

Kortikale Farbverarbeitung

Seminar Farbwahrnehmung
Referat von Catrin Fiebich

Cortical Mechanism Of Colour Vision

Cortical Mechanisms Of Colour Vision

• Von Karl R. Gegenfurtner
(Professor an der Universität Giessen)

• Weitere Werke:

- Gegenfurtner, K.R. and Sharpe, L.T. (Hrsg.) Color Vision: From Genes to Perception. Cambridge University Press: New York, 1999.

- Gegenfurtner, K.R. (1990) Iconic memory, color discrimination and contrast detection. Ph. D. Dissertation, New York University.

- Gegenfurtner, K.R. (1990) Iconic memory, color discrimination and contrast detection. Ph. D. Dissertation, New York University.

Cortical Mechanism Of Colour Vision



Übersicht

1. Einleitung

2. Das sensorische System

- 2.1 Thomas Young
- 2.2 Nathan
- 2.3 Stäbchen und Zapfen
- 2.4 Die Trichromatizität
- 2.5 Drei Kanäle
- 2.6 Univarianz
- 2.7 Retinale Ganglienzellen
- 2.8 LGN

Cortical Mechanism Of Colour Vision



Übersicht

3. Psychophysik

- 3.1 Liebmann
- 3.2 Kontrast
- 3.3 Berechnung des Inputs
- 3.4 Isoluminanter Reiz
- 3.5 Farbsehen vs. Helligkeitssehen
- 3.6 Stromeyer
- 3.7 Evolutionäre Unterschiede

4. Kortikale Farbverarbeitung

- 4.1 Chromatische Eigenschaften kortikaler Zellen
- 4.2 Chromatische Induktion und Farbkonstanz
- 4.3 Helligkeits- und Farbzellen

Cortical Mechanism Of Colour Vision



Übersicht

- 4.4 Farbkonstanz
- 4.5 Double opponent cells

5. Der primär visuelle Kortex

- 5.1 Rezeptive Felder im V1
- 5.2 Segregation and Integration
- 5.3 Sechs Studien
- 5.4 Blobs
- 5.5 Interblobs

6. Visuelles Areal V2

- 6.1 weitere Verarbeitung

Cortical Mechanism Of Colour Vision



Übersicht

7. Gibt es ein Farbzentrum?

- 7.1 Der Fall Jonathan I.
- 7.3 V4 als Farbzentrum

8. Fragen / Kritik

Cortical Mechanism Of Colour Vision

1. Einleitung

- Farben erleichtern die Objektwahrnehmung und Wiedererkennung
- Forschung über die physiologische Basis der Farbwahrnehmung
- Farbe wird zusammen mit den Informationen über die Helligkeit und die visuelle Form verarbeitet

Cortical Mechanism Of Colour Vision

2. Das sensorische System

- 3 Typen von Photorezeptoren für das Tagessehen (Young/Helmholtz, 19. Jahrhundert)

Man kann aus drei monochromatischen Lichtern jeden beliebigen Farbton herstellen

- A) Farbenblinde : besitzen überhaupt keine Zapfen
- B) Monochromaten nehmen Farbe nur als Intensitätsabstufung wahr
- C) Bei den Dichromaten sind nur je zwei Rezeptortypen funktionsfähig

Cortical Mechanism Of Colour Vision

2.1 Thomas Young (1802)

die Trichromatentheorie von Thomas Young

- Die Photorezeptoren sind für 3 verschiedene Wellenlängenbereiche des Lichts empfindlich, nämlich für kurzwelliges, mittelwelliges und langwelliges Licht (für die Primärfarben Blau, Grün und Rot, weil damit alle Farben gemischt werden können).

kurzwelliges Licht	↔	Blau	
mittelwelliges Licht	↔	Grün	
langwelliges Licht	↔	Rot	

Cortical Mechanism Of Colour Vision

2.2 Nathan und Mitarbeiter

- Forschung auf molekulargenetischem Level:

