fall nennt man „ON-Center“-Zelle, auch die gegensinnige Organisationsform existiert („OFF-Center“). Charakteristikum ist, dass eine antagonistische Verschaltung zwischen Zentrum und Peripherie besteht. Die Abbildung 3 zeigt das Prinzip dieser rezeptiven Felder.

Wird das gesamte rezeptive Feld beleuchtet, so hemmen sich die auf Zentrum und Peripherie eintreffenden Reize gegenseitig. Die Breitbandzellen sind also an der Helligkeitswahrnehmung beteiligt. Kurzwellen-Rezeptoren tragen zu diesem System vermutlich nicht oder nur wenig bei. Die Zellen dieses Systems tragen sowohl zur Bewegungserkennung als auch zur Helligkeitswahrnehmung bei.

Einfache farbige konzentrische Gegenfarbzellen (simple concentric color opponent Cells)

Auch das rezeptive Feld dieses Zelltyps ist antagonistisch in Peripherie und Zentrum organisiert, wobei sich im Zentrum ein Zapfentypen befindet, in der Peripherie die beiden anderen.

Abbildung 4 zeigt das Organisationsprinzip. Von diesem Zelltyp von CGL und Retina müssen die doppelten Gegenfarbzellen des Kortex abgegrenzt werden (siehe unten).

Die einfachen Gegenfarbzellen liefern Informationen über Farbe und Helligkeit.

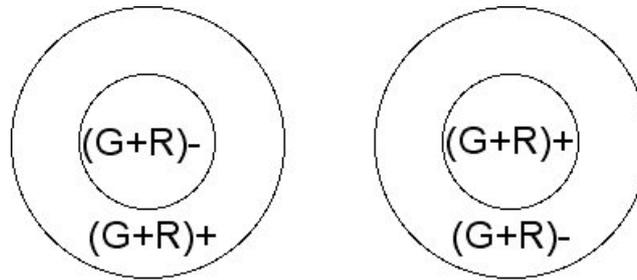


Abbildung 3: Konzentrische Breitbandzellen. Im gesamten Bereich finden sich Langwellen-Zapfen (R) und Mittelwellen-Zapfen (G). Das Rezeptive Feld dieser Zellen ist antagonistisch in Zentrum und Peripherie organisiert. Links: Beleuchtung des Zentrums führt zu einer Verminderung der AP-Frequenz („OFF-Center“), Beleuchtung der Peripherie zu ihrer Erhöhung. Auf der rechten Seite ist der entgegengesetzte Fall gezeigt („ON-Center“).

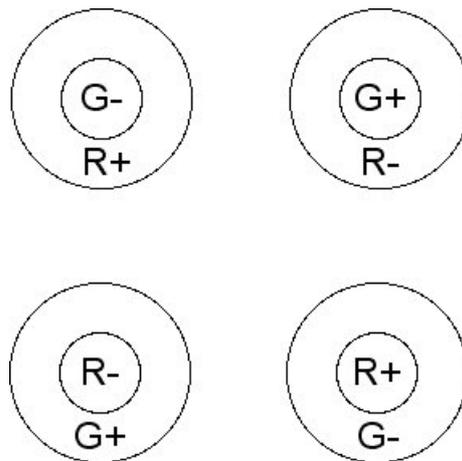


Abbildung 4: Einfache Gegenfarbzellen. Ihr rezeptives Feld ist antagonistisch in Zentrum und Peripherie organisiert. Oben links: Das Zentrum reagiert auf einen grünen Farbreiz mit einer Verminderung der AP-Frequenz, die Peripherie gegensinnig. Oben rechts ist der umgekehrte Fall gezeigt. In der unteren Reihe sind im Zentrum die Rot-Zapfen (R) organisiert (L-Rezeptoren), in der Peripherie die Grün-Zapfen (G), die den M-Rezeptoren entsprechen. Das antagonistische Prinzip ist unverändert.

Einfache Co-Gegenfarbzellen (Co-extensive single-opponent)

In einem weiteren System sind die Kurzwellen-(S)-Rezeptoren antagonistisch zu den Langwellen- und Mittelwellen-Rezeptoren organisiert (Abbildung 5). Die rezeptiven Felder dieser Zellen sind nur schwach in Zentrum und Peripherie organisiert. Die kombinierten Informationen von L- und M-Rezeptoren werden gegen die der S-Rezeptoren verrechnet.

Beide Typen von Single-Zellen projizieren auf P-Ganglienzellen und liefern Informationen zur Farbwahrnehmung.

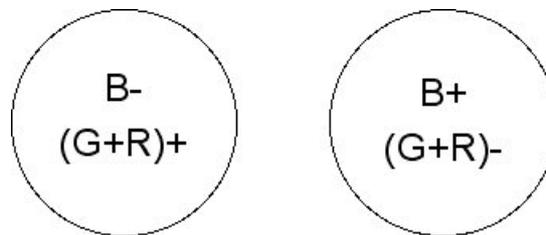


Abbildung 5: Co-Gegenfarbzellen. Eine Organisation in Zentrum und Peripherie ist nur schwach vorhanden. Im gesamten Feld finden sich Rot(R)-, Grün(G)- und Blau(B)-Zapfen, die den L-,M- beziehungsweise S-Rezeptoren entsprechen. Auf der linken Seite ist das rezeptive Feld einer Zelle gezeigt, die auf die Beleuchtung mit Blau mit einer Verringerung der AP-Frequenz reagiert, rechts die gegensinnige Organisation.

Weiterleitung in P- und M-Kanal, Organisation von V1

Die Ganglienzellen vermitteln die Signale an spezifische Zellen im CGL:

- Parasolganglienzellen projizieren auf magnozelluläre Zellen des CGL,
- Midget bipolare Zellen projizieren auf parvozelluläre Zellen des CGL,
- „Small bistratified“-Zellen projizieren auf koniozelluläre Zellen des CGL.

Physiologisch und anatomisch ist zu unterscheiden zwischen folgenden Kanälen:

1. Magnozellulärer Kanal (psychophysisch zugeordnet dem Bewegungssehen),
2. Parvocellulärer Kanal (psychophysisch zugeordnet der Formerkennung und dem Rot-Grün-Farbsehen) mit hoher räumlicher und niedriger zeitlicher Auflösung,
3. Koniozellulärer Kanal (psychophysisch zugeordnet dem Blau-Gelb-Farbsehen) mit niedriger räumlicher und niedriger zeitlicher Auflösung.

Wie bereits dargestellt, werden Farbinformationen über die parvozelluläre Schicht des CGL an die Region V1, den primären visuellen Kortex (Brodmann Area 17), weitergeleitet. Nach den weißen Streifen (Gennarische Streifen, myelinisierte Axone beispielsweise aus dem Thalamus) in Schicht vier von V1 wird dieses Gebiet auch Area Striata oder Striatum genannt. Es befindet sich in der Nähe der Kalkarinfurche.

Der parvozelluläre Kanal mit Helligkeits- und Farbinformationen projiziert in die kortikale Schicht 4C β und von hier in die Schichten 2 und 3. In diesen Schichten sind die farbprozessierenden Zellen zu so genannten „Blobs“ organisiert. Hier finden sich die „doppelt-opponent“ Zellen. Sie werden im folgenden Abschnitt vorgestellt.

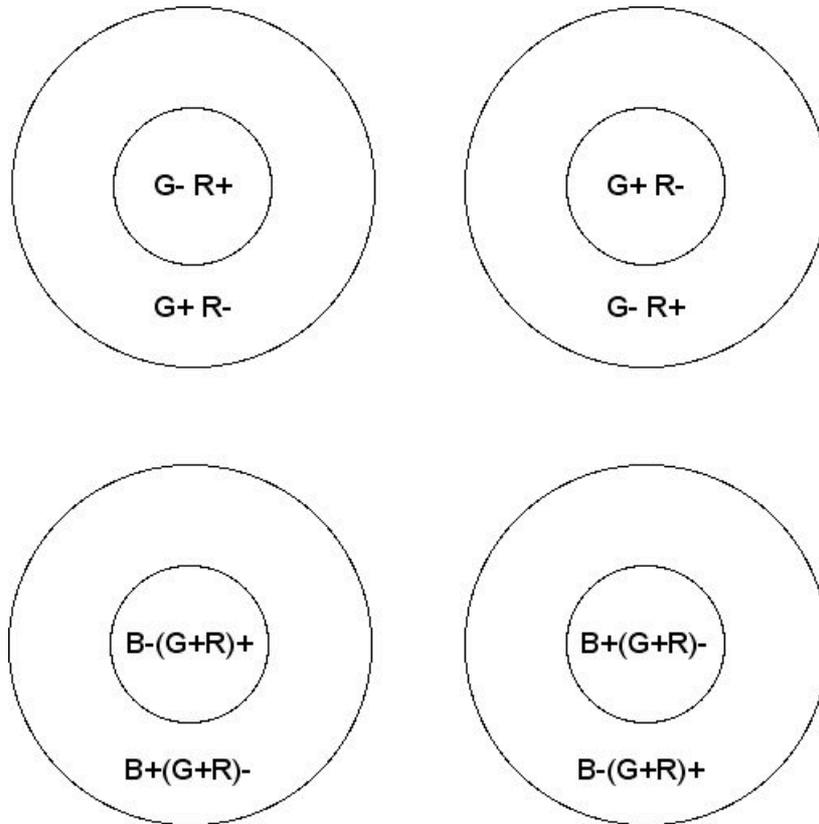


Abbildung 6: Die rezeptiven Felder der vier verschiedenen Typen doppelt-opponenter Zellen, die sich in V1 finden. Links oben ist das im Text genannte Beispiel gezeigt: Diese Zellen reagieren am stärksten auf einen roten Punkt vor grünem Hintergrund. G=M-Rezeptoren, R=L-Rezeptoren, B=S-Rezeptoren.

Doppelt-opponente Zellen des Kortex [Double-Opponent Cells (Blob Zones)],
 Die oben erwähnten doppelt-opponenten Zellen des Kortex zeichnen sich durch die Organisation ihres rezeptiven Feldes aus: Dieses ist –ähnlich den bereits vorgestellten Zellen von CGL und Retina– antagonistisch in Zentrum und Peripherie aufgeteilt. Beide erhalten Informationen verschiedener Rezeptortypen, die aber gegensinnig gewertet werden: Beispielsweise haben Langwellen-Rezeptoren im Zentrum erregenden und in der Peripherie hemmenden Einfluss, Grün Rezeptoren hemmenden im Zentrum und erregenden in der Peripherie. Diese Zellen reagieren am stärksten auf einen roten Punkt vor grünem Hintergrund (

Abbildung 6). Sie reagieren selektiver auf diesen Reiz als einfach-opponente Zellen. Auf weißes Licht reagieren sie wenig, da sich die Signale der Rezeptoren auf diesen Reiz gegenseitig aufheben. Zwar reagieren diese Zellen geringfügig auch auf andere Reize, aber jedem Zelltyp kann ein Reiz zugeordnet werden, auf den er maximal reagiert.

Insgesamt gibt es vier Typen dieser Zellen, die auf einen der folgenden Reize maximal reagieren:

- Ein roter Punkt vor grünem Hintergrund (im Beispiel genannt),
- Ein grüner Punkt vor rotem Hintergrund,
- Ein blauer Punkt vor gelbem Hintergrund,
- Ein gelber Punkt vor blauem Hintergrund.

Die zwischen den Blobs liegenden Zellen, die so genannten Interblob-Zellen wiederum prozessieren keine Farbe, sondern sind selektiv für Orientierung. Die auf unterschiedliche Aspekte der Wahrnehmung spezialisierten Systeme sind zu so genannten „Hypersäulen“ organisiert. Diese sind in der Lage, einen bestimmten Abschnitt des Sehfeldes mit den beschriebenen Systemen zu analysieren (Hubel und Wiesel, 1962; Hubel, Wiesel und Stryker 1978).

Die Verschaltung der Kanäle ist schematisch in Abbildung 7 gezeigt. Die Informationen werden in den verschiedenen Kanälen getrennt prozessiert und an höhere Hirnareale weitergeleitet, wo sie schließlich integriert werden: In V2 und V4 wird Farbe verarbeitet, in V5 Bewegung.

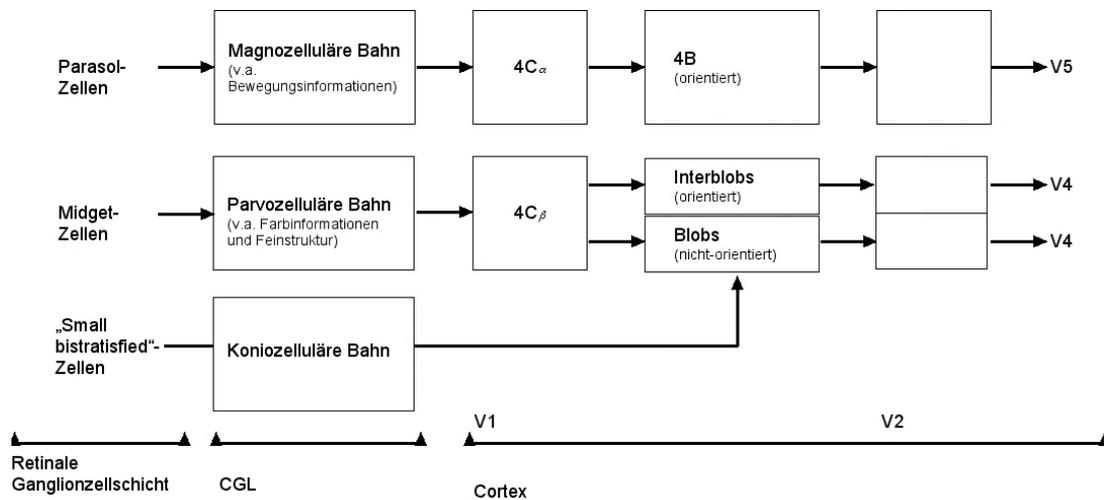


Abbildung 7: Schema verschiedener Kanäle des Sehsystems (nach Kandel, Schwartz und Jessell (1991)). In drei getrennten Kanälen werden verschiedene Leistungen verarbeitet: Die Parasol-Zellen liefern Bewegungsinformationen, diese Zellen reagieren nur schwach auf Farb- und Helligkeitsreize. Die Midget-Zellen leiten Farbinformationen weiter, die Zellen reagieren nur schwach auf Bewegungsreize. Die „Small Bistratifed“-Zellen leiten blau-gelb-Informationen an den koniocellulären Kanal weiter. Die jeweiligen Informationen werden an höhere Hirnareale weitergeleitet.

Psychophysische Korrelate der beschriebenen Zellytphen: Gegenfarben, Simultaner Farbkontrast, Farbkonstanz und Retinex-Theorie

Die Eigenschaften der doppelt-opponenten Zellen erklären drei Beobachtungen, die bei der Untersuchung des Sehsystems gemacht wurden: Durch ihre Organisation lassen sie nur die Wahrnehmung einer Farbe, beispielsweise Rot, aber weder Grün noch „grünliches Rot“ zu. Sie stellen somit ein mögliches anatomisches Substrat der von Hering dargestellten Gegenfarbtheorie. Auch die Beobachtung, dass ein graues Objekt vor einem grünen Hintergrund rötlich eingefärbt wird (simultaner Farbkontrast) lässt sich durch ihre Eigenschaften erklären.

Schließlich lassen sich mit den Eigenschaften der doppelt-opponenten Zellen die Leistung der Farbkonstanz teilweise erklären: Der rote Punkt aus dem eingangs benutzten Beispiel ist ein Reiz, auf den die Zelle maximal reagiert. Ändert sich die Helligkeit der Beleuchtung des gesamten Feldes, so ändert sich die Antwort der Zelle nicht, denn dies führt dazu, dass sich die Antworten von Peripherie und Zentrum gegenseitig aufheben.

Edwin Land, der Erfinder der Polaroid-Kamera, zeigte 1958, dass die Farbe eines Objektes in Abhängigkeit vom Hintergrund wahrgenommen wird. Somit kann die Farbe einer Fläche als unterschiedliche Farbe wahrgenommen werden, obwohl sie stets die identische Wellenlänge reflektiert (simultaner Farbkontrast). Aus dieser Beobachtung leitete er die Retinex-Theorie ab, nach der die von den verschiedenen Rezeptortypen wahrgenommenen Helligkeiten für verschiedene Objekte gegen den Helligkeitswert des hellsten Objektes einer Präsentation normalisiert werden. Für jedes Objekt entstehen so drei Helligkeitswerte –für jeden Rezeptortyp ein Wert–, aus denen die Farbe des jeweiligen Objektes berechnet werden kann.

Diese Theorie erklärt sowohl die bei Beleuchtungsänderung als gleich bleibend wahrgenommene Farbe als auch die Änderung der wahrgenommenen Farbe bei einer Veränderung des Hintergrundes. Land zeigte auch, dass diese Berechnung auch aufgrund der Informationen möglich ist, die die Gegenfarbkanäle menschlichen Sehsystems liefern, so dass eine Verwendung eines diesem Algorithmus ähnlichen Musters wahrscheinlich ist.

Farbkonstanz: Weitere Mechanismen, Lokalisation der beteiligten Areale

Am Zustandekommen der Farbkonstanz sind eine Reihe von Prozessen beteiligt:

- Lokale Zapfenadaptation: Von Kries (1905) stellte die Hypothese auf, dass die Empfindlichkeit eines Zapfentyps proportional zur Stärke der Beleuchtung reduziert wird.
- Lokaler und globaler Kontrast: Sowohl die Informationen aus der unmittelbaren Umgebung eines Zapfentyps (lokaler Kontrast, siehe Doppelt-opponente Zellen) als auch die einer gesamten betrachteten Szene werden zur Normalisierung der Informationen verwendet. Dadurch wird Farbkonstanz eines Objektes nicht nur vor einem bestimmten Hintergrund, sondern einer gesamten Szene erreicht. Dabei wird der globale Kontrast auf einer hierarchisch relativ hohen Ebene verarbeitet (Hulbert 1999; Kraft und Brainard 1999).
- Auch Gedächtnisleistungen sind für das Zustandekommen der Farbkonstanz von Bedeutung: Die Erfahrung, dass beispielsweise eine Zitrone (siehe Abbildung 8) unter üblichen Umständen eine gelbe Farbe zu haben pflegt („Gedächtnisfarben“), erleichtert die Farberkennung bei Beleuchtungswechseln. In vielen Studien wird der wichtige Einfluss von Gedächtnis und Kognition untersucht (Yang und Shevell, 2002; Jaeger 1982).

Am Zustandekommen der Farbkonstanz sind unterschiedliche Systeme auf verschiedenen Ebenen der Sehbahn beteiligt. Die Systeme und die Verarbeitung der Informationen in der Sehbahn (siehe Abbildung 7) wurden bereits vorgestellt. Unklar ist derzeit, in welchen Hirnarealen die Leistung erbracht wird: Die Beteiligung von V1 wurde in verschiedenen Studien belegt (MacEvoy, Paradiso, 2001; Wachtler, Sejnowski und Albright, 2003). Die Beteiligung von V4 wird von einigen Autoren nach Durchführung von elektrophysiologischen Ableitungen (Zeki, 1983; Moutoussis, 2002) und fMRI-Studien (Zeki und Marini 1998; Bartels und Zeki 2000) ausgeschlossen. Klinische Befunde zeigen jedoch, dass Läsionen in V4 selektive Defizite der Farbkonstanz verursachen (Ruettiger, Braun und Gegenfurtner 1999).

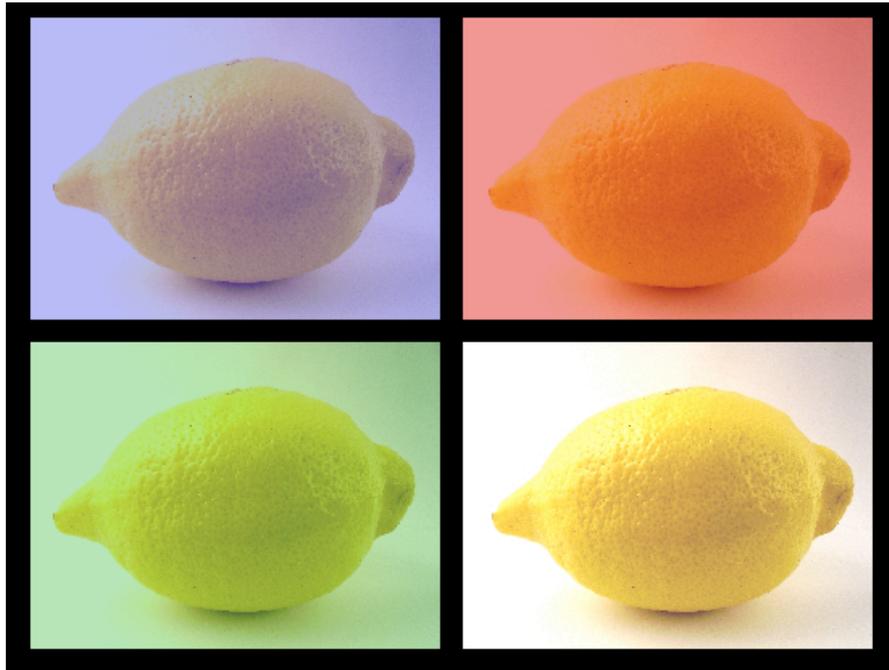


Abbildung 8: Beispiel Farbkonstanz. Die Zitrone wird in jedem Bild mit einem andersfarbigen Licht beleuchtet. Trotzdem wird ihre Farbe als Gelb erkannt. Am Zustandekommen dieser Leistung des Sehsystems sind verschiedene retinale und kortikale Prozesse beteiligt.

1.1.4. Genetik des Farbensehens

Die visuelle Wahrnehmung weist Besonderheiten auf, die für die vorliegende Arbeit eine wichtige Rolle spielen: Erstens kann die Wahrnehmung von Farbe vererbte und erworbene Veränderungen aufweisen, was seit langer Zeit bekannt ist. Zweitens ist die Verteilung von L- zu M-Rezeptoren individuell unterschiedlich. Die vorliegende Arbeit untersucht diese beiden Phänomene. Sie werden daher in den folgenden Abschnitten charakterisiert.

Die drei verschiedenen Eiweißanteile der Pigmente (Opsine) der L-, M- und Kurzwellen-Rezeptoren sowie der Stäbchen werden von vier verschiedenen Genen kodiert. In der HUGO/GDB Nomenklatur sind dies: BCP (Blue Cone Pigment)-, GCP (Green Cone Pigment)-, RCP (Red Cone Pigment)- und RHO (Rhodopsin)-Gen. In psychophysischen Studien werden sie auch S-, M- und L-

Gene genannt. Das S-Gen liegt auf Chromosom 7 und liegt in einer einzigen Kopie vor, ebenso das Gen für das Pigment der Stäbchen (Chromosom 3).

Die L- und M-Gene liegen auf dem q-Arm des X-Chromosoms. Das L-Gen geht dem M-Gen auf dem Arm voran und liegt meist nur einfach vor. Vom M-Gen hingegen liegen mehrfache Kopien vor.

Verschiedene Theorien existieren zur Evolution dieser Gene. Zuerst hat sich möglicherweise auf dem X-Chromosom ein "Vorläufergen" gebildet: Dessen Opsin ist der Ausgangspunkt für die Entwicklung eines "Vorläufer"-Helligkeitskanals. Als nächstes hat sich ein weiteres Opsin-Gen auf Chromosom 7 gebildet, welches das S-Pigment kodiert welches die Basis für den Blau-Gelb-Kanal bildet. Aus diesem Gen könnte auch das Rhodopsin-Gen hervorgegangen sein.

Entweder durch Duplikation oder durch Crossing-Over hat sich aus dem vorhandenen Gen ein drittes auf dem X-Chromosom gebildet. Aus diesem hat sich der Rot-Grün-Farbkanal entwickelt. Die Duplikation könnte zu einem Zeitpunkt nach der Trennung von Alt- und Neuweltaffen stattgefunden haben.

Ein Beleg für diese Theorie lässt sich auch in der Übereinstimmung zwischen den Aminosäuren der Rezeptortypen sehen: Zwischen Kurzwellen-Rezeptoren und M- und L-Rezeptoren liegt sie bei 43%, ähnlich hoch ist die Übereinstimmung zwischen Kurzwellen-Rezeptoren und Stäbchen, sie liegt bei 41%. L- und M-Rezeptoren zeigen 98% Übereinstimmung der Aminosäuren.

Während das S-Gen beim Menschen fast keine Variationen aufweist, treten bei L- und M-Gene eine große Anzahl Polymorphismen und Hybridgene (durch Crossing Over entstandene Gene) auf. Als Beispiel sei die größte Variabilität genannt, die sich in Exon 3 findet. Allerdings hat nur ein Polymorphismus Auswirkungen auf das Farbsehen, dies ist die Substitution von Serin durch Alanin bei Codon 180. Ihre Auswirkung ist eine Verschiebung von λ_{\max} in die Richtung von Rot. Beim L-Rezeptor findet sich mit 56,3% häufiger Serin als Alanin (43,7%), beim M-Rezeptor mit 94% häufiger Alanin als Serin (6%).

Die Auswirkung von Polymorphismen und Hybridgene auf die Verschiebung von λ_{\max} wurde in zahlreichen Studien mit verschiedenen Techniken in vitro und in vivo untersucht. Ein wichtiges Ergebnis ist, dass der

Aminosäurepolymorphismus für M-Pigment nur geringe Auswirkung auf die spektrale Empfindlichkeit hat (Bieber, Kraft und Werner 1998), Carroll et al. (2000). Weitere Beispiele sind die Untersuchungen von Sharpe et al. (1998), Merbs und Nathans (1992 a und b) und Asenjo, Rim und Oprian (1994). Ein Überblick findet sich bei Sharpe et al. (1999). Weitere Auswirkungen sind Änderung der Stabilität des Pigmentes und der optischen Dichte. Schon die als „normal“ bezeichnete Farbwahrnehmung weist daher, insbesondere zwischen Männern und Frauen, eine große Variabilität auf.

Meist finden sich mehr als zwei Opsin Gene auf dem X-Chromosom (Neitz, Neitz und Grishok 1995). Die Größe des Gen-Arrays, des Gen-Arrangements und die hieraus folgenden Konsequenzen werden derzeit diskutiert.

1.1.5. Erworbene und vererbte Farbwahrnehmungsstörungen

Die Farbwahrnehmung kann Störungen aufweisen. Es lassen sich vererbte von erworbenen Störungen unterscheiden. Die häufigsten Störungen, bei der das Pigment des Mittel- oder des Langwellen-Rezeptors betroffen ist, ist X-chromosomal rezessiv vererbt (Protan-Defizit oder Deutero-Defizit, siehe Tabelle 3). Entsprechend betrifft sie in Europa 8% der Männer und 1% der Frauen (Pschyrembel, 1998). Die Inzidenz der Störungen ist in Tabelle 3 gezeigt (Kandel, Schwartz und Jessell 1991).

Es lassen sich erworbene von vererbten Defekten unterscheiden.

Vererbte Defekte betreffen in der überwiegenden Zahl der Fälle beide Augen gleichsinnig. Erworbene Defekte können auch ein einzelnes Auge betreffen.

Erworbene Störungen (Chromatopsien)

Dies sind beispielsweise die Neuritis Nervi optici, Intoxikationen, tumorbedingte Läsionen, hier entstehen Rot-Grün-Störungen. Viele Erkrankungen, die die Retina mitbetreffen (Diabetische Retinopathie, Makuladegeneration, Alkoholabusus), haben Blau-Gelb-Störungen zur Folge.

Vererbte Farbwahrnehmungsstörungen

Überblicke über vererbte Farbwahrnehmungsstörungen geben Tabelle 2 und Tabelle 3. Ursachen sind entweder der Verlust von Opsin-Genen (durch nichthomologe Rekombination), deren Funktionsverlust (beispielsweise durch nonsense-Mutation) oder die Veränderung ihrer Funktion (durch Rekombination zwischen verschiedenen Genen). Die Folgen können sich phänotypisch folgendermaßen manifestieren (siehe oben): Durch anomale Trichromasie (die spektrale Empfindlichkeit einer der Rezeptoren ist verändert), Dichromasie (eines der Pigmente fehlt) oder Monochromasie (zwei oder alle Pigmente fehlen). Auch Tetrachromasie kommt vor, hier existiert ein viertes Pigment, was allerdings nur unter bestimmten Bedingungen Konsequenzen für die Farbwahrnehmung hat.

Der Verlust von Genen, die nicht das Pigment, sondern andere Komponenten der Rezeptoren kodieren, geht mit einem Verlust der Funktion aller drei Zapfentypen einher. Folge ist die "komplette Achromatopsie".

Andererseits führt aber nicht jede genetische Veränderung zu einer Störung des Farbsehens. Beispielsweise werden zusätzliche zu normalen Genen auftretende Hybridgene nicht oder unzureichend exprimiert, so dass sie die Farbwahrnehmung nicht beeinflussen (Drummond-Borg, Deeb, Motulsky 1989). Die Nomenklatur der Wahrnehmungsstörungen ist historisch begründet. Die griechischen Vorsilben beziehen sich auf den Rezeptortyp (protos, deuterios und tritos entsprechen L-, M- beziehungsweise Kurzwellen-Rezeptor). Die Nachsilben kennzeichnen die Art der Störung, wobei die Silbe "-anomalie" für eine Funktionsänderung und "-anopie" für einen Funktionsverlust steht.

Anomale Trichromasie	Hier handelt es sich um eine Wahrnehmungsschwäche infolge einer herabgesetzten Empfindlichkeit eines Rezeptortyps. Je nach betroffenem Rezeptor unterscheidet man:	
	Wahrnehmungsschwäche	Betroffener Rezeptor
	• Protanomalie	Langwellenrezeptor
	• Deuteroanomalie	Mittelwellenrezeptor
	• Tritanomalie	Kurzwellenrezeptor
Dichromasie	Bei dieser Form der Farbfehlsichtigkeit fehlt eines der drei Zapfensysteme. Personen mit dieser Störung werden als „Dichromaten“ bezeichnet. Nach fehlendem System unterscheidet man drei Formen. Die Betroffenen werden dementsprechend als Protanope, Deuteranope beziehungsweise Tritanope bezeichnet.	
	Farbfehlsichtigkeit	Betroffenes Pigment
	Protanopie	Pigment des Langwellenrezeptors. Die Protanopie ist die häufigste Form der Dichromasie.
	Deuteranopie	Pigment des Mittelwellenrezeptors
	Tritanopie	Pigment des Kurzwellenrezeptors, eine seltene Form der Dichromasie. Ihre Häufigkeit wird mit 0,002% für Männer und 0,001% für Frauen angegeben (Boynton,

		1979).
Monochromasie	Diese Form der Farbsehstörung ist äußerst selten, betroffen sind 10 von einer Millionen (LeGrand, 1957). Man unterscheidet die typische Monochromasie, bei der alle Farbrezeptorsysteme fehlen, von der atypischen, bei der zwei Zapfentypen fehlen.	
Achromasie (Farbenblindheit)	Sie kann so unterschiedliche Ursachen wie Zapfenaplasie und kortikale Erkrankungen haben und somit sowohl in angeborener als auch erworbener Form existieren.	

Tabelle 2: Überblick über verschiedene Farbwahrnehmungsstörungen.

Anomalien	[% Männer]
Protanomalie	1,3
Deuteroanomalie	5,0
Tritanomalie	0,001
Dichromatopsie	
Protanopie	1,3
Deuteranopie	1,2
Tritanopie	0,001
Monochromatopsie	
Typisch	0,00001
Atypisch	0,000001

Tabelle 3: Inzidenzen [% der männlichen Bevölkerung] von vererbten Farbsehstörungen nach Kandel, Schwartz und Jessell (1991).

Die häufigen Formen –Protanopie, Protanomalie, Deuteranopie und Deuteroanomalie– werden X-chromosomal gebunden vererbt. Betroffene Männer sind in Bezug auf dieses Merkmal hemizygot und damit von der entsprechenden Wahrnehmungsstörung betroffen. Frauen können, da sie zwei X-Chromosomen besitzen, sowohl hemi- als auch heterozygot sein. Letzteres macht eine Betroffene zu einem “Carrier”, der eine normale oder leicht veränderte Farbwahrnehmung aufweist, die betreffende Störung aber vererben kann. Insgesamt etwa 15% der europäischen Frauen sind betroffen. In den somatischen Zellen ist eines der X-Chromosomen durch Transkription inaktiviert.

In der Retina finden sich daher sowohl Areale, deren Rezeptoren die Eigenschaften einer Farbnormalen Person aufweisen als auch Areale, deren Rezeptoren Eigenschaften von Farbschwachen aufweisen. Einige der Heterozygoten können allerdings auch einen vierten Rezeptortyp besitzen und damit eine differenziertere Farbwahrnehmung (Tetrachromaten).

Verschiedene molekulare Ursachen können zugrunde liegen: Dies sind Punktmutationen, Deletion von Sequenzen, ungleiches Crossing Over (die typische Ursache) und ungleiche intragenische Rekombination.

Infolge von Crossing Over können Genotypen auftreten, die nur ein einziges M-Gen besitzen (“single-Gene”- Protanope, kurz sg-Protanope) oder nur ein einziges L-Gen (“single-Gene”- Deuteranope, kurz sg-Deuteranope).

Protanopie und Deuteranopie

Lange galt die Ansicht, dass bei dieser Farbwahrnehmungsstörung eines der Pigmente vollständig fehlt. Dies trifft für einige Betroffene zu. Es existieren jedoch auch Protanomale, bei welchen das entsprechende Hybridgen nur minimale Anteile des Pigmentes enthalten. Die betroffenen sind somit faktisch Dichromaten. Bei den Deuteranopen existiert der Serin-Alanin-Polymorphismus. Dies hat zur Folge, dass die Wahrnehmung innerhalb der Gruppe der Protanopen wenig einheitlich ist.

Von Helmholtz (1896) charakterisierte die Leistungen von Protanopen und Deuteranopen in einem Farbdigramm und zeigte, dass sich typische

“Verwechslungslinien” errechnen lassen. Protanope neigen dazu, Rot, Grau und bläuliches Grün zu verwechseln, während Deuteranope violett, grau und grünliches Grün verwechseln.

Unterschiede existieren auch bei der als maximal empfundenen Helligkeit in einem Spektrum mit gleicher Energieverteilung: Während diese bei Farbnormalen bei durchschnittlich 555 nm liegt, weichen die Werte für Protanope (540 nm) und Deuteranope (560 nm) ab. Sofern Dichromaten zwei Opsin-Gene für L- und M-Pigment besitzen (multigene Dichromaten), haben sie keine fehlenden oder nicht funktionale Rezeptoren. Sie besitzen einen vollständigen Satz L- beziehungsweise M-Rezeptoren und Rezeptoren, deren Pigment durch Hybridgene kodiert wird. Single-Gene-Dichromaten, die nur ein einziges Opsin-Gen besitzen, können hingegen Rezeptoren ohne Pigment aufweisen. Solche “blinden Areale” im retinalen Mosaik können aber durch die ständig stattfindenden Mikrosakkaden ausgeglichen werden (Sharpe et al., 1998).

Protanomalie und Deuteroanomalie

Diese Gruppe der Farbsehstörungen lässt sich in jeweils in eine einfache und eine extreme Form einteilen. Die Ausprägung dieser Störung ist also sehr variabel. Jedoch ist den Anomalien gemeinsam, dass sie meist weniger schwere Beeinträchtigung zu Folge hat als die Anopien:

So nehmen Betroffene, anders als die Dichromaten, mehr als zwei Farbtöne wahr. Hierbei sind die einer Farbe zugeordneten Wellenlängen bei den Protanomalen meist zu den kürzeren, bei den Deuteroanomalen meist zu den längeren Wellenlängen hin verschoben.

Genetische Ursache dieser Störungen ist meist ein Crossing-Over. Anomalien entstehen nur, wenn das entstehende Hybridgen eine bestimmte Position einnimmt, bei Protanomalie ist dies beispielsweise die proximale Position im Array. Die exakten genetischen Ursachen, die den Anomalien zugrunde liegen, werden derzeit diskutiert. Ein Überblick findet sich in Sharpe et al. (1998).

Monochromasie

Durch Verlust oder Veränderung der X-chromosomalen Opsin-Gene entsteht die Monochromasie. Hierbei sind die einzigen funktionierenden die Kurzwellen-Rezeptoren. Die Folgen sind unter anderem Farbenblindheit, geringe Sehschärfe, ein Skotom, das der Fovea centralis entspricht –in der Kurzwellen-Rezeptoren nicht vorkommen– und Nystagmus. Es sind auch hier Abstufungen zwischen völliger Farbenblindheit und erhaltener geringer Funktion von L- oder M-Rezeptoren vorhanden. Außerdem ist ein dichromatisches Sehen im bei Zwiellicht möglich, bei dem Zapfen und Stäbchen gleichzeitig aktiv sind.

Die Störung ist selten, ihr Vorkommen wird auf 1:100.000 geschätzt.

Äußerst selten sind Fälle von L- oder M- Monochromatopsien, bei denen nur einer der genannten Rezeptoren funktioniert und die Kurzwellen-Rezeptoren abwesend sind.

Tritane Störungen

Defekte, die den Kurzwellen-Rezeptor betreffen, werden durch Veränderungen auf dem Chromosom 7 verursacht. Folge ist eine Einschränkung bei der Erkennung von Farbe im Violett-, Blau- und Blau-Grün Bereich des Spektrums. Diese Defekte werden allerdings oft nicht oder erst spät diagnostiziert, da sie weitaus geringere Einschränkungen im täglichen Leben zur Folge haben als Dichromasien.

Durch unterschiedliche Penetranz existieren auch bei diesen Störungen Merkmalsausprägungen, die zwischen totalem Verlust der Kurzwellen-Rezeptoren und einer leichten Funktionseinschränkung anzusiedeln sind. Eine vollständige Penetranz tritt nur bei Homozygoten auf und ist daher extrem selten. Im Gegensatz zur Tritanopie wird die Existenz von Tritanomalie kontrovers diskutiert.

Auch die Häufigkeit der Tritanopie kann nur geschätzt werden. Geschätzte Werte sind 1:13.000 und 1:65.000.

Zapfen-Monochromasie

Eine weitere Rarität –Schätzungen der Häufigkeit für Europäer liegen zwischen 1:33.000 und 1:100.000– ist die Zapfen-Monochromasie. Sie hat völlige Farbenblindheit zur Folge. Sie wird autosomal-rezessiv vererbt.

Kennzeichen sind neben der Farbenblindheit auch Lichtscheu, gravierender Verlust der Sehschärfe, Pendelnystagmus und ein der Fovea centralis entsprechendes Skotom. Genetische Ursachen sind beispielsweise Missense-Mutationen auf Chromosom 2 sowie Störungen auf Chromosom 8 oder 14, die Störung ist also heterogen.

1.1.6. Individuelle Unterschiede des L:M-Zapfenverhältnisses

Seit den ersten psychophysischen Studien zu diesem Thema (DeVries 1946, Rushton und Baker 1964) wurden verschiedene L:M-Zapfenverhältnis gefunden. Dabei wurde bei den untersuchten Personen ein normales Farbsehen festgestellt (Roorda und Williams 1999; Brainard et al. 2000; Carroll, Neitz und Neitz 2002). Auch in aktuellen Studien zeigt sich eine große Bandbreite der gefundenen L:M-Zapfenverhältnis:

Die gefundenen Werte reichen von 1,3:2,5 (Cicerone 1990) bis 0,5:10 (Vimal et al., 1989, Kremers et al. 2000) und 0,4:13 (Carroll, Neitz und Neitz 2002). Dabei stimmen die Ergebnisse aus psychophysikalischen Untersuchungen prinzipiell mit denen überein, die durch Elektroretinogramme (ERG) und Retina-Imaging (Roorda, Williams 1999; Brainard et al. 2000) gewonnen worden sind. Insbesondere wurde gezeigt, dass durch ERG und Flickerphotometrie ähnliche L:M-Zapfenverhältnisse gefunden werden (Chang, Burns und Kreitz 1993). Bei der Messung der spektralen Empfindlichkeit durch ERG wiederum können schon geringe Messabweichungen zu großen Fehlern in der Berechnung der L:M-Zapfenverhältnis führen (Carroll et al. 2000).

L:M-Zapfenverhältnis in der Retina

- Das L:M-Zapfenverhältnis ist nicht nur interindividuell verschieden, sondern variiert auch innerhalb der Retina: Hagstrom, Neitz und Neitz (1998) fanden durch m-RNA-Analyse an Augen aus Exnukleationen heraus, dass sie im Zentrum der Retina bei etwa 1,5:1 liegt, in der Peripherie bei etwa 3,1:1 (41° Exzentrizität).

Dieses Verteilungsmuster wird auch in der Studie von Albrecht et al. (2002) gefunden, in der die Verteilung in der Retina mit multifokalem ERG (mfERG) untersucht wird.

- Hood et al. (2002) benutzten zur Untersuchung des L:M-Zapfenverhältnisses zwei Techniken: Die Ableitung von multifokalen visuell evozierten Potentialen (mfVEP) und die Aufnahme von multifokalen Elektroretinogrammen (mfERG). Die benutzten Reize wurden so ausgearbeitet, dass sie vorwiegend in der Fovea

wahrgenommen und vorwiegend vom parvozellulären System verarbeitet wurden. Die abgeleiteten Potentiale wurden als Maß für die Aktivität im Striatum und im parvozellulären System herangezogen. Die Messung ergibt, dass die MfVEP-Amplituden für Reize, die von den L-Rezeptoren verarbeitet werden, gleich hoch sind wie für solche, die von M-Rezeptoren verarbeitet werden.

Zwei mögliche Schlussfolgerungen werden diskutiert: Entweder, dass das L:M-Zapfenverhältnis in der Fovea nahe 1:1 ist oder dass die Informationen der verschiedenen Rezeptoren vor deren Eintreffen in der Area 17 (siehe oben) gewichtet werden. Als wahrscheinlichen Ort dieser Prozessierung der foveal verarbeiteten Reize geben sie eine den bipolaren Zellen nachgeschaltete Region an, die innere plexiforme Schicht: Die mfERG-Ableitung registriert die Aktivität in den bipolaren Zellen (Hood 2000) und zeigt, dass noch keine Informationsverarbeitung stattgefunden hat. Das mfVEP registriert die Aktivität im Striatum und zeigt, dass hier die Prozessierung bereits stattgefunden hat. Diese Schlussfolgerung ziehen die Autoren auch aufgrund der Studien, die mRNA-Untersuchungen (Hagstrom, Neitz und Neitz 2000) und direkte Methode (Roorda und Williams 1999); sie verwenden Dichtemessungen in der Retina und adaptive Optik für die zentralen 1°) verwenden und – wie eingangs beschrieben– zeigen, dass das L:M-Zapfenverhältnis in den zentralen Teilen der Retina größer als 1:1 ist.

- Hofer et al. (2005) untersuchten die Verteilung von L-, M- und Kurzwellen-Rezeptoren in der menschlichen Retina, indem sie ERG und retinale Densitometrie mit hochauflösender Ophtalmoskopie kombinierten. Sie fanden für alle acht Probanden eine ähnliche Anzahl Kurzwellen-Rezeptoren. Auch in dieser Untersuchung korrelierte das L:M-Zapfenverhältnis, das durch Flickerphotometrie gefunden wurde, mit den Ergebnissen des ERG.

Ein Ergebnis dieser Studie ist, dass M-Rezeptoren einen größeren Beitrag zum ERG liefern als L-Rezeptoren. Außerdem fanden sie heraus, dass die L- und M-Rezeptoren bei der Mehrzahl ihrer Probanden eine

zufällige räumliche Anordnung aufweisen. Bei dreien jedoch fanden sie eine Häufung in bestimmten Regionen der Retina.

- Carroll, Neitz und Neitz (2002) untersuchten die Verteilung der L:M-Zapfenverhältnisse in einer großen Population. Sie untersuchten hierfür 62 männliche Probanden durch eine Kombination von ERG und Flickerphotometrie. Die gewonnenen Daten wurden mit den Ergebnissen von Studien verglichen, in denen die Verteilung der L:M-Zapfenverhältnisse untersucht wurde, indem die m-RNA von Spenderaugen untersucht wurde (Hagstrom, Neitz und Neitz 1998; Sjoberg 1998; Hagstrom, Neitz und Neitz 2000). Während die Kombination von ERG und Flickerphotometrie nur am Lebenden möglich ist, wurde die Untersuchung der m-RNA an Verstorbenen durchgeführt. Resultat der Untersuchung ist, dass die durch die verschiedenen Methoden gefundenen Verteilungen der L:M-Zapfenverhältnisse sich stark ähneln. Die Werte sind annähernd normalverteilt, extreme L:M-Zapfenverhältnisse werden selten gefunden. Eine weitere Schlussfolgerung dieser Studie ist, dass durch die m-RNA-Analyse der Anteil der L-Rezeptoren unterschätzt werden kann.
- Albrecht et al. (2002) maßen das L:M-Zapfenverhältnis in Zentrum und Peripherie der Retina. Sie benutzten mfERG, mfVEP, heterochromatische Flickerphotometrie und L-Rezeptor- beziehungsweise M-Rezeptor-spezifische Reize. Insgesamt untersuchten sie n=38 Trichromaten, n=4 Protanope, n=5 Deuteranope (die durch DNA-Analyse identifiziert worden waren).

Auch sie finden die starken interindividuellen Schwankungen, die in der Literatur beschrieben sind. Außerdem zeigen ihre Untersuchungen, dass die L:M-Zapfenverhältnisse auch topographischen Schwankungen innerhalb der Retina unterworfen ist. Im Vergleich mit den zentralen 5° ist sie in der Peripherie höher. Zwei Ursachen werden von den Autoren diskutiert: Sowohl das Muster des L:M-Zapfenverhältnisses in der Retina als auch die Gewichtung der Signale durch bipolare Zellen können die Ergebnisse erklären. Hierbei soll kein abrupter Wechsel zwischen

Peripherie und Retina stattfinden, sondern ein langsamer Übergang. Sie interpretieren die Ergebnisse von mfVEP und mfERG so, dass die Gewichtung vor der Prozessierung in Area 17 und teilweise vor der Verarbeitung der Signale in der äußeren plexiformen Schicht stattfindet.

- McMahon, Neitz und Neitz (2004) untersuchten die genetische Ursache für die große Variabilität des L:M-Zapfenverhältnisses. Sie fanden heraus, dass Mutationen in der Promoterregion des L-/M-Photopigmentgenes mit einem abweichenden L:M-Zapfenverhältnis einhergehen. Neben der genannten Mutation machen sie noch weitere, bis jetzt nicht identifizierte genetische Faktoren verantwortlich.

1.2. Fragestellung und Nullhypothese

Das L:M-Zapfenverhältnis kann die Sehleistungen beeinflussen, andererseits sind aber Kompensationsmöglichkeiten bekannt. Hierzu liegen einige neue Studien vor. Allerdings sind die Ergebnisse dieser Studien widersprüchlich. Höhere, komplexe Farbsehleistungen wie die Farbkonstanz wurden in diesem Zusammenhang gar nicht untersucht. Die bisherigen Studien zu diesem Thema reichen daher nicht aus, um die Auswirkungen des L:M-Zapfenverhältnis auf einfache und komplexe Sehleistungen zu verstehen.

Die vorliegende Studie ist die erste umfassende Studie, die an ein und demselben Kollektiv von Versuchspersonen einfache und komplexe Sehleistungen auf deren Abhängigkeit vom L:M-Zapfenverhältnis untersucht.

Im Einzelnen wird untersucht, wie sich die Variabilität des relativen L:M-Zapfenverhältnisses auf folgende Wahrnehmungs- und Empfindungsleistungen auswirkt:

- Die temporale Helligkeitskontrastempfindlichkeit,
- Die temporale Farbkontrastempfindlichkeit
- Die räumliche Helligkeitskontrastempfindlichkeit,
- Die räumliche Farbkontrastempfindlichkeit,
- Das Farbunterscheidungsvermögen,
- Die Farbkonstanz.

Aus der Literatur, die oben vorgestellt wurde, ist bekannt, dass das Sehsystem in der Lage ist, auch ein extrem ungleiches Verhältnis von L- zu M-Rezeptoren auszugleichen.

Hypothese H_0 ist, dass das relative L:M-Zapfenverhältnis keine Auswirkungen auf die oben untersuchten Wahrnehmungs- und Empfindungsleistungen hat. Die Alternativhypothese ist, dass das relative L:M-Zapfenverhältnis hingegen Auswirkungen zeigt.

2. Material und Methoden

2.1. Versuchsaufbau

Die Reize wurden durch einen speziellen Farbgraphikprozessor (VSG5, Cambridge Research Systems) erzeugt und den Probanden auf einem Farbmonitor der Firma Barco (100 Hz) gezeigt.

Die Versuche fanden in einem verdunkelten Raum statt. Lichtquellen an Computern, insbesondere Dioden an Bildschirmen, wurden abgedeckt.

2.2. Probanden

Ein Teil der Untersuchung wurde mit trichromaten Probanden durchgeführt. Der andere Teil der Untersuchung wurde mit Probanden durchgeführt, die Veränderungen der Farbwahrnehmung aufweisen.

Insgesamt wurden 23 Probanden untersucht. Der jüngste Teilnehmer war 18, der älteste 55 Jahre alt. Der Median des Alters der Probanden wird unten zusammen mit der Höhe der Fallzahlen angegeben. Die Probanden nahmen freiwillig an den Versuchen teil und erhielten eine Aufwandsentschädigung. Probanden mit Refraktionsfehler trugen bei den Versuchen ihre persönlichen Korrekturgläser.

