**Allgemeine Psychologie Basis**

**E. Bruce Goldstein – Wahrnehmungspsychologie**

**9. Auflage**

**Kapitel 1 – Einführung in die Wahrnehmung**

**Der Prozess der Wahrnehmung**

* Wahrnehmung beginnt mit Umgebungsreizen und endet mit wahrnehmungsbedingter Verhaltensreaktion
* W**ahrnehmungsprozess** wird in sieben Schritten dargestellt; vom Reiz (Stimulus) zur Reaktion
  + = vereinfachte Darstellung! Denn -
  + Bei jedem Schritt geschehen verschiedene Dinge
  + Wahrnehmungsprozess muss sich nicht in einer festen Reihenfolge der Schritte entwickeln (z.B. ausgelöste Handlung kann Wahrnehmen und Erkennen verändern)

**Stimuli – Schritte 1 und 2**

* **Umgebungsreize** wirken von außen auf den Körper
* **Transformationsprinzip**: Reize und die von ihnen ausgelösten Reaktionen werden transformiert, d.h. verändert, bevor eine Wahrnehmung entsteht

z.B. erste Transformation – Licht fällt auf Baum und wird von dort in das Auge des Betrachtenden reflektiert. Beschaffenheit des reflektierten Lichts ist abhängig von:

* Lichtverhältnissen
* Eigenschaften des Perzepts z.B. Textur
* Eigenschaften der Atmosphäre

Reflektiertes Licht im Auge wird transformiert, indem es durch das **optische System** des Auges (Hornhaut/Cornea und Linse) fokussiert wird.

* Bei funktionierendem System entsteht ein scharfes Bild des Perzepts auf der Retina (Netzhaut; enthält Rezeptoren für das Sehen)
* **Repräsentationsprinzip**: Das, was wahrgenommen wird, kommt nicht durch direkten Kontakt mit einem verfügbaren Stimulus zustande, sondern durch Stimulusrepräsentationen in den Rezeptoren der Sinnessysteme und im Nervensystem

Die Unterscheidung zwischen Umgebungsreiz (Schritt 1) und dem Reiz auf Rezeptorebene (Schritt 2) macht beide Wahrnehmungsprinzipien deutlich: Transformation & Repräsentation

**Rezeptorprozesse der Transduktion – Schritt 3**

* **Sensorische Rezeptoren**: Sinneszellen, die auf Energieeinwirkung aus ihrer Umgebung ansprechen, wobei die Rezeptoren verschiedener Sinne auf verschiedene Energieformen spezialisiert sind z.B. visuelle Rezeptoren des Auges reagieren auf Licht

Wenn Licht auf die visuellen Rezeptoren des Auges fällt, reagieren sie auf zweierlei Weise:  
1) Sie verwandeln verfügbare Lichtenergie in eine andere Energieform, nämlich elektrische Energie; =**Transduktion** – Die Umwandlung einer Energieform, in eine andere Energieform  
2) Sie prägen Wahrnehmung, indem sie auf bestimmte Weise auf Reize antworten

* Visuelle Rezeptoren können Licht in elektrische Energie umwandeln, weil sie einen lichtempfindlichen Farbstoff, das **Sehpigment**, enthalten.
* Ohne Transduktion könnte keine Information über die Repräsentation des Baumes auf der Netzhaut zum Gehirn gelangen

**Neuronale Verarbeitung – Schritt 4**

* **Neuronale Verarbeitung**: Prozesse, die elektrische Signale innerhalb eines Netzwerks von Neuronen transformieren oder das Antwortverhalten individueller Neuronen verändern
* Veränderungen ergeben sich daraus, dass Signalweg von Rezeptoren zum Gehirn i.d.R. nicht nur in einer Richtung verläuft. Manche Signale werden verstärkt, andere Signale werden gehemmt und kommen gar nicht erst im Gehirn an
* Elektrischen Signale gelangen zu den für das jeweilige Sinnessystem primär „zuständigen“ Kortexbereichen, den primären sensorischen Kortexarealen
* Kortex: 2mm dicke Großhirnrinde, enthält „Maschinerie“ zur Wahrnehmung etc.

Primäres Areal für…  
Sehen 🡪 **Okzipitallappen** (Hinterhauptslappen)  
Gehör 🡪 **Temporallappen** (Schläfenlappen)  
Hautsinne 🡪 **Parietallappen** (Scheitellappen)

Der **Frontallappen** empfängt Signale von allen Sinnessystemen und hat wichtige, koordinatorische Funktionen bei mehreren Wahrnehmungsprozessen.

Die Abfolge der Transformationen, die zwischen Rezeptoren und dem Gehirn & innerhalb des Gehirns stattfinden, haben die Folge, dass sich die Muster der elektrischen Signale im Gehirn verändert haben (vs. Muster der Signale auf Rezeptorenebene)  
WICHTIG! Obwohl sich diese Signale verändert haben, repräsentieren sie immer noch das Perzept

**Verhaltensreaktion – Schritte 5 bis 7**

* Bei der Verhaltensreaktion werden die elektrischen Signale aus Schritt 4 in bewusste Erfahrung umgesetzt: Jemand nimmt den Baum wahr (Schritt 5) und erkennt ihn (Schritt 6)
* Wahrnehmung, dem bewussten Gewahrwerden des Perzepts vs. Erkennen, dem Einordnen des Perzepts in eine Kategorie
* Fälle von z.B. einer visuellen Form von **Agnosie** (Unfähigkeit, Objekte zu erkennen) zeigen, dass Wahrnehmung und Erkennen nicht dasselbe sind
* Letzter Schritt bei den Verhaltensreaktionen (Schritt 7) = Handlung; schließt motorische Aktivitäten ein z.B. auf Perzept zugehen, auf Teile des Perzepts konzentrieren

Die Tatsache, dass Wahrnehmung oft zu Handlung führt, bedeutet, dass Wahrnehmung ein sich ständig verändernder Prozess ist. D.h. das Obwohl wir den Wahrnehmungsprozess als eine Abfolge von Einzelschritten beschreiben können, die mit den verfügbaren Umweltinformationen „beginnen“ und mit Wahrnehmung, Erkennen und Handlung „enden“, ist der gesamte Prozess dynamisch und ständigen Veränderungen unterworfen.

**Wissen**

* **Wissen** umfasst jegliche Information, die der Wahrnehmende in eine Situation einbringt
* Wissen beeinflusst gleich mehrere Schritte im Wahrnehmungsprozess
* Es kann sich um Jahre zuvor erworbenes Wissen handeln oder um gerade zuvor erworbenes Wissen
* **Ratte-Mann-Bild**: Demonstration, die zeigt, wie gerade zuvor erworbenes Wissen („Dieses Muster ist eine Ratte“) die Wahrnehmung beeinflussen kann
* Einfluss von Jahre zuvor erworbenes Wissen im Wahrnehmungsprozess z.B. Fähigkeit, Objekte in Kategorien einzuordnen

**Bottom-up-Verarbeitung** (oder **daten- bzw. reizgesteuerte Verarbeitung**) = Verarbeitung, die auf den bei den Rezeptoren eingehenden Reizen basiert vs. **Top-down-Verarbeitung** (oder **wissensbasierte Verarbeitung**) = Verarbeitung, die auf Wissen basiert

* Wissen ist nicht immer an der Wahrnehmung beteiligt, aber sehr oft!
* Beispiel für Zusammenwirken von TdV und BuV: Apothekerin & schlecht leserliche Handschrift auf Rezept
* Je komplexer die Reize, desto mehr Einfluss gewinnt die Top-down-Verarbeitung

**Der Zugang zur Untersuchung der Wahrnehmung**

* Ziel der Wahrnehmungsforschung: Jeden der Schritte im Wahrnehmungsprozess verstehen, die zu den Verhaltensreaktionen Wahrnehmung, Erkennen und Handeln führen
* Zur Zielerreichung wird die Wahrnehmung anhand von 2 Ansätzen untersucht, einem **physiologischen** Ansatz und einem **psychophysischen** Ansatz
* Der **Psychophysische Ansatz** (oder auch **Psychophysik**) misst die Zusammenhänge zwischen den Reizen (Schritte 1 und 2) und der Verhaltensreaktion (Schritte 5 bis 7) – z.B. Experimente zum **Oblique-Effekt** (Schrägheitseffekt) = besonders hohe Detailwahrnehmung für waagerechte und senkrechte Streifen im Vergleich zu schräg orientierten Streifen
* Der **Physiologische Ansatz** misst die Zusammenhänge zwischen Reizen (Schritte 1 und 2) und physiologischen Antworten darauf (Schritte 3 und 4) – z.B. Forschung, um Physiologie hinter dem Oblique-Effekt zu verstehen / optical brain imaging 🡪 horizontale und vertikale Orientierung (Reize) führen zu stärkerer Hirnaktivierung (physiologische Reaktion) / Bestimmung der **Physiologie-Wahrnehmung-Beziehung**
* Faktoren wie Wissen, Erinnerungen und Erwartungen, die wir als Ausgangspunkt für Top-down-Verarbeitung beschreiben, werden als **kognitive Wahrnehmungseinflüsse** bezeichnet; Forscher untersuchen kognitive Einflüsse auf jede der drei Beziehungen

Jeder der beiden Ansätze trägt Informationen zu einem anderen Aspekt des Wahrnehmungsprozesses bei. D.h. um Wahrnehmung zu verstehen, muss sie anhand beider Ansätze untersucht werden und alle drei Beziehungen müssen gemessen werden.

**Die Messung der Wahrnehmung**

* **Absolute Schwelle**:Die geringste Reizstärke, bei der ein Reiz gerade noch erkannt wird

z.B. Methode, die Wahrnehmung der Orientierung zu messen: Präsentation eines Gittermusters mit immer dünneren Streifen. Irgendwann wird das Muster so fein, dass einzelne Streifen nicht mehr wahrgenommen werden 🡪 Muster erscheint als graues Feld

* Oblique-Effekt: Schwelle bei waagerechter oder senkrechter Orientierung von Linien ist niedriger

**Messen von Schwellen**

**Gustav Fechner** (1801-1887): Physiker und Wahrnehmungsforscher

* Veröffentlichte 1860 das Buch *Elemente der Psychophysik*
* Das Buch enthielt eine Reihe von quantitativen Methoden zur Messung von Wahrnehmungsschwellen
* Er schlug 3 grundlegende Methoden vor, die auf der Vorstellung beruhen, dass die menschliche Wahrnehmung variabel sein kann, sodass Messung zu verschiedenen Zeitpunkten unterschiedlich ausfallen können = klassische psychophysischen Methoden (die ursprünglichen Methoden zur Messung der Beziehung zwischen Reizen und Wahrnehmung)

**Ernst Weber** (1795-1878): Physiologe

* Bestimmte die **Unterschiedsschwelle**: Der kleinste wahrnehmbare Unterschied zwischen zwei Stimuli d.h. der minimale Unterschied, der zwischen zwei verschiedenen Stimuli bestehen muss, damit diese Stimuli gerade noch unterschieden werden können
* Versuch zur Bestimmung der Unterschiedsschwelle in ezug auf die Gewichtswahrnehmung – **Differenzlimen**
* Entdeckte, dass die Unterschiedsschwelle durch die relativen Unterschiede zwischen den Reizen bestimmt wird, und schlug vor, sie durch das Verhältnis aus dem eben noch merklichen Reizunterschied S (des Differenzlimen) und der Standardgröße S auszudrücken, weil dieses Verhältnis eine Konstante ist
* Forschung hat bei vielen Sinnesmodalitäten gezeigt, dass das Verhältnis der Unterschiedsschwelle S zu einem Vergleichs- oder Standardreiz S über einen sehr weiten Intensitätsbereich konstant bleibt; =**Weber’sches Gesetz** : S/S = K
* K = Konstante, die **Weber-Bruch** genannt wird. Bei jeder einzelnen Sinnesmodalität bleibt der Weber-Bruch relativ konstant, allerdings hat jede Art von sensorischem Urteil ihren eigenen Weber-Bruch z.B. Licht = 8%, Elektroschock = 1%

Fechners Vorschlag dreier psychophysischen Methoden zur Messung der Schwelle und seine Formulierung des Weber‘schen Gesetzes zeigten, dass mentale Aktivität quantitativ gemessen werden konnte.

´

**Methode 1.1**

Fechners klassische Methoden zur Schwellenbestimmung:

1. **Grenzmethode** (auch **Methode der eben merklichen Unterschiede**) = Darbietung von Reizen mit zu- oder abnehmender Stimulusintensität
   * z.B. Messung der Schwelle für Wahrnehmung eines Tonreizes; Schwelle = Mittelwert der Übergangspunkte (Ja zu Nein bzw. Nein zu Ja) aller Versuchsdurchgänge
2. **Herstellungsmethode** (auch **Methode der mittleren Fehler**) = Vpn selbst verändert Reizintensität kontinuierlich (je nach Aufgabenstellung, z.B. bis kein Ton mehr wahrgenommen wird)
3. **Konstanzmethode** (auch **Methode der richtigen und falschen Fälle**) = Darbietung von 5-9 Stimuli verschiedener Intensitäten in zufälliger Reihenfolge
   * Stimulusintensitäten werden dabei so gewählt, dass der schwächste Reiz nie und der stärkste Reiz immer wahrgenommen wird
   * Ermittlung des prozentuellen Anteils der Wahrnehmung der Reize für jede Intensitätsstufe
   * Schwelle = Intensität, die in 50% der Versuchsdurchgänge zur Entdeckung führt

🡪 Grundlage für die Wahl zwischen den Methoden = Benötigte Genauigkeit & Zeit

* Konstanzmethode = Genaueste Methode, nimmt aber auch die meiste Zeit in Anspruch
* Herstellungsmethode = Ungenaueste Methode, geht aber am schnellsten

**Die Methode der direkten Größenschätzung**

**S. S. Stevens**

* Entwickelte 1957 eine Technik namens Skalierung oder Methode der **direkten Größenschätzung**, mit der die Beziehung zwischen wahrgenommener Reizstärke und der Stimulusintensität gemessen werden kann

Ergebnisse eines Experiments zur direkten Größenschätzung z.B.

* Verdopplung der Reizintensität von Licht führt nicht zwangsläufig zu einer Verdopplung der wahrgenommenen Helligkeit; dieses langsamere Anwachsen der wahrgenommenen Reizstärke im Vergleich zur tatsächlichen Intensität = **Verdichtung der Antwortdimension**
* Wenn eine Schockintensität zunimmt, steigt die wahrgenommene Intensität schneller als die Reizintensität selbst = **Spreizung der Antwortdimension**

Die Zusammenhänge zwischen der Intensität eines Stimulus und unserer Wahrnehmung seiner Größe folgt in jeder Sinnesmodalität derselben allgemeinen Gleichung. Hierbei handelt es sich um Potenzfunktionen, die durch die Gleichung W = KSn beschrieben werden

* Die wahrgenommene Reizintensität W entspricht einer Konstante K multipliziert mit der n-fach potenzierten Reizintensität S = **Steven’sches Potenzgesetz**
* Exponent n sagt uns etwas Wichtiges über die Veränderung der wahrgenommenen Reizstärke bei zunehmender Stimulusintensität. D.h. wenn n<1 = Verdichtung der Antwortdimension vs. wenn n>1 = Spreizung der Antwortdimension

Die Verdichtung und Spreizung der Antwortdimensionen verdeutlichen, wie die Arbeitsweise jedes Sinnes daran angepasst ist, wie Organismen in ihrer Umwelt funktionieren.

**Jenseits der Schwellen und Größen**

Es gibt neben der Schwellen- und Größenbestimmungen viele anderen Methoden, um die verhaltensbezogenen Antworten auf einen Reiz zu messen, wie z.B.

* **Phänomenologische Methode**: Hier werden die Probanden aufgefordert, zu beschrieben, was sie sehen, oder anzuzeigen, wenn eine bestimmte Wahrnehmung auftritt. Wird häufig in der klinischen Praxis angewendet. WICHTIG! Eine Beschreibung setzt nur voraus zu bemerken, was man gesehen, gehört, gefühlt oder geschmeckt hat. Das Objekterkennen geht einen Schritt darüber hinaus und erfordert, dass die Person es benennen kann.
* **Visuelle Suche**: Hier besteht die Aufgabe der Probanden darin, einen Reiz unter vielen anderen aufzufinden, und das so schnell wie möglich
* **Reaktionszeit**: Zeit zwischen dem Beginn der Reizdarbietung und der Antwort der Versuchspersonen auf den Stimulus

**Zum Nachdenken: Wie das Antwortverhalten einer Person die Schwellenmessung beeinflusst**

Was bestimmt z.B. den Schwellenwert von 50% bei der Konstanzmethode?

* Zweifellos sind die physiologischen Prozesse des visuellen Systems wesentlich ABER auch andere persönliche Merkmale könnten den genauen Schwellenwert beeinflussen
* z.B. Unterschiede im **Antwortkriterium** zwischen 2 Vpn (Julie & Regina)
  + Antwortkriterium von Julie = niedrig, d.h. sie antwortet mit Ja, wenn auch nur die kleinste Möglichkeit besteht, dass sie das Licht gesehen hat
  + Antwortkriterium für Regina = hoch, d.h. sie antwortet nur dann mit Ja, wenn sie sicher ist, das Licht gesehen zu haben
  + Möglichkeit, die Antwortkriterien zu kontrollieren = **Signalentdeckungstheorie**

**Kapitel 2 – Die ersten Schritte der Wahrnehmung**

**Licht – der Stimulus für das Sehen**

* Sehen basiert auf sichtbarem Licht, einem Frequenzband innerhalb des elektromagnetischen Spektrums
* **Elektromagnetisches Spektrum**: Kontinuum elektromagnetischer Energie; von elektrischen Ladungen erzeugte Energie, die sich wellenförmig ausbreitet
* Energie innerhalb des Spektrums kann über die Wellenlänge beschrieben werden
* Die Wellenlängen im elektromagnetischen Spektrum reichen von extrem kurzwelligen Gammastrahlen bis hin zu langwelligen Radiowellen
* Licht, die von Menschen wahrnehmbare Energie innerhalb des elektromagnetischen Spektrums, besitzt Wellenlängen zwischen 400 und 700 nm
* Bei Menschen steht die Wellenlänge des Lichts mit den verschiedenen Farben des Spektrums im Zusammenhang; Kurze = blau, Mittlere = grün, Lange = gelb, orange, rot
* Licht kann auch als aus kleinen Energiepaketen namens Photonen bestehend beschrieben werden: 1 Photon = kleinstmögliches Paket von Lichtenergie

**Das Auge**

Licht, das von Objekten der Umgebung reflektiert wird, tritt durch die **Pupille** ins Auge und wird von der durchsichtigen Hornhaut, der **Cornea**, und von der **Linse** fokussiert, sodass auf der **Retina** – Der Netzhaut aus Neuronen auf der Rückseite des Auges, die die Rezeptoren für das Sehen enthält – ein scharfes Bild der Objekte erzeugt wird.

* Die visuellen Rezeptoren, die **Stäbchen** und **Zapfen**, enthalten lichtempfindliche Substanzen, die als **Sehpigmente** bezeichnet werden
* Sehpigmente verändern sich durch einfallendes Licht und können damit elektrische Signale auslösen
* Signale der Rezeptoren durchlaufen das Netzwerk der Neuronen in der Retina und verlassen das Auge an seiner Rückseite mit dem **Sehnerv**, über den sie zum Gehirn weitergeleitet werden

**Licht wird im Auge fokussiert**

* Reflektiertes Licht wird durch das optische System des Auges (Cornea und Linse) fokussiert
* **Cornea**: transparente Hornhaut an Vorderseite des Auges; macht 80% der Brechkraft der Augenoptik aus; ist starr 🡪 kann Brechkraft nicht verändern
* **Linse**: erbringt restlichen 20% der Brechkraft; kann ihre Form verändern, um die Brennweite des Auges an Reize in verschiedenen Entfernungen anzupassen (Anpassung durch Ziliarmuskeln)
* Um ein nahes Objekt scharf darzustellen, erhöht das Auge die eigene Brechkraft durch einen Prozess namens **Akkommodation**: Kontraktion der Ziliarmuskeln an der Vorderseite des Auges erhöht die Krümmung der Linse. Erhöhte Krümmung führt zu einer stärkeren Brechung des durch die Linse hindurchtretenden Lichts, sodass die Bildebene nach vorn verlagert wird und ein scharfes Bild auf der Retina entsteht
* Die Augen passen den Fokus beim Betrachten der Umgebung ständig an (insb. Durch Akkommodation bei nahen Objekten)
* Akkommodation ermöglicht Fokussierung von sowohl nahen als auch fernen Objekten. Objekte in unterschiedlichen Entfernungen sind jedoch nie zeitgleich im Fokus.
* Akkommodation ist begrenzt 🡪 Entfernung, unterhalb derer die Linse nicht länger akkommodieren kann, um nahe Objekte zu fokussieren = **Nahpunkt**

**Zunehmende Akkommodationsschwäche im Alter**

* **Presbyopie** (Altersweitsichtigkeit): Die Entfernung des Nahpunkts vom Auge nimmt mit dem Alter zu
* Verlust der Akkommodationsfähigkeit tritt auf, weil die Augenlinse sich mit dem Alter verhärtet 🡪 Formanpassung eingeschränkt
* Akkommodationsfähigkeit nimmt ab 45J schneller ab
* 2 Lösungen: 1. Lesendes Material weiter weg halten 2. Brille

**Myopie**

* **Kurzsichtigkeit** oder **Myopie**: Unfähigkeit, Objekte in der Ferne scharf zu sehen
* Beim kurzsichtigen Auge fokussiert das optische System das Bild eines fernen Objekts, von dem das Licht parallel einfällt, in einem Punkt vor der Retina, sodass das Bild auf der Retina unscharf ist

2 mögliche Ursachen:

1. Bei der **refraktiven Myopie** ist die Lichtbrechung durch Hornhaut und Linse zu stark
2. Bei der **axialen Myopie** ist der Augapfel zu lang

Der Abstand, in dem ein Objekt gerade noch auf der Retina fokussiert wird, heißt **Fernpunkt**. Ein Objekt im Fernpunkt kann eine kurzsichtige Person scharf sehen. Objekte jenseits des Fernpunkts werden unscharf auf der Retina abgebildet

* Lösung: Brille o. Kontaktlinsen – Korrekturlinsen streuen das einfallende Licht so, dass es wie Licht vom Fernpunkt beim Auge eintrifft, d.h. hinter der Korrekturlinse verlaufen die Strahlen so, als kämen sie vom Fernpunkt
* Operative Methoden wie z.B. **LASIK**-Behandlung

**Hyperopie**

* **Weitsichtigkeit** oder **Hyperopie**: Objekte in der Ferne können zwar scharf gesehen werden, aber die nahen Objekte bereiten Schwierigkeiten
* Beim weitsichtigen Auge liegt der Fokus für parallel einfallendes Licht von fernen Objekten hinter der Retina, meist weil der Augapfel zu kurz ist.
* Für junge Menschen meist kein Problem wegen Akkommodation 🡪 schwieriger mit zunehmenden Alter und übermäßiger Akkommodation

**Rezeptoren und Wahrnehmung**

* Wenn Licht auf visuelle Rezeptoren trifft, löst es dort elektrische Signale aus, sobald es vom lichtempfindlichen Farbstoff der Sehpigmente absorbiert wird
* Sehpigmente lösen aber nicht nur elektrische Signale aus, sondern bestimmen auch unsere Fähigkeit, schwaches Licht und Licht unterschiedlicher Wellenlängen zu sehen

**Die Transformation von Lichtenergie in elektrische Energie**

* Bei visueller Wahrnehmung findet die Transduktion von Lichtenergie in elektrische Energie in den visuellen Rezeptoren statt, den **Stäbchen** und **Zapfen**
* Sehpigmentmoleküle befinden sich im **Außensegmen**t der Rezeptoren und bestehen aus 2 Teilen: 1. **Opsin** = langes Protein 2. **Retinal** = erheblich kleiner
* Das Retinal ist der entscheidende Teil des Sehpigmentmoleküls, denn: Wenn das Retinal an das Opsin gebunden ist, ergibt sich insgesamt ein Molekül, das sichtbares Licht absorbieren kann
* Bei Absorption eines Photons (Lichtquants) verändert das Sehpigmentmolekül seine Form = **Isomerisierung** 🡪 löst chemische Kettenreaktion aus, die bei Tausenden geladenen Molekülen in den Rezeptoren elektrische Signale erzeugt
* Chemische Kettenreaktion verstärkt die Wirkung der Isomerisierung

**Dunkeladaption**

* Wichtige Eigenschaft des visuellen Systems ist die Fähigkeit, sich an Dunkelheit anzupassen, indem es die Empfindlichkeit für Licht erhöht
* **Dunkeladaption**: Zunahme der Sensitivität bei Dunkelheit
* Stäbchen und Zapfen adaptieren unterschiedlich schnell an Dunkelheit. Diese unterschiedlichen Anpassungsgeschwindigkeiten beruhen auf Unterschieden ihrer Sehpigmente

**Die Verteilung der Stäbchen und Zapfen**

Stäbchen und Zapfen treten abwechselnd in der Retina auf. Das Verhältnis von Stäbchen und Zapfen hängt davon ab, an welcher Stelle man die Retina betrachtet:

1. **Fovea** (auch: **Sehgrube**, **Gelber Fleck**): Kleines Areal, in dem nur Zapfen vorhanden sind
2. **Periphere Retina:** Gesamter Bereich außerhalb der Fovea, in dem sowohl Stäbchen als auch Zapfen vorhanden sind (meisten Zapfen befinden sich in Peripherie)
3. Es gibt viel mehr Stäbchen als Zapfen in der peripheren Retina; insgesamt circa 120 Mio. Stäbchen auf 6 Mio. Zapfen

**Makuladegeneration**: Erkrankung, welche die an Zapfen reiche Fovea und ein kleines Areal um diese herum zerstört.

* Degeneration erzeugt einen „blinden Bereich“ im zentralen Gesichtsfeld

**Retinopathis pigmentosa**: Degeneration der Retina, welche zunächst die peripheren Stäbchen betrifft und zu schlechtem Sehvermögen im peripheren Gesichtsfeld führt (-in schweren Fällen sind auch fovealen Zapfen betroffen 🡪 Blindheit)

**Blinder Fleck**: Netzhautbereich, in dem es gar keine Rezeptoren gibt. Wo? An der Stelle, wo der Sehnerv das Auge verlässt

* Bei normaler, beidäugiger Betrachtung hat das Sehsystem die Signale aus dem anderen Auge zur Verfügung 🡪 blinde Flecken befinden sich im linken und rechten Auge an unterschiedlichen Orten im Gesichtsfeld
* Blinder Fleck befindet sich seitlich in unserem Gesichtsfeld, wo Objekte nicht scharf abgebildet werden
* Mechanismus im Gehirn füllt den Ort im Gesichtsfeld wieder auf, an dem das Bild der Umwelt verschwindet
* Gründe, warum wir uns des blinden Flecks normalerweise nicht bewusst sind

**Messung der Dunkeladaptionskurve**

* Der erste Schritt zur Untersuchung der Dunkeladaption besteht in der Ausmessung einer **Dunkeladaptionskurve**: Gibt die Lichtempfindlichkeit in Abhängigkeit von der Zeit seit dem Verlöschen des Lichts an
* Dunkeladaptionskurven zeigen, dass eine Person im Verlauf der Dunkeladaption empfindlicher für das Testlicht wird und daher dessen Intensität nach und nach herunterregelt
* Rote Dunkeladaptionskurve zeigt, dass die Lichtempfindlichkeit der Person in zwei Phasen zunimmt
* Die **Empfindlichkeit des dunkeladaptierten Auges** (= Empfindlichkeit am Ende der Dunkeladaption) ist circa 100.00-mal größer als die Lichtempfindlichkeit im helladaptierten Zustand

**Messung der Zapfenadaption**

* Zur Messung der Dunkeladaption der Zapfen allein muss sichergestellt werden, dass das Bild des Testlichts ausschließlich Zapfen stimuliert 🡪 Direkter Blick auf Testlicht + kleine Größe des Testlichts = Fällt vollständig auf Fovea
* Kurve, die nur die Aktivitäten der Zapfen wiederspiegelt, stimmt mit der frühen Phase der ursprünglichen Dunkeladaptionskurve überein

**Messung der Stäbchenadaption**

* Um zu ermitteln, wie sich die Empfindlichkeit der Stäbchen zu Beginn der Dunkeladaption verändert, muss die Dunkeladaption bei einer Person gemessen werden, deren Retina keine Zapfen aufweist: **Stäbchenmonochromaten**
* Die Empfindlichkeit der Stäbchen des helladaptierten Auges ist viel geringer als die Empfindlichkeit des helladaptierten Auges
* Sobald Dunkeladaption beginnt, steigert sich die Empfindlichkeit der Stäbchen, die ihr endgültiges Niveau an Dunkeladaption nach etwa 25 min. erreicht
* Punkt, an dem die Stäbchen beginnen, den Verlauf der Adaptionskurve zu bestimmen = **Kohlrausch-Knick**

Zusammenfassung des Prozesses der Dunkeladaption bei einer normalen Person:

1. Zunahme der Empfindlichkeit von Stäbchen und Zapfen nach Ausschalten des Umgebungslichts
2. Zapfen kontrollieren Sehen unmittelbar nach Ausschalten des Lichts, da sie zu Beginn der Dunkeladaption lichtempfindlicher sind
3. Nach 3-5 min. haben Zapfen die Adaption beendet und die Kurve stagniert
4. Empfindlichkeit der Stäbchen steigt zeitgleich an, bis nach 7 min. dieselbe Empfindlichkeit erreicht ist. Von diesem Zeitpunkt an werden die Stäbchen ständig empfindlicher als die Zapfen und übernehmen Kontrolle über das Sehen
5. Nach etwa 20-30 min. haben die Stäbchen die Adaption beendet

**Pigmentregeneration**

* Retinal des Sehpigmentmoleküls verändert nach eintreffendem Licht seine Form
* Nach Formveränderung trennt sich das Retinal vom Opsinteil
* Beides führt dazu, dass das Sehpigmentmolekül eine hellere Farbe annimmt: Prozess = **Bleichung**
* In gebleichtem Zustand sind die Sehpigmente nicht brauchbar für das Sehen 🡪 Damit das Sehpigment erneut Lichtenergie in elektrische Energie transformieren kann, müssen Opsin und Retinal wieder verbunden werden: Prozess = **Pigmentregeneration**; findet im Dunkeln statt!
* Unter normalen Beleuchtungsbedingungen gibt es sowohl gebleichte als auch intakte Sehpigmentmoleküle; verdunkelte Beleuchtungsbedingungen 🡪 Zunahme ungebleichter, regenerierter Sehpigmentmoleküle
* Zunahme der Konzentration ungebleichter Sehpigmente bei der Regeneration im Dunkeln ist für die Zunahme der Empfindlichkeit bei der Dunkeladaption verantwortlich
* **Netzhautablösung**: Netzhaut löst sich vom Pigmentepithel ab; Unter diesen Bedingungen können das Opsin und das Retinal, wenn sie nach dem Bleichen einmal getrennt sind, sich nicht wieder rekombinieren

Stäbchen und Zapfen unterscheiden sich über die Regulierung der Dunkeladaption hinaus, auch darin, wie sie auf Licht verschiedener Wellenlängen innerhalb des sichtbaren Spektrums ansprechen

* Unterschiede in Antwort von Stäbchen und Zapfen auf das sichtbare Spektrum lassen sich anhand der **spektralen Empfindlichkeit** (=Sensitivität des Auges in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtstimulus) bei Stäbchen und Zapfen messen

**Spektrale Empfindlichkeit**

Wie gut können wir Licht bei den verschiedenen Wellenlängen des sichtbaren Spektrums sehen? 🡪 Messung der **spektralen Hellempfindlichkeitskurve** : Gibt Abhängigkeit der Empfindlichkeit von der Wellenlänge wieder

**Spektrale Hellempfindlichkeitskurven**

* Spektrale Hellempfindlichkeitskurven für Stäbchen und Zapfen zeigen eine höhere Empfindlichkeit der Stäbchen für kurzwelliges Licht, d.h. während der Verlagerung des Sehens von den Zapfen zu den Stäbchen während der Dunkeladaption werden wir empfindlicher für kurzwelliges Licht = blau-grünes Ende des Spektrums
* **Purkinje-Effekt**: Verbesserte Wahrnehmung kurzwelligeren Lichts während der Dunkeladaption