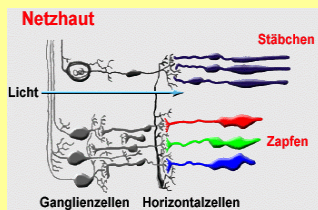
- Die Stäbchen und die kurzwelligen (S)- Zapfen sind phylogenetisch älter
- Die mittelwelligen (M)- und langwelligen (L)- Zapfen entwickelten sich aus einem gemeinsamen Vorfahren Pigment, dadurch: verbesserte Nahrungswahl

Cortical Mechanism Of Colour Vision

2.3 Stäbchen und Zapfen

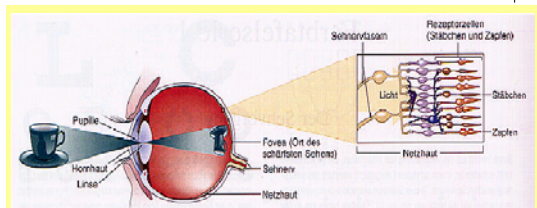
- Stäbchen: „rods“, zuständig für das skotopische Sehen in der Dämmerung

- Zapfen: „cones“, zuständig für das photopische Sehen in Helligkeit



Cortical Mechanism Of Colour Vision

2.3 Stäbchen und Zapfen



Farbe wird wahrgenommen, wenn Licht im Auge absorbiert und in Nervenimpulse umgewandelt wird

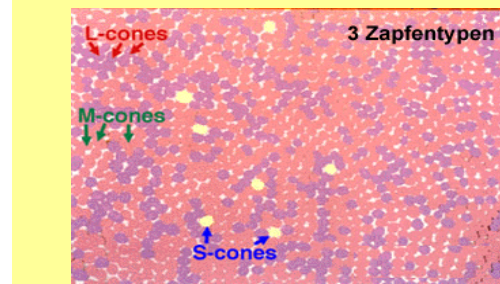
Cortical Mechanism Of Colour Vision

2.4 Trichromatizität

- Die einzelnen Farb-Zäpfchen sind in verschiedenen Farbbereichen empfindlich
- Blau-Zapfen = im violett - blauen -Bereich bis zum grünen.
- Rot-Zapfen = größte Empfindlichkeit im rot-orange mit einer zusätzlichen Empfindlichkeit im blauen,
- Grün-Zapfen = vor allem grün und gelb (kaum rotes oder blaues Licht)

Cortical Mechanism Of Colour Vision

2.4 Trichromatizität- Die drei Zapfentypen



Cortical Mechanism Of Colour Vision

2.5 Die drei Kanäle

- Im Auge werden Zapfensignale neu kombiniert
 - Übertragen die Information vom Auge ins Gehirn
- L+M Kanal = Helligkeit / Reizintensität
 - L-M Kanal = Rot-Grün Komponente
 - S- (L+M) Kanal = Blau-Gelb Komponente

Die Kanäle sind funktionell unabhängig und anatomisch getrennt in verschiedenen Ganglienzellen

Cortical Mechanism Of Colour Vision

2.5 Die drei Kanäle

Gegenfarbkanäle



Cortical Mechanism Of Colour Vision

2.6 Univarianz

- Von Rushton (1972)
 - zwei beliebige Lichtreize, die gleich absorbiert werden führen auch zu einer gleichen Reaktion der Zapfen
 - die spektrale Empfindlichkeit eines einzelnen Zapfentyps beschreibt die Wahrscheinlichkeit, mit der ein Photon absorbiert wird
 - Wenn ein Photon absorbiert wurde, geht die Wellenlängeninformation verloren.

Cortical Mechanism Of Colour Vision

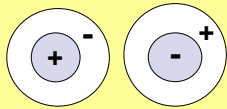
2.6 Univarianz

- Die aus der Absorption resultierende Zapfenerregung hängt also nur von der Anzahl absorbierter Photonen ab, nicht von deren Wellenlängen
- Aus dem Prinzip der Univarianz folgt, dass die spektrale Hellempfindlichkeitskurve der Zapfentypen proportional zu deren Absorptionsspektrum sein muß
- Vergleich der Zapfensignale zur Errechnung der Farbe des Objekts