Die Farbwahrnehmung wurde durch den Cambridge Colour Test gemessen. Die Probanden waren einer der folgenden Gruppen zuzuordnen:

1. Trichromaten (n=14, Median 25 Jahre)
2. Protanomale (n=5, Median 32 Jahre)
3. Protanope (n=3, Median 40 Jahre)
4. Deuteranope (n=1, 24 Jahre)

Im Laufe der Untersuchung wurde auch ein Kurzinterview zur subjektiven Einschätzung der individuellen Farbwahrnehmung durchgeführt. Da eine Reihe Probanden sich nach vorangegangenen Untersuchungen für eine erneute Teilnahme als interessiert gemeldet hatten, waren einzelne Probanden bereits voruntersucht. Teilweise war diesen die Ergebnisse voriger Untersuchungen, hierunter auch die von Berufseignungsuntersuchungen und genetischen Studien, bekannt. Sofern Probanden hierfür ihr Einverständnis erteilten, wurden etwaige Vorbefunde notiert.

Eine Beschreibung der Auswirkungen einer veränderten Farbwahrnehmung findet sich in der Einleitung im Abschnitt „Störungen der Farbwahrnehmungsfähigkeit“.

Rekrutierung der Probanden

Die Probanden wurden durch Aushänge rekrutiert, teilweise wurden Probanden herangezogen, die nach ähnlichen Versuchen an der Augenklinik der Universität Tübingen Interesse an einer weiteren Teilnahme bekundet hatten.

2.3. Psychophysikalische Meßmethoden

Die Reize wurden durch spezielle Software erzeugt. Verwendet wurden der „Cambridge Colour Test“ , Cambridge Research Systems, entwickelt von J.D. Mollon und B.C. Regan, Version 1.51, Januar 1999. Für die übrigen Versuche wurde das Programm „Psycho“ verwendet, welches ebenfalls von Cambridge Research Systems entwickelt wurde (Version 2.27, Februar 1997).

In den Versuchen wurden verschiedene psychophysische Meßmethoden verwendet, diese sind:

- „Two-Alternative-Forced-Choice“-Methode (2-AFC),
- „Four-Alternative-Forced-Choice“-Methode (4-AFC),
- Die Grenzwertmethode („Method of Limits“ oder „MOL“).

Two-/ Four-Alternative-Forced-Choice

Bei der „Alternative-Forced-Choice“-Methode hat der Proband die Aufgabe, anzugeben, welche von zwei (2-AFC) beziehungsweise vier (4-AFC) Antwortmöglichkeiten zutrifft. Die Möglichkeit, „nicht gesehen“ anzugeben, besteht hierbei explizit nicht („forced choice“).

Grenzwertmethode:

Bei dieser erstmals von Fechner (1860/1966) beschriebenen Methode hat der Proband die Aufgabe, die Intensität eines Reizes zu verändern, bis der Reiz nicht mehr wahrgenommen wurde. Es gibt hierbei zwei verschiedene

Möglichkeiten der Annäherung an den Grenzwert: Erstens eine Annäherung von einem Wert, der oberhalb des Grenzwertes liegt. Die zweite Möglichkeit ist die Annäherung von einem Wert unterhalb der Schwelle.

Die Richtung der Annäherung an die Schwelle hat dabei Einfluss auf die gemessenen Werte: Bei einer Annäherung von unten liegen die Werte niedriger als bei einer Annäherung von oben. Dieser Effekt wurde „Hysteresis“ genannt.

Bei den vorliegenden Messungen wurden fünf Annäherungen zuerst aus einer Richtung vorgenommen, es folgen fünf Annäherungen aus der anderen Richtung. Aus diesen Werten wurde anschließend der arithmetische Mittelwert berechnet.

2.4. Farbmatrik

Farbe nimmt bei der visuellen Wahrnehmung eine zentrale Rolle ein. Für ihre Darstellung und Klassifizierung sind verschiedene Systeme entwickelt worden. Frühe Beispiele sind die Farbenlehre von Goethe (1810) und das Maxwell (1855) Color Space (Farbordnungssysteme). In der vorliegenden Arbeit wird vor allem internationale System der CIE verwendet, welches im Folgenden kurz vorgestellt und definiert wird.

2.4.1. Definitionen

Farbe

Nach der (DIN 5033) ist Farbe diejenige Gesichtsempfindung eines dem Auge strukturlos erscheinenden Teils des Gesichtsfeldes, durch die sich dieser Teil bei einäugiger Beobachtung mit unbewegtem Auge von einem gleichzeitig gesehenen, ebenfalls strukturlosen angrenzenden Bezirk allein unterscheiden kann.

Farbreiz

Diejenige elektromagnetische Strahlung, die eine Lichtempfindung hervorruft, welche einen chromatischen oder achromatischen Charakter hat, wird als Farbreiz bezeichnet (von Campenhausen, 1993). Der Farbreiz entsteht durch die spektrale Verteilung der Strahlung und deren Reflexion an einer Fläche.

Farbempfindung

Als „Farbempfindung“ lässt sich der beim Betrachter entstehende subjektive Eindruck beschreiben. Die Farbempfindung unterliegt vielen Einflüssen. Beispiele sind Kognitive Prozesse, Alter, psychischer Zustand und Gedächtnisleistungen.

Farbvalenz

Die Farbvalenz ist beschrieben durch Farbton, Sättigung und Helligkeit. Der Farbton wiederum ist physikalisch eine Funktion der Wellenlänge, die Sättigung eine Funktion des Weißanteils und die Helligkeit abhängig von der Menge der Lichtquanten. Die Farbvalenz lässt sich durch die Systeme der CIE exakt definieren.

Farbabstand

Als Farbabstand ΔE wird der Abstand zwischen zwei Farbtönen bezeichnet, wobei diese Farbtöne in einem visuell gleichabständigen Farbraum definiert sind. Solche Farbräume sind der CIE-L'-a'-b'-Farbraum und der CIE-L-u'-v'-Farbraum. Die vom geschulten Auge gerade noch wahrnehmbare Differenz zwischen zwei Farben wird als Abstand $\Delta E=1$ definiert. Tabelle 4 zeigt Beispiele für die Entsprechungen der ΔE -Werte.

Berechnung des Farbabstandes

Für den CIE-L'-u'-v'-Farbraum lautet die Definition folgendermaßen (Gleichung 1):

$$\Delta E_{uv} = \sqrt{(\Delta L')^2 + (\Delta u')^2 + (\Delta v')^2}$$

Gleichung 1: Berechnung des Farbabstandes ΔE_{uv} im CIE (1976)-L'-u'-v'-Farbraum. ΔL = Abstand auf der L-Achse, Δu = Abstand auf der u-Achse, Δv = Abstand auf der v-Achse.

ΔE	Sichtbarkeit
0 - 1	Kein oder kaum sichtbarer Farbunterschied
1 - 2	Nur vom geschultem Auge erkennbarer Farbunterschied
2 - 3,5	Auch vom ungeschultem Auge erkennbarer Farbunterschied
3,5 - 5	Großer Farbunterschied
> 5	Sehr großer Farbunterschied

Tabelle 4: Entsprechungen für den Farbabstand ΔE .

2.5. Allgemeine Versuchsdurchführung

Die Probanden nahmen an einer Serie von verschiedenen Versuchen teil. Diese waren auf verschiedene Versuchstage aufgeteilt. Vor Versuchsbeginn wurden die Probanden für 5 Minuten dunkeladaptiert. Eine längere Dunkeladaptation war nicht notwendig, da die Versuche bei einer mittleren Helligkeit von 20 [cd/m²] durchgeführt wurden.

Eine Sitzung bestand aus verschiedenen Experimenten und dauerte zwischen 45 und 60 Minuten. Nach etwa 30 Minuten Versuchsdauer wurde eine 5-10 minütige Pause eingelegt.

Durch den heterochromatischen Flickertest (HCF) wurde das Zahlenverhältnis von L- zu M-Rezeptoren gemessen, durch den Cambridge Colour Test (CCT) das Ausmaß der Farbtüchtigkeit festgestellt. Es folgte eine Serie von Versuchen zur Messung der Kontrastempfindlichkeit für Helligkeit und Farbe. Schließlich wurde die Leistung „Farbkonstanz“ untersucht. Die Versuche wurden im Folgenden beschrieben:

2.5.1. Heterochromatischer Flickertest

Die relative Empfindlichkeit des Rotsystems im Vergleich mit dem Grünsystem ist individuell unterschiedlich. Um die isoluminante Farbe darzustellen, wurde der heterochromatische Flickertest (HCF) durchgeführt. Den Probanden wurde mit der Frequenz von 16 Hertz zwei verschiedene Sinusgitter im Wechsel gezeigt.

Ausgangswert des Rot-Gitters für die Sinusmodulation ist die Farbe CIE $u' = 0,265$; $v' = 0,465$, Ausgangswert des Grün-Gitters für die Sinusmodulation die Farbe CIE $u' = 0,165$; $v' = 0,47$.

Abbildung 9 zeigt eine Bildschirmfotografie dieses Reizes. Der Versuchsleiter verstellte in diesem Versuch die Helligkeiten der Farben des Reizes: Aufgabe der Probanden war es, anzugeben, wann kein Flickern mehr wahrgenommen wurde. Dies war dann der Fall, wenn beide Muster für den Probanden die gleiche Helligkeit haben.

Es wurde nach der Grenzwertmethode gemessen. Fünf Annäherungen wurden von einem Wert unterhalb der Schwelle durchgeführt. Die anderen fünf Annäherungen wurden aus der anderen Richtung vorgenommen. Es wurde der Mittelwert aus diesen zehn Werten gebildet. Dieser Wert wurde in den Versuchen zur Helligkeits- und Kontrastempfindlichkeit verwendet, um die dargebotenen Farbreize equiluminant zu machen.

Der HCF gibt als Ergebnis die Veränderung des Verhältnisses der Helligkeiten der beiden Farben zueinander aus. Dieses Ergebnis entspricht dem relativen Verhältnis von Rot- zu Grünluminanz in [dB], die nötig ist, um Equiluminanz zu erzeugen, d.h. damit das Rot-Grün-System von den dargebotenen Reizen gleich stark erregt wurde.

Dieses ist ein Maß für die relative Erregung des Rot beziehungsweise Grün-Systems auf die gegebenen Reize. (vergleiche Modell der spektralen Empfindlichkeit als Summe der Beiträge der Erregung der L- und M-Zapfen in Carroll, Neitz und Neitz 2002). Ist die spektrale Empfindlichkeit innerhalb einer Gruppe –wie in der der Trichromaten– gleich, so ist die gemessene Änderung korreliert mit dem relativen L:M-Zahlenverhältnis.

Daher wurden ausschließlich normale Trichromaten und die Dichromaten in einer Abbildung miteinander verglichen.



Abbildung 9: Reiz des HCF (Foto des Computermonitors). Der Reiz ist ein horizontal verlaufendes, mit 180°Phasenverschiebung und 16Hz flickerndes Sinusgitter.

2.5.2. Cambridge Colour Test (CCT)

Der CCT wurde durchgeführt, um das Ausmaß des Farbunterscheidungsvermögens der Versuchspersonen objektivieren zu können. Der verwendete Reiz setzte sich aus verschiedenen großen Punkten zusammen, welche sich in der Helligkeit voneinander unterscheiden. Die Helligkeit der Punkte variierte zwischen 8 und 18 cd/m^2 . Anhand der Helligkeitsunterschiede konnte jedoch keine Figur ausgemacht werden, dieses definierte sich vielmehr dadurch, dass es eine andere Chromatizität als der Hintergrund hatte. Die Figur bildete die Form eines Landolt-C-Ringes. Ein Beispiel für einen solchen Reiz zeigt die Abbildung 10. Die Öffnung des Musters wies in eine von vier möglichen Richtungen (0° , 90° , 180° oder 270°). Aufgabe der Probanden war es, anzugeben, in welche Richtung die Öffnung des Musters wies („Four-alternative-forced-choice“, 4-AFC). Die Antworten

wurden über eine Tastatur eingegeben und durch die Software des CCT ausgewertet.

Die Präsentationsdauer betrug drei Sekunden. Wurde während dieser Zeit keine Antwort eingegeben, wurde der Einzeldurchlauf nicht gewertet und zu einem späteren Zeitpunkt wiederholt. Drei verschiedene Töne markierten Präsentationsbeginn, -ende und eine etwaige Zeitüberschreitung. Es wurde keine Rückmeldung über die Richtigkeit der Antwort gegeben.

In einem Versuch wurde von drei verschiedenen Startpunkten ausgehend die Farbunterscheidung gemessen. Ein Schema des Messprinzips zeigt Abbildung 11. Vom Hersteller ist hierbei vorgegeben, dass die Messung von drei verschiedenen Startpunkten aus erfolgt. Die Koordinaten der drei Startpunkte für die Messungen im CIE (1976) u' - v' -Farbraum zeigt die

Tabelle 5. Von diesen Startpunkte ausgehend wurden jeweils in acht verschiedene Richtungen im Farbraum die Sättigung der Farben variiert. Dabei wurde eine „Staircase“-Prozedur verwendet, die ebenfalls vom Hersteller festgelegt ist. Die maximalen Variationen fanden zwischen 0,001 und 0,1 Einheiten im CIE u' - v' -System statt. Die Messungen entlang der verschiedenen Achsen wurden in zufälliger Reihenfolge präsentiert.

Wurde eine Farbe sicher erkannt, wurde die Sättigung verringert. Wurde die gleiche Farbe nicht mehr sicher erkannt, wurde eine Umkehrung vorgenommen und die Sättigung erhöht. Diese Prozedur wurde 11 Mal je Achse wiederholt. Die jeweiligen Koordinaten der Punkte, an denen die Umkehrungen vorgenommen wurden, wurden gemittelt. Der resultierende Wert wurde als Schwellenwert verwendet. Aus den Schwellenwerten wurde jeweils eine Unterscheidungsellipse je Startpunkt errechnet (siehe „Auswertung und Darstellung der Ergebnisse“). Abbildung 12 zeigt als Beispiel für die Unterscheidungsellipsen das Ergebnis einer einzelnen Versuchsperson.

Nach Beendigung eines von drei Teilen des Versuches fand jeweils eine mehrminütige Erholungspause statt. Dabei verließen die Probanden den verdunkelten Versuchsraum nicht. Die reine Versuchszeit betrug etwa 30 Minuten. Der Abstand zwischen den Augen der Versuchsperson und dem Bildschirm betrug 1,95 Meter.

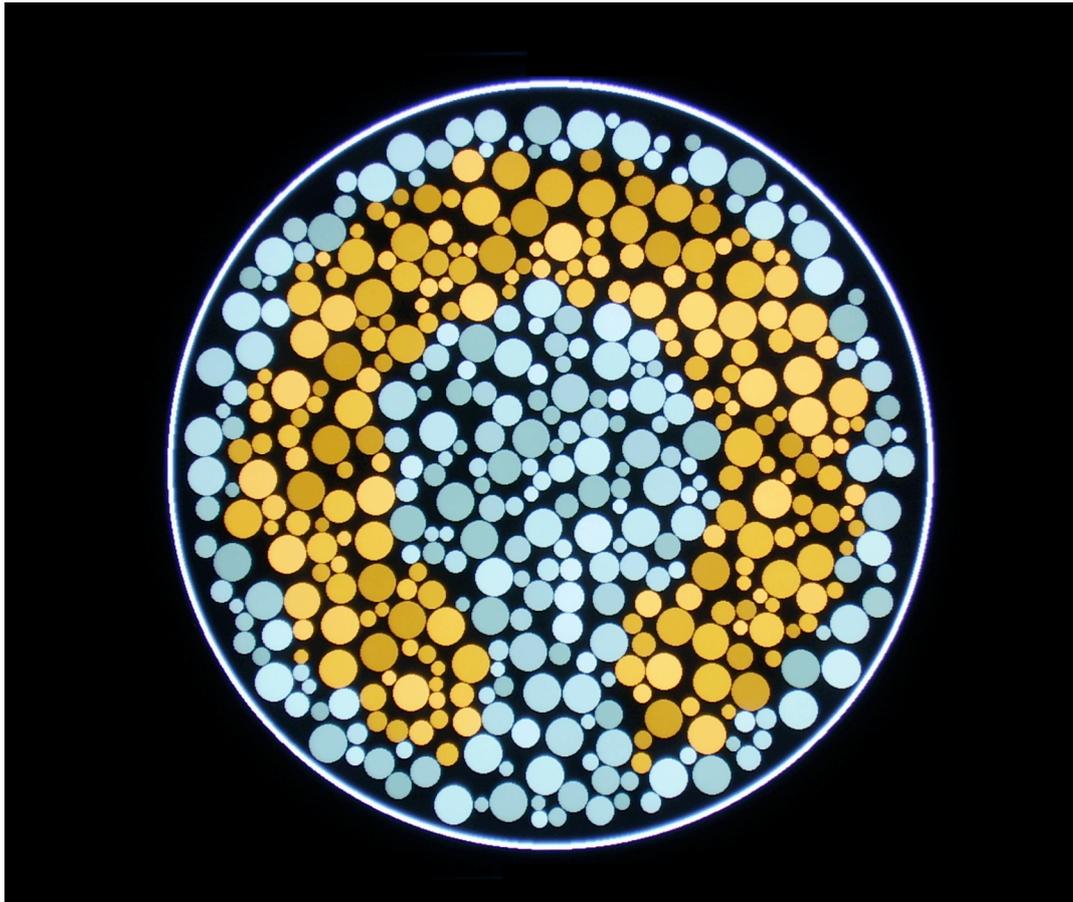


Abbildung 10: Ein Reiz, wie er im Cambridge Colour Test verwendet wurde, ist in dieser Abbildung als Fotografie des Monitorbildes gezeigt. Durch die Farbe der einzelnen Punkte ist ein Landolt-C-Ring definiert. Sowohl die Punkte, die den C-Ring bilden, als auch die übrigen Punkte weisen unterschiedliche Helligkeitswerte auf. Anhand der Helligkeit lässt sich jedoch die Figur nicht erkennen.

	1	2	3
u'	0,1925	0,1977	0,2044
v'	0,5092	0,4689	0,4160

Tabelle 5: Die Koordinaten der Farben im CIE (1976) u' - v' -Farbraum, welche als Ausgangspunkte für die Messungen im CCT verwendet wurden. Vom Punkt 1 ausgehend wurde die Unterscheidung für „Rot“ gemessen, von Punkt 2 für „Grün“, von Punkt 3 für „Blau“.

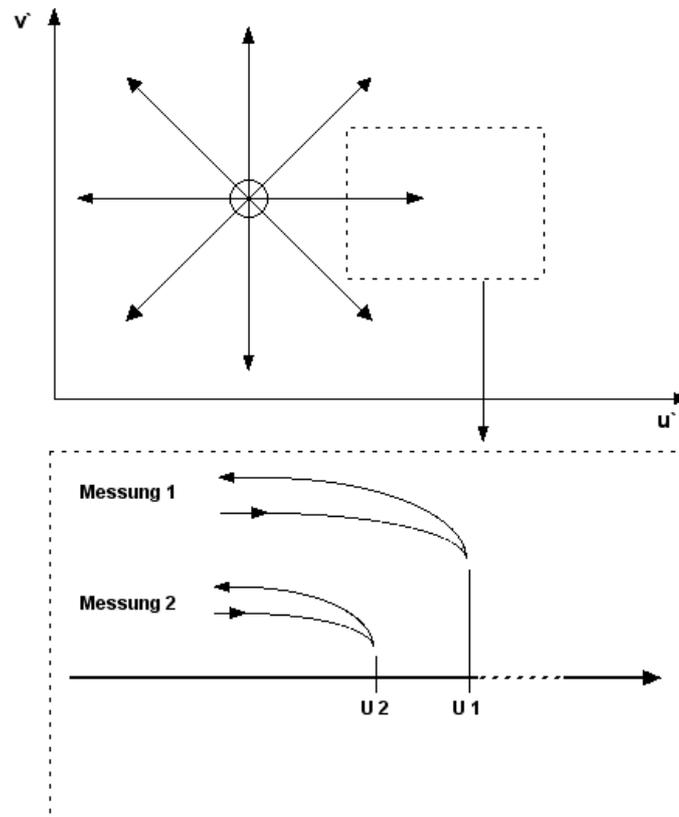


Abbildung 11: Messprinzip des CCT: Im oberen Teil der Abbildung ist einer von drei Ausgangspunkten im CIE (1976) u' - v' -Farbraum gezeigt (Kreis), von denen aus die Messungen vorgenommen wurden. Durch diesen Punkt wurde in acht Richtungen im Farbraum gemessen (Pfeile). In jeder Richtung wurde die Sättigung der Farbe gegenüber dem Ausgangspunkt variiert. In der Einschaltfigur (unten) wurden als Beispiel die ersten beiden Messungen entlang einer Richtung gezeigt: Am Umkehrpunkt (U_1) der Messung 1 erkennt die Versuchsperson einen Unterschied nicht mehr sicher. Die Chromatizität wurde daher wieder in Richtung des Ausgangswertes verändert (Pfeile). Der Umkehrpunkt U_2 der Messung 2 liegt an einem anderen Punkt. Insgesamt wurden 11 solcher Punkte je Richtung ermittelt. Aus diesen Umkehrpunkten wurde der Mittelwert gebildet. Aus den Mittelwerten wurde die Form der Unterscheidungsellipse für den jeweiligen Punkt errechnet (siehe Text).

Auswertung und Darstellung der Ergebnisse

Die Software des CCT nimmt die folgende Berechnung aus den Rohdaten vor, um die Ergebnisse darzustellen:

Die Mittelwerte der Unterscheidungsschwellen wurden verwendet, um für jede Farbe eine Unterscheidungsellipse zu errechnen. Hierbei wurde der durch die u' - v' -Koordinaten festgelegte Startpunkt der entsprechenden Farbe als Mittelpunkt der Ellipse definiert. Eine Anpassung wurde durchgeführt, indem die Summen der Quadrate der logarithmischen Abstände zwischen Ellipse und Datenpunkten minimiert wurde. Die Abstände wurden hierbei entlang der acht Richtungen gemessen, entlang denen die Sättigung variiert wurde.

Die beiden Achsen der Ellipse wurden als x' - und y' -Achse bezeichnet.

Als Beispiel ist in Abbildung 12 die grafische Darstellung eines Einzelergebnisses wiedergegeben. Zum Vergleich ist in Abbildung 13 das Ergebnis einer deuteranopen Versuchsperson gezeigt.

Die Form der Ellipsen, die Länge der Achsen und das Verhältnis der beiden Achsen zueinander lassen Rückschlüsse auf die Farbempfindlichkeit der Versuchspersonen zu. Eine ausführliche Beschreibung des CCT und eine Evaluation der Aussagefähigkeit des Testes ist von Regan, Reffin und Mollon (1993) durchgeführt worden. Die Auswertung der mit dem CCT gewonnenen Daten stützt sich auf diese Untersuchung.

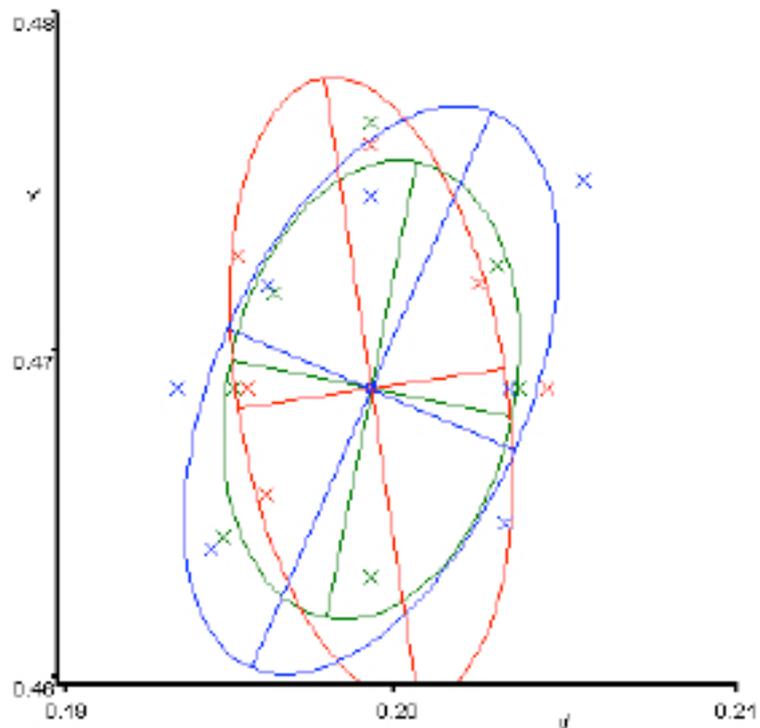


Abbildung 12: Wiedergabe der grafischen Auswertung, wie sie von der Software des „Cambridge Colour Test“ ausgegeben wird. Dargestellt sind die Ergebnisse einer farbtüchtigen Person: Im CIE (1976) u' - v' -Color Space wurden für den Ausgangspunkt jeder der drei verschiedenen Farbmessungen aus den Antworten der Versuchsperson (dargestellt durch Kreuze) je eine Ellipse errechnet (siehe Text). Es werden daher drei verschiedene Ellipsen gezeigt. Achsenverhältnis, Orientierung und Ausdehnung der Ellipsen erlauben eine Klassifizierung des Farbsehvermögens.

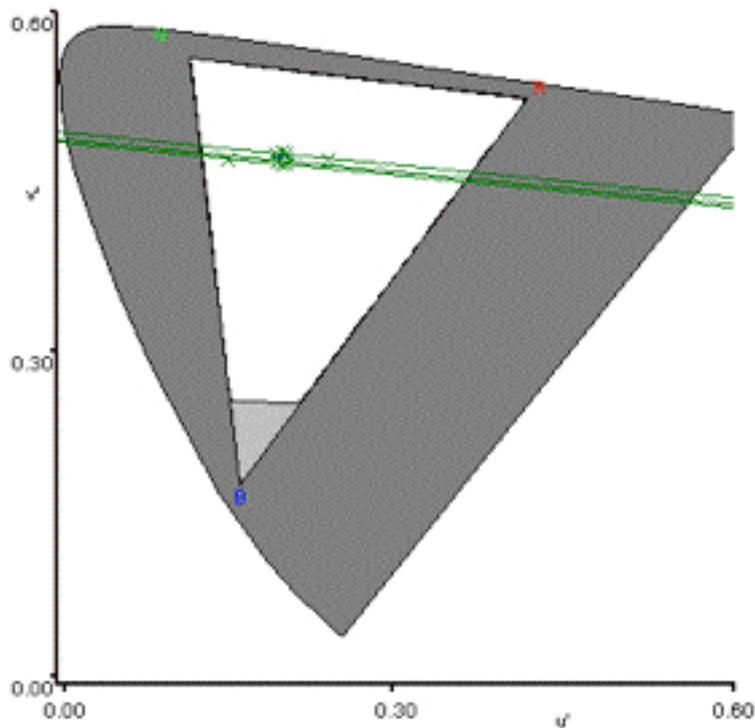


Abbildung 13: Wiedergabe der grafischen Auswertung, wie sie von der Software des „Cambridge Colour Test“ vorgenommen wird. Sie zeigt das Ergebnis einer deuteranopen Versuchsperson. Zwei Ellipsen überlagern sich in der Abbildung und sind nur schwer zu erkennen (vergleiche Abbildung 12). Gut sichtbar ist hingegen die dritte Ellipse: Besonders eindrucksvoll ist die große Länge ihrer x' -Achse, die ein Vielfaches der Länge der y' -Achse beträgt (vergleiche Tabelle 6). Ihre Endpunkte liegen außerhalb des darstellbaren Bereiches.

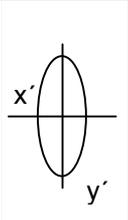
	$\frac{y'}{x'}$	Orientierung der x'-Achsen		
		Ellipse 1	Ellipse 2	Ellipse 3
< 2		61-71°	64-81°	90-99°

Tabelle 6: Kriterien zur Klassifikation der Probanden als „normaler Trichromat“ aufgrund der Darstellung ihrer Versuchsergebnisse im u' - v' -Farbraum. Linke Spalte: Längenverhältnis der y' -Achse zur x' -Achse. Rechte Spalte: Orientierung der x' -Achse. Äußerstes Feld links: Benennung der Achsen der Ellipse.

Die Probanden wurden aufgrund ihrer Leistungen im CCT einer der folgenden Gruppen zugeordnet, wie sie in der Einleitung beschrieben worden sind:

- Farbtüchtige (Trichromaten, Kontrollgruppe)
- Protanope
- Deuteranope
- Protanomale

Die Kriterien für die Klassifikation als „Trichromat“ aufgrund der Ergebnisse im CCT sind in Tabelle 6 genannt. Als „Protanop“, „Protanomale“ oder „Deuteranop“ wurden Probanden klassifiziert, wenn das Verhältnis der Achsen der jeweiligen Unterscheidungsellipse im $u'-v'$ -Farbraum zueinander einen Wert größer als „zwei“ annahm (protanomale beziehungsweise deuteranomale). War die Ellipse der protanopen Unterscheidungsachse größer als die der deuteranopen, so wurde ein Proband als „protanop“ eingestuft, im umgekehrten Fall als „deuteranop“. Bedingungen für die Einstufung als „tritanop“ waren sich in der Auswertung verlängert darstellende Ellipsen, deren längere Achsen annähernd vertikal orientiert sind.

2.5.3. Messung der Kontrastempfindlichkeit

In diesen Versuchen wurden den Probanden Sinusmuster gezeigt. Die Reize erschienen entweder in der rechten oder in der linken Bildschirmhälfte. Aufgabe war es, anzugeben, in welcher Hälfte des Monitors das Muster gesehen wurde („*Two-alternative-forced-choice*“). Die Probanden wurden angewiesen, ein Kreuz in der Bildschirmmitte zu fixieren.

Der Abstand zwischen den Augen der Versuchsperson und dem Bildschirm betrug 1,50 Meter, die Dauer eines Versuches etwa sieben Minuten. Ihre Antwort gaben die Probanden über eine spezielle Antwortbox in den Versuchsrechner ein, indem die rechte beziehungsweise linke von drei Tasten betätigt wurde. Die Antworten wurden vom Rechner registriert. Eine Rückmeldung wurde durch drei verschiedene Töne gegeben: Ein tiefer Ton wurde abgespielt, wenn ein neues Muster erscheint, ein hoher bestätigte die Registrierung der Antwort. Überschritten die Probanden das Zeitlimit von 3 Sekunden für die Antwort, erklang ein tiefer Brummtön. Über die Richtigkeit der Antwort wurde keine Rückmeldung gegeben. Wurde innerhalb von 3 Sekunden keine Antwort eingegeben, wurde der Reiz zu einem späteren Zeitpunkt im Versuch noch einmal gezeigt.

Es wurden zwei Muster verwendet, ein equiluminantes Farbmuster (Abbildung 14) sowie ein luminanzmoduliertes Hell-Dunkel-Gitter (Abbildung 15). Die Streifen der farbigen Reize waren Rot oder Grün, die der Helligkeitsreize hell oder dunkel. Die verwendeten Farben sind in Tabelle 8 angegeben. Die Parameter der Helligkeitsversuche gibt die Tabelle 9 an. Die Helligkeit der farbigen Reize beträgt 20 cd/m^2 .

Die equiluminanten Farben wurden hergestellt, indem die Farben des Reizes der individuellen Helligkeitsempfindlichkeit der Probanden angepasst wurden. Dies geschah anhand des Wertes, der im HCF gewonnen wurde.

Es wurden vier verschiedene Versuche zur Messung der Kontrastempfindlichkeit durchgeführt:

1. Es wurden Helligkeitsreize mit fester Ortsfrequenz gezeigt, bei welchen die Zeitfrequenz („Flickerfrequenz“) variiert wurde.
2. Es wurden Helligkeitsreize mit der Zeitfrequenz von 0 Hertz (statisch) gezeigt, bei welchen die Ortsfrequenz variiert wurde.
3. Es wurden farbige Reize mit fester Ortsfrequenz gezeigt, bei welchen die Zeitfrequenz („Flickerfrequenz“) variiert wurde.
4. Es wurden farbige Reize mit der Zeitfrequenz von 0 Hertz (statisch) gezeigt, bei welchen die Ortsfrequenz variiert wurde.

Einen Überblick über die Frequenzen, die in den verschiedenen Experimenten verwendet wurden, gibt die Tabelle 7. In allen Versuchen wurde das Sinusmuster entweder in der rechten oder in der linken Bildschirmhälfte präsentiert. Die Farbe (beziehungsweise Helligkeit) der gegenüberliegenden Bildschirmhälfte, welche kein Muster enthält, wurde durch den Mittelwert der beiden Farben (beziehungsweise Helligkeiten) definiert.

Die Muster wurden mit einer Latenz von 3 Sekunden nach Beginn des Einzeldurchganges eingeblendet. Diese Latenz wurde gewählt, um Nacheffekte gering zu halten, wie sie in Studien mit vergleichbaren Reizen beschrieben wurden.

Reize: Räumliche KE für Farbreize Ortsfrequenz [Cyc/deg]	Reize: Räumliche KE für Helligkeitsreize Ortsfrequenz [Cyc/deg]	Reize: Temporale KE Zeitfrequenz [Hz]
0,2	0,1	0,01
0,5	0,2	3
1	0,5	10
1,9	1	15
3	1,9	20
5,2	3	25
9,3	5,2	30
15,5	9,3	35
23,3	15,5	
	23,3	

Tabelle 7 : Aufbau der Reize zur Untersuchung der Kontrastempfindlichkeit. Angegeben sind die für die Versuche verwendeten Orts- und Zeitfrequenzen.

Die Ortsfrequenz der Muster zur Untersuchung der temporalen Kontrastempfindlichkeit beträgt 3 Cyc/deg. Die Reize zur Untersuchung der räumlichen Kontrastempfindlichkeit wurden zehnmals, die zur Untersuchung der temporalen achtmal präsentiert. Die Zeitfrequenzen der flickernden Helligkeitsreize und die der flickernden Farbreize sind identisch (rechte Spalte).

KE=Kontrastempfindlichkeit.



Abbildung 14: Ein Reiz, wie er zur Untersuchung der Farbkontrastempfindlichkeit verwendet wurde (Fotografie des Monitorbildes). In der rechten Bildhälfte ist das Testmuster zu sehen, in der linken Bildhälfte das „Hintergrundbild“ aus dem Mittelwert der Reizfarben. In der Mitte des Bildes befindet sich das Fixationskreuz. Farben und Helligkeit sind nachbearbeitet worden, um den Aufbau des Reizes zu verdeutlichen. Sie sind daher nicht identisch mit denen, die durch den Monitor wiedergegeben wurden. Auch sind durch die Fotografie Artefakte entstanden wie zum Beispiel die Dunkelfärbung der Bereiche an den Außenrändern des Bildes.

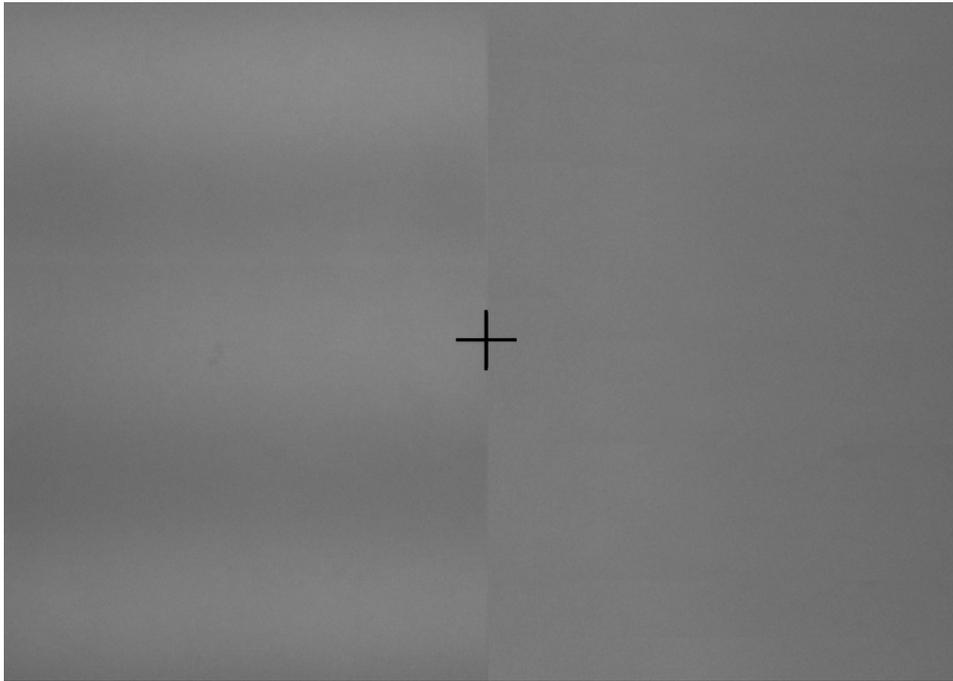


Abbildung 15: Fotografie des Monitorbildes: Aufbau eines Reizes, wie er zur Untersuchung der Helligkeitskontrastempfindlichkeit verwendet wurde. In der linken Bildhälfte ist das Testmuster zu sehen, in der rechten Bildhälfte das „Hintergrundbild“. In der Mitte des Bildes befindet sich das Fixationskreuz. Wie in der vorangegangenen Abbildung ist die Helligkeit nachbearbeitet worden, um den Aufbau des Reizes zu verdeutlichen. Sie ist daher nicht identisch mit der, die durch den Monitor wiedergegeben wurde. Auch hier sind durch die Fotografie Artefakte entstanden (siehe oben).

	Rot	Grün	“Mean Stimulus”
u'	0,266	0,129	0,198
v'	0,458	0,474	0,466
s	0,018	0,018	0,01
Helligkeit [cd/m²]	20	20	20

Tabelle 8: Die Koordinaten der Farbreize für die Messung der Kontrastempfindlichkeit (CIE 1976 u'-v'-Farbraum) und ihre Helligkeit.

	Weiß	Schwarz	„Mean Stimulus“
u'	0,198	0,198	0,198
v'	0,468	0,468	0,468
s	0,018	0,018	0,018
Helligkeit [cd/m²]	41,6	0,0	20,8

Tabelle 9: Die Koordinaten der Reize für die Messung der Helligkeits-Kontrastempfindlichkeit (CIE 1976 u'-v'-Farbraum) und ihre Helligkeit.

Die temporäre Kontrastempfindlichkeit wurde für acht verschiedene Zeitfrequenzen von 0,01 bis 35 Hz gemessen. In einem Versuch wurde jede Zeitfrequenz zehn Mal präsentiert. Ein Versuch bestand somit aus der Präsentation von 80 Reizen. Die räumliche Kontrastempfindlichkeit wurde für sieben verschiedene Ortsfrequenzen von 0,1 bis 23,3 Cyc/deg untersucht. Auch hier wurde jedes Muster 10 Mal gezeigt, ein Versuch bestand hier also aus der Präsentation von 70 Reizen.

Zur Bestimmung der Kontrastschwelle wurde eine Treppenprozedur verwendet. Hierbei berechnete die Software nach einer vorgegebenen psychometrischen Funktion anhand der Versuchsergebnisse, um welchen Wert die Helligkeit des Reizes verändert werden musste, damit der Reiz voraussichtlich gerade noch wahrnehmbar war. Diese in der Software implementierte „best PEST“-Methode wurde von Liebermann und Pentland ausführlich beschrieben (1982).

Die Reihenfolge der verschiedenen Bedingungen –beispielsweise der verschiedenen Ortsfrequenzen bei der Untersuchung der räumlichen Farbkontrastempfindlichkeit– wurde zufällig ausgewählt. Mit einer Wahrscheinlichkeit von 10% wurden „Kontrollreize“ präsentiert, welche leicht sichtbare Reize enthielten. Sie wurden präsentiert, um die Monotonie der langen Präsentation zu durchbrechen und um nachzuprüfen, ob die Versuchsperson sich konzentriert. Kontrollreize gingen nicht in die Auswertung ein. Die verwendete Software gibt als Ergebnis die relative Kontrastempfindlichkeit für jeden Messpunkt aus. Die Ergebnisse wurden als Mittelwerte der Kontrastempfindlichkeit für jede Frequenz, getrennt nach Probandengruppe, dargestellt. Es wird der Standardfehler des Mittelwertes angegeben. Um die Ergebnisse dieses Experimentes mit denen anderer in Beziehung zu setzen, wurden weitere Werte berechnet. Dies sind:

- Die Fläche unter der Kurve,
- das individuelle Maximum der Kontrastempfindlichkeit,
- die Frequenz, an dem die individuelle Kontrastempfindlichkeit ihr Maximum hat,
- die Frequenz, bei der die Kontrastempfindlichkeit 75% ihres Ausgangswertes erreicht.

2.5.4. Messung der Farbkonstanz

In dieser Versuchsreihe wurde die Farbkonstanz-Leistung untersucht, hierbei wurde die Änderung des achromatischen Farbortes nach Adaptation auf verschiedene Beleuchtungsbedingungen gemessen. Versuchsaufbau und -ablauf entsprechen weitgehend den von Werner, Sharpe und Zrenner (2000) beschriebenen Methoden.

Reize

Das Testmuster war aus 37 gleichseitigen Sechsecken aufgebaut, deren Kanten unmittelbar aneinander anschlossen. Abbildung 16 und Abbildung 17 zeigen Testmuster. In der Mitte dieses Reizes befand sich das graue Testfeld. Die Farben der Sechsecke wurden aus dem Munsell Book of Colours (Munsell, 1929) ausgewählt, wobei ihr chromatischer Mittelwert achromatisch („grau“) war. Die spektralen Reflexionswerte der unterschiedlichen Farben unter der Normlichtart D65 wurden mit den Empfindlichkeitsfunktionen des menschlichen Auges verrechnet und in RGB-Farbwerte für den Monitor umgerechnet (Vos und Walraven, 1971). Die mittlere Leuchtdichte des Reizes betrug 20 cd/m^2 .

Vor Beginn des eigentlichen Versuches wurden einige Übungsdurchläufe durchgeführt. Dabei wurde auch festgestellt, ob der Farbort des Testfeldes bei den Versuchspersonen auch als grau empfunden wurde.

Die Antworten der Versuchspersonen wurde vom Versuchsleiter in den Rechner eingegeben. Eine Messung erfolgte an zwei aufeinander folgenden Versuchstagen zur jeweils gleichen Tageszeit.

Versuchsablauf

Ein einzelner Versuchsdurchlauf bestand aus folgenden Reizen (Abbildung 18): Während der Phase der Voradaptation wurde der Reiz für 60 Sekunden unter der Normlichtart D65 gezeigt. Daran schloß sich die Phase der Farbadaptation an. Diese dauerte fünf Sekunden. Der Reiz wurde unter einer von vier verschiedenen möglichen Beleuchtungen gezeigt: Diese war entweder „rot“, „grün“, „gelb“ oder „blau“. Die entsprechenden Farborte der Testfelder sind

in Tabelle 10 angegeben. Abbildung 16 und Abbildung 17 zeigen Bildschirmfotografien der Reize unter den verschiedenen Beleuchtungen.

Es folgte die Testphase. Sie dauerte 500 Millisekunden, während dieser die Versuchsperson entscheiden musste, ob ihr das Feld farbig erschien oder nicht. Nach der Testphase wurde für fünf Sekunden ein schwarzer Bildschirm gezeigt, danach folgte für 15 Sekunden wiederum D65 (Re-Adaptation). Der Reiz wurde vom Versuchsleiter so lange verstellt, bis er als „grau“ (achromatischer Farbort, definiert als weder grün noch rot und weder gelb noch blau) erschien. Bei jeder Beleuchtung wurden sechs Messungen durchgeführt. Damit entspricht der Versuchsaufbau der Untersuchung von Ehmer (2006).

Auswertung und Darstellung der Ergebnisse

Gemessen wurde der Farbabstand als Betrag $\Delta E_{uv'}$ im CIE uv' Farbraum (1976) um den die Farbe des Testfeldes auf einer der Kardinalachsen auf einer equiluminanten Ebene verstellt wurde, um wieder als „grau“ wahrgenommen zu werden.

Es wurde der Mittelwert des Betrages $\Delta E_{uv'}$ für alle Beleuchtungen und Wiederholungen berechnet. Die durchschnittliche Abweichung vom ursprünglichen Grauwert um $\Delta E_{uv'}$ wurde auf die maximal mögliche Abweichung (Farbort, Beleuchtung) bezogen und in „Prozent Farbkonstanz“ angegeben.



Abbildung 16: Versuchsreiz, simulierte Beleuchtung unter Normlichtart D65. Das Testfeld ist das Hexagon in der exakten Mitte der Hexagongruppe (Ehmer, 2006).

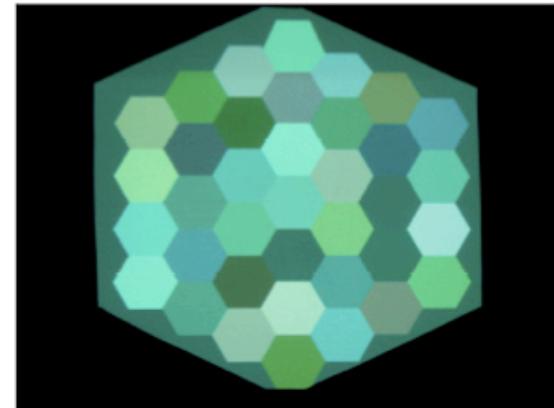
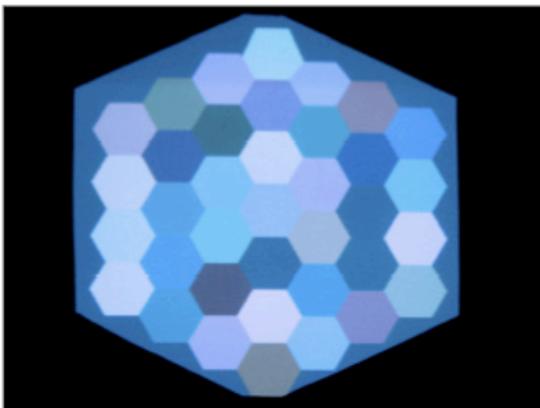
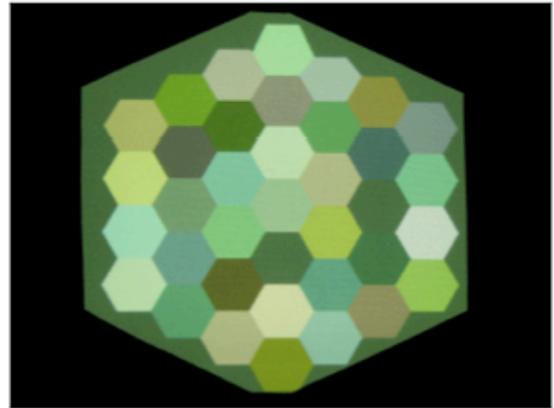
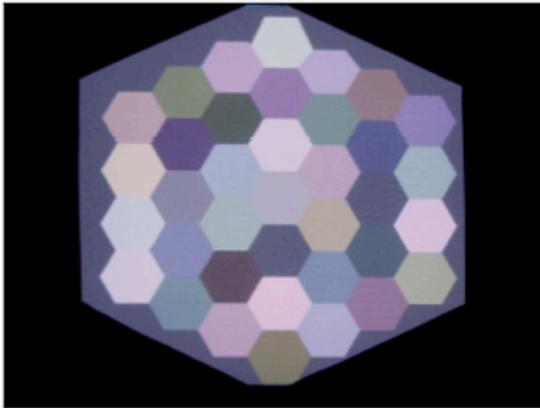


Abbildung 17: Die Reize unter verschiedener Beleuchtung (Ehmer, 2006).
Oben links: Testbeleuchtung rot, oben rechts: Testbeleuchtung gelb. Unten
links: Testbeleuchtung blau, unten rechts: Testbeleuchtung grün.

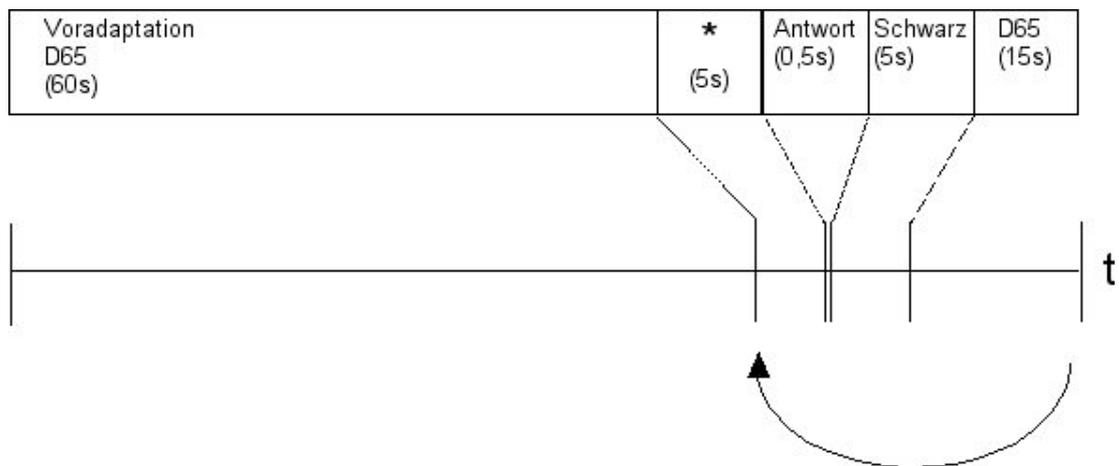


Abbildung 18: Zeitlicher Ablauf einer Messung (nach Ehmer, 2006). Oben: Auf 60s Voradaptation (Reiz unter D65) folgte die fünfsekündige farbige Beleuchtungsänderung („★“ =rot, grün, gelb oder blau). In den folgenden 500 ms musste die Versuchsperson entscheiden, ob ihr der Reiz als „grau“ erschien („Antwort“). In den folgenden 5s wurde ein schwarzer Bildschirm gezeigt, danach für 15s das Testmuster unter D65. Die letzten vier Schritte wurden wiederholt (Pfeil), bis eine zufrieden stellende Einstellung von „Grau“ erreicht war. Unten: Die Zeitachse verdeutlicht die jeweilige Präsentationsdauer der einzelnen Teile.