**Die Absorptionsspektren von Stäbchen und Zapfen**

* Auch die Unterschiede in den spektralen Hellempfindlichkeitskurven lassen sich auf eine Eigenschaft der Sehpigmente zurückführen 🡪 die **Absorptionsspektren** (= stellt den von einer Substanz absorbierten Lichtanteil als Funktion der Wellenlänge des Lichts dar) der Stäbchen und Zapfen
* Das Stäbchenpigment hat die beste Absorption bei 500nm, dem blaugrünen Ende des Spektrums
* Es gibt 3 Absorptionsspektren für die Zapfen (-da 3 verschiedene Zapfenpigmente existieren)

1. (K) – kurzwelliges Zapfenpigment; 419nm
2. (M) – mittelwelliges Zapfenpigment; 531nm
3. (L) – langwelliges Zapfenpigment; 558nm

* Die spektrale Empfindlichkeitskurve der Zapfen wird vorwiegend von den mittel- und langwelligen Zapfenpigmenten bestimmt

Zusammenfassend: Die Empfindlichkeiten von Stäbchen und Zapfen im Dunkeln (Dunkeladaption) und die Empfindlichkeiten für bestimmte Lichtwellenlängen (spektrale Empfindlichkeit) werden von den Eigenschaften der Sehpigmente in Stächen und Zapfen bestimmt

**Elektrische Signale in Neuronen**

* **Neuronen**: Nervenzellen, in denen elektrische Signale auftreten
* **Zellkörper (Soma)**: Enthält Mechanismen, die die Zelle am Leben erhalten
* **Dendriten**: Verzweigen sich aus dem Zellkörper heraus, um elektrische Signale aufzunehmen
* **Axon (Nervenfaser)**: Mit einer Flüssigkeit gefüllt, die elektrische Signale weiterleitet
* **Sensorische Rezeptoren**: Sind darauf spezialisiert, auf Umgebungsreize zu antworten
* Neuronen treten nicht einzeln und isoliert auf, sondern im Verbund mit vielen anderen Neuronen
* Signale einzelner Neuronen lassen sich auch aufzeichnen = grundlegende und wichtige Methode; wichtig dabei ist die Aufzeichnung der Aktivierung möglichst vieler Neuronen

**Die Aufzeichnung elektrischer Signale von Neuronen**

* Wenn sich das Axon eines Neurons im Ruhezustand befindet, beträgt die Spannungsdifferenz zwischen den Elektroden -70mV = **Ruhepotenzia**l; bleibt unverändert bestehen, solange keine Signale im Neuron auftreten
* Wird der Rezeptor stimuliert und es tritt ein Signal im Axon auf, so steigt die Potenzialdifferenz innerhalb des Axon aus +40mV an
* Während sich das Signal über das Axon vorbeibewegt, fällt das Potenzial auf der Innenseite wieder ab und wird wieder zunehmend negativ 🡪 Spannungsänderungen beim Durchgang des Signals = Aktionspotenzial

**Methode 2.3**

**Einzelzellableitung** = Verfahren zur Messung elektrischer Signale in einem einzelnen Neuron

* Dabei werden 2 Mikroelektroden verwendet:

1. *Signalelektrode* = Spitze reicht in das Neuron
2. *Referenzelektrode* (auch *Nullelektrode*) = in gewissen Abstand zu Signalelektrode positioniert, sodass sie durch elektrische Signale des Neurons nicht beeinflusst wird

* Beide Elektroden sind durch Messgerät verbunden – Misst die Spannungsunterschiede zwischen den beiden Elektrodenspitzen

**Grundlegende Eigenschaften von Aktionspotenzialen**

* Aktionspotenzial = **fortgeleitete Reaktion**, d.h. wenn sie einmal ausgelöst wurde, pflanzt sie sich unaufhaltsam durch das ganze Axon fort, ohne dabei an Stärke zu verlieren (wichtige Eigenschaft von Aktionspotenzialen 🡪 ermöglicht Neuronen, Signale über große Distanzen zu vermitteln)
* Aktionspotenziale sind immer gleich stark, unabhängig von der Intensität des Reizes
  + Veränderung der Reizstärke führt lediglich zu einer Veränderung der Häufigkeit des Auftretens von Aktionspotenzialen = Feuerrate
  + Es gibt allerdings eine Obergrenze für die Anzahl der Nervenimpulse pro Sekunde
  + Begrenzung beruht auf weiterer Eigenschaft des Axons, der **Refrektärphase**: Intervall zwischen dem Auftretens eines Aktionspotenzials und dem Zeitpunkt, zu dem das nächste in dem Axon generiert werden kann
* Weitere wichtige Eigenschaft des Axons = Spontanaktivität: Feuern in Abwesenheit von Stimuli aus der Umwelt; Spontanaktivität bildet ein Grundniveau der Feuerrate für das jeweilige Neuron

**Chemische Grundlage von Aktionspotenzialen**

* Bei Aktionspotenzialen wird Elektrizität im nassen Milieu unseres Körpers erzeugt

Beschaffenheit der flüssigen Umgebung des Neurons:

* Neuronen sind in eine flüssige Lösung eingebettet, die reich an **Ionen** (= elektrisch geladenen Molekülen) ist
* Lösung außerhalb des Axons = reich an positiv geladenen Natriumionen (Na+)
* Lösung innerhalb des Axons = reich an positiv geladenen Kaliumionen (K+)

Wenn sich Aktionspotenzial nähert:

1. Natrium-Kanäle öffnen sich und die **Permeabilität** (Durchlässigkeit) der Membran für Na+ - Ionen steigt an – Permeabilität = selektiv für Na-Ionen
2. Einströmen der Na+- Ionen führt zu ladungsanstieg im Inneren des Axons (von -70mV auf 40mV) = Anstiegsphase des Axons
3. Bei Potenzial von 40mV schließen sich allmählich die Na- Ionenkanäle. Gleichzeitig öffnen sich kaliumkanäle
4. Ausströmen von K+- Ionen führt zu ladungsabnahme im Inneren des Axons
5. Bei Ruhepotenzial von -70mV schließen die Kaliumkanäle und der Kaliumstrom endet

* Wichtig: Ansammlung von Na+- Ionen im Inneren und K+- Ionen außerhalb des Axons wird durch die **Natrium-Kalium-Pumpe** verhindert

**Informationsübertragung am synaptischen Spalt**

* **Synpase**: kleiner Spalt, der sich zwischen den Neuronen befindet
* Aktionspotenziale setzen einen chemischen Prozess in Gang, der am Ende des präsynaptischen Axons zur Freisetzung von **Neurotransmittern** führt, die in synaptischen Vesikeln gespeichert sind
* Neurotransmittermoleküle fließen durch synaptischen Spalt zu Bindungsstellen am postsynaptischen Neuron
* Trifft ein Neurotransmitter auf Rezeptor mit passender Form, aktiviert er diesen und löst dadurch eine Potenzialveränderung im postsynaptischen Neuron aus (= Schlüssel-Schloss-Prinzip)
* Die Beschaffenheit des Signals hängt von der Art des ausgeschütteten Transmitters und der Beschaffenheit der Rezeptoren des postsynaptischen Neurons ab
* An Rezeptoren können 2 Antwortmuster auftreten:

1. **Exzitatorische Antwort** 🡪 führt zu **Depolarisation**, d.h. Innere des Neurons wird positiv. Antwort muss stark genug sein, um Depolarisationsschwelle zur Erzeugung eines Aktionspotenzials zu erreichen
2. **Inhibitorische Antwort** 🡪 führt zu **Hyperpolarisation**, d.h. Innere des Neurons wird negativer

Zusammenfassend: Freisetzung exzitatorsicher Transmitter erhöht Wahrscheinlichkeit für Aktionspotenziale und ist mit höherer Feuerrate assoziiert vs. Freisetzung inhibitorischer Transmitter senkt Wahrscheinlichkeit für Aktionspotenziale und ist mit niedriger Feuerrate assoziiert

* Ein Neuron ist typischerweise ständig beiden Transmittern ausgesetzt, d.h. seine Antwort wird vom Zusammenspiel von Exzitation & Inhibition bestimmt

Warum gibt es Inhibition?

* Funktion von Neuronen liegt in der Übermittlung von Informationen und in deren Verarbeitung
* Für Verarbeitung sind sowohl exzitatorische, als auch inhibitorische Prozesse notwendig

**Neuronale Konvergenz und Wahrnehmung**

Neuronale Verarbeitung 🡪 z.B. wie hängt die „Verdrahtung“ der Zapfen und Stäbchen mit der Wahrnehmung zusammen?

Querschnitt der Retina zeigt 5 grundlegende Typen von Neuronen, die innerhalb der Retina zu **neuronalen Schaltkreisen**, d.h. miteinander verbundene Neuronengruppen, vernetzt sind

1. Stäbchen- und Zapfenrezeptoren (R): senden Signale an 🡪
2. **Bipolarzellen** (B): sind synaptisch verbunden mit 🡪
3. **Ganglienzellen** (G): Ihre langen Axone bilden die Fasern, die das Auge in Form des Sehnervs verlassen
4. **Horizontalzellen** (H)
5. **Amakrinzellen** (A)

**Konvergenz**: Tritt auf, wenn verschiedene Neuronen mit demselben Neuron synaptisch verbunden sind, also viele Axone in einem einzigen Neuron konvergieren

* Bedeutender Unterschied zwischen Stäbchen und Zapfen liegt darin, dass die Signale von den Stäbchen stärker konvergieren als die Signale von den Zapfen
* Warum? 120 Mio. Stäbchen in der Retina vs. 6 Mio. Zapfen in der Retina, d.h. im Schnitt bündeln sich Signale von 120 Stäbchen auf eine Ganglienzelle vs. Signale von 6 Zapfen auf eine Ganglienzelle
* Unterschiede in der Konvergenz von Stäbchen und Zapfen wird mit Blick auf die Fovea noch deutlicher 🡪 „private Kanäle“ der Zapfen zu Ganglienzellen
* Stärkere Konvergenz der Stäbchen vs. Zapfen bedingt 2 Unterschiede in der Wahrnehmung

1. Stäbchen führen zu größerer Lichtempfindlichkeit als Zapfen
2. Zapfen führen zu besserer Detailwahrnehmung als Stäbchen

**Konvergenz verleiht den Stäbchen eine höhere Lichtempfindlichkeit als den Zapfen**

* Beim dunkeladaptierten Auge weist das Stäbchensehen eine höhere Hellempfindlichkeit auf als das Zapfensehen
* Warum? Infolge der stärkeren Konvergenz der Stäbchen summieren zahlreiche Stäbchenrezeptoren ihre Signale durch die Weiterleitung an eine einzelne Ganglienzelle auf
* Vs. ein einzelner oder einige wenige Zapfen übermitteln ihre Antwort an eine einzelne Ganglienzelle

**Fehlende Konvergenz verleiht den Zapfenrezeptoren eine höhere Detailwahrnehmung als den Stäbchen**

* Zapfensehen hat wegen der geringeren Konvergenz die größere **Sehschärfe**, d.h. die größere Fähigkeit, Details zu sehen
* In der Fovea ist die Sehschärfe am größten. Objekte, die auf der peripheren Retina abgebildet werden, können nicht so detailscharf gesehen werden

Wie hängt jetzt die größere Sehschärfe der Zapfen mit Unterschieden bei den Verschaltungen der Zapfen und Stäbchen zusammen?

* Das Feuern der Ganglienzellen die mit mehreren Stäbchen konvergieren liefert keine Informationen darüber, wie dicht oder entfernt die Lichtpunkte sind
* Wenn zwei benachbarte Lichtpunkte zwei benachbarter Zapfen stimuliert werden, so werden zwei benachbarte Ganglienzellen zum feuern angeregt

Zusammenfassend:

1. Hohe Konvergenz führt zu hoher Hellempfindlichkeit, aber geringer Sehschärfe – bei den Stäbchen
2. Geringe Konvergenz geht mit niedriger Hellempfindlichkeit und gr0ßer Sehschärfe einher – bei den Zapfen

**Der Entwicklungsaspekt: Sehschärfe im Säuglingsalter**

Zusammenhang zwischen der im Vergleich zu Erwachsenen geringeren Sehschärfe von Säuglingen und der frühkindlichen Struktur der Zapfen

Es gibt raffinierte Methoden zur Feststellung dessen, was Säuglinge oder Kleinkinder wahrnehmen z.B. **Erfassen der visuellen Präferenz**

**Kapitel 3 – Neuronale Verarbeitung und Wahrnehmung**

* Jedes Signal, das von einem Rezeptor kommt, durchläuft ein komplexes Netzwerk von miteinander verbundenen Neuronen und begegnet dabei auf seinem Weg oft anderen Signalen, die es selbst beeinflussen
* Die Aufgabe elektrischer Signale im Nervensystem geht über die reine Meldefunktion hinaus 🡪 Information, die im Gehirn ankommt und dann im Gehirn ihren Weg nimmt, ist weitaus vielfältiger
* **Neuronale Verarbeitung** ermöglicht das Zusammenwirken der Signale in vielen Neuronen

**Laterale Inhibition und Wahrnehmung**

Was passiert, wenn Konvergenz und Inhibition zusammenwirken?

* **Laterale Inhibition**: Hemmung, die sich seitlich über die Retina ausbreitet

**Laterale Inhibition beim Pfeilschwanzkrebs**

* Experiment beim Pfeilschwanzkrebs (Limulus) 🡪 Wie kann die Stimulation eines Neurons die Antwort in einem anderen Neuron reduzieren?
* Warum Limulus? Wegen der Struktur seiner Augen:
* Auge besteht aus Hunderten winzigen Strukturen, den **Ommatidien**
* Jedes Ommatidium besitzt eine kleine Linse, die direkt über einem einzelnen Rezeptor sitzt
* Jedes Ommatidium & Rezeptor sind verhältnismäßig groß, sodass man einen einzelnen Rezeptor beleuchten und seine Signale ableiten kann, ohne die benachbarten Rezeptoren zu beleuchten
* Entdeckung: Beleuchtung benachbarter Rezeptoren hemmte das Feuern des Rezeptor A
* Die Abnahme der Feuerrate von Rezeptor A wird durch laterale Inhibition verursacht, die im Auge vom Limulus durch die Fasern des **lateralen Plexus** von B nach A übertragen wird
* Ähnlich wie lateraler Plexus die Signale im Limulus-Auge seitlich überträgt, übertragen die Horizontal- und Amakrinzellen die Signale in der menschlichen Retina

**Laterale Inhibition und Helligkeitswahrnehmung**

Wahrnehmungsphänomene, die man durch laterale Inhibition erklären kann (-betreffen die Helligkeitswahrnehmung, d.h. die Wahrnehmung versch. Schattierungen von Weiß über Grau zu Schwarz):

**Das Hermann-Gitter: Dunkle Schatten an weißen Kreuzungen**

* **Hermann-Gitter:** Optische Täuschungsfigur, bei der vermutlich durch laterale Inhibition eine Überbetonung von Hell-Dunkel-Übergängen in einem Gittermuster erzeugt wird
* Es erscheinen graue Schatten an den Kreuzungspunkten der weißen „Korridore“

**Mach’sche Bänder: Kanten werden schärfer gesehen**

**Mach’sche Bänder**: Wahrnehmung eines dünnen dunklen Bands auf der dunklen Seite einer Hell-Dunkel-Kante sowie eines dünnen hellen Bands auf der hellen Seite einer Hell-Dunkel-Kante.

* Bänder sind eine Täuschung, da die entsprechenden Intensitätsveränderungen physikalisch nicht existieren 🡪 Kurve der Intensität des von den Streifen reflektierten Lichts gibt keine Hinweise auf Mach’sche Bänder im Grenzbereich
* Kurve der wahrgenommenen Helligkeit verläuft allerdings etwas anders:
  + Ausschlag nach *oben* repräsentiert die etwas höhere wahrgenommene Helligkeit auf der helleren Seite der Hell-Dunkel-Grenze
  + Auf der anderen Seite der Grenze 🡪 Dunkles Mach’sches Band = Ausschlag nach *unten*; geringere wahrgenommene Helligkeit

Mach’sche Bänder lassen sich anhand von lateraler Inhibition erklären: Durch Verschaltungen verdeutlicht –

* Schaltkreis aus 6 Rezeptoren; jeder Rezeptor sendet Signal zu jeweils einer Bipolarzelle; jede Bipolarzelle sendet lateral inhibierende Signale (10% der initialen Signalstärke) an ihre Nachbarn auf beiden Seiten
* Annahmen:
  + Rezeptoren X, A & B = helle Seite 🡪 generieren Antworten der Stärke 100 an ihren Bipolarzellen
  + Rezeptoren C, D & Y = dunkle Seite 🡪 generieren Antworten der Stärke 20 an ihren Bipolarzellen
  + Inhibitionsstärke = 1/10 der initialen Antwortstärke der jeweiligen Bipolarzelle + für ihre beiden Nachbarn gleich

🡪 Die Antworten im entsprechenden neuronalen Schaltkreis würden so aussehen

X A B C D Y

80 80 88 8 16 16

Also: Die laterale Inhibition in unserem Schaltkreis hat somit ein neuronales Antwortmuster erzeugt, das den wahrgenommenen Mach’schen Bändern ähnelt

**Laterale Inhibition und Stimuluskontrast**

**Simultankontrast** = Tritt dann auf, wenn Wahrnehmung der Helligkeit oder der Farbe eines Areals durch die Helligkeit oder Farbe eines angrenzenden oder umgebenen Areal beeinflusst wird



"[Dieses Foto](https://pressbooks.umn.edu/sensationandperception/chapter/simultaneous-contrast/)" von Unbekannter Autor ist lizenziert gemäß [CC BY](https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/)

* Beim rechten Quadrat werden die Rezeptoren durch die helle Umgebung stärker stimuliert, und die laterale Hemmung ist größer
* Beim linken Quadrat führt die dunkle Umgebung dazu, dass die Rezeptoren weniger stark feuern und weniger laterale Inhibition aussenden

🡪 es ist jedoch schwierig, den folgenden Aspekt des Simultankontrast anhand lateraler Inhibition zu erklären: Wenn man sich vom Rand des rechten Quadrats in die Mitte bewegt, so scheint die Helligkeit über das gesamte Quadrat hinweg unverändert zu bleiben

* Aber laterale Inhibition müsste sich nahe der Kante des Quadrats stärker auswirken

**Eine Demonstration, die sich nicht durch laterale Inhibition erklären lässt**

White (1981) – **White-Täuschung**

* Die Rechtecke A & B erscheinen unterschiedlich hell, obwohl sie in denselben Graustufen gedruckt sind und daher gleich viel Licht reflektieren
* Stärkere laterale Inhibtion für Rechteck B – Warum? Mehr Grenzen mit weißen Flächen 🡪 Sollte daher also dunkler erscheinen
  + Hier ist sogar das Gegenteil der Fall: Rechteck B erscheint heller!
  + Lässt sich also nicht durch laterale Inhibition erklären

Alternative Erklärung: Helligkeitswahrnehmung wird von **Prinzip der Zugehörigkeit** beeinflusst

* Aussehen einer Fläche wird von den Teilen ihrer Umgebung beeinflusst, zu denen die Fläche des Quadrates zu gehören scheint

**Neuronale Verarbeitung von der Retina bis zum visuellen Kortex und darüber hinaus**

Die neuronale Verarbeitung, die durch Interaktionen der Neuronen erfolgt, kann ihre Spuren in der Wahrnehmung hinterlassen

**Die Antworten in einzelnen Fasern des Sehnervs**

*H. Keffer Hartline*: Vor Forschungsarbeit mit Limulus – Froschaugenpräparate

* An herauspräparierten Froschfaser des Sehnervs leitete Hartline Signale ab, die durch Beleuchten verschiedener Bereiche der Retina ausgelöst wurden, wenn er eine ganz bestimmte winzige Fläche der Retina beleuchtete = **Rezeptives Feld der Faser**
  + Definition: Die Region der Retina, die Beleuchtung erhalten muss, um eine Reaktion in einer bestimmten Faser auszulösen
  + Rezeptives Feld einer Faser nimmt größere Fläche ein als die einzelnen Stäbchen & Zapfen
  + Rezeptive Felder verschiedener Fasern überlappen sich
  + Also: Jede Faser des Sehnervs ist für einen bestimmten Bereich der Retina zuständig, und gemeinsam nehmen alle Fasern die gesamte Information über das Geschehen in der Retina auf

Andere Forscher untersuchten das Antwortverhalten der Sehnervenfasern bei Katzen

* Dabei fanden sie eine Vielzahl von rezeptiven Feldern, die von Hartline nicht beobachtet wurden
* Organisation der rezeptiven Felder bei Katzen = **Zentrum-Umfeld-Struktur**: Das rezeptive Feld im Bereich des Zentrums reagiert anders auf Licht als im Umfeld dieses Zentrums
  + z.B. Rezeptives Feld mit hemmendem Zentrum und erregendem Umfeld ODER Rezeptives Feld mit erregendem Zentrum und hemmendem Umfeld
* Entdeckung machte eine Revision der Hartlineschen Definition des rezeptiven Felds erforderlich*: Retinabereich, über den eine Zelle im visuellen System durch Licht ( exzitatorisch oder inhibitiorisch) beeinflusst werden kann*
* Außerdem zeigte Entdeckung der Zentrum-Umfeld-Struktur, dass infolge neuronaler Verarbeitung Neuronen am besten auf ganz bestimmte Lichtmuster antworten
* z.B. **Zentrum-Umfeld-Antagonismus** 
  + Kleiner Lichtpunkt, der im Zentrum eines rezeptiven Felds dargeboten wird, erzeugt eine geringe Zunahme der Feuerrate
  + Nimmt Größe des Lichtpunkts zu, sodass das gesamte Zentrum des rezeptiven Felds abgedeckt ist, erhöht sich die Antwort der Ganglienzellen
  + Effekt entsteht, wenn der Lichtpunkt groß genug wird, um auch das hemmende Umfeld mit abzudecken
  + Lässt sich anhand der neuronalen Verarbeitung erklären 🡪 Veranschaulichung durch neuronale Verschaltung im Buch

**Methode 3.1**

Ein wichtiger Punkt, der bei den rezeptiven Feldern immer berücksichtigt werden muss (unabhängig von Projektionsmethode) = *Jedes rezeptive Feld befindet sich auf der Retina*

* Es spielt keine Rolle, wo sich das Neuron befindet 🡪 Rezeptives Feld ist immer da, wo die Stimuli eingehen: in der Retina

**Hubels & Wiesels Grundprinzip für die Untersuchung rezeptiver Felder**

Forschung von Hubel & Wiesel zeigten, wie Neuronen auf höheren Ebenen des visuellen Systems in zunehmendem Maße auf immer spezifischere Stimulustypen optimal antwortet

* Für Nachweis modifizierten Hubel & Wiesel die Stimulation der Retina mit Licht 🡪 Anstelle von direkter Beleuchtung, blickten die Versuchstiere auf eine Projektionswand, auf der die Reize dargeboten wurden
* Throwback - Aufbau des visuellen Systems: Im Okzipitallappen befindet sich der **primäre visuelle Kortex** (oder auch **striärer Kortex**, **Area striata** oder kurz – **V1**), in dem die visuellen Eingangssignale vom Auge und CGL (*corpus geniculatum laterale*) empfangen werden
  + Zusätzlich: **Colliculus superior** = Erhält ebenfalls Signale von der Netzhaut und ist für Kontrolle von Augenbewegungen wichtig

Strategie von Hubel & Wiesel 🡪 Ableitung von Signalen an verschiedenen Positionen entlang der Sehbahn vom Sehnerv & CGL um die rezeptiven Felder zu kartieren

* Initiale Beobachtung; In beiden Fällen fanden sie rezeptive Felder mit denselben Zentrum-Umfeld-Strukturen 🡪 Daher kam die Frage auf, welche Funktion der CGL hat (schließlich laufen dort 90% der Fasern des Sehnervs hin)
* Weitere Beobachtung: Signal vom CGL zum Kortex = schwächer als das beim CGL eingehende Signal + CGL erhält mehr Signale vom Kortex als von der Retina
* Funktion des CGL?: Regulation der neuronalen Information zwischen Retina & Kortex + Empfänger für Feedback vom Kortex zwecks Regulation des Informationflusses

**Die rezeptiven Felder von Kortexneuronen**

Als Hubel & Wiesel lIchtpunkte auf verschiedene Teile der Retina abbildeten, fanden sie im Kortex Zellen mit rezeptiven Feldern, die erregende und hemmende Zonen besitzen

* Zonen sind allerdings nebeneinander, anstatt in der Zentrum-Umfeld-Konfiguration angeordnet 🡪 Zellen mit diesen rezeptiven Feldern = einfache Kortexzellen
* Durch nebeneinanderliegende Anordnung antwortet eine einfache Zelle am stärksten auf einen Lichtbalken mit einer bestimmten Orientierung (z.B. horizontal, vertikal etc.)
* Präferenz einfacher Kortexzellen für Lichtbalken unterschiedlicher Orientierungen lässt sich in der **Orientierungs-Tuning-Kurve** abbilden
  + Setzt sich aus der Messung des Antwortverhaltens einer einfachen Kortexzelle auf Lichtbalken mit verschiedenen Orientierungen zusammen
* Es gibt für jede der in der Umwelt vorkommenden Orientierungen, die passende Neurone

Weitere Entdeckung durch Hubel & Wiesel: Viele Kortexzellen reagieren am stärksten auf bewegte balkenartige Stimuli mit bestimmten Orientierungen

* Dabei antworten **komplexe Zellen** nur, wenn sich ein korrekt ausgerichteter Lichtbalken über das gesamte rezeptive Feld bewegt + viele komplexe Zellen antworten am stärksten auf bestimmte Bewegungsrichtung
* Komplexe Zellen sind durch die Umrisse der Fläche gekennzeichnet, deren Stimulation jeweils eine Antwort im zugehörigen Neuron auslöst

Weiterer Typ von Zelle = **endinhibierte Zellen**: Feuern als Antwort auf bewegte Linien einer bestimmten Länge oder auf bewegte Ecken oder Winkel

🡪 Da einfache, komplexe und endinhibierte Zellen als Reaktion auf bestimmte Merkmale des Stimulus feuern, werden sie manchmal als **Merkmaldetektoren** bezeichnet

* Bedeutende Tatsache in Bezug auf die Neuronen im visuellen System: Wenn wir uns weiter von der Retina entfernen, feuern Neuronen als Antwort auf komplexere Stimuli

**Spielen Merkmalsdetektoren eine Rolle bei der Wahrnehmung**

Die neuronale Verschaltung stattet Neuronen mit Eigenschaften aus, die sie zu Merkmalsdetektoren machen, die am stärksten auf eine bestimmte Art von Stimulus antworten

* Beziehung von Stimulus & Physiologie = Messung, wie die Neuronen auf die Orientierung von Linien antworten
  + Messung beweist allerdings noch nicht, dass diese Neuronen auch für die Wahrnehmung der Linien bestimmter Orientierungen verantwortlich sind!
* Methode zur Untersuchung der Verbindung zwischen dem Feuern der Neuronen & Wahrnehmung = *selektive Adaption*

**Selektive Adaption und Merkmalsdetektoren**

Nach dem Konzept der **selektiven Adaption** führt das Feuern von Neuronen mit einer spezifischen Empfindlichkeit für die jeweilige Eigenschaft des Stimulus dazu, dass diese Neuronen durch das Feuern „ermüden“ und adaptieren

* Dabei hat die Adaption 2 physiologische Auswirkungen:

1. Feuerrate des Neurons nimmt ab
2. Neuron feuert, wenn jeweiliger Stimulus erneut dargeboten wird, mit geringerer Rate

* In Anwendung: Wenn Merkmalsdetektoren für z.B. vertikale Linien adaptiert sind, muss ein vertikales Streifenmuster stärkere Hell-Dunkel-Unterschiede aufweisen, um wahrgenommen werden zu können

🡪 Weitgehende Übereinstimmung zwischen Orientierungsspezifizität von Neuronen und dem Einfluss der selektiven Adaption auf die Wahrnehmung spricht dafür, dass die Orientierungsdetektoren an der Wahrnehmung beteiligt sind!

* Experiment zur selektiven Adaption misst, wie ein physiologischer Effekt (Adaption der Merkmalsdetektoren für eine bestimmte Orientierung) sich auf die Wahrnehmung ( Abnahme der Sensitivität bei einer bestimmten Orientierung) auswirkt

**Methode 3.2**

Psychophysische Messungen der selektiven Adaption von Orientierung

* Messung der selektiven Adaption von Orientierung beinhaltet 3 Schritte:

1. Messen der Kontrastschwelle für Linie- oder Streifenmuster verschiedener Orientierungen 🡪 **Kontrastschwelle** = Gerade noch merklicher Unterschied der Lichtintensität zweier benachbarter Streifen
2. Adaption der Vpn an bestimmte Orientierung
3. Erneutes Messen der Empfindlichkeit für dieselben Teststimuli wie Schritt 1

**Selektive Aufzucht und Merkmalsdetektoren**

Weitere Hinweise auf den Einfluss von Merkmalsdetektoren ergaben sich aus Experimenten, die selektive Aufzucht verwendeten

* Idee: Ein Tier, das in einer Umgebung aufgezogen wird, die lediglich bestimmte Arten von Stimuli beinhaltet, und schließlich im Nervensystem überwiegend solche Neuronen aufweist, die an diese Stimuli angepasst sind
* Wie ist das möglich? **Neuronale Plastizität** (oder auch **erfahrungsabhängige Plastizität**) = Bezeichnet die Tatsache, dass die Antworteigenschaften von Neuronen durch die Wahrnehmungserfahrungen eines Tiers/Menschen verändert werden können
  + Scheint im Widerspruch zu Experimenten der selektiven Adaption zu stehen – ABER Selektive Adaption ist lediglich ein kurzweiliger Effekt
* Wirkungsweise der selektiven Aufzucht lässt sich nach dem Prinzip *Use it or loose it* beschreiben

**Neuronen auf höheren Ebenen des visuellen Systems**

Forscher fanden zwar weiterhin Merkmaldetektoren im primären visuellen Kortex und benachbarten Arealen, aber begannen auch, ihre Aufmerksamkeit auf weiter entfernte Gehirnregionen zur richten

* u.a. *James Gross*: Untersuchung des **inferotemporalen Kortex (IT)** im unteren Teil des Temporallappens
* Wieso entschied sich Gross ausgerechnet für dieses Areal? – **Prosopagnosie** = Menschen mit einer temporalen Schädigung des Kortex haben Beeinträchtigungen bei Gesichtserkennung
* Mithilfe eines Projektionsschirms entdeckten sie, dass einige Neuronen im IT am stärksten auf Objekte des alltäglichen Lebens, wie Gesichter & Hände ansprechen

Allerdings wurde erst in den 90er Jahren ein Gehirnareal an der Unterseite des Temporallappens identifiziert, das stark auf Gesichter reagiert = **fusiformes Gesichtsareal (FFA)**

**Der sensorische Code**

**Sensorische Codierung** = Wie repräsentiert das Feuern der Neuronen verschiedene Merkmale der Umgebung?

* *Einzelzellcodierung* = Vorstellung, dass das Feuern eines einzelnen Neurons der Schlüssel zum Verständnis des sensorischen Codes ist
* *Populations- oder Ensemblecodierung*
* *Sparsame Codierung durch Neuronengruppen*

**Einzelzellcodierung: Repräsentation durch Aktivität eines einzelnen Neurons**

**Einzelzellcodierung** = Ein bestimmtes Objekt wird durch das Feuern eines einzelnen Neurons repräsentiert, wobei das Neuron *nur* auf ein Objekt anspricht, aber nicht auf andere Objekte

* Voraussetzung: Existenz einzelner Neuronen, die speziell auf ein spezifisches Objekt der Umwelt eingestellt oder angepasst sind
* 1960er – *Konorsky & Lettvin*: **Großmutterzelle** = Nach Lettvin handelt es sich um ein Neuron, das nur auf einen spezifischen Reiz reagiert. Stimulus kann ein spezifisches Abbild eines Objekts sein (z.B. Bild der Großmutter), oder auch nur eine Vorstellung von Großmüttern im Allgmeinen 🡪 Eher als Scherz gemeint
* Einzelzellcodierung = Unwahrscheinlich! - Zu viele verschiedene Objekte (Formen, Farben, Gerüche etc.), um für alle ein eigenes Neuron abstellen zu können

**Ensemblecodierung: Repräsentation durch große Gruppen von Neuronen**

**Ensemblecodierung =** Bestimmtes Objekt wird durch das Aktivitätsmuster einer großen Zahl von feuernden Neuronen repräsentiert

* Vorteil: Viele Reize lassen sich so codieren, weil große Gruppen von Neuronen überaus viele verschiedene Muster erzeugen können
* Aber – für manche Funktionen werden keine großen Neuronengruppen benötigt

**Sparsame Codierung: Repräsentation durch kleine Gruppen von Neuronen**

**Sparsame Codierung** = Bestimmtes Objekt wird durch eine kleine Gruppe von Neuronen repräsentiert, wobei die Mehrheit der Neuronen stumm bleibt

* Es gibt Hinweise, dass bei der Repräsentation von Objekten, Tönen und Duften die Codierung durch das Aktivitätsmuster einer kleinen Gruppe von Neuronen erfolgt

**Zum Nachdenken: Das Leib-Seele-Problem**

Zu den bekanntesten Problemen der Wissenschaft gehört das **Leib-Seele-Problem** = Wie können auf Seite des Körpers physikalische Prozesse in die reiche Vielfalt von Wahrnehmungen & Erfahrungen auf der Seite des Geists transformiert werden?