Cortical Mechanism Of Colour Vision

2.7 Retinale Ganglienzellen

- Kleine, kreisförmige receptive Felder
- Ca. 50% On- Zentrum- Ganglienzellen und 50% Off- Zentrum- Ganglienzellen



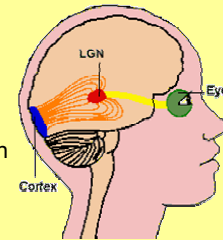
hohe Empfindlichkeit für örtliche Kontrastveränderungen

Die Ganglienzellfasern projizieren in eine der sechs Zellkörperschichten des Geniculatums

Cortical Mechanism Of Colour Vision

2.8 LGN (lateral geniculate nucleus)

- Magnozelluläre Schicht:
 - Helligkeit (Kontraste)
- Parvozelluläre Schicht:
 - rot-grün Informationen
- Koniozelluläre Schicht
 - blau-gelb Informationen



Cortical Mechanism Of Colour Vision

3. Psychophysik

- in der Psychophysik geht es im Allgemeinen darum, Beziehungen und Gesetzmäßigkeiten zwischen Reizintensität und – qualität, und Empfindungen, bzw. Urteilen über Empfindungen zu erforschen
- Forschung angetrieben von der Idee, dass Farbe, Form und Bewegung separat im visuellen Kortex verarbeitet werden

Cortical Mechanism Of Colour Vision

3.1 Liebmann, Ramachandran und Gregory

- Display zum selektiven Aktivieren des Farbsystems
- Konstruierung von Reizen, in denen jeder Punkt die gleiche Helligkeit hat

Iso- und Equiluminanzen
(nur Sättigung und Farbton variieren)

Cortical Mechanism Of Colour Vision

3.2 Kontrast Berechnung

Kontrast C wird definiert:

$$C = (L - L_o) / L_o$$

L: Helligkeit Objekts

L_o: Helligkeit Hintergrund

Problem: Isoluminante Reize haben keinen Helligkeitsunterschied zum Hintergrund

Cortical Mechanism Of Colour Vision

3.3 Berechnung der Stärke des Inputs

- Resultierender Zapfen Kontrast (C_{s,m,l})

$$\text{z.B. } C_s = (A_s - A_{so}) / A_{so}$$

A_s: Zapfenaktivität ausgelöst durch Objekt

A_{so}: Zapfenaktivität ausgelöst durch Hintergrund

Cortical Mechanism Of Colour Vision

3.4 Isoluminanter Reiz

- Helligkeit muss in jedem einzelnen Punkt gleich gehalten werden
- Ausgleich: Erregungsabstieg des L- Zapfens bedeutet genauso lange Abnahme der M-Zapfen Erregung

Cortical Mechanism Of Colour Vision

3.5 Farbsehen vs. Helligkeitssehen

- Zum Vergleichen:
Normalisierung des Inputs
- Effizienz der Verarbeitung zum größten Teil gleich, in manchen Fälle höhere Leistung für Helligkeitsreiz, da größere Eingangssignale erreicht werden können

Cortical Mechanism Of Colour Vision

3.6 Stromeyer und Mitarbeiter

- Visuelles System ist am empfindlichsten für kleine rote Lichtflecken
 - Schwellen kleiner für Gegensignale (isoluminant) als für gleiche Reize (luminant)
- > Veränderungen der Farbe werden besser wahrgenommen als Helligkeitsveränderungen

Cortical Mechanism Of Colour Vision

3.7 Evolutionäre Unterschiede

- Rot-grün Farbsehensystem entwickelte sich erst nachdem Helligkeitssystem schon da war
- Frage:
Wieso entwickelte sich das trichromatische Farbsehen?
- Häufige Antwort:
Spezifische Absicht der verbesserten Nahrungswahl durch den Gebrauch des L- M Gegenfarbkanals
(Psychophysikalische Daten weisen darauf hin, dass das Farbsehen eher eine generelle Rolle spielt)

Cortical Mechanism Of Colour Vision

4. Kortikale Farbverarbeitung

- Erst wenig über die kortikale Verarbeitung bekannt
- Zunehmende Spezialisierung der Neurone

Cortical Mechanism Of Colour Vision

4.1 Chromatische Eigenschaften kortikaler Zellen

- Welche Voraussetzung muss eine Zelle haben, um bei der Analyse von Farbe nützlich zu sein?