Beleuchtung	Farbort	
	u'	v'
D65	0,198	0,468
Rot	0,227	0,465
Grün	0,169	0,472
Gelb	0,194	0,498
Blau	0,202	0,439

Tabelle 10: Farborte der simulierten Beleuchtung im CIE- u' - v' -Diagramm (nach Ehmer, 2006)

2.6. Auswertung der Ergebnisse

2.6.1. Darstellung

Die Darstellung der Ergebnisse erfolgt in x-y-Diagrammen. Es werden einerseits die Ergebnisse der einzelnen Versuche dargestellt. Andererseits werden bestimmte Ergebnisse einander gegenübergestellt (siehe unten).

Da die Auswertung unter einer Vielzahl von Gesichtspunkten vorgenommen wurde, werden die Einzelheiten der Darstellung in den jeweiligen Abschnitten des Kapitels „Ergebnisse“ und nicht in diesem Abschnitt vorgestellt, um die Übersichtlichkeit zu bewahren. Im Ergebnisteil werden einander gegenübergestellt

- Kontrastempfindlichkeit und Farbkonstanz,
- Relative Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbunterscheidungsvermögen,
- Relative Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbkonstanz,
- Relative Rot:Grün-Empfindlichkeit und Kontrastempfindlichkeit.

2.6.2. Statistische Methoden

Die gemessenen Werte sind als Stichprobe einer Grundgesamtheit zu betrachten. Da diese Grundgesamtheit nicht bekannt ist, muss davon ausgegangen werden, dass die Werte der Stichprobe eine Näherung sind. Die Auswertung wurde unter dieser Annahme für zwei Fragestellungen durchgeführt:

1. Existiert ein Zusammenhang zwischen Kontrastempfindlichkeit und Farbkonstanz und wie stark ist ein vermuteter Zusammenhang?
2. Wie groß ist der Unterschied zwischen der Kontrastempfindlichkeit verschiedener Probandengruppen? Hier wurden Mittelwerte und Standardabweichung herangezogen, um die Daten deskriptiv zu bewerten.

Die Daten wurden in x-y-Diagrammen aufgetragen. Es wurden Lage und Form der Punktwolken betrachtet. Um zu beurteilen, wie stark ein beobachteter Zusammenhang zwischen zwei Größen ist, wurde der Produktmoment-Korrelationskoeffizient nach Pearson berechnet. Um dessen Signifikanz zu überprüfen, wurde ein Korrelationstest durchgeführt. Es wurde ein α von 0,10 gewählt. Es wurde von der Berechnung für $\alpha=0,05$ abgesehen, da hier bei der

teils geringen Fallzahl keine statistisch aussagekräftigen Unterschiede zu erwarten sind. Gefundene Effekte sind daher als schwach anzusehen. Die verwendete Formel (

Gleichung 2) zur Berechnung des kritischen Wertes κ lautet (Backhaus et al. 2003):

$$\kappa = \sqrt{\left(\frac{[t_{1-\alpha/2}(n-2)]^2}{n-2} \right) / \left(1 + \frac{[t_{1-\alpha/2}(n-2)]^2}{n-2} \right)}$$

Gleichung 2: Formel zur Berechnung des kritischen Wertes κ .

Ist der Betrag des Korrelationskoeffizienten $|r|$ größer als der kritische Wert κ , muss H_0 abgelehnt werden. In den Fällen, in denen die statistischen Werte auf einen signifikanten Zusammenhang hindeuten, wurde die Regressionsgerade (Summe der Abweichungsprodukte geteilt durch die Summe der Abweichungsquadrate) sowie das Bestimmtheitsmaß berechnet. Als Dispersionsmaße wurden berechnet: Die Spannweite und der mittlere Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$. Außerdem wurden Mittelwert und Standardfehler des Mittelwertes (S.E.M.) berechnet.

3. Ergebnisse

3.1. Ergebnisse des Heterochromatischen Flickertests

Um die Häufung der Werte der Trichromaten in bestimmten Bereichen zu verdeutlichen, wurden für die relativen Rot:Grün-Empfindlichkeiten Kategorien gebildet und in Abbildung 19 dargestellt. Die Kategorien haben die Größe von zwei relativen Einheiten. Am häufigsten nimmt die Rot:Grün-Empfindlichkeit einen Wert zwischen 4,1 und 5 an. Außerdem fällt auf, dass die Werte einer großen Variationsbreite unterliegen (kleinster Wert 1,6, größter Wert 6,55).

Tabelle 11 zeigt die individuellen Ergebnisse der Trichromaten, Tabelle 12 die der protanopen und protanomalen Versuchspersonen. Tabelle 13 zeigt die zugehörigen statistischen Kenngrößen. In Abbildung 20 werden die Mittelwerte der Protanopen, Protanomalen und Trichromaten gegenübergestellt. Die Gruppe der Trichromaten weist kleine Fehlerbalken auf, die sich nicht mit denen der übrigen Gruppen überschneiden. Die Fehlerbalken von Protanopen und Protanomalen hingegen überschneiden sich, daher sind zwischen diesen beiden Gruppen keine Unterschiede zu erwarten.

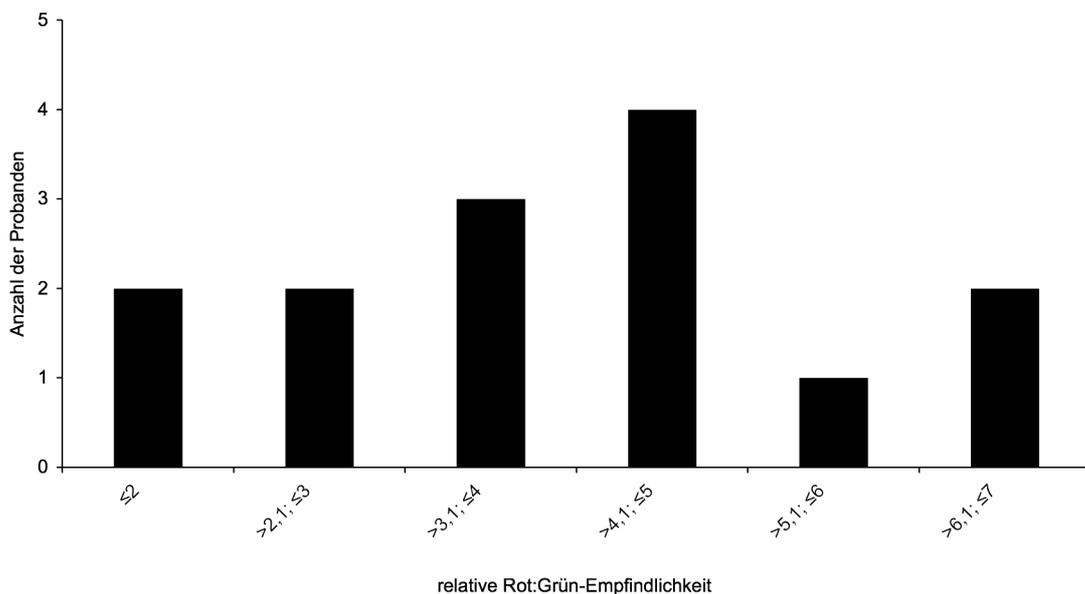


Abbildung 19: Häufigkeiten der relativen Rot-Grün-Empfindlichkeiten. Auf der y-Achse ist die Anzahl der Probanden in der betreffenden Kategorie gezeigt, auf der x-Achse die Kategorien.

SM	1,6
AY	1,95
KK	2,4
GI	2,9
JS	3,4
BÖ	3,65
SD	3,85
MS	4,4
SS	4,4
CG	4,5
RN	4,65
FW	5,25
SW	6,4
PN	6,55

Tabelle 11: Die Rot:Grün-Empfindlichkeiten der trichromaten Versuchspersonen im HCF.

Protanope		Protanomale	
MI	8,05	AG	1,9498
MD	13,15	JH	8,45
AD	9,5	SDB	5,9
		AS	9,5
		AF	8,2

Tabelle 12: Die Rot:Grün-Empfindlichkeiten der protanopen und protanomalen Versuchspersonen im HCF.

	Trichromaten	Protanope	Protanomale
n	14	2	5
Mittelwert	3,99	10,6	8,88
Standardabweichung	1,49	3,6	0,65
Median	4,13	10,6	8,2

Tabelle 13: Statistische Größen (heterochromatischer Flickertest).

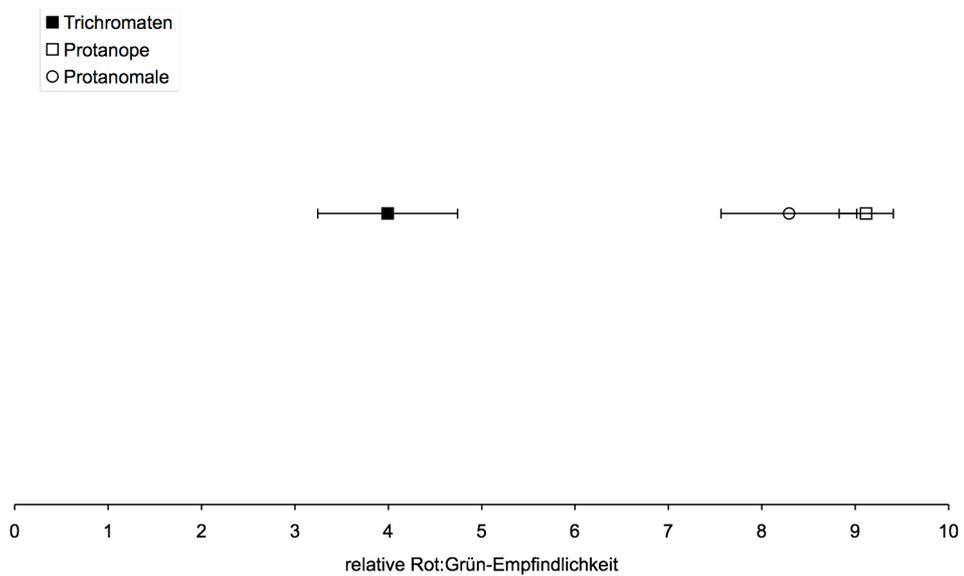


Abbildung 20: Mittelwert und Standardabweichung der Trichromaten, Protanopen und Protanomalen.

3.2. Messung der Kontrastempfindlichkeit für Helligkeits- und Farbreize

In dieser Versuchsreihe wurde die Kontrastempfindlichkeit für verschiedene Helligkeits- und Farbreize untersucht. Es wurden sowohl farbtüchtige Versuchspersonen als auch solche mit veränderter Farbwahrnehmung untersucht und ihre Leistungen miteinander verglichen.

Methoden

Diese Versuchsreihe bestand aus vier Experimenten, in denen sowohl die temporale als auch die räumliche Kontrastempfindlichkeit untersucht wurde. Bei zwei der Experimente waren die Muster durch Farbunterschiede definiert, in den zwei anderen durch Helligkeitsunterschiede. Im Einzelnen wurden also die Kontrastempfindlichkeiten für folgende Reize gemessen:

1. Die temporale Helligkeitskontrastempfindlichkeit,
2. Die temporale Farbkontrastempfindlichkeit,
3. Die räumliche Helligkeitskontrastempfindlichkeit,
4. Die räumliche Farbkontrastempfindlichkeit.

Das Farbunterscheidungsvermögen der Versuchspersonen wurde durch den Cambridge Colour Test untersucht.

Probanden

An dieser Versuchsreihe nahmen insgesamt 20 Probanden teil. Davon waren 14 Trichromaten, 4 Protanope, 2 Protanomale und ein Deuteranoper. Als Maß für die Kontrastempfindlichkeit eines einzelnen Probanden wurde die Fläche unter der individuellen Kurven berechnet („Area Under The Curve“, AUC). Für die weitere Auswertung wurden auch Mittelwert und Standardabweichung aus den Einzelwerten berechnet.

3.2.1. Temporale Helligkeitskontrastempfindlichkeit

Die Ergebnisse dieses Experimentes sind in

Abbildung 21 und Tabelle 14 dargestellt. Die Kontrastempfindlichkeit war bei allen Probandengruppen (Trichromaten, Protanopen, Protanomalen und Deuteranopen) hoch, wenn die Reize mit niedriger Flickerfrequenz (0,01 bis 3 Hz) gezeigt wurden. War die Frequenz jedoch höher als 3 Hz, so nahm die Kontrastempfindlichkeit ab. Zwischen den Probandengruppen lassen sich keine signifikanten Unterschiede feststellen, auffällig jedoch ist die geringe Kontrastempfindlichkeit der Protanopen Versuchsperson M.I. bei der niedrigsten Flickerfrequenz. Sie liegt um den Faktor 16,8 niedriger als die Kontrastempfindlichkeit der Trichromaten.

	<i>Trichromaten</i>	<i>Protanomale</i>	<i>Protanope</i>
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	63,14	90,47	38,01
n	14	3	2

Tabelle 14: Statistische Kenngrößen für die verschiedenen Probandengruppen (Temporale Kontrastempfindlichkeit für luminanzmodulierte Sinusgitter).

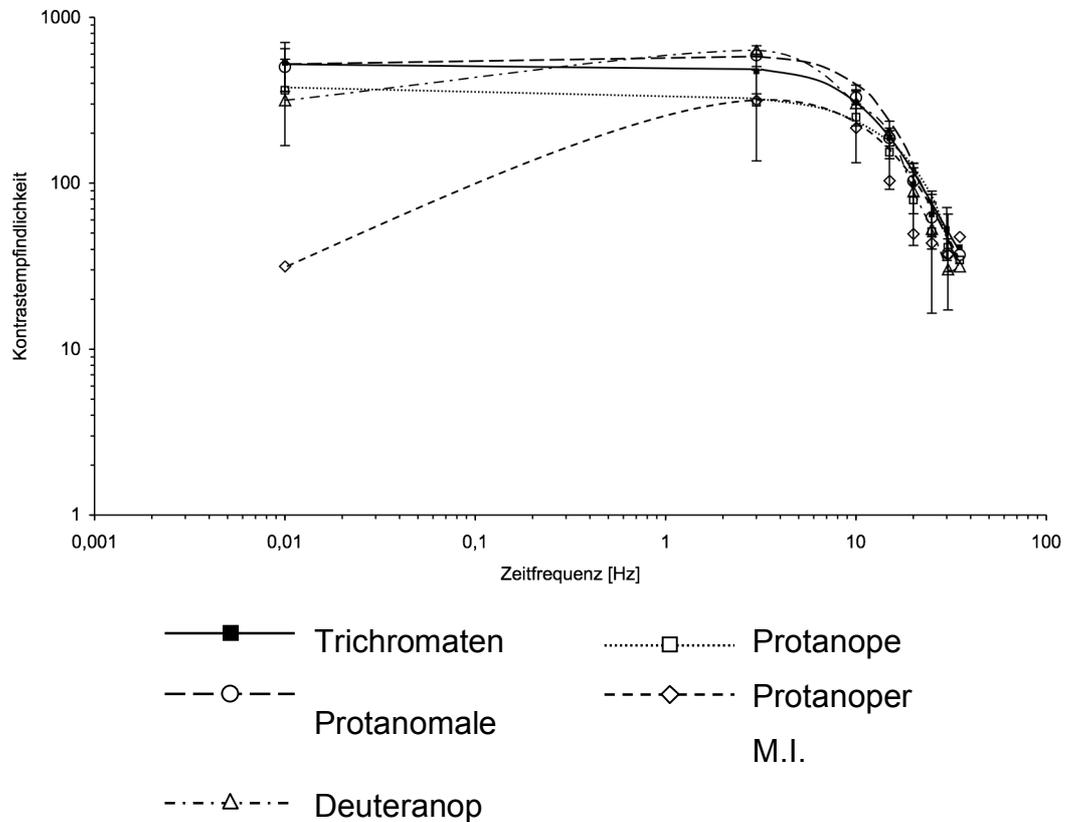


Abbildung 21: Temporale Kontrastempfindlichkeit für luminanzmodulierte Sinusgitter. Auf der x-Achse ist die Zeitfrequenz aufgetragen, auf der y-Achse die Kontrastempfindlichkeit. Beide Achsen sind logarithmisch. Es werden die Leistungen der Trichromaten, Protanopen, und Protanomalen dargestellt. Der Proband M.I. weist stark von den übrigen Probanden abweichende Leistungen auf (siehe Text). Die Fehlerbalken geben den Standardfehler des Mittelwertes (S.E.M.) an. Bei niedrigen Zeitfrequenzen war die Kontrastempfindlichkeit bei allen Gruppen hoch.

3.2.2. Temporale Farbkontrastempfindlichkeit

Anschließend wurde die temporale Farbkontrastempfindlichkeit gemessen.

Abbildung 22 zeigt die Ergebnisse dieses Experimentes, Tabelle 15 die statistische Kenngrößen. Für alle Probandengruppen gilt, dass die Kontrastempfindlichkeit abnahm, je höher die Flickerfrequenz eines Reizes war. Bei der niedrigsten gemessenen Frequenz (0,01 Hz), bei welcher die Kontrastempfindlichkeit der Trichromaten unter derer der anderen gemessenen Personengruppen liegt, sind Unterschiede zu erwarten, da sich die Fehlerbalken an diesen Punkten nicht überschneiden. Die durchschnittliche Leistung war um den Faktor 3,7 geringer als die der Deuteranopen, die hier die besten Ergebnisse erzielten. Bei den darüber liegenden Frequenzen sind hingegen keine Unterschiede zu erwarten.

	<i>Trichromaten</i>	<i>Protanomale</i>	<i>Protanope</i>
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	14,20	13,18	10,36
n	14	4	2

Tabelle 15: Statistische Kenngrößen für die verschiedenen Probandengruppen (Zeitliche Farbkontrastempfindlichkeit).

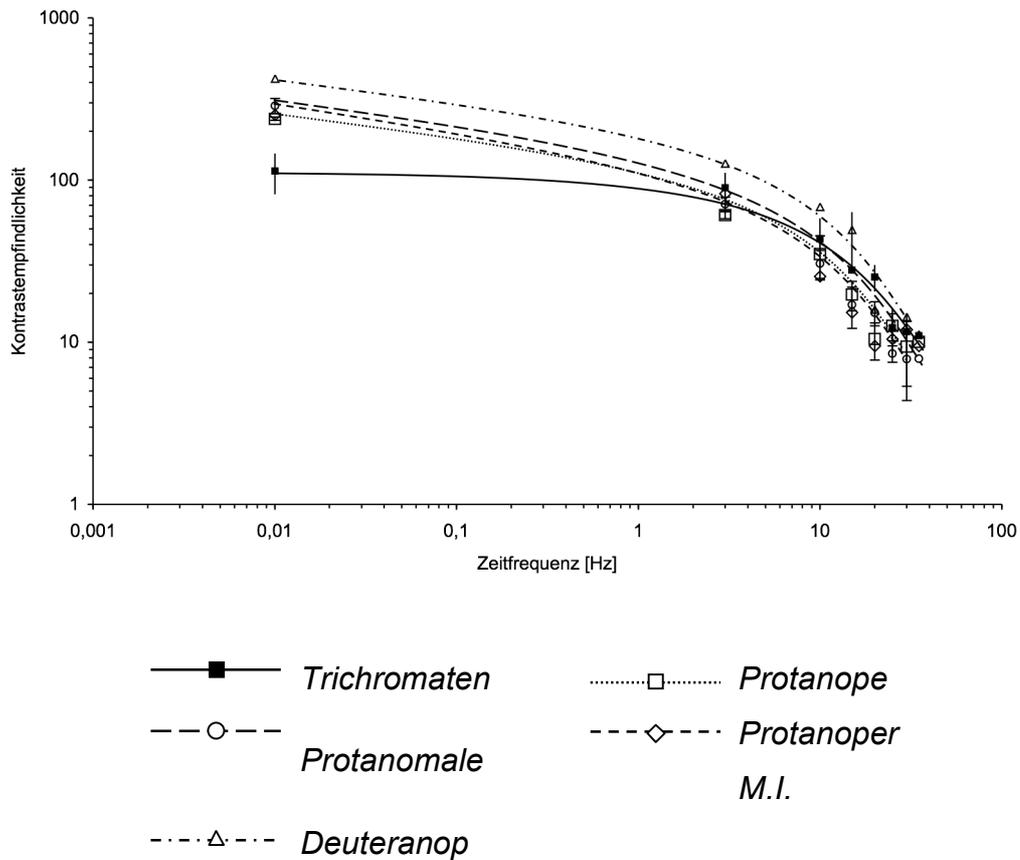


Abbildung 22: Zeitliche Farbkontrastempfindlichkeit. Die Darstellung entspricht der in

Abbildung 21. Bei der niedrigsten Zeitfrequenz (0,01Hz) sind Unterschiede zwischen den Leistungen von Trichromaten, Farbanomalen und Dichromaten zu beobachten. Bei den darüberliegenden Frequenzen unterscheiden sich die Leistungen der verschiedenen Gruppen nicht.

3.2.3. Räumliche Helligkeitskontrastempfindlichkeit

In diesem Experiment wurde die räumliche Kontrastempfindlichkeit für helligkeitsmodulierte Sinusgitter gemessen. Die Abbildung 23 zeigt die Ergebnisse dieses Experimentes. In Tabelle 16 sind die statistischen Größen gezeigt. Zwischen Trichromaten, Protanopen, Protanomalen und Deuteranopen bestehen keine relevanten Unterschiede: Für geringe und hohe Ortsfrequenzen besteht die niedrigste Kontrastempfindlichkeit. Zwischen 2 und 5 cyc/ deg befindet sich ein Maximum. Auffällig waren die Leistungen der einzelnen protanopen Versuchsperson M.I., sie waren an allen Messpunkten äußerst gering: Sie unterschied sich um einen Faktor zwischen 4,9 (0,1Hz) und 18,3 (1,9Hz). Die größten Unterschiede finden sich zwischen 1 und 9 Hz. Der Verlauf der Funktion entspricht dem der anderen Versuchspersonen.

	<i>Trichromaten</i>	<i>Protanomale</i>	<i>Protanope</i>
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	205,36	184,56	139,39
n	14	3	2

Tabelle 16: Statistische Kenngrößen für die verschiedenen Probandengruppen (Räumliche Helligkeitskontrastempfindlichkeit). Die Ergebnisse der Trichromaten zeigen große Unterschiede, die sich in einem großen Standardfehler widerspiegeln.

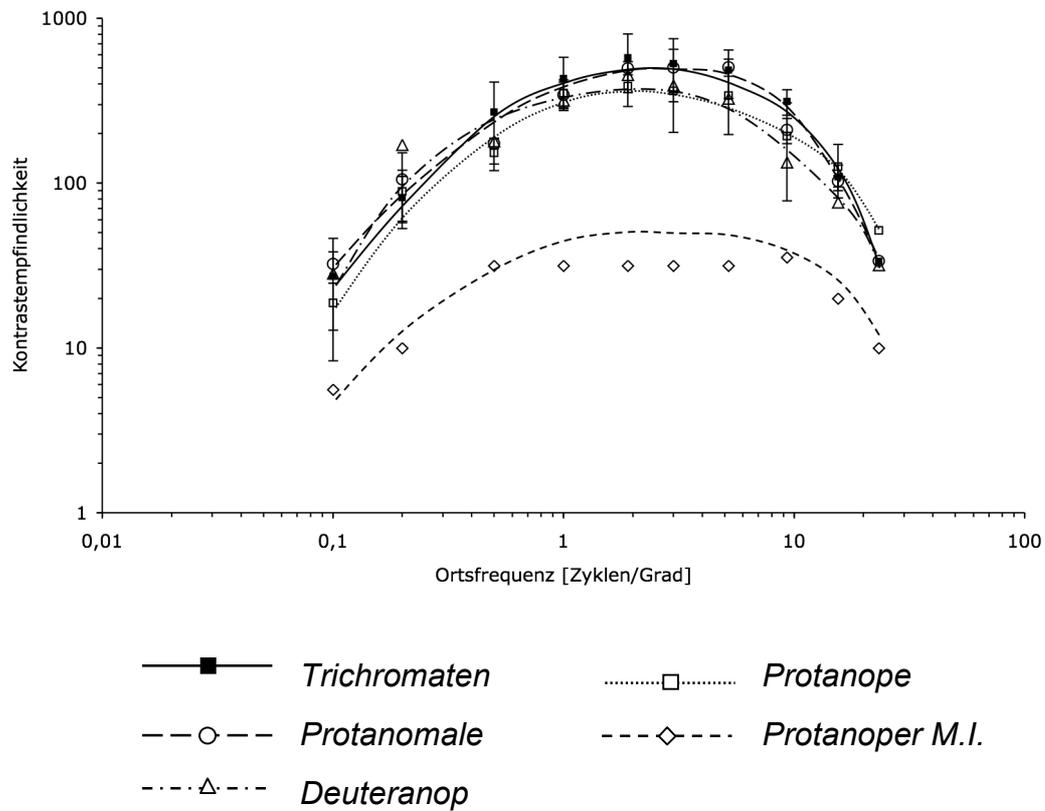


Abbildung 23: Räumliche Helligkeitskontrastempfindlichkeit. Die Ergebnisse der protanopen Versuchsperson M.I. unterscheiden sich erheblich von denen der Trichromaten. Die Darstellung der Ergebnisse entspricht der in **Abbildung 21.**

3.2.4. Räumliche Farbkontrastempfindlichkeit

Die Ergebnisse des Versuches mit statischen Farbreizen sind in der Abbildung 24 gezeigt, statistische Größen in

Tabelle 17. Für alle Probandengruppen gilt, dass ihre Kontrastempfindlichkeit am geringsten war, wenn ein Reiz mit einer sehr niedrigen oder einer sehr hohen Ortsfrequenz präsentiert wurde. Auffällig ist, dass die Leistungen der Trichromaten an vier Messpunkten (bei 1, 3, 5, 9 und 23,3Hz) unter denen der Farbanomalen und Dichromaten lagen. Bei 23,3Hz war der Unterschied im Vergleich zu den Protanomalen mit dem Faktor von 1,7 am geringsten und bei 9,3Hz mit 2,7 am höchsten. An diesen Punkten überschneiden sich die Fehlerbalken nicht, so dass hier Unterschiede zu erwarten sind. In der Gruppe der Farbanomalen und Dichromaten fanden sich nur geringe Unterschiede der Kontrastempfindlichkeit. Dies spiegelt sich in den sich überschneidenden Fehlerbalken wider. Auffällig ist auch, dass der Protanope M.I., der in den vorangegangenen Versuchen durch geringe Leistungen aufgefallen war, hier eine hohe Kontrastempfindlichkeit aufwies.

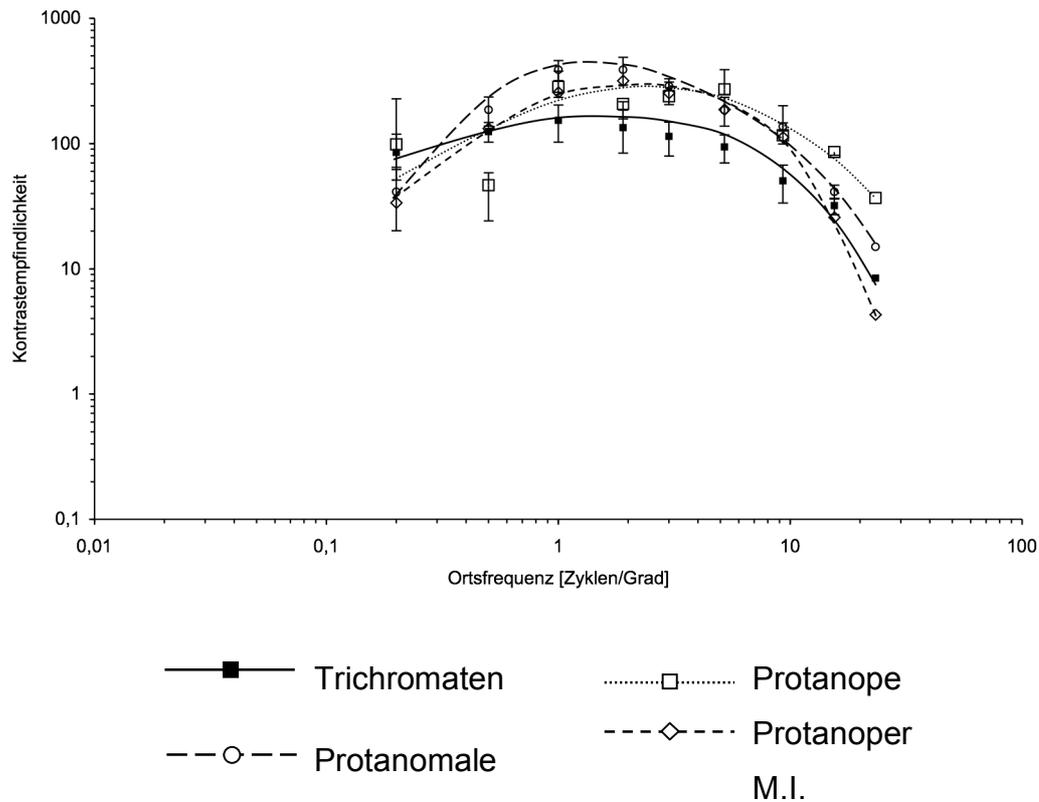


Abbildung 24: Räumliche Farbkontrastempfindlichkeit. Die Darstellung entspricht der vorangegangenen. Alle Probandengruppen zeigten die jeweils niedrigste Kontrastempfindlichkeit bei hohen und niedrigen Ortsfrequenzen. Die höchste Kontrastempfindlichkeit fand sich bei den mittleren Ortsfrequenzen.

	Trichromaten	Protanomale	Protanope
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	25,02	126,83	92,56
n	14	4	3

Tabelle 17: Statistische Kenngrößen für die verschiedenen Probandengruppen (Räumliche Farbkontrastempfindlichkeit).

3.3. Ergebnisse Farbkonstanz

Die Ergebnisse der Untersuchung der Farbkonstanz (Ehmer, 2006) sind in Abbildung 25 dargestellt. Es wurde der Mittelwert des Betrages ΔE_{uv} für alle getesteten Beleuchtungen („rot“, „grün“, „gelb“, „blau“) und Wiederholungen berechnet. Auch wurde die durchschnittliche Abweichung vom ursprünglichen Grauwert auf die maximal mögliche Abweichung bezogen und daraus „Prozent Farbkonstanz“ errechnet. Gezeigt werden in der Abbildung Minimum, Maximum und Median. Tabelle 18 zeigt diese Werte. In die Altersgruppe 15-25 Jahre fallen fünf Versuchspersonen, in die Altersgruppe 26-40 Jahre zwei. Bei identischem Versuchsaufbau entsprechen die vorliegenden Ergebnisse denen der Untersuchung von Ehmer (2006) an den gleichen Probanden. Es ist zu beobachten, dass der Median in der Gruppe der älteren Probanden einen geringeren Wert annimmt als der der jüngeren Gruppe.

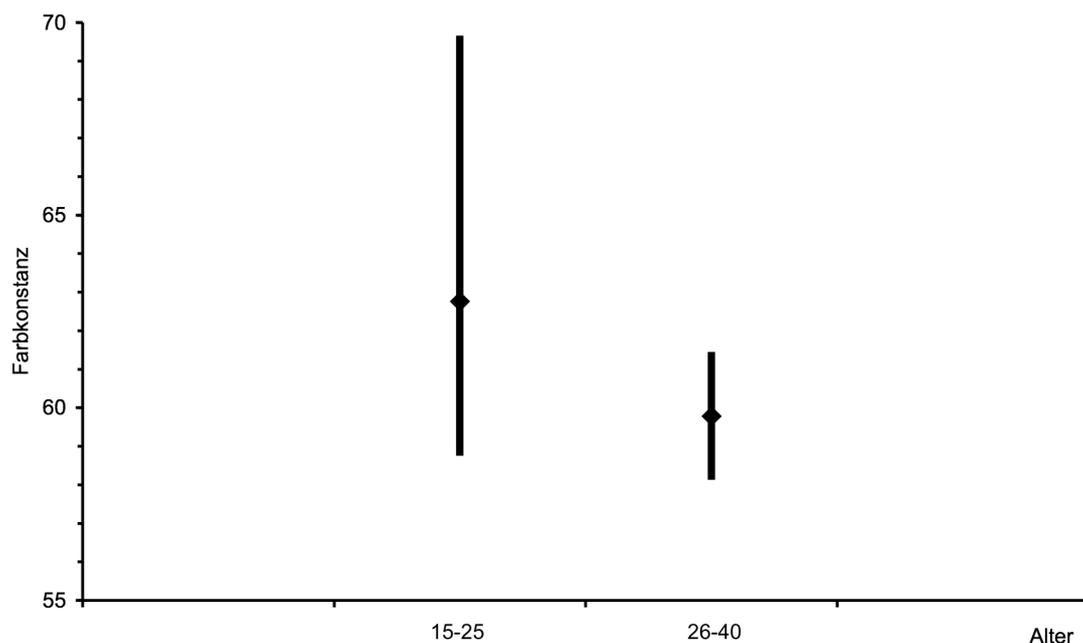


Abbildung 25: Ergebnisse der Farbkonstanz (nach Ehmer, 2006). Auf der y-Achse ist die Farbkonstanz aufgetragen, auf der x-Achse die Altersgruppen. Die vertikalen Balken kennzeichnen die Spanne zwischen Minimal- und Maximalwert, die Markierung auf dem Balken zeigt die Höhe des Medians.

Altersgruppe	15-25	26-40
Maximum	69,65	61,45
Minimum	58,75	58,12
Median	62,76	59,78
n	5	2

Tabelle 18: Minimum, Maximum, Median und n der verschiedenen Altersgruppen.

3.4. Zusammenhang zwischen Farbunterscheidungsvermögens und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit

In dieser Versuchsreihe wurden insgesamt 23 Probanden untersucht. Davon waren 14 Trichromaten, 3 Protanope, 4 Protanomale und 1 Deuteranoper. Die relative Rot:Grün-Empfindlichkeit wurde durch einen heterochromatischen Flickertest ermittelt. Das Farbunterscheidungsvermögen wurde durch den Cambridge Colour Test gemessen. Die eingehende Beschreibung beider Tests findet sich im Teil „Material und Methoden“.

Die Ergebnisse sind in Abbildung 26 ff. dargestellt. In den folgenden Abbildungen werden die Ergebnisse der Trichromaten denen der Farbanomalen und Dichromaten gegenübergestellt. Hierbei wird jeweils nur eine der untersuchten Farben abgebildet, um die Darstellung übersichtlich zu gestalten.

In allen Abbildungen wird auf der x-Achse die relative Rot:Grün-Empfindlichkeit gezeigt, auf der y-Achse das Achsenverhältnis der Unterscheidungsellipsen. Dieses ist das Maß für das Farbunterscheidungsvermögen. Dieses ist desto besser, je näher das Achsenverhältnis dem Wert „1“ ist. Die eingehende Beschreibung der Auswertung findet sich im Teil „Material und Methoden“ (siehe dort).

3.4.1. Ergebnisse des Cambridge Colour Tests

Die Ergebnisse des Cambridge Colour Tests sind in Abbildung 26 gezeigt. Einige hohe und extreme Werte sind in der Abbildung nicht gezeigt: Im Fall des Deuteranopen nahm das Achsenverhältnis für Ellipse 1 einen Wert von 543,73 an, für Ellipse 3 einen Wert von 33,49. Auch eine der protanopen Versuchspersonen wies ein hohen Achsenverhältniswert auf: Dieser beträgt 47,03 für Ellipse 2. Die Ausgangspunkte (CIE-Diagramm) für die Messung finden sich in Tabelle 19.

Es ist zu beobachten, dass die Achsenverhältnisse der Trichromaten zwischen 1 und 2,5 betragen. Die Werte der Farbanomalen und Dichromaten liegen in einem höheren Bereich und nahmen teilweise Extremwerte an (siehe oben). Es ist jedoch auch ein Fall zu beobachten, in dem ein Protanoper das Achsenverhältnis von 2,16 (Ellipse 3) einen Wert aufwies. Diese Versuchsperson wurde von den folgenden Untersuchungen ausgeschlossen, da der Verdacht besteht, dass die Person Helligkeitsunterschiede zur Diskrimination verwendet. Erstaunlich ist die Beobachtung, dass einzelne Protanope und Deuteranope kleinere Achsenverhältnisse aufweisen als Protanomale. Auf mögliche Ursachen wird im Kapitel „Diskussion“ eingegangen.

	1	2	3
u'	0,1925	0,1977	0,2044
v'	0,5092	0,4689	0,4160

Tabelle 19: Die Koordinaten der Farben im CIE (1976) u' - v' -Farbraum, welche als Ausgangspunkte für die Messungen im CCT verwendet wurden. Vom Startpunkt für Ellipse 1 ausgehend wurde die Unterscheidung für „Rot“ gemessen, vom Startpunkt 2 für „Grün“, von Punkt 3 für „Blau“.

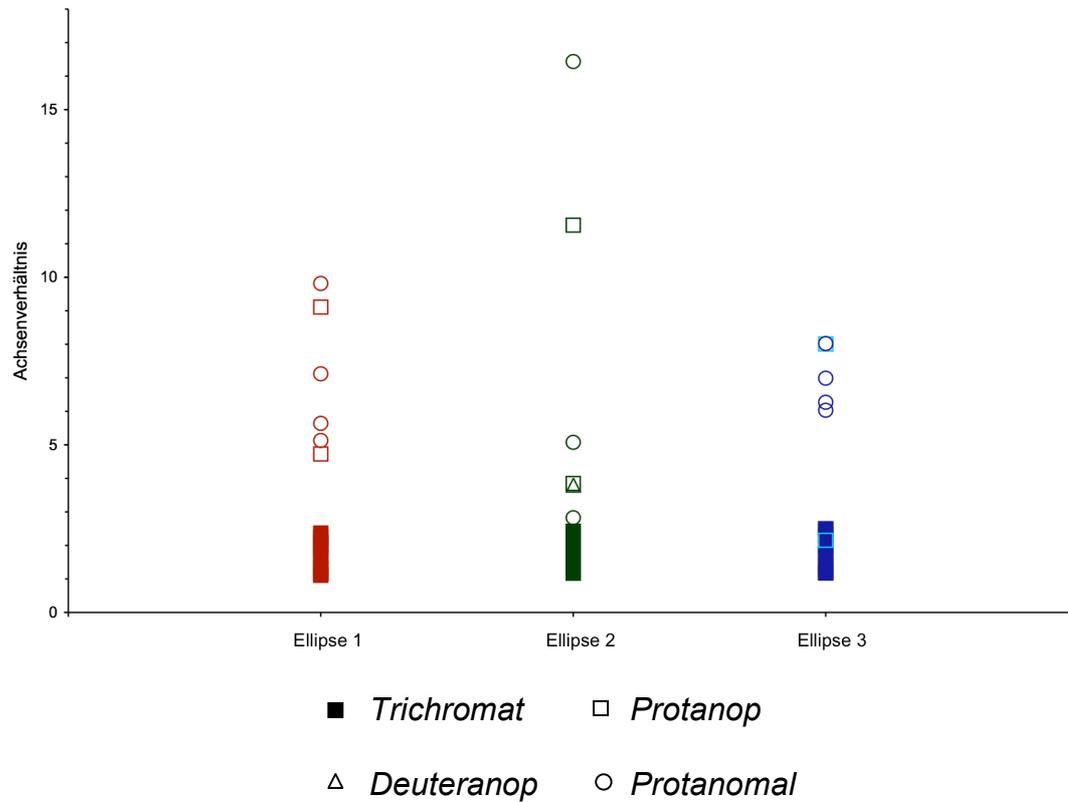
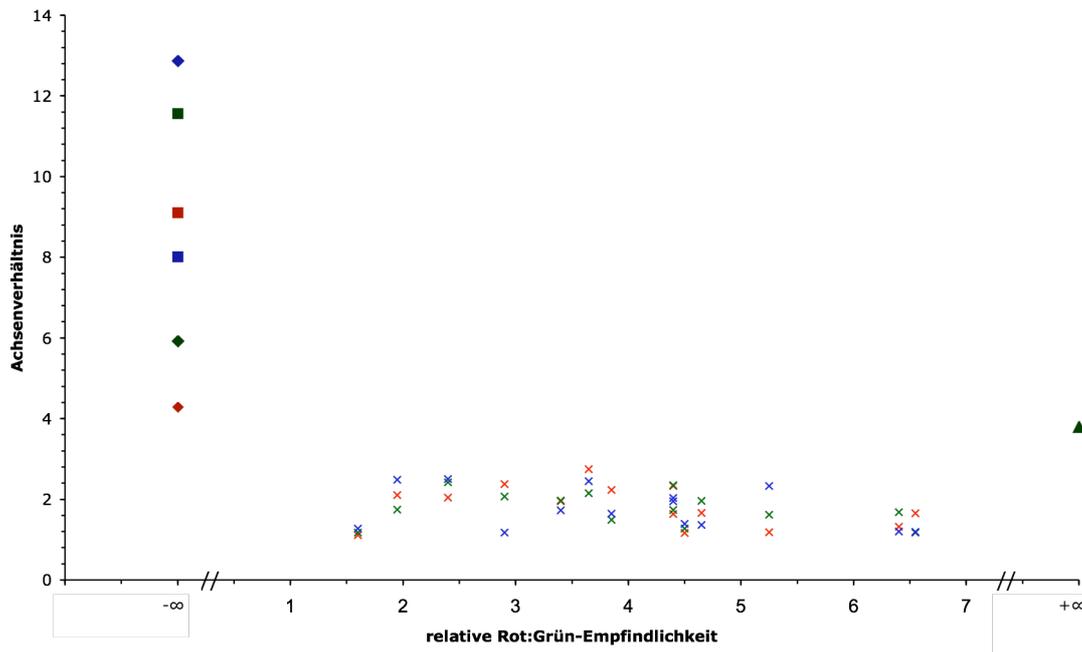


Abbildung 26: Ergebnisse des CCT. Auf der x-Achse sind die gemessenen Farbbereiche angegeben, auf der y-Achse das individuelle Achsenverhältnis der Ellipsenachsen zueinander. Die Ergebnisse der Trichromaten liegen in einem Bereich 1 und 2,5. Andere Probandengruppen weisen höhere Achsenverhältnisse auf. Drei hohe oder extrem hohe Werte sind nicht gezeigt (siehe Text).

3.4.2. Zusammenhang zwischen Farbunterscheidungsvermögen und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit: Überblick über die Ergebnisse der Trichromaten und Anopen.

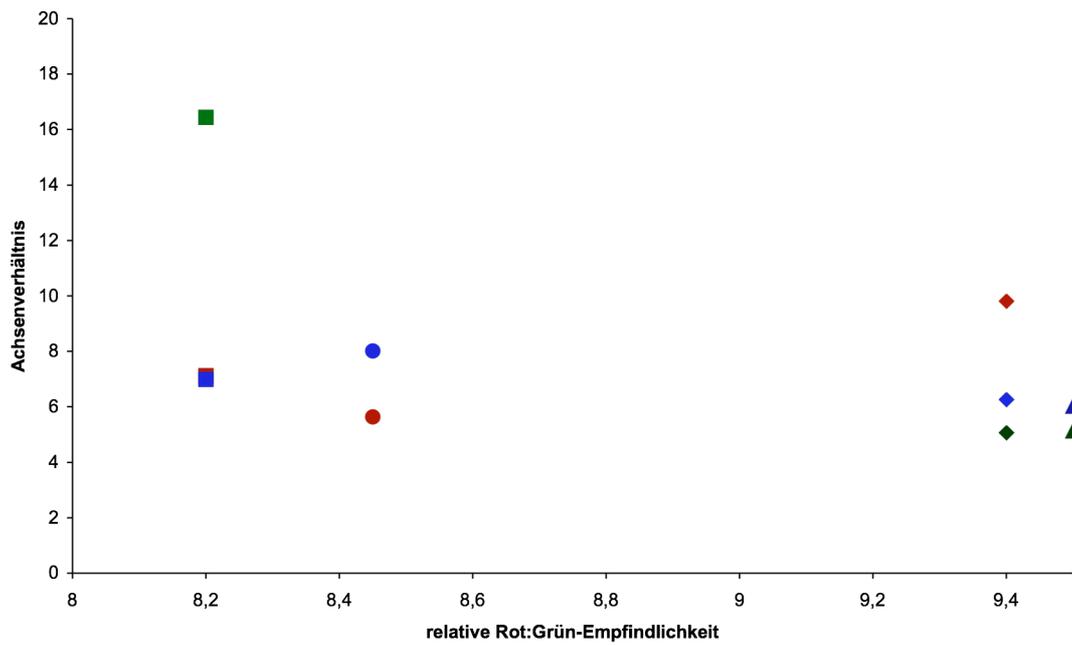
Abbildung 27 zeigt einen Überblick über die Ergebnisse der Trichromaten. Die Leistung einer Versuchsperson wird durch drei verschiedene Achsenverhältnis-Werte (gemessen im CCT) definiert, das dem relativen L:M-Wert (gemessen im heterochromatischen Flickertest) gegenübergestellt wird. Um die relative Rot:Grün-Empfindlichkeit aller Trichromaten und Anopen in der gleichen Abbildung darstellbar zu machen, werden die Werte der Protanopen bei einem x -Wert=0 aufgetragen, die der Deuteranopen bei $x=\infty$.

Die Achsenverhältnisse der Protanopen liegen zwischen 2,16 und 12,86 und weisen somit große Unterschiede auf. Die Werte der Trichromaten weisen nur geringe Unterschiede auf. Es lässt sich aber kein Verteilungsmuster in Zusammenhang mit der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit erkennen. Um die Darstellung übersichtlich zu machen, werden die Werte der Protanomalen in einer eigenen Abbildung dargestellt (Abbildung 28). Die Achsenverhältnisse weisen Werte zwischen 2,82 und 47,03 auf, die relative Rot:Grün-Empfindlichkeit nimmt Werte zwischen 8,2 und 9,4 an. Auch hier lässt sich durch die Betrachtung der Punktwolke kein Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Achsenverhältnis erkennen. Tabelle 20 und Tabelle 21 zeigen die statistischen Kenngrößen: Eine Korrelation besteht weder für Trichromaten noch für Protanomale, da der Betrag des Korrelationskoeffizienten r kleiner ist als der jeweilige kritische Wert κ . Drei Werte werden nicht in der Abbildung gezeigt, um die Übersichtlichkeit zu wahren. Zwei dieser Werte wurden bei der deuteranopen Versuchsperson gemessen (543,73 [Rot-Ellipse] und 33,49 [Blau-Ellipse]). Der dritte Wert gehört zu einer der protanomalen Versuchspersonen (47,02 [Grün-Ellipse]).



- X Trichromaten ■ Protanop (1) ● Protanop (2)
 ▲ Deuteranop ◆ Protanop (3)

Abbildung 27: Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbunterscheidungsvermögen. Die Abbildung zeigt eine Übersicht über die Ergebnisse der Trichromaten. Die Form der Symbole in der Legende weist auf die Probandengruppe hin: Trichromaten sind durch ein Kreuz repräsentiert, da zu jedem Trichromaten eine individuelle Rot:Grün-Empfindlichkeit gehört, sind die einzelnen Probanden hierdurch zu identifizieren. Bei den Anopen wird jeder einzelne Proband durch ein eigenes Symbol gekennzeichnet, der Protanope 1 z.B. Durch ein Quadrat. Hier wird durch die Farbe des Quadrates angegeben, welches Achsenverhältnis gemessen wurde. Auf der y-Achse ist das Achsenverhältnis der Unterscheidungsellipsen aufgetragen. Auf der x-Achse ist die relative Rot:Grün-Empfindlichkeit aufgetragen. Drei extreme Werte sind nicht in der Abbildung erfasst (siehe Text). Die Werte der Anopen werden bei $+\infty$ bzw. $-\infty$ aufgetragen (siehe Text).



Protanomaler (1)
 Protanomaler (2)
 Protanomaler (3)
 Protanomaler (4)

Abbildung 28: Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Achsenverhältnis (Protanomale). Ein Zusammenhang ist nicht zu erkennen. Ein hoher Wert wird nicht gezeigt, um die Darstellbarkeit zu verbessern. Die verschiedenen Farben kennzeichnen die jeweiligen Farbunterscheidungsbereiche.

	<i>Ellipse 1</i>	<i>Ellipse 2</i>	<i>Ellipse 3</i>
Kritischer Wert κ	0,45	0,45	0,45
Korrelationskoeffizient r	-0,3	-0,24	-0,33
Spannweite	1,64	1,25	1,32
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	0,5	0,41	0,5
Mittelwert	1,82	1,77	1,76
n	14	14	14
α	0,1	0,1	0,1

Tabelle 20: Statistische Kenngrößen für den Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbunterscheidungsvermögen (Trichromaten).

	<i>Ellipse 1</i>	<i>Ellipse 2</i>	<i>Ellipse 3</i>
Kritischer Wert κ	0,9	0,92	0,9
Korrelationskoeffizient r	0,19	-0,68	-0,79
Spannweite	4,68	44,2	1,99
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	2,52	18,15	0,65
Mittelwert	6,92	17,84	6,82
n	4	3	4
α	0,1	0,1	0,1

Tabelle 21: Statistische Kenngrößen für den Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbunterscheidungsvermögen (Protanomale).

3.4.3. Zusammenhang zwischen Unterscheidungsvermögen im Rot-Bereich und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit

In Abbildung 29 (Trichromaten und Anope) und Abbildung 30 (Protanomale) werden die Ergebnisse der Versuchsreihe für die Unterscheidung im „Rot“-Bereich gezeigt. Ein Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbunterscheidungsvermögen ist bei den Trichromaten nicht zu erkennen (Korrelationskoeffizient r und kritischer Wert κ betragen: $r=0,3$; $\kappa=0,45$). Auch in der Gruppe der Protanomalen ist kein Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbunterscheidungsvermögen erkennbar (Korrelationskoeffizient r und kritischer Wert κ betragen: $r=0,19$; $\kappa=0,9$). Auffällig ist jedoch die gute Diskrimination zweier Protanoper, auf mögliche Ursachen wird im Kapitel „Diskussion“ eingegangen. Bei den Trichromaten streuen die Achsenverhältnisse wenig. Bei der Gruppe der Protanomalen und Protanopen ist die Variationsbreite hingegen groß.

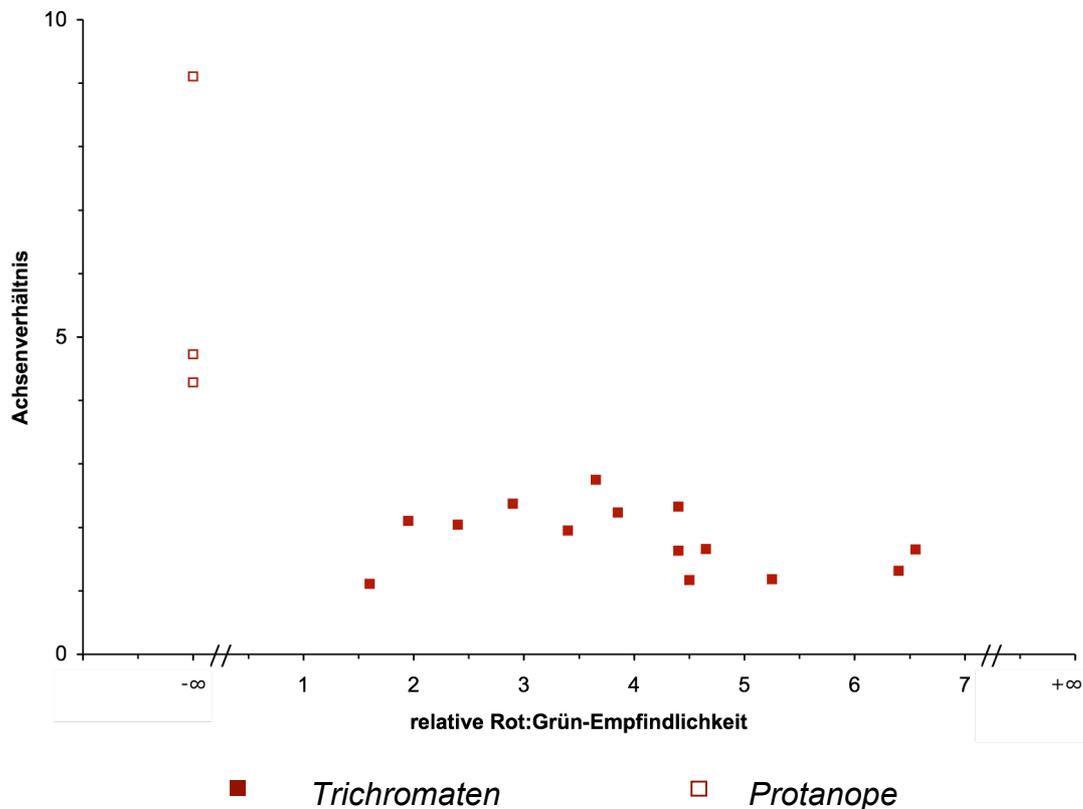


Abbildung 29: Vergleich der verschiedenen Probandengruppen, Darstellung für die Unterscheidung im „Rot“-Bereich. Die Darstellung der Ergebnisse entspricht der Darstellung in Abbildung 27. Eine große Variationsbreite weisen die relativen Rot:Grün-Empfindlichkeiten der Trichromaten auf. Ein Zusammenhang ist nicht erkennbar. Auch in der Gruppe der Dichromaten ist kein Zusammenhang zwischen den Parametern erkennbar. Aus Gründen der Darstellbarkeit ist ein Extremwert nicht gezeigt: Im Fall des Deuteranopen nimmt das Achsenverhältnis einen Wert von 543,7 an. Auffällig ist die gute Diskrimination zweier Protanoper. (Trichromaten: $r=-0,3$; $\kappa=0,45$).

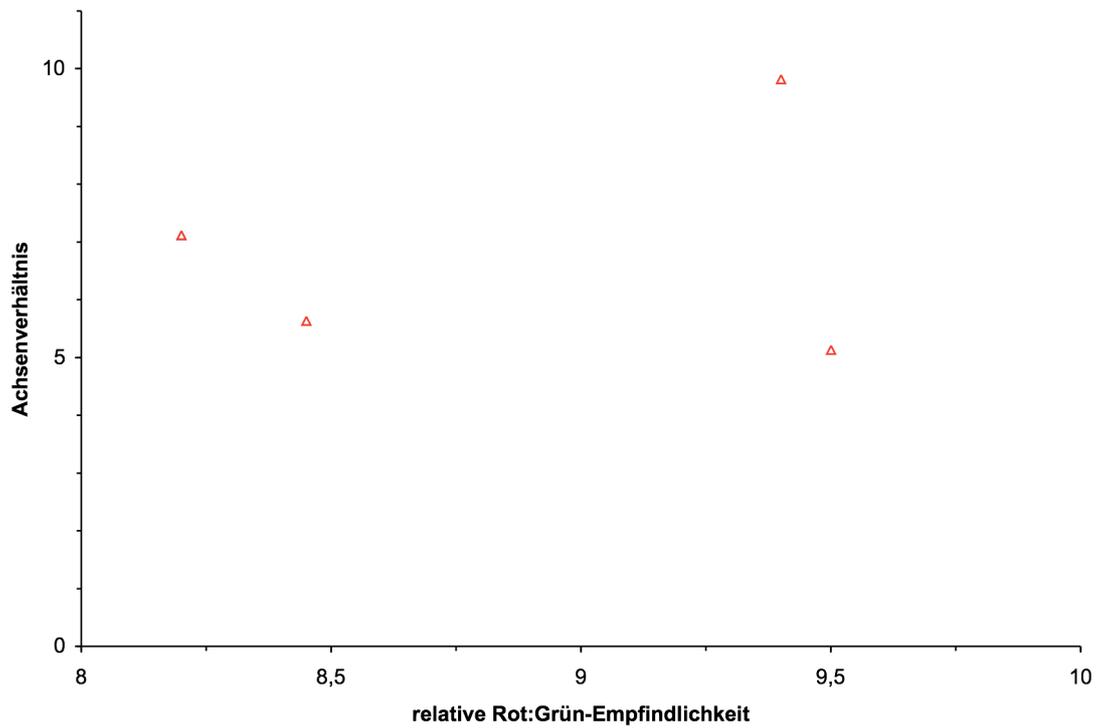
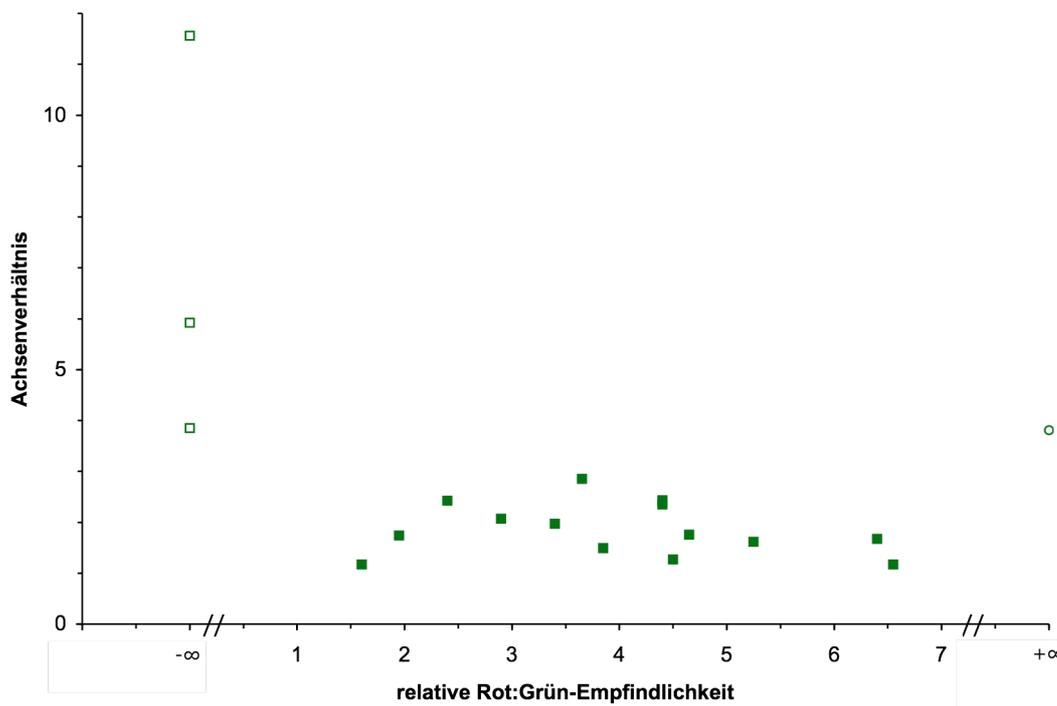


Abbildung 30: Ergebnisse für die Untersuchung der Unterscheidung im Rot-Bereich für die Protanomalen. Zusammenhänge lassen sich nicht erkennen, die Diskrimination innerhalb der Gruppe unterscheidet sich stark.

(Korrelationskoeffizient r und kritischer Wert κ betragen: $r=0,19$; $\kappa=0,9$).

3.4.4. Zusammenhang zwischen Unterscheidungsvermögen im Grün-Bereich und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit

In Abbildung 31 werden die Ergebnisse der Trichromaten und Anopen dargestellt, in Abbildung 32 die der Protanomalen (Unterscheidung im „Grün-Bereich“). Die Ergebnisse ähneln den vorigen: In keiner der Gruppen lässt sich ein Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbunterscheidungsvermögen beobachten. (Trichromaten: Korrelationskoeffizient r und kritischer Wert κ betragen: $r=-0,24$; $\kappa=0,45$; Protanomale: $r=-0,68$; $\kappa=0,92$). Auffällig ist auch hier das gute Unterscheidungsvermögen zweier Protanoper, auf die im Kapitel „Diskussion“ eingegangen wird. Deutlich ist jedoch auch hier, dass die Unterscheidungsellipsen der Gruppe der Trichromaten deutlich kleinere Achsenverhältnisse aufweisen als die der Farbanomalen und Dichromaten. Bei den Farbanomalen und Dichromaten ist wie unter der vorigen Versuchsbedingung eine große Variationsbreite der Achsenverhältnis-Werte zu beobachten.



- *Trichromaten*
- *Protanope*
- △ *Deuteranop*

Abbildung 31: Vergleich der verschiedenen Probandengruppen, Darstellung der Unterscheidung im Grün-Bereich. Innerhalb der verschiedenen Gruppen lässt sich keine Abhängigkeit erkennen. Es bestehen jedoch Unterschiede zwischen Trichromaten und Anopen beziehungsweise Farbanomalen: Die Achsenverhältnisse bei den Farbanomalen und Dichromaten sind höher. Die Darstellung der Ergebnisse entspricht der Darstellung Abbildung 27. (Trichromaten: Korrelationskoeffizient r und kritischer Wert κ betragen: $r=-0,24$; $\kappa=0,45$).

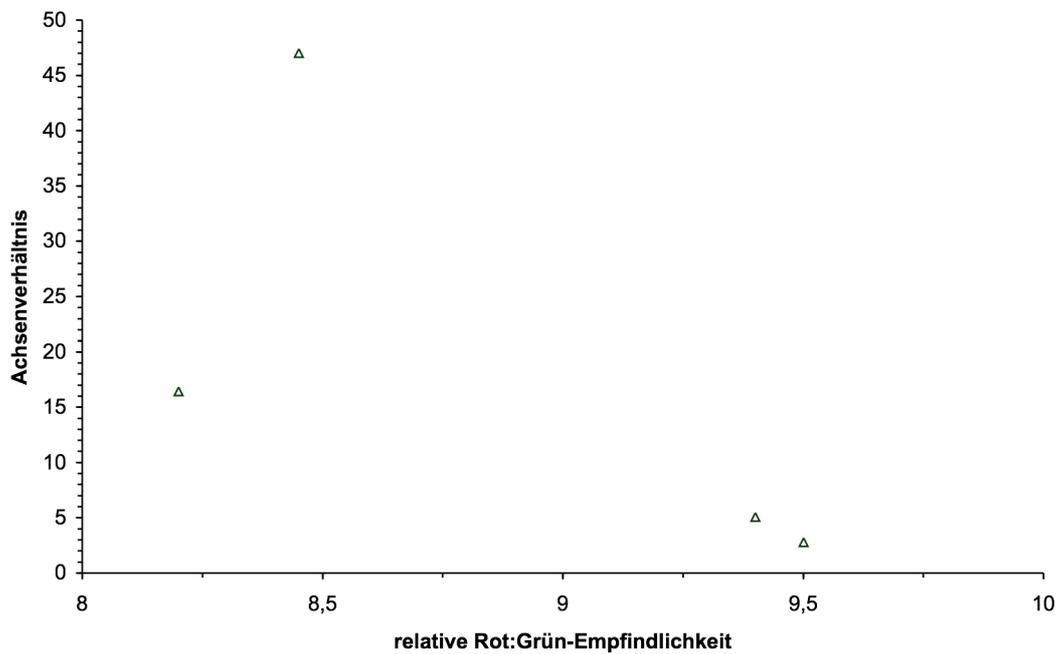


Abbildung 32: Protanomale, Ergebnisse für die Untersuchung der Unterscheidungsleistung im Grün-Bereich. Es ist zu beobachten, dass die Achsenverhältnisse stark unterschiedliche Werte annehmen. Ein Zusammenhang ist nicht zu beobachten ($r=-0,68$; $\kappa=0,92$).

3.4.5. Zusammenhang zwischen Unterscheidungsvermögen im Blau-Bereich und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit

Die Ergebnisse dieses Versuchsteils sind in Abbildung 33 (Trichromaten und Dichromaten) und Abbildung 34 (Protanomale) gezeigt. Weder innerhalb der Gruppe der Trichromaten noch der Gruppe der Protanomalen lässt sich ein Zusammenhang erkennen (Trichromaten: Korrelationskoeffizient r und kritischer Wert κ betragen: $r=-0,33$; $\kappa=0,45$; Protanomale: Korrelationskoeffizient r und kritischer Wert κ betragen: $r=-0,79$; $\kappa=0,9$).

Auffällig ist wiederum die gute Leistung der Protanopen. Die Deuteranope Versuchsperson fällt durch ein hohes Achsenverhältnis auf. Die Achsenverhältnis-Werte der Trichromaten streuen nur wenig.

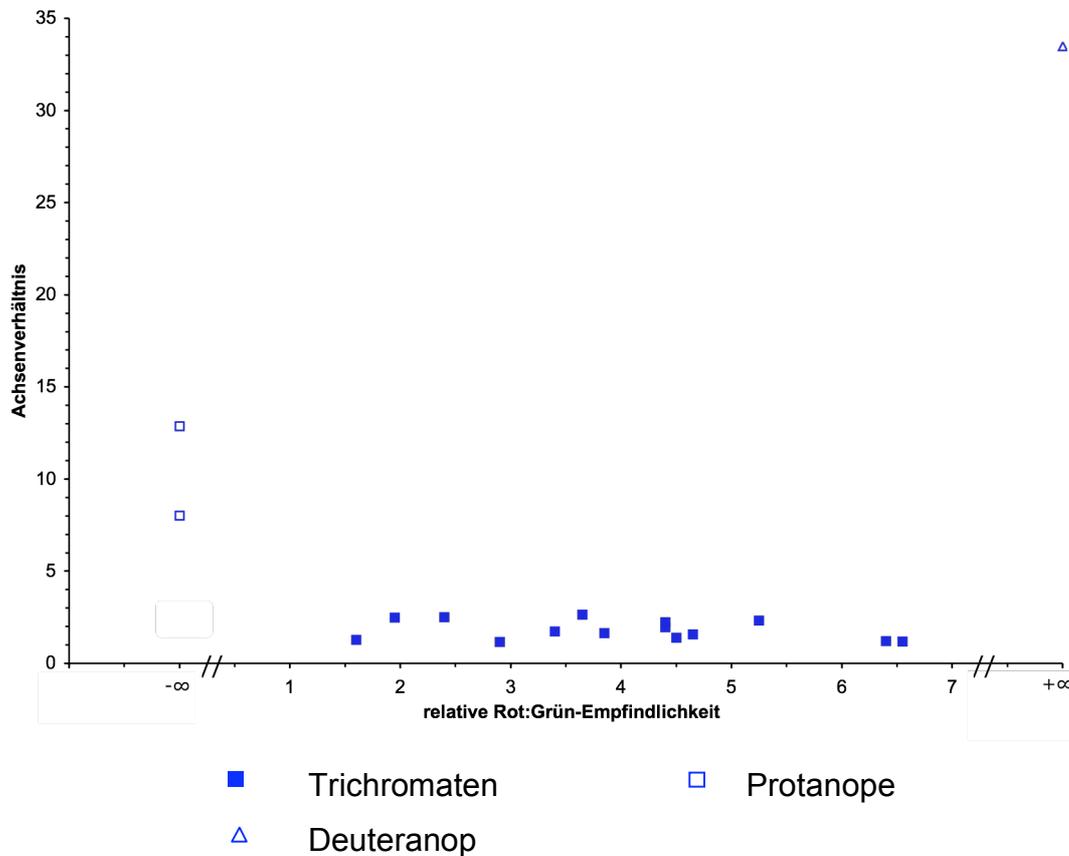


Abbildung 33: Vergleich der verschiedenen Probandengruppen, Darstellung für die Untersuchung der Blau-Unterscheidung. Auch hier findet sich innerhalb der Versuchsgruppen kein Zusammenhang zwischen den Parametern. Trichromaten, Farbanomale und Dichromaten unterscheiden sich jedoch deutlich durch relative Rot:Grün-Empfindlichkeit und Achsenverhältnis. Die Darstellung der Ergebnisse entspricht der Darstellung in Abbildung 27. (Trichromaten: Korrelationskoeffizient r und kritischer Wert κ betragen: $r=-0,33$; $\kappa=0,45$; Protanomale: $r=-0,79$; $\kappa=0,9$).

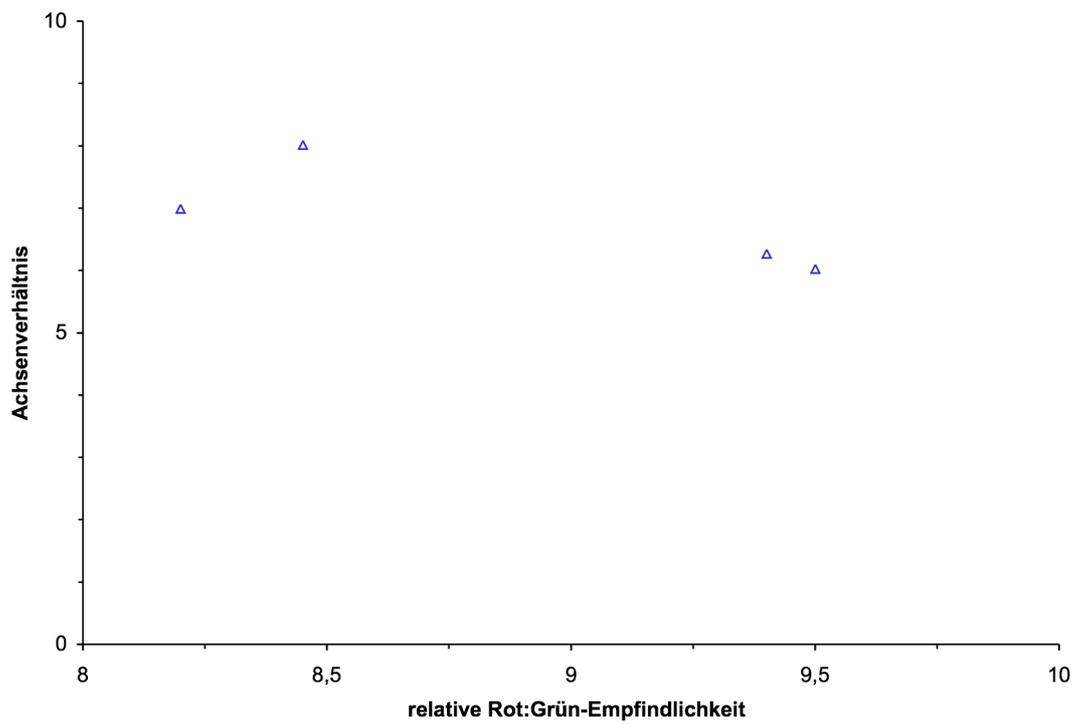


Abbildung 34: Ergebnisse der Protanomalen für die Unterscheidung im Blau-Bereich. Die Achsenverhältnisse unterscheiden sich im Vergleich mit den anderen Bedingungen wenig, aber auch unter dieser Bedingung lässt sich kein Zusammenhang feststellen.

3.5. Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Kontrastempfindlichkeit

Zur Beurteilung der Kontrastempfindlichkeit wurden drei Parameter herangezogen:

- Für jede Versuchsperson individuell die Gesamtkontrastempfindlichkeit (Fläche unter der Kurve),
- Für jede Versuchsperson individuell die maximale Kontrastempfindlichkeit,
- Für jede Versuchsperson bei die Frequenz der maximalen Kontrastempfindlichkeit.

Um die Leistungen der Gruppen miteinander zu vergleichen, werden Mittelwerte und Standardabweichung aller Versuchsteile in der Abbildung 43 gezeigt.

3.5.1. Individuelle Maxima der räumlichen Farbkontrastempfindlichkeit

Die Ergebnisse dieses Versuchsteils sind in Abbildung 35 und Abbildung 36 gezeigt:

Für die Trichromaten ist der Korrelationskoeffizient $r=0,83$ und ist damit größer als der kritische Wert $\kappa=0,46$. Es besteht hier also ein signifikanter Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und dem Maximum der Kontrastempfindlichkeit. Tabelle 22 zeigt die statistischen Kenngrößen für diesen Versuchsteil. Wie Abbildung 43 zeigt, besteht ein Unterschied zwischen dem Mittelwert der Trichromaten und denen übrigen Probandengruppen: Die Standardabweichungen der Mittelwerte überschneiden sich nicht. Es wurde hier der deskriptive Statistik einer Teststatistik der Vorzug gegeben, da die Fallzahl teilweise gering ist. Es lässt sich für die Protanomalen kein statistischer Zusammenhang zwischen dem Maximum der Kontrastempfindlichkeit und der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit feststellen, zwar ist der Korrelationskoeffizient hoch, jedoch kleiner als der kritische Wert ($r=0,88$; $\kappa=0,90$).

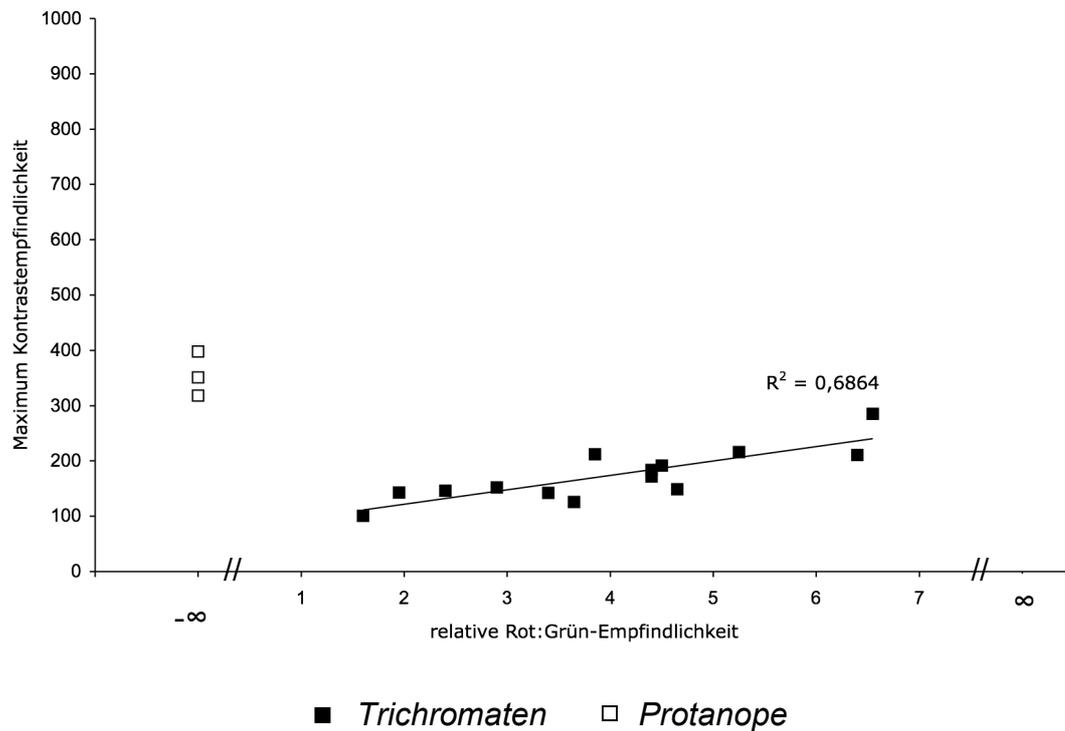


Abbildung 35: Individuelle Maxima der räumlichen Farbkontrastempfindlichkeit der Trichromaten und Anopen in Abhängigkeit von der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit. Auf der y-Achse ist das individuelle Maximum der Kontrastempfindlichkeit angegeben, auf der x-Achse die relative Rot:Grün-Empfindlichkeit. Bei den trichromaten Versuchspersonen lässt sich ein Zusammenhang zwischen dem Maximum der Kontrastempfindlichkeit und der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit beobachten, es wird hierfür die Regressionsgerade gezeigt und das Bestimmtheitsmaß R^2 berechnet, welches den Wert $R^2=0,69$ annimmt ($r=0,83$; $\kappa=0,46$).

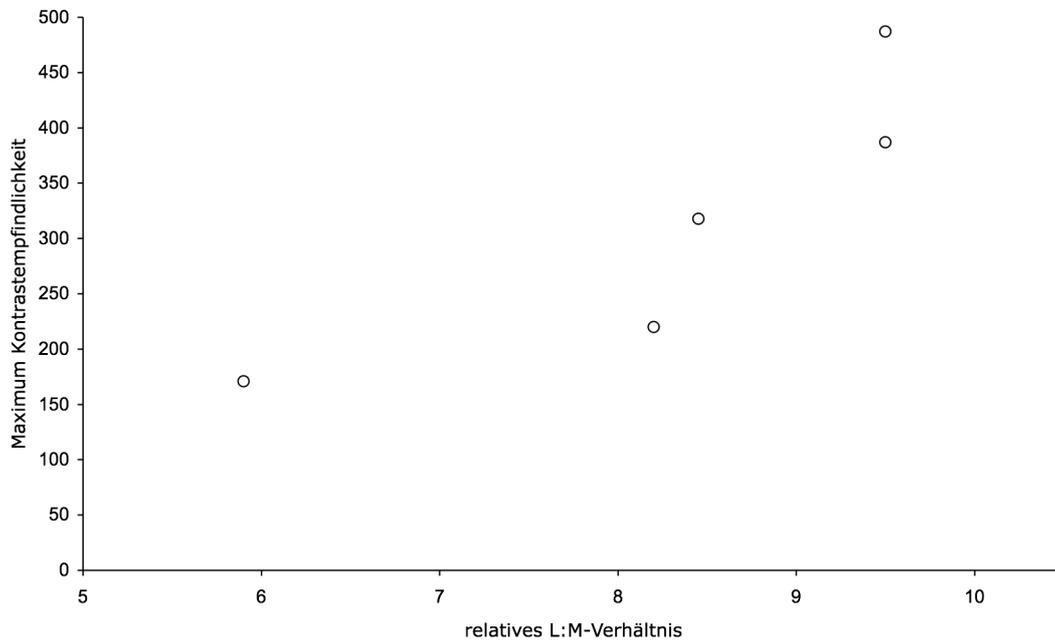


Abbildung 36: Individuelle Maxima der räumlichen Farbkontrastempfindlichkeit der Protanomalen in Abhängigkeit von der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit. Bei den Protanomalen lässt sich kein statistischer Zusammenhang zwischen dem Maximum der Kontrastempfindlichkeit und der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit feststellen, der Korrelationskoeffizient ist zwar hoch, jedoch kleiner als der kritische Wert ($r=0,88$; $\kappa=0,90$).

	Trichromaten	Protanomale
Kritischer Wert κ	0,46	0,9
Korrelationskoeffizient r	0,83	0,88
Spannweite	217	267
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	0,87	0,38
Mittelwert	173,64	353
n	14	5
α	0,1	0,1

Tabelle 22: Statistische Kenngrößen der räumlichen Farbkontrastempfindlichkeit in Abhängigkeit von der relative Rot:Grün-Empfindlichkeit.

3.5.2. Individuelle Maxima der räumlichen Helligkeits- kontrastempfindlichkeit

Abbildung 37, Abbildung 38 und Tabelle 23 zeigen die Ergebnisse dieses Versuchsteils. Die jeweilige Verteilung der Messpunkte sowie die niedrigen Werte der Korrelationskoeffizienten lassen keinen Zusammenhang zwischen Kontrastempfindlichkeit und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit erkennen:

Der Korrelationskoeffizient $r=0,07$ für die Trichromaten ist kleiner als der kritische Wert $\kappa=0,46$.

Im Vergleich mit den übrigen Probanden weist eine protanope Versuchsperson eine auffällig geringe Kontrastempfindlichkeit auf, ihr Maximum liegt bei 35,5. Es ist auch zu beobachten, dass sich die Leistungen der trichromaten Versuchspersonen teilweise mit denen der Farbanomalen und Dichromaten überschneiden: Die relativen Rot:Grün-Empfindlichkeiten der deuteranopen Versuchsperson und einer protanomalen Versuchsperson sowie deren maximale Kontrastempfindlichkeiten liegen in einem Bereich, in dem auch die Leistungen der trichromaten Versuchspersonen zu finden sind. Auffällig ist die große Streubreite der Maxima der Trichromaten.

Protanomale: Der Korrelationskoeffizient ist niedrig, es besteht kein Zusammenhang zwischen Kontrastempfindlichkeit und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit ($r=0,09 < \text{kritischer Wert } \kappa=0,46$).

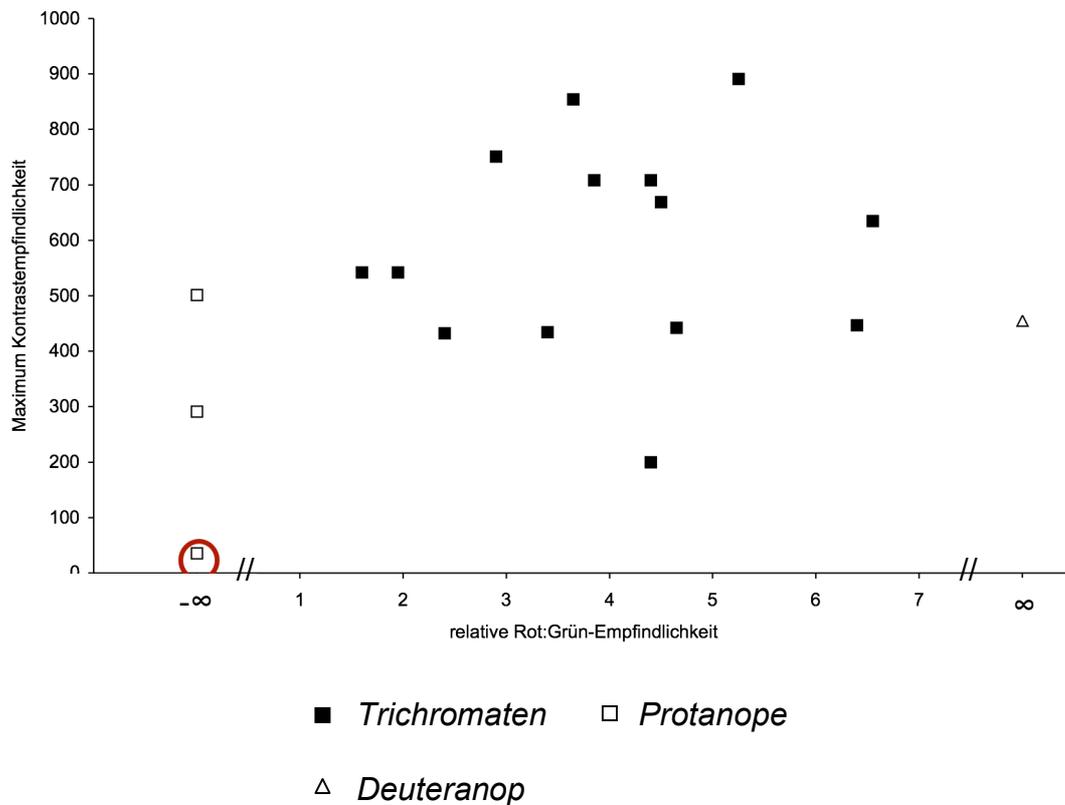


Abbildung 37: Räumliche Helligkeitskontrastempfindlichkeit, Maxima der Kontrastempfindlichkeit (Trichromaten und Anope). Die Darstellung entspricht der vorangegangenen Abbildung. Der niedrige Korrelationskoeffizient ($r=0,07 < \text{kritischer Wert } \kappa=0,46$) lässt bei den Trichromaten darauf schließen, dass kein Zusammenhang zwischen Kontrastempfindlichkeit und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit besteht. Durch den roten Kreis wurde das außerordentlich geringe Maximum eines Protanopen hervorgehoben.

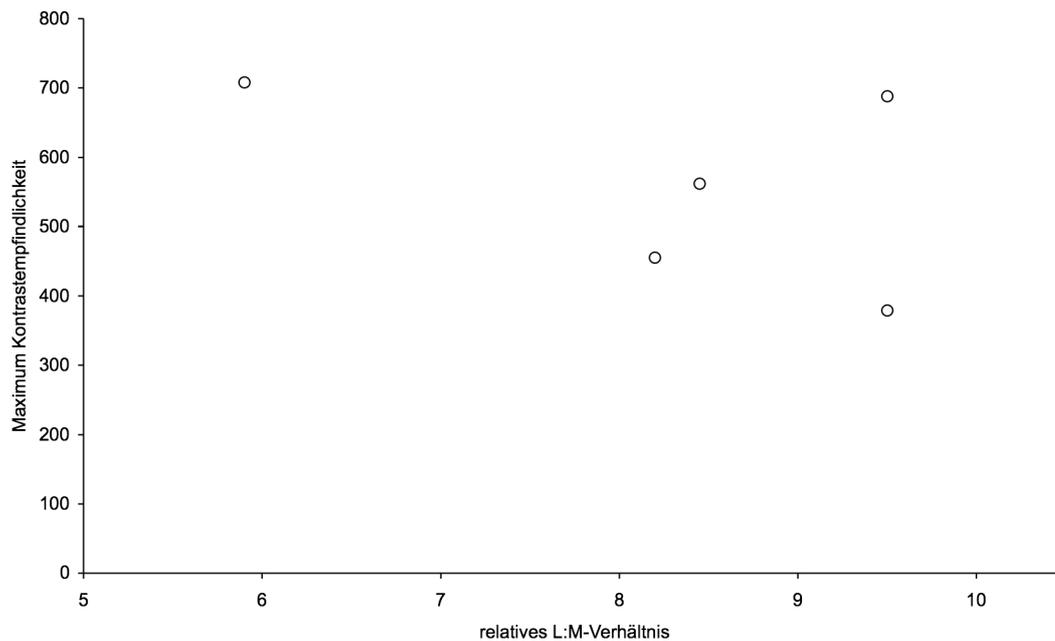


Abbildung 38: Räumliche, Maxima der Kontrastempfindlichkeit der Protanomalen. Der Korrelationskoeffizient ist niedrig ($r=0,09 < \text{kritischer Wert } \kappa=0,46$), es besteht kein Zusammenhang zwischen Kontrastempfindlichkeit und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit.

	Trichromaten	Protanomale
Kritischer Wert κ	0,46	0,9
Korrelationskoeffizient r	0,07	0,09
Spannweite	691	309
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	1,55	0,8
Mittelwert	589,65	521
n	14	5
α	0,1	0,1

Tabelle 23: Statistische Kenngrößen für die Maxima der Helligkeitskontrastempfindlichkeit in Abhängigkeit von der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit.

3.5.3. Individuelle Maxima der temporalen Farbkontrastempfindlichkeit

In der Abbildung 39, Abbildung 40 und in Tabelle 24 werden die Ergebnisse dieses Versuchsteils dargestellt. Bei den Trichromaten beträgt der Korrelationskoeffizient $r=0,48$ und ist größer als der kritische Wert $\kappa=0,46$; hier besteht also ein Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Maximum der Kontrastempfindlichkeit. Wie im vorangegangenen Versuchsteil ist zu beobachten, dass sich Leistungen der trichromaten Versuchspersonen in einem Bereich befinden, in dem auch Leistungen von dichromaten Versuchspersonen zu finden sind. Auch bei den Protanomalen lässt sich ein Zusammenhang zwischen den Parametern feststellen (Korrelationskoeffizient $r=0,98 >$ Kritischer Wert $\kappa=0,9$).

	Trichromaten	Protanomale
Kritischer Wert κ	0,46	0,9
Korrelationskoeffizient r	0,48	0,98
Spannweite	1,36	75,4
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	33,97	0,32
Mittelwert	92,93	71,06
n	14	4
α	0,1	0,1

Tabelle 24: Temporale Farbkontrastempfindlichkeit, Maxima der Kontrastempfindlichkeit in Abhängigkeit von der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit: Statistische Kenngrößen.

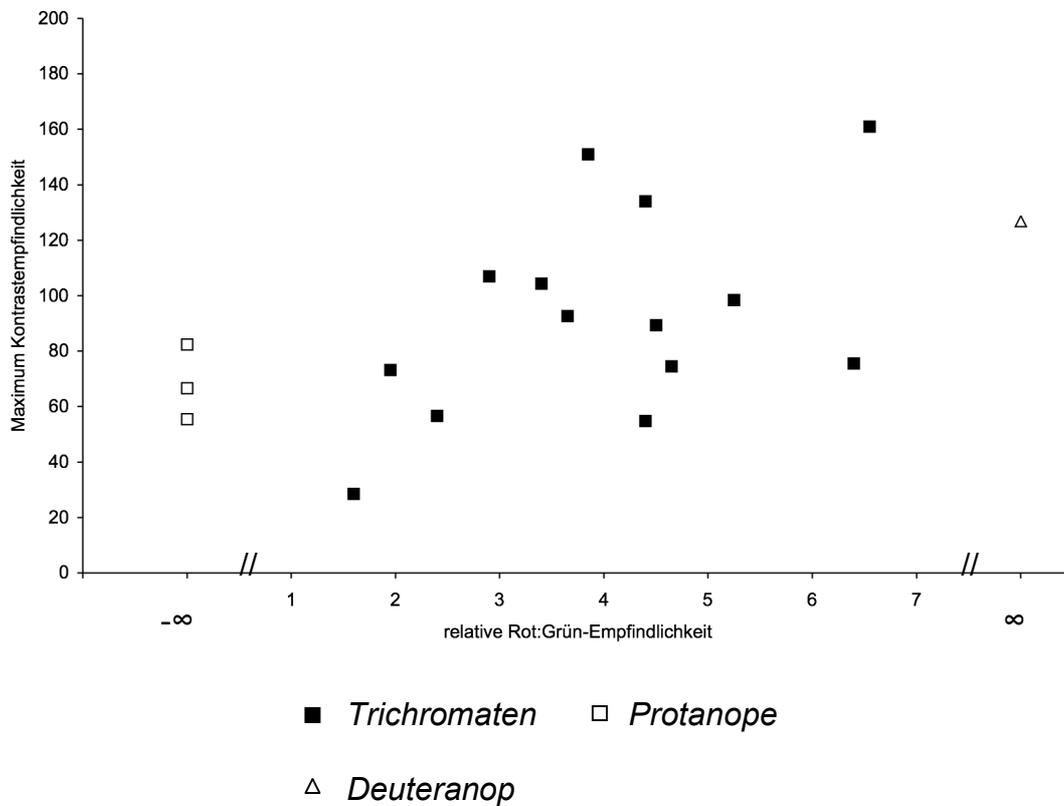


Abbildung 39: Temporale Farbkontrastempfindlichkeit, Maxima der Kontrastempfindlichkeit (Trichromaten und Anope). Die Darstellung entspricht der vorangegangenen Abbildung. Bei den Trichromaten lässt sich ein Zusammenhang zwischen den Parametern feststellen (Korrelationskoeffizient $r = 0,48 > \text{Kritischer Wert } \kappa = 0,46$).

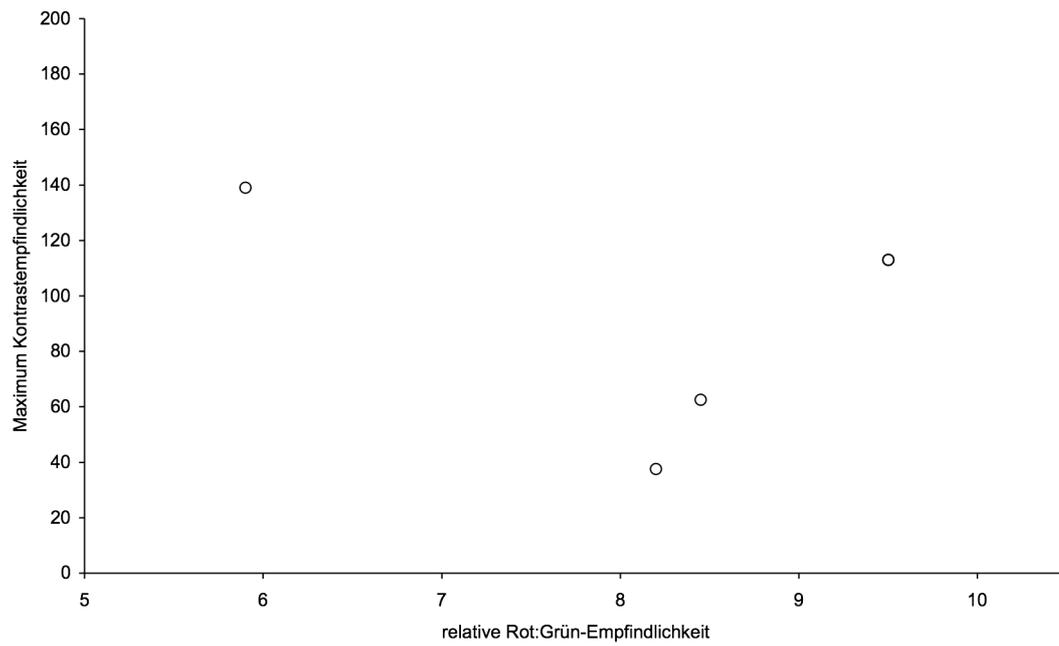


Abbildung 40: Temporale Farbkontrastempfindlichkeit, Maxima der Kontrastempfindlichkeit (Protanomale). Es lässt sich ein Zusammenhang zwischen den Parametern feststellen (Korrelationskoeffizient $r = 0,98 >$ Kritischer Wert $\kappa = 0,9$).

3.5.4. Individuelle Maxima der temporalen Helligkeitskontrastempfindlichkeit

Eine Zusammenfassung der Ergebnisse dieses Versuchsteils zeigen Abbildung 41 und Abbildung 42, die statistischen Werte die Tabelle 25. Eine Abhängigkeit zwischen Kontrastempfindlichkeit und relativem Rot:Grün-Verhältnis lässt sich auch in diesem Versuchsteil weder bei den Trichromaten (Korrelationskoeffizient $r=-0,01$ kleiner als der kritische Wert $\kappa=0,46$) noch bei den Protanomalen ($r=0,66$; $\kappa=0,90$). Eindrucksvoll ist die große Variationsbreite der Kontrastempfindlichkeit bei den Trichromaten.

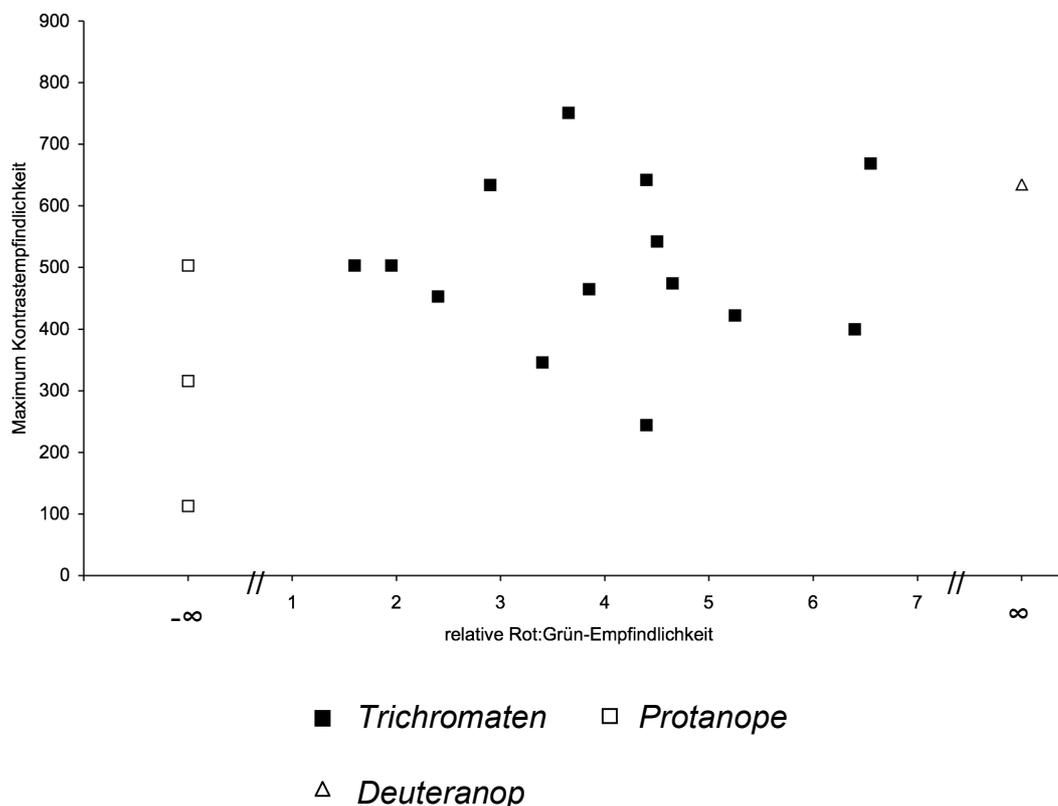


Abbildung 41: Temporale Helligkeitskontrastempfindlichkeit, Maxima der Kontrastempfindlichkeit (Trichromaten und Anope). Die Darstellung entspricht der vorangegangenen Abbildung. Es lässt sich keine Abhängigkeit zwischen Kontrastempfindlichkeit und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit erkennen ($r=-0,01$; $\kappa=0,46$).

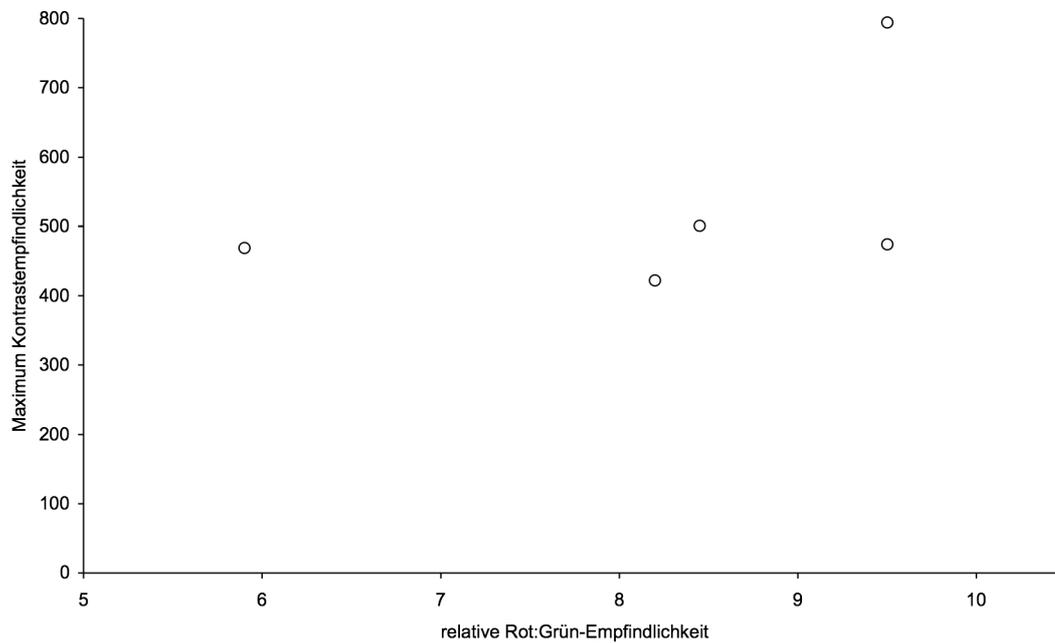


Abbildung 42: Protanomale: Temporale Helligkeitskontrastempfindlichkeit, Maxima der Kontrastempfindlichkeit. Es lässt sich keine Abhängigkeit zwischen Kontrastempfindlichkeit und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit erkennen ($r=0,66$; $\kappa=0,90$).

	Trichromaten	Protanomale
Kritischer Wert κ	0,46	0,9
Korrelationskoeffizient r	-0,01	0,66
Spannweite	507	372
Standardfehler $\sigma_{\bar{z}}$	1,56	0,6
Mittelwert	503,43	547,75
n	14	5
α	0,1	0,1

Tabelle 25: Temporale Helligkeitskontrastempfindlichkeit, Maxima der Kontrastempfindlichkeit in Abhängigkeit von der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit: Statistische Kenngrößen.