**Kapitel 4 – Kortikale Organisation**

Die physiologische Forschung zur visuellen Wahrnehmung wird durch 2 Grundmotive geprägt:

1. Beschreiben der Klasse von Reizen, die Neuronen auf verschiedenen Ebenen des visuellen Systems aktivieren (Kapitel 3)
2. Beschreiben der Organisation der Neuronen im visuellen System

**Organisation im visuellen System**

Die Organisation des Gehirns spielt eine entscheidende Rolle sowohl bei der Verarbeitung einzelner Informationen als auch bei der Zusammenführung von Informationen zu einer zusammenhängenden Wahrnehmung

**Erkundung der räumlichen Organisation**

* **Räumliche Organisation**: Art, wie Reize an verschiedenen Orten in der Umgebung durch Aktivität an verschiedenen Orten im Gehirn repräsentiert werden

🡪 Organisation im visuellen Raum wird zu Organisation im Auge transformiert, wenn das Bild der Szene auf der Netzhaut entsteht  
🡪 Retinales Bild wird in elektrische Signale umgewandelt und es kommt zu einer neuen Organisation in Form einer "elektronischen Karte“ der Retina in höheren Strukturen des visuellen Systems

**Die elektrische Karte im Areal V1**

Wie werden verschiedene Punkte im retinalen Bild räumlich im striären Koretex repräsentiert?

* 2 Bestimmungsmöglichkeiten:

1. Stimulierung der Retina an verschiedenen Stellen + Bestimmung, wo im Kortex Neuronen feuern
2. Bestimmung des rezeptiven Felds eines Neurons ausgehend von einem bestimmten Neuron im Kortex (=umgekehrter Prozess in vgl. zu 1)

**Retinotope Karte:** Kartierung der Orte auf der Retina, von denen elektrische Signale ausgehen, und den korrespondierenden Orten im Kortex

* Karte drückt aus, dass 2 dicht benachbarte Punkte eines Objekts oder die entsprechenden beiden dicht benachbarten Punkte auf der Netzhaut auch dicht beieinander liegende Neuronen im Kortex aktivieren
* Wichtige Eigenschaft der Karte, die für die Wahrnehmung wichtig zu sein scheint: Die retinotope Karte ist verzerrt, d.h. der zapfenreichen Fovea und ihrer näheren Umgebung wird mehr Raum (8-10% der retinotopen Karte des Kortex) gewidmet als der peripheren Retina = **kortikaler Vergrößerungsfaktor** (- überproportionale Raumzuweisung für die Fovea)
* Faktor der kortikalen Vergrößerung wurde mithilfe eines bildgebenden Verfahrens bestimmt, mit dem sich die Aktivität im Gehirn darstellen lässt: **brain imaging**
* Mehr Kortexfläche entspricht einer besseren Detailwahrnehmung und nicht einer gesteigerten Größe 🡪 Beispiel dafür, dass das, was wir wahrnehmen, nicht genau dem „Bild“ im Gehirn entspricht

**Kortexorganisation in Säulen**

Bestimmung der retinotopen Karte und des Vergrößerungsfaktors 🡪 nah an der Oberfläche des Kortex

Was passiert unter der Oberfläche?

* Hubel und Wiesel (1965): Bestimmung von Positions- und Orientierungssäulen im Kortex durch Experimente mit Neuronen in verschiedenen Kortexschichten
* Organisation des Kortex in **Positionssäulen**: verlaufen senkrecht zur Oberfläche des Kortex und die Neuronen innerhalb einer Positionssäule weisen rezeptive Felder an demselben Ort auf der Netzhaut auf
* Weitere Organisation des Kortex in **Orientierungssäulen**: Jede Säule enthält Zellen, die am stärksten auf eine bestimmte Orientierung reagieren
  + Benachbarte Säulen besitzen Zellen mit leicht unterschiedlich bevorzugten Orientierungen
  + Die bevorzugten Orientierungen der Neuronen verändern sich in einem regelmäßigen Muster
  + Das gesamte Spektrum von Orientierungen wird im Kortex repräsentiert

**Eine Positionssäule – viele Orientierungssäulen**

* Größe der Positionssäulen von etwa 1mm bedeutet, dass eine Positionssäule genug Platz für viele Orientierungssäulen bietet, die gemeinsam alle möglichen Orientierungen abdecken
* **Hypersäule**: Positionssäule mit einem vollständigen Satz von Orientierungssäulen für alle möglichen Orientierungen

**Wie reagieren die Merkmalsdetektoren auf eine Szene?**

* Das Perzept wird durch das Feuern von Neuronen in getrennten Säulen des Kortex repräsentiert
* Repräsentation eines Objekts im Kortex muss dem Reit nicht ähneln, sondern lediglich die Information enthalten, die den Reiz repräsentiert
* Die Repräsentation des Perzepts im visuellen Kortex ist im Feuern von Neuronen in verschiedenen kortikalen Säulen enthalten
* An irgendeinem Ort im Kortex muss die Information aus den einzelnen Säulen zusammengeführt werden, um unsere Wahrnehmung des Perzepts zu erzeugen

**Ströme: Verarbeitungswege für Was, Wo und Wie**

* Forschung ab den 1980er Jahren untersuchte, wie die visuelle Stimulation in Bereichen außerhalb des striären Kortex zu Aktivierung führt
* Einer der einflussreichsten Ideen aus diesen Forschungen: Vorstellung, dass es Verarbeitungswege oder „Ströme“ gibt, die Informationen vom striären Kortex in andere Hirnareale transportieren

**Ströme für Information über Was und Wo**

* Das Konzept der Ströme wurde erstmals von Leslie Ungerleider und Mortimer Mishkin vorgestellt und durch Experimente beschrieben, durch die 2 Ströme mit separaten Funktionen unterschieden werden konnten
* Ungerleider und Mishkin (1982) benutzten ein **Läsionsverfahren**, in dem bestimmt wird, wie die Entfernung eines spezifischen Hirnareals das Verhalten eines Tieres beeinflusst
* Sie stellten Affen 2 Aufgaben:

1. Aufgabe zur **Objektunterscheidung**: Einem Affen wird Objekt (rechteckiger Bauklotz) gezeigt und anschließend eine Wahlaufgabe gestellt, in der sowohl das vertraute Objekt (rechteckiger Bauklotz) als auch ein anderes Objekt (dreieckiger Bauklotz = Zielobjekt) gezeigt werden. Schob der Affe das Zielobjekt weg, erhielt er über eine darunterliegende Vertiefung Futter
2. Aufgabe zur **Ortsunterscheidung**: Die Aufgabe des Affens besteht darin, diejenige Abdeckung der Vertiefung mit dem Futter zu entfernen, die sich näher an einem großen zylinderförmigen Objekt befindet

* Bei der zuvor vorgenommenen Läsion wurde bei einigen Affen ein Teil des Parietallappens (=Scheitellappen; oben) entfernt und bei anderen Affen ein Teil des Temporallappens (=Schläfenlappen; unten)
* Verhaltensbeobachtung zeigte:
  + Affen mit entfernten Temporallappen hatten Schwierigkeiten mit der Objektunterscheidungsaufgabe 🡪 Der Verarbeitungsstrom, der in den Temporallappen führt, ist für die Bestimmung der Identität eines Objekts erforderlich / Strom vom striären Kortex (Area V1) zum Temporallappen = **Was-Strom**
  + Affen mit entfernten Parietallappen hatten Schwierigkeiten mit der Ortsunterscheidungsaufgabe 🡪 Verarbeitungsstrom, der zum Parietallappen führt, ist für die Bestimmung der Position eines Objekts verantwortlich / Strom vom striären Kortex (Area v1) zum Parietallappen = **Wo-Strom**
* Was-Strom = **ventraler Verarbeitungsstrom**; Temporallappen 🡪 unterer Teil des Gehirns
* Wo-Strom = **dorsaler Verarbeitungsstrom**; Parietallappen 🡪 oberer Teil des Gehirns
* 2 Dinge sind bei der Betrachtung der Ströme wichtig:
  + Die Verarbeitungsströme sind nicht vollständig getrennt, da Verbindungen zwischen ihnen existieren
  + Signale fließen nicht nur „aufwärts“ im Verarbeitungsstrom in Richtung Parietal- und Temporallappen, sondern auch „abwärts“ = Feedback; einer der Mechanismen hinter Top-down-Verarbeitung
* Informationsaustausch zwischen den beiden Strömen plausibel 🡪 in alltäglicher Lebensumwelt müssen wir Objekte sowohl identifizieren als auch lokalisieren

**Ströme für Information über Was und Wie**

* Vermutung, dass der dorsale Strom nicht nur Wo eines Objekts anzeigt, sondern auch zur Steuerung einer Handlung dient 🡪 Handlung würde Wissen um die Position eines Objekts einschließen, beinhaltet aber auch eine physische Interaktion mit dem Objekt
* Nach dem Konzept liefert der dorsale Verarbeitungsstrom Information über das Wie in Bezug auf eine reizbezogene Handlung
* Entdeckungen pro Theorie für die Beteiligung des dorsalen Stroms an der Handlungssteuerung:

1. Neuronen im parietalen Kortex von Affen antworten in 2 Fällen: 1) Wenn Affe Objekt anblickt 2) Wenn er danach greift
2. Erkenntnisse aus der **Neuropsychologie**: Untersuchung der Auswirkung von Hirnschädigungen auf das menschliche Verhalten / z.B. **doppelte Dissoziation** zwischen 2 Wahrnehmungsfunktionen und 2 Hirnregionen

* Aufgrund der Befunde schlagen Milner und Goodale (1995) vor, dass der Begriff **Wie-Strom** oder **Handlungsstrom** den dorsalen Strom besser beschriebt, da dieser bestimme, wie eine Person eine Handlung ausführt

**Modularität: Strukturen für Gesichter, Orte und Körper**

* Zur Entdeckung von Neuronen, die auf komplexe Stimuli ansprechen (z.B. Zelle im temporalen Kortex, die am stärksten auf eine Kreisscheibe mit dünnen Balken anspricht), kamen Hinweise darauf hinzu, dass manche Neuronen, die auf ähnliche Reize reagieren, innerhalb derselben Kortexregionen in Gruppen angeordnet sind
* **Module**: Strukturen, die auf die Verarbeitung von Informationen über eine bestimmte Art von Reizen spezialisiert sind

**Gesichtsspezifische Neuronen im inferotemoralen Kortex von Affen**

* Edmund Rolls & Martin Tovee (1995) ermittelten das Antwortverhalten von Neuronen im inferotemporalen Kortex (IT) von Affen:
  + Fanden viele Neuronen, die am stärksten auf Gesichter antworten
  + Gesichtsneuronen kommen in bestimmten Arealen des Temporallappens von Affen besonders zahlreich vor
  + Doris Tsao (2006): Neuronen = gesichtsselektiv; sprechen mindestens doppelt so stark auf Gesichter wie auf Nicht-Gesichter

**Areale für Gesichter, Orte und Körper**

* Nancy Kanwisher (1997) bestimmt mithilfe der funktionalen Magnetresonanztomografie (fMRI) die Aktivität, die sie mit verschiedenen Reizmaterialien auslösen konnte
  + Sie betrachtete die Differenz zwischen der Aktivität, die Gesichter auslösten, und der Aktivität, die andere Objekte hervorriefen
  + Die verbleibende Aktivierung war in einem Areal im Gyrus fusiformes des menschlichen Gehirns lokalisiert
  + **Fusiformes Gesichtsareal (FFA**): Ist darauf spezialisiert, auf Gesichter zu antworten
* Weiterer Hinweis auf einen speziellen Gehirnbereich für die Wahrnehmung von Gesichtern 🡪 Schädigung des Temporallappens führt zu **Prosopagnosie**: Schwierigkeiten beim Erkennen von Gesichtern bei vertrauten Personen
* Neben dem FFA wurden 2 weitere spezialisierte Areale im temporalen Kortex identifiziert:

1. **Parahippocampales Ortsareal (PPA):** Wird durch Darbietung von Bildern aktiviert, die Szenen aus dem Inneren von Räumen und dem Freien zeigen
   * Wichtig für das Areal sind offenbar Informationen über die räumliche Anordnung
2. **Extrastriäres Körperareal (EBA):** Wird durch Darbietung von Bildern aktiviert, die Körper und Teile von Körpern (jedoch keine Gesichter) zeigen

Wichtig! Reize wie Gesichter können mithin zu einem Hauptanstieg der Aktivität in einem spezifischen Hirnareal führen, regen aber auch zusätzliche Aktivität an, die sich über einen breiten Kortexbereich verteilt

Zusammenfassend:

* Das visuelle System ist sowohl räumlich als auch funktional organisiert
* *Räumliche Organisation*: räumliche Karte = retinotop
* *Funktionale Organisation*: Verarbeitungsströme für das Was und Wo bzw. Wie + reich an reizspezifischen Neuronen

**Kapitel 5 – Die Wahrnehmung von Objekten und Szenen**

**Warum ist maschinelles Sehen so schwierig?**

* Weshalb ist die Programmierung von „sehenden Computern so schwierig?“
* Verdeutlicht Komplexität von Wahrnehmungen, die Menschen mit Leichtigkeit bewältigen

**Der Stimulus an den Rezeptoren ist mehrdeutig**

* Das Wahrnehmungssystem beschäftigt sich nicht mit der geometrischen Abbildung eines Objekts auf der Retina 🡪 Es beginnt erst mit dem Netzhautbild, und seine Aufgabe besteht darin, anhand des Bilds das Objekt „da draußen“ zu bestimmen, das dieses Bild erzeugt hat
* **Problem der inversen Projektion**: Aufgabe, anhand des Bilds auf der Retina das Objekt zu bestimmen
* Jedes Bild auf der Netzhaut kann von schier unendlich vielen verschiedenen Objekten erzeugt werden 🡪 Netzhautbild = vieldeutig- oder ambig
* z.B. Steinkreisillusion – i.d.R. treten solche Illusionen allerdings nicht auf, weil das visuelle System das inverse Projektionsproblem löst, indem es von allen möglichen Objekten dasjenige festlegt, das zu dem jeweiligen Netzhautbild passt

**Objekte können verdeckt oder unscharf sein**

* Problem mit verdeckten Objekten tritt auf, wenn ein Objekt die Sicht auf ein anderes Objekt teilweise blockiert
* Menschen verstehen mit Leichtigkeit, dass das verdeckte Objekt nach wie vor existiert + nutzen Wissen über die Umwelt zur Objektidentifikation
* Menschen können auch Objekte erkennen, die nicht scharf fokussiert sind

**Objekte sehen aus verschiedenen Blickwinkeln unterschiedlich aus**

* Objekte werden oft aus wechselnden Blickrichtungen gesehen, wodurch sich das retinale Bild dieser Objekte ständig verändert
* **Blickwinkelvarianz**: Die menschliche Fähigkeit, ein Objekt aus unterschiedlichen Blickwinkeln heraus zu erkennen

**Wahrnehmungsorganisation**

**Wahrnehmungsorganisation:** Prozess, der einzelne Elemente aus unserer Umgebung perzeptuell zu einer Einheit verbindet und so die Wahrnehmung von Objekten hervorbringt

🡪 d.h. eingehende Reize werden in zusammenhängende Einheiten wie Objekte zusammengefasst

* Wahrnehmungsorganisation umfasst 2 Komponenten:

1. **Gruppierung:** Prozess, durch den visuelle Ereignisse zu Einheiten oder Objekten zusammengefasst werden
2. **Segmentierung:** Prozess, durch den im Stimulusmuster bestimmte Bereiche oder Objekte getrennt werden

**Der gestaltpsychologische Ansatz zur perzeptuellen Gruppierung**

Was bewirkt, dass einige Elemente gruppiert und dadurch zum Teil eines Objekts werden?

**Gestaltpsychologen** untersuchen, wie sich ein Gesamtbild – die Gestalt – aus kleineren Teilen ergibt

**Strukturalismus**

* Der Strukturalismus in der Psychologie unterscheidet zwischen:

1. **Empfindungen:** elementare Prozesse, die durch die Stimulation der Sinne zustande kommen
2. **Wahrnehmungen:** das komplexe bewusste Erleben etwa eines Objekts

* Empfindungen können mit sehr einfachen Ereignissen (z.B. einzelner Lichtblitz) verbunden sein, aber die Wahrnehmung umfasst die große Mehrheit der vielfältigen Empfindungen
* Analogie zu den chemischen Elementen 🡪 Atome chemischer Elemente setzen sich zu chemischen Elementen zusammen
* Annahme eines weiteren Grundprinzips: die Verbindung der elementaren Empfindungen zu einer Gesamtwahrnehmung wird durch die Erfahrung des jeweiligen Betrachters unterstützt

**Scheinbewegung**

* **Prinzip der Scheinbewegung:** Illusion von Bewegung, obwohl sich kein Objekt bewegt z.B. Stroboskop
* Stimuli, die Scheinbewegung erzeugen können, weisen 3 grundlegende Merkmale auf:

1. Ein Bild leuchtet auf und verschwindet wieder
2. Danach herrscht für einen Sekundenbruchteil Dunkelheit
3. Zweites Bild leuchtet kurz auf und verschwindet wieder

* Wir nehmen Dunkelheit aber nicht wahr, weil unser visuelles System die Dunkelheitsphase mit etwas füllt – mit der Wahrnehmung eines sich bewegenden Bilds

Aus der Beobachtung der Scheinbewegung lassen sich 2 Schlussfolgerungen ziehen

1. Scheinbewegung lässt sich nicht mit elementaren Empfindungen erklären, denn es gibt nichts in der Dunkelheit zwischen den Reizen
2. *Das Ganze ist mehr als die Summe seiner Teile*, denn das visuelle System erzeugt die Wahrnehmung von Bewegung

**Scheinkonturen**

* Mit elementaren Empfindungen lassen sich die Scheinkonturen nicht erklären, da entlang der Kontur im weißen Bereich keine entsprechende Empfindung vorhanden ist
* Scheinkonturen demonstrieren einmal mehr, dass das Ganze mehr als die Summe seiner Teile ist

**Die Gestaltprinzipien**

Gestaltpsychologen schlugen als Erklärung „Gestaltgesetze“ der Wahrnehmungsorganisation vor = **Gestaltprinzipien**: Legen fest, wie die Elemente einer Szene gruppiert werden

**Guter Verlauf**

**Prinzip des guten Verlaufs**: Punkte, die als gerade oder sanft geschwungene Linien gesehen werden, wenn man sie verbindet, werden als zusammengehörig wahrgenommen

* Linien werden tendenziell so gesehen, als folgten sie dem einfachsten Weg
* Funktioniert auch für Oberflächen: Bei Objekten, die von anderen Objekten teilweise verdeckt werden, nimmt man eine kontinuierliche Fortsetzung des Objekts im verdeckten Bereich wahr

**Prägnanz**

**Prinzip der Prägnanz** (Prinzip der Einfachheit bzw. der guten Gestalt): Jedes Reizmuster wird so gesehen, dass die resultierende Struktur so einfach wie möglich ist

* Zentrales Prinzip der Gestaltpsychologie
* z.B. olympisches Symbol der 5 Ringe

**Ähnlichkeit**

**Prinzip der Ähnlichkeit:** Ähnliche Dinge erscheinen zu Gruppen geordnet

* Gruppierung kann aufgrund von Ähnlichkeiten von Farbe, Größe, Form und Orientierung erfolgen
* Gruppierung erfolgt auch bei auditorischen Reizen

**Nähe**

**Prinzip der Nähe:** Dinge, die sich nahe beieinander befinden erscheinen als zusammengehörig

**Gemeinsames Schicksal**

**Prinzip des gemeinsamen Schicksals:** Dinge, die sich in die gleiche Richtung bewegen, werden als zusammengehörig wahrgenommen

* Auch dann wirksam, wenn die Objekte innerhalb der Gruppe einander nicht ähneln

**Gemeinsame Region**

**Prinzip der gemeinsamen Region:** Elemente, die innerhalb einer gemeinsamen Region liegen, werden zusammengruppiert

* In dem Beispiel dominiert die gemeinsame Region gegenüber der Nähe

**Verbundenheit von Elementen**

**Prinzip der Verbundenheit von Elementen:** Verbundene Elemente innerhalb einer Region mit gemeinsamen visuellen Charakteristiken wie Helligkeit, Farbe, Textur oder Bewegung werden als Einheit gesehen

🡪 Die beschriebenen Gestaltprinzipien liefern Vorhersagen dafür, wie wir das, was gewöhnlich in unserer Umgebung vor sich geht, wahrnehmen

🡪 Vorannahmen prägen Wahrnehmung

🡪 Prinzipien sind nichts weniger als die grundlegenden Merkmale der Funktionsweise des visuellen Systems, von denen es abhängt, wie unsere Wahrnehmung die Elemente unserer Umgebung zu größeren Einheiten organisiert

**Perzeptuelle Segmentierung**

Gestaltpsychologen interessieren sich auch für die Merkmale einer Szene, auf denen die **perzeptuelle Segmentierung** beruht: Die Trennung der Objekte voneinander

Frage, was die perzeptuelle Segmentierung auslöst 🡪 Problem der **Figur-Grund-Unterscheidung:** Bei der Betrachtung eines einzelnen Objekts, wird es üblicherweise als **Figur** wahrgenommen, die sich von ihrem Hintergrund abhebt, der als **Grund** bezeichnet wird

* Gestaltpsychologen interessieren sich für die Bestimmung der Eigenschaften der Figur und des Grunds + Klärung der Frage, weshalb wir ein Areal als Figur und ein anderes als Grund wahrnehmen

**Die Merkmale von Figur und Grund**

Eine Untersuchungsmethode für die Eigenschaften von Figur und Grund war die Verwendungen von **Kippfiguren**: Darstellungen, bei der die Wahrnehmung zwischen 2 Interpretationen hin und her kippt z.B. Rubins *Gesichter-Vase-Kippfigur*

Zu den Merkmalen von Figur und Grund gehören:

1. Figur wirkt „dinghafter“ und ist leichter im Gedächtnis zu behalten als der Grund
2. Figur wird als vor dem Hintergrund stehend gesehen
3. Im Bereich der grenzen, die der Grund mit der Figur gemeinsam hat, wird der Grund als ungeformtes material ohne eigene Gestalt gesehen und scheint sich hinter die Figur zu erstrecken. Der Grund muss allerdings nicht völlig formlos oder gestaltlos sein!
4. Kontur, die die Figur vom Grund trennt, scheint zur Figur zu gehören = Besitz der Kontur: die gemeinsame Kontur von Figur und Grund wird mit der Figur assoziiert

**Bildmerkmale, die bestimmen, welche Fläche als Figur wahrgenommen wird**

Gestaltpsychologen haben eine Reihe von Faktoren innerhalb eines Bildes identifiziert, die bestimmen, welche Flächen wir als Figur wahrnehmen

* Vorstellung, dass Information innerhalb des Bilds entscheidend ist, ähnelt dem Gruppierungsansatz der Gestaltspsychologen

1. bildbezogener Faktor: Lage einer Fläche im Blickfeld

* Je weiter unten sich eine Fläche befindet, desto wahrscheinlicher wird sie als Figur wahrgenommen

2. bildbezogener Faktor: Wölbung einer Fläche

* Die konvexe (vorgewölbte) Seite von Konturen werden eher als Figur wahrgenommen als die konkave (nach innen gewölbte) Seite

**!** Um die perzeptuelle Segementierung zu verstehen, müssen wir allerdings weiter gehen, als einfach nur Faktoren wie Konvexität zu identifizieren

* Offensichtlich beruht perzeptuelle Segmentierung nicht nur auf den Gegebenheiten an den einzelnen Grenzen, sondern auf dem gesamten Geschehen in einer Szene

**Subjektive Faktoren bestimmen, was Grund ist**

Gestaltpsychologen wandten sich gegen die Vorstellungen der Strukturalisten, dass

1. Wahrnehmung sich aus vielen elementaren Empfindungen aufsummieren
2. Wahrnehmung durch Erfahrung entscheidend beeinflusst wird

Die gestaltpsychologische Sicht, dass frühere Erfahrungen und die Bedeutung der Stimuli eine untergeordnete Rolle bei der Wahrnehmungsorganisation spielen, zeigt sich auch in der Annahme, dass die Trennung von Figur und Grund eines der ersten Dinge ist, die im Wahrnehmungsprozess stattfinden

* Gestaltpsychologen gehen davon aus, dass die Figur vom Grund getrennt werden muss, bevor sie erkannt werden kann

Experiment von Gibson und Peterson (1994):

* Präferenz der Versuchspersonen für die schwarze Fläche als Figur, die als vertrautes bzw. bedeutungshaltiges Objekt (Frau) erkannt wird
* Verdeutlicht, dass der Erkennungsprozess entweder vor oder zu dem Zeitpunkt stattfinden muss, zu dem die Figur vom Grund getrennt wird

Um die Wahrnehmung wirklich zu verstehen, die in unserer natürlichen Umgebung zustande kommt, müssen wir unsere Betrachtung auf komplexe Szenen ausdehnen, statt uns auf einzelne Objekt zu beschränken

**Die Wahrnehmung von Szenen und Objekten in Szenen**

* **Szene:** Ansicht der Umgebung (einer realen Umwelt), die (1) Hintergrundelemente enthält und (2) Vielfältige Objekte aufweist, die untereinander und in Bezug auf den Hintergrund bedeutungshaltig organisiert sind
* Eine Möglichkeit, zwischen Objekt und Szene zu unterscheiden:   
  (1) Objekt = Kompakt; an ihnen kann Handlung durchgeführt werden  
  (2) Szenen = in ihnen findet Handlung statt

**Die Wahrnehmung der Bedeutung einer Szene**

* Das, was eine Szene im Wesentlich inhaltlich beschreibt = Inhalt oder die **Bedeutung einer Szene** („gist“)
* Bedeutung einer Szene lässt sich schnell wahrnehmen z.B. zappen durch verschiedene TV-Kanäle
* Forschung hat gezeigt, dass wir die Bedeutung einer Szene innerhalb eines Bruchteils einer Sekunde wahrnehmen
* Forschung hat außerdem gezeigt, dass zuerst die Bedeutung einer Szene erfasst, und erst danach Details und kleinere Objekte innerhalb der Szene wahrgenommen werden

Was befähigt einen Betrachter, den Inhalt einer Szene auf einen Blick zu erfassen?

* Aude Olivia & Antonie Torralba (2001,2006) 🡪 Es werden Informationen genutzt, die sehr schnell wahrgenommen werden und mit bestimmten Typen von Szenen assoziiert sind = **globale Bildmerkmale**:

1. *Natürlichkeit* – Natürliche Umgebungen z.B. Meeresküsten weisen texturierte Bereiche und undulierende Konturen auf vs. unnatürliche Umgebungen z.B. Straßen weisen gerade Linien auf
2. *Offenheit* – durch sichtbare Horizontlinien und vergleichsweise wenig Objekte gekennzeichnet
3. *Rauheitsgrad* – glatte Szenen = weniger kleine Elemente
4. *Expansionsgrad* – Konvergenz paralleler Linien = hoher Expansionsgrad. Hängt insbes. Vom Standpunkt des Betrachters ab
5. *Farbe* – manche Szenen haben charakteristische Farben

* Globale Bildmerkmale = holistisch und lassen sich schnell wahrnehmen
* Globale Bildmerkmale beinhalten bestimmte Informationen über die Struktur einer Szene und ihrer räumlichen Anordnung z.B. Offenheit & Expansion
* Globale Bildmerkmale verdeutlichen auch, dass frühere Erfahrungen beim Wahrnehmen unserer Umgebung für das, was wir erkennen, eine Rolle spielt 🡪 **Regelmäßigkeiten in der Umgebung**: Merkmale, die in der Umgebung häufig anzutreffen sind

**Regelmäßigkeiten in der Umgebung: Information für die Wahrnehmung**

Es lassen sich zwei Arten von Regelmäßigkeiten unterscheiden: *physikalische* und *semantische Regelmäßigkeiten*

**Physikalische Regelmäßigkeiten**

* **Physikalische Regelmäßigkeiten**: physikalische Merkmale der Umgebung, die entsprechend bestimmter Regeln auftreten, wie z.B.