⇒ Farbe ist vielmehr eine Sinnesempfindung als eine physikalische Reizeigenschaft

Cortical Mechanism Of Colour Vision

4.2 Chromatische Induktion und Farbkonstanz



- Zwei Reize, die die gleiche Lichtverteilung reflektieren und daher zu den gleichen Mustern der Zapfenerrregung führen, können dennoch zu verschiedenen Farbwahrnehmung führen
= chromatische Induktion
- Verschiedene spektrale Lichtverteilungen führen zur gleichen Farbwahrnehmung (entweder durch metamerische Reize oder durch Interpretation)
= Farbkonstanz

Cortical Mechanism Of Colour Vision

4.3 Helligkeits- und Farbzellen



- Frühe Studien:
 - Zellen, die auf Helligkeitsreize reagieren
→ Helligkeitszellen
 - Zellen, die auf chromatische Reize reagieren
→ Farbzellen
- Ausmaß der Farbzellen auf unter 10% geschätzt

Cortical Mechanism Of Colour Vision

4.3 Helligkeits- und Farbzellen



- Aktuelle Definition:
 - Zellen, die die L- und M- Inputs addieren
→ Helligkeitszellen
 - Zellen, die L-, M- oder S- Zapfeninputs subtrahieren
→ Farbzellen
- Ausmaß der Farbzellen auf ca. 50% geschätzt

Cortical Mechanism Of Colour Vision

4.3 Helligkeits- und Farbzellen



- Wichtig:

Die Analyse von Helligkeit und Farbe verläuft im Kortex nicht getrennt

Cortical Mechanism Of Colour Vision

4.4 Farbkonstanz



Unter Farbkonstanz versteht man die Tendenz unseres visuellen Systems, die Farbe eines Objekts trotz Änderung der Wellenlängenzusammensetzung des von ihm reflektierten Lichts als gleich bleibend wahrzunehmen

Aber: menschliches Sehsystem nicht vollständig farbkonstant

Cortical Mechanism Of Colour Vision

4.4 Farbkonstanz



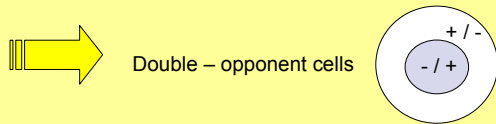
- Viele farbselektiven Zellen reagieren am besten auf einheitliche (Ober)flächen ihrer bevorzugten Farbe
 - Reaktion verändert sich wenn sich die Verteilung des Lichtes im rezeptiven Feld oder im ganzen Umfeld ändert
- Keine Unterscheidung zwischen lokalen Reflektionsveränderungen und globalen Veränderungen der Beleuchtung

Cortical Mechanism Of Colour Vision

4.5 Double – opponent cells

- Zelle mit einem rezeptiven Feld, welches im Zentrum und in seiner Umgebung gegenfarbig ist

→ Messung der Differenz des chromatischen Kontrastes zwischen Zentrum und Umfeld



Cortical Mechanism Of Colour Vision

4.5 Doppelte Gegenfarbzellen

Doppelte Gegenfarbzelle weist im Zentrum eine Rot(+)- Grün(-), im Umfeld eine Rot(-)-Grün(+) Organisation auf, oder umgekehrt (**double-opponent cell**)

- Doppelte Gegenfarbzellen mit orientierten rezeptiven Feldern scheinen sich gewöhnlich im V1 zu befinden

Cortical Mechanism Of Colour Vision

5. Der primär visuelle Kortex V1

(„striate cortex“)

- Die 1,5 Mill. Axone der Geniculaturneurone
→ Eingangsschicht des V1
- V1 Neuronen antworten nur schwach auf punktförmige Reize aber heftig auf kurze Lichtstreifen

Cortical Mechanism Of Colour Vision

5.1 Rezeptive Felder im V1

(Das rezeptive Feld eines Neurons ist der Bereich des Sehfeldes, bzw. die korrespondierende Fläche der Netzhaut innerhalb derer ein visueller Reiz die Impulsfrequenz des jeweiligen Neurons beeinflussen kann)