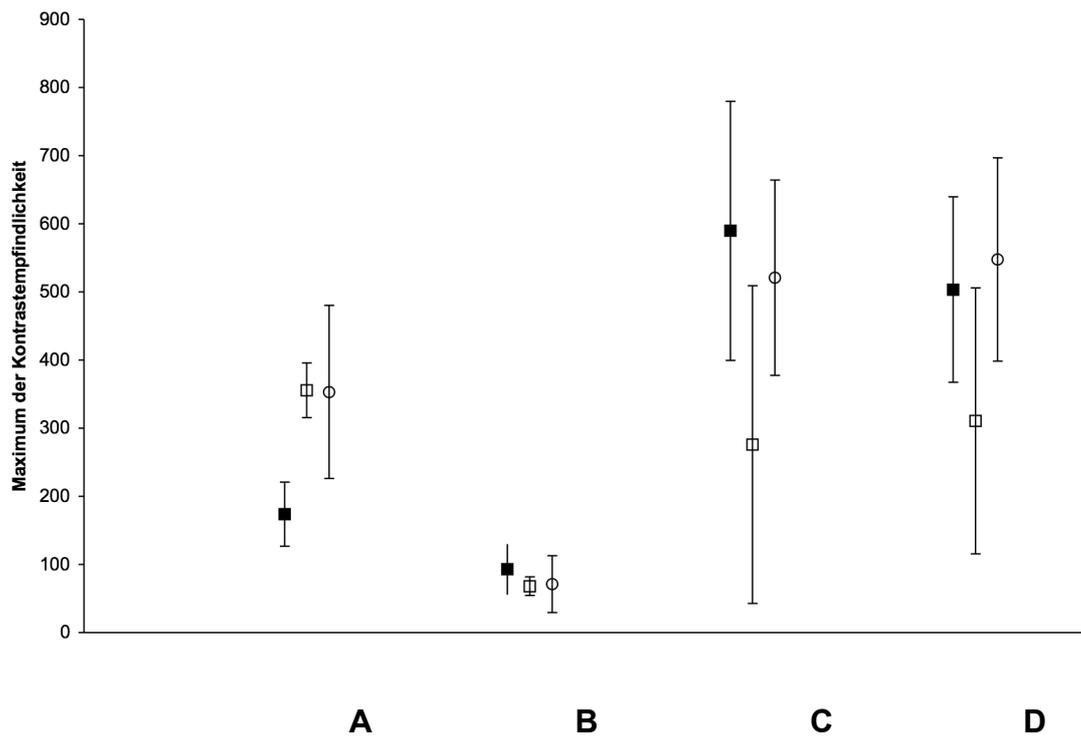


Abbildung 43: Vergleich der individuellen Maxima der Gruppen. Gezeigt sind Mittelwert und Standardabweichung. Deutliche Unterschiede zwischen Trichromaten und den übrigen Gruppen sind bei der maximalen Räumliche Farbkontrastempfindlichkeit (Versuch A) vorhanden: Der Mittelwert der Trichromaten liegt außerhalb der Standardabweichung der übrigen Gruppen. Bei den anderen Experimenten ist kein Unterschied zwischen den Probandengruppen zu erkennen. Die Grossbuchstaben geben die Versuchsteile an. A: Räumliche Farbkontrastempfindlichkeit; B: Räumliche Helligkeitskontrastempfindlichkeit; C: Temporale Farbkontrastempfindlichkeit; D: Temporale Helligkeitskontrastempfindlichkeit; ■ =Trichromaten; □ =Protanope; ○=Protanomale.

3.5.5. Individuelle Gesamt-Kontrastempfindlichkeit: Räumliche Farbkontrastempfindlichkeit

Die Ergebnisse dieses Versuchsblocks sind in Abbildung 44, Abbildung 45 sowie in Tabelle 26 gezeigt. Errechnet wurde die individuelle Gesamt-Kontrastempfindlichkeit jeder einzelnen Versuchsperson. Diese wird der individuellen relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit gegenübergestellt.

Die Ergebnisse der Trichromaten steigen bei den relativen Rot:Grün-Empfindlichkeiten von 1,5 bis 4 linear an. Bei den Werten über 4 besteht kein Zusammenhang mehr, was auch der mit $r=0,38$ niedrige Korrelationskoeffizient (kritische Wert $\kappa=0,46$) zeigt. Die deuteranope Versuchsperson hat an diesem Versuch nicht teilgenommen. Für die Protanomalen wird das Ergebnis grafisch dargestellt, jedoch wird auf die Erhebung der statistischen Werte bei einer Fallzahl von $n=3$ verzichtet.

Kritischer Wert κ	0,46
Korrelationskoeffizient r	0,38
Spannweite	1420,21
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	1,44
Mittelwert	1363,2
n	14
α	0,1

Tabelle 26: Gesamt-Farbkontrastempfindlichkeit in Abhängigkeit von der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit: Statistische Kenngrößen (Trichromaten). Bei $n=3$ wurden die statistischen Werte der Protanomalen nicht berechnet.

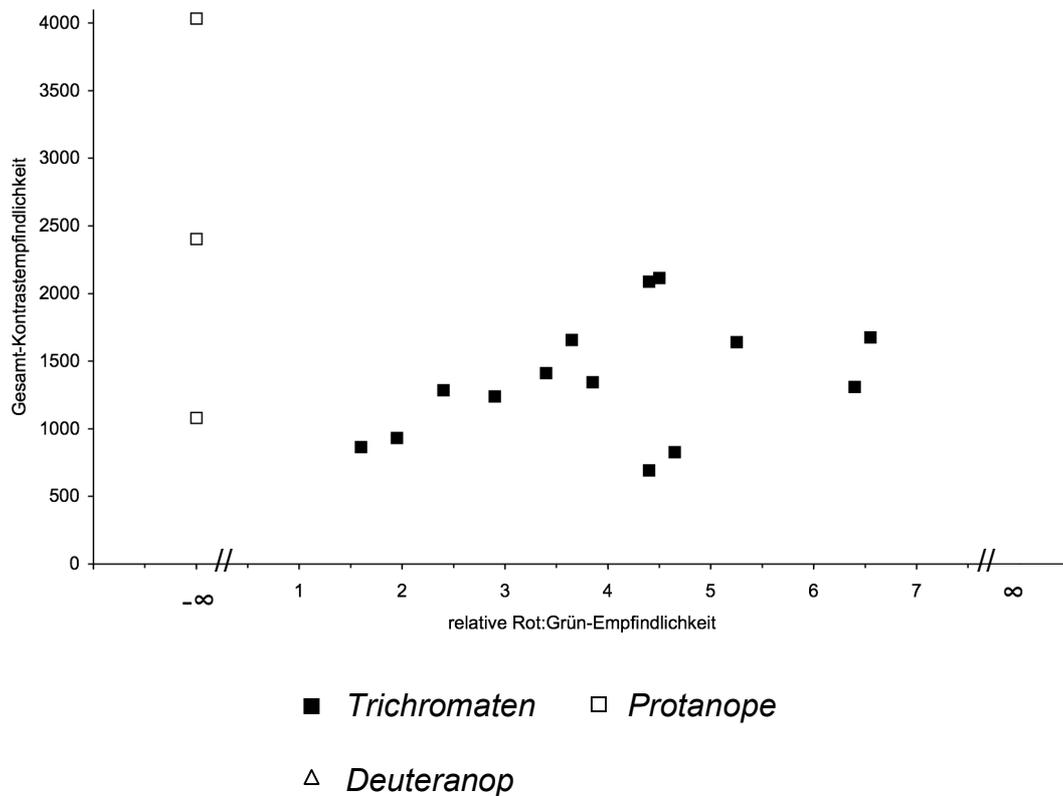


Abbildung 44: Räumliche Gesamt-Farbkontrastempfindlichkeit, Trichromaten und Anope. Die Darstellung entspricht der vorangegangenen. Ein Zusammenhang zwischen der Gesamt-Kontrastempfindlichkeit und der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit besteht nicht (Korrelationskoeffizient $r=0,38 < \text{Kritischer Wert } \kappa=0,46$).

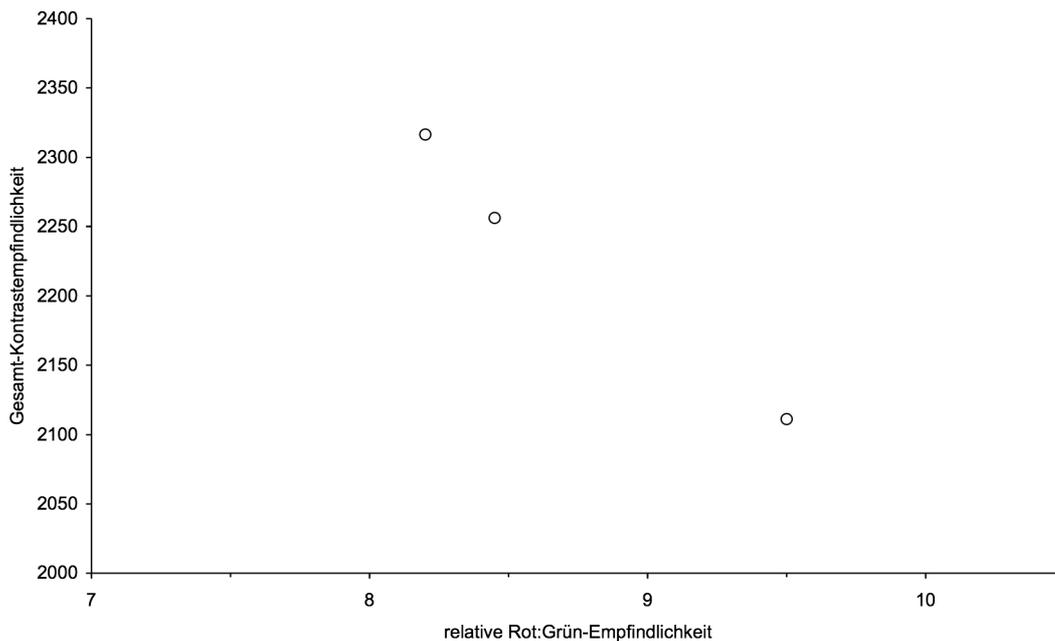


Abbildung 45: Protanomale, räumliche Gesamt-Farbkontrastempfindlichkeit. Die Darstellung entspricht der vorangegangenen. Auf die Erhebung der statistischen Werte wurde bei $n=3$ verzichtet.

3.5.6. Individuelle Gesamt-Kontrastempfindlichkeit: Räumliche Helligkeitskontrastempfindlichkeit

Tabelle 27 und Abbildung 46 sowie Abbildung 47 zeigen die Ergebnisse dieses Versuchsteils. Ein Zusammenhang zwischen Kontrastempfindlichkeit und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit ist nicht erkennbar: Der Korrelationskoeffizient $r=-0,12$ ist kleiner als der kritische Wert $\kappa=0,45$. Wie in den vorangegangenen Versuchen ist zu beobachten, dass verschiedene trichromate Versuchspersonen eine geringere Kontrastempfindlichkeit haben als die Dichromaten und umgekehrt. Die Variationsbreite der Kontrastempfindlichkeit ist hier im Vergleich mit den anderen Versuchsteilen hoch. Bei den Protanomalen besteht ebenfalls kein Zusammenhang zwischen Kontrastempfindlichkeit und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit ($r=0,90$; $\kappa=0,28$).

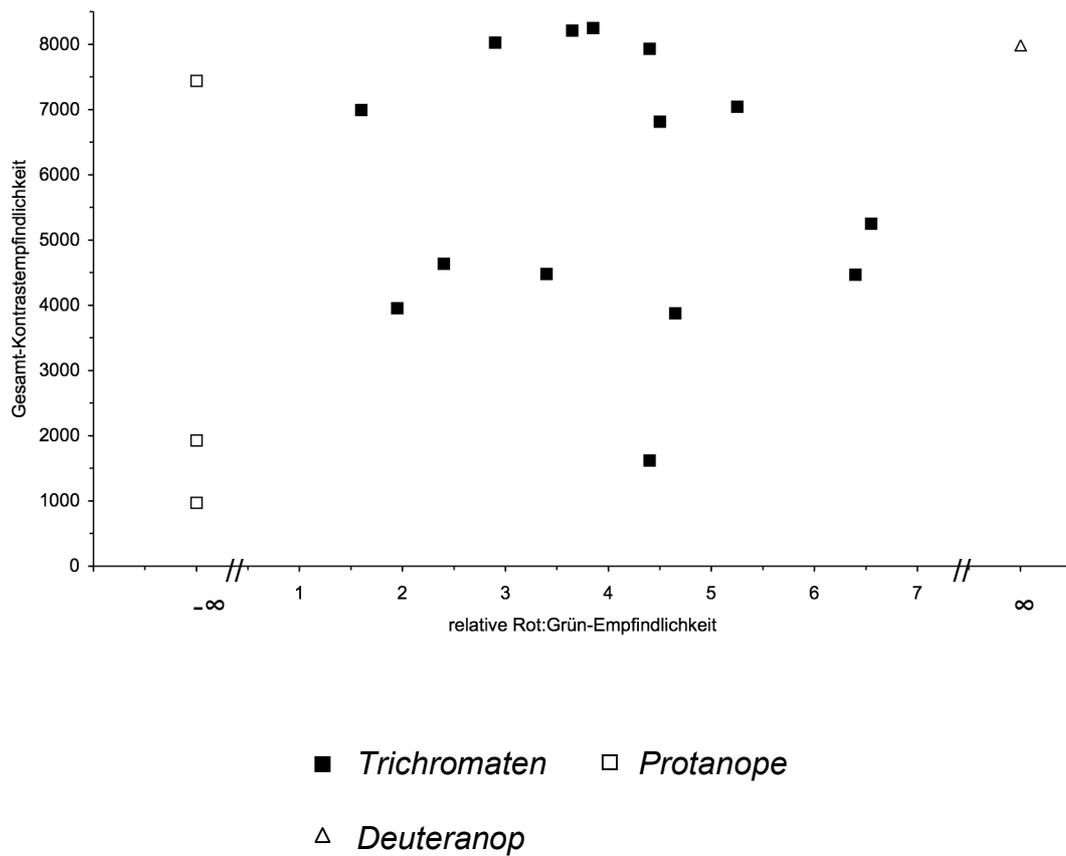


Abbildung 46: Räumliche Helligkeitskontrastempfindlichkeit, Gesamt-Kontrastempfindlichkeit (Trichromaten und Anope). Ein Zusammenhang zwischen Kontrastempfindlichkeit und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit ist nicht zu erkennen ($r=-0,12$; $\kappa=0,45$).

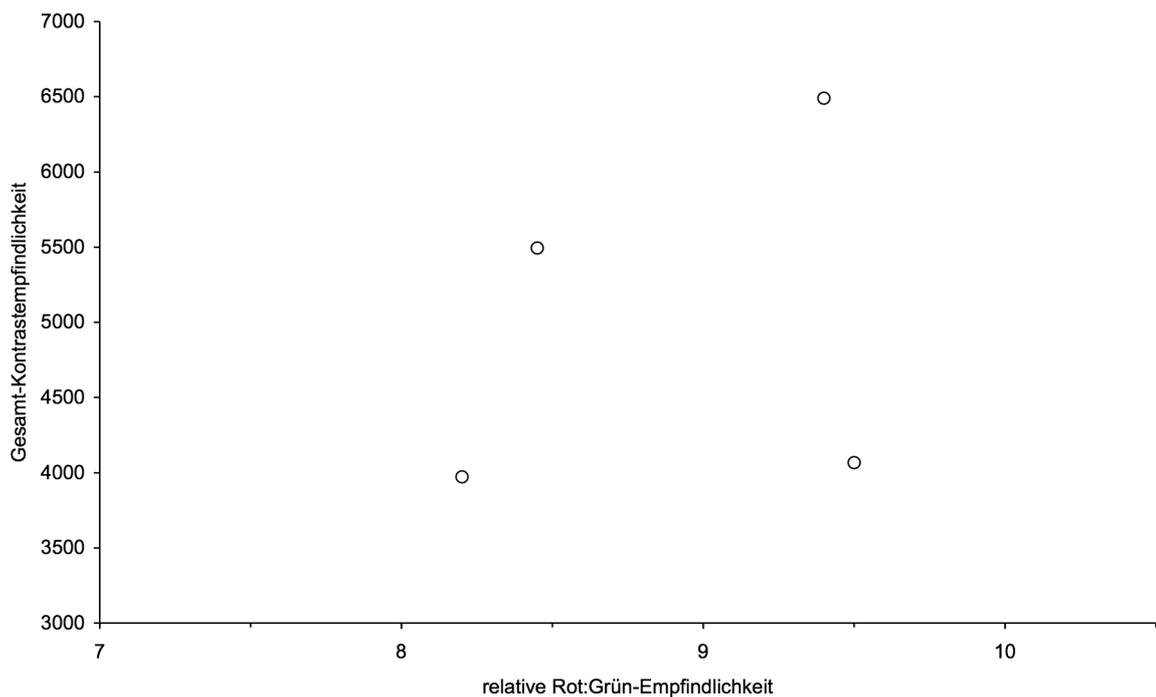


Abbildung 47: Räumliche Helligkeitskontrastempfindlichkeit, Gesamt-Kontrastempfindlichkeit. Ein Zusammenhang zwischen Kontrastempfindlichkeit und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit besteht nicht ($r=0,90$; $\kappa=0,28$).

	Trichromaten	Protanomale
Kritischer Wert κ	0,45	0,9
Korrelationskoeffizient r	-0,12	0,28
Spannweite	6628,01	2517,58
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	1,55	0,77
Mittelwert	5824,11	5006,39
n	14	4
α	0,1	0,1

Tabelle 27: Räumliche Helligkeitskontrastempfindlichkeit, Gesamt-Kontrastempfindlichkeit in Abhängigkeit von der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit: Statistische Kenngrößen.

3.5.7. Individuelle Gesamt-Kontrastempfindlichkeit: Temporale Farbkontrastempfindlichkeit

Die Ergebnisse dieses Versuches sind in Abbildung 48, Abbildung 50 und Tabelle 28 gezeigt. Auch hier ist bei den Trichromaten kein Zusammenhang zwischen Kontrastempfindlichkeit und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit erkennbar: Der Korrelationskoeffizient $r=0,41$ ist kleiner als der kritische Wert $\kappa=0,46$. Auffällig ist die große Variationsbreite der Kontrastempfindlichkeit. Da an diesem Versuchsteil nur $n=3$ Protanomale teilnahmen, wurden die statistischen Werte für diese Probandengruppe nicht berechnet.

Kritischer Wert κ	0,46
Korrelationskoeffizient r	0,41
Spannweite	1696,45
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	1,42
Mittelwert	1283,94
n	14
α	0,1

Tabelle 28: Temporale Gesamt-Farbkontrastempfindlichkeit in Abhängigkeit von der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit: Statistische Kenngrößen (Trichromaten).

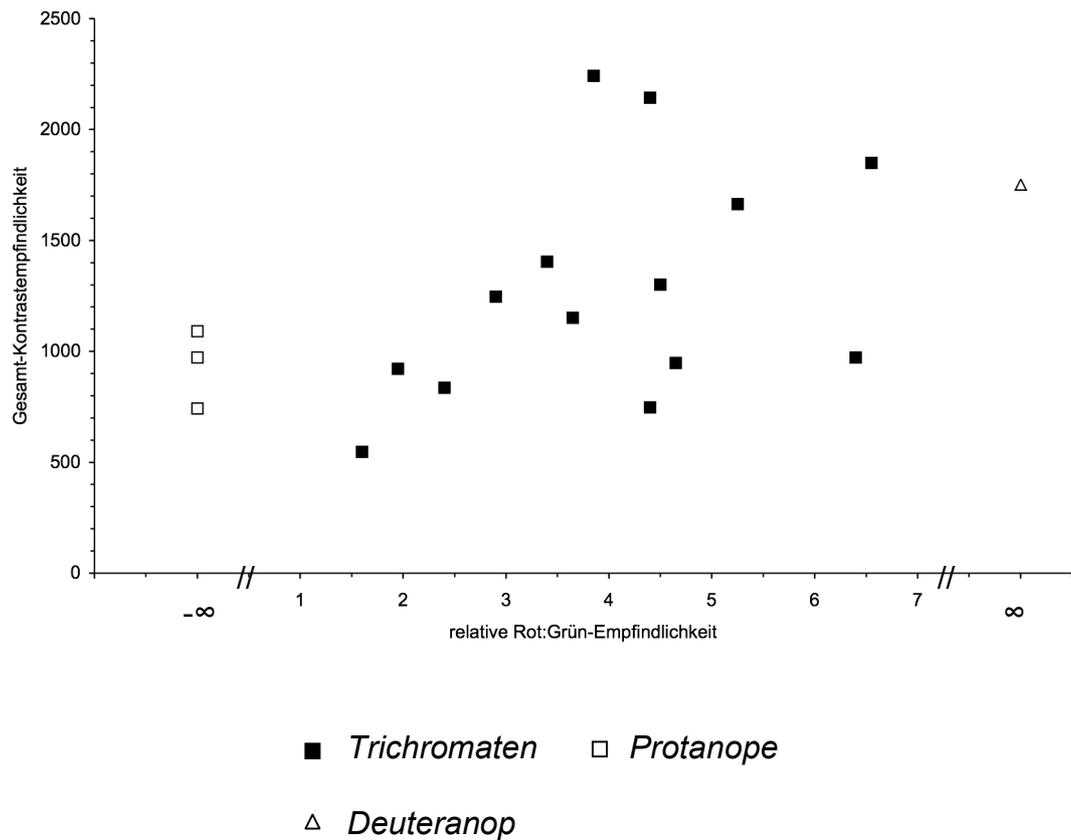


Abbildung 48: Temporale Gesamt-Farbkontrastempfindlichkeit (Trichromaten und Anope). Auch in diesem Versuchsteil ist kein Zusammenhang zwischen Kontrastempfindlichkeit und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit zu erkennen ($r=0,41 < \kappa=0,46$).

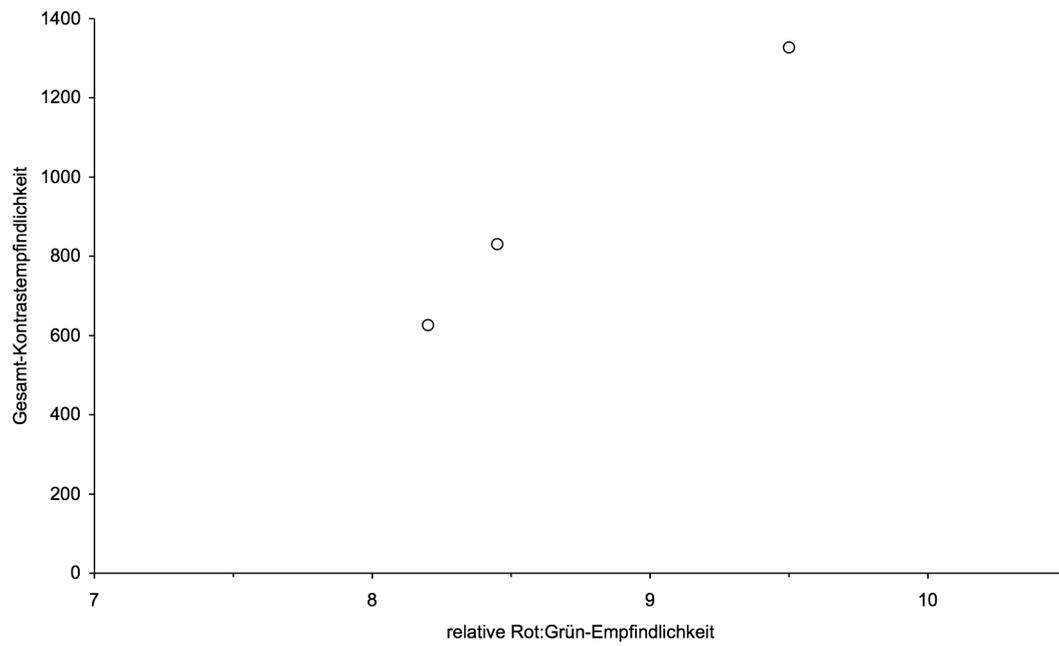


Abbildung 49: Protanomale, temporale Gesamt-Farbkontrastempfindlichkeit. Auch hier wurde bei $n=3$ auf die Berechnung der statistischen Werte verzichtet.

3.5.8. Individuelle Gesamt-Kontrastempfindlichkeit: Temporale Helligkeitskontrastempfindlichkeit

Tabelle 29, Abbildung 50 und Abbildung 51 zeigen die Ergebnisse dieses Versuches. Auch in diesem Versuchsteil ist weder bei den Trichromaten (Korrelationskoeffizient $r=0,03$ ist kleiner als der kritische Wert $\kappa=0,46$) noch bei den Protanomalen ($r= 0,49$; $\kappa=0,99$) ein Zusammenhang zwischen Kontrastempfindlichkeit und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit zu erkennen.

	Trichromaten	Protanomale
Kritischer Wert κ	0,46	0,99
Korrelationskoeffizient r	0,03	0,49
Spannweite	6727	3297
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	1,56	0,7
Mittelwert	7414,18	7434
n	14	4
α	0,1	0,1

Tabelle 29: Temporale Gesamt-Helligkeitskontrastempfindlichkeit in Abhängigkeit von der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit: Statistische Kenngrößen.

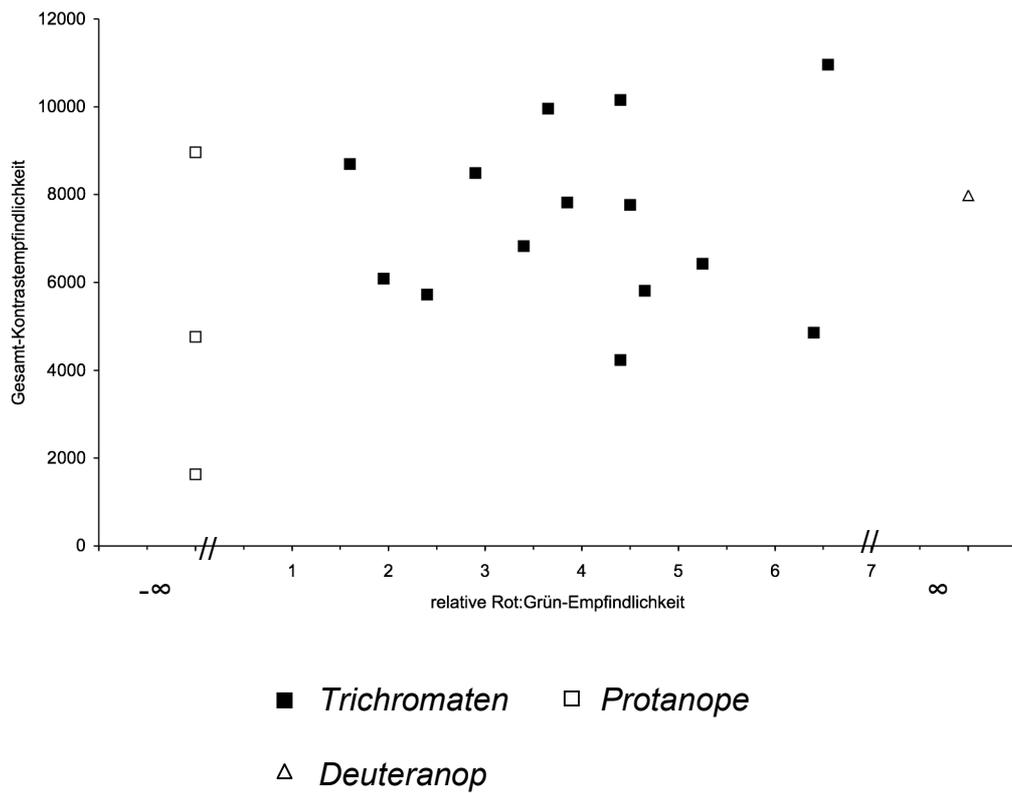


Abbildung 50: Temporale Helligkeitskontrastempfindlichkeit, Gesamt-Kontrastempfindlichkeit (Trichromaten und Anope). Ein Zusammenhang zwischen Kontrastempfindlichkeit und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit besteht nicht ($r = 0,03$; $\kappa = 0,46$).

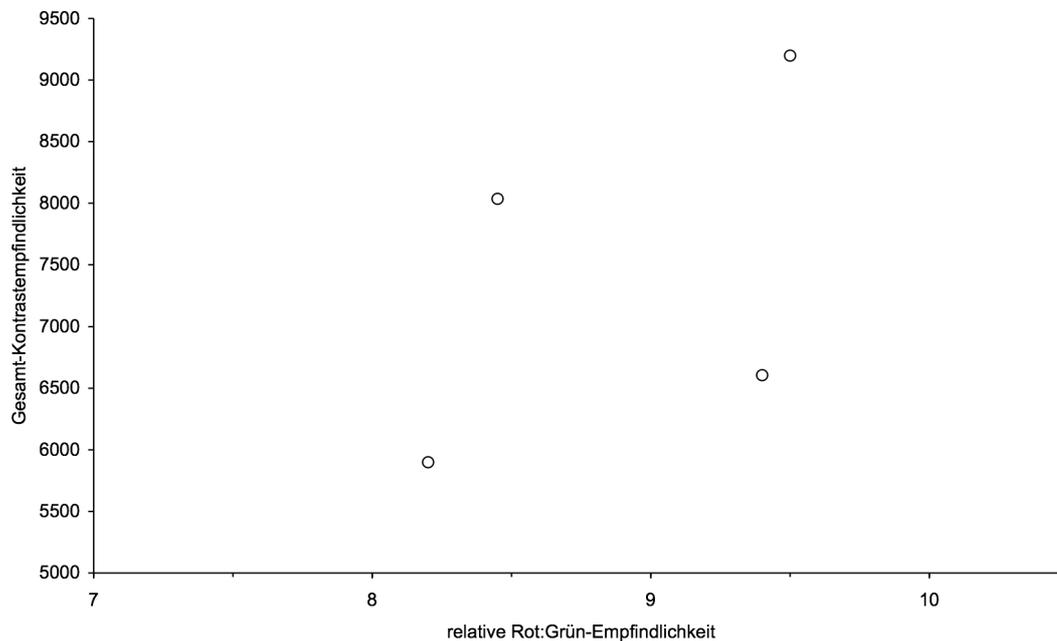
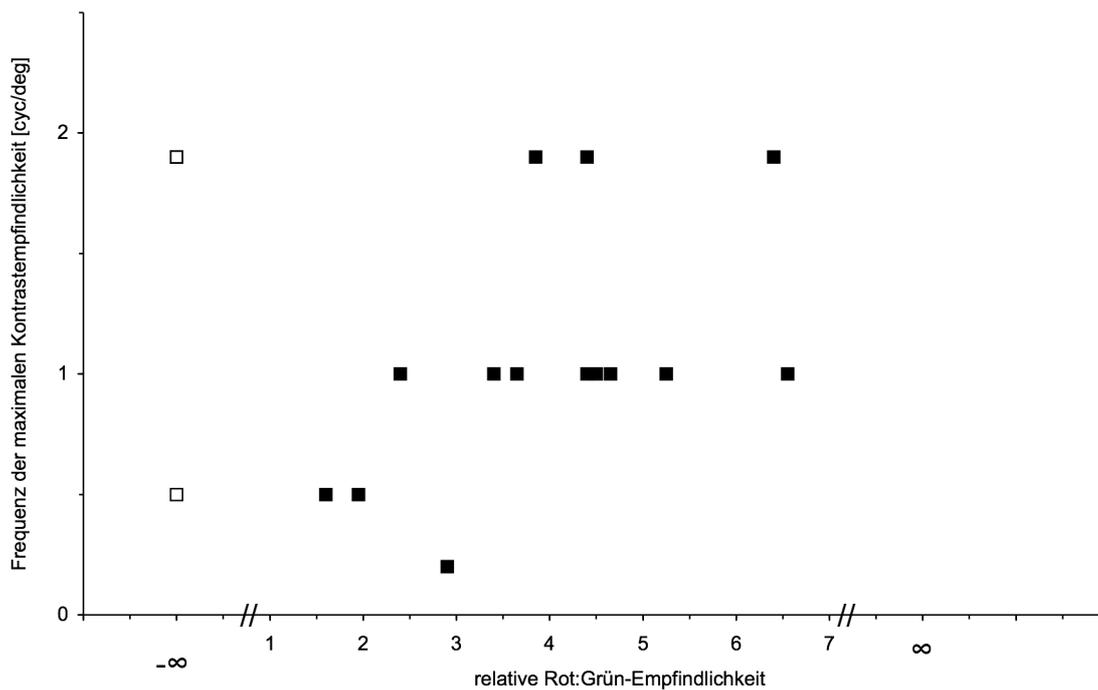


Abbildung 51: Temporale Gesamt-Helligkeitskontrastempfindlichkeit der Protanomalen. Ein Zusammenhang zwischen Kontrastempfindlichkeit und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit besteht nicht ($r=0,49$; $\kappa=0,99$).

3.5.9. Ortsfrequenz der maximalen räumlichen Farbkontrastempfindlichkeit

Die Ergebnisse dieses Versuchsteiles sind in Abbildung 52, Abbildung 53 und Tabelle 30 zusammengefasst. Es besteht bei den Trichromaten ein Zusammenhang zwischen der Ortsfrequenz, bei der die Kontrastempfindlichkeit ihr Maximum erreicht und der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit ($r=0,54 > \kappa=0,45$). Bei den Protanomalen lässt sich kein Zusammenhang feststellen ($r=0,44 < \kappa=0,90$).



■ *Trichromaten* □ *Protanope*

Abbildung 52: Ortsfrequenz der maximalen räumlichen Farbkontrastempfindlichkeit (Trichromaten und Anope). Auf der y-Achse ist die Frequenz angegeben, bei der die individuelle Kontrastempfindlichkeit ihr Maximum aufweist. Auf der x-Achse ist die relative Rot:Grün-Empfindlichkeit angegeben. Die Abbildung zeigt die Ergebnisse der verschiedenen Probandengruppen. Der entsprechende Korrelationskoeffizient ist signifikant ($r=0,54 > \kappa=0,45$).

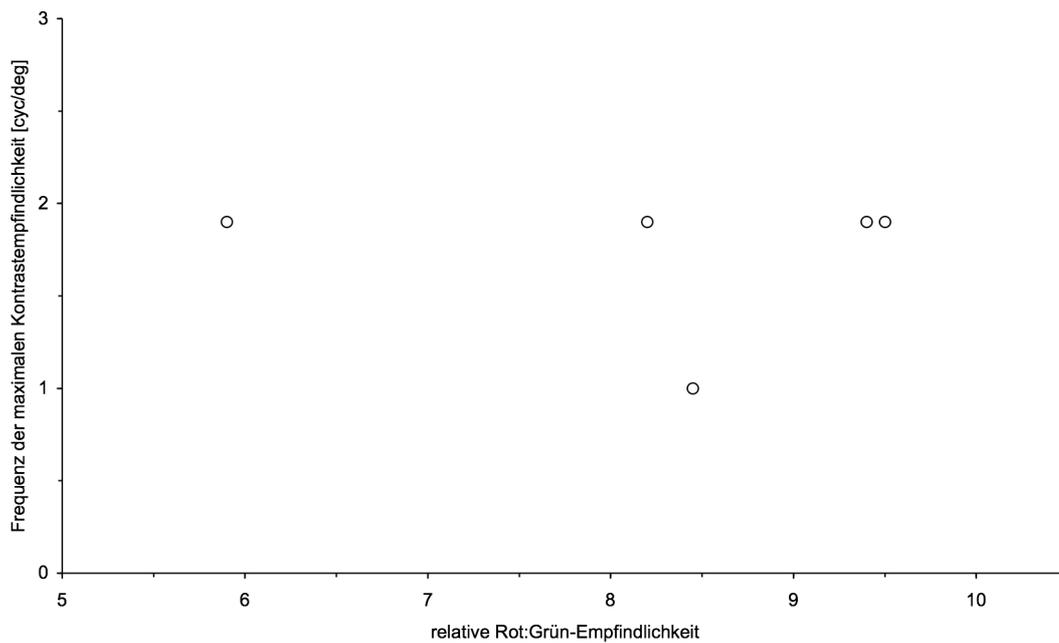


Abbildung 53: Ortsfrequenz der maximalen räumlichen Farbkontrastempfindlichkeit (Protanomale). Der Korrelationskoeffizient ist nicht signifikant ($r=0,44 < \kappa=0,90$).

	Trichromaten	Protanomale
Kritischer Wert κ	0,45	0,9
Korrelationskoeffizient r	0,54	0,44
Spannweite	1,7	0,9
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	1,31	0,72
Mittelwert	1,06	1,67
n	14	5
α	0,1	0,1

Tabelle 30: Ortsfrequenz der maximalen räumlichen Farbkontrastempfindlichkeit: Statistische Kenngrößen.

3.5.10. Ortsfrequenz der maximalen räumlichen Helligkeits- kontrastempfindlichkeit

Die Ergebnisse sind in Tabelle 31, Abbildung 55 und Abbildung 57 gezeigt. Betrachtet man die Gruppe der trichromaten Versuchspersonen, so kann man beobachten, dass bei einer relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit größer „2“ und kleiner „4,5“ die Ortsfrequenz, bei der die maximale Kontrastempfindlichkeit auftritt, einige hohe Werte aufweist. Aber auch zwei sehr niedrige Werte finden sich in diesem Bereich. Dass kein Zusammenhang zwischen den relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und der Ortsfrequenz der maximalen Kontrastempfindlichkeit besteht, zeigen Korrelationskoeffizient und kritischer Wert ($r=-0,3 < \kappa=0,45$). Bei den Protanomalen ist der Korrelationskoeffizient hoch, da der kritische Wert jedoch nicht überschritten wird, darf nicht von einem Zusammenhag zwischen den Parametern gesprochen werden ($r=0,89; \kappa=0,90$).

	Trichromaten	Protanomale
Kritischer Wert κ	0,45	0,9
Korrelationskoeffizient r	-0,3	0,89
Spannweite	4,2	3,3
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	1,48	0,35
Mittelwert	2,95	4,57
n	14	5
α	0,1	0,1

Tabelle 31: Ortsfrequenz der maximalen räumlichen Helligkeits-
kontrastempfindlichkeit: Statistische Kenngrößen.

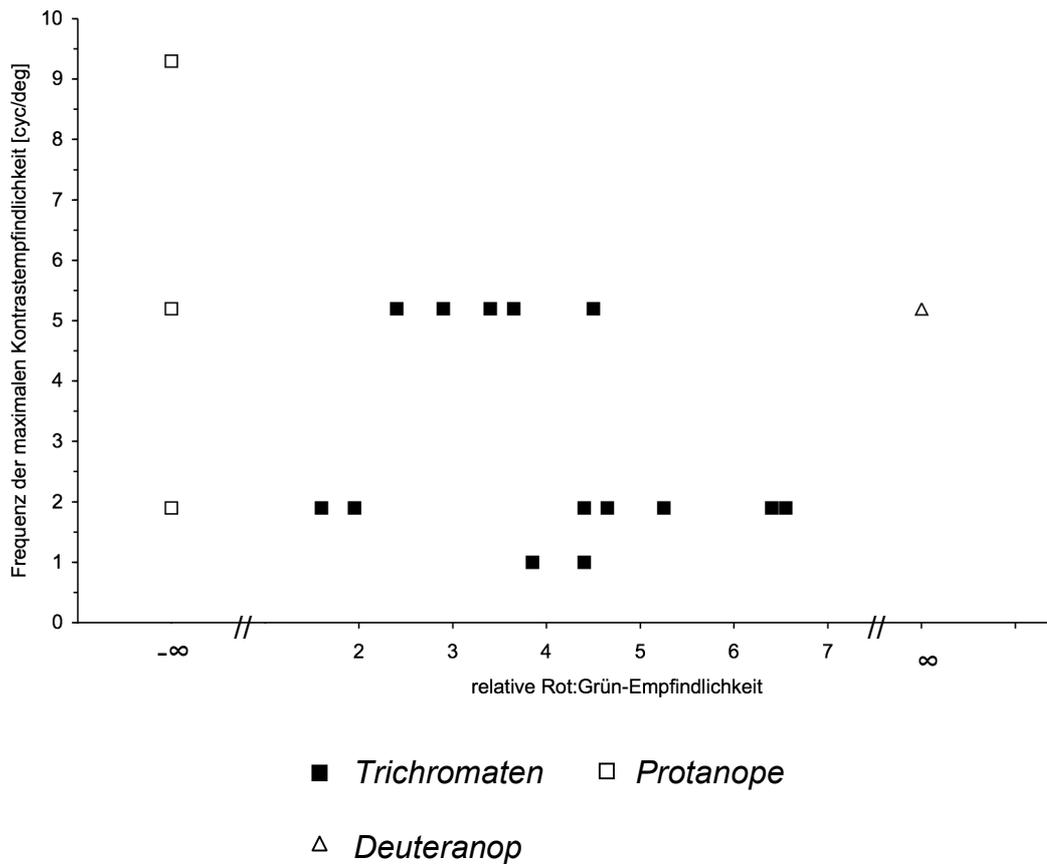


Abbildung 54: Ortsfrequenz der maximalen räumlichen Helligkeitskontrastempfindlichkeit (Trichromaten und Anope). Auf der y-Achse ist die Frequenz angegeben, bei der die individuelle Kontrastempfindlichkeit ihr Maximum aufweist. Auf der x-Achse ist die relative Rot:Grün-Empfindlichkeit angegeben. Es besteht kein Zusammenhang zwischen den Parametern ($r=-0,3$; $\kappa=0,45$).

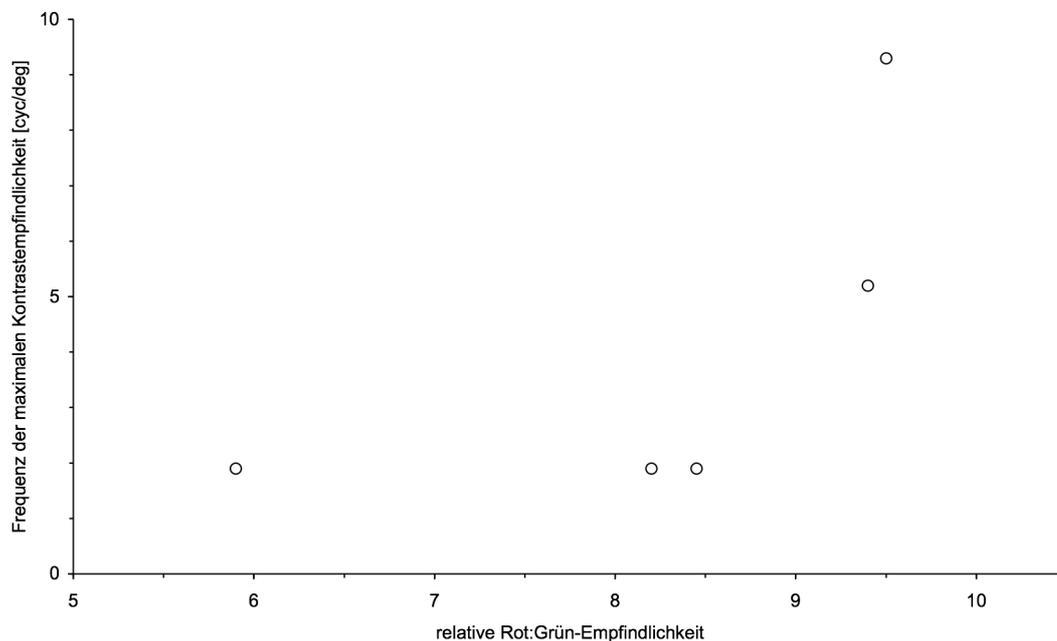


Abbildung 55: Protanomale: Ortsfrequenz der maximalen räumlichen Helligkeitskontrastempfindlichkeit. Der Korrelationskoeffizient ist hoch, ein Zusammenhag zwischen den Parametern besteht aber nicht ($r=0,89$; $\kappa=0,90$).

3.5.11. Zeitfrequenz der maximalen temporalen Farbkontrastempfindlichkeit

Die Zusammenfassung dieses Versuchsteils zeigen Abbildung 56, Abbildung 57 und Tabelle 33. Mit einer Ausnahme befinden sich sämtliche Maximalwerte der Kontrastempfindlichkeit bei der gleichen Zeitfrequenz. Es lassen sich weder für die relative Rot:Grün-Empfindlichkeit (Trichromaten: Der Korrelationskoeffizient $r=-0,02$ ist kleiner als der kritische Wert $\kappa=0,45$) noch zwischen den Probandengruppen Unterschiede finden. Zwar ist es auffällig, dass alle Ergebnisse mit einer Ausnahme den exakt gleichen Wert annehmen. Es können aber keine Abweichungen beispielsweise um Kommastellen auftreten, da ja nur die festgelegten Präsentationsfrequenzen zur Auswahl stehen.

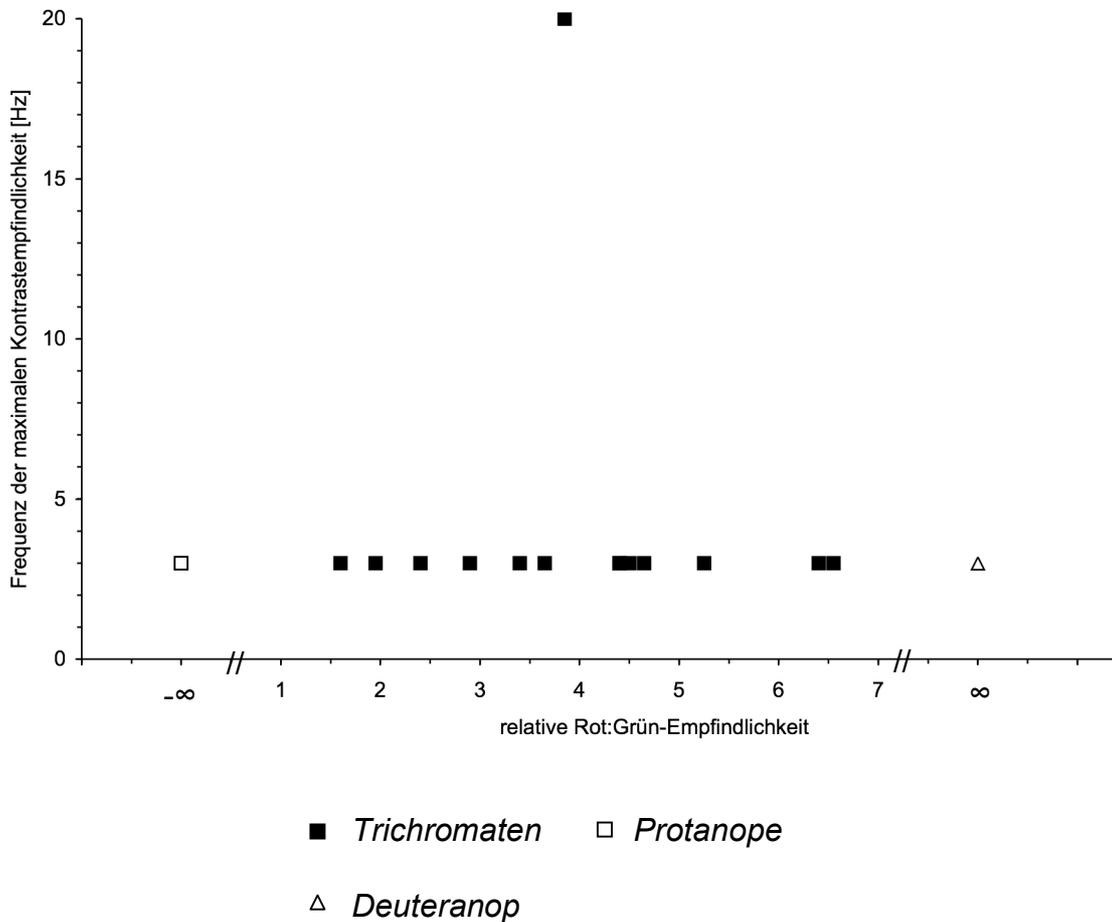


Abbildung 56: Zeitfrequenz der maximalen temporalen

Farbkontrastempfindlichkeit (Trichromaten und Anope). Auf der y-Achse ist die Flickerfrequenz angegeben, bei der die individuelle Kontrastempfindlichkeit ihr Maximum aufweist. Auf der x-Achse ist die relative Rot:Grün-Empfindlichkeit angegeben. Eine Abhängigkeit zwischen Frequenz und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit besteht nicht ($r=-0,02$; $\kappa=0,45$).