1. Es gibt mehr senkrechte und waagerechte Linien in unserer Umgebung als schräg geneigte Orientierungen 🡪 verweis auf Oblique-Effekt
2. Objekte in der Umgebung weisen oft eine gleichmäßige Farbe auf, wobei sich benachbarte Objekte in ihren Farben unterscheiden
3. Licht fällt in unserer Umgebung üblicherweise von oben ein 🡪 **Licht-von-oben-Heuristik**: Implizite Annahme, dass das Licht von oben kommt (**Heuristik**: allgemeine Faustregel, die wir bei der Lösung einer Aufgabe anwenden)

Physikalische Regelmäßigkeiten in unserer Umgebung verdeutlichen, worin eine der Ursachen für die menschliche Fähigkeit liegt, Objekte und Szenen so gut wahrnehmen und erkennen zu können:

* Unser visuelles System ist daran gewöhnt, auf die physikalischen Merkmale unserer Umgebung zu reagieren
* Gewöhnung geht allerdings über die physikalischen Merkmale hinaus 🡪 Sie beruht darauf, dass wir gelernt haben, welche Objekte typischerweise in bestimmten Szenen auftreten

**Semantische Regelmäßigkeiten**

* In Sprachwissenschaften: Semantik = Bedeutung von Wörtern oder Sätzen
* Auf Szenen angewandt: Semantik = Bedeutung einer Szene
  + Dabei ist Bedeutung häufig mit der Funktion einer Szene verknüpf, d.h. mit dem, was innerhalb der Szene geschieht
* **Semantische Regelmäßigkeiten** beziehen sich auf die Funktionsmerkmale, die mit Vorgängen in den verschiedenartigen Szenen verbunden sind
* Möglichkeit zu zeigen, dass Menschen semantische Regelmäßigkeiten kennen 🡪 bitten, sich eine bestimmte Szene oder ein Objekt bildlich vorzustellen

**Der Einfluss von Schlussfolgerungen auf die Wahrnehmung**

* Wir nutzen unser Wissen über physikalische und semantische Regelmäßigkeiten um zu erschließen, was in einer Szene vorhanden ist
* Ursprünge dieser Idee lassen sich auf Hermann von Helmholtz (1866-1911) zurückverfolgen:
  + Eine seiner Wahrnehmungstheorien 🡪 **Theorie der unbewussten Schlüsse:** besagt, dass einige unserer Wahrnehmungen das Ergebnis unbewusster Annahmen sind, die wir über die Welt machen
  + Theorie wurde aufgestellt, um unserer Fähigkeit Rechnung zu tragen, Wahrnehmungen aus Reizinformationen zu erzeugen, die auf mehr als eine Weise gesehen werden können
  + Verwandte Theorie = **Wahrscheinlichkeitsprinzip der Wahrnehmung**: Wir nehmen das Objekt wahr, das die größte Auftretenswahrscheinlichkeit dafür aufweist, das von uns empfangene Reizmuster verursacht zu haben
* Wahrscheinlichkeitsprinzip der Wahrnehmung ermöglicht den Umgang mit der Mehrdeutigkeit gewisser Stimuli

Bei der Wahrnehmung besteht die Aufgabe darin festzustellen, welches Objekt ein bestimmtes Reizmuster verursacht hat, und dieses Problem wird durch einen Prozess gelöst, in dessen Verlauf die Person ihr Wissen über die Umgebung einbringt, um zu erschließen, um welches Objekt es sich handelt

* Ergebnis von Schlussfolgerungen treffen nicht immer zu
* Trotzdem beruhen Wahrnehmungsschlüsse auf einem riesigen Fundus an Informationen zu dem, was üblicherweise in der Umgebung zu sehen ist, sodass sie viel öfter zutreffen als irreführen

**Bayes’sche Inferenz**: Beschreibt die Beziehungen zwischen bedingten Wahrscheinlichkeiten

**Objektwahrnehmung und neuronale Aktivität**

Die Beziehung zwischen dem physiologischen Prozess und der Wahrnehmung wurde auf sehr unterschiedliche Weise untersucht, sowohl bei Tieren (überwiegend Affen) als auch beim Menschen

**Gehirnaktivität und das Erkennen von Bildern**

Experiment von Kalanit Grill Spector et al. (2004) 🡪 Zusammenhang zwischen der Gehirnaktivierung während des Betrachtens eines Objekts und dem Erkennen eines Objekts

* Ergebnisse zeigen, dass die neuronale Aktivität, die während des betrachtens eines Stimulus bei einer Person gemessen wird, mit der Fähigkeit dieser Person zusammenhängt, den Stimulus zu identifizieren
* Identifizieren eines Objekts = stärkere Antwort, Entdecken eines Objekts = schwächere Antwort, Nicht-Entdecken eines Objekts = Ausbleiben einer Antwort

🡪 Befunde zeigen, dass die Art, wie das Gehirn auf eine Präsentation des Stimulus als solchem antwortet, mit unserer Fähigkeit, den Stimulus zu identifizieren, einhergeht

**Gehirnaktivität und bewusstes Sehen**

* Um die Zusammenhänge zwischen Gehirnaktivität und visueller Wahrnehmung zu untersuchen, kann man auch leicht erkennbare Reize verwenden
* Bei der alltäglichen visuellen Wahrnehmung sind die Netzhautbilder in beiden Augen nicht exakt gleich, weil sich die Augen nicht in derselben Position befinden und jedes Auge die Umgebung aus einem etwas anderen Blickwinkel sieht
* Wenn aber jedem Auge ein ganz anderes Bild dargeboten wird, kommt es zu **binokularer Rivalität**: Der Betrachter nimmt entweder das Bild des rechten Auges oder das Bild des linken Auges wahr, aber nicht beide Bilder gleichzeitig!

D.L. Sheinberg & Nikos Logothetis (1997):

* Boten einem Affen eine schematische Sonnendarstellung auf dem linken Auge und ein Bild eines Schmetterlings auf dem rechten Auge dar
* Wahrnehmung des Affen wechselte zwischen den beiden Bildern hin und her
* Trainierten Affen 🡪 Bei Wahrnehmung des Schmetterlings einen Hebel + bei Wahrnehmung des Sonnenscheins anderer Hebel
* Zeichneten Aktivität eines Neurons im inferotemporalen (IT) Kortex auf 🡪 Zelle feuerte heftig, wenn der Affe den Schmetterling wahrnahm, und stellte das Feuern ein, wenn der Affe die Sonne wahrnahm
* Schlussfolgerungen:

1. Veränderung in der Wahrnehmung des Affen von Sonne zu Schmetterling muss im Gehirn stattgefunden haben
2. Veränderungen in der Wahrnehmung gehen mit Veränderungen in der Feuerrate eines Neurons im Gehirn einher

Frank Tong et al. (1998):

* Präsentierten menschl. Probanden mithilfe einer brille mit gefärbten Gläsern einem Auge das Bild eines menschlichen gesichts und dem anderen Auge das Bild eines Hauses
* Probanden drückten einen bestimmten knopf, wenn sie das Haus wahrnahmen, und einen anderen Knopf beim Gesicht
* Zeitgleich wurde mittels fMRI die Aktivität im parahippocampalen Ortsareal (PPA) und im fusiformen Gesichtsareal (FFA) gemessen
* Beim Betrachten des Hauses nahm die Aktivität im PPA zu (und im FFA ab); beim Betrachten des Gesichts nahm die Aktivität im FFA zu (und im PPA ab)

🡪 Beide Experimente zeigten eine dynamische Beziehung zwischen Wahrnehmung und Hirnaktivität, wobei sich Veränderungen der Wahrnehmung und Veränderungen der Aktivität wechselseitig widerspiegelten

**Gehirnaktivität entschlüsseln**

Nach Experimenten zur binokularen Rivalität stellten Forscher im nächsten Schritt die Frage, ob sich aus dem Muster der Gehirnaktivität ablesen lässt, was eine Person gerade sieht

* Kamitani & Tong (2005): Bestimmten das Aktivitätsmuster, das durch eine der acht verschiedenen Streifenorientierungen bei ihren Probanden ausgelöst wurde 🡪 Nutzten Zusammenhang zwischen Voxelaktivierung & Orientierung, um Algorithmus zur Entschlüsselung der Orientierung zu erstellen = Decodierer
  + Decodierer konnte tatsächlich die präsentierten Orientierungen korrekt hervorsagen

🡪 Wie sieht es aber mit komplexen Stimuli wie komplexen Szenen in unserer alltäglichen Umgebung aus?

* Naselaris (2009) – Nutzte zum „Lesen“ der Gehirnaktivität 2 Methoden:

1. **Strukturelle Codierung** = Beruht auf Zusammenhang zwischen dem Aktivierungsmuster & strukturellen Merkmalen einer Szene wie Linien, Kontrasten, Formen & Texturen

* Kalibrierung des *Strukturdecodierers* – Präsentation einer großen Zahl von Bildern; Bestimmung, wie stark einzelne Voxel auf bestimmte Szenenmerkmale antworten
* Anschließend Umkehrung des Prozesses – d.h. Vorhersage der einzelnen Szenenmerkmale durch Aktivierungsmuster

1. **Semantische Codierung** = Beruht auf Beziehung zwischen dem Aktivierungsmuster der Voxel und der Bedeutung einer Szene, d.h. der *Kategorie*, unter die eine Szene fällt

* Kalibrierung des *semantischen Decodierers* – Aktivitätsmuster, die bei viele, verschiedenen Kategorien zugeordneten Bildern gemessen wurden
* Aus Kalibrierung wird Beziehung zwischen den Aktivitätsmustern der Voxel und der Bildkategorie ermittelt
* Beide Decodierer liefern Information, die darauf hinweist, was eine Person sieht
  + ABER es genügt nicht, die Merkmale & Kategorien einer Szene zu kennen, um zu wissen, wie die Szene tatsächlich aussieht
  + Erst ansatzweise möglich, wenn Decodierer auf eine gr0ße Bilderdatenbank zurückgreifen kann! – z.B. Strukturdecodierer aus Datenbasis von 6 Millionen Bildern
  + Ergebnis: Strukturdecodierer funktioniert recht gut beim Herausfinden des strukturellen Aufbaus eines Zielbilds, versagt jedoch im Hinblick auf die Bedeutung!
    - In Kombination mit semantischen Decodierer = decodierten Bilder kommen in ihrer Bedeutung dem Zielbild viel näher (weil sie alle Gebäude zeigen)

**Kapitel 7 – Handeln**

In diesem Kapitel stehen die Prozesse im Vordergrund, die mit körperlicher Aktivität und Interaktionen mit Objekten der Szene einhergehen, d.h. die Frage, wie Wahrnehmung und Handlung sich wechselseitig beeinflussen

**Der ökologische Ansatz der Wahrnehmungsforschung**

* Der ökologische Ansatz der Wahrnehmungsforschung geht auf James J. Gibson zurück:

1. Untersuchte während des 2. WK, welche Art von Wahrnehmungsinformationen Piloten beim Landeanflug benutzen
2. Ergebnis: Piloten sehen beim Blick aus dem Fenster aufgrund ihrer Eigenbewegung die Landschaft vorüberziehen und die wahrgenommene Bewegung der Landschaft liefert den Piloten Information, die bei der Landung nützlich ist

* Kritisierte damalige traditionelle Forschungsmethode; sich nicht-bewegenden Vpn werden Objekte im Labor präsentiert
* **Ökologischer Ansatz der Wahrnehmungsforschung**: Konzentriert sich darauf, sich bewegende Betrachter zu untersuchen und festzustellen, wie deren Eigenbewegung Information für die Wahrnehmung liefert, die herangezogen wird, um die weitere Bewegung zu steuern und um die Umwelt wahrzunehmen

**Der bewegte Betrachter erzeugt Information zu seiner Umgebung**

* Eigenbewegung führt dazu, dass sich Objekte (-auch Objekte, die sich in Ruhe befinden) relativ zu sich bewegender Person bewegen

Optischer Fluss: Der Fluss der Stimuli in der Umgebung, der bei der Bewegung eines Betrachters relativ zur Umgebung auftritt

* Hat 2 wichtige Merkmale:

1. Der optische Fluss ist in der Nähe des Beobachters schneller als in größerer Entfernung 🡪 **Bewegungsgradient:** Unterschied im Ausmaß des Flusses – die Abnahme der Fließgeschwindigkeit von der Entfernung zum Auto (=liefert Information über die Geschwindigkeit des Betrachters)
2. Es gibt einen Punkt, in dem keine Bewegung sichtbar ist: der Punkt, auf den sich der Betrachter zubewegt 🡪 **Expansionspunkt:** gibt den Zielpunkt der Bewegung an

🡪 Optischer Fluss und Expansionspunkt liefern Informationen dazu, wie schnell und in welche Richtung eine Person sich bewegt

Invariante Information: Information, die ungeachtet der Bewegung des Betrachters konstant bleibt

* = weiteres wichtiges Konzept des ökologischen Ansatzes
* Optischer Fluss = invariante Information, die zur Verfügung steht, während sich der Betrachter in seiner Umgebung bewegt
* Expansionspunkt = invariante Information, die immer den Zielpunkt der bewegung angibt

**Selbstproduzierte Information**

**Selbstproduzierte Information**: Wenn sich jemand bewegt, erzeugt seine Eigenbewegung Information, und diese Information wird ihrerseits genutzt, um die weitere Bewegung zu steuern

* = weiterer Begriff des ökologischen Ansatzes
* Saltobeispiel; Beim Ausführen eines Saltos wird ebenso wie beim Autofahren oder Steuern eines Flugzeuges die Information die von der eigenen Bewegung erzeugt wird, zur Bewegungsregulation genutzt

**Die Sinne arbeiten nicht jeder für sich**

Beispiel dafür, wie ein ursprünglich nur einem Sinn zugeschriebenes Verhalten durch einen weiteren Sinn unterstützt wird, ist das Gleichgewicht

* Fähigkeit zu stehen, gehen und dabei das Gleichgewicht zu halten, beruht auf Sinnessystemen, die es ermöglichen, den eigenen Körper wahrzunehmen
* Zu Körpereigenen Wahrnehmung tragen Vestibularsystem des Innenohrs und Rezeptoren in Muskeln und Gelenken bei
* Aber auch visuelle Informationen spielen eine bedeutsame Rolle für das Gleichgewicht 🡪 Sehen liefert uns einen Bezugsrahmen, auf dessen Grundlage die Muskeln leichter jene Ausgleichsbewegungen ausführen können, die für das Gleichgewicht nötig sind
* Bedeutung des Sehens für das Gleichgewicht z.B. anhand eines „Schaukelraums“ demonstriert 🡪 Experimente mit dem Schaukelraum zeigen, dass das Sehen einen so starken Einfluss auf das Gleichgewicht hat, dass es die anderen Informationsquellen zur Körperhaltung außer Kraft setzen kann

Gibsons Ansatz zusammengefasst:

1. Untersuchung bewegter Betrachter
2. Bestimmung der invarianten Information aus der Umgebung, die von den Beobachtern zur Wahrnehmung genutzt wird
3. Betrachtung der Sinne als zusammenwirkend, und nicht als isoliert

🡪 Gibsons Ansatz galt in den 1950er Jahren als revolutionär, wurde aber wenig beachtet. In den 1980er Jahren setzte er sich zunehmend durch und heute gehört die Erforschung der Wahrnehmung unter natürlichen Bedingungen zu den wichtigen Themen der Wahrnehmungsforschung

**Navigation durch die Umwelt**

Welche andere Informationsquellen (-neben dem optischen Fluss) unterstützen die Navigation in der Umwelt?

**Verwenden Menschen Information aus dem optischen Fluss?**

* Verwendung computergenerierter Darstellungen von Punkten, die optischen Fluss vermittelten + Befragung der Probanden nach der wahrgenommenen Richtung der eigenen Fortbewegung, relativ zu einem Referenzpunkt
* Ergebnisse aus psychophysischen Experimenten stützen Gibsons Annahme, dass der optische Fluss Hinweise auf die Richtung der eigenen Bewegung liefert
* Es wurden Neuronen lokalisiert, die auf solche Flussmuster antworten 🡪 Bereich, in dem solche Neuronen nachgewiesen wurde: Areal im medialen superioren temporalen Kortex (MST) = wichtig für Bewegungswahrnehmung

**Autofahren**

* Verwenden Menschen auch in der natürlichen Lebensumwelt Information aus dem optischen Fluss – z.B. beim Autofahren?
* Michael Land & David Lee (1994) fanden heraus, dass –

1. Vpn im Auto beim Geradeausfahren zwar auch geradeaus blickten, allerdings nicht direkt auf den Expansionspunkt
2. Vpn schauten bei einer Kurve nicht direkt auf die Straße, sondern hatten den Tangentialpunkt der Kurve am Straßenrand im Blick
3. Schlussfolgerung aus den Ergebnissen: Annahme, dass Autofahrer außer dem optischen Fluss auch noch andere Information benutzen, um ihre Bewegungsrichtung zu ermitteln z.B. Position des Autos relativ zu den Fahrbahnmarkierungen in der Mitte/Seite der Straßen

**Gehen**

* Wie lenken Menschen ihre Schritte beim Gehen?
* Fußgänger benutzen als wichtige Navigationsstrategie oft eine **visuelle Richtungsstrategie**, bei der sie ihren Körper auf ein Ziel hin ausrichten, ohne dass der optische Fluss einbezogen wird
* Wird dadurch verdeutlicht, dass wir auch bei minimalen Informationen aus dem optischen Fluss (z.B. bei Dunkelheit oder in einem Schneesturm) unseren Weg finden können – wir können auch ohne jegliche visuelle Stimuli auf kurze Distanzen sicher navigieren (Sun et al., 2004)

**Wegfindung**

Häufig bewegen wir uns zu Zielen, ohne diese bereits zu sehen zu können

**Weg- oder Routenfindung:** Form der Navigation, bei der wir einen Weg mit vielen Richtungswechseln durchlaufen

* = komplexer Prozess, der das Wahrnehmen von Objekten der Umgebung, die Erinnerung an Objekte und ihre Beziehung zur Gesamtszene sowie das Wissen einschließt, wann man die Richtung wechseln muss

**Bedeutung von Landmarken**

**Landmarken: =** bedeutende Informationsquelle; markante Objekte entlang der Route, die uns darauf hinweisen, in welche Richtung wir uns wenden müssen

* Aus Verhaltensreaktionen und physiologischen Antworten in Experimenten zu der Nutzung von Landmarken bei der Navigation durch die Umwelt wird deutlich, dass Landmarken eine wichtige Rolle bei der Wegfindung spielen
* Sahar Hamid et al. (2010) 🡪 Experiment mit zwei Arten von Landmarken an verschiedenen Stellen innerhalb eines Labyrinthes:

1. Landmarken an Entscheidungspunkten z.B. Kreuzungen (= höherer Informationsgehalt für Navigation)
2. Landmarken entlang gerader Wegabschnitte

🡪 Gemessenen Blickbewegungen zeigte, dass Vpn länger auf die Landmarken an den Entscheidungspunkten bei Abbiegungen oder Kreuzungen des Wegs blickten als auf die Landmarken an geraden Wegabschnitten

* Entscheidungspunkt-landmarken werden außerdem häufiger wiedererkannt und lösen eine größere Gehirnaktivierung in Bereichen wie der parahippocampalen Gyrus
* Weiterer Befund 🡪 Das Gehirn wählt automatisch Objekte aus, die als Landmarken dienen und die Navigation kontrollieren, d.h. das Gehirn antwortet nicht nur auf das Objekt, sondern auch auf die Relevanz des Objekts für die Navigationskontrolle

**Der Einfluss von Hirnschädigungen auf das Wegfinden**

Fälle, in denen zwei Regionen geschädigt wurden, die nachweislich bei der Navigation beteiligt sind: der retrospleniale Kortex und der Hippocampus

**1. Schädigung des retrsosplenialen Kortex**

Befunde aus klinischen Fällen mit einer Schädigung des retrosplenialen Kortex legen die Vermutung nahe, dass die Patienten ihre Fähigkeit zur *Richtungsfindung* verloren haben – Fähigkeit in Bezug auf die momentane Position eine Richtung anzugeben, die zu einem vertrauten Ziel führt und dabei Landmarken als Richtungshinweise zu nutzen

**2. Schädigung des Hippocampus**

Befunde aus klinischen Fällen mit einer Schädigung des Hippocampus deuten darauf hin, dass der Hippocampus wichtig ist, um auf Detailinformation zur Routen zurückgreifen zu können, die vor langer Zeit gelernt wurde

🡪 Experimente vermitteln die Botschaft, dass Wegfindung sich auf verschiedene Gehirnstrukturen verteilt

* Ergibt Sinn 🡪 Wegfindung = Sehen und Wiedererkennen (Wahrnehmung) von Objekten + Aufmerksamkeitslenkung + Zugriff auf abgespeicherte Informationen zu Umgebung etc.

**Handlungen mit Objekten**

Zu unseren wichtigsten Handlungen gehört das Greifen nach etwas, das wir in die Hand nehmen

* Ein wichtiger Aspekt des Ergreifens von Objekten besteht darin, dass es sich gewöhnlich um eine gerichtete Bewegung zu einem Objekt handelt, die mit einem bestimmten Ziel ausgeführt wird
* Wichtiger Begriff im Zusammenhang mit der Handhabung von Objekten ist deren *Affordanz* (oder Aufforderungscharakter)

**Affordanzen: Wozu Objekte verwendet werden**

Zur Erinnerung: Gibsons ökologischer Ansatz schließt Informationen ein, die für die Wahrnehmung nützlich ist z.B. optischer Fluss

* Anderer Typ von Information = **Affordanzen**: Information, die Verwendungsmöglichkeit eines Objekts anzeigt
* d.h. Die Wahrnehmung eines Objekts schließt nicht nur die physikalischen Merkmale (z.B. Form, Größe, Farbe, Orientierung) ein, die Wiedererkennen ermöglichen, sondern auch die Verwendung des Objekts 🡪 Handlungsmöglichkeit = Teil unserer Wahrnehmung
* Methode zur Bestimmung von Affordanzen: Verhaltensbeobachtung bei Patienten mit Hirnschädigungen (z.B. im Temporallappen)

**Die Physiologie des Greifens**

Wichtiger Durchbruch für physiologische Forschung zum Greifen war die Entdeckung des *ventralen Was-Stroms* und des *dorsalen Wo- bzw. Wie-Stroms*

**Der dorsale und der ventrale Strom**

* Vorstellung, dass es einen Verarbeitungsstrom für die Wahrnehmung von Objekten und einen anderen für das Handhaben von Objekten gibt, ermöglicht es zu verstehen, was z.B. beim Greifen nach einer Tasse vor sich geht
* Selbst ein so einfacher Vorgang wie das Anheben einer Tasse bezieht eine ganze Reihe von Hirnregionen mit ein, die ihre Aktivitäten koordinieren, um Wahrnehmung und Verhalten zu produzieren 🡪 ständiges Wahrnehmen der Tassenposition, Anpassung der Fingerform und ihrer Position relativ zur Tasse, ständiger Abgleich mit eigenen Bewegungen etc.

**Die parietale Griffregion**

Einer der wichtigsten Bereiche für das (Er-)Greifen = Parietallappen; am Ende des dorsalen Stroms

* **Parietale Greifregion**: Bereich im parietalen Kortex, der am Ergreifen von Objekten beteiligt ist
* Region enthält Neuronen, die das Greifen nach (*reach*) und Ergreifen von (*grasp*) von Objekten regulieren
* Hinweise auf mehrere verschiedene Greifregionen im Parietallappen

Fattori et al. (2010) 🡪 untersuchte Handgriffe bei Affen

* Wichtigster Befund aus Experiment: Nachweis, dass es Neuronen gibt, die auf bestimmte Handgriffe antworten
* z.B. Neuron A – Zugreifen mit ganzer Hand, Neuron B – Pinzettengriff

Fattori et al. (2012) 🡪 Nachfolgeexperiment

* entdeckte Neuronen, die bereits dann erhöhte Aktivität zeigten, wenn der Affe das zu greifende Objekt sah
* z.B. **visuomotorische Greifzelle**: Neuronentyp, der auch dann feuerte, wenn der Affe ein bestimmtes Objekt sieht, und im Laufe der Zeit auch dann, wenn der Affe eine Handhaltung zum ergreifen des Objekts entsprechend verändert
* d.h. dieser Neuronentyp ist sowohl bei der Wahrnehmung (Identifizieren eines Objekts) als auch bei der Handlung (Ergreifen eines Objekts) beteiligt

**Anderen Objekten beim Greifen ausweichen**

Beim Greifen nach einem Objekt muss auch die Positionen der dicht daneben stehenden Objekte berücksichtigt werden

🡪 Auch diese Hindernisvermeidung wird von parietalen Regionen reguliert

* verdeutlicht durch Experiment von Schindler et al. (2004) an Patienten mit Schädigung des Parietallappens; hatten Schwierigkeiten, auf visuelle Stimuli zu zeigen = **optische Ataxie**
* Ataxie-Patienten berücksichtigten die veränderten Positionen der Hindernisse bei der Aufgabe, die Hand zwischen den Hindernissen hindurchzuführen um dahinter einen grauen Streifen zu berühren
* Erkenntnis: Der dorsale Strom lenkt nicht nur das gezielte Greifen nach einem Objekt, sondern reguliert auch automatisch das Vermeiden von Hindernissen

**Beobachten der Handlungen anderer**

Zu den aufregendsten Ergebnissen der Forschung im Zusammenhang mit Wahrnehmung und Handeln gehört die Entdeckung von Neuronen im prämotorischen Kortex, die man als *Spiegelneuronen* bezeichnet

**Spiegelungen von Handlungen anderer im Gehirn**

Giacomo Rizzolatti et al. untersuchten zu Beginn der 1990er Jahre, wie Neuronen im prämotorischen Kortex von Affen antworten, während die Affen bestimmte Handlungen ausführten

* Entdeckten dabei unerwarteter Weise, dass Neuronen, die auf die Beobachtung des Ergreifens von Futter ansprachen, dieselben waren, die zuvor bereits gefeuert hatten, wenn der Affe selbst nach Futter gegriffen hatte

Es schlossen sich weitere Beobachtungen an 🡪 führten zu Entdeckung von **Spiegelneuronen:** Neuronen, die sowohl dann feuern, wenn der Affe jemanden beim Ergreifen von Futter beobachtet. Als auch dann, wenn er selbst Futter ergreift

Könnte es sein, dass die Spiegelneuronen einfach auf ein bestimmtes Bewegungsmuster ansprechen?

* Dagegen spricht:

1. Spiegelneuron feuert nicht, wenn Affe sieht, wie der Experimentator das Futter mit einer Zange ergreift
2. **Audiovisuelle Spiegelneuronen**: Antworten, wenn ein Affe eine manuelle Handlung ausführt und wenn er dabei gleichzeitig das Geräusch hört, das mit der Handlung assoziiert ist

🡪 Spiegelneuronen antworten auf das, was „geschieht“ und weniger auf ein spezifisches Bewegungsmuster

**Intentionen anderer verstehen**

Einige Forscher vermuten, dass Spiegelneuronen nicht nur darauf antworten, *was* vorgeht, sondern *warum* es geschieht oder, genauer, welche *Intention* hinter dem Geschehen steckt

* Mit einer einzigen Handlung können verschiedene Intentionen verbunden sein

Welche Hinweise gibt es darauf, dass die Antwort der Spiegelneuronen durch die verschiedenen Intentionen beeinflusst wird?

* Iacobini (2005) – Aufzeichnung von Gehirnaktivität der Vpn während des Betrachtens von Filmszenen, die mit 2 unterschiedlichen Intentionen verbunden waren:

1. Trinken
2. Aufräumen
   * Wichtige Kontextunterschiede zwischen den beiden Filmsequenzen; Frisch gedeckter Tisch vs. Unaufgeräumter Tisch
   * Kontrollbedingungen: Präsentation von 2 anderen Filmsequenzen – ohne Kontexthinweise

* Ergebnis beim vergleich der Gehirnaktivität: In Gehirnbereichen, die Eigenschaften von Spiegelneuronen aufweisen, löste das Betrachten der Kontext-bzw. Handlungsflime eine höhere Aktivität aus
* Schlussfolgerung: Spiegelneuronen codieren nach Ansicht von Iacobini das Warum einer Handlung und antworten unterschiedlich auf unterschiedliche Intentionen

Wie signalisieren Spiegelneuronen Intentionen?

* Eine Möglichkeit: Antwort dieser Neuronen wird durch motorische Ereigniskette bestimmt, die in einem bestimmten Handlungskontext zu erwarten ist
  + D.h. Spiegelneuronen, die unterschiedliche Intentionen signalisieren, antworten sowohl auf die jeweils gerade ausgeführte Handlung, als auch die im jeweiligen Kontext wahrscheinliche Handlungsfolge

Gegenwärtige Vermutung, dass Spiegelneuronen eine wichtige Rolle bei der Steuerung von sozialen Interaktionen spielen

* Warum? Helfen nach Annahme vieler Forscher beim Verstehen von Kommunikation auf Basis von Gesichtsausdruck, Gesten während des Sprechens, der Bedeutung von Sätzen etc.

**Kapitel 8 – Bewegungswahrnehmung**

Was immer wir auch tun, schließt in der Regel Bewegung ein

* Wir nehmen Bewegung sowohl wahr, wenn wir uns selbst in Ruhe befinden als auch wenn wir selbst in Bewegung sind

**Funktionen der Bewegungswahrnehmung**

Die Wahrnehmung von Bewegung hat eine Reihe von Funktionen, aber am Wichtigsten – Bewegungswahrnehmung ist unmittelbar lebensnotwendig

**Bewegungswahrnehmung ermöglicht zu verstehen, was in der Umgebung geschieht**

* Vieles von dem, was man sieht, schließt Informationen ein, die durch Bewegung erzeugt wird
* Heider & Simmel (1994): Wie stark kann Bewegung vermitteln?
  + 3 geometrische Figuren bewegten sich in einem animierten Film im Haus und seiner Umgebung und interagierten manchmal untereinander
  + Obwohl es sich nur um geometrische Figuren handelte, erfanden Probanden Geschichten, um die Bewegung als Handlung zu erklären
* Bewegungswahrnehmung ist für die Fähigkeit, uns in unserer Bewegung zu bewegen, entscheidend 🡪 z.B. optischer Fluss liefert Info über Richtung und Geschwindigkeit der eigenen Bewegung
* Bewegungen liefern auch Informationen bei Handlungen, die mehr Geschicklichkeit verlangen 🡪 wird deutlich bei klinischen Fällen mit **Bewegungsagnosie** bzw. **Akinetopsie:** Bewegungsblindheit durch Schädigung eines Kortexbereichs, der am Bewegungssehen beteiligt ist
  + Behinderung kann mitunter lebensgefährlich sein z.B. beim Überqueren einer Straße

**Bewegung zieht Aufmerksamkeit auf sich**

* **Aufmerksamkeitsfesselung:** Tritt auf, wenn ein auffälliger Stimulus eine Verschiebung der Aufmerksamkeit bewirkt, z.B. plötzliche Bewegung
  + Spielt bei Tieren eine überlebenswichtige Rolle 🡪 durch Erstarren bzw. Nicht-Bewegen eines Beutetiers vermeidet es, Aufmerksamkeit auf sich zu ziehen (

**Bewegung lässt Objekte erkennen**

* Durch die Bewegung werden die Elemente eines Objekts bei der Wahrnehmung zu einer Einheit organisiert, sodass es sich als Figur vom Hintergrund abhebt
* Unsere Bewegung relativ zu Objekten liefert ständig zusätzliche Information über diese Objekte, und auch die Bewegung der Objekte relativ zu uns bietet ähnliche Zusatzinformationen 🡪 Umgang mit Problem der inversen Projektion; alle Objekte in der Umwelt rufen mehrdeutige Bilder auf der Retina hervor

**Wann nehmen wir Bewegung wahr?**

**Reale Bewegung:** Die physikalische Bewegung eines Stimulus, d.h. Bewegung die wir wahrnehmen, wenn sich etwas in unserem visuellen Feld bewegt

Es gibt eine Reihe von Bewegungswahrnehmungen, die mit Reizen einhergehen, die sich nicht bewegen 🡪 **Scheinbewegung** (*stroboskopische Bewegung*) = eine Illusion von Bewegung;

1. **Induzierte Bewegung** – tritt auf, wenn die Bewegung eines (meist großen) Objekts die Wahrnehmung der Bewegung eines anderen Objekts induziert, z.B. Bewegung ausgedehnter Wolken lässt den Mond bewegt erscheinen
2. **Bewegungsnacheffekte** – treten auf, wenn ein bewegter Stimulus für ca. 30-60s betrachtet wird und dies dazu führt, dass ein unmittelbar anschließend betrachteter Stimulus sich in die entgegengesetzte Richtung zu bewegen scheint, z.B. **Wasserfalltäuschung**

* Effekt der Scheinbewegung ist Grundlage für die Bewegung, die wir in Filmen, Fernsehen und auf elektronischen Laufschriften wahrnehmen

**Reale Bewegung und Scheinbewegung im Vergleich**

Viele Jahre lang wurde Scheinbewegung und reale Bewegung als getrennte Phänomene betrachtet, denen unterschiedliche Mechanismen zugrunde liegen

* Jedoch zahlreiche Belege dafür, dass diese 2 Arten von Bewegung vieles gemeinsam haben
* Larsen et al. (2006) 🡪 Neuronale Aktivierung durch Scheinbewegung ist ganz ähnlich der durch echte Bewegung

Wegen der Ähnlichkeit der neuronalen Aktivierungsmuster, die reale Bewegung und Scheinbewegung auslösen, werden beide Bewegungstypen gemeinsam untersucht, um allgemeine Grundmechanismen zu finden

**Was wir erklären wollen**

Ziel: Verstehen, wie wir Dinge, die sich bewegen, wahrnehmen

* Es reicht dabei aber nicht aus, nur zu untersuchen, was auf der Retina passiert, denn
* Bewegungswahrnehmung bei einem Objekt kann nicht einfach nur damit erklärt werden, dass sich das Bild dieses Objekts auf der Retina bewegt

**Bewegungswahrnehmung: Umgebungsinformation**

* J.J. Gibson – ökologischer Ansatz; herausfinden, welche Information aus der Umgebung bei der Wahrnehmung genutzt werden kann
* Information in der Umwelt = **optisches Feld:** Struktur, die durch Oberflächen, Texturen und Konturen in der Umwelt entsteht
* Wie verändern Bewegungen des Beobachters das optische Feld?
* **Lokale Störung des optischen Felds:** Tritt auf, wenn ein Objekt sich relativ zur Umgebung bewegt und dabei den stationären Hintergrund zu und aufdeckt
* **Globaler optischer Fluss:** Bewegungsinformation, die auftritt, wenn sich alle Elemente einer Szenerie bewegen. Wahrnehmung des globalen optischen Flusses zeigt an, dass sich nicht die Szenerie, sondern der Betrachter bewegt

**Bewegungswahrnehmung: Information aus Netzhaut und Auge**

Erklärungsansatz der Bewegungswahrnehmung anhand der neuronalen Signale, die vom Auge zum Gehirn laufen

**Der Reichardt-Detektor**

**Reichhardt-Detektor:** Neuronaler Schaltkreis, der dazu führt, dass Neuronen auf Bewegungen in bestimmter Richtung feuern und nicht in die Gegenrichtung

* Detektor reagiert genau dann, wenn ein Reiz sich zuerst am Ort A befindet und nach kurzer Zeit am Ort B auftaucht
* Bewegt sich der Reiz in umgekehrter Richtung, dann wird Detektor gehemmt

**Das Reafferenzprinzip**

Um Situationen zu erklären, in denen die Augen bewegt werden – **Reafferenzprinzip**

**Signale von der Retina und von den Augenmuskeln**

Reafferenzprinzip erklärt die Bewegungswahrnehmung anhand der folgenden Signale, die durch die Bewegung eines Reizes auf der Netzhaut und durch Augenbewegungen erzeugt werden:

1. **Signal für retinale Bildverschiebung (SRB):** Entsteht, wenn ein Reiz sich über die Rezeptoren der Netzhaut bewegt, z.B. Person geht durch Gesichtsfeld, während Betrachter geradeaus guckt
2. **Motorisches Signal (MS):** Entsteht, wenn ein Signal vom Gehirn an die Augenmuskeln gesendet wird 🡪 Signal entsteht, wenn Betrachter seine Augen bewegt, z.B. Betrachter verfolgt Bewegung einer Person mit den Augen
3. **Efferenzkopie (E):** Kopie des motorischen Signals, das vom Gehirn an die Augenmuskeln gesendet wird 🡪 Kopie wird an andere Bereiche des Gehirns verschickt
   * Wird vermutlich an verschiedenen Gehirnorten erzeugt

Nach dem Reafferenzprinzip hängt unsere Wahrnehmung davon ab, ob das retinale Bildverschiebungssignal, die Efferenzkopie oder beide im Gehirn eine Struktur namens **Komparator** erreichen 🡪 erhält Eingänge von Neuronen, die diese beiden Signale weiterleiten

* Wenn im Komparator entweder Bildverschiebungssignal oder Efferenzkopie überwiegt, schickt der Komparator die Meldung „Bewegung vorhanden“ weiter = Bewegung wird wahrgenommen
* Wenn beide Signale gleichzeitig den Komparator erreichen und sich gegenseitig aufheben, dann wird kein Signal weitergeleitet
* Lokalisation? Komparator umfasst eine Reihe verschiedener Gehirnstrukturen

**Verhaltensbezogene Demonstrationen des Reafferenzprinzips**

Verhaltensbezogene Demonstrationen stützen die Kernidee des Reafferenzprinzips: Existenz eines Signals (der Efferenzkopie), das durch eine Augenbewegung oder den Versuch einer Augenbewegung des Betrachters erzeugt wird –

1. Bewegungswahrnehmung trotz fehlender Bewegung auf der Retina

* Warum bewegt sich das Nachbild beim Bewegen der Augen?
* Ohne Bewegung des Reizes über die Retina gibt es kein Bildverschiebungsmaterial
* Motorische Signale, die zu den Augenmuskeln gesendet werden, werden von einer Efferenzkopie begleitet
* Nur die Efferenzkopie erreicht Komparator und man sieht, wie sich das Nachbild bewegt

1. Warum sieht man Bewegung, wenn man auf den Augapfel drückt ? – Bridgeman & Stark (1983)

* Nach dem Reafferenzprinzip erzeugt das an die Augenmuskeln übermittelte motorische Signal, das das Auge in der Fixationsposition hält, eine Efferenzkopie 🡪 nur diese erreicht Komparator!