3 Neuronentypen:

1. Einfache Zellen (längliche rezeptive Felder, in erregende und hemmende Zone eingeteilt, mit bestimmter Orientierung)
2. Komplexe Zellen (keine eindeutige Unterteilung in hemmenden und erregenden Bereich, Bevorzugung bestimmter Bewegungsrichtung)
3. Hyperkomplexe Zellen (Streifen, Ecken und Winkel bestimmter Länge und bestimmter Bewegungsrichtung)

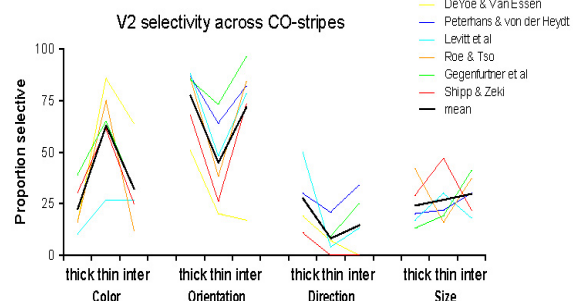
Cortical Mechanism Of Colour Vision

5.2 Segregation and Integration

- in keinem anderen Sinnessystem ist das Prinzip der *parallelen Verarbeitungskanäle* so offensichtlich wie im visuellen System.
- Aber wie werden die Teilprozesse der Farbverarbeitung wieder integriert (so genanntes *Bindungsproblem*, „binding problem“—), dass eine einheitliche Wahrnehmung eines Objektes mit allen seinen Eigenschaften zustande kommt?
- Das Färben des kortikalen Gewebes mit CO enthüllt eine Aufteilung der V1 und V2 Areale in CO- reiche und CO- arme Regionen

Cortical Mechanism Of Colour Vision

5.3 Sechs Studien



5.4 Blobs

- Fleckenartige Bereiche in der obersten Schicht der primären Sehrinde
- = Farbinformation
- Überwiegend Neuronen mit konzentrisch organisierten rezeptiven Feldern mit deutlichen Farbpräferenzen (Unterteilung in blau- gelbe und rot- grüne)

Cortical Mechanism Of Colour Vision

5.5 Interblobs

- Außerhalb der Blobs
- = Form- und Bewegungsinformationen
(bzw. in tieferen Schichten von V1)

Cortical Mechanism Of Colour Vision

6. Visuelles Areal V2

- Früher: Farbe → dünne Streifen
Bewegung → dicke Streifen
Form → blasse Streifen

Heute: Neurone in V2 nicht nur auf eines der Reizattribute beschränkt,
keine strikte Aufteilung der visuellen Information in parallelen Verarbeitungsbahnen

Cortical Mechanism Of Colour Vision

6.1 Weitere Verarbeitung

- Projektionen von V1 und V2
→ dorsaler Pfad über Area MT zum Scheitellappen oder Partialkortex
→ ventraler Pfad über Area V4 zum Inferotemporalappen

Cortical Mechanism Of Colour Vision

7. Gibt es ein „Farbzentrum“?

- Spezifische Defizite beim Farbsehen
⇒ Erwartung eines „colour centre“
- Achromatopsie → keine funktionsfähigen Zapfen, Lichtempfindlichkeit
- kein Fall von cerebraler Achromatopsie ohne andere visuelle Defekte

Cortical Mechanism Of Colour Vision

7.1 Der Fall Jonathan I.

- Farbenblinder Maler (nach Autounfall nur schwarz- weiß)
- Kein typischer Fall von Achromatopsie

Cortical Mechanism Of Colour Vision

7.2 V4 als Farbzentrum



- Wichtig für die Farbanalyse

aber: nur ein kleiner Teil von V4, auch andere Aspekte der Objekterkennung

und: hohe Farbsensitivität auch in V1 und V2

Cortical Mechanism Of Colour Vision

Danke für eure Aufmerksamkeit



Fragen?

Kritik?

Cortical Mechanism Of Colour Vision