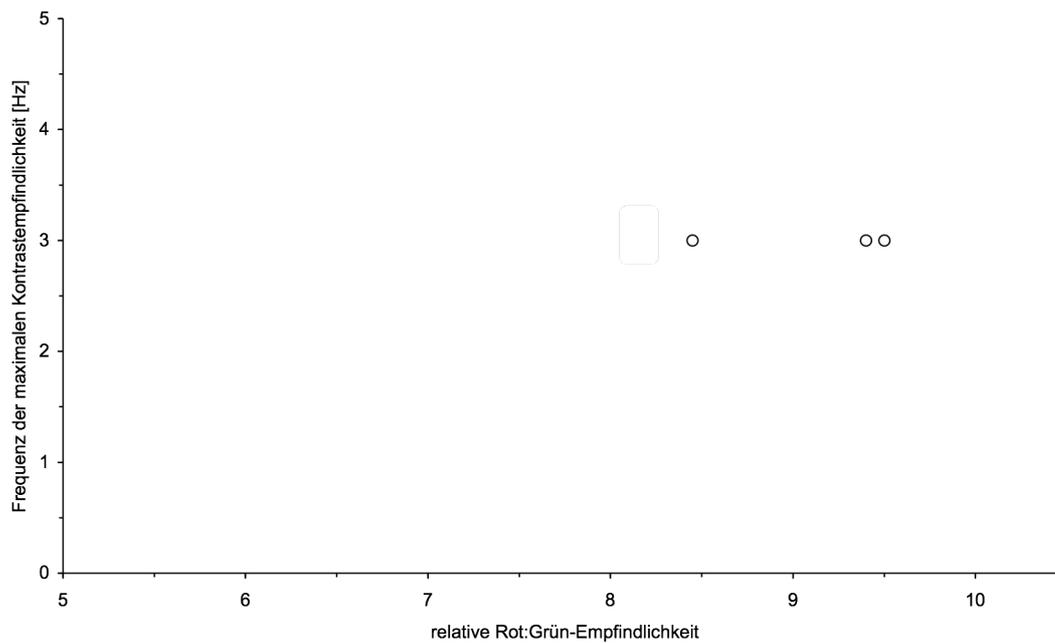


Abbildung 57: Zeitfrequenz der maximalen temporalen Farbkontrastempfindlichkeit (Protanomale). Bei $n=3$ wurden die statistischen Werte nicht berechnet.

Kritischer Wert κ	0,45
Korrelationskoeffizient r	-0,02
Spannweite	17
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	1,56
Mittelwert	4,21
n	14
α	0,1

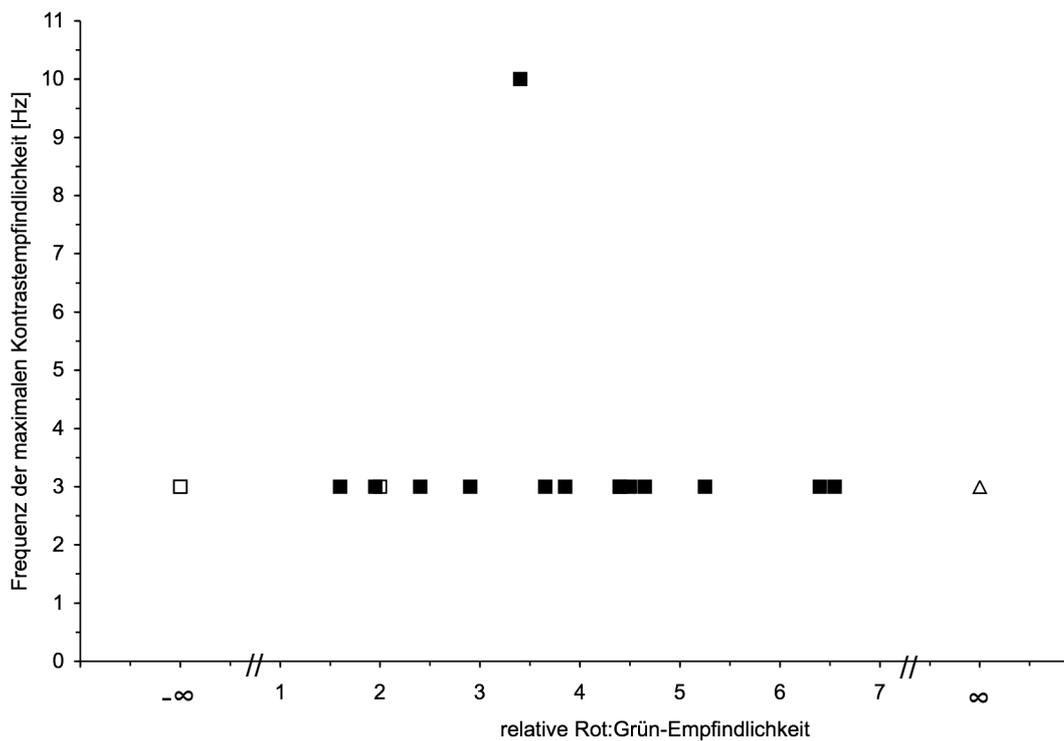
Tabelle 32: Zeitfrequenz der maximalen temporalen Farbkontrastempfindlichkeit: Statistische Kenngrößen (Trichromaten).

3.5.12. Zeitfrequenz der maximalen Helligkeitskontrastempfindlichkeit

Tabelle 33, Abbildung 58 und Abbildung 59 fassen die Ergebnisse zusammen. Eine Abhängigkeit zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und der Frequenz der maximalen Kontrastempfindlichkeit besteht bei den Trichromaten nicht: Der Korrelationskoeffizient $r=-0,11$ ist kleiner als der kritische Wert $\kappa=0,45$. Wie im vorangegangenen Versuch nehmen alle Ergebnisse mit einer Ausnahme den exakt gleichen Wert annehmen. Auch hier sind aber Abweichungen beispielsweise um Kommastellen nicht möglich, da ja nur die festgelegten Präsentationsfrequenzen zur Auswahl stehen. Die statistischen Werte für die Protanomalen wurden nicht berechnet ($n=3$).

Kritischer Wert κ	0,45
Korrelationskoeffizient r	-0,11
Spannweite	7
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	1,55
Mittelwert	3,5
n	14
α	0,1

Tabelle 33: Zeitfrequenz der maximalen temporalen Helligkeitskontrastempfindlichkeit: Statistische Kenngrößen.



■ Trichromaten □ Protanope

△ Deuteranop

Abbildung 58: Zeitfrequenz der maximalen temporalen Helligkeitskontrastempfindlichkeit (Trichromaten und Anope). Auf der y-Achse ist die Flickerfrequenz angegeben, bei der die individuelle Kontrastempfindlichkeit ihr Maximum aufweist. Auf der x-Achse ist die relative Rot:Grün-Empfindlichkeit angegeben. Es besteht keine Abhängigkeit zwischen den Parametern ($r = -0,11 < \kappa = 0,45$).

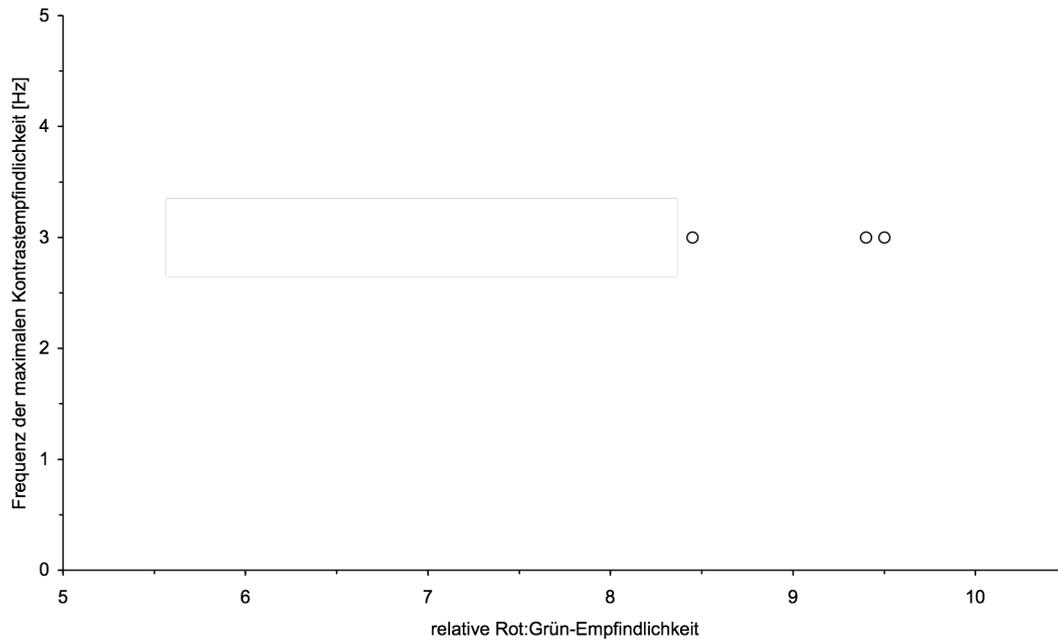


Abbildung 59: Protanomale: Zeitfrequenz der maximalen temporalen Helligkeitskontrastempfindlichkeit. Bei der Fallzahl von $n=3$ wurden die statistischen Werte nicht berechnet.

3.6. Zusammenhang zwischen Kontrastempfindlichkeit und Farbkonstanz

Ziel dieser Versuchsreihe ist es, festzustellen, ob zwischen Kontrastempfindlichkeit und Farbkonstanz ein Zusammenhang besteht.

Methoden

Es wird die Kontrastempfindlichkeit für verschiedene Sinusmuster ermittelt. Diese werden mit den Ergebnissen zur Untersuchung der Farbkonstanz in Beziehung gesetzt. Das individuelle Farbunterscheidungsvermögen wurde durch den Cambridge Colour Test überprüft. Eingehend werden die Methoden im Teil „Material und Methoden“ dargestellt.

Probanden

An dieser Versuchsreihe nahmen n=7 trichromate Versuchspersonen teil.

Darstellung

Um die Leistungen der Probanden zu charakterisieren, wurde das individuelle Maximum der Kontrastempfindlichkeit errechnet. Die Darstellung der Ergebnisse wird vom obigen Ergebnisteil übernommen. Auf der y-Achse ist der Wert der Farbkonstanz angegeben, auf der x-Achse die Kontrastempfindlichkeit.

In der gewählten Form der Darstellung werden die Leistungen jeder Versuchsperson durch ein Wertepaar charakterisiert, welches nur einen Farbkonstanz-Wert (y-Wert) besitzt, jedoch zwei x-Werte (Helligkeitsbeziehungsweise Farb-Wert).

3.6.1. Individuelles Maximum der räumlichen Kontrastempfindlichkeit.

In Abbildung 60 und Tabelle 35 bis 38 findet sich die Darstellung der Ergebnisse. Wie in den vorangegangenen Experimenten auch, wiesen die Versuchspersonen bei den Versuchen mit Helligkeitsreizen höhere Kontrastempfindlichkeiten auf als bei denen mit Farbreizen. Diese Beobachtung spiegelt sich in der Lage der beiden Punktwolken wider. Ein Zusammenhang zwischen Farbkonstanz und der individuellen maximalen Kontrastempfindlichkeit besteht bei den Farbreizen nicht: Für diese ist der Korrelationskoeffizient $r=0,41$ niedriger als der kritische Wert $\kappa=0,66$. Betrachtet man jedoch die Verteilung der Punktwolke, so wird deutlich, dass für Versuchspersonen mit geringer Farbkonstanz ($\leq 65\%$) ein Zusammenhang zwischen Farbkonstanz und Helligkeitskontrastempfindlichkeit besteht: Die Regressionsgerade durch diese Punkte mit dem Bestimmtheitsmaß $R^2 = 0,92$ ist in der Abbildung 60 gezeigt. Für die Gruppe mit geringer Farbkonstanz beträgt der Korrelationskoeffizient $r=0,94$ und ist höher als der kritische Wert $\kappa=0,75$ (siehe Tabelle 35). Für Farbreize besteht kein Zusammenhang zwischen Farbkonstanz und Kontrastempfindlichkeit ($r=-0,49$ und $\kappa=0,75$). Für die Versuchspersonen mit hoher ($>65\%$) Farbkonstanz lässt sich aufgrund des geringen n keine Aussage treffen. Da die Farbkonstanz altersabhängig ist, wurde auch diese Bedingung berücksichtigt: Die Berechnung wurde durchgeführt für die Gruppe der Probanden, die in die Altersgruppe 15-25 Jahre fallen als auch eine $FK \leq 65\%$ aufweisen (Tabelle 35). Für die anderen Fälle ist die Berechnung aufgrund der Fallzahl nicht möglich (Altersgruppe 26-40 Jahre und $FK \leq 65\%$: $n=2$; Altersgruppe 26-40 Jahre und $FK > 65\%$: $n=0$; Altersgruppe 15-25 Jahre und $FK > 65\%$: $n=2$): Es besteht ein Zusammenhang zwischen Helligkeitskontrastempfindlichkeit und Farbkonstanz ($r=0,95$ und $\kappa=0,89$), nicht aber zwischen Farbkontrastempfindlichkeit und Farbkonstanz ($r=-0,41$ und $\kappa=0,89$). Schließlich wird die Berechnung nach Alter, aber ohne Berücksichtigung der Farbkonstanz-Leistung durchgeführt. Aufgrund der Fallzahl wird nur die Gruppe der 15-25 Jahre berücksichtigt. Abbildung 60 zeigt die Ergebnisse. Weder zwischen der Farbkontrastempfindlichkeit und der

Farbkonstanz besteht ein Zusammenhang ($r=0,76$, $\kappa=0,81$) noch zwischen Helligkeitskontrastempfindlichkeit und der Farbkonstanz ($r=0,39$; $\kappa=0,81$).

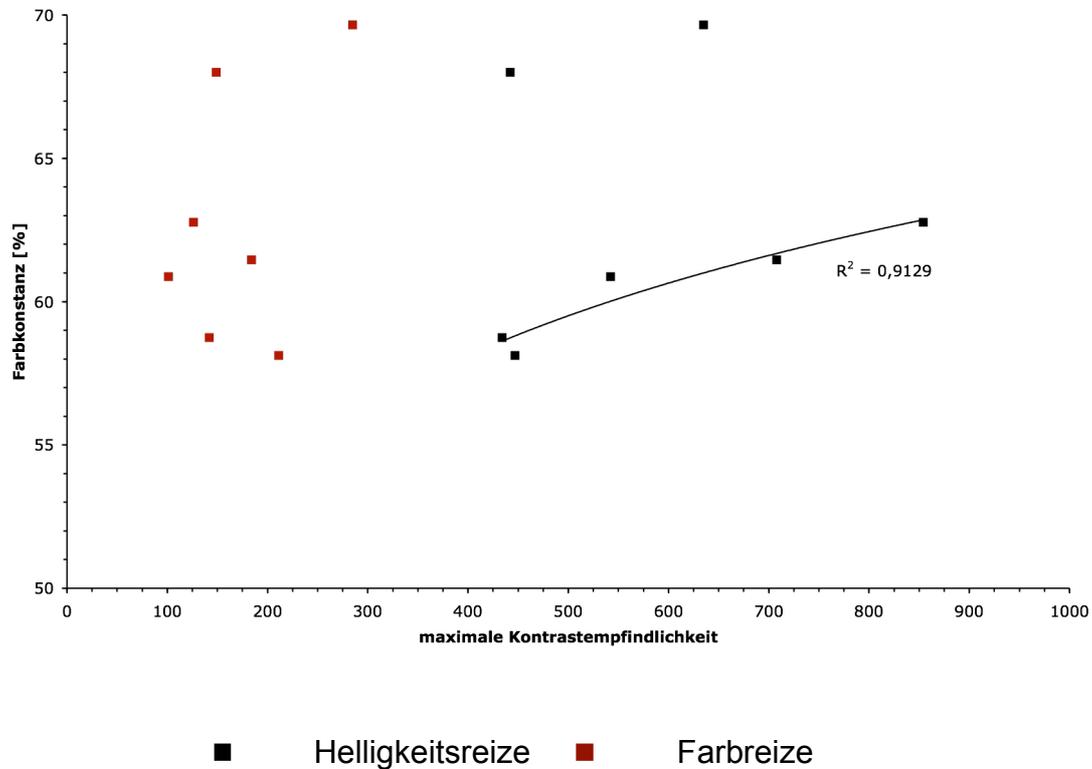


Abbildung 60: Individuelle Maxima der räumlichen Kontrastempfindlichkeit für Helligkeits- und Farbreize in Abhängigkeit von der Farbkonstanz. Auf der y-Achse ist die Farbkonstanz [%] angegeben, auf der x-Achse die maximale individuelle Kontrastempfindlichkeit. Ein Zusammenhang zwischen Farbkonstanz und dem Maximum der Kontrastempfindlichkeit lässt sich bei den Farbreizen nicht beobachten. Bei den Helligkeitsreizen lässt sich die Mehrzahl der Punkte durch eine Linie verbinden. Für diese Gruppe, für die die Gemeinsamkeit einer Farbkonstanz $\leq 65\%$ besteht, beträgt der Korrelationskoeffizient $r=0,94$ und der kritische Wert $\kappa=0,75$.

	<i>Helligkeitsreize</i>	<i>Farbreize</i>
Kritischer Wert κ	0,66	0,66
Korrelationskoeffizient r	-0,16	0,41
Spannweite	420	184
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	4,77	4,37
Mittelwert	580,28	171,14
n	7	7
α	0,1	0,1

Tabelle 34: Individuelle Maxima der räumlichen Kontrastempfindlichkeit für Helligkeits- und Farbreize in Abhängigkeit von der Farbkonstanz (alle Probanden), Statistische Kenngrößen.

	<i>Helligkeitsreize</i>	<i>Farbreize</i>
Kritischer Wert κ	0,75	0,75
Korrelationskoeffizient r	0,94	-0,49
Spannweite	420	110
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	4,77	1,92
Mittelwert	597	60,39
n	5	5
α	0,1	0,1

Tabelle 35: Individuelle Maxima der räumlichen Kontrastempfindlichkeit für Helligkeitsreize in Abhängigkeit von der Farbkonstanz. Die Tabelle zeigt die Ergebnisse der Versuchspersonen der Gruppe mit einer Farbkonstanz $\leq 65\%$.

	<i>Helligkeitsreize</i>	<i>Farbreize</i>
Kritischer Wert κ	0,89	0,89
Korrelationskoeffizient r	0,95	-0,41
Spannweite	420	41
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	0,85	2,57
n	4	4
α	0,1	0,1

Tabelle 36: Individuelle Maxima der räumlichen Kontrastempfindlichkeit für Helligkeitsreize in Abhängigkeit von der Farbkonstanz für die Gruppe der 15-25 Jahre. Die Tabelle zeigt die Ergebnisse der Versuchspersonen der Gruppe mit einer Farbkonstanz $\leq 65\%$.

	<i>Helligkeitsreize</i>	<i>Farbreize</i>
Kritischer Wert κ	0,81	0,81
Korrelationskoeffizient r	0,39	0,76
Spannweite	420	184
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	5,31	2,65
Mittelwert	616,25	163,5
n	4	4
α	0,1	0,1

Tabelle 37: Individuelle Maxima der räumlichen Kontrastempfindlichkeit für Helligkeitsreize in Abhängigkeit von der Farbkonstanz für die Gruppe der 15-25 Jahre.

3.6.2. Individuelles Maximum der temporalen Kontrastempfindlichkeit.

Abbildung 61 und Tabelle 39 bis 43 zeigen die Ergebnisse dieses Versuchsteiles. Noch deutlicher als in den drei vorangegangenen Versuchsteilen teilen sich die beiden Punktwolken auf. Auffällig ist die sehr ähnliche Anordnung der Punktwolke der Ergebnisse für die Helligkeitsreize. Wiederum sind fünf der Ergebnisse auf einer Linie angeordnet, wiederum weichen zwei Ergebnisse von dieser Anordnung ab. Es handelt sich bei diesen beiden Punkten um die Ergebnisse der Versuchspersonen, die sich auch im vorangegangenen Versuch durch ihren hohen Farbkonstanz-Wert vom unteren Teil der Punktwolke abgehoben haben. Auch bei diesem Versuchsteil gilt, sich die im unteren Teil der Punktwolke liegenden Messwerte durch eine Regressionsgerade verbinden lassen. Die in der Abbildung 61 gezeigte Linie weist das Bestimmtheitsmaß $R^2 = 0,96$ auf. Die Höhe der Korrelationskoeffizienten deutet darauf hin, dass für die gesamte Gruppe kein Zusammenhang zwischen den Parametern besteht. Betrachtet man jedoch die Gruppe mit der geringen Farbkonstanz, so zeigen der Korrelationskoeffizient $r=0,98$ und kritischer Wert $\kappa=0,75$, dass hier ein Zusammenhang zwischen

Farbkonstanz und Kontrastempfindlichkeit für Helligkeit besteht (siehe Tabelle 39). Für Farbreize besteht auch in der Gruppe mit der Farbkonstanz $\leq 65\%$ kein Zusammenhang ($r=0,1$ und $\kappa=0,75$). Versuchspersonen mit hoher ($>65\%$) Farbkonstanz lässt sich aufgrund des geringen n keine Aussage treffen.

Da die Farbkonstanz altersabhängig ist, wurde auch diese Bedingung berücksichtigt: Für die Gruppe der Probanden, die in die Altersgruppe 15-25 Jahre fallen und auch eine FK $\leq 65\%$ aufweisen ($n=4$, siehe Tabelle 40) wurde die Berechnung ebenfalls durchgeführt. Die Berechnung für die anderen Fälle ist aufgrund der Fallzahl nicht möglich (Altersgruppe 26-40 Jahre und FK $\leq 65\%$: $n=2$; Altersgruppe 26-40 Jahre und FK $> 65\%$: $n=0$; Altersgruppe 15-25 Jahre und FK $> 65\%$: $n=2$): Zwischen Helligkeitskontrastempfindlichkeit und Farbkonstanz ($r=0,98$ und $\kappa=0,89$), nicht aber zwischen Farbkontrastempfindlichkeit und Farbkonstanz ($r=-0,17$ und $\kappa=0,89$) besteht ein Zusammenhang.

Schließlich wird die Berechnung nach Alter, aber ohne Berücksichtigung der Farbkonstanz-Leistung durchgeführt. Aufgrund der Fallzahl wird nur die Gruppe der 15-25 Jahre ($n=4$) berücksichtigt. In

	Helligkeitsreize	Farbreize
Kritischer Wert κ	0,81	0,81
Korrelationskoeffizient r	0,67	0,7
Spannweite	405	132,5
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	4,29	4,11
Mittelwert	567,25	96,63
n	4	4
α	0,1	0,1

Tabelle 41 sind die Ergebnisse gezeigt. Zwischen der Kontrastempfindlichkeit und der FK besteht hier kein Zusammenhang (Farbkontrastempfindlichkeit: $r=0,7$; $\kappa=0,81$; Helligkeitskontrastempfindlichkeit: $r=0,67$; $\kappa=0,81$).

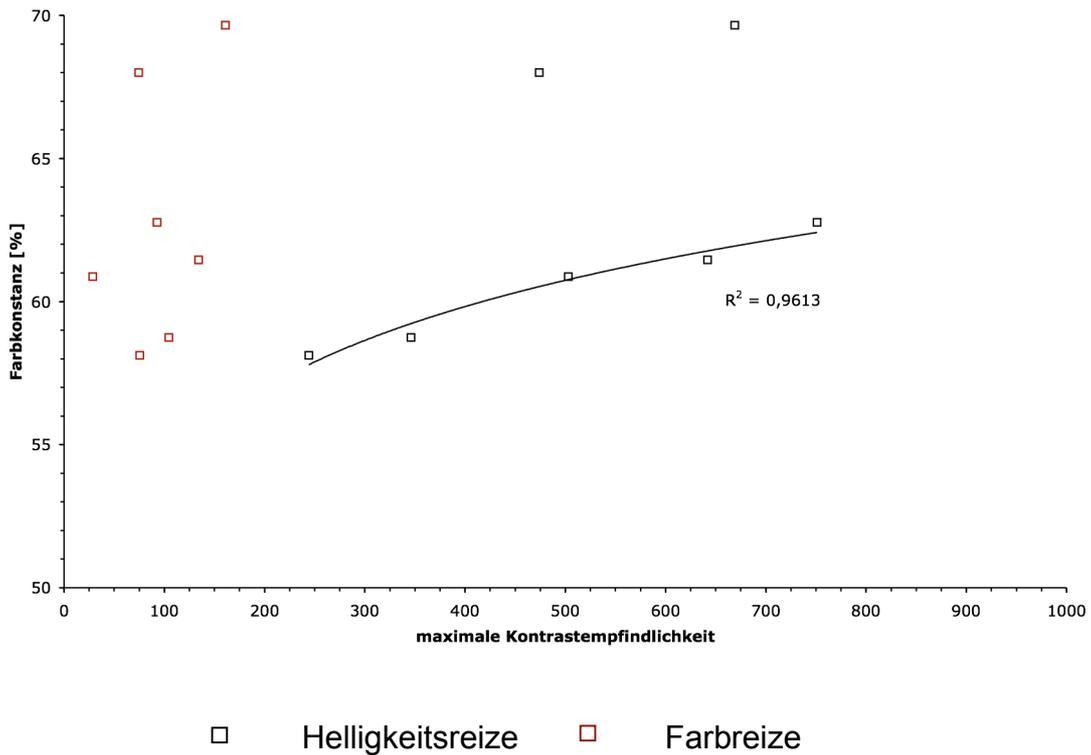


Abbildung 61: Individuelle Maxima der temporalen Kontrastempfindlichkeit für Farb- und Helligkeitsreize. Die Darstellung entspricht der vorigen Abbildung. Auffällig ist auch hier, dass sich die beiden Punktwolken in zwei deutlich voneinander getrennten Bereichen gruppieren. Ein Zusammenhang zwischen Farbkonstanz und maximaler Kontrastempfindlichkeit besteht auch hier bei den Farbreizen nicht. Die im unteren Teil der Punktwolke liegenden Werte für die Helligkeitsreize zeigen einen Zusammenhang und lassen sich durch die gezeigte Linie verbinden. Die Korrelationskoeffizienten sind auch hier nicht signifikant.

	Helligkeitsreize	Farbreize
Kritischer Wert κ	0,66	0,66
Korrelationskoeffizient r	-0,2	0,39
Spannweite	507	132,5
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	4,07	4,41
Mittelwert	518,42	95,79
n	7	7
α	0,1	0,1

Tabelle 38: Individuelle Maxima der temporalen Kontrastempfindlichkeit für Farb- und Helligkeitsreize. Statistische Kenngrößen.

	Helligkeitsreize	Farbreize
Kritischer Wert κ	0,81	0,81
Korrelationskoeffizient r	0,98	-0,17
Spannweite	405	75,85
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	0,46	2,79
Mittelwert	533,33	75,18
n	4	4
α	0,1	0,1

Tabelle 40: Individuelle Maxima der temporalen Kontrastempfindlichkeit für Farb- und Helligkeitsreize in Abhängigkeit von der Farbkonstanz für die Gruppe der 15-25 Jahre. Die Tabelle zeigt die Ergebnisse der Versuchspersonen der Gruppe mit einer Farbkonstanz $\leq 65\%$.

	Helligkeitsreize	Farbreize
Kritischer Wert κ	0,81	0,81
Korrelationskoeffizient r	0,67	0,7
Spannweite	405	132,5
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	4,29	4,11
Mittelwert	567,25	96,63
n	4	4
α	0,1	0,1

Tabelle 41: Individuelle Maxima der temporalen Kontrastempfindlichkeit für Farb- und Helligkeitsreize in Abhängigkeit von der Farbkonstanz für die Gruppe der 15-25 Jahre.

3.7. Zusammenhang zwischen “Cut-Off”-Frequenz der Kontrastempfindlichkeit und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit

In diesem Abschnitt wird untersucht, ob ein Zusammenhang zwischen der oberen individuellen „Cut-Off“-Frequenz der Kontrastempfindlichkeit und der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit besteht. Als „obere Cut-Off“-Frequenz ist diejenige Frequenz definiert, bei der die Kontrastempfindlichkeit auf 75% ihres maximalen Wertes abgefallen ist. Dieser Wert ist ein Maß für die Sehschärfe („Acuity“).

Probanden

Es gehen die Ergebnisse von 23 Versuchspersonen in die Auswertung ein. Davon waren 14 Trichromaten, vier Protanomale, ein Deuteranoper und 3 Protanope. Der Deuteranope nahm jedoch nicht an der Untersuchung der räumlichen Kontrastempfindlichkeit für Farbgittern teil, ein Protanomaler nicht an der Untersuchung der temporalen Kontrastempfindlichkeit für Farbgitter.

Darstellung

Um die Farbkonstanz der Probanden zu charakterisieren, wurden zwei verschiedene Werte errechnet: Die Präsentationsfrequenz eines Reizes, bei dem die Kontrastempfindlichkeit eines Probanden auf 75% des individuellen Maximalwertes abgesunken ist („75%-Abfall-Frequenz“). Auf der x-Achse ist die relative Rot:Grün-Empfindlichkeit angegeben, auf der y-Achse die Ortsfrequenz [Cyc/deg] der statischen Reize beziehungsweise die Zeitfrequenz [Hz] der flickernden Reize.

3.7.1. “Cut-Off”-Frequenz der räumlichen Farbkontrastempfindlichkeit

Abbildung 66 zeigt die Ergebnisse dieses Versuchsteils für Trichromaten und Anope, Abbildung 67 die Ergebnisse der Protanomalen. Tabelle 43 zeigt die statistischen Werte. Ein Zusammenhang zwischen der “Cut-Off”-Frequenz und der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit besteht bei keiner Probandengruppe (Trichromaten: Korrelationskoeffizient $r=-0,01$ und kritischer Wert $\kappa=0,45$; Protanomale: $r=0$, $\kappa=0,90$). Die “Cut-Off”-Frequenzen der Protanopen befinden sich in einem Bereich, der dem der Trichromaten ähnlich ist.

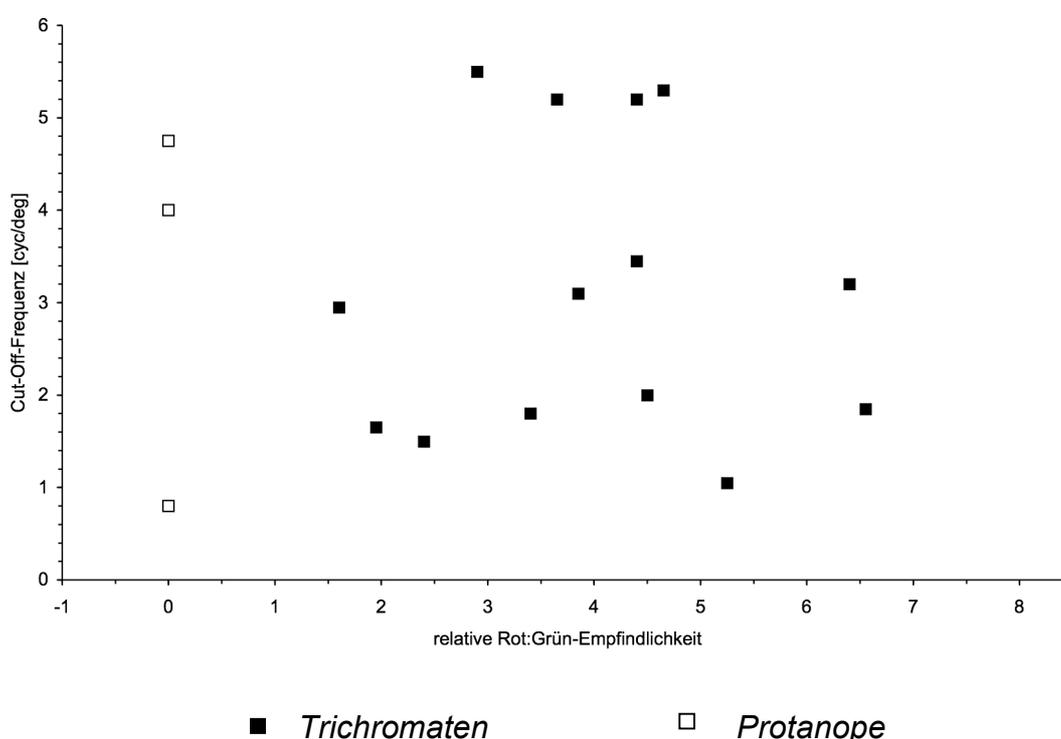


Abbildung 62: “Cut-Off”-Frequenz der räumlichen Farbkontrastempfindlichkeit. Gezeigt sind die Ergebnisse der Trichromaten und der Protanopen. Auf der y-Achse ist die Frequenz dargestellt, bei der die individuelle Leistung einer Versuchsperson auf 75% des Maximalwertes abgefallen ist. Auf der x-Achse ist die relative Rot:Grün-Empfindlichkeit aufgetragen. Ein Zusammenhang ist nicht zu beobachten (Trichromaten: $r=-0,01$; $\kappa=0,45$).

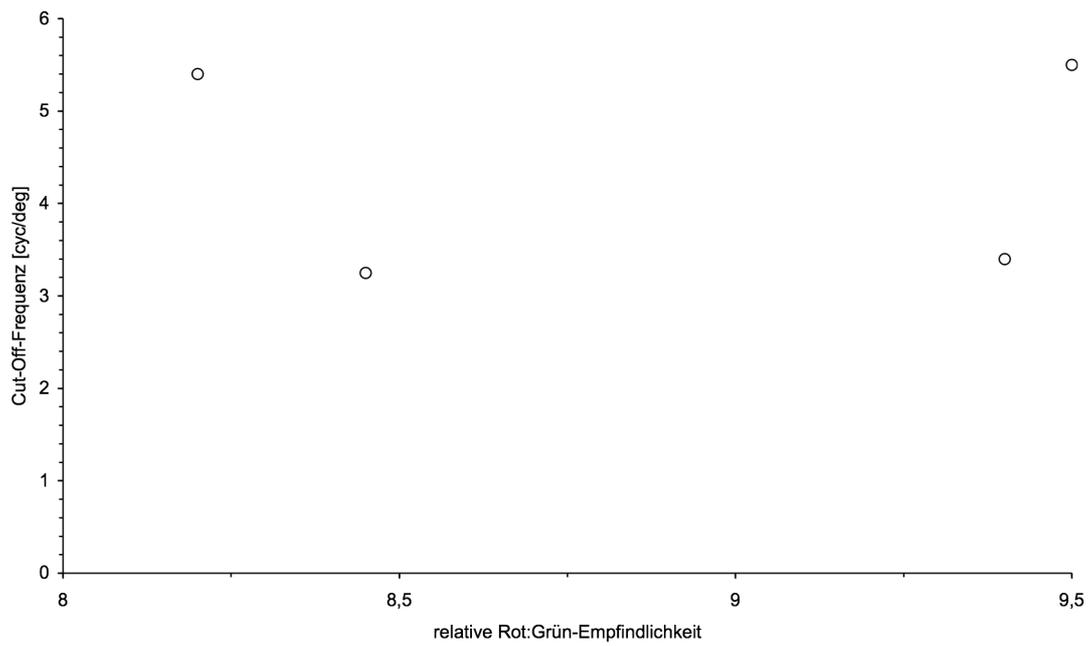


Abbildung 63: “Cut-Off”-Frequenz der räumlichen Farbkontrastempfindlichkeit (Ergebnisse der Protanomalen). Ein Zusammenhang ist nicht zu beobachten ($r=0$; $\kappa=0,9$). Der Aufbau des Diagramms entspricht der Abbildung 62.

	<i>Trichromaten</i>	<i>Protanomale</i>
Kritischer Wert κ	0,45	0,9
Korrelationskoeffizient r	-0,01	0
Spannweite	4,45	2,25
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	1,56	1,5
Mittelwert	3,12	4,38
n	14	4
α	0,1	0,1

Tabelle 42: “Cut-Off”-Frequenz der räumlichen Farbkontrastempfindlichkeit.
Statistische Kenngrößen.

3.7.2. “Cut-Off”-Frequenz der räumlichen Helligkeitskontrastempfindlichkeit

Die Ergebnisse dieser Auswertung zeigt Abbildung 68 (Trichromaten, Protanope und Deuteranope) beziehungsweise Abbildung 65 (Protanomale). Tabelle 43 zeigt die Ergebnisse der statistischen Berechnungen. Es besteht kein Zusammenhang zwischen den Parametern (Trichromaten: Korrelationskoeffizient $r=-0,44$ und kritischer Wert $\kappa=0,45$; Protanomale: $r=0,81$; $\kappa=0,90$).

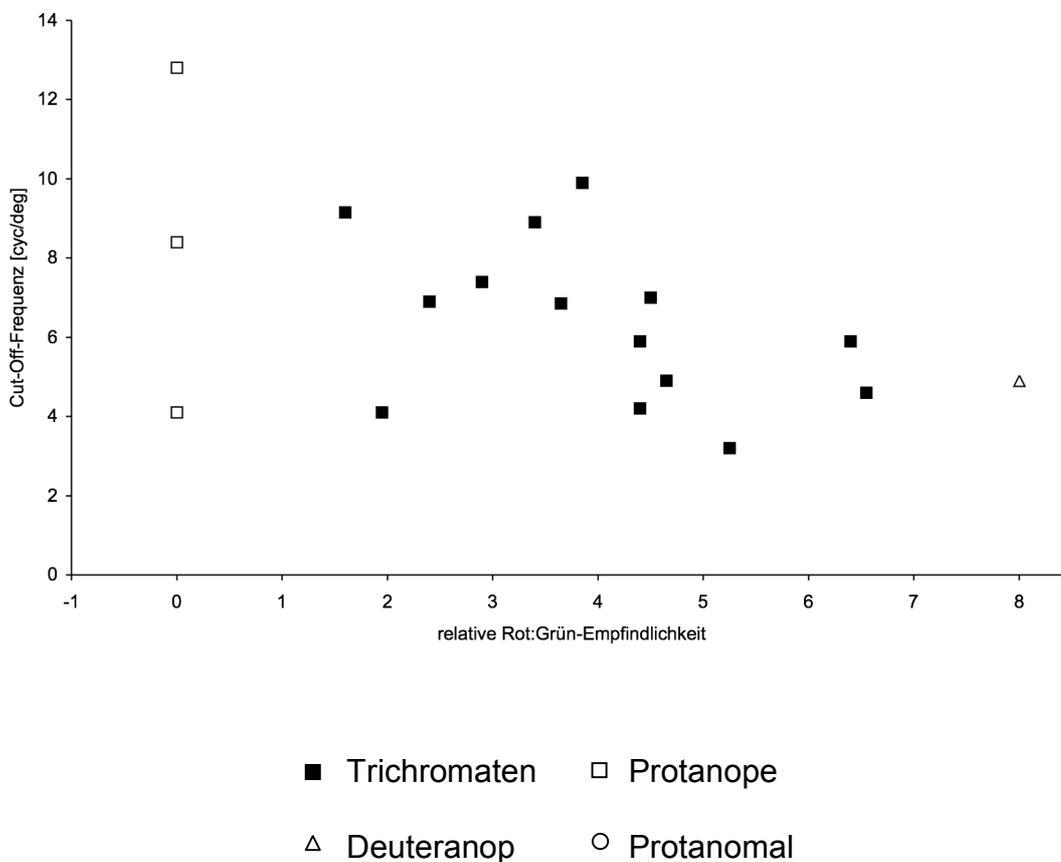


Abbildung 64: “Cut-Off”-Frequenz der räumlichen Helligkeitskontrastempfindlichkeit (Trichromate, Protanope und Deuteranope). Der entsprechende Korrelationskoeffizient für die Trichromaten ($r=-0,44$; $\kappa=0,45$) ist nicht signifikant.

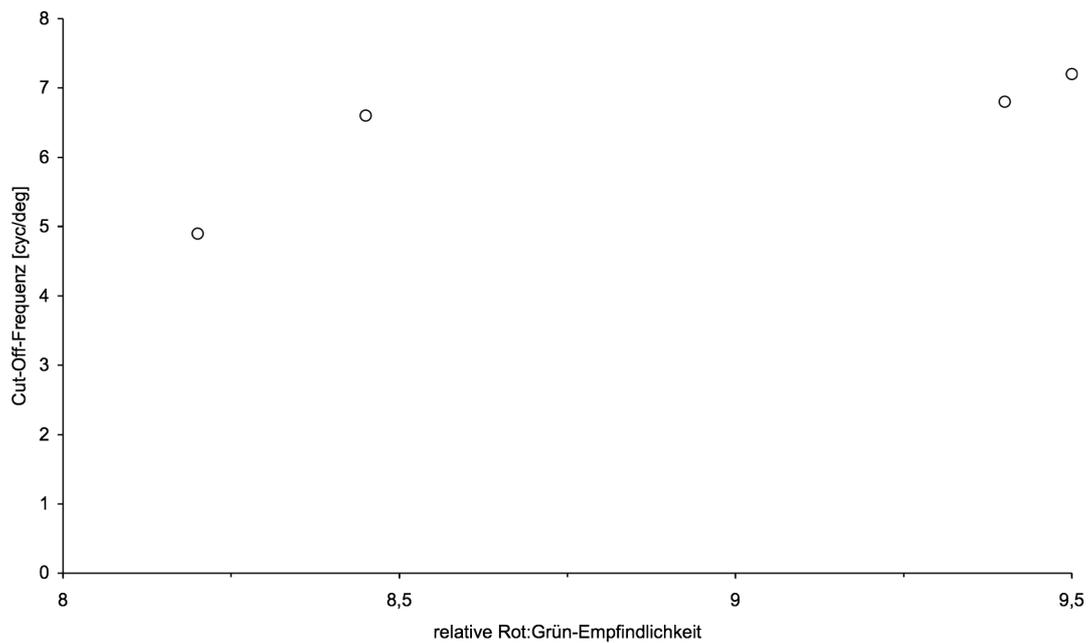


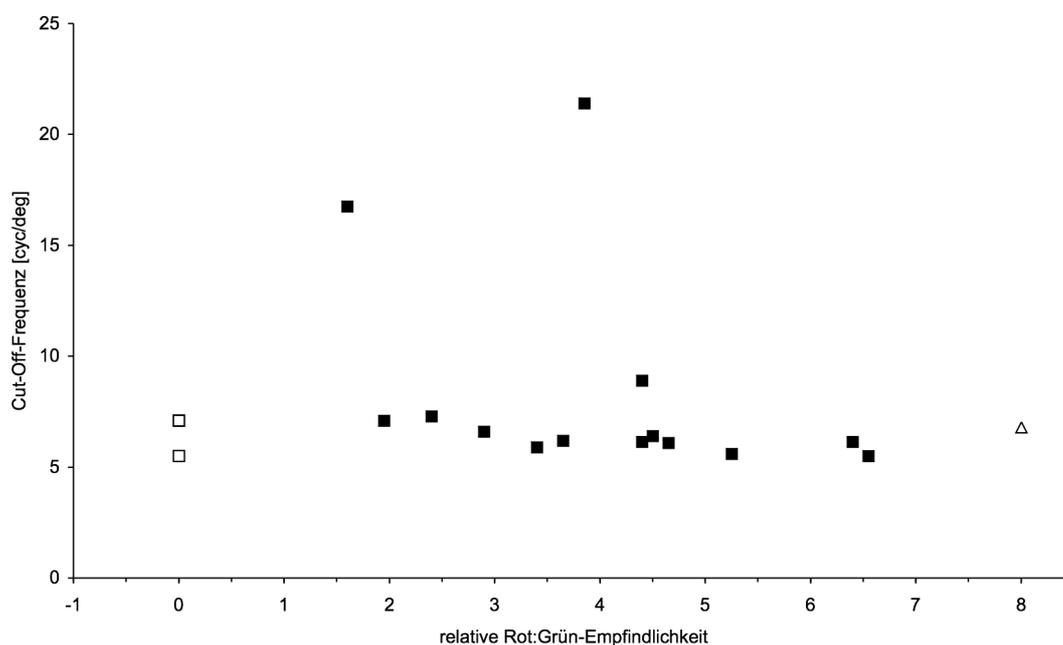
Abbildung 65: “Cut-Off”-Frequenz der räumlichen Helligkeitskontrastempfindlichkeit (Ergebnisse der Protanomalen). Der Aufbau der Abbildung entspricht dem der vorangegangenen. Der Korrelationskoeffizient ($r=0,81$; $\kappa=0,90$) ist hoch, aber nicht signifikant.

	<i>Trichromaten</i>	<i>Protanomale</i>
Kritischer Wert κ	0,45	0,9
Korrelationskoeffizient r	-0,44	0,81
Spannweite	9,6	2,3
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	1,40	0,71
Mittelwert	6,35	6,37
n	14	4
α	0,1	0,1

Tabelle 43: “Cut-Off”-Frequenz der räumlichen Helligkeitskontrastempfindlichkeit. Statistische Kenngrößen.

3.7.3. “Cut-Off”-Frequenz der temporalen Farbkontrastempfindlichkeit

Tabelle 44, Abbildung 66 und Abbildung 67 zeigen die Auswertung für diesen Versuchsteil. Korrelationskoeffizient und kritischer Wert zeigen, dass bei den Trichromaten zwischen Abfallfrequenz und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit auch hier kein Zusammenhang besteht (Trichromaten: $r=-0,35$; $\kappa=0,45$) Nur drei der vier Protanomalen nahmen an diesem Versuch teil.



■ Trichromaten □ Protanope
△ Deuteranop ○ Protanomale

Abbildung 66: “Cut-Off”-Frequenz der temporalen Farbkontrastempfindlichkeit (Trichromaten und Anope). Die Ergebnisse von zwei protanopen Versuchspersonen sind identisch (“Cut-Off”-Frequenz=7,1). Bei den Trichromaten besteht kein Zusammenhang ($r=-0,35$; $\kappa=0,45$).

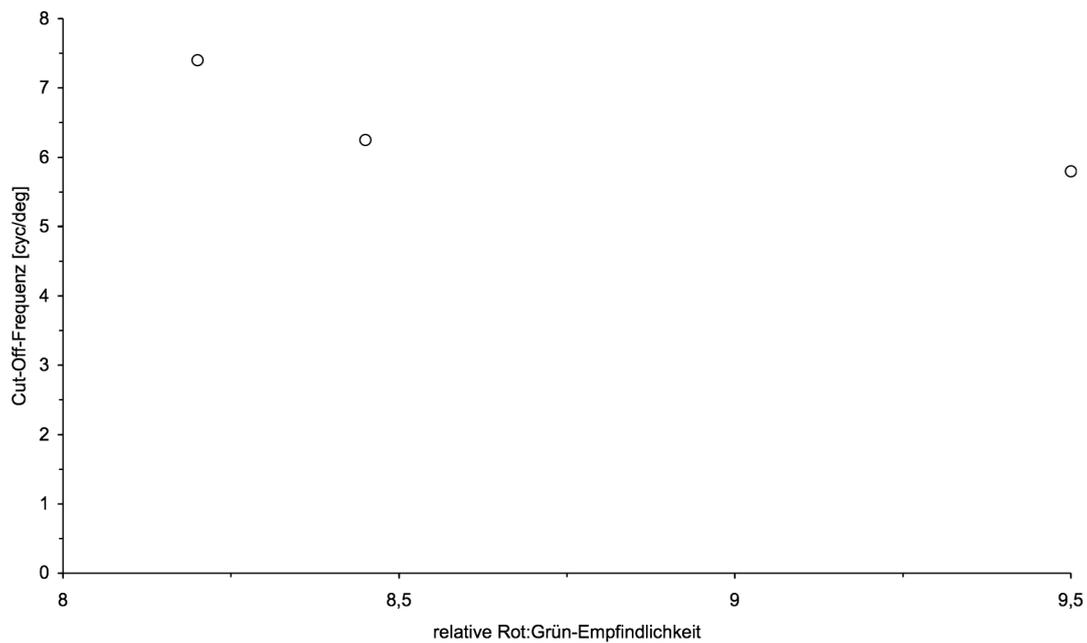


Abbildung 67: “Cut-Off”-Frequenz der temporalen Farbkontrastempfindlichkeit. Dargestellt werden die Ergebnisse der Protanomalien, von denen nur drei an diesem Versuch teilnahmen. Aufgrund der Fallzahl wurden die statistischen Werte nicht berechnet.

Kritischer Wert κ	0,45
Korrelationskoeffizient r	-0,35
Spannweite	15,89
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	1,45
Mittelwert	8,29
n	14
α	0,1

Tabelle 44: “Cut-Off”-Frequenz der temporalen Kontrastempfindlichkeit. Statistische Kenngrößen.

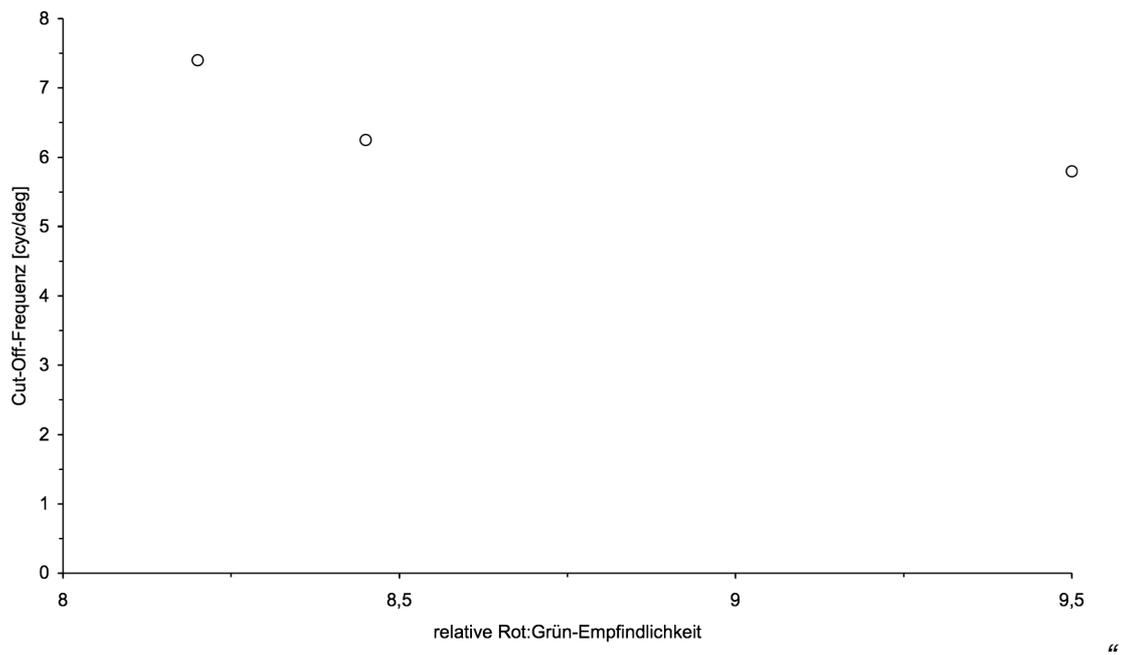


Abbildung 67: Cut-Off-Frequenz der temporalen Farbkontrastempfindlichkeit. Dargestellt werden die Ergebnisse der Protanomalen, von denen nur drei an diesem Versuch teilnahmen. Aufgrund der Fallzahl wurden die statistischen Werte nicht berechnet.