**Physiologische Belege für das Reafferenzprinzip**

Was würde geschehen, wenn es keine Efferenzkopie, aber ein Signal für eine retinale Bildverschiebung gäbe?

* Klinische Fälle mit Läsionen in einem Gehirnareals namens medialer superiorer temporaler Kortex (MST)
* Verhaltensbeobachtungen zeigten 🡪 stationäre Umgebung bewegte sich beim Ausführen von Augenbewegungen in einer Geschwindigkeit, die mit der Geschwindigkeit der Augenbewegung übereinstimmte
* Annahme 🡪 Durch Hirnschädigung wurde vermutlich die Efferenzkopie ausgelöscht, die die Bildverschiebung bei den Augenbewegungen normalerweise kompensiert

Physiologische Befunde für Reafferenzprinzip stammen von Untersuchungen des neuronalen Antwortverhaltens an Affen:

* **Neuron für Objektbewegung:** Antwortet nur, wenn das Objekt (z.B. Lichtbalken) sich bewegt, und nicht bei einer Augenbewegung – obwohl der Reiz auf der Retina (ein Lichtbalken, der sich durch das rezeptive Feld bewegt) in beiden Fällen derselbe ist
* Neuron für Objektbewegung muss also Info. Analog zur Efferenzkopie erhalten, die ihm signalisiert, wenn das Auge sich bewegt
* Neuronen für Objektbewegung wurden in vielen Arealen im Kortex gefunden

**Bewegungswahrnehmung und Gehirn**

Wichtige Rolle bei der Bewegungswahrnehmung:

1. MT-Areal im mittleren temporalen Kortex
2. MST-Areal im medialen superioren temporalen Kortex

**Das Bewegungsareal im Gehirn**

Das mittlere temporale (MT) Kortexareal = Bereich mit vielen richtungssensitiven Zellen

* Hinweise darauf, dass MT-Areal auf die Verarbeitung von Bewegungsinformationen spezialisiert ist, bei denen die Bewegungsrichtungen einzelner Punkte variiert werden können
* Newsome et al. (1995) 🡪 Begriff der **Kohärenz:** Prozentuelles Maß für dieselbe Bewegungsrichtung der Punkte eines Musters, z.B. Punkte bewegen sich in eine zufällige Richtung – Kohärenz = 0%
* Newsome et al. (1989) verwendeten dynamische Punktmuster, um das Verhältnis zu bestimmen, zwischen –

1. Fähigkeit eines Affen, die Bewegungsrichtung der Punkte zu beurteilen
2. Antwort eines Neurons im MT-Areal des Affen

* Bei zunehmender Kohärenz der Punktmuster feuerte das MT-Neuron öfter und der Affe beurteilte die Bewegungsrichtung mit größerer Genauigkeit
* Das Feuern des NMT-Neurons und das Verhalten des Affen hingen so eng zusammen, dass die Forscher das eine aus dem anderen vorhersagen konnten!

Bedeutung von Newsomes Experimenten bezüglich der in Kap 1. dargestellten Grundbeziehungen:

1. *Stimulus – Wahrnehmung:* Reiz wird präsentiert und bestimmt, ob er eine Bewegungswahrnehmung hervorruft
2. *Stimulus – Physiologie*: Bewegungsreiz wird dargeboten und die neuronale Antwort darauf wird gemessen
3. *Physiologie – Wahrnehmung:* Man misst, wie Wahrnehmungen und physiologische Aktivierungen zusammenhängen

* Simultane Messung von neuronaler Antwort und Wahrnehmung = extrem aufwendig, z.B. monatelanges, intensives Verhaltenstraining bei Affen

**Läsionen und Mikrostimulierung**

Die Rolle des MT-Kortex lässt sich auch durch 2 weitere Methoden untersuchen:

1. Läsionen, d.h. Zerstörungen oder Läsionen eines Teils oder des gesamten MT-Kortex

* Affen mit intakten MT-Kortex: Richtige Wahrnehmung der Bewegungsrichtung bereits bei Kohärenz von 2-5% vs. 10-20% bei einer Läsion

1. Elektrische Stimulierung von Neuronen im MT-Kortex

* Auch Neuronen, die auf spezifische Bewegungsrichtungen antworten, sind in Säulen organisiert 🡪 Mikrostimulation von Neuronen innerhalb einer Säule, die auf bestimmte Bewegungsrichtungen antworten
* Newsome et al. (1990) 🡪 Möglich, Richtungswahrnehmung des Affen durch Mikrostimulation zu verschieben

Ergebnisse mithilfe beider Untersuchungsmethoden belegen den Zusammenhang zwischen MT-Neuronen und Bewegungswahrnehmung nachdrücklich!

Neben dem MT-Kortex sind auch andere Areale des Kortex bei der Bewegungswahrnehmung entscheidend beteiligt, z.B. der mediale superiore temporale (MST) Kortex

* Aber auch andere Gehirnareale werden durch Bewegung aktiviert

**Bewegung aus der Sicht eines einzelnen Neurons**

Wie führt das Feuern einzelner Neuronen innerhalb des MT-Kortex zu Bewegungswahrnehmung?

* Tatsächlich liefert die Antwort der einzelnen Richtungsselektiven Neuronen keine hinreichende Information, um die Richtung der Bewegung zu signalisieren

**Aperturproblem**: Das Betrachten der Bewegung eines größeren Reizes durch einen kleinen Ausschnitt des Blickfelds oder eine kleine Öffnung kann irreführende Information über die Bewegungsrichtung liefern

* z.B. Bleisiftdemonstration oder Demonstration der Fackelträgerin
* Die Bewegungsrichtung einer innerhalb einer Öffnung betrachteten Kante scheint senkrecht zur Kantenrichtung zu verlaufen, selbst wenn die tatsächliche Bewegung in einer anderen Richtung erfolgt

Es hat sich gezeigt, dass das visuelle System das Aperturproblem löst, indem es

1. Informationen von Neuronen im MT-Kortex verwendet und die Antworten vieler richtungsspezifischer Neuronen bündelt 🡪 demonstriert durch Experiment von Pack & Born (2001)
2. Antworten von Neuronen im striären Kortex nutzt, die auf Objektenden ansprechen

**Bewegung und der menschliche Körper**

Wie sieht die Bewegungswahrnehmung komplexer Reize aus, die in unserer Umgebung sehr häufig vorkommen und durch Bewegungen von Menschen und Tieren hervorgerufen werden?

**Scheinbewegungen des Körpers**

Verweis auf Stroboskopische Scheinbewegung: Wird durch nacheinander aufleuchtende Lichtpunkte an benachbarten Positionen erzeugt

* Diese Bewegung folgt einem allgemeinen Prinzip – **Regel des kürzesten Wegs:** Die Scheinbewegung erfolgt tendenziell in Richtung des kürzesten Wegs zwischen 2 Reizen

Shiffrar & Freyd (1990,1993) 🡪 Darbietung von 2 Fotos (Frau – Hand vor Gesicht, Frau – Hand hinter Kopf) mit unterschiedlich schnellen Bildwechseln (min. 5 pS vs. < 5 pS)

* Schneller Bildwechsel (min. 5pS) 🡪 gemäß der Regel des kürzesten Wegs – Bewegung der Hand durch den Kopf
* Langsamerer Bildwechsel (< 5pS) 🡪 Bewegung der Hand um den Kopf herum
* Ergebnisse sind aus 2 Gründen interessant:

1. Visuelles System benötigt Zeit für Informationsverarbeitung, die bei komplexen bedeutungshaltigen Reizen zu Bewegungswahrnehmung führt
2. Bedeutung des Reizes (z.B. menschlicher Körper) spielt eine besondere Rolle und beeinflusst Wahrnehmung

* Shiffrar 🡪 Bei anderen Reizen (z.B. Tafel) nimmt die Wahrscheinlichkeit Bewegung entlang des längeren Wegs wahrzunehmen auch bei Verringerung der Bildwechselfrequenz nicht zu

Was passiert währenddessen im Kortex?

* Stevens et al. (2000) 🡪 Untersuchte Gehirnaktivierung mithilfe von PET-Aufnahmen
* Sowohl Wahrnehmung von Bewegung durch Kopf hindurch (kürzerer Weg) als auch Wahrnehmung von Bewegung um Kopf herum (längerer Weg) waren mit Aktivierung des parietalen Kortex verbunden
* Bei Wahrnehmung von Bewegung um Kopf herum 🡪 zusätzliche Aktivierung im motorischen Kortex
* d.h. Motorischer Kortex wird ebenfalls aktiviert, sofern wahrgenommenen Bewegungen des menschlichen Körpers physikalisch möglich sind

**Bewegung eines Lichtpunktläufers**

Weiterer Untersuchungsansatz zur Bewegung des menschlichen Körpers 🡪 **Lichtpunktläufer**: Verwendung von Bewegungsreizen, die durch das Anbringen von kleinen Lichtpunkten an einer Person erzeugt wird

**Wahrnehmungsorganisation**

Bewegung lässt durch Wahrnehmungsorganisation einzelne Bildelemente hervortreten

* Ähnlich erzeugt Bewegung eines Lichtpunktläufers eine Wahrnehmungsorganisation

**Biologische Bewegung:** Selbstproduzierte Bewegung eines Menschen oder eines anderen Lebewesens

* Wir nehmen ständig biologische Bewegung um uns herum wahr 🡪 vereinfacht Organisation komplexer Bewegungen der Lichtpunkte als gehende Person

**Gehirnmechanismen**

Grossman & Blake (2001) lieferten Belege für die Existenz einer speziellen Hirnregion für biologische Bewegung (-ähnlich wie fusiformes Gesichtsareal)

* Aktivität im Sulcus temporalis superior (STS) – Gebiet im temporalen Kortex, war bei biologischer Bewegung größer als bei random Bewegungen
* Grossman & Blake (2002) 🡪 Andere Regionen wie fusiformes Gesichtsareal werden durch biologische Bewegung stärker aktiviert (vs. exstastriäres Körperareal – unterscheidet nicht zwischen biologischen- und random Bewegungen)
* Annahme eines Netz von Arealen wie dem STS oder dem FFA, das für die Wahrnehmung biologischer Bewegung zuständig ist

Allerdings beweist der Nachweis von Aktivierung in einer bestimmten Gehirnstruktur nach Darbietung eines spezifischen Stimulus noch nicht, dass diese Struktur auch bei der Wahrnehmung des Reizes beteiligt ist -

* Grossman et al. (2005): *Transkranielle Magnetstimulation* des STS-Areals führte zu einer deutlichen Abnahme der Fähigkeit biologische Bewegung zu erkennen
* Der gleiche Schluss ergibt sich aus klinischen Studien mit Personen, die nach einer Schädigung in diesem Gehirnbereich beim Erkennen von biologischen Bewegungen Schwierigkeiten hatten

**Repräsentionaler Impuls: Bewegung in statischen Bildern**

**Implizite Bewegung**: Statisches Bild einer Handlung, die Bewegung beinhaltet (z.B. Schnappschuss eines Skifahrers)

* Freyd (1983) 🡪 Annahme, dass Menschen beim Betrachten von Bildern impliziter Bewegungen die Handlung aus der Erstarrung lösen und wahrnehmen, was höchstwahrscheinlich als nächstes passiert
  + Untersuchte in einem Experiment, wie sich die Beurteilungszeiten der Probanden unterschieden, wenn das zweite Bild früher - „rückwärts“ in der Zeit – oder später – „vorwärts“ in der Zeit – aufgenommen waren als das zuerst präsentierte Bild (-Sprung von Mauer; unterschiedliche Sprungphasen)
  + Probanden sollten so schnell wie möglich angeben, ob das zweite Bild mit dem ersten übereinstimmte oder nicht
  + Ergebnisse: Beurteilung in Vorwärtsrichtung der Zeit ist schwieriger, d.h. Probanden brauchten länger für Beurteilung

**Repräsentionaler Impuls:** Vorstellung, dass die Bewegung in einer Momentaufnahme vom Betrachter mental fortgesetzt wird

* Spiegelt sich die mental fortgesetzte Bewegung auch in einer Gehirnaktivierung wider?
* Kourtzi & Kanwisher (2000) 🡪 Gehirnareale, die bei der Wahrnehmung real ablaufender Bewegung beteiligt sind, antworten auch auf stationäre Bilder, die Bewegung lediglich implizieren
* Winawer et al. (2008) 🡪 Inwieweit können statische Bilder auch zu Bewegungsnacheffekten führen ?
  + Ja – Betrachten von Bildern mit impliziter Bewegung verringert ebenfalls die Aktivität von Neuronen, die selektiv auf eine bestimmte Bewegungsrichtung antworten
  + Zur Erklärung – Wasserfalltäuschung: Wahrnehmung entsteht, weil das Betrachten des Wasserfalls über längere Zeit zur Abnahme der Aktivität von Neuronen führt, die auf Abwärtsbewegung spezifisch ansprechen, sodass ein Überschuss an Aktivität der Aufwärtsneuronen entsteht

**Zum Nachdenken: Wahrnehmen von Ereignissen**

Beim Betrachten einer Szene, nehmen wir keine abstrakte Anordnung von hellen, dunklen oder farbigen Bereichen wahr, sondern Objekte in ihrem räumlichen Zusammenhang

* = Ergebnis der Wahrnehmungsorganisation & perzeptueller Segmentierung

Was hat das mit Bewegung zutun?

* Ähnlich wie wir einzelne Objekte in einer statischen Szene perzeptuell gliedern, können wir auch zeitliche Abläufe in eine Folge von Ereignissen gliedern
  + **Ereignis** = Vorgang, der in einem bestimmten Zeitintervall an einem bestimmten Ort mit einem beobachtbaren Anfang & Ende abläuft
  + **Ereignisgrenze** = Durch den Zeitpunkt bestimmt, an dem ein Ereignis endet und ein neues Ereignis beginnt
* Ereignisse gehen fast immer mit Bewegung einher und Veränderungen in der Art der Bewegung fallen häufig mit Ereignisgrenzen zusammen
* Zacks (2009) – Hat Zusammenhang zwischen Ereignis- und Bewegungswahrnehmung gemessen
  + Schlussfolgerung: Bewegungswahrnehmung spielt beim Aufteilen von Handlungen in bedeutungshaltige Ereignisse eine wichtige Rolle
* Also: Ereignisse, die oft durch Bewegungen abgegrenzt sind, erzeugen in ihrer Abfolge bei uns eine Vorstellung von dem, was gerade vor sich geht

**Kapitel 9 – Farbwahrnehmung**

Farbe gehört zu den auffälligsten und tief greifendsten Wahrnehmungsqualitäten in unserer Umwelt

**Einführung in die Farbwahrnehmung**

**Welche Funktionen hat die Farbwahrnehmung?**

1. Farbe erfüllt wichtige Signalfunktionen (-sowohl natürliche als auch vom Menschen gemachte)

* Anhand der Signale lassen sich Dinge identifizieren und klassifizieren

1. Farbe erleichtert die Wahrnehmungsorganisation (- kleine Elemente werden perzeptuell zu größeren Gruppen sortiert)

* Farbwahrnehmung erleichtert Unterscheidung einzelner Objekte voneinander, insb. Erkennen von Objekten innerhalb einer Szene
* Farbwahrnehmung vergrößert die Kontraste zwischen Objekten
* Manche Forscher vertreten Annahme 🡪 Farbwahrnehmung hat sich evolutionär für das Entdecken von Früchten entwickelt

1. Farbwahrnehmung hilft beim Erkennen und Identifizieren von deutlich zu sehenden Objekten

* Wissen um die Farbe vertrauter Objekte hilft beim Erkennen dieser Objekte

**Welche Farben nehmen wir wahr?**

Wir können alle unterscheidbaren Farben anhand der Bezeichnungen rot, grün, gelb, blau und ihrer Kombination (z.B. blaugrün) beschreiben

* Rot, Gelb, Grün, Blau = Grundfarben
* Grundfarben werden in Farbkreis dargestellt 🡪 Jede Farbe ähnelt ihrer Nachbarfarbe der Wahrnehmung nach
* Reihenfolge der 4 Grundfarben im Farbkreis – Blau, Grün, Gelb und Rot entspricht der Reihenfolge der Farben im Spektrum des sichtbaren Lichts
  + - Kurzwellige Ende des Spektrums = Blau
    - Mittlerer Bereich = Grün
    - Langwellige Ende des Spektrums= Gelb & Rot
  + Tatsächlich können Menschen entlang des sichtbaren Spektrums ca. 200 verschiedene Farben unterscheiden
  + Es lassen sich noch mehr Farben erzeugen, z.B. durch Veränderung der Intensität (heller/dunkler) oder Veränderung der **Sättigung** durch Hinzufügen von Weiß (- Weiß beinhaltet i.d.R. alle Wellenlängen des Spektrums zu gleichen Teilen)

**Farbe und Wellenlänge**

Farbwahrnehmung hängt mit der physikalischen Wellenlänge zusammen

* Sichtbares Spektrum reicht von kurzen Wellenlängen (400nm) zu langen (700nm)
* Monochromatische Lichter mit Wellenlängen von ca. 400-500nm = violett, 450-500nm = blau, 500-575nm = grün, 575-590nm = gelb, 590-620nm = orange, 620-700nm = rot

**Reflexion und Transmission**

Farben von Objekten werden größtenteils durch die Wellenlängen des Lichts bestimmt, das von diesen Objekten in unsere Augen *reflektiert* wird

* Durch **selektive Reflexion** bestimmter Wellenlängen, die besonders stark reflektiert werden, entstehen **bunte Farben** – z.B. Farbtöne Rot, Grün, Blau
* **Unbunte Farben**, z.B. schwarz, grau, weiß – entstehen, wenn alle Wellenlängen gleichermaßen reflektiert werden
* Bei **spektralen Reflektanzkurven** ist der prozentuale Anteil des reflektierten Lichts gegen die Wellenlänge abgetragen 🡪 z.B. Tomate reflektiert einige Wellenlängen sehr viel stärker als andere Wellenlängen – Ergebnis: bunte Farbe (rot) / Bei unbunten Farben verläuft die Kurve Horizontal (= reflektierter Anteil des Lichts über alle Wellenlängen hinweg gleich)

🡪 Meisten Farben unserer Umgebung kommen dadurch zustande, dass verschiedene Objekte unterschiedliche Wellenlängen selektiv reflektieren

Bei transparenten Gegenständen erzeugt eine **selektive Transmission** des Lichts (chromatische) Farben, indem bei bestimmten Wellenlängen ein höherer Prozentsatz des Lichts durchgelassen wird

* z.B. Kirschsaft lässt selektiv langwelliges Licht passieren und erscheint rot
* Transmissionskurven: Geben den Anteil des durchgelassenen Lichts in Abhängigkeit von der Wellenlänge wider 🡪 sieht ähnlich aus wie Reflektanzkurve

Vorstellung, dass Farbwahrnehmung größtenteils von der Wellenlänge des Lichts abhängt, das in unser Auge fällt, bietet auch eine Erklärung dafür, was passiert, wenn wir verschiedene Farben mischen

**Additive Farbmischung bei Licht**

Wenn man blau erscheinendes Licht auf eine weiße Fläche projiziert und es mit gelb erscheinendem Licht überlagert 🡪 Überlagerungsbereich wird als weiß wahrgenommen

* Warum? Lässt sich verstehen, wenn man die Wellengänge des Mischlichts betrachtet
* Bei der Überlagerung von gelben auf blauen Licht addieren sich die kurzwelligen Anteile (blau) und mittel- bis langwellige Anteile (gelb) im reflektierten Licht auf
* Additive Farbmischung: Farbmischung, bei der sich die reflektierten Wellenlängenanteile bei der Überlagerung von Licht addieren

**Subtraktive Farbmischung bei Pigmentfarben**

Warum entstehen beim Mischen von Pigmentfarben andere Farben als beim Überlagern von Licht?

* Grundsätzlich: In der Mischung von Pigmenten (z.B. Gelb & Blau) werden nur diejenigen Wellenlängen reflektiert, die von keiner der ursprünglichen Farben absorbiert wurde
* Blaues Pigment: Absorbiert langwelliges Licht / Reflektiert kurze Wellenlängen und wenige mittlere Wellenlängen
* Gelbes Pigment: Absorbiert kurzwelliges Licht / Reflektiert lange Wellenlängen und wenige mittlere Wellenlängen

🡪 Nur mittleren Wellenlängen werden gleichermaßen von beiden Pigmenten reflektiert (& nicht absorbiert) – Mischung erscheint grün

**Subtraktive Farbmischung:** Farbmischung durch das Mischen von Pigmentfarben. Subtraktiv, weil sie durch die selektive Absorption einzelner Farbpigmente dem Reflexionslicht Farbkomponenten entzieht

**Die Dreifarbentheorie des Farbensehens**

Thomas Young (1773-1829) & Hermann von Helmholtz (1821-1894) 🡪 **Dreifarbentheorie des Farbensehens**: Farbensehen basiert auf der Aktivität dreier verschiedener Rezeptorsysteme

**Verhaltensbasierte Belege für die Freifarbentheorie**

**Farbgleichexperiment:** Lichter dreier unterschiedlicher Wellenlängen wurden in einem *Vergleichsfeld* gemischt, wobei Betrachter die Stärke dieser 3 Wellenlängenkomponenten einstellten, bis die Mischfarbe mit der Farbe von Licht einer einzigen Wellenlänge in einem *Testfeld* übereinstimmte (-Wichtig! Auswahl der 3 Wellenlängen beliebig, solange keine von diesen eine Farbe hat, die mit einer Mischung der beiden anderen erzeugt werden kann)

Wesentliche Ergebnisse der Farbabgleichexperimente von Helmholtz:

1. Korrekte Farbübereinstimmung zwischen Testfeld und Vergleichsfeld durch die korrekte Mischung der Anteile *dreier Wellenlängen* möglich
2. Keine Farbübereinstimmung möglich, wenn nur 2 Wellenlängen benutzt wurden

Grundüberlegung für Dreifarbentheoire der Wahrnehmung:

* Thomas Young (1802) 🡪 Annahme: Auf Netzhaut kann es nur eine begrenzte Anzahl von Sensoren für Licht unterschiedlicher Wellenlängen geben
* Helmholtz (1852) baute Theorie weiter aus 🡪 fand heraus, dass Menschen mit normaler Farbwahrnehmung für den Farbabgleich mit beliebiger Wellenlänge mindestens über 3 Wellenlängen zum Mischen verfügen muss

🡪 Theorie deshalb heute auch; **Young-Helmholtz’sche Dreifarbentheorie:**

* Zentrale Idee: Farbensehen beruht auf 3 Rezeptorsystemen mit unterschiedlichen spektralen Empfindlichkeiten
* Licht einer bestimmten Wellenlänge stimuliert die 3 Rezeptorsysteme in unterschiedlichem Ausmaß & Aktivitätsmuster in den 3 Systemen führt zur Wahrnehmung einer Farbe

**Die physiologischen Belege zur Dreifarbentheorie**

Physiologische Forschung konnte die 3 angenommenen Rezeptormechanismen identifizieren

**Zapfenpigment**

Was sind die physiologischen Eigenschaften der 3 Systeme?

* 1960er Jahre 🡪 Möglichkeit, die Absorptionsspektren dreier verschiedener Zapfenpigmente zu messen
* Maxima der Absorption bei

1. Kurzwelligen Bereichen des Spektrums = 419nm
2. Mittelwelligen Bereichen des Spektrums = 531nm
3. Langwelligen Bereichen des Spektrums = 558nm

* Die 3 Sehpigmente unterscheiden sich strukturell in der großen Opsinkomponente, was zu den unterschiedlichen Absorptionsspektren führt

**Das Antwortverhalten der Zapfen und die Farbwahrnehmung**

Wissen über die Antwort der 3 Rezeptorsysteme sollte Farbwahrnehmung erklären können:

* Blau 🡪 K-Rezeptor = starke Antwort, M-Rezeptor = schwächere Antwort, L-Rezeptor = schwächste Antwort
* Gelb 🡪 K-Rezeptor = sehr schwach, M- & L-Rezeptoren = gleich stark
* Weiß 🡪 Gleich Aktivität aller Rezeptoren

🡪 Bildet Physiologische Grundlage hinter den Farbabgleichexperimenten

* Obwohl sich die Lichter in den beiden Feldern physikalisch unterscheiden (bestehen aus unterschiedlichen Wellenlängen) sind sie perzeptuell jedoch identisch
* **Metamerie:** Situation, in der 2 physikalisch unterschiedliche Stimuli perzeptuell identisch sind
* **Metamere:** Die beiden farbgleichen Lichter in einem Farbabgleichexperiment
* Grund für das identische Aussehen der Metameren: Rufen beide dasselbe Aktivitätsmuster in den Zapfenrezeptortypen aus

**Sind für das Farbensehen drei Rezeptorsysteme notwendig?**

Warum Farbwahrnehmung bei einer Person mit nur einem Rezeptortyp nicht möglich ist 🡪 z.B. Was passiert, wenn Person mit nur einem Sehpigment zwei Lichter mit Wellenlängen von 480nm und 600nm wahrnehmen würde? (-bei Menschen mit normalen Farbensehen = blau bzw. rot)

* Absorptionsspektrum für das eine Sehpigment z.B. 10% des 480nm-Lichts und 5% des 600nm Lichts
* Reminder 🡪 Absorption von Licht bzw. Photonen führt zu Formänderung des Retinal = Isomerisierung / Photon wird von Pigmentmolekül absorbiert und löst dort Isomerisierung aus
* Berechnung zur Anzahl der Pigmentmoleküle, die bei der im Beispiel beschriebenen Absorptionskurve isomerisiert werden:
  + Wenn Intensitäten beider Lichter auf 1000 Photonen eingestellt werden, dann isomerisiert das 480nm-Licht 100 Sehpigmentmoleküle (10%) und das 600nm-Licht 50 (5%) 🡪 480nm-Licht erscheint heller
  + Wenn Intensität des 600nm-Lichts auf 2000 Photonen eingestellt wird, so isomerisieren beide Wellenlängen die gleiche Zahl von Sehpigmentmolekülen 🡪 Lichter werden gleich hell wahrgenommen
  + **Univarianzprinzip**: Besagt, dass die Absorption eines Photons unabhängig von der Wellenlänge immer denselben Effekt hat, d.h. Im Rezeptor kann die Wellenlänge des absorbierten Lichts nicht mehr identifiziert werden

NOCHMAL LESEN!!!!!!

**Farbfehlsichtigkeit**

Die häufigsten Schwierigkeiten beim Farbensehen betreffen lediglich einen teilweisen Verlust der Farbwahrnehmung = **Farbfehlsichtigkeit**; hängt mit Problemen mit den Rezeptoren in der Retina zusammen

* Farbfehlsichtigkeit früher = *Daltonismus*
* Es gibt verschiedene Arten von Farbfehlsichtigkeit
* **Ishihara-Tafeln**: Darstellung aus farbigen Punkten für das Testen auf Farbfehlsichtigkeit. Punkte sind so gefärbt, dass Personen mit normalen (trichromatischem) Farbensehen Zahlen in der Darstellung erkennen, Personen mit Farbfehlsichtigkeit jedoch nicht
* Andere Methode zur Feststellung von Farbfehlsichtigkeit = Verwendung der **Farbabgleichmethode**:
  + Es wird bestimmt, wie viele Wellenlängen ein Proband mindestens braucht, um die Farbübereinstimmung mit einer beliebigen Wellenlänge des Spektrums herzustellen
  + Führte zur Identifikation folgender 3 Typen der Farbfehlsichtigkeit

1. **Monochromat** – Kann anhand von Intensität Übereinstimmung mit jedem Farbton des Spektrums herstellen (-sieht Helligkeitsabstufungen von Grau)
2. **Dichromat** – Benötigt nur zwei Wellenlängen, um Farbübereinstimmung mit allen anderen Wellenlängen des Spektrums herzustellen
3. **Anomaler Trichromat** – Benötigt drei Wellenlängen zur Herstellung der Farbübereinstimmung. Unterschied zu normalen Trichromaten 🡪 Anormaler Trichromat mischt Wellenlängen zu anderen Anteilen und kann dicht beieinander liegende Wellenlängen nicht gut unterscheiden

Welche Farben sieht aber jetzt eine Person mit Farbfehlsichtigkeit?

* **Unilaterale Dichromaten:** Person mit trichromatischem Sehen auf einem Auge und dichromatischem Sehen auf dem anderen
* Person kann Farbe mit dem dichromatischen Auge betrachten und dann angeben, welcher mit dem trichromatischen Auge gesehenen Farbe sie entspricht

**Monochromasie**

**Monochromasie** = seltene Form der Farbenblindheit

* Monochromaten besitzen i.d.R. keine Zapfen, weshalb ihr Sehen in gedämpften wie in hellem Licht dem Stäbchensehen entspricht
* Monochromaten nehmen alles in Helligkeitsschattierungen wahr (weiß, grau, schwarz) 🡪 = **Farbenblind** (vs. Farbenfehlsichtig bei Dichromaten)
* Häufig außerdem geringe Sehschärfe und hohe Lichtempfindlichkeit – Warum? Stäbchensystem ist nicht für Sehen in hellem Licht ausgelegt 🡪 Überforderung – Blendungseffekte

**Dichromasie**

**Dichromaten** nehmen einige Farben wahr, dennoch aber wesentlich geringeres Spektrum als Trichromaten

* Es existieren 3 Hauptformen der Dichromasie (-Beschreibung der Farbwahrnehmung bezieht sich auf Beispiel mit bunten Papierblumen)

1. **Protanopie:** Kurzwelliges Licht = Blau; Neutraler Punkt (- Wellenlänge, bei der nur noch Grau wahrgenommen wird) = 492nm; Langwelliges Licht = Gelb
2. **Deuteranopie:** Kurzwelliges Licht = Blau; Neutraler Punkt = 498nm; Langwelliges Licht = Gelb
3. **Tritanopie:** Kurzwelliges Licht = Blau; Neutraler Punkt = 570nm; Langwelliges Licht = Rot

* Häufigsten Formen = Protanopie & Deuteranopie 🡪 Werden durch Gen auf dem X-Chromosom vererbt – daher auch geschlechtsgebunden: Frauen seltener betroffen wegen zweiten normalen X-Chromosom, können aber trotzdem Farbfehlsichtigkeit vererben!

**Physiologische Mechanismen der rezeptorbasierten Farbfehlsichtigkeit**

Monochromaten sehen i.d.R. keine Farben, da sie über lediglich einen Zapfentyp oder keine Zapfen verfügen

Dichromaten fehlt ein Sehpigment

* Protanopen 🡪 fehlt langwelliges Zapfenpigment
* Deuteranopen 🡪 fehlt mittelwelliges Zapfenpigment
* Tritanopen 🡪 fehlt kurzwelliges Sehpigment

Genetische Forschung 🡪 Vergleich zwischen Dichromaten & Trichromaten – Identifikation von Unterschieden in den Genen, die die Struktur des Sehpigmentmoleküls bestimmen

Die Signale der K-. M- und L-Rezeptoren bilden die Grundlage des trichromatischen Sehens

* Es werden jedoch nicht die relativen Signalanteile der K-, M- und L-Rezeptoren zum Gehirn weitergeleitet, sondern die paarweisen Differenzen zwischen den Signalen dieser Rezeptoren
* = entscheidender Prozess bei der Gegenfarbentheorie – Ewald Hering (1834-1918)

**Die Gegenfarbentheorie des Farbensehens**

Auch **Gegenfarbentheorie des Farbensehens** wurde ursprünglich auf experimentelle Beobachtungen gestützt; ABER – Phänomenologische Untersuchungen: Reize werden

* Befunde führten zur Annahme der Gegenfarbentheorie: Farbensehen beruht auf gegensätzlichen Antworten, die durch Blau und Gelb bzw. Rot und Grün ausgelöst werden

**Verhaltensbasierte Belege für die Gegenfarbentheorie**

Hering verwendete Nachbilder 🡪 Feststellung;

* Betrachten grüner Flächen erzeugt rotes Nachbild (und umgekehrt)
* Betrachten gelber Flächen erzeugt blaues Nachbild (und umgekehrt)

🡪 Annahme: Rot & Grün bzw. Blau & Gelb bilden jeweils ein Farbenpaar

Weitere Beobachtung – **simultaner Farbkontrast:** Effekt tritt auf, wenn eine Fläche ihre Farbe verändert, sobald man sie mit einer anderen Farbe umgibt

* z.B. Rotes Nachbild umgibt unbunte Fläche (kleines unbuntes Quadrat) und lässt diese Grün erscheinen

Hering postuliert 3 Mechanismen, die jeweils entgegengesetzt auf Licht unterschiedlicher Intensität oder Wellenlängen reagieren:

1. Rot+ - Grün- : reagiert positiv auf Rot und negativ auf Grün
2. Blau- - Gelb+ : reagiert negativ auf Blau und positiv auf Gelb
3. Schwarz- - Weiß+ : reagiert negativ auf Schwarz und positiv auf Weiß

**Die Physiologie der Gegenfarbentheorie**

**Gegenfarbenzellen**

**Gegenfarbenzellen**

In 1960er/1960er Jahren 🡪 Entdeckung von **Gegenfarbenzellen** in Retina und Corpus geniculatum laterale

* Antworten auf Licht aus einem Teil des Spektrums exzitatorisch und auf Licht aus einem anderen Teil des Spektrums inhibitorisch
* B+G- - Zelle; Licht im blauen Bereich des Spektrums erhöht Feuerrate / Licht im gelben Bereich des Spektrums hemmt die Feuerrate ( R+Gr- - Zellen, B-G+ - Zellen, Gr+R- - Zellen)

**Wie durch 3 Rezeptortypen gegensätzliche Antworten erzeugt werden können**

Physiologische Befunde liefern Belege für beide Theorien – Wie kann das sein?

* Befunde betreffen jeweils Aktivierung an verschiedenen Stellen des visuellen Systems
* Ergebnisse zum Farbabgleich 🡪 betreffen Zapfen auf Eingangsebene des visuellen Systems
* Ergebnisse zur Farbenpaarung 🡪 betreffen Gegenfarbenneuronen auf höherer Ebene des visuellen Systems

Schaltkries (Abb. 9.23 S. 211) verdeutlicht wie das funktioniert:

* Vereinfachte Darstellung aber illustriert die Grundprinzipien der neuronalen Verschaltung zur Farbcodierung in der Retina
* Wichtig: Antworten der Schaltkreise wird sowohl durch die Wellenlängen , auf die Rezeptoren am stärksten antworten, als auch durch die Anordnung der hemmenden und erregenden Synapsen bestimmt

Verarbeitungsprozesse beim Farbensehen laufen demnach in 2 Stufen ab:

1. Rezeptoren reagieren mit unterschiedlichen Antwortmustern auf unterschiedliche Wellenlängen (Dreifarbentheorie)
2. Neuronen integrieren die hemmenden und erregenden Signale von den Rezeptoren (Gegenfarbentheorie)

Beschreibung der Gegenfarbenneuronen 🡪 Vorstellung, dass Signale zur Farbe, die von der Retina zum Gehirn gesendet werden, das unterschiedliche Feuern von Rezeptoren anzeigen, die Differenz der Antworten dieser Paar (Abb. 9.25 S212)

* Gegenfarbenneuronen geben Differenz als Information zum Gehirn weiter

**Farbe im Kortex**

Welche kortikalen Mechanismen liegen der Farbwahrnehmung zugrunde?

**Gibt es ein bestimmtes Farbzentrum im Kortex?**

z.B. Semir Zeki vertritt Vorstellung eines auf Farbe spezialisierten Kortexareals

* 2 Gründe:

1. Befund 🡪 viele Neuronen des V4 Kortex bei Affen sprechen auf Farbe an
2. **Kortikale Achromatopsie**: Farbenblindheit infolge von Hirnschädigungen (-typischerweise in V4 Kortex oder in unmittelbarer Nähe davon)

Andere Hinweise sprechen eher für die Annahme, dass die Farbverarbeitung sich auf verschiedene Kortexbereiche (für Farbinformationen & andere Arten von Info) verteilt

* Befund 🡪 Nachweis von Gegenfarbenneuronen in vielen Kortexbereichen, z.B. Empfangsregion für visuelle Signale im striären Kortex (V1) / inferotemporaler Kortex (IT) – Formwahrnehmung / V4 – Areal – ursprünglich als Farbzentrum vorgeschlagen
* Übersichtsarbeit 🡪 Kortikale Achromatopsie ruft auch andere Effekte hervor, z.B. Prosopagnosie – Unfähigkeit, Gesichter zu erkennen

**Zwei Arten von Gegenfarbenneuronen im Kortex**

In verschiedenen Kortexbereichen befinden sich Neuronen, die entgegengesetzt auf farbiges Licht antworten

* 2 Typen solcher Neuronen im Kortex:

1. **Einfache Gegenfarbenneurone**

* z.B. M+L—Neuron = Feuert verstärkt auf mittlere Wellenlängen im Zentrum des rezeptiven Felds & verringert Feuern, wenn langwelliges Licht auf Umfeld fällt
* Vermutlich für die Farbwahrnehmung innerhalb von einzelnen Bereichen zuständig

1. **Doppel-Gegenfarbenneurone**

* Antworten auf räumliche Muster, die durch Farbänderung definiert sind
* Die meisten DG-Neurone haben rezeptives Feld, in denen die Zonen nebeneinander liegen
* Sprechen vermutlich am stärksten auf Farbgrenzen zwischen 2 Bereichen an

**Die Beziehung zwischen Form und Farbe**

Beim Betrachten einer farbigen Szene werden die Flächen und Objekte nicht nur von den wahrgenommenen Farben ausgefüllt, sondern sie (Farben) markieren auch die Kanten & Formen dieser Objekte & Flächen

* Befunde deuten auf engen Zusammenhang zwischen der Farb- und Formverarbeitung im Kortex hin

**Farbkonstanz**

**Farbkonstanz** = Wir nehmen die Farben von Objekten als vergleichsweise konstant wahr, selbst unter veränderter Beleuchtung

* Interaktion zwischen Beleuchtung (durch Sonnenlicht oder Glühbirne) und Reflexionseigenschaften eines Objekts (grünes Sweatshirt) verdeutlicht bedeutsame Leistung der Farbkonstanz
  + Sonnenlicht = Weist bei fast allen Wellenlängen annähernd gleiche Energie auf
  + Glühlampenlicht (auch Wolframlicht) = Enthält deutlich mehr Energie bei langen Wellenlängen (-erscheint daher auch gelblich)
* Sweatshirt reflektiert relativ mehr langwelliges Licht, wenn man es unter Wolframlicht betrachtet, als wenn man es unter Sonnenlicht betrachtet
  + D.h. ohne Farbkonstanz würde die Farbe des Sweatshirts bei abweichenden Beleuchtungsbedingungen unterschiedlich aussehen

Im folgenden werden die Wahrnehmungsmechanismen berücksichtigt, die Farbkonstanz ermöglichen

**Farbadaption**

Farbwahrnehmung kann sich durch **Farbadaption** = längere Einwirkung einer chromatischen Farbe, verändern

* Z.B. Adaption an rotes Licht aktiviert langwelliges Zapfenpigment selektiv, was Empfindlichkeit für rot senkt und dazu führt, dass Rot & Orange mit dem adaptierten Auge weniger gesättigt gesehen wird

Vorstellung, dass Farbadaption die Ursache für Farbkonstanz ist, wurde in Experiment von Uchikawa (1998) untersucht:

* Vpn betrachteten isolierte Stücke von Farbpapieren (grün) unter 3 Bedingungen:

1. *Baseline*: Papier & Betrachter wurden mit weißem Licht beleuchtet
2. *Betrachter nicht adaptiert*: Papier mit rotem Licht beleuchtet, der Aufenthaltsort des Betrachters mit weißem Licht
3. *Betrachter rotadaptiert*: Sowohl Papier, als auch Aufenthaltsbereich wurden mit rotem Licht beleuchtet

* Ergebnisse:
  + *Baseline-Bedingung:* Grünes Papier wird als grün wahrgenommen
  + *Betrachter nicht adaptiert-Bedingung*: Grünes Papier wird als in Richtung rot verschoben wahrgenommen
  + *Betrachter rotadaptiert*: Farbwahrnehmung verschob sich nur minimal in Richtung rot

🡪 Farbadaption führte zu **partieller Farbkonstanz** = Farbwahrnehmung verschiebt sich in Bezug auf das Objekt, jedoch nicht in demselben Ausmaß wie beim Fehlen von Farbadaption

**Der Einfluss des Umfelds**

Wahrgenommene Farbe eines Objekts wird nicht nur vom Adaptionszustand des Betrachters, sondern auch vom Umfeld des Objekts beeinflusst

* z.B. Farbkonsistenz funktioniert weniger gut, wenn das Umfeld abgedeckt ist & Farbkonstanz funktioniert optimal, wenn ein Objekt von Objekten verschiedener Farben umgeben ist

Umfeld hilft bei Farbkonstanzleistung, das das visuelle System die Art der Beleuchtung von Objekten in Szenerie als Information nutzt, um spektrale Eigenschaften der Beleuchtung bei der Wahrnehmung angemessen zu berücksichtigen

**Gedächtnis und Farbe**

Weiterer, begünstigender Einfluss auf die Farbkonstanz = **Gedächtnisfarben**: Aus der Erinnerung bekannte Farben, bei denen das Wissen unsere Wahrnehmung beeinflusst

* Studie: Farben bei vertrauten Objekten (z.B. Stoppschild) wirken bunter & gesättigter als bei unvertrauten Objekten
* Hansen (2006): Vpn betrachteten Bilder von Früchten mit typischen Farben auf einem grauen Hintergrund
  + Wurden die Farben der Früchte an das Grau des Hintergrunds skaliert 🡪 Trotz physikalischer Gleichheit erschienen die Früchte leicht gefärbt
  + KG: Ein Lichtfleck in gleichem Grau wie Hintergrund wurde hingegen als physikalisch gleich betrachtet

Einfluss des Gedächtnisses auf Farbwahrnehmung = gering, ABER könnte dennoch etwas zu Fähigkeit beitragen, die Farben vertrauter Objekte bei unterschiedlichen Beleuchtungen wahrzunehmen

**Helligkeitskonstanz**

Nicht nur chromatische Farben (Rot, Grün etc.) werden trotz wechselnder Beleuchtung gleich wahrgenommen, auch achromatische Farben (Schwarz, Weiß, Grau) erscheinen gleich!

* **Helligkeitskonstanz** = Konstanz von achromatischer Farbe unter Beleuchtungsveränderung
* Problem des visuellen Systems hierbei – Menge des von einem Objekts ins Auge gelangenden Lichts hängt von 2 Faktoren ab:

1. Beleuchtung – Lichtenergie, die auf Objektoberfläche trifft
2. **Reflektanz** des Objekts – Anteil des Lichts, den das Objekt reflektiert

🡪 Wahrnehmung ist abhängig von Reflektanz, dem Anteil des reflektierten Lichts, und nicht von der absoluten Lichtmenge, die reflektiert wird!

**Die Relationen zwischen Intensitäten: Das Verhältnisprinzip**

Beobachtung in Bezug auf Helligkeitswahrnehmung = Helligkeit wird im Falle gleichmäßiger Ausleuchtung durch das Verhältnisprinzip bestimmt

* **Verhältnisprinzip** = 2 Flächen, die unterschiedlich viel Licht reflektieren, sehen gleich aus, wenn die *Verhältnisse* ihrer Lichtintensitäten zu den Intensitäten ihrer Umfelder dieselben sind
  + z.B. Schachbrett – geringe Beleuchtungsstärke; Lichtintensitäten der schwarzen & weißen Felder = 9:90 – 0,1 vs. hohe Beleuchtungsstärke = 900:9000 – 0,1
  + Verhältnis der Reflektanz ist in beiden Fällen gleich
* Verhältnisprinzip funktioniert im Falle flacher, gleichmäßig beleuchteter Objekte

**Helligkeitswahrnehmung unter ungleichmäßiger Beleuchtung**

Die Beleuchtung in einer dreidimensionalen Szenerie ist i.d.R. ungleichmäßig, z.B. Ein Objekt wirft Schatten auf anderes Objekt etc.

* Problem für Wahrnehmungssystem = Ungleichmäßige Beleuchtung muss berücksichtigt werden
  + Anders formuliert: Visuelles System muss zwischen Reflektanz- und Beleuchtungskanten unterscheiden
  + **Reflektanzkante** = Kante, an der sich die Reflektanz der Oberfläche ändert
  + **Beleuchtungskante** = Kante, an der sich die Beleuchtung ändert
* Mehrere Erklärungen in Literatur, dafür, wie visuelles System beide Kantentypen unterscheidet
  + Grundidee: Berücksichtigung der Beleuchtung durch mehrere Informationsquellen

**Information durch Schatten**

Damit Helligkeitskonstanz erreicht wird, muss visuelles System die durch Schatten erzeugte, ungleichmäßige Beleuchtung berücksichtigen können

* In anderen Worten: Es muss feststellen, dass Veränderung in der Beleuchtung durch eine Beleuchtungskante und nicht durch eine Reflektanzkante verursacht wird – Wie?
  + Berücksichtigung der bedeutungshaltigen Formen von Schatten, z.B. Schatten vom Baum
  + Beschaffenheit der Kontur, z.B. Halbschatten 🡪 Helligkeitskonstanz nur, wenn Halbschatten da ist, aber nicht, wenn er fehlt

**Die Ausrichtung von Oberflächen**

Auch Informationen über die Orientierung von Oberflächen kann Helligkeitswahrnehmung beeinflussen

* Durch bestimmte Beleuchtungsbedingungen oder mehrdeutige Reizinformationen können wir wie bei der Farbwahrnehmung auch bei der Helligkeitswahrnehmung getäuscht werden

**Kapitel 10 – Tiefen- und Größenwahrnehmung**

Das Beeindruckende an der Fähigkeit, Entfernungen von Objekten in der Umwelt zu sehen, ist die Tatsache, dass diese wahrgenommenen Objekte – ebenso wie die gesamte Szenerie – auf einem 2-dimensionalen Bild der Netzhaut basieren

* Wie kommen wir von einem flachen Bild auf der Retina zu einer 3-dimensionalen Wahrnehmung einer Szene?
* Mögliche Herangehensweise zur Lösung des Problems 🡪 **Untersuchung der Tiefenhinweise**: Welche Information in einem 2-dimensionalen Bild korreliert mit der räumlichen Tiefe in einer Szene?
  + Z.B. **Verdeckung** (oder **Okklusion**): Wenn ein Objekt ein anderes Objekt teilweise verdeckt = zum Teil verdecktes Objekt muss weiter entfernt sein als das es verdeckende Objekt
    - Nach Theorie der Tiefenhinweise wird Verbindung zwischen diesem Hinweis & räumlicher Tiefe im Verlauf der Umwelterfahrung gelernt
    - In Folge wir erlernte Assoziation automatisch

Eine Reihe von Tiefenhinweisen wurde identifiziert, die räumliche Tiefe in einer Szene signalisieren

* 3 Hauptgruppen:

1. *Okulomotorisch:* Tiefenhinweise basieren auf Fähigkeit, die Stellung der Augen & die Spannung in Augenmuskeln wahrzunehmen
2. *Monokular*: Tiefenhinweise, die auch bei einäugigem Sehen funktionieren
3. *Binokular:* Tiefenhinweise, die nur bei zweiäugigem Sehen funktionieren

**Okulomotorische Tiefenhinweise**

**Okulomotorische Tiefenhinweise** entstehen durch:

1. *Konvergenz*: Die nach innen gerichtete Bewegung der Augen, die beim Betrachten nahe gelegener Objekte auftritt
2. *Akkomodation*: Veränderung der Form der Augenlinse beim Fokussieren von Objekten in unterschiedlicher Distanz

🡪 Wir können fühlen, wenn die Augen bei Betrachtung naher Objekte konvergieren + Anspannung der Augenmuskeln zwecks Fokussierung eines jetzt nahen Objekts

* Empfindungen werden ausgelöst durch:

1. Veränderung des Konvergenzwinkels
2. Veränderung der Linsenform

Also: Konvergenz & Akkommodation zeigen, dass ein Objekt nahe ist

* Hinweise allerdings nur bis zu Distanz von Armeslänge nützlich
* Nutzen der Konvergenz überwiegt

**Monokulare Tiefenhinweise**

**Monokulare Tiefenhinweise** umfassen:

1. *Akkomodation*
2. *Bildbasierte Tiefenhinweise*: Die in einem 2-dimensionalen Bild enthaltenen Infos räumlicher Tiefe
3. *Bewegungsinduzierte Tiefenhinweise*: Die durch Bewegung erzeugte Tiefeninformation

**Bildbezogene Tiefenhinweise**

**Bildbezogene Tiefenhinweise** = Quellen von Information über räumliche Tiefe, die in einem 2-dimensionalen Bild dargestellt werden können

8 bildbezogene Tiefenhinweise:

1. Verdeckung
2. Relative Höhe
3. Relative Größe
4. Perspektivische Konvergenz
5. Vertraute Größe
6. Atmosphärische Perspektive
7. Texturgradient
8. Schatten

**Verdeckung**

**Verdeckung** tritt auf, wen ein Objekt durch ein davor platziertes anderes Objekt ganz oder teilweise nicht mehr sichtbar ist

* Verdeckung liefert allerdings keine Info über absolute Entfernung - zeigt lediglich relative Entfernung an

**Relative Höhe**

**Relative Höhe** = Objekte, deren Grundfläche im Gesichtsfeld näher am Horizont liegt, werden üblicherweise als weiter entfernt gesehen

* Objekte auf dem Boden werden umso weiter entfernt gesehen, desto höher sie im Gesichtsfeld sind
* Objekte am Himmel, die im Gesichtsfeld über dem Horizont liegen, erscheinen umso weiter entfernt, je tiefer (und horizontnäher) sie sich im Gesichtsfeld befinden

**Relative Größe**

**Relative Größe**: Bei 2 gleichgroßen Objekten nimmt das weiter entfernte Objekt einen kleineren Bereich im Gesichtsfeld ein, als das nähere

* Hinweis beruht auf dem Wissen über physikalische Größen

**Perspektivische Konvergenz**

**Perspektivische Konvergenz** = Parallele Linien scheinen sich in einem fernen Punkt zu schneiden

**Vertraute Größe**

Tiefenhinweis der **vertrauten Größe** wird genutzt, wenn man aufgrund des Vorwissens über die Größe von Objekten Entfernungen beurteilt

* Z.B. William Epstein (1965) zeigte anhand eines Experiments mit 3 gleichgroßen Münzen (aber eig unterschiedlich groß), dass unser Wissen über Größe eines Objekts unter bestimmten Bedingungen unsere Wahrnehmung der Entfernung zu dem Objekt beeinflusst
  + Ergebnis ließ sich allerdings nicht reproduzieren, wenn Vpn die Szene mit beiden Augen betrachteten

🡪 Tiefenhinweis der vertrauten Größe am effektivsten, wenn keine andere Information über räumliche Tiefe zur Verfügung steht

**Atmosphärische Perspektive**

**Atmosphärische Perspektive** = Entferntere Objekte wirken weniger scharf und scheinen häufig einen leicht blauen Farbstich zu besitzen

* Warum? Je weiter ein Objekt entfernt ist, desto mehr Luft und fein schwebende Partikel befinden sich zwischen Betrachter und Objekt

**Texturgradient**

**Texturgradient:** Elemente, die in einer Szene gleiche Abstände aufweisen, erscheinen mit zunehmender Distanz dichter gepackt, z.B. Marathonläufer, Blumenfeld

**Schatten**

**Schatten** = Abnahme der Lichtintensität durch Abschirmung von Licht

* Schatten können Information zur Position von Objekten liefern
* Schatten verstärken darüber hinaus auch das 3-dimensionale Erscheinungsbild von Objekten

**Bewegungsindizierte Tiefenhinweise**

Bei Bewegungen ergeben sich weitere Tiefenhinweise, die Wahrnehmung räumlicher Tiefe noch effektiver machen

2 Bewegungsindizierte Tiefenhinweise:

1. Bewegungsparallaxe
2. Zu- oder Aufdecken

**Bewegungsparallaxe**

**Bewegungsparallaxe** tritt auf, wenn man während Fortbewegung nahe gelegene Objekte an der Seite schnell vorbeigleiten sieht, entferntere Objekte sich hingegen langsamer zu bewegen scheinen

* Grund? Retinales Bild des näheren Objekts legt eine viel weitere Strecke auf Retina zurück, als das weiter entfernte Objekt

**Zu- oder Aufdecken**

Wenn sich Beobachtende Person zur Seite bewegt, werden manche Objekte in ihrem Blickfeld durch davorstehende Objekte verdeckt und andere Objekte werden sichtbar

🡪 Tiefenhinweise sind bei unterschiedlichen Entfernungen wirksam

* Bei kurzer Distanz (Akkomodation & Konvergenz)
* Bei kurzer und mittlerer Distanz (Bewegungsparallaxe, Zu- und Aufdecken)
* Bei großer Distanz (Atmosphärische Perspektive, Relative Höhe)
* Über den gesamten Bereich der Tiefenwahrnehmung (Verdeckung und relative Größe)

**Binokulare Information über räumliche Tiefe**

Wir können beim monokularen Sehen zwar Tiefenhinweise nutzen, um Tiefe wahrzunehmen, aber es gibt einen qualitativen Unterschied gegenüber der Tiefenwahrnehmung beim Sehen mit beiden Augen

* **Stereoskopisches Sehen (Stereopsis)** = Beidäugiges Tiefensehen, das Mechanismen einschließt, die den Unterschieden der Netzhautbilder im linken & rechten Auge Rechnung tragen
  + Die unterschiedlichen Ansichten der Augen = Grundlage der **stereoskopischen Tiefenwahrnehmung** = Tiefenwahrnehmung, die aus den Eingangssignalen der beiden Augen berechnet wird

**Sehen mit beiden Augen**

Anhand von 3-D Film lässt sich die zusätzliche Dimension gut vorstellen, die durch die stereoskopische Tiefenwahrnehmung erzeugt wird

* Hauptgrund für unterschiedliche Wahrnehmung: Bei 2-D Filmen beruht die Tiefenwahrnehmung auf monokularen oder bildbezogenen Tiefenhinweisen 🡪 Bei 3-D Filmen sorgt 3-D Technik dafür, dass in beiden Augen etwas voneinander abweichende Netzhautbilder entstehen

**Strabismus** = Augenfehlstellung, bei der Augen nach außen gerichtet sind und die dazu führt, dass das visuelle System ein Auge bei der Wahrnehmung unterdrückt, um Doppelbilder zu vermeiden

* Betroffene sehen Welt immer nur mit einem Auge

**Querdisparität**

**Querdisparität** (auch: **binokulare Disparität**) = Unterschied zwischen den Netzhautbildern des linken & rechten Auges

* = Grundlage des stereoskopischen Tiefensehens

**Korrespondierende Netzhautpunkte**

Konzept der **korrespondierenden Netzhautpunkte** = Punkte auf jeder der beiden Netzhäute, die sich überlappen würden, wenn man eine Retina auf die andere legen könnte

* Alle Objekte, die auf korrespondierenden Netzhautpunkten abgebildet werden, befinden sich auf einer Fläche im Raum, die als **Horopter** bezeichnet wird

**Die absolute Disparität zeigt den Abstand zum Horopter an**

**Nichtkorrespondierende (disparate) Netzhautpunkte** = Objekte, die sich nicht auf dem Horopter befinden

* **Absolute Disparität** = Ausmaß, in dem die Positionen der beiden retinalen Bilder von korrespondierenden Netzhautpunkten abweichen
  + Wird meist als Winkel angegeben
  + Querdisparität umso größer, je weiter das Objekt vom Horopter entfernt ist
* Also: Querdisparität liefert Information über den Abstand eines Objekts vom Horopter – je größer die Querdisparität, desto größer der Abstand vom Horopter

**Die relative Disparität ist ein Hinweis auf die Abstände zwischen den Objekten**

Was passiert, wenn betrachtende Person ihren Blick von einem Objekt zum anderen wandern lässt?

* **Relative Disparität** = Die Differenz zwischen den absoluten Disparitäten von Objekten in einer Szene
  + Bleibt konstant, wenn Betrachter seinen Blick über Szene wandern lässt
  + Liefert einen Hinweis darauf, wo sich die Objekte innerhalb einer Szene relativ zueinander befinden

**Geometrie und Wahrnehmung: Von der Disparität zur Stereopsis**

Bisher bezog sich die Beschreibung der Disparität lediglich auf die Geometrie, d.h. auf die Vermessung der Positionen, die die Bilder der Objekte auf der Netzhaut einnehmen

* Wie verhält es sich aber mit der Wahrnehmung, d.h. der räumliche Eindruck von Tiefe eines Objekts oder seiner räumlichen Beziehung zu anderen Objekten? – also Zusammenhang zwischen Disparität und Setereopsis (stereoskopisches Sehen)?

Folgende 3-D-Methoden wenden die Disparität zur Erzeugung 3-dimensionaler Wahrnehmung an:

* **Stereoskop** = Bietet dem linken Auge das linke Bild und dem rechten Auge das rechte Bild an
  + Erzeugt dieselbe Querdisparität wie bei natürlichem Betrachten einer Szene
* Prinzip des Stereoskops wird auch in 3-D-Filmen genutzt – Wie lassen sich Bilder beiden Augen getrennt darbieten?
  + Bilder werden rot oder grün eingefärbt 🡪 3D-Brille
  + Bilder werden aus polarisiertem Licht erzeugt = Lichtwellen, die nur in einer Richtung schwingen
    - Polarisation eines Bildes in vertikaler Schwingungsebene und anderes Bild in horizontaler Schwingungsebene
  + Techniken bei 3D-Fernsehfilmen:
    - **Passive Methode:** entspricht Polarisationsmethode + Polarisationsbrille
    - **Aktive Methode**: Bilder werden mit Hilfe einer Shutter-Brille in schnellem Wechsel jeweils einem Auge dargeboten – mit ca. 30+ Wechseln pro Sekunde
    - Bildschirm mit Linsenoptik, der mit einem Film überzogen ist, in dem 2 Arten von Linsen eine **lentiforme Projektion** erzeugen, sodass beide Augen unterschiedliche Bilder erhalten

🡪 Beispiele beweisen allerdings noch nicht, dass Disparität allein die Stereopsis erzeugt – Denn: Einfluss von potenziellen Tiefenhinweisen wie z.B. Verdeckung kann nicht ausgeschlossen werden

* Daher: Julesz (1971) – Stimulus namens *Zufallspunktstereogramm*, der keine bildbezogenen monokularen Tiefenhinweise enthielt
* Erstellung stereoskopischer Bilder zufälliger Punktmuster 🡪 Muster wurden folgendermaßen erstellt:

1. Computer erzeugt 2 identische Zufallsmuster aus Punkten
2. In Muster auf der rechten Seite wird ein quadratischer Ausschnitt der Punkte nach rechts verschoben

* Ergebnisse:
  + Visuelles System nimmt einen Unterschied wahr, sofern das linke Bild dem linken Auge und das rechte Bild dem rechten Auge dargeboten wird
  + Disparität führt zur Wahrnehmung des kleinen Quadrats, das vor dem Hintergrund schwebt
  + Querdisparität in Stereogrammen = einzige Tiefeninformation 🡪 Wahrnehmung räumlicher Tiefe kann nur von ihr herrühren

**Das Korrespondenzproblem**

Korrespondenzproblem = Wie bringt das visuelle System die Bilder in beiden Augen in Übereinstimmung?