3.7.4. “Cut-Off”-Frequenz der temporalen Helligkeitskontrastempfindlichkeit

Die Ergebnisse dieses Versuchsteils sind in Abbildung 73 (Trichromaten, Protanope und Deuteranope) und Abbildung 74 (Protanomale) dargestellt. Tabelle 46 zeigt die Ergebnisse der statistischen Berechnungen. Korrelationen bestehen werde bei den Trichromaten ($r=-0,33$; $\kappa=0,45$) noch bei den Protanomalen ($r=-0,65$; $\kappa=0,9$).

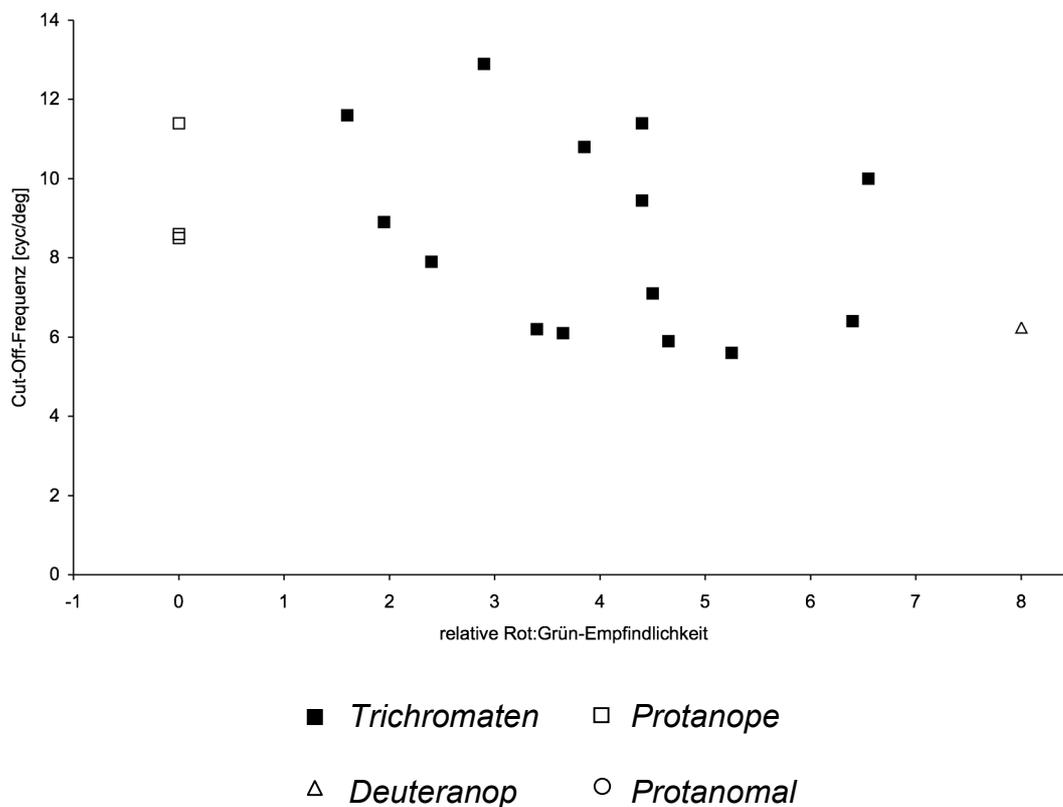


Abbildung 68: “Cut-Off”-Frequenz der temporalen Helligkeitskontrastempfindlichkeit (Trichromaten, Deuteranope und Protanope). Der entsprechende Korrelationskoeffizient ($r=-0,33$; $\kappa=0,45$) ist nicht signifikant.

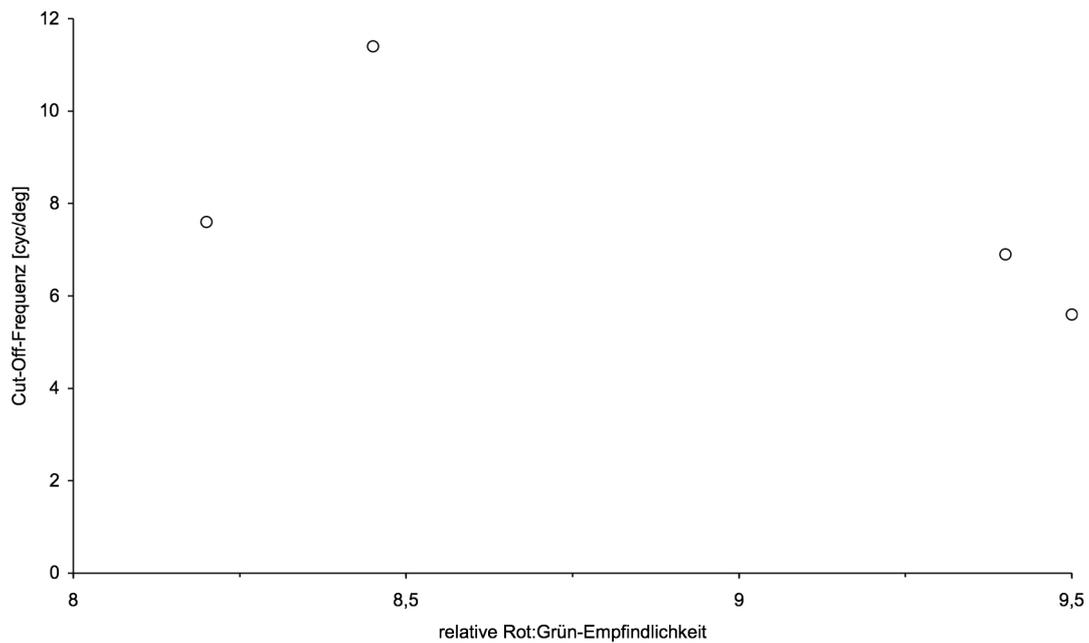


Abbildung 69: “Cut-Off”-Frequenz der temporalen Helligkeitskontrastempfindlichkeit (Ergebnisse der Protanomalen). Der Aufbau der Abbildung entspricht dem der vorangegangenen Abbildung. Der entsprechende Korrelationskoeffizient ist nicht signifikant ($r=-0,65$; $\kappa=0,9$).

	<i>Trichromaten</i>	<i>Protanomale</i>
Kritischer Wert κ	0,45	0,9
Korrelationskoeffizient r	-0,33	-0,65
Spannweite	7,3	5,8
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	1,47	2,29
Mittelwert	8,58	7,87
n	14	4
α	0,1	0,1

Tabelle 45: “Cut-Off”-Frequenz der temporalen Helligkeitskontrastempfindlichkeit Kontrastempfindlichkeit. Statistische Kenngrößen.

3.8. Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbkonstanz

In diesem Versuchsteil wird untersucht, ob ein Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbkonstanz besteht.

Methoden

Die relative Rot:Grün-Empfindlichkeit wurde durch einen heterochromatischen Flickertest ermittelt und zur Farbkonstanz in Beziehung gesetzt. Ihr Farbunterscheidungsvermögen wurde durch den Cambridge Colour Test überprüft. Genaue Beschreibungen der Messmethoden finden sich im Kapitel „Material und Methoden“.

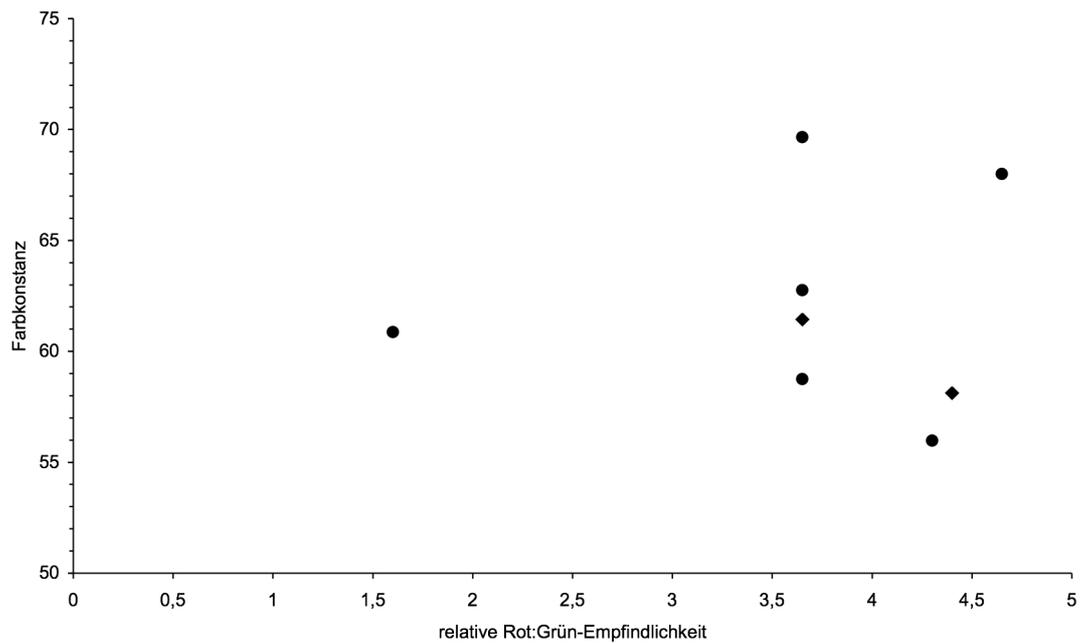
Probanden

Für diese Versuchsreihe wurden die Daten von acht trichromaten Versuchspersonen ausgewertet. In der Altersgruppe 15-25 Jahre waren dies $n=6$; in der Altersgruppe 15-25 Jahre $n=2$.

3.8.1. Ergebnisse (Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbkonstanz)

Tabelle 46 bis 48 und Abbildung 70 zeigen die Ergebnisse dieses Versuches. Auf der y-Achse ist die Farbkonstanz dargestellt, auf der x-Achse die relative Rot:Grün-Empfindlichkeit. Es lässt sich weder für die gesamte Gruppe noch für die Betrachtung nach Altersgruppen getrennt ein Zusammenhang zwischen Farbkonstanz und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit beobachten: Der Betrag des jeweiligen Korrelationskoeffizienten liegt unter dem zugehörigen kritischen Wert κ (Gesamt: $r=0,04$; $\kappa=0,62$; Altersgruppe 15-25 Jahre: $r=0,16$; $\kappa=0,72$; Altersgruppe 26-40 Jahre: Berechnung der statistischen Werte aufgrund der Fallzahl nicht möglich). Auch für die Probanden, die in die Kategorie 15-25 Jahre fallen und die gleichzeitig die Bedingung erfüllen, dass ihre FK $\leq 65\%$ ist ($n=4$), wurde die Berechnung der statistischen Werte durchgeführt (Tabelle 47). Auch hier besteht kein Zusammenhang zwischen den Parametern ($r=-0,48$; $\kappa=0,8$). Für die anderen Fälle ist die Berechnung aufgrund der Fallzahl nicht möglich ($n=2$ für FK $\leq 65\%$ und Altersgruppe 26-40 Jahre; $n=2$ für FK $\leq 65\%$ und Altersgruppe 26-40 Jahre sowie $n=0$ für FK $> 65\%$ und Altersgruppe 26-40 Jahre).

Außerdem wurden die statistischen Werte für die Gruppe der Probanden mit einer Farbkonstanz $\leq 65\%$ erhoben ($n=6$): Es besteht kein Zusammenhang zwischen den Parametern ($-0,47$; $\kappa=0,8$).



● Altersgruppe 15-25 Jahre ◆ Altersgruppe 26-40 Jahre

Abbildung 70: Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbkonstanz. Auf der y-Achse ist die Farbkonstanz dargestellt, auf der x-Achse die relative Rot:Grün-Empfindlichkeit. Die beiden Altersgruppen sind getrennt aufgetragen. Ein Zusammenhang zwischen Farbkonstanz und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit besteht nicht (Gesamt: $r=0,04$; $\kappa=0,62$; Altersgruppe 15-25 Jahre: $r=0,16$; $\kappa=0,72$).

	Gesamt	15-25 Jahre	26-40 Jahre
Kritischer Wert κ	0,62	0,72	
Korrelationskoeffizient r	0,04	0,16	
Spannweite	13,67	13,67	3,32
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	5,13	5,84	
Mittelwert	61,95	62,67	59,78
n	8	7	2
α	0,1	0,1	

Tabelle 46: Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbkonstanz. Statistische Kenngrößen. Für die Altersgruppe 26-40 Jahre ist aufgrund der Fallzahl n=2 nur die Berechnung der angegebenen Werte möglich.

Kritischer Wert κ	0,8
Korrelationskoeffizient r	-0,48
Spannweite	6,78
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	3,11
(0,1 t	59,59
n	4
α	0,1

Tabelle 47: Statistische Werte der Probanden, die sowohl in die Gruppe der 15-25 jährigen fallen als auch eine FK $\leq 65\%$ aufweisen.

Kritischer Wert κ	0,8
Korrelationskoeffizient r	-0,47
Spannweite	6,78
Standardfehler $\sigma_{\bar{x}}$	2,44
Kritischer Wert κ	0,8
Korrelationskoeffizient r	-0,47
n	6
α	0,1

Tabelle 48: Statistische Werte der Probanden mit einer FK $\leq 65\%$.

4. Zusammenfassung

4.1. Zusammenfassung der Ergebnisse des Heterochromatischen Flickertests

Die Ergebnisse des heterochromatischen Flickertests lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

- Die Ergebnisse der Trichromaten fallen gehäuft in einen Bereich zwischen 4,1 und 5.
- Die Ergebnisse aller Probanden unterliegen einer großen Variationsbreite (kleinster Wert 1,6; größter Wert 6,55).
- Der Mittelwert der Trichromaten liegt in einem anderen Bereich als die der anderen Probandengruppen (Protanopen und Protanomalen).

4.2. Zusammenfassung: Kontrastempfindlichkeit für Helligkeits- und Farbreize.

Temporale Kontrastempfindlichkeit

Die temporale Kontrastempfindlichkeit der Trichromaten, Farbanomalen und Dichromaten wiesen in beiden Versuchen ähnliche Eigenschaften auf. Minima und Maxima liegen an den gleichen Punkten: Die Minima jeweils bei der höchsten Frequenz (30 Hz), die Maxima jeweils bei der niedrigsten (0,01 Hz).

Betrachtet man die in der Abbildung als Fehlerbalken aufgetragene Standardabweichung der Messpunkte der Trichromaten und der Protanopen bei dem Versuch mit luminanzmodulierten Reizen, so sind keine Unterschiede zwischen diesen beiden Gruppen zu erwarten: Die Balken überschneiden sich.

Auffällig ist hier jedoch das Abschneiden des Protanopen M.I.: bei der Frequenz von 0,01 Hz ist die Kontrastempfindlichkeit der übrigen Probandengruppen um einen Faktor von etwa 10 höher. Eine andere Auffälligkeit findet sich ebenfalls bei der Frequenz von 0,01 Hz bei der Verwendung farbmodulierter Reize: Hier lag die Kontrastempfindlichkeit der Dichromaten und Farbanomalen um einen Faktor von etwa 3 höher als die der Trichromaten.

Räumliche Kontrastempfindlichkeit

Auch bei diesen beiden Versuchen bestehen Gemeinsamkeiten zwischen den Kurvenverläufen von Trichromaten, Farbanomalen und Dichromaten: Für alle Gruppen gilt, dass an den niedrigen (geringer als 0,5 Cyc/deg) und hohen (höher als 8 Cyc/deg) Ortsfrequenzen die Kontrastempfindlichkeiten gering war. Dagegen finden sich die höchsten Werte der Kontrastempfindlichkeit im Bereich zwischen 0,5 und 8 Cyc/deg. Die Kurven der verschiedenen Gruppen verlaufen in beiden Versuchen parallel.

Bei dem luminanzmodulierten Reizen befinden sich die Messwerte der verschiedenen Gruppen mit einer Ausnahme innerhalb ihrer jeweiligen Standardabweichung. Die Ausnahme hiervon ist das Ergebnis des Protanopen M.I.: Zwar verläuft die Kurve parallel zu den übrigen, allerdings ist die Kontrastempfindlichkeit erheblich niedriger, im Bereich der maximalen Kontrastempfindlichkeit (8 bis 20 Cyc/deg) um den Faktor 10.

Bei den farbmodulierten Reizen liegt die Kontrastempfindlichkeit der Trichromaten an verschiedenen Punkten unterhalb –und außerhalb der Standardabweichungen– der Kontrastempfindlichkeit der Dichromaten (Dies ist in den Bereichen von 1 und 3 bis 9 Cyc/deg der Fall).

Vergleich von temporaler und räumlicher Kontrastempfindlichkeit

Die Verläufe der Kurven unterscheiden sich stark: Das System, das die Leistung der räumlichen Auflösung erbringt, weist die Eigenschaften eines Glockenfilters auf. Die Eigenschaften des Systems für die zeitliche Auflösung weist diejenigen eines Hochpassfilters auf.

Die Höhe der Werte der Kontrastempfindlichkeit befinden sich an ihren jeweiligen Minima und Maxima in ähnlichen Bereichen, es lassen sich also bei der Betrachtung unter diesem Gesichtspunkt nur geringe Leistungsunterschiede feststellen.

4.3. Zusammenfassung der Ergebnisse der Farbkonstanz-Messung

Es finden sich für die unterschiedlichen Altersgruppe (15-25 Jahre und 26-40 Jahre) unterschiedliche Mediane der FK: Er beträgt 62,76% für die Altersgruppe 15-25 Jahre und 59,78% für die Altersgruppe 26-40 Jahre.

Während die Minimalwerte der FK sich nicht deutlich unterscheiden, ist dies bei den jeweiligen Maximalwerten der Fall. Das Maximum der FK beträgt 69,65% für die Altersgruppe 15-25 Jahre und 59,78 für die Altersgruppe 26-40 Jahre. Damit sind die Ergebnisse der Untersuchung von Ehmer (2006) reproduziert.

4.4. Zusammenfassung: Farbunterscheidungsvermögens und relative Rot:Grün-Empfindlichkeit

4.4.1. Zusammenfassung: Ergebnisse des Cambridge Colour Tests

Ergebnis der Messung ist das Achsenverhältnis der jeweiligen Unterscheidungsellipse für die Bereiche Rot, Grün und Blau. Ein Achsenverhältnis um den Wert „1“ ist kennzeichnend für ein normales Farbunterscheidungsvermögen. Die Ergebnisse der Trichromaten liegen in einem Bereich 1 und 2,5. Andere Probandengruppen weisen höhere Achsenverhältnisse auf: Die Werte der Farbanomalen und Dichromaten liegen in einem höheren Bereich und nahmen teilweise Extremwerte an.

4.4.2. Zusammenfassung: Ergebnisse Farbunterscheidungsvermögen und relative Rot:Grün-Empfindlichkeit.

Es lässt sich kein Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und dem Farbunterscheidungsvermögen erkennen. Dies gilt für alle Probandengruppen und für alle Farbbereiche (Rot, Grün und Blau).

4.5. Zusammenfassung: relative Rot:Grün-Empfindlichkeit und Kontrastempfindlichkeit

Tabelle 49 zeigt eine Zusammenfassung der Ergebnisse dieses Versuchsblocks. Es wurden die Kontrastempfindlichkeit wurde nach verschiedenen Aspekten ausgewertet:

1. Individuelles Maximum,
2. Gesamt-KE und
3. Ort der maximalen KE.

Für Trichromaten und Protanomale war die Fallzahl mit Ausnahmen hoch genug, um die Ergebnisse statistisch auszuwerten.

- Ein Zusammenhang zwischen räumlicher Farbkontrastempfindlichkeit und der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit findet sich bei den Trichromaten beim individuellen Maximum und bei der Ortsfrequenz;
- Ein Zusammenhang zwischen temporaler Farbkontrastempfindlichkeit und der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit findet sich bei den Trichromaten und Protanomalen beim individuellen Maximum.
- Zwischen der Helligkeitskontrastempfindlichkeit und der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeitn findet sich unter keinem der Aspekte ein Zusammenhang.

		Räuml. KE für Farbe	Räuml. KE für Helligkeit	Temp. KE für Farbe	Temp. KE für Helligkeit
Ind. Maximum	Trichromaten	+	-	(+)	-
	Protanomale	-	-	+	-
Gesamt-KE	Trichromaten	-	-	-	-
	Protanomale	x	-	x	-
Ortsfrequenz	Trichromaten	+	-	-	-
	Protanomale	-	-	x	x

Tabelle 49: Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Kontrastempfindlichkeit. Auswertung nach der Höhe des individuellen Maximums der KE, der Gesamt-KE und nach dem Ort der maximalen KE.

+ = Zusammenhang; - = kein Zusammenhang; (+) = schwacher Zusammenhang; x= Berechnung aufgrund der Fallzahl nicht möglich.

4.6. Zusammenfassung: Kontrastempfindlichkeit und Farbkonstanz

Einen Überblick über die Ergebnisse dieses Versuchsblocks zeigt Tabelle 50.

Die Versuchsreihe wurde nach verschiedenen Aspekten ausgewertet:

- Zusammenhang zwischen räumlicher Kontrastempfindlichkeit für Farb- bzw. Helligkeitsmuster und FK: Auswertung für die gesamte Probandengruppe und speziell für die Probanden mit einer FK $\leq 65\%$. Da sich in der Gruppe der Probanden mit einer FK $> 65\%$ nur zwei Personen befanden, ist hier keine Aussage möglich.
- Zusammenhang zwischen temporaler Kontrastempfindlichkeit für Farb- bzw. Helligkeitsmuster und FK: Auch hier wurde eine Auswertung für die gesamte Probandengruppe vorgenommen und eine speziell für die Probanden mit einer FK $\leq 65\%$.

Betrachtet man die gesamte Gruppe der Probanden, so findet man zwischen Kontrastempfindlichkeit und Farbkonstanz unter keiner Bedingung (temporale

bzw. räumliche Kontrastempfindlichkeit, Farbreize bzw. Helligkeitsreize) einen Zusammenhang.

Betrachtet man jedoch die Ergebnisse der Probanden mit einer Farbkonstanz $\leq 65\%$, so findet man für zwei Bedingungen einen Zusammenhang:

1. Zwischen räumlicher Kontrastempfindlichkeit für Helligkeit und der Farbkonstanz und
2. Zwischen temporaler Kontrastempfindlichkeit für Helligkeit und der Farbkonstanz.

Zwischen der Kontrastempfindlichkeit für Farbe und der Farbkonstanz besteht kein Zusammenhang.

		Räuml. KE für Farbe	Räuml. KE für Helligkeit	Temp. KE für Farbe	Temp. KE für Helligkeit
Korrelation KE/ FK	Alle	-	-	-	-
	(15-25 Jahre)	-	-	-	-
	($\leq 65\%$ FK)	-	+	-	+
	($\leq 65\%$ FK und 15-25 Jahre)	-	+	-	+

Tabelle 50: Zusammenfassung der Versuche: Zusammenhang zwischen der Kontrastempfindlichkeit für Helligkeits- und Farbreize der Farbkonstanz.

Verschiedene Probandengruppen wurden ausgewertet („alle“; „15 bis 25 Jahre“; „Farbkonstanz $\leq 65\%$ “; „Farbkonstanz $\leq 65\%$ und 15 bis 25 Jahre“).

+ = Zusammenhang; - = kein Zusammenhang; (+) = schwacher Zusammenhang.

4.7. Zusammenfassung: “Cut-Off”-Frequenz der

Kontrastempfindlichkeit und relative Rot:Grün-Empfindlichkeit.

Die Zusammenfassung dieses Versuchsblocks ist in Tabelle 51 gezeigt. Ein Zusammenhang zwischen “Cut-Off”-Frequenz und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit besteht unter keiner der Bedingungen.

	Räuml. KE für Farbe	Räuml. KE für Helligkeit	Temp. KE für Farbe	Temp. KE für Helligkeit
Trichromaten	-	-	-	-
Protanomale	-	-	x	-

Tabelle 51: Zusammenhang zwischen “Cut-Off”-Frequenz der KE und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit. + = Zusammenhang; - = kein Zusammenhang; (+) = schwacher Zusammenhang; x= Berechnung aufgrund der Fallzahl nicht möglich.

4.8. Zusammenfassung: Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbkonstanz.

Es wurde untersucht, ob zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbkonstanz ein Zusammenhang besteht. Da sowohl eine Altersabhängigkeit der Farbkonstanz bekannt ist als auch die Möglichkeit besteht, dass Gruppen nach ihrer Farbkonstanz charakterisierbar sind, wurde die Berechnung für folgende Gruppen vorgenommen:

- Alle Probanden (n=8),
- Gruppe 15-25 Jahre (n=6),
- Gruppe 26-40 Jahre (n=2),
- Gruppe 15-25 Jahre und FK $\leq 65\%$ (n=4),
- Gruppe mit einer FK $\leq 65\%$ (n=6).

Aufgrund geringer Fallzahlen ließen sich nicht alle Kombinationsmöglichkeiten errechnen (daher fehlt z.B. die Gruppe „26-40 Jahre und FK $\leq 65\%$ “). Ein Zusammenhang zwischen den Parametern besteht unter keinem der untersuchten Aspekte.

5. Diskussion

5.1. Kontrastempfindlichkeit

Die temporale Kontrastempfindlichkeit für Helligkeit unterscheidet sich bei keiner Probandengruppe signifikant. Eine Ausnahme bilden allerdings die Ergebnisse eines einzelnen Protanopen (Versuchsperson M.I.). Bei der niedrigsten Frequenz (0,01 Hz) liegt dessen Kontrastempfindlichkeit um einen Faktor von 10 niedriger als die der anderen Probandengruppen.

Die temporale Farbkontrastempfindlichkeit der Protanomalen und der Protanopen unterscheidet sich nicht wesentlich voneinander. Bei 0,01 Hz schneiden die Trichromaten schlechter ab als die anderen Probandengruppen, an allen anderen Punkten unterscheidet sich ihre Kontrastempfindlichkeit nicht. Auffällig ist das Ergebnis der deuteranopen Versuchsperson: Bei den Frequenzen von 0,01 bis 10 Hz ist die Kontrastempfindlichkeit höher als die der anderen Probandengruppen. Oberhalb von 10 Hz ist kein deutlicher Unterschied zu verzeichnen.

Die räumliche Helligkeitskontrastempfindlichkeit der verschiedenen Probandengruppen unterscheidet sich nicht deutlich voneinander. Eine Ausnahme ist wiederum die Kontrastempfindlichkeit des einzelnen Protanopen M.I., der bereits im ersten Versuch (temporale Helligkeitskontrastempfindlichkeit) aufgefallen war. Im Bereich der Frequenzen zwischen 0,5 und 9 Zyklen/Grad ist sie um den Faktor 10 niedriger als die Kontrastempfindlichkeit der anderen Probandengruppen.

Die räumliche Kontrastempfindlichkeit für Farbe unterscheidet sich bei der niedrigsten gemessenen Frequenz (0,2 Zyklen/Grad) bei keiner Probandengruppe. Es treten aber vor allem oberhalb von 0,5 Zyklen/Grad Unterschiede auf: Bis zur Frequenz von 10 Zyklen/Grad ist die Kontrastempfindlichkeit der Trichromaten niedriger als die der anderen Probandengruppen. In diesem Bereich weisen die Dichromaten und Protanomalen die höchste Kontrastempfindlichkeit auf. Oberhalb von 10 Zyklen/Grad ist die Kontrastempfindlichkeit der Protanopen am höchsten.

Versuchsperson M.I.

In den folgenden Versuchen fiel der Protanope M.I. dadurch auf, dass seine jeweiligen Ergebnisse stark von denen der übrigen Protanopen abwich:

- Untersuchung der räumlichen Helligkeitskontrastempfindlichkeit,
- Untersuchung der temporalen Helligkeitskontrastempfindlichkeit,
- Untersuchung der "Cut-Off"-Frequenz für räumlichen Helligkeitskontrastempfindlichkeit.

Um dieses Abschneiden zu erklären, wurden verschiedene Störfaktoren überprüft: Es wurden die Instruktionen im Versuch befolgt, auch bestanden an der Motivation des Probanden keine Zweifel, einzelne Messungen sind wiederholt worden und wiesen das gleiche Ergebnis auf. Im Interview erinnerte sich der Proband im Nachhinein an das Ergebnis einer Genanalyse, derzufolge er als sg-Protanoper klassifiziert worden sei. Diese Aussage wurde nicht überprüft, jedoch ließe sich hiermit das Abschneiden des Probanden erklären. Unter der Annahme, dass der Proband M.I. als sg-Protanoper anzusehen ist, werden seine Ergebnisse im Folgenden in die Diskussion aufgenommen.

Vergleich mit bisherigen Studien

Zunächst mögen die im Vergleich mit den Trichromaten hohe Kontrastempfindlichkeiten der Dichromaten und Farbanomalen überraschen. Dieses Ergebnis ist aber dadurch erklärbar, dass das Erkennen von Kontrast allgemein eine sehr niedrige Anforderung an das Sehsystem stellt, was sich in der hohen Kontrastempfindlichkeit an den meisten Messpunkten widerspiegelt. Auch wurden in entsprechenden Untersuchungen nie geringere Farbkontrastempfindlichkeiten von Dichromaten im Vergleich zu Trichromaten beobachtet (Sharpe et al., 2006). Viele Studien zeigen, dass keine Unterschiede zwischen den Leistungen der beiden Gruppen bestehen. Beispiele hierfür sind die Studien von Hsia und Graham (1957) und Wald (1966). Auch in anderen Studien findet man hohe Leistungen von Dichromaten

im Vergleich mit Trichromaten: Bei der Messung der Sehschärfe fanden Jägle et al. (2005), dass die Leistungen der beiden Gruppen sich nicht unterscheiden. Untersucht man jedoch, ob ein oder mehrere Gene für L- beziehungsweise M-Zapfen vorliegen (single gene [sg] / multi-gene [mg]), so kann man die Leistungen weiter differenzieren: Bei mg-Dichromaten wurde eine höhere Sehschärfe gefunden als bei Trichromaten. Diese Beobachtung kann die hohe Helligkeitskontrastempfindlichkeit der Dichromaten in der vorliegenden Studie erklären. Ein interessanter Ansatz folgt aus dieser Studie: Es ist denkbar, dass sich durch eine exakte Genotypisierung auch die Gruppe "Trichromaten" in "Subgruppen" mit möglicherweise gleicher Sehleistung auftrennen lässt. Die Studie von Jägle et al. (2005) wird weiter unten noch einmal aufgegriffen werden, auch dort wird die Möglichkeit erörtert, dass Kompensationsmechanismen bei den Dichromaten wirksam sind, die ihr gutes Abschneiden bei einer geringen Aufgabenschwierigkeit erklären. Die eingehende Diskussion von möglichen Kompensationsmechanismen findet in einem eigenen Kapitel statt.

Im Unterschied zu den vorliegenden Ergebnisse finden Sharpe et al. (2006) eine höhere Kontrastempfindlichkeit von Deuteranopen im Vergleich mit Trichromaten für schnell –mit 16Hz– flickernde Reize gefunden. Dieses Ergebnis findet sich nicht in der vorliegenden Studie. Allerdings gehen in die vorliegende Studie die Ergebnisse eines einzelnen Deuteranopen ein. Die Vergleichbarkeit zwischen dieser Studie und der von Sharpe et al. (2006) ist dadurch begrenzt.

Auffällig ist, dass die Ergebnisse aller Probandengruppen trotz teils hoher Fallzahlen (insbesondere n=14 Trichromaten) eine große Streuung aufweisen. Dies steht in Einklang mit der bekannten großen Variabilität des Farbsehens, welche auch bei Normalsichtigen auftritt.

Ein Zusammenhang zwischen der Empfindlichkeit für Farbkontrast und L:M-Zapfenverhältnis wurde von Gunther und Dobkins (2002) gefunden. Gunther und Dobkins (2002) fanden heraus, dass ein ungleiches L:M-Zapfenverhältnis mit einer verminderten Farbkontrastempfindlichkeit einhergeht. Allerdings wird

berichtet, dass solche Probanden in anderen Versuchen ein hervorragendes Vermögen zeigten, Farben zu unterscheiden. Verschiedene Ansätze finden sich zur Erklärung eines ungleichen L:M-Zapfenverhältnisses:

- Neitz et al. (2002) untersuchten, ob ein Ausgleichsmechanismus für ein verändertes L:M-Zapfenverhältnis existiert. Ein solcher kortikaler Mechanismus, der Erfahrung nutzt, um genetische Unterschiede in der retinalen Architektur und Beleuchtungsveränderungen auszugleichen wurde beispielsweise von Mollon (1982) und Pokorny und Smith (1967) vorgeschlagen. Neitz et al. (2002) benutzten ERG, Flickerphotometrie, die Messung von "Unique Yellow" sowie genetische Untersuchungen des Photopigmentes von Farbtüchtigen (n=4) und Deuteroanomalen (n=5). Es gelang in dieser Studie, unter bestimmten Versuchsbedingungen länger andauernde Veränderung der Farbwahrnehmung herbeizuführen: Für einige Stunden an mehreren Tage trugen die Farbnormalen farbige Kontaktlinsen und/ oder farbige Brillen oder hielten sich in einem farbig beleuchteten Raum auf. Täglich erfolgte die Messung von "Unique Yellow". Es wurden Veränderungen dieses Wertes gefunden. Auch die Farbwahrnehmung änderte sich. Beispielsweise vorher als "Grün" benannte Reize wurden nach einigen Versuchstagen als "Rot" identifiziert. Dieser Effekt hielt Wochen an. Aus den Beobachtungen, dass der Effekt erst durch mehrere Tage dauernde Veränderung induzierbar ist und dass er mehrere Wochen anhält folgern die Autoren, dass es sich um einen kortikalen Mechanismus handeln muss. Sie ziehen einen Vergleich mit dem McCollough-Effekt (McCollough, 1965; Strohmeyer 1978), der aber monokulär auftritt und dessen Mechanismus in der Retina lokalisiert ist (Bei ERG-Messung an einer Probandin wurde in dieser Studie jedoch keine Veränderung in der Retina gefunden. Außerdem tritt der Effekt auch auf durch monokuläre platzierte Filter auf). Es wurde in Übereinstimmung mit der Literatur zwar eine große Variabilität des L:M-Zapfenverhältnisses, aber kein Unterschied bei der Wahrnehmung von "Unique Yellow" gefunden. Auch berechneten die Autoren die relative Gewichtung der Signale von L- und M-Rezeptoren

aufgrund der "Unique Yellow"-Werte. Die Berechnung folgt den Erkenntnissen aus molekularbiologischen Untersuchungen der Photopigmente Carroll, Neitz und Neitz (2002) Diese zeigen, dass die Gewichtung bei Deuteranopen so stark verändert sein kann, dass sie geeignet ist, auch ein extremes L:M-Zapfenverhältnis auszugleichen. Interessanterweise wirken sich die Veränderungen, die an einem Auge erzielt werden, auf die gesamte Wahrnehmung aus. Hieraus folgern die Autoren, dass der Mechanismus zumindest teilweise kortikal lokalisiert ist. Ihre Ergebnisse deuten sie so, dass ein plastischer kortikaler Mechanismus die Anpassung des Sehsystems an veränderte Umweltbedingungen vornimmt und dass dieser Mechanismus auch in der Lage ist, auch eine extrem verändertes L:M-Zapfenverhältnis (wie bei Deuteranopen der Fall) auszugleichen. Dieser Mechanismus soll eine Normalisierung vornehmen, indem er sich an einem durchschnittlichen Wert für "Weiß" orientiert.

- Auch auf früher Ebene der Sehbahn kann ein Ausgleich der Zahlenverhältnisse von Rezeptoren stattfinden: Es ist bekannt, dass an den Kurzwellen-Rezeptoren mehr Neurone ansetzen als an den M- und L-Rezeptoren, wodurch das Zahlenverhältnis der Rezeptoren zueinander ausgeglichen wird (Stockman, MacLeod und De Priest, 1991; Humanski und Wilson, 1992).
- Kremers et al. (2000) führten Untersuchungen an normalen Trichromaten mit einer Reihe unterschiedlicher Methoden durch. Sie maßen die Kontrastempfindlichkeit für Zapfen-spezifische Reize bei unterschiedlichen Flickerfrequenzen, Flicker-ERG und retinale Densitometrie. Sie beobachteten, dass Reize, die spezifisch vom Farbkanal verarbeitet werden, ausgeglichene Signale von L- und M-Rezeptoren hervorrufen. Dagegen rufen Reize, die vom Helligkeitskanal verarbeitet werden, ein unausgeglichenes Verhältnis zwischen den jeweiligen Signalen hervor. Sie ziehen daraus folgenden Schluss: Die Empfindlichkeit des Helligkeitskanals ist direkt von der relativen Dichte der L- und M-Rezeptoren abhängig, während im Farbkanal ein

Kompensationsmechanismus existiert, der die unterschiedliche Signalstärken ausgleicht.

- Sharpe et al. (2006) verglichen die Kontrastempfindlichkeit von Trichromaten, Deuteranopen und Protanopen für Farbreize. Es wurden für 500 ms Reize präsentiert, die spezifisch von L-Rezeptoren beziehungsweise M-Rezeptoren verarbeitet wurden. Es wurde ein Unterschied für die Flickerfrequenz gefunden: Bei hohen Frequenzen (16Hz) war die Leistung der Deuteranopen genauso gut oder besser als die der Trichromaten. Bei niedrigen (1Hz) Frequenzen schnitten die Deuteranopen deutlich schlechter ab als die Trichromaten. Für Helligkeitsreize bestehen unabhängig von der Flickerfrequenz nur geringe oder keine Unterschiede zwischen Trichromaten, Deuteranopen und Protanopen. Die Autoren diskutieren verschiedene Ansätze zur Erklärung des besseren Abschneidens einzelner Dichromaten für schnell flickernde Farbreize: Erstens wird der Reiz vorwiegend im magnozellulären Kanal verarbeitet, in dem nur wenig Farbinformationen verarbeitet werden. Dieser Kanal ist bei den Dichromaten durch die verminderte M-Information wenig betroffen. Zweitens könnte das fehlende Pigment durch das vorhandene ersetzt werden (Kremers et al. (1999), welches zum Helligkeitssehen beiträgt. Ein durchschnittlich verändertes L:M-Zapfenverhältnis weicht von dem L:M-Zapfenverhältnis der Trichromaten nur wenig ab (Protanope: Faktor 3, Deuteranope: Faktor 1,05). Betrachtet man jedoch ein extrem verändertes L:M-Zapfenverhältnis, so kann dieser Faktor viel größer sein (Protanope: Faktor 20, Deuteranope: Faktor 1,5). Diese Beobachtung kann zur Erklärung der guten Leistungen vieler Dichromaten gegenüber Trichromaten herangezogen werden: Viele Dichromaten besitzen kein extrem verändertes L:M-Zapfenverhältnis. Laut Sharpe et al. (2006) wurden bei bisherigen Untersuchungen nie schlechtere Leistungen für Dichromaten im Vergleich zu Trichromaten beobachtet. Viele Studien zeigen, dass für die jeweilig verwendeten Reize keine Unterschiede in den Leistungen der beiden Gruppen bestehen (ein Beispiel hierfür ist die

Studie von Hsia und Graham (1957). Die beschriebenen Ergebnisse stimmen mit denen von Wald (1966) überein: In dieser Studie wurden 40ms dauernde Reize benutzt. Für M-Rezeptor-spezifische Reize war die maximale Empfindlichkeit der Protanopen 0,46 log Einheiten höher als die der Trichromaten. Für L-Rezeptor-spezifische Reize war die maximale Empfindlichkeit der Deuteranopen 0,25 log Einheiten höher als die der Trichromaten. Außerdem lässt sich eine Abhängigkeit von der Präsentationsdauer der Reize finden: Dain und King-Smith (1981) fanden den größten Unterschied zwischen Dichromaten und Trichromaten bei 500ms dauernden Reiz gegenüber den 10ms dauernden Reizen. Sie verwendeten allerdings keine für einen Rezeptortyp spezifischen Reize. Das Ergebnis, dass langsam flickernde Reize von Dichromaten schlechter identifizieren können als von Trichromaten ist seit langem bekannt. Grund hierfür könnte das fehlen von Kompensationsmechanismen sein: Aus opponierten Zellen würden M-Center/ M-Surround-Zellen (Protanope) beziehungsweise L-Center/ L-Surround-Zellen (Deuteranope). Diese sprechen naturgemäß nur wenig auf Farbe an. Ebenfalls untersucht wurde bei Trichromaten (n=9) der Zusammenhang zwischen L:M-Zapfenverhältnis und der Kontrastempfindlichkeit für Reize, die spezifische von L-Rezeptoren verarbeitet werden. Es wurde für langsam flickernde Reize kein Zusammenhang gefunden. Für schnell flickernde wurde ein Zusammenhang gefunden: Ein hohes L:M-Zapfenverhältnis geht mit einer hohen Kontrastempfindlichkeit einher und umgekehrt. Verschiedene Erklärungen ziehen die Autoren heran: Nach Abramov et al. (2000) und Gordon et al. (2000) speist Farbsehen auch Rauschen in das Sehsystem ein und vermindert auf diese Weise die räumliche Auflösung. Dies kann erklären, warum Dichromaten eine bessere räumliche Auflösung haben als Trichromaten. Außerdem diskutieren die Autoren zwei verschiedene Möglichkeiten: Entweder der jeweilig fehlende Rezeptortyp wird ersetzt oder es entsteht eine "Lücke" im retinalen Mosaik. Beide Möglichkeiten hätten Konsequenzen für die

Verarbeitung. Auch wird die Frage aufgeworfen, ob sich die nachgeschalteten Systeme wie magnozeller und parvozellulärer Kanal sowie Rot-Grün-opponente Neurone angleichen.

- Mauck et al. (2005) untersuchten die Auswirkung von Präsentationsdauer und Abmessung eines Reizes auf das Farbunterscheidungsvermögen. Sie stellen die Hypothese auf, dass Personen mit unausgeglichener L:M-Zapfenverhältnis eine lange Präsentationsdauer und große Abmessung von Reize benutzen können, um die entstandenen Nachteile auszugleichen. Um dies zu überprüfen, benutzen sie in ihrer Untersuchung Reize, deren Präsentationszeit entweder 2000ms, 120ms oder 60ms beträgt und deren Größe 5,5° oder 2,75°. Das Ergebnis dieser Versuche zeigt, dass Probanden mit stark vom Wert "eins" abweichender L:M-Zapfenverhältnis unter allen Bedingungen schlechtere Leistungen erbringen als solche mit einem L:M-Zapfenverhältnis nahe dem Wert "eins". Je kürzer jedoch die Präsentationsdauer und die Abmessung des Reizes sind, desto größer ist der Unterschied. Mauck et al. (2005) folgern, dass daher auch keine Unterschiede bei visuellen Standardtests gefunden wird.

5.2. Relative Rot:Grün-Empfindlichkeit

Die relative Rot:Grün-Empfindlichkeit der Trichromaten zeigt die große Variabilität, die in anderen Studien ebenfalls gefunden wird. In der vorliegenden Arbeit bewegt sich das Ergebnis zwischen 1,6 und 6,55, was einem Unterschied um den Faktor 4,1 entspricht. In der Literatur findet sich als kleinster Wert ein Faktor von 2 (Cicerone 1990), als größter ein Faktor von 20 (Vimal et al., 1989, Kremers et al. 2000). Damit liegt das vorliegende Ergebnis innerhalb der Bandbreite der in bisherigen Untersuchungen gefundenen L:M-Zapfenverhältnisse. Es lässt sich ein Verteilungsmuster erkennen, das dem Verteilungsmuster ähnelt, das in der Untersuchung von Gunther und Dobkins (2002) gefunden wurde. Die bemerkenswerte Variabilität wird durch Carroll, Neitz und Neitz (2002) erklärt. Sie vergleichen die Ergebnisse einer in vivo-Studie (ERG-Untersuchung einer Population) mit denen einer in vitro-

Untersuchung (m-RNA-Untersuchung einer anderen Population). Dabei finden sie, dass die ERG-Ergebnisse ihrer Studie bei männlichen Trichromaten in 10% der Fälle auf andere Verteilung von L:M-Zapfen schließen lassen als die Untersuchung der m-RNA nahe legt. Sie argumentieren, dass die Ursache hierfür durch individuelle Unterschiede im genetischen Mechanismus bedingt sein könnte, der entscheidet, ob ein Zapfen L- oder M- Eigenschaften aufweist und der bei den Protanomalen wiederum für atypische L-Pigment-Sequenzen verantwortlich ist. Dieses Ergebnis legt den Gedanken nahe, dass die Sehleistungen eines kleinen Teils der Versuchspersonen auch nicht zwingend denen entsprechen müssen, die nach einer genetischen Analyse zu erwarten sind.

5.3. Farbunterscheidung

Die Achsenverhältnisse der Trichromaten weisen in der Mehrzahl der Fälle einen Wert kleiner "2" auf, dies ist das Ergebnis, das für diese Probandengruppe zu erwarten ist. Ebenfalls den Erwartungen entspricht es, dass die Werte der Farbanomalen und Dichromaten in einem Bereich weit oberhalb dieses Wertes liegen. Teilweise sind bei ihnen auch Extremwerte zu finden.

Der Grund für die teilweise große Variabilität ist möglicherweise auch das bis heute nicht vollkommen verstandene Phänomen der Großfeld-Trichromasie: Bereits Nagel (von Kries, 1905) beobachtete, dass viele Dichromaten nur für einen Bereich der Fovea centralis dichromatische Leistungen zeigen und für größere Bereiche des Gesichtsfeldes den Trichromaten ähnliche Eigenschaften aufweisen. Dieses Phänomen soll sich bei einem großen Teil der Dichromaten finden: Sharpe et al. (1999) vermuten, dass auch das dieses Phänomen mit genetischen Eigenschaften in Zusammenhang gebracht werden kann: Erst unter „Großfeld“-Bedingungen können demnach bei den Farbanomalen Vorteile zum Tragen kommen, die aus der Anwesenheit zweier Gene –eines normalen Gens und eines Hybridgens und damit einem weiteren Pigment– resultieren.

Auch das Farbunterscheidungsvermögen zeigt also die Variabilität, die in anderen Studien (Bieber, Kraft und Werner, J. S. 1998; Asenjo, Rim und Oprian

1994; Sharpe et al. 1998; Merbs und Nathans 1992 a und b) gefunden wird. Die Ursachen werden in den Abschnitten "Kompensationsmechanismen" und "Einfluss der Aufgabenschwierigkeit" diskutiert.

5.4. Kontrastempfindlichkeit und Farbkonstanz

Betrachtet man die gesamte Gruppe der Versuchspersonen, lässt sich kein statistisch signifikanter Zusammenhang zwischen den individuellen Maxima der räumlichen beziehungsweise temporalen Kontrastempfindlichkeit und der Farbkonstanz feststellen. Jedoch lässt sich im Fall der räumlichen und temporalen Kontrastempfindlichkeiten für Helligkeitsreize die Beobachtung machen, dass sich die Werte der Personen mit niedriger Farbkonstanz (geringer als 65%) –dies ist der größere Teil der Messwerte– durch eine Regressionsgerade beschreiben und dass in dieser Gruppe Farbkonstanz und Kontrastempfindlichkeit korrelieren. Für zwei Versuchspersonen trifft diese Beobachtung jedoch nicht zu, sie erbringen eine sehr viel höhere Leistung als die Mehrzahl. Möglicherweise spiegelt dies die große Variabilität wider, die das Farbsehen auszeichnet. Es ist möglich, dass verschiedene Kategorien von Probanden existieren, die sich weder durch die relative Rot:Grün-Empfindlichkeit noch durch die Kontrastempfindlichkeit unterscheiden, aber eine unterschiedlich gut ausgeprägte Farbkonstanz aufweisen. Bei der Größe des Stichprobenumfangs lässt sich diese Überlegung allerdings nicht statistisch untermauern. Ob zwischen Kontrastempfindlichkeit und Farbkonstanz ein Zusammenhang besteht, ist bisher nicht untersucht worden.

5.5. Zusammenhang zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbkonstanz, Farbunterscheidung und Kontrastempfindlichkeit.

5.5.1. Relative Rot:Grün-Empfindlichkeit und Frequenz des 75%-Abfalls der Kontrastempfindlichkeit

Für die räumliche Kontrastempfindlichkeit für Helligkeit legt die Höhe des Korrelationskoeffizienten eine negative Regression für die Trichromaten nahe: Je höher die relative Rot:Grün-Empfindlichkeit, desto niedriger ist die Ortsfrequenz, an der die Kontrastempfindlichkeit auf 75% abgefallen ist –und damit die Sehschärfe. Der Betrag des Korrelationskoeffizienten liegt mit dem Wert 0,44 jedoch knapp unterhalb des zugehörigen kritischen Wertes von 0,45. Statistisch signifikant ist zwar die negative Korrelation zwischen der temporalen Kontrastempfindlichkeit der Protanomalen für Farbe und relativem L:M-Zapfenverhältnis. Da hier jedoch nur drei Beobachtungen in die Berechnung eingehen, ist die Bedeutung des Korrelationskoeffizienten in diesem Fall kritisch zu betrachten.

Bisher ist der Zusammenhang zwischen dem 75%-Abfall der Kontrastempfindlichkeit für Helligkeit (Sehschärfe) und dem L:M-Zapfenverhältnis nicht untersucht worden. Mit einer sehr ähnlichen Fragestellung vergleichen Jägle et al. (2005) jedoch die Sehschärfe von Trichromaten im Vergleich zu der von Dichromaten, ohne jedoch das L:M-Zapfenverhältnis zu untersuchen. Das Ergebnis ihrer Studie ist, dass sich Unterschiede der Sehschärfe von Trichromaten und Dichromaten finden lassen, wenn man die Dichromaten nach den genetischen Eigenschaften –single-gene (sg) oder multi-gene (mg)– ihrer Zapfen typisiert: mg-Dichromaten haben – unabhängig davon, ob sie Protanop oder Deuteranop sind– eine höhere Sehschärfe als Trichromaten: Letztere wiederum haben eine höhere Sehschärfe als sg-Dichromaten. In der vorliegenden Studie besteht die Tendenz zu einem negativen Zusammenhang zwischen L:M-Zapfenverhältnis und der Sehschärfe: Je höher das L:M-Zapfenverhältnis desto stärker die

Verminderung der Sehschärfe. Betrachtet man die Ergebnisse der Trichromaten, so sind diese mit dem Ergebnis der oben genannten Studie von Jäggle et al. (2005) in Einklang zu bringen, wenn man voraussetzt, dass die Ergebnisse der dort untersuchten Dichromaten für Ergebnisse von Probanden mit einer ungleichen L:M-Verteilung stehen. Betrachtet man jedoch die Dichromaten, so stimmen die Studien nicht überein: Der sg-Protanope (Versuchsperson M.I., siehe oben) in der vorliegenden Studie weist eine höhere Kontrastempfindlichkeit für Helligkeit auf als die Trichromaten und mg-Dichromaten. Da es sich jedoch hier um eine Stichprobe mit geringerem Umfang als in der Studie von Jäggle et al. (2005) handelt, ist die Aussagekraft der vorliegenden Studie in diesem Punkt begrenzt.

5.5.2. Relative Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbkonstanz

Bisher nicht untersucht wurde, ob das relative L:M-Zapfenverhältnis Auswirkungen auf die Farbkonstanz hat. Die Ergebnisse zeigen, dass die Kontrastempfindlichkeit sowohl für Helligkeits- als auch für Farbreize unabhängig vom relativen L:M-Zapfenverhältnis ist. Da die Farbkonstanz altersabhängig ist, wurde die Berechnung der statistischen Werte sowohl für die gesamte Gruppe der Probanden (n=8) als auch für die mit 6 Versuchspersonen größere Gruppe „15-25 Jahre“ vorgenommen. Außerdem wurden die statistischen Werte für die Gruppe der Probanden, die sowohl zur Gruppe „15-25 Jahre“ gehören als auch eine Farbkonstanz $\leq 65\%$ aufweisen (n=4) errechnet sowie die für die Gruppe der Probanden mit einer Farbkonstanz $\leq 65\%$ (n=6).

Diese Ergebnisse sind eine besonders interessante Grundlage für Überlegungen, ob es einen gemeinsamen sowohl der Farbkonstanz als auch der Kontrastempfindlichkeit zugrunde liegenden Kompensationsmechanismus gibt. Zwar zeigen die Ergebnisse einen Zusammenhang zwischen Farbkonstanz und Kontrastempfindlichkeit einerseits und andererseits zwischen Kontrastempfindlichkeit und relativem L:M-Zapfenverhältnis. Aber es konnte kein direkter Zusammenhang zwischen relativem L:M-Zapfenverhältnis und Farbkonstanz gezeigt werden.

Zwei mögliche Folgerungen, die sich hieraus ziehen lassen, sind: Erstens, dass die verschiedenen Leistungen voneinander unabhängig erbracht werden. Oder zweitens, dass die Leistungen eine Abhängigkeit aufweisen, dass aber Kompensationsmechanismen existieren, die dies ausgleichen. In vielen Studien (zum Beispiel Sharpe et al. 2006; Jägle et al. 2005; Neitz et al. 2002; Kremers et al. 2000) wird die Hypothese favorisiert, dass Letzteres der Fall ist. Die Mechanismen könnten die gleichen sein, die auch die Farbunterscheidung vom relativen L:M-Zapfenverhältnis unabhängig macht. Sie werden im Abschnitt "Kompensationsmechanismen" diskutiert.

5.5.3. Relative Rot:Grün-Empfindlichkeit und Farbunterscheidung

Bei der Untersuchung des Zusammenhanges zwischen relativem L:M-Zapfenverhältnis und Farbunterscheidung lässt sich weder für Trichromaten noch für Protanomale eine signifikante Korrelation finden. Probanden mit weit unterschiedlichen L:M-Zapfenverhältnissen weisen eine ähnliche Farbunterscheidung auf. Die Farbunterscheidung ist also unabhängig vom relativen L:M-Zapfenverhältnis. Auch beim Blick auf die Werte, die bei den Dichromaten zu verzeichnen sind, wird dies deutlich.

Dieses Ergebnis lässt sich mit der Schlussfolgerung von Neitz et al. (2002) in Einklang bringen: Sie folgern aus ihrer Studie über den Einfluss neuronaler Plastizität auf die Farbwahrnehmung, dass ein kortikaler Ausgleichsmechanismus für ein verändertes L:M-Zapfenverhältnis existiert. Ein solcher Mechanismus könnte die Farbwahrnehmung unabhängig vom L:M-Zapfenverhältnis machen.

Ähnliche Schlussfolgerungen ziehen Kremers et al. (2000) in ihrer Studie an normalen Trichromaten: Für den Farbkanal halten sie die Existenz eines Kompensationsmechanismus für wahrscheinlich, der unterschiedliche Signalstärken aufgrund eines veränderten L:M-Zapfenverhältnisses ausgleicht. Die Empfindlichkeit des Helligkeitskanals ist ihren Ergebnissen zufolge dagegen direkt von der relativen Dichte der L- und M-Rezeptoren abhängig (siehe unten).

Gunther und Dobkins (2002) finden in ihrer Studie zwar eine Abhängigkeit des wahrgenommenen Farbkontrastes vom L:M-Zapfenverhältnis, berichten aber, dass selten Unterschiede in der Farbunterscheidung gefunden werden. Die vorliegenden Ergebnisse befinden sich also im Einklang mit den Ergebnissen bisheriger Untersuchungen.

5.5.4. Relative Rot:Grün-Empfindlichkeit und Kontrastempfindlichkeit

Die Beziehung zwischen diesen beiden Merkmalen wurde unter drei Aspekten untersucht: (1) Höhe des individuellen Maximums, (2) Fläche unter der Kurve und (3) Frequenz, bei der die maximale Kontrastempfindlichkeit zu verzeichnen ist. Die Ergebnisse werden hier noch einmal kurz zusammengefasst:

Höhe des individuellen Maximums

Für die Trichromaten besteht ein signifikanter Zusammenhang zwischen der räumlichen Kontrastempfindlichkeit für Farbe und dem relativen L:M-Zapfenverhältnis: Je höher letzteres ist, desto höher ist das Maximum der Kontrastempfindlichkeit.

Im Fall der temporalen Kontrastempfindlichkeit für Farbe ist für die Trichromaten und Protanomalen ein signifikanter Zusammenhang zu beobachten. Bei den Trichromaten geht eine hohe relative Rot:Grün-Empfindlichkeit mit einem hohen Maximum der Kontrastempfindlichkeit einher. Im Fall der Protanomalen ist die Beziehung umgekehrt. Bei den Protanomalen ist die Korrelation zwar signifikant, die geringe Fallzahl ($n=3$) schränkt jedoch die Aussagekraft ein.

Fläche unter der Kurve

Ein signifikanter Zusammenhang besteht für die Protanomalen zwischen der temporalen Kontrastempfindlichkeit für Farbe und der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit: Je größer dieses ist, desto größer ist die Fläche unter der Kurve. Einschränkend ist zu sagen, dass in die Berechnung nur die Daten von

drei Versuchspersonen eingehen, so dass der Befund der Signifikanz vorsichtig bewertet werden muss.

Im Fall der räumlichen Kontrastempfindlichkeit der Trichromaten für Farbe besteht rechnerisch kein signifikanter Zusammenhang. Allerdings ist bei einer höheren relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit die höheren Werte der Fläche unter der Kurve zu finden.

Frequenz der maximalen Kontrastempfindlichkeit

Räumliche Farbkontrastempfindlichkeit: Für die Trichromaten besteht ein signifikanter Zusammenhang zwischen der Ortsfrequenz der höchsten Farbkontrastempfindlichkeit und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit. Sämtliche Maxima sind kleiner oder gleich 2 cyc/deg.

Damit entspricht die Ortsfrequenz der höchsten Farbkontrastempfindlichkeit nicht den in anderen Studien gefundenen Werten: Hier findet sich das Maximum um den Wert von 10 cyc/deg, die Beziehung zwischen den Parametern weist die Charakteristik eines Band-Pass-Filters auf, bei sehr niedrigen und sehr hohen Ortsfrequenzen hat die Kontrastempfindlichkeit ihre Minima. Der Ort des Maximum ist abhängig von der Helligkeit der Stimuli: Mit abnehmender Helligkeit ist dieser bei niedrigeren Ortsfrequenzen zu finden (van Nes und Bouman, 1967): Bei einer Lichtstärke von 0,9 troland ist das Maximum der Kontrastempfindlichkeit bei 3 cyc/deg zu finden, bei 900 troland bei 10 cyc/deg. Die oben genannten Werte setzen allerdings eine strenge Fixation voraus.

Temporale Farbkontrastempfindlichkeit: Auffällig ist, dass sowohl bei den Protanomalen als auch –mit einer Ausnahme– bei den Trichromaten die maximale temporale Kontrastempfindlichkeit bei der Frequenz von 3 Hertz auftritt. In der Literatur hingegen findet sich die größte temporale Kontrastempfindlichkeit zwischen 15 und 20 Hz. Die Beziehung zwischen Kontrastempfindlichkeit und Frequenz weist ebenfalls die Charakteristik eines

Band-Pass-Filters auf, bei geringer Lichtstärke nimmt sie allerdings die Charakteristik eines Low-Pass-Filters an. Auch hier nimmt der Ort des Maximum mit der Helligkeit ab (De Lange, 1958): Bei einer Lichtstärke über 900 troland ist das Maximum der Kontrastempfindlichkeit bei im genannten Bereich zu finden, unterhalb 0,9 troland bei Frequenzen um 4 Hz. Auch diese Werte setzen eine strenge Fixation voraus.

Da die Fixation in der vorliegenden Studie nicht kontrolliert wurde, lässt sich der Einfluss willkürlicher oder unwillkürlicher Augenbewegungen auf die Ergebnisse nicht ausschließen. Grundsätzlich stimmt jedoch der Kurvenverlauf, der die Beziehung zwischen temporaler bzw. räumlicher Farbkontrastempfindlichkeit und Frequenz charakterisiert (siehe Ergebnisse, S.63) mit dem in der Literatur beschriebenen überein.

Art des Zusammenhanges

Zu erwarten ist, dass die Kontrastempfindlichkeit der Trichromaten bei den extremen relativen Rot-Grün-Empfindlichkeiten gering ist, während eine ausgeglichene relative Rot-Grün-Empfindlichkeit mit einer hohen Kontrastempfindlichkeit einhergeht. Eine idealisierte Darstellung dieses Zusammenhanges findet sich in Abbildung 71 (B). Dies entspricht dem typischen Antwortverhalten einer Rezeptorpopulation, bei der die maximale Anzahl von Neuronen auf einen bestimmten Stimulus reagiert, die Zahl der reagierenden Neurone aber abnimmt, wenn der Stimulus weniger spezifisch für die Neurone ist. Ein Beispiel für diesen Typ der Funktion sind die charakteristischen Absorptionskurven der Kurz-, Mittel- und Langwellenrezeptoren (siehe Einleitung, Abbildung 2, Seite 4). Lineare Zusammenhänge, wie in Abbildung 71 (A) idealisiert gezeigt, sind nicht charakteristisch für das Antwortverhalten von Rezeptorpopulationen. Es ist daher wahrscheinlich, dass dort, wo Zusammenhänge zwischen der relativen Rot:Grün-Empfindlichkeit und Kontrastempfindlichkeit gefunden werden der Zusammenhang einer Funktion entspricht, wie sie in Abbildung 71 (B) gezeigt ist und dass diese Charakteristik dann deutlich sichtbar wird, wenn die Untersuchung mit einer höheren Zahl von Probanden durchgeführt wird.

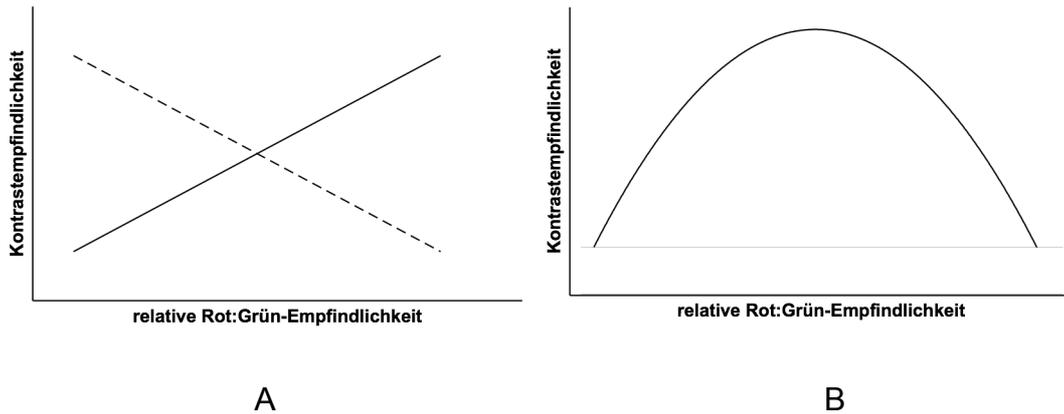


Abbildung 71: Denkbare Zusammenhänge zwischen relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit (x-Achse) und Kontrastempfindlichkeit (y-Achse). Im linken Teil der Abbildung (A) sind die linearen Zusammenhänge dargestellt, im rechten Teil (B) die typische Funktion, die beispielsweise als „tuning curve“ das Antwortverhalten einer Rezeptorpopulation auf einen Stimulus wiedergibt.

Vergleich mit bisherigen Studien: Kontrastempfindlichkeit für Farbe

Zwei bereits bei der Diskussion der Ergebnisse der Farbwahrnehmung erwähnte Studien sind auch im Zusammenhang mit der Farbkontrastempfindlichkeit wichtig:

Kremers et al. (2000) halten für den Farbkanal die Existenz eines Kompensationsmechanismus bei Trichromaten für wahrscheinlich, der die unterschiedliche Signalstärken aufgrund eines veränderten L:M-Zapfenverhältnisses ausgleicht. Die Empfindlichkeit des Helligkeitskanals ist ihren Ergebnissen zufolge dagegen direkt von der relativen Dichte der L- und M-Rezeptoren abhängig. Dies widerspricht den in der vorliegenden Studie gemachten Beobachtungen, dass jeweils ein Zusammenhang besteht

1. bei Trichromaten und Protanomalen zwischen Höhe des Maximums der räumlichen Kontrastempfindlichkeit für Farbe und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit;
2. bei Protanomalen zwischen der Fläche unter der Kurve der temporalen Kontrastempfindlichkeit für Farbe und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit;

3. bei Trichromaten zwischen der Frequenz, bei der das Maximum der räumlichen Kontrastempfindlichkeit für Farbe auftritt und relativer Rot:Grün-Empfindlichkeit.

Gunther und Dobkins (2002) hingegen finden in ihrer Studie ebenfalls eine Abhängigkeit von L:M-Zapfenverhältnis und der Wahrnehmung von Farbkontrast.

Auch Sharpe et al. (2006) finden in ihrer Studie einen Unterschied zwischen der Kontrastempfindlichkeit von Trichromaten, Deuteranopen und Protanopen für Farbreize – und damit einen Zusammenhang zwischen L:M-Zapfenverhältnis und Kontrastempfindlichkeit.

Die dort gefundene Abhängigkeit der Kontrastempfindlichkeit von der Flickerfrequenz wird in der vorliegenden Untersuchung zwar nicht gefunden. Für hohe Frequenzen (16Hz) finden Sharpe et al. (2006), dass die Deuteranopen genauso gut abschneiden wie oder sogar besser als die Trichromaten. Bei niedrigen (1Hz) Frequenzen schnitten die Deuteranopen deutlich schlechter ab als die Trichromaten. Dies ist möglicherweise durch die unterschiedliche Aufgabenschwierigkeit bedingt: Während Sharpe et al. (2006) eine Präsentationsdauer von 500 ms wählten, liegt diese in den vorliegenden Versuchen mit 3 Sekunden bedeutend höher. Damit ist die Aufgabenschwierigkeit hier geringer, so dass der von Sharpe et al. (2006) beschriebene Unterschied dadurch möglicherweise nicht entdeckt wurde.

Kontrastempfindlichkeit für Helligkeit

Wie auch in der Studie von Sharpe et al. (2006) finden sich in der vorliegenden Arbeit für Helligkeitsreize nur geringe oder keine Unterschiede zwischen Trichromaten, Deuteranopen und Protanopen. Wiederum entgegengesetzt fallen die Ergebnisse von Kremers et al. (2000) aus: In ihrer Studie folgern sie, dass die Empfindlichkeit des Helligkeitskanals bei Trichromaten direkt von der relativen Dichte der L- und M-Zapfen abhängig ist.

Zusammenfassend lässt sich folgendes feststellen: Die oben dargestellten Übereinstimmungen mit den Ergebnissen der eingangs vorgestellten Studien

zeigen, dass der Versuchsaufbau geeignet ist, die bekannten Ergebnisse zu reproduzieren. Neu ist die Beobachtung, dass die Flickerererkennung –mit einer Ausnahme– unabhängig von dem L:M-Zapfenverhältnis ist.

Die Ergebnisse zeigen auch, dass das Sehsystem ein ungleiches L:M-Verhältnis ausgleichen kann. Die möglichen Ursachen werden in den Abschnitten “Kompensationsmechanismen” und “Einfluss der Präsentationsdauer” diskutiert.

5.6. Aufgabenschwierigkeit und Kompensation

Zwei Faktoren, die auf die Ergebnisse aller Versuche Einfluss nehmen können, werden in einem gemeinsamen Kapitel diskutiert: Der Einfluss der Aufgabenschwierigkeit und Kompensationsmechanismen.

5.6.1. Einfluss der Aufgabenschwierigkeit

Die Ergebnisse früherer (beispielsweise Dain und King-Smith, 1981) Studien zeigen, dass mit der Verringerung der Präsentationsdauer eines Reizes auch die Leistung insbesondere der Dichromaten sinkt. Die verwendeten Reize wurden in diesen Studien maximal 2000 ms, mindestens aber 60 ms gezeigt. Ihre Präsentationszeit ist damit deutlich kürzer als die der in der vorliegenden Arbeit verwendeten 3000ms dauernden Reize, die im Vergleich folglich eine einfache Aufgabe darstellen. Es ist also zu erwarten, dass die gefundenen Unterschiede bei der Verwendung von Reizen, die eine höhere Schwierigkeit aufweisen, größer ausfallen beziehungsweise dass Unterschiede unter Bedingungen auftreten können, unter denen in der vorliegenden Arbeit keine gefunden wurden.

Andererseits werden bei einem geringen Interstimulusintervall –besonders bei 50 ms– die Effekte von Rückwärtsmaskierung (Sperling, 1960; Turvey, 1973) und Psychologic Refractory Period (PRP; Telford, 1931; Vince, 1949) so groß, sodass ein zu geringer zeitlicher Abstand zwischen den Reizen das Ergebnis beeinflussen kann. Auch können die Nacheffekte sinusoidaler Muster bei einer kurzen Präsentationsdauer mehr Einfluss auf das Versuchsergebnis nehmen: Bradley, Switkes und DeValois (1988) zeigten, dass nach dreiminütiger Fixation

eines Adaptationsmusters eine bis zu 10 Sekunden anhaltende Verringerung der Kontrastempfindlichkeit für gleich orientierte Sinusmuster auftreten kann. Da die Reize in der vorliegenden Arbeit in Gegenphase gezeigt werden, ist dieser Effekt hier jedoch auszuschließen.

Auch von Mauck et al. (2005) und Jägle et al. (2005) wird diskutiert, dass Unterschiede zwischen Trichromaten und Dichromaten erst unter der Voraussetzung messbar werden, dass die Aufgabenschwierigkeit groß ist und dass, wenn dies nicht der Fall ist, Kompensationsmechanismen (siehe unten) genutzt werden können. Weitere Untersuchungen dieser Frage könnten einen wertvollen Beitrag zum Verständnis der Farbwahrnehmung leisten.

5.6.2. Kompensationsmechanismen

Zahlreichen Überlegungen wurden über Mechanismen zum Ausgleich eines veränderten relativen L:M-Zapfenverhältnisses angestellt. Ob die Leistungen Farbumterscheidung, Kontrastempfindlichkeit und Farbkonstanz möglicherweise einen gemeinsamen Kompensationsmechanismus für ein verändertes relatives L:M-Zapfenverhältnis nutzen, wird im Folgenden diskutiert.

Augenbewegungen

Willkürliche und unwillkürliche Augenbewegungen können eine Rolle spielen: Bei Single-Gene Dichromaten können Rezeptoren ohne Pigment existieren, wodurch die veränderte Farbwahrnehmung erklärt wird. Wie Sharpe et al. (1998) herausfanden, können aber bestehende blinde Areale der Netzhaut durch Mikrosakkaden ausgeglichen werden. Auch Jägle et al. (2005) machen Mikrosakkaden zum Teil mit dafür verantwortlich, dass bestehende Nachteile bei Dichromaten ausgeglichen werden können. Weitere Beobachtungen wurden in der vorliegenden Studie gemacht: Viele Probanden gaben an, dass durch schnelle, willkürliche Augenbewegungen die Sinusmuster erkennbar wurden, die bei Fixation nicht erkennbar waren. Die Probanden waren angewiesen, die Fixation einzuhalten, dies wurde jedoch nicht kontrolliert. Viele Dichromaten erklärten im persönlichen Gespräch, dass sie unter ihrer Einschränkung litten. Viele von ihnen wirkten subjektiv äußerst motiviert, so

dass möglicherweise eine Bereitschaft bestand, die Fixation nicht streng einzuhalten. Eine Überwachung der Augenbewegung beispielsweise durch eine Kamera oder durch Ableitung von Muskelpotentialen der Augenmuskulatur wäre geeignet, Fixation und Mikrosakkaden zu überwachen.

Kortikale und weitere Mechanismen

Ein verringertes Auftreten von Rauschen im Sehsystem könnte für alle drei Leistungen eine Rolle spielen: Diese Erklärung von Abramov et al. (2000) und Gordon et al. (2000) setzt die Annahme voraus, dass ein ungleiches relatives L:M-Zapfenverhältnis mit einer Verringerung oder dem Fehlen der Signale eines Rezeptortyps einhergeht. Hierdurch würde weniger Farbinformation in das Sehsystem eingespeist. Damit würde allerdings auch weniger Rauschen in das System gelangen, wodurch eine schärfere Unterscheidung möglich ist: Werden die Informationen beispielsweise zweier rezeptiver Felder von einer hierarchisch nachgeschalteten Stelle verrechnet, so sind die Informationen der beiden Neurone –repräsentiert durch deren Erregungsmaxima bei zwei verschiedenen Orten des Spektrums– weniger durch Rauschen belastet. Bei Maxima, die im Spektrum nahe beieinander liegen (wie es bei L- und M-Zapfern der Fall ist) ist daher eine schärfere Trennung zwischen den beiden Maxima möglich. Hierdurch wäre bei achromatischen Reizen eine höhere räumliche Auflösung möglich ist. Tatsächlich betrifft die Beobachtung von Gordon et al. Und Abramov et al. nur die Identifikation von statischen, nicht aber von flickernden Reizen. Auch Jäggle et al. (2005) greifen diese Überlegung auf und machen die Verminderung des Rauschens für die hohe Sehschärfe von mg-Dichromaten verantwortlich. Der vorgestellte Mechanismus könnte auch die Farbkonstanz unabhängig vom relativen L:M-Zapfenverhältnis machen.

Auch Erfahrung durch Lernen (Plastizität) kann Auswirkungen auf das Zustandekommen aller drei Leistungen haben: Neitz et al. (2002, siehe Einleitung) schließen von ihren Ergebnissen auf einen kortikal lokalisierten, auf Erfahrung basierenden Mechanismus, der auch ein extrem verändertes relatives L:M-Zapfenverhältnis ausgleichen kann. Dieser Mechanismus könnte die Unabhängigkeit der Farbkonstanz vom relativen L:M-Zapfenverhältnis

erklären. Auch die Tatsache, dass Erfahrung eine wichtige Rolle für das Zustandekommen der Farbkonstanz spielt, lässt die Beteiligung eines erfahrungsbasierten Mechanismus, wie er von Neitz et al. (2002) postuliert wird, möglich erscheinen.

Auch Jägle et al. (2005) diskutieren einen kortikalen Ausgleichsmechanismus: Sie halten es für möglich, dass eine höhere Zahl retinaler und kortikaler Neurone für die Verarbeitung von Helligkeit zur Verfügung stehen, da aufgrund des veränderten retinalen Mosaiks bei Dichromaten weniger Zellen mit der Verarbeitung von Farbopponenz befasst sind. Resultat ist dieser Überlegung zufolge eine höhere Helligkeits-Kontrastempfindlichkeit von Dichromaten. Jägle et al. (2005) vermuten, dass die retinale und kortikale Organisation nur dann die größtmögliche Sehschärfe erbringt, wenn alle Pigment-Gene zu einem kritischen Zeitpunkt in der Entwicklung vorhanden sind. Wenn dies nicht der Fall ist, könnte eine abweichende Organisation der Sehbahn –wie oben vorgeschlagen– resultieren.

Die Farbkonstanz wird mit V4 in Verbindung gebracht, während die Beteiligung von V1 konträr diskutiert wird (MacEvoy und Paradiso 2001; Wachtler, Sejnowski und Albright 2003; Zeki 1983; Zeki und Marini 1998; Bartels und Zeki 2000). Um die Unabhängigkeit der Farbkonstanz von dem relativem L:M-Zapfenverhältnis in einem Modell zu erklären, muss man entweder davon ausgehen, dass der Mechanismus, der für die Farbkonstanz verantwortlich ist, von einer bereits erbrachten Kompensation profitiert oder aber selbst eine Anpassung vornimmt.

Weitere Hinweise auf die Ebene, auf der die Kompensation erbracht wird, existieren: Aus den Ergebnissen ihrer ERG-Studie schließen Kremers et al. (2000), dass die Empfindlichkeit des Helligkeitskanals direkt von der Dichte der L- und M- Rezeptoren abhängt, während im Farbkanal ein Kompensationsmechanismus existiert. Mit den Ergebnissen der vorliegenden psychophysischen Untersuchungen stimmt die Existenz eines Ausgleichsmechanismus für die temporale Farbkontrastempfindlichkeit überein. Möglicherweise trägt dieser oder ein ähnlicher Mechanismus auch zur hohen

räumlichen Farbkontrastempfindlichkeit bei, er könnte den Vorteil des geringeren Rauschens (siehe oben) ergänzen. Darüber hinaus wurde jedoch in der oben genannten Studie von Kremers et al. (2000) keine Abhängigkeit zwischen relativem L:M-Zapfenverhältnis und der Kontrastempfindlichkeit für Helligkeitsreize gefunden. Eine Kompensation in diesem Kanal müsste also auf einer anderen Ebene ansetzen als auf der vom ERG erfassten retinalen. Hood et al. (2000, 2002) messen in ihrer Studie sowohl multifokale ERGs (mfERG) als auch multifokale visuell evozierte Potentiale (mfVEP). Mit diesen Methoden untersuchen sie Reize, die im parvozellulären Kanal verarbeitet werden. Sie folgern, dass in den bipolaren Zellen noch keine Verarbeitung stattgefunden hat, im Striatum hingegen eine Gewichtung stattgefunden haben muss.

5.7. Zusammenfassung der Diskussion

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass ein unterschiedliches L:M-Zapfenverhältnis (aufgrund unterschiedlicher Zapfenverhältnisse oder Pigmentempfindlichkeit) nur wenig Auswirkung auf die alltäglichen Sehleistungen hat. Ursache ist möglicherweise ein Kompensationsmechanismus. Von diesem lässt sich die folgende Vorstellung entwickeln: Es ist denkbar, dass die gleichen Mechanismen, die Kontrastempfindlichkeit und Farbunterscheidung vom relativen L:M-Zapfenverhältnis unabhängig machen, auch für das Zustandekommen der Farbkonstanz genutzt werden. Neben der in der Sehbahn zwischen Retina und Striatum stattfindenden Kompensation sind dies: Die Ausnutzung des verringert auftretenden Rauschens, Plastizität sowie willkürliche und unwillkürliche Augenbewegungen. Weder eine genaue Lokalisation noch eine genauere Aussage über die Arbeitsweise der Kompensationsmechanismen sind aber aufgrund der vorliegenden Studie möglich. Elektrophysiologische Untersuchungen und bildgebende Verfahren erscheinen als geeignete Verfahren, um die Frage näher zu untersuchen. Aufschlussreich wäre auch eine Untersuchung des Einflusses der Präsentationsdauer auf die Zusammenhang zwischen L:M-Zapfenverhältnis und Farbkonstanz. Schließlich könnte eine exakte Genotypisierung der Versuchspersonen eine genaue Charakterisierung der Farbkonstanz-Leistungen ermöglichen.

6. Literaturangaben

6.1. Schrift

Abramov, I., Gordon, J., Wakeland, M., Tannazzo, T., Delman, H., & Galand, R. (2000) Suprathreshold binocular contrast summation. *Investigative Ophthalmology & Visual Science Supplement*, 41, S731.

MacAdam, D. L. (1943) Specification of small chromaticity differences in daylight. *Journal of the Optical Society of America*, 33, 18-26.

Albrecht, J., Jägle, H., Hood, D. C., & Sharpe, L. T. (2002). The multifocal electroretinogram (mfERG) and cone isolating stimuli: Variation in L- and M-cone driven signals across the retina. *Journal of Vision*, 2(8), 543-558.

Asenjo, A. B., Rim, J., & Oprian, D. D. (1994). Molecular determinants of human red/green color discrimination. *Neuron*, 12, 1131-1138.

Backhaus, Erichson, Plinke, Weiber (2003) *Multivariate Analysemethoden*. 10. Auflage, Springer Verlag.

Bartels, A.; Zeki, S. (2000) The architecture of the colour centre in the human visual brain: New result and a review. *European Journal of Neuroscience*, 12, 172-193.

Bieber, M. L., Kraft, J. M., & Werner, J. S. (1998). Effects of known variations in photopigments on L/M cone ratios estimated from luminous efficiency functions. *Vision Research*, 38, 1961-1966.

Billmeyer, Jr.; Fred, W.; Saltzman, M (1993) *Grundlagen der Farbtechnologie*, 2. Auflage, Muster – Schmidt, Göttingen.

Bjorklund, R.A., Magnussen, S. (1981) A study of interocular transfer of spatial adaptation. *Perception*, 10, 511-518.

Boynton, R.M. (1979) *Human Color Vision*. New York:Holt, Rinehart & Winston, p. 135.

Bradley, A., Switkes, E., De Valois, K. (1988) Orientation and spatial frequency selectivity of adaption to color and luminance gratings, *Vision Research*, Vol. 28, No 7. pp. 841-856.

Brainard, D.H., Roorda, A., Yamauchi, Y., Calderone, J.B., Metha, A., et al. (2000) Functional consequences of the relative numbers of L and M cones. *J. Opt. Soc. Am. A* 17 (3):607-14.

v. Campenhausen, Christoph (1993) *Die Sinne des Menschen, Einführung in die Psychophysik der Wahrnehmung*, 2. Auflage, Thieme Verlag Stuttgart

Carroll, J., Neitz, J., Neitz M. (2002) Estimates of L:M cone ratio from ERG flicker photometry and genetics. *Journal of Vision* 2(8), 531-542.

Carroll, J., McMahon, C., Neitz, M., & Neitz, J. (2000) Flicker-photometric electroretinogram estimates of L:M cone photoreceptor ratio in men with photopigment spectra derived from genetics. *Journal of the Optical Society of America A*, 17, 499-509.

Chang, Y., Burns, S. A., & Kreitz, M. R. (1993). Red-green flicker photometry and nonlinearities in the flicker electroretinogram. *Journal of the Optical Society of America A*, 10, 1413-1422.

Cicerone, C. M. (1990) Color appearance and the cone mosaic in trichromacy and dichromacy. In Y. Ohta (Ed.), *Colour vision deficiencies* (pp. 1-12). Amsterdam: Kugler & Ghedini Publications.

Dain, S. J., & King-Smith, P. E. (1981). Visual thresholds in dichromats and normals; the importance of post-receptoral processes. *Vision Research*, 21, 573-580.

De Lange, H. (1958) Research into the Dynamic Nature of the Human Fovea@ Cortex Systems with Intermittent and Modulated Light. II. Phase Shift in Brightness and Delay in Color Perception. *J Opt Soc Am* 48: 784-789.

Derrington, A.M., Krauskopf, J., Lennie, P., (1984) Chromatic mechanisms in the lateral geniculate nucleus of macaque. *J. Physiol.* 357:241-65.

DeValois, R.L. (1960) Color vision mechanisms in the monkey. *J. Gen. Physiol.* 43 [Suppl. 2], 115-128.

DeValois, R.L. (1965) Analysis and coding of color vision in the primate visual system. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 30:567-79.

DeValois, K.K. (1977) Spatial frequency adaptation can enhance contrast sensitivity. *Vision Res.* 17, 1057-1065.

DeVries, H. L. (1946). Luminosity curve of trichromats. *Nature (London)*, 157, 736-737.

Drummond-Borg M., Deeb S.S., Motulsky A.G. (1989) Molecular patterns of X chromosome-linked color vision genes among 134 men of European ancestry. *Proc Natl Acad Sci USA* 86:983-987.

MacEvoy, S.P.; Paradiso, M.A. (2001) Lightness Constancy in primate visual cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci USA*, 98, 8827-8831

Fechner, G. (1860/1966) *Elements of Psychophysics* (H. E. Adler, Trans.) (Vol. 1). New York: Holt, Rinehart & Winston.

Gegenfurtner, K. M., Kiper, D. C. (2003) Color Vision. *Annu-Rev. Neurosci.* 2003. 26: 181-206.

Gilinsky, A. S. (1968) Orientation-specific effects of patterns of adapting light on visual acuity. *J. opt. Soc. Am.* 58, 13-17.

Goethe, J.W. (1810) *Zur Farbenlehre*.

Gordon, H., Delman, H., Abramov, I., Tannazzo, T., & Scuello, M. (2000) Supersensitivity in color-anomalous observers. *Investigative Ophthalmology & Visual Science Supplement*, 41, S807.

Gunther, K. L., Dobkins, K. R. (2002) Individual differences in chromatic (red/green) contrast sensitivity are constrained by the relative number of L-versus M-cones in the eye. *Vision Research* 42 (2002) 1367-1378.

Hagstrom, S. A., Neitz, J., & Neitz, M. (1998). Variations in cone populations for red-green color vision examined by analysis of mRNA. *NeuroReport*, 9, 1963-1967.

Hagstrom, S. A., Neitz, M., & Neitz, J. (2000). Cone pigment gene expression in individual photoreceptors and the chromatic topography of the retina. *Journal of the Optical Society of America A*, 17, 527-537.

Von Helmholtz, H. (1896) *Handbuch der Physiologischen Optik*. Voss, Hamburg.

Hering, E. (1920) *Outlines of a theory of the light sense*. Harvard: Harvard University Press.

Hofer H., Carroll J., Neitz, J., Neitz M., Williams D.R. (2005) Organization of the Human Trichromatic Cone Mosaic, *Journal of Neuroscience* 25(42):9669-967

Hood, D. C., Yu, A. L., Zhang, X., Albrecht, J., Jägle, H., & Sharpe, L. T. (2002). The multifocal visual evoked potential and cone-isolating stimuli: Implications for L- to M-cone ratios and normalization. *Journal of Vision*, 2(2), 178-189.

Hood, D. C. (2000) Assessing retinal function with the multifocal technique. *Progress in Retinal and Eye Research*, 19, 607–646.

Hsia, Y., & Graham, C. H. (1957). Spectral luminosity curves for protanopic, deuteranopic, and normal subjects. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 43, 1011–1019.

Hubel, D.H., Livingstone, M.S. (1985) Complex un-orientated cells in a subregion of primate area 18. *Nature* 315,325-327.

Hubel, D.H. (1988) *Eye, Brain and Vision*. New York, Scientific American Library.

Hubel, D.H., Wiesel, T.N. (1962) Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J. Physiol. (Lond.)* 160, 106-154.

Hubel, D.H., Wiesel, T.N., Stryker, M.P. (1978) Anatomical demonstration of orientation columns in macaque monkey. *J. Comp. Neurol.* 177, 361-379.

Hulbert, A. (1999) Is Color Constancy real? *Current Biology*, 9 (15), 558-561.

Humanski, R. A., Wilson, H. R. 1992: Spatial frequency mechanisms with short wavelength sensitive cone inputs. *Vision Research*, 32, 549-560.

Jägle, H., De Luca, E.; Serey, L., Bach, M., Sharpe, L.T. (2005) Visual acuity and X-linked color blindness. *Graefe's Arch Clin Exp Ophthalmol* Vol. 244 (4), 447-453.

Jaeger, W. 1982: *Untersuchungen zu Farbkonstanz und Farbgedächtnis (Investigations concerning colour constancy and colour memory)*. Heidelberger Akademie der Wissenschaften, mathematische- naturwissenschaftliche Klasse, 5. Auflage.

Kandel, E. R., Schwartz, J. H., Jessell, T. M. (1991) *Principles Of Neural Science*.
3. Auflage, Prentice-Hall International Inc.

Kraft, J.M.; Brainard, D.H. (1999) Mechanisms of Color Constancy under nearly natural viewing. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 96, 307-312.

Krauskopf, J., Williams, D.R., Heeley, D.W. (1982) Cardinal directions of color space. *Vision Res.* 22(9):1123-31.

Kremers, J. (2005) *The Primate Visual System: A Comparative Approach*, Wiley, Chichester, Great Britain.

Kremers, J., Scholl, H. P. N., Knau, H., Berendschot, T. T. , Usui, T., & Sharpe, L. T. (2000). L/M cone ratios in human trichromats assessed by psychophysics, electroretinography, and retinal densitometry. *Journal of the Optical Society of America A*, 17, 517-526.

Kremers, J., Usui, T., Scholl, H. P., & Sharpe, L. T. (1999). Cone signal contributions to electroretinograms [correction of electrograms] in dichromats and trichromats. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 40, 920–930.

Von Kries, J. (1905) *Handbuch der Physiologie des Menschen*.

LeGrand, Y. (1957) *Light, Color and Vision*. Chapman and Hall, Ltd., Pages 126, 134.

Liebermann, H. R., Pentland, A.P. (1982) Microcomputer-based estimation of psychophysical thresholds: The best PEST. *Behaviour Research Methods & Instrumentation*, Vol 14 (1), 21-25.

McMahon, C., Neitz, J., & Neitz, M. (2004) Evaluating the human X-chromosome pigment gene promoter sequences as predictors of L:M cone ratio variation. *Journal of Vision*, 4(3), 203-208.

Mauck, M., Levin, J., Neitz, J., Neitz, M. (2005) Normal L:M cone ratio variations and the acuity of color vision. XVIIIth Symposium of the International Colour Vision Society.

Maxwell, J.C. (1855) Experiments on colour, as perceived by the eye, with remarks on colour blindness. *Transactions of the Royal Society, Edinburgh*, 21, 275-298.

McCullough, C (1965) The Conditioning of Color-Perception, *American Journal of Psychology*, Vol. 78, No. 3, pp. 362-378.

Merbs SL, Nathans J (1992a) Absorption spectra of human cone pigments. *Nature* 356:431-432.

Merbs SL, Nathans J (1992b) Absorption spectra of the hybrid pigments responsible for anomalous color vision. *Science* 258:464-466.

Methling, Dieter 1996: *Bestimmen von Sehhilfen*; 2. Auflage; Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.

Michael, C.R. 1979: Color-Sensitive Hypercomplex Cells in Monkey Striate Cortex. *Journal of Neurophysiology*, 42 (3) 726-744.

Mollon, J.D. (1982). Color vision. *Annu. Rev. Psych.* 33, 41–85.

Munsell, A. H. (1929) *Book of Colors: A Revision and Extension of the Atlas of the Munsell Color System*. Baltimore.

Neitz, M., Neitz, J., & Grishok, A. (1995) Polymorphism in the number of genes encoding long-wavelength sensitive cone pigments among males with normal color vision. *Vision Research*, 35, 2395-2407.

Neitz J., Carroll J., Yamauchi Y., Neitz M., Williams D.R. (2002) Color Perception Is Mediated by a Plastic Neural Mechanism that Is Adjustable in Adults. *Neuron*, Vol. 35, 783–792.

Pokorny, J., and Smith, V.C. (1977). Evaluation of a single pigment shift model of anomalous trichromacy. *J. Opt. Soc. Am.* 67, 1196–1209.

Pschyrembel, W (1998), *Klinisches Wörterbuch*, De Gruyter, Seite 485.

Regan, B. C., Reffin, J. P., Mollon, J. D. (1993) Luminance Noise and the Rapid Determination of discrimination ellipses in colour deficiency. *Vision Research*, Vol. 34, No. 10, 1279-1299.

Roorda, A., Williams, DR. (1999) The arrangement of the three cone classes in the living human eye. *Nature* 397 (6719):520-22.

Ruettiger, L.; Braun, D.I.; Gegenfurtner, K.R. (1999) Selective Color constancy deficits after circumscribed unilateral brain lesions. *Journal of Neuroscience*, 19, 3094-3106.

Rushton, W. A. H., & Baker, H. D. (1964) Red/green sensitivity in normal vision. *Vision Research*, 4, 75-85.

Sharpe, L. T., Stockman, A., Jägle, H., Knau, H., Klausen, G., Reitner, A., et al. (1998) Red, green, and red-green hybrid pigments in the human retina: Correlations between deduced protein sequences and psychophysically measured spectral sensitivities. *The Journal of Neuroscience*, 18, 10053-10069.

Sharpe, L. T., Stockman, A., Jägle, H., & Nathans, J. (1999). Opsin genes, cone photopigments, color vision, and color blindness. In K. R. Gegenfurtner & L. T. Sharpe (Eds.), *Color vision: From genes to perception* (pp. 3–51). Cambridge: Cambridge University Press.

Sharpe, L. T., de Luca, E., Hansen, T., Jägle, H., & Gegenfurtner, K. R. (2006) Advantages and disadvantages of human dichromacy. *Journal of Vision*, 6(3), 213-223.

Sjoberg, S. A. (1998). The human X-chromosome visual pigment gene array: Individual differences, gene expression, and evaluation as a candidate locus in age-related macular degeneration. Unveröffentlichte Doktorarbeit, Medical College of Wisconsin, Milwaukee, WI.

Smith, M.C. (1967) Theories of the psychological refractory period. *Psychological Bulletin*, 67, 202-213.

Sperling, G. (1960) The information available in brief visual presentation. *Psychological monographs: General and Applied*, Vol 74, ges. Nummer 498, 1-29.

Stockman, A.; MacLeod, D. I. A.; De Priest, D. D. (1991): The temporal properties of the human shortwave photoreceptors and their associated pathways. *Vision Research*, 31, 189-208.

Stockman and Sharpe (2000) , Cone fundamentals, <http://www.cvrl.org>

Svaetichin, D., MacNichol, E.F. Jr. (1958) Retinal mechanisms for chromatic and achromatic vision. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 74,385-404.

Telford, C.W. (1931) The refractory phase of voluntary and associative responses. *Journal of Experimental Psychology*, 14, 1-36.

Turvey, M. T. (1973) On peripheral and central process in vision. *Psychological Review*, 80, 1-52.

Van Nes F. L. und Bouman M. A. (1967) Spatial modulation transfer in the human eye. *J opt Soc Am.* 57: 401-406.

Vimal, R. L. P., Pokorny, J., Smith, V. C., & Shevell, S. K. (1989). Foveal cone thresholds. *Vision Research*, 29, 61-78.

Vince, M. (1949) Rapid response sequences and the psychological refractory period. *British Journal of Psychology*, 40, 23-40.

Vos und Walraven (1971) On the derivation of the foveal receptor primaries. *Vision Research*, 11(8):799-818.

Wachtler, T.; Sejnowski, T.J.; Albright, T.D. (2003) Representation of color stimuli in awake macaque primary visual cortex. *Neuron*, 37, 681-691.

Wald, G. (1966). Defective color vision and its inheritance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 55, 1347–1363.

Werner, A; Sharpe, L.T.; Zrenner, E. (2000) Asymmetries of time course of chromatic adaptation and the significance of contrast. *Vision Research*, 40 1101-1113.

Wyszecki G.; Stiles WS (1974) Colour-matching data and the spectral absorption curves of visual pigments. *Vision Research*, 14(2):195-207.

Yang, J.N.; Shevell, S.K. (2002) Stereo disparity improves color constancy. *Vision Research*, 42, 1979-1989.

Zeki, S.M. (1983) Colour coding in the cerebral cortex. *Neuroscience*, 9, 741-781.

Zeki, S.M.; Marini, L. (1998) Three cortical stages of color processing in the human brain. *Brain* 121, 1669-1685.

6.2. Internetadressen und Weitere

Ehmer, A. (2006), Diplomarbeit: Kortikale Farbmechanismen: Statistische Erhebung zur Farbkonstanz.

Gegenfurtner, K. R.; Walter, S.; Braun, D. I.: Visuelle Informationsverarbeitung im Gehirn

URL: <http://www.allpsych.uni-giessen.de/karl/teach/aka.htm> [10.11.2005]

URL: <http://www.allpsych.uni-giessen.de/karl/teach/Wahrnehmung> [10.11.2005]

7. Liste der Abkürzungen

AFC	Alternative Forced Choice
AP	Aktionspotential
AUC	Fläche unter der Kurve („Area Under The Curve“)
BCP-Gen	Gen, welches das Blau-Pigment kodiert (Blue Cone Pigment)=S-Gen
CCT	Cambridge Colour Test
CGL	Corpus geniculatum laterale
CIE	Commission Internationale de l'Éclairage
Cyc/deg	Zyklen pro Grad
EEG	Elektroenzephalogramm
ERG	Elektroretinogramm
FK	Farbkonstanz
GCP-Gen	Gen, welches das Grün-Pigment kodiert (Green Cone Pigment)=M-Gen
HCF	Heterochromatischer Flickertest
HUGO/GDB Nomenklatur	
Hz	Hertz
KE	Kontrastempfindlichkeit
K-Kanal	Koniozellulärer Kanal
L-Rezeptoren (L-Zapfen)	Langwellen-Rezeptoren
mfERG	Multifokales Elektroretinogramm
mfVEP	Multifokale visuell evozierte Potentiale
Mg	Multi-gene
mg	multi-gene
M-Kanal	Magnozellanaler Kanal
MOL	Grenzwertmethode („Method of Limits“)
M-Rezeptoren (M-Zapfen)	Mittelwellen-Rezeptoren
P-Kanal	Parvozellulärer Kanal
RCP-Gen	Gen, welches das Rot-Pigment kodiert (Red

	Cone Pigment)=L-Gen
Relatives L:M-Verhältnis	Relatives Zahlenverhältnis der Lang- zu den Mittelwellenrezeptoren
RHO-Gen	Rhodopsin-Gen
S.E.M.	Standardfehler des Mittelwertes
sg	Single-gene
S-Rezeptoren (S-Zapfen)	Kurzwellen-Rezeptoren („Short-wave“)
VEP	Visuell evozierte Potentiale

Danksagung

Ich danke meinen Eltern, Uta und Peter Krobe, für alles, was sie mir seit der letzten Danksagung –und vor dieser– ermöglicht haben.

Lebenslauf

Persönliche Daten

Geboren am 4.6.1971 in Konstanz,
Deutsche Staatsangehörigkeit.

Schulbildung

- 1977 bis 1990 Besuch von Grundschule und Gymnasium in Kiel.
5/1990 Abitur

Studium der Biologie

- 8/1990 bis 8/1998 Studium der Biologie an der Eberhard-Karls-Universität
Tübingen.

- 7/1998 Diplom,
Fächer: Tierphysiologie, Pharmakologie, Parasitologie.

Abgabe der Diplomarbeit „Allokation von Aufmerksamkeit bei
visueller Bewegungswahrnehmung“ (Labor für kognitive
Neurowissenschaften, Neurologische Universitätsklinik
Tübingen).

Studium der Medizin

- Ab 4/1998 Studium der Medizin an der Eberhard-Karls-Universität
Tübingen.

Praktisches Jahr

- 4/2004 bis 8/2004 Innere Medizin, Kreiskrankenhaus Hechingen.
8/2004 bis 12/2004 Chirurgie, Kreiskrankenhaus Hechingen.
12/2004 bis 4/2005 Akutstation der Psychiatrischen Universitätsklinik Tübingen.

Prüfungen

- 4/2000 Ärztliche Vorprüfung.
- 4/2002 1. Staatsexamen.
- 4/2004 2. Staatsexamen.
- 5/2005 3. Staatsexamen.

Zivildienst

- 4/1999 bis 4/2000 Zivildienst als Rettungssanitäter des DRK, Ortsverband Tübingen.

Auslandsaufenthalt

- 8/1994 bis 8/1995 Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

Publikation und Kongressteilnahmen

- 1998 Krope K, Husain M. & Treue S. (1998). Allocation of Attention in Motion Perception. Proceedings of the 26th Göttingen Neurobiology Conference, I, 82.
- 1997 und 1998 Verschiede Kongressteilnahmen mit Posterpräsentation in München, Göttingen und Tübingen im Rahmen der Diplomarbeit. Verschiedene Vorträge.