* Eine mögliche Antwort: Visuelles System vergleicht die Bilder auf der linken & rechten Retina anhand spezifischer Merkmale der Objekte
  + Hier wäre Lösung des Korrespondenzproblems recht einfach: Da meisten Dinge auf der Welt recht gut unterscheidbar sind, lässt sich das Bild eines Objekts auf der linken Retina leicht mit einem Bild desselben Objekts auf der rechten Retina vergleichen

🡪 Wie verhält es sich aber mit Bildern, bei denen der Vergleich ähnlicher Punkte extrem schwierig ist? z.B. Zufallspunktestereogramm

* + Erklärung steht noch aus

**Die Physiologie der binokularen Tiefenwahrnehmung**

Vorstellung, dass binokulare Disparität Information zur Position von Objekten im Raum liefert, bedeutet implizit, dass es Neuronen geben muss, die unterschiedlich hohe Disparitäten signalisieren

* 1960/70er Jahre: Nachweis von **Zellen für binokulare Tiefe** (oder auch **disparitätsempfindliche Neuronen**) = Antwortet am stärksten, wenn auf dem rechten & linken Auge dargebotene Stimuli eine bestimmte absolute Disparität hervorrufen
* Auch im menschlichen Gehirn wird eine Reihe von Regionen aktiviert, wenn Reize binokulare Disparität erzeugen
  + Neuronen im visuellen Kortex sprechen auf absolute Disparität an
  + Neuronen im u.a. Temporallappen sprechen auf relative Disparität an

🡪 Zusammenhang zwischen binokularer Disparität und dem Feuern binokularer Tiefenzellen = Beispiel für den Zusammenhang zwischen Reiz und Physiologie im Wahrnehmungsprozess – Weitere Verbindungen:

* Beziehung zwischen Reiz & Wahrnehmung = Zusammenhang zwischen binokularer Disparität & Tiefenwahrnehmung
* Beziehung zwischen Physiologie & Wahrnehmung = Zusammenhang zwischen disparitätssensitiven Neuronen & Tiefenwahrnehmung

Belege für Verbindung zwischen binokularen Neuronen & Wahrnehmung durch Methoden wie:

* *Selektive Aufzucht*
* *Mikrostimulation*

🡪 Befunde aus Experimenten zur selektiven Aufzucht & Mikrostimulation zeigen, dass binokulare Tiefenzellen einen physiologischen Mechanismus für die Tiefenwahrnehmung darstellen und damit auch die Verbindung zwischen Physiologie & Wahrnehmung

**Größenwahrnehmung**

Größenwahrnehmung kann von Tiefenwahrnehmung beeinflusst werden

* Verbindung wird am Beispiel eines Phänomens namens Whiteout (Schneeblindheit) deutlich
* Zeigt, dass Fähigkeit zur Wahrnehmung der Größe eines Objekts manchmal drastisch von unserer Fähigkeit zur Wahrnehmung der Entfernung des Objekts beeinflusst werden kann

Demonstration dieser Vorstellung durch klassisches Experiment von Holway & Boring (1941)

**Das Experiment von Holway und Boring**

Aufbau des Experiments:

* Vpn saßen am Kreuzungspunkt zweier Flure;
  + Linker Flur = leuchtende Vergleichsscheibe
    - Stets in Entfernung von ca. 3 m aufgestellt
    - Konnte auf verschiedene Größen eingestellt werden
  + Rechter Flur = leuchtende Testscheibe
    - In unterschiedlichen Entfernungen von 3-36 m präsentiert

Aufgabe: Durchmesser der Vergleichsscheibe so einstellen, dass er mit der Testscheibe übereinstimmte

! Wichtiges Merkmal der Testreize = wurden auf der Netzhaut ALLE gleich groß abgebildet

* Wie? 🡪 Sehwinkel

**Sehwinkel**

**Sehwinkel** = Der Winkel, unter dem ein Objekt relativ zum Auge des Betrachters erscheint

* Bestimmung des Sehwinkels durch Linien von der Augenlinse des Betrachters zu den äußeren Punkten eines Sehobjekts, z.B. Person – Kopf & Füße
* Sehwinkel ist abhängig von:
  + Größe des Objekts
  + Entfernung des Objekts zum Betrachter
* Sehwinkel gibt Aufschluss darüber, wie groß das Objekt auf der Augenrückseite abgebildet wird
  + 360° Winkel = voller Kreisumfang des Auges
  + 1° Winkel = 1/360° des Augenumfangs
* „Daumentechnik“ hilft bei Bestimmung des ungefähren Sehwinkels eines Objekts in der Umgebung
* Ein nahes kleines Objekt und ein entferntes größeres Objekt können denselben Sehwinkel einschließen!

**Holways & Borings Untersuchung zur Größenwahrnehmung in einem Flur**

Tatsache, dass Objekte unterschiedlicher Größe den selben Sehwinkel einnehmen können, wurde bei den Testscheiben im Experiment ausgenutzt

* Alle Scheiben hatten einen Sehwinkel von 1°, unabhängig davon, wo die Testscheiben im Flur positioniert waren

Erster Teil des Experiments: Vpn standen viele Tiefenhinweisreize zur Verfügung (Binokulare Disparität, Bewegungsparallaxe, Schattierung)

* Ergebnis: Solange gute Tiefenhinweisreize verfügbar waren, entsprachen die Größenbeurteilungen der Probanden den tatsächlich gezeigten Scheibengrößen

Zweiter Teil des Experiments: Weniger Tiefenhinweise verfügbar (Betrachten der Testreize mit einem Auge – binokulare Disparität, Lochblene – Bewegungsparallaxe, Vorhänge – Reflexion & Schattierung)

* Ergebnis: Größenbeurteilung wurde mit jeder Eliminierung von Tiefenhinweisreizen ungenauer
* Also: Wenn sämtliche Tiefeninformation wegfiel, wurde Größenschätzung nicht mehr durch Größe der Testscheibe bestimmt, sondern nur noch durch die relative Größe der Bilder von Test- und Vergleichsscheibe auf der Netzhaut

🡪 Zusammenfassend: Größenschätzung beruht auf der tatsächlichen Größe von Objekten, wenn viel Tiefeninformation vorhanden ist, und Größenschätzung stark vom Sehwinkel eines Objekts beeinflusst wird, wenn Tiefeninformation fehlt

* Weiteres Beispiel dafür, wie Größenwahrnehmung durch Sehwinkel bestimmt wird = Sonnenfinsternis
  + Sehwinkel für Mond & Sonne = 0,5° - Aber:
    - Mond = klein & nah
    - Sonne = groß & fern
  + Weil wir ihre Entfernungen nicht richtig abschätzen können stützt sich unser Urteil auf ihre Sehwinkel

**Größenkonstanz**

**Größenkonstanz** = Wahrnehmung von Objekten bleibt vergleichsweise konstant, auch wenn wir sie aus unterschiedlichen Entfernungen betrachten

* Spielt lediglich die Vertrautheit mit den Objekten eine Rolle? Nein – auch bei unbekannten Objekten können die Betrachter aus unterschiedlichen Entfernungen die Größe genau bestimmen

**Größenkonstanz als Ergebnis einer Berechnung**

Zusammenhang zwischen Größenkonstanz & Tiefenwahrnehmung führt zur Annahme: Größenkonstanz beruht auf Mechanismus der Konstanz-Skalierung , der die Distanz eines Objekts berücksichtigt = **Größen-Distanz-Skalierung**

*GW = K x (GR ⋅ x DW)*

* GW = wahrgenommene Größe des Objekts
* K = Konstante
* **GR** = Größe des retinalen Bilds
* **DW** = wahrgenommene Distanz des Objekts

Nach Gleichung für die Größen-Distanz-Beziehung wird bei einer sich entfernenden Person das Bild GR auf der Netzhaut kleiner, gleichzeitig aber die wahrgenommene Distanz DW der Person größer 🡪 Veränderungen gleichen sich aus; Größenkonstanz!

* Wird dagegen nur die wahrgenommene Distanz größer, bei konstantem Netzhautbild 🡪 wahrgenommene Größe des Objekts verändert sich
* **Emmert’sches Gesetz** = Beziehung zwischen der scheinbaren Distanz eines Nachbilds und dessen wahrgenommener Größe
  + Je weiter ein Nachbild entfernt ist, desto größer wirkt es

**Weitere Information bei der Größenwahrnehmung**

Es gibt auch noch andere Informationsquellen in der Umwelt, die zur Größenkonstanz verhelfen

1. *Relative Größe*

* Wissen über Größe vertrauter Objekte bei der Größeneinschätzung naheliegender, unbekannter Objekte
* Verdeutlicht auch, wie Wahrnehmung der Größe von Objekten durch die Größe nahe gelegener Objekte beeinflusst werden kann, z.B. Größeneinschätzung von Basketballspielern

1. *Beziehung zwischen Objekten & Texturinformationen des jeweiligen Hintergrunds*

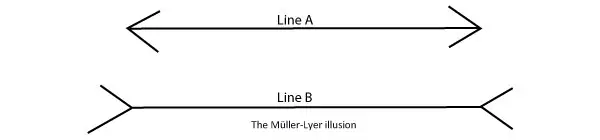
**Optische Täuschungen**

Im Folgenden geht es primär um Größentäuschungen – bei denen eine Fehlwahrnehmung der Größe auftritt

* Einige Erklärungen dieser Illusionen stützen sich auf bereits beschriebene Beziehung zwischen Größenkonstanz & Tiefenwahrnehmung
* Andere Illusionen sind jedoch bis dato nicht vollständig erklärt, z.B. *Müller-Lyer-Täuschung*

**Die Müller-Lyer-Täuschung**

Bei der **Müller-Lyer-Täuschung** scheint die untere horizontale Linie länger zu sein, als die obere, obwohl sie beide exakt gleich lang sind



"[Dieses Foto](https://ifioque.com/interpersonal-skills/perception)" von Unbekannter Autor ist lizenziert gemäß [CC BY-NC-ND](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/)

**Fälschlich angewandte Größen-Distanz-Skalierung**

Gregory (1966) erklärte Täuschung auf Grundlage eines Mechanismus, den er als **fälschlich angewandte Größen-Distanz-Skalierung** bezeichnet

* Gregory: Diejenigen Mechanismen, die uns bei der Aufrechterhaltung stabiler Wahrnehmung in der 3D-Welt helfen, führen manchmal zu Täuschungen, wenn sie auf gezeichnete Figuren in der 2D- Ebene angewandt werden
* Da innenecken üblicherweise weiter entfernt sind als Außenecken, nehmen wir die rechte Linie als weiter entfernt wahr, und durch die Größen-Distanz-Skalierung erscheint sie länger

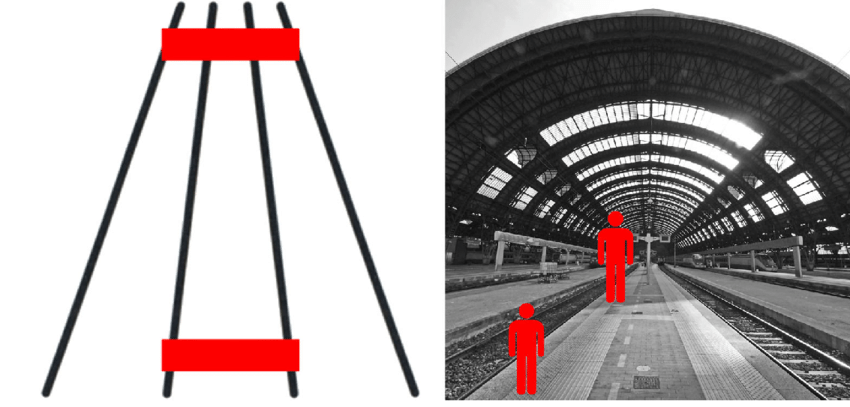
Allerdings lässt sich die Müller-Lyer-Täuschung auch mit 3D-Stimuli oder der „Hantelform“ hervorrufen 🡪 Lässt sich mit Gregorys Theorie nur schwer erklären

**Theorie der Wahrnehmungskompromisse**

R.H. Day: **Theorie der Wahrnehmungskompromisse** = Wahrnehmung der Länge der Linien hängt von 2 konfligierenden Hinweisreizen ab:

1. Tatsächliche Länge der Linien
2. Gesamtlänge der Figuren

🡪 Annahme: Diese beiden konkurrierenden Hinweisreize werden zu einem Kompromiss bei der Längenwahrnehmung zusammengefasst

**Die Ponzo-Täuschung**

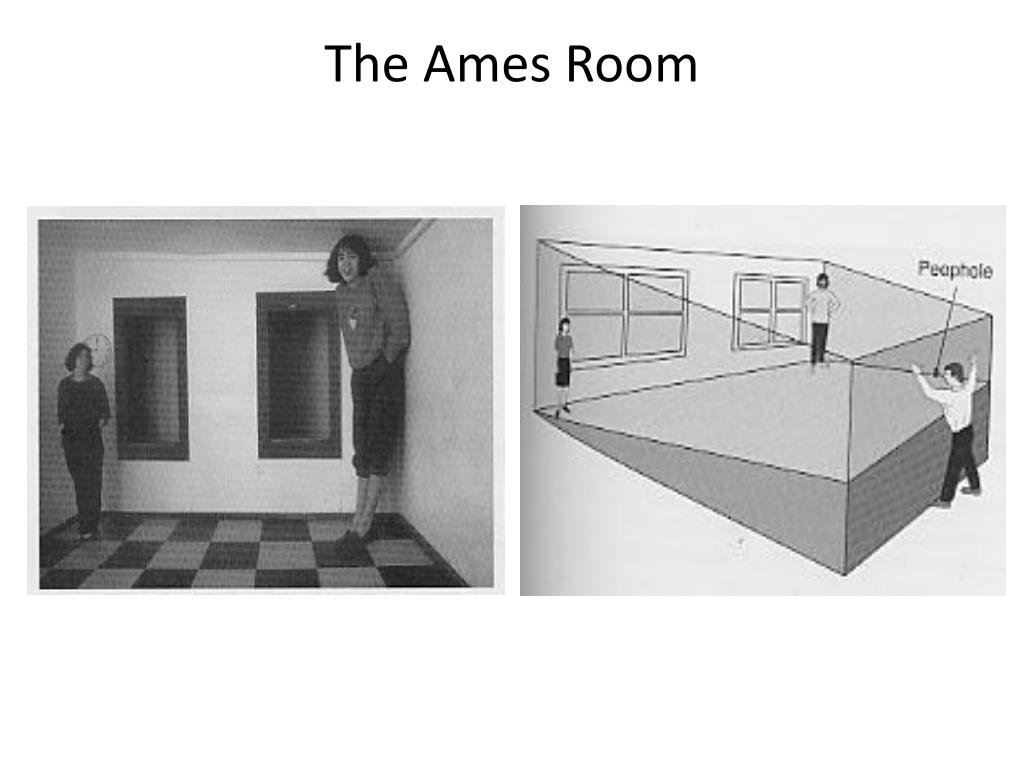
Im Buch wurde die Ponzo-Täuschung anhand von zwei gleich großen Tieren auf Bahnschienen demonstriert

* Das obere Tier erscheint aufgrund der fälschlich angewandten Größen-Distanz-Skalierung wegen der Tiefeninformation (über den konvergierenden Verlauf der Bahngleise) größer
* Also: Räumliche Tiefe wird bei Skalierungsmechanismus hinzugefügt, obwohl es aufgrund der Modalität (2D) keine Tiefe gibt!

**Der Ames’sche Raum**

Im **Ames’schen Raum** wirken 2 gleich große Menschen so, als ob sie sich in der Körpergröße sehr stark voneinander unterscheiden würden

* Grund für falsche Wahrnehmung? – Konstruktionsweise des Raums:
  + Hintere Wand & Fenster sind so gestaltet, dass der Raum von bestimmten Punkt aussieht, wie ein gewöhnliches, rechteckiges Zimmer – ABER tatsächlich ist der Raum so gebaut, dass seine linke Ecke fast doppelt so weit vom Betrachter entfernt ist wie seine rechte Ecke



Was geschieht im Ames’schen Raum?

* Linke Frau nimmt viel kleineren Sehwinkel ein als rechte Frau
  + Unter Annahme, dass wir uns in rechteckigem Raum befinden, und die Entfernungen zu den beiden Frauen gleich sind 🡪 Frau mit kleineren Sehwinkel = kleiner
* Relative Größe: Ausmaß, in dem die beiden Frauen den Abstand zwischen Boden & Decke des Raums ausfüllen

**Die Mondtäuschung**

**Mondtäuschung =** Wahrgenommene Vergrößerung des Monds nahe am Horizont im Vergleich zum Mond hoch am Himmel

* Sehwinkel des Mondes = über die ganze Nacht konstant
* Ein Erklärungsansatz = Wahrgenommene Entfernung
  + Erklärung beruht auf der Tiefenwahrnehmung 🡪 Im Kontext der Mondtäuschung: Mond wird nahe am Horizont über Landschaft oder Gelände voller Tiefeninformationen gesehen (vs. hoch am Himmel = keine Tiefeninformationen)
  + Vorstellung wird ebenfalls dadurch gestützt, das Menschen die Entfernung zum Horizont weiter schätzen, als die zum Zenit – Warum? Himmelsgewölbe wirkt bei Betrachtung des Monds im Zenit „abgeflacht“ (vs. runder am Horizont = näher)
  + Folgt ebenfalls aus der Größen-Distanz-Skalierung
  + Skepsis an Theorie der wahrgenommenen Entfernung – Viele Forscher stellen die Behauptung in Frage, dass der tief stehende Mond durch die Abflachung des Himmelsgewölbes weiter entfernt zu sein scheint
* Weitere Theorie = Sehwinkelkontrast
* Der Erklärung durch Sehwinkelkontrast zufolge, wirkt der Mond kleiner, wenn er von größeren Objekten umgeben ist
* Hier: Wenn Mond am Himmel steht (Zenit), lässt enorme Ausdehnung des umgebenden Himmels ihn kleiner wirken (vs. Mond am Horizont = von weniger Himmel umgeben; wirkt größer)

Noch immer keine Einigung über Erklärung der Mondtäuschung!

* Viele weitere Faktoren, die an der Täuschung beteiligt sind, z.B. atmosphärische Perspektive, Farbeffekte, okulomotorische Faktoren etc.

**Zum Nachdenken: Tiefeninformation bei verschiedenen Tieren**

Viele Tiere haben eine ausgezeichnete Tiefenwahrnehmung

* Aber welche Tiefeninformation nutzen sie dabei?
* Alle bereits vorgestellten Hinweise werden auch im Tierreich verwendet 🡪 Manche Tiere nutzen viele Hinweise, andere müssen sich auf ein oder zwei beschränken

Um z.B. binokulare Disparität nutzen zu können, müssen sich die visuellen Felder der Augen überlappen

* Katzen, Hunde, Affen, Menschen etc. besitzen **frontale Augen** mit überlappenden Augen
* Andere Tiere wie Kaninchen besitzen **laterale Augen**, die keine überlappenden visuellen Felder haben und daher Disparität nicht genutzt werden kann

Bei Insekten scheint Bewegungsparallaxe der wichtigste Hinweis beim Einschätzen von Entfernungen zu sein

Fledermäuse nutzen zur Tiefenwahrnehmung eine **Echoortung**; Hierbei werden Schallimpulse ausgesendet, deren Echos ihnen Information über die Position von Objekten liefert – Wie?

* Entfernung wird anhand der Zeitdifferenz zwischen dem Aussenden des Impulses und der Rückkehr des Echos geschätzt
* Ermöglicht Orientierung bei völliger Dunkelheit

**Kapitel 11 – Hören**

Unsere Fähigkeit, Ereignisse zu hören, die wir nicht sehen können, hat bei Mensch und Tier eine wichtige Signalfunktion – z.B. Rascheln im Wald, Warnton eines Rauchmelders etc.

* Außerdem – Sprache; ermöglicht zwischenmenschliche Kommunikation

**Der Wahrnehmungsprozess beim Hören**

Ein Vogel im Baum fängt an zu singen;

* Aktion des Stimmorgans wird in **Schallreiz** transformiert = Druckschwankungen in der Luft
* Druckschwankungen lösen eine Reihe von Ereignissen aus, die zu Repräsentation des Vogelzwitscherns in den Ohren führt
* Von den Ohren gehen neuronale Signale zum Gehirn aus, deren Verarbeitung die Wahrnehmung des Vogelzwitscherns erzeugt

Schallreize; können a) *einfache periodische Druckschwankungen* sein oder b) *komplizierte Schwingungsformen* aufweisen

**Die physikalische Seite**

Wie bei den anderen Sinnesmodalitäten auch 🡪 Wichtig: Unterscheidung zwischen dem physikalischen Umgebungsreiz (z.B. Ton als Schall in Form von Druckschwankungen in der Luft) und der von ihm ausgelösten Wahrnehmung

🡪 Im Folgenden wird der *Schall* oder *Schallreiz* in Verbindung mit dem physikalischen Stimulus verwendet

**Schall als Druckschwankung**

Schallreiz entsteht, wenn Bewegungen oder Schwingungen eines Objekts Druckänderungen in Luft, Wasser oder irgendeinem anderen elastischen Medium hervorrufen, das das Objekt umgibt

* Z.B. Lautsprecher; die erzeugten Vibrationen wirken sich auf die umgebene Luft aus
* Wenn sich Lautsprechermembran nach außen bewegt, schiebt sie die Luftmoleküle vor der Membran zusammen 🡪 Ergebnis = lokale **Verdichtung der Moleküle** / Drucksteigerung
* Wenn sich Membran nach innen zurückzieht, strömen Luftmoleküle in den freiwerdenden Raum zurück 🡪 Ergebnis = **Verdünnung der Luft** / Drucksenkung
* Vorgang wiederholt sich viele Male pro Sekunde 🡪 **Schallwelle** = Muster von Druckänderungen, das sich mit 340 m/s durch Luft ausbreitet

**Reine Töne**

Besonders einfache Wellenform = **Sinusschwingung**; folgt einer mathematischen Sinusfunktion

* **Reine Töne** oder auch Sinustöne = Schallwellen, bei denen Druckschwankungen sinusförmig verlaufen, z.B. sehr hohe Töne einer Flöte
* Sinusförmige Schwingung lässt sich anhand zweier Größen beschreiben:

1. **Amplitude** = Ausmaß der Druckänderungen
2. **Frequenz** = Anzahl der Schwingungszyklen, die bei dieser Druckänderung pro Sekunde auftreten

**Schallfrequenz**

Frequenz wird anhand der Zahl der Schwingungszyklen pro Sekunde angegeben – anhand der Anzahl der sich wiederholenden Druckschwankungen einer Schwallwelle

* Frequenz wird in **Hertz (Hz)** angegeben; 1 Hz = 1 Zyklus pro Sekunde
* Z.B. Frequenz von 500 Hz = Schwingung wiederholt sich in 1/100s fünf Mal

**Die Amplitude und das Pegelmaß**

Eine Möglichkeit, die Schallamplitude zu bestimmen = Druckunterschied zwischen Maxima und Minima der Schallwelle messen

* Amplituden sind bei Schallwellen in unserer Umgebung extrem unterschiedlich, z.B. Flüstern vs. Starten eines Motors
* Dezibel = physikalische Einheit, die den Schalldruck im sogenannten *Pegelmaß* angibt

**Wellenformen und Frequenzspektren**

Reine Sinustöne sind wichtig, da sie Grundbausteine oder Komponenten von Schallwellen sind und bei der Erforschung des Hörens intensiv genutzt werden

* In unserer natürlichen Umgebung kommen aber nur selten reine Sinustöne vor

Z.B. Wellenform erzeugt durch Musikinstrumen (Abb. 11.5, S. 262)

* Wellenform wiederholt sich periodisch (4x) = periodische Druckschwankung
* Wellenform wiederholt sich in 20ms 4x, d.h. pro Sekunde = 200 Mal (50x4), weil 20 ms = (1/50)s
* Frequenz von 200 Hz = **Grundfrequenz**

Komplexe Wellenformen setzen sich aus verschiedenen Sinuskomponenten zusammen, die sich zu dieser Wellenform überlagern

* Jede Sinuskomponente = **Harmonische** oder **Teilton bzw. Partialton**
* **Erste Harmonische** = Sinusschwingung mit der **Grundfrequenz** (oder auch **Grundton**)
* **Höhere Harmonische** = Teiltöne, deren Frequenzen ganzzähligen Vielfachen der Grundfrequenz entsprechen
  + **Z.B. Zweite Harmonische (oder erster Oberton)** = Frquenz von 2x200Hz 🡪 400Hz**, Dritte Harmonische =** Frequenz von 3x200Hz 🡪 600Hz etc.
  + Addiert man Grundton mit höheren Harmonischen **🡪** Komplexen Schallreiz (oder auch Klang)

Weitere Möglichkeit um die Harmonischen eines Klangs zu verstehen 🡪 Betrachtung ihrer **Frequenzspektren**

* Frequenzspektren bieten die Möglichkeit, die komplexe Zusammensetzung eines Klangs anhand der Komponenten darzustellen, die sich zu einer komplexen Wellenform überlagern
* Interessanterweise verändert sich die Grundfrequenz durch Wegfallen einzelner Harmonischer nicht!

**Die Seite der Wahrnehmung**

**Hörschwellen und Lautheit**

Thema Hörschwelle 🡪 die kleinste eben merkliche Schallintensität

Thema Lautheit 🡪 wie laut nehmen wir Schall zwischen „gerade noch hörbar“ und „sehr laut“ wahr?

**Lautheit und Schalldruckpegel**

**Lautheit** = Wahrnehmungsqualität, die eng mit dem Schalldruckpegel eines Hörreizes verknüpft ist

* Daher wird Schalldruckpegel in Dezibel oft mit Lautheit in Verbindung gebracht 🡪 0 dB = kaum merklich, 120 dB = extrem laut

Beziehung zwischen Schalldruckpegel (physikalisch) und Lautheit (wahrnehmungsbezogen) wurde von S. S. Stevens anhand der Methode der Größenschätzung bestimmt

* Einheit der Lautheit = Sone
* Lautheit erhöht sich fast auf das Doppelte, wenn der Schalldruckpegel von 40dB auf 50dB steigt

🡪 Man könnte daher glauben, dass ein höherer Schalldruckpegel generell auch größerer Lautheit entspricht

* ABER! Ob und wie laut wir etwas hören, hängt nicht nur vom Schalldruckpegel ab, sondern auch von der Frequenz

**Hörschwellen im gesamten Frequenzbereich; Die Hörschwellenkurve**

Grundlegende Tatsache: Wir können Schall nur innerhalb eines bestimmten Frequenzbereich hören

* D.h. es gibt Frequenzen, die wir nicht hören; und Frequenzen innerhalb des hörbaren Bereichs, die wir besser hören als andere
* Bei manchen Frequenzen ist Hörschwelle niedrig, d.h. können schon bei geringen Schalldruckschwankungen gehört werden
* Andere Frequenzen haben höhere Hörschwelle, d.h. können nur bei hohen Druckschwankungen gehört werden
* Wird durch **Hörschwellenkurve** verdeutlicht; gibt an, wie sich die Hörschwelle je nach Frequenz verschiebt + zeigt, dass wir Schall nur im Frequenzbereich zwischen ca. 20 Hz und 20.00 Hz hören können
  + Besonders hohe Sensitivität (und niedrige Hörschwelle) im Bereich zwischen 2.000 – 4.000 Hz = Frequenzbereich, der für Sprachverstehen besonders wichtig ist
  + Grün markierter Bereich oberhalb der Hörschwellenkurve = **Hörfläche** - Wir können reine Sinustöne mit Frequenzen und Schalldrücken in diesem Bereich hören
  + Obere Kurve, die die Hörfläche begrenzt = Schmerzschwelle – Schall mit so hohen Druckschwankungen werden schmerzhaft empfunden und können Gehör schädigen
  + Jede Frequenz hat ihre eigene Hörschwelle – einen Schalldruckpegel, unterhalb dessen sie nicht gehört wird 🡪 Diese Schwellenwerte gibt die Hörschwellenkurve wieder; d.h. in dem Maße, in dem der Schalldruckpegel diese Schwelle überschreitet, wird der Ton lauter wahrgenommen
* Wie Frequenz und Lautheit zusammenhängen, lässt sich auch mit Blick auf **Isophone** oder **Kurven gleicher Lautheit** verstehen
  + Sie geben für die unterschiedlichen Frequenzen an, bei welchem Schalldruckpegel jeweils dieselbe Lautheit empfunden wird wie bei 1.000 Hz
  + Entsprechendes Maß = **Lautstärkepegel**; wird in phon angegeben
  + Zur Veranschaulichung in Abb. 11.8, S. 264 – Bei einem 100 Hz Ton muss ein Schalldruckpegel von 60 dB (Punkt D) eingestellt werden, damit er genauso laut wahrgenommen wird wie der 1.000 Hz Ton mit 40 dB
  + Im Hörschwellenbereich schwanken die Schalldruckpegel der als gleich laut empfundenen Töne deutlich, während sie oberhalb eines Pegels um 80 weitgehend konstant bleiben
    - Kurve für Lautstärkepegel von 40 phon fällt zunächst ab und steigt bei hohen Frequenzen wieder an vs. 80 phon Kurve verläuft annähernd gleichbleibend
  + Beispiel CD-Player; Lautstärke auf Schalldruck von 80 dB eingestellt = in der Musik werden die Töne aller Frequenzen gleich gut gehört / Lautstärke auf Schalldruck von 10 dB eingestellt = Frequenzen unter 400 Hz bzw. über 12.000 Hz nicht hörbar

**Tonhöhe**

**Tonhöhe** = Wahrnehmungsqualität, mit der wir einen Ton als hoch oder tief beschrieben

* Definition: *Die Eigenschaft von Hörempfindungen, mit deren Hilfe sich die Töne der Tonleiter ordnen lassen*
  + Also WICHTIG! Tonhöhe = psychologische Qualität und keine physikalische Eigenschaft von Schall, d.h. Tonhöhe kann daher auch nicht physikalisch gemessen werden
* Tonhöhe hängt allerdings sehr stark mit der physikalischen Grundfrequenz zusammen, mit der sich eine Wellenform wiederholt
  + Niedrige Grundfrequenzen 🡪 Tiefe Töne
  + Hohe Grundfrequenzen 🡪 Hohe Töne
* Eine Möglichkeit über Tonhöhe zu sprechen, ergibt sich anhand einer Klaviertastatur
  + Tiefster Ton des Klaviers (erste Taste von Links) = Grundfrequenz von 27,5 Hz 🡪 Aufsteigende Tonleiter – Bis Höchster Ton des Klaviers (erste Taste von Rechts) = Grundfrequent von 4.166 Hz
  + Außerdem 🡪 Töne wiederholen sich auf dem Klavier entsprechend ihrer Notenwerte
  + Töne bei Tasten mit gleichen Buchstaben (z.B. H‘‘ & H‘) klingen gleichartig 🡪 Töne mit denselben Buchstaben weisen die gleiche **Tonigkeit** oder **Tonchroma** auf
  + Jedesmal wenn man beim Tonleiterspielen auf Klavier beim selben Buchstaben ankommen = Intervall (**Oktave**) erreicht
  + Bei Tönen derselben Tonigkeit stehen die Grundfrequenzen in ganzzahligen Verhältnissen zueinander; Tiefster Ton = Subkontra – A‘‘ mit einer Grundfrequenz von 27,5 Hz 🡪 Verdopplung der Grundfrequenz auf 55 Hz bei Kontra – A‘ usw.
  + Die Wiederholungsfrequenz entspricht konstant der Grundfrequenz 🡪 Diese Konstanz hat zur Folge, dass das Fehlen einer Harmonischen die Wahrnehmung der Tonhöhe nicht verändert
    - Wahrnehmungskonstanz bei der Tonhöhe = **Effekt des fehlenden Grundtons**
    - Die Tonhöhe, die bei Tönen mit einer fehlenden Harmonischen wahrgenommen wird = **Virtuelle Tonhöhe**
      * Ist durch die Wiederholungsrate der Wellenform bestimmt, einer Frequenz, die Periodizität des Tons ausdrückt
      * Virtuelle Tonhöhe hat praktische Konsequenzen, z.B. Besonders tiefe Stimme (100Hz) wird bei Telefonat (Telefon gibt Frequenzkomponenten unter 300 Hz nicht wieder) trotzdem erkannt – Warum? Weil virtuelle Tonhöhe durch die vorhandenen Harmonischen erzeugt wird

**Die Klangfarbe**

Im Kontext von virtuellen Tönen haben wir gesehen, dass eine fehlende Harmonische die Wahrnehmung der Tonhöhe nicht verändert

* Aber was sich verändert, ist die **Klangfarbe** (oder **Timbre**) = Wahrnehmungsqualität, die bei Tönen gleicher Lautheit, Tonhöhe und Tondauer unterschiedlich sein kann
* Klangfarbe hängt oft eng mit der harmonischen Struktur eines Tons zusammen z.B. Können sich die Harmonischen im Vergleich zwischen Gitarre, und Altsaxofon in ihren relativen Anteilen und ihrer Zahl unterscheiden

Timbre wird auch durch die **Einschwingzeit** (während sich der Ton aufbaut und abklingt) und die **Abklingzeit** (in der ein Ton verklingt) beeinflusst

* Z.B. Gleicher Ton bei Flöte und Klarinette 🡪 unterschiedliche Klangfarbe lässt sich leicht erkennen, solange das Anblasen, Halten und Verklingen des Tons zu hören ist
* Wenn erste halbe Sekunde bzw. letzte Halbe Sekunde von Tonbeginn bzw. Tonende gelöscht wird 🡪 Differenzierung schwierig

Zusammenfassend: Klangfarbe hängt sowohl von der Struktur der Harmonischen während der stabilen Phase als auch von Einschwingen und Abklingen davor bzw. danach ab

Bisher; Fokus auf Schallereignisse (z.B. Sinuston), die periodisch sind

* Es gibt allerdings auch **a-periodische Schallereignisse**, bei denen sich keine Wellenform wiederholt, z.B. knallende Türe, Radiorauschen
* Solche Schallereignisse sind komplexer als Töne in der Musik, können aber ebenfalls anhand einfacher Frequenzkomponenten analysiert werden

**Vom Schalldruck zum elektrischen Signal**

Bevor wir etwas hören können, muss das auditorische System 3 Dinge bewerkstelligen;

1. Schallstimulus muss zu den Rezeptoren transportiert werden
2. Dieser Stimulus muss von Druckschwankungen in elektrische Signale umgewandelt werden
3. Elektrische Signale müssen so verarbeitet werden, dass sie Reizqualitäten wie Tonhöhe, Lautheit, Klangfarbe und Position widerspiegeln

**Das äußere Ohr**

Im allg. Sprachgebrauch 🡪 Ohren = **Ohrmuscheln** (**Pinnea**)

* Obwohl sehr auffällig (und auch an Lokalisation beteiligt), können wir auf diesen Teil des Ohrs am ehesten verzichten

🡪 Die Teile des Ohrs, die die eigentliche Verarbeitung leisten, liegen nicht sichtbar im Inneren des Kopfs

Schallwellen durchlaufen zunächst den äußeren Bereich des Ohrs = Ohrmuschel & **Äußerer Gehörgang** (bei Erwachsenen ca. 3 cm lange Röhre)

* Funktion: Schutz der empfindlichen Strukturen des Mittelohrs / Mittelohr also etwas zurückgesetzt 🡪 Zurückgesetztes Mittelohr + Ohrenschmalz = Schutz des empfindlichen **Trommelfells** am Ende des äußeren Gehörgangs
* Weitere Funktion des äußeren Gehörgangs = Verstärkung bestimmter Frequenzen auf Grund des physikalischen Prinzips der **Resonanz** 🡪 tritt auf, wenn Schallwellen durch geschlossenes Ende (wegen Trommelfell) des Gehörgangs reflektiert werden und sich mit hereinkommenden Schallwellen überlagern – Ergebnis = Einige Frequenzen werden durch Welleninterferenz verstärkt
  + Länge des Gehörgangs bestimmt welche Frequenz die größte Verstärkung erfährt
  + DIe am meisten verstärkte Frequenz = **Resonanzfrequenz des Gehörgangs**
  + Messungen des Schalldrucks innerhalb des Ohrs haben gezeigt; Resonanzen im Gehörgang im Frequenzbereich zwischen ca. 2.000 – 5.000 Hz haben einen leichten Verstärkungseffekt beim Schalldruckpegel

**Das Mittelohr**

Trommelfell wird von Schallwellen aus der Luft in Schwingung gebracht

* Schwingung überträgt sich auf auf Strukturen im Mittelohr, die sich an das Mittelohr anschließen

**Mittelohr** = kleiner Hohlraum zwischen dem äußeren Gehörgang und dem Innenohr mit einem Volumen von ca. 2cm3

* Enthält die **Gehörknöchelchen** = die 3 kleinsten Knochen im menschl. Körper

1. **Hammer** (**Malleus**) – wird direkt von angrenzendem Trommelfell in Schwingung gebracht und gibt diese weiter
2. **Amboss** (**Incus**) – empfängt Schwingung von Hammer und gibt diese weiter
3. **Bügel** (**Stapes**) – empfängt Schwingung vom Amboss und leitet diese durch Druck auf eine Membran, die das **ovale Fenster** abdeckt, in das Innenohr weiter

* Enthält außerdem **Mittelohrmuskeln** = setzen an den Gehörknöchelchen an und kontrahieren bei sehr hohen Schallintensitäten, um die Schwingungen der Gehörknöchelchen zu dämpfen

Wozu sind Gehörknöchelchen nötig?

* Der äußere Gehörgang und das Mittelohr sind mit Luft gefüllt, das Innenohr jedoch mit einer wässrigen Flüssigkeit, die eine viel höhere Dichte als Luft hat
* Diskrepanz führt dazu, dass die Druckschwankungen in der Luft nur schlecht an die viel dichtere Innenohrflüssigkeit weitergegeben werden
* Gehörknöchelchen tragen auf 2 Weisen zur Lösung des Problems bei

1. Konzentrieren die Schwingung des großflächigen Trommelfells auf den viel kleineren Steigbügel
2. Funktionieren nach dem Hebelprinzip 🡪 d.h. Verstärkungseffekt

**Das Innenohr**

Wichtigste Struktur des **Innenohrs** = flüssigkeitsgefüllte **Cochlea**

* Steigbügel schwingt gegen die Membran im ovalen Fenster und versetzt so die Flüssigkeit in der Cochlea in Schwingung
* Auffälliges Merkmal der entrollten Cochlea = **cochleare Trennwand** zwischen der oberen Hälfte (Scala vestibuli) und der unteren Hälfte (scala tympani)
  + Erstreckt sich fast über die gesamte Länge der Cochlea – von **Basis** (nahe den Gehörknöchelchen) bis hin zum **Apex** am anderen Ende
  + Enthält die Rezeptoren, die die Schwingungen in der Cochlea in elektrische Signale umwandeln
  + Innerhalb der cochlearen Trennwand befindet sich das **Corti’sche Organ** – enthält **Haarzellen** = Rezeptoren für das Hören
  + Trennwand enthält außerdem zwei Membranen – 1) **Basilarmembran** 2) **Tektorialmembran** 🡪 Spielen bei der Aktivierung der Haarzellen eine entscheidende Rolle

**Die Haarzellen und die beiden Membranen des Corti’schen Organs**

**Haarzellen**:

* **Stereozilien** = Feine Fortsätze, die vom oberen Ende der Haarzellen ausgehen und auf Druckschwankungen reagieren, indem sie sich hin- und her biegen
* Es gibt 2 Arten von Haarzellen, die sich an verschiedenen Stellen des Corti’schen Organs befinden:

1. **Innere Haarzellen** – beim Menschen enthält Corti’sches Organ eine Reihe innerer Haarzellen, ca. 3.500 innere Haarzellen
2. **Äußere Haarzellen** – beim Menschen enthält Corti’sches Organ drei Reihen äußere Haarzellen, ca. 12.000 äußere Haarzellen

* Die höchste Reihe an Stereozilien auf den äußeren Haarzellen steht mit der Tektorialmembran in Berührung

**Schwingungen lenken die Haarzellen aus**

Das Vor- und Zurückschwingen des ovalen Fensters überträgt sich auf die Flüssigkeit im Inneren der Cochlea und bringt so die cochleare Trennwand in eine Auf- und Abbewegung

* Auf- und Abbewegung der cochlearen Trennwand hat 2 Auswirkungen:

1. Versetzt Corti’sches Organ in Auf- und Abbewegung
2. Führt zu einer Hin- und Herbewegung der Tektorialmembran

* Diese 2 Bewegungen führen dazu, dass die Tektorialmembran genau oberhalb der inneren Haarzellen hin- und hergleiten
  + Schwingung führt dazu, dass sich Stereozilien auf den Haarzellen auslenken
  + Äußere Haarzellen 🡪 Bei Kontakt mit schwingender Tektorialmembran
  + Innere Haarzellen 🡪 Durch Druckwellen in umgebener Flüssigkeit

**Die Auslenkung erzeugt das elektrische Signal**

Prozess der Transduktion wurde bereits für die visuelle Wahrnehmung beschrieben 🡪 bei auditiver Wahrnehmung ähnlich

* Auch beim Hören ist Ionenfluss beteiligt 🡪 Entsteht, wenn Stereozilien der Haarzellen ausgelenkt werden
* Wenn Stereozilien auf eine Seite hin gebogen werden, werden kleine Verbindungen in ihrer Spitze (**Tip-Links)** gedehnt 🡪 kleine Ionenkanäle in den Stereozilien werden geöffnet; positiv geladene Kalium-Ionen (K+) strömen in die Haarzelle
* Wenn Stereozilien in die entgegengesetzte Richtung ausgelenkt, so entspannen sich die Tip-Links 🡪 Ionenkanäle werden geschlossen
* Insgesamt führt Auslenkung der Stereozilien abwechselnd zu elektrischen Signalen und Signalpausen
* Ionenströme der Haarzelle führen zur Ausschüttung von Neurotransmitter, die durch den synaptischen Spalt mit einer Nervenfaser des Hörnervs wandern

**Die Schallfrequenz bestimmt bei den elektrischen Signalen den zeitlichen Verlauf**

Wie hängen nun die elektrischen Signale der Haarzellen mit der Frequenz eines Tons zusammen?

* Nervenfasern feuern synchron zu den Druckschwankungen eines reinen Sinustons
* D.h. wenn Schalldruck zunimmt, werden Stereozilien so ausgelenkt, dass die Haarzellen aktiviert werden 🡪 Wenn Schalldruck abnimmt = Gegenteil

**Phasenkopplung** = das oben beschriebene synchrone Feuern mit dem Schallstimulus

* Bei hochfrequenten Tönen wird Nervenfaser nicht bei jedem Druckmaximum feuern – Warum? Refraktärzeit
* Aber wenn Faser feuert, dann immer zu einem Zeitpunkt, an dem die Schallschwingung eine bestimmte Amplitude erreicht – die Phasenbeziehung zwischen Feuern und Tonstimulus bleibt konstant

Zusammenhang zwischen Reizfrequenz und zeitlichen Verlauf des neuronalen Feuerns = **zeitliche Kodierung**

* Phasenkopplung tritt bis zu einer Frequenz von 5.000 Hz auf

**Die Schwingungen der Basilarmembran**

**Bekesys Untersuchungen zu Schwingung der Basilarmembran**

Bekesy untersuchte die Schwingungen der Basilarmembran anhand präparierter Cochleas, die er mit Schall unterschiedlicher Frequenzen in Schwingung versetzte

* Beobachtung: Schwingung der Basilarmembran zeigt die Form einer **Wanderwelle**
* Der größte Teil der Membran schwankt, manche Teile schwingen jedoch stärker als andere
* Also: Membran hebt und senkt sich mit der Frequenz des Tons 🡪 Allerdings hängt der Ort, an dem die Schwingungsamplitude am größten ist, von der Frequenz des Tons ab
* Ort maximaler Schwingung verschieben sich mit zunehmender Frequenz vom Apex zur Basis
  + Das Schwingungsmaximum, das bei einem 25 Hz Ton am Apex auftritt, verlagert sich bei einem 1.600 Hz Ton deutlich in Richtung Basis

Entdeckungen bildeten Grundlage für Bekesys **Ortstheorie des Hörens**

* Besagt, dass die Frequenz eines Tons durch den Ort entlang des Cort’ischen Organs wiedergegeben wird, an dem die neuronale Antwort am stärksten ist
* Jeder Ort auf der Basilarmembran ist darauf abgestimmt, am stärksten auf eine bestimmte Frequenz anzusprechen
* Basis = auf hohe Frequenzen abgestimmt, Apex = auf niedrige Frequenzen 🡪 Zwischen beiden Extremen liegen die Orte für die kontinuierlich variierenden übrigen Frequenzen

**Belege für die Ortstheorie**

Bekesys Erkenntnisse bestätigten sich in weiteren Untersuchungen, in denen die elektrischen Antworten der Cochlea sowie die von einzelnen Haarzellen und Nervenfasern entlang der Cochlea gemessen wurden

* Anwendung dieser Methode führt zu **tonotopen Karte** der Cochlea = Karte, auf der die Frequenzen entlang der gesamten Länge der Cochlea verzeichnet sind
  + Karte bestätigt, dass der Apex am stärksten auf tiefe Frequenzen antwortet, die Basis hingegen auf hohe

Weitere Methode = *Neuronale Frequenz-Tuning Kurven* für die Nervenfasern des Hörnervs, die Aktivität an unterschiedlichen Orten in der Cochlea signalisieren

* Decken sich mit den o.a. Ergebnissen

**Eine praktische Anwendung**

Wichtige praktische Anwendung von Bekesys Entdeckung = **Cochlearimplantate** - können Patienten mit Ertaubung durch Schädigungen der Haarzellen zum Hören verhelfen

* Es besteht aus;

1. Mikrofon – nimmt Schallreize auf
2. Prozessor – verarbeitet Signale des Mikrofons
3. Sender – übermittelt die Signale des Prozessors an
4. Implantat mit 22 Elektroden entlang der Cochlea
   * Elektroden stimulieren die Cochlea an verschiedenen Orten, entsprechend den Frequenzanteilen im Schallreiz, die vom Mikrofon aufgenommen wurden

🡪 Gutes Beispiel dafür, dass Grundlagenforschung einen praktischen Nutzen haben kann

**Methode 11.2**

**Neuronale Frequenz-Tuningkurven**

Jede Haarzelle & Nervenfaser im Hörnerv antwortet auf schmalen Frequenzbereich

* Frequenzbereich wird durch die **Frequenz-Tuningkurve** des Neurons spezifiziert
  + Kurve wird bestimmt, indem man reine Sinustöne unterschiedlicher Frequenz darbietet und misst, bei welchem Schalldruckpegel das Neuron oberhalb der Spontanrate zu feuern beginnt
  + Schalldruckpegel = Schwelle für entsprechende Frequenz
  + Kurve entsteht, wenn man die Schwellenpegel für jede Nervenfaser gegen Frequenz abträgt

**Neuere Erkenntnisse zu Bekesys Theorie**

Grundannahmen zu Bekesys Ortstheorie wurden im Laufe der Zeit zahlreich bestätigt

* Es kamen allerdings auch Ungereimtheiten auf, z.B. stellten Forscher fest, dass Schwingung der Basiliarmembran bei einer bestimmten Frequenz auf einen viel kleineren Bereich der Basiliarmembran beschränkt ist, als es Bekesy beobachtet hatte 🡪 Grund? Mittlerweile sind neuere Messungen an lebenden Cochleas möglich
* Bei lebenden Cochleas können die äußeren Haarzellen durch die Schwingung der Basiliarmembran expandieren und kontrahieren 🡪 Wechsel zwischen Expansion & Kontraktion verstärkt die Schwingung der Basiliarmembran
* Wirkung der äußeren Haarzellen = **cochlearer Verstärker**
  + Funktionsweise: Äußeren Haarzellen werden gedehnt, wenn sie in eine Richtung abgelenkt werden und sie werden *gestaucht*, wenn sie in die andere Richtung ausgelenkt werden
  + Diese mechanische Reaktion der Kontraktion & Expansion wirkt als Druck & Zug auf die Basiliarmembran, der ihre Bewegung verschärft

**Die Schwingung der Basiliarmembran bei komplexen Tönen**

Die meisten Töne, die wir in unserer Umgebung hören, sind aus vielen verschiedenen Harmonischen zusammengesetzt – aus vielen Frequenzkomponenten

* Untersuchungen zeigten, dass die Schwingungsform der Basiliarmembran alle Harmonischen enthält
* d.h. Entlang der Basiliarmembran kommt es zu Schwingungsmaxima genau an den Orten, deren zugehörige Frequenz mit der Frequenz einer Harmonischen übereinstimmt

**Akustisches Prisma** = Die Art, wie die Frequenzen je nach Ort entlang der Cochlea zerlegt werden

* Cochlea trennt die Frequenzkomponenten eines Tons, der das Ohr erreicht, räumlich entlang der Basiliarmembran 🡪 vor allem wichtig bei komplexen Tönen

**Die Physiologie der Tonhöhenwahrnehmung**

Wie werden physiologische Vorgänge in Wahrnehmung transformiert?

* Fokus auf Wahrnehmung der Tonhöhe
* Tonhöhenwahrnehmung findet im Gehirn statt; ABER auch Ablauf im Ohr ist entscheidend, weil hier die Frequenzkomponenten im Tonreiz bestimmt werden

**Tonhöhe und Ohr**

Bezug auf die Beziehungen der 3 Komponenten des Wahrnehmungsprozesses:

1. *Reiz – Wahrnehmung;* Wahrgenommene Tonhöhe hängt mit Tonfrequenz bzw. der Wiederholungsfrequenz der Wellenform zusammen
2. *Reiz – Physiologie;* Im Zusammenhang mit Tonfrequenz lassen sich 2 Arten von Info unterscheiden:
3. Info über zeitliche Zusammenhänge
4. Räumliche Information

🡪 Aus diesen beiden Beziehungen lässt sich jetzt der Zusammenhang zwischen Physiologie & Wahrnehmung betrachten

* Tonhöhe wird vor allem durch die Periodizität eines Tons – der Wiederholungsfrequenz der Wellenform – bestimmt und Ortsinformation wird erst bei Frequenzen oberhalb von 5000 Hz wichtig (warum? Phasenkopplung – Auftreten von Salven von neuronalen Impulsen beim größten Schalldruck, tritt nur bei Frequenzen unter 5000Hz auf)

**Tonhöhe und Gehirn**

Wie wird Tonhöhe im auditorischen Kortex bestimmt?

* Tonotope Karte der Frequenzen tritt auch bei Strukturen entlang der Hörbahn zwischen Cochlea und Kortex und im primären Kortexareal A1 auf

ABER wir wissen, dass Empfindungen wie Tonhöhe nicht auf einfache Weise mit dem Ort der Aktivierung entlang der Cochlea zusammenhängt

* Bester Weg zur Untersuchung des Zusammenhangs zwischen Physiologie & Wahrnehmung = Gleichzeitiges Messen der physiologischen Antwort und der Wahrnehmung
* Bendor (2005): **Tonhöhenneurone** = Kortikale Neurone, die nur auf Reize antworten, die mit einer spezifischen Grundfrequenz (z.B. 18Hz) verknüpft sind

**Zusammenfassung**

Frequenzcodierung in Cochlea & Hörnerv beruhen sowohl darauf, welche Fasern feuern (räumliche Codierung), als auch darauf, wie die Nervenimpulse in den Nervenfasern zeitlich terminiert sind (zeitliche Codierung)

* Obwohl anfangs gedacht, dass Tonhöhewahrnehmung auf räumlicher Codierung beruht, weisen inzwischen Befunde darauf hin, dass die zeitliche Codierung der entscheidende Einflussfaktor für Tonwahrnehmung ist, vor allem im Frequenzbereich unter 5000Hz

**Kapitel 12 – Auditive Lokalisierung und Organisation**

Was passiert in einer Umgebung, in der wir Schall aus verschiedenen Quellen ausgesetzt sind, der uns oftmals gleichzeitig erreicht, oder ganze Folgen von Schallereignissen, die zeitlichen Mustern unterliegen

* Z.B. Gespräch zwischen 2 Menschen in einem Cafe 🡪 Person A hört sowohl die Stimme von Person B gegenüber, als auch die Musik aus dem Lautsprecher hinter sich – Kann in beiden Fällen sagen, woher der Schall kommt
* In diesem Beispiel passieren 4 Dinge, die geklärt werden müssen:

1. **Auditives Lokalisierungsproblem** – Wie kann Person A feststellen, woher Stimme von Person B bzw. die Musik kommt?
2. **Problem der Schallreflexion** – Wie kann Person A die Musik ohne störendes Echo wahrnehmen? 🡪 Schall wird doch von Wänden reflektiert und erreicht Ohr zu späteren Zeitpunkt
3. **Problem der auditiven Szeneanalyse** (= Problem der Wahrnehmungsorganisation) – Wie kann Stimme von Person B von den übrigen Geräuschen im Raum getrennt werden?
4. **Problem der metrischen Struktur** – Wie nimmt Person A den Schall aus Lautsprecher als zeitlich organisiertes Muster, d.h. als Musik mit bestimmtem Takt, wahr?

**Auditive Lokalisierung**

Bei jeder Schallquelle – z.B. Musik, Gespräche im Cafe etc. – wird gehört, aus welcher Raumrichtung sie kommt

* Schallereignisse an verschiedenen Raumpositionen erzeugen einen **auditiven Raum** = Hörraum, der immer vorhanden ist, wenn Schall auftritt
* **Auditive Lokalisierung** = Lokalisierung einer Schallquelle im auditiven Raum

Bei der auditiven Lokalisierung steht das auditorische System vor folgendem Problem – Die Aktivierung der Cochlea wird durch Frequenzkomponenten ausgelöst, nicht durch die Richtung, aus der ein Schall kommt

* D.h. 2 reine Sinustöne derselben Frequenz, aber aus unterschiedlichen Richtungen = Aktivierung derselben Haarzellen in der Cochlea
* Das auditorische System muss also andere Informationsquelle zur räumlichen Positionsermittlung eines Schalls hinzuziehen
  + **Positionsreize** = Entstehen durch Einflüsse von Kopf und Ohren des Hörers auf die eintreffenden Schallwellen
  + **2 Arten von Positionreizen:**

1. **Binaurale** = von beiden Ohren bestimmt
2. **Monaurale** = von einem Ohr bestimmt
   * Positionsreize werden durch Fähigkeit zur Lokalisation von Schallquellen in Bezug auf 3 Koordinaten bestimmt:
3. **Azimut** = erstreckt sich von links nach rechts
4. **Elevation** = von unten nach oben
5. **Entfernung** 
   * + Im folgenden Konzentration auf Azimut & Elevation

**Binaurale Positionsreize bei der auditiven Lokalisierung**

**Binaurale Positionsreize** nutzen Information, die mit Schallreizen in beiden Ohren ankommt, um Azimut zu bestimmen

* Dabei gibt es 2 Positionsreize:

1. *Interaurale Zeitdifferenz*
2. *Interaurale Pegeldifferenz*
   * + Beide beruhen auf Vergleich der Schallsignale, die in beiden Ohren ankommen
     + Schall von der Seite erreicht ein Ohr früher und kommt mit höherer Schalldruckpegel an

**Interaurale Zeitdifferenz**

**Interaurale Zeitdifferenz** (**ITD**, interaural time difference) = Zeitraum zwischen dem Eintreffen eines Schallsignals in beiden Ohren

* Da die interaurale Zeitdifferenz umso größer ist, je weiter sich eine Schallquelle befindet, stellt sie einen Positionsreiz für die Lokalisation der Schallquelle dar
* Verhaltensexperimente konnten ebenfalls bestätigen, dass die binaurale Zeitdiffferenz ein wirksamer Positionsreiz für niederfrequente Schallwellen ist

**Interaurale Pegeldifferenz**

**Interaurale Pegeldifferenz** (**ILD**, interaural level difference) = Basiert auf dem Unterschied der Schalldruckpegel des Schalls, der die beiden Ohren erreicht

* Pegeldifferenz tritt auf, weil der Kopf ein Hindernis für die Schallausbreitung darstellt und einen **Schallschatten** erzeugt = Schallsignale, die das Ohr auf der von der Quelle abgewandten Seite erreichen, sind abgeschwächt
* Reduktion des Schalldruckpegels beim abgewandten Ohr tritt allerdings nur bei hochfrequenten Schallwellen auf, nicht jedoch bei niederfrequenten 🡪 d.h. bei sehr niedrigen Frequenzen ist die interaurale Pegeldifferenz nur noch ein sehr schwacher Positionsreiz für die Lokalisierung der Schallquelle

**Der Kegel ohne RIchtungshören**

Bei Betrachtung der interauralen Zeit- und Pegeldifferenz stellt man fest, dass sie sich ergänzen

* Interaurale Zeitdifferenz 🡪 Info über Position der Schallquelle bei niedrigen Frequenzen
* Interaurele Pegeldifferenz 🡪 Info über Position der Schallquelle bei hohen Frequenzen
* Liefern also beide Infos, die eine Lokalisation der Schallquelle in Bezug auf den Azimut ermöglichet – keine Infos in Bezug auf die Elevation
  + Schallquelle behält beim Hochheben weiterhin die gleichen Abstände zu den beiden Ohren, d.h. interaurale Zeit- und Pegeldifferenz = 0

Aber auf gleiche Weise kann auch die Eindeutigkeit der Info fehlen, wenn sich die Schallquelle an bestimmten Punkten seitlich der Kopfs befinden

* Z.B. durch Konfusionskegel illustriert

🡪 Es gibt also viele Positionen im Raum, für die sich die interauralen Zeit- und Pegeldifferenzen nicht unterscheiden

**Monaurale Positionsreize**

Zur Bestimmung der Elevation von Schallsignalen wird also eine andere Informationsquelle benötigt

* Diese Information gewinnen wir durch einen monauralen Positionsreiz

Primärer monauraler Positionsreiz = **Spektraler Hinweisreiz**

* Positionsinformation wird durch die Unterschiede der Frequenzverteilung (dem Spektrum) vermittelt, das sich aus der Position der Schallquelle ergibt
* Unterschiede entstehen, weil Schall, bevor er in Gehörgang gelangt, vom Kopf und den Faltungen der Ohrmuschel (Pinna) reflektiert wird
* Verhaltensexperimente zeigten 🡪 Schallreflexionen in Ohrmuschel erzeugten unterschiedliche Frequenzverteilung für 2 unterschiedliche Elevationen

Weitere Untersuchungen durch Hofmann et al. (1998) unter Verwendung von in die Ohren eingesetzte Kunststoffformen, die die auditive Lokalisierung durch die Veränderung der inneren Kontur der Ohrmuschel, beeinflusste

* Verändert sich die auditive Lokalisierung, wenn Kunststoffeinsätze über mehrere Wochen getragen werden?
* Zunächst : Messung der ursprünglichen Lokalisierungsleistung (baseline – ohne Kunststoffeinsätze)
* Kurz nach Einsätzen: Lokalisierungsleistung in Bezug auf Elevationswinkel schwach vs. Azimut kann nach wie vor beurteilt werden
* Nach ca. 19 Tagen: Lokalisierungsleistung verbesserte sich zunehmend, bis sie wieder einen brauchbaren Wert erreicht hat
  + Vpn hatten also gelernt, verschiedenen Raumrichtungen neue spektrale Hinweisreize zuzuordnen
* Nach Entfernen der Einsätze: Lokalisierungsleistung auch unmittelbar nach Entfernen hervorragend

🡪 Zusammenfassend: Jeder der 3 Hinweisreize hat bei bestimmten Frequenzen und Raumkoordinaten den größten Informationswert

* Zusammen ermöglichen die 3 Hinweisreize die Lokalisation von Schallquellen
* Außerdem bewegen wir in alltäglichen Situationen unsere Köpfe 🡪 zusätzliche Informationsgewinnung
* Auch Sehen spielt bei Lokalisation von Schallsignalen eine Rolle

**Die Physiologie der auditiven Lokalisierung**

Wie werden die Informationen aus den o.a. Hinweisreizen im Nervensystem repräsentiert?

* Für Antwort 🡪 Blick auf die Hörbahn, in der Signale des linken und rechten Ohrs zusammentreffen und dann gemeinsam zum primären auditorischen Kortex verlaufen

**Die Hörbahnen und der auditorische Kortex**

Der Hörnerv vermittelt die Signale aus der Cochlea, die von den inneren Haarzellen erzeugt werden, über verschiedene subkortikale Strukturen an den primären auditorischen Kortex

* Die Nervenfasern des Hörnervs haben synaptische Verbindungen zu einer Reihe **subkortikaler Strukturen** = Strukturen unterhalb des Kortex
* Signale erreichen;

1. Nucleus cochlearis (Schneckenkern)
2. Obere Olive im Hirnstamm
3. Colliculis inferior (unteres Hügelchen) im Mittelhirn
4. Corpus geniculatum mediale (mittlere Kniehöcker) im Thalamus

* Vom CGM ziehen Nervenfasern zum **primären auditorischen Kortex** **(A1)** im Temporallappen

Ein Großteil der Verarbeitung geschieht bereits auf dem Weg der Signale von der Cochlea, über die subkortikalen Strukturen bis zum primären auditorischen Kortex

* Verarbeitung in der oberen Olive = entscheidend für die binaurale Lokalisierung – Warum? Hier treffen Signale aus linkem und rechtem Ohr erstmalig zusammen
* Binaurale Verarbeitung findet anschließend auch im inferioren Colliculus statt

Signale kommen im A1 an und laufen dann zu verschiedenen Kortexarealen

1. **Kerngebiet (core)** = A1 & nahelegende Areale 🡪 Signale breiten sich aus
2. **Gürtel (belt)** = Areal, das Kerngebiet umschließt; auch als sekundärer auditorischer Kortex bekannt 🡪 Signale breiten sich weiter aus
3. **Erweiterter Gürtel (parabelt)** = assoziativer auditorischer Kortex

**Das Jeffress-Modell der auditiven Lokalisierung**

Lloyd Jeffress (1948): schlug einen neuronalen Schaltkreis als Modell vor, um zu zeigen, wie die Signale des linken und rechten Ohrs gemeinsam die interaurale Zeitdifferenz ergeben

* Das **Jeffress-Modell der auditiven Lokalisierung** beruht auf der Annahme, dass die Neuronen so verschaltet sind, dass jedes Neuron Signale von beiden Ohren erhält

Zur Veranschaulichung – z.B. Schallquelle befindet sich genau in der Mitte vor dem Hörer

* Schallwellen erreichen linkes & rechtes Ohr gleichzeitig 🡪 Signale von beiden Ohren starten gleichzeitig
* Da jedes Signal über eigenes Axon läuft, stimuliert es der Reihe nach jedes Neuron 🡪 In Abb. Linkes Ohr – Neuronen 1,2,3 etc. / Rechtes Ohr – Neuronen 9, 8, 7 etc.
  + Bei keinem der Neuronen gehen zu diesem Zeitpunkt Signale von beiden Ohren ein
* Sobald allerdings beide Signale gleichzeitig bei Neuron 5 ankommen, feuert es
  + **Koinzidenzdetektor** = Führt nur bei gleichzeitigem Eintreffen der Signale (d.h. Koinzidenz) zum Feuern des einzelnen Neurons
  + Feuern des Neurons 5 signalisiert so, dass die binaurale Zeitdifferent 0 beträgt (ITD=0)

- z.B. Schall kommt von rechts

* Signal vom rechten Ohr startet früher 🡪 Signale beider Ohren kommen hier gleichzeitig bei Neuron 3 an
* Neuron 3 registriert binaurale Zeitdifferenz für bestimmte Position der Schallquelle auf der rechten Seite

Jeffress Modell entspricht Schaltkreis mit Zeitdifferenzdetektoren

* Hierbei wird eine Reihe von Detektoren angenommen, die jeweils auf eine spezifische interaurale Zeitdifferenz abgestimmt sind, bei der sie am stärksten feuern
* Ortscode 🡪 Zeitdifferenz wird durch den Ort (der feuernden Neuronen) bestimmt, an dem die Aktivität entsteht

Möglichkeit zur Messung der Eigenschaften der zeitdifferenzspezifischen Neuronen zu messen = **Zeitdifferenz-Tuningkurve**

* Gibt die Feuerrate eines Neurons in Abhängigkeit zu der binauralen Zeitdifferenz wieder
* Z.B. Schleiereule 🡪 Tuning-Kurven entsprechen den Annahmen des Jeffress-Modells, bei dem jedes Neuron am stärksten auf eine spezifische binaurale Zeitdifferenz anspricht

**Breite Zeitdifferenz-Tuningkurven bei Säugern**

Die Zeitdifferenz-Tuning Kurve bei Säugern verläuft wesentlich breiter als die bei Vögeln

* Wegen der Breite der Kurve bei Säugern wurde eine Lokalisierungscodierung vorgeschlagen, bei der die Neuronen auf einen breiten Bereich von binauralen Zeitdifferenzen abgestimmt sind
  + Art der Codierung ähnelt einer verteilten Codierung (Vgl. Kapitel 3)
* Die Position, aus der der Schall kommt, ergibt sich dann aus dem Verhältnis der Aktivierung beider Arten der breit abgestimmten Neuronen
  + D.h. binaurale Zeitdifferenz ergibt sich aus dem Feuern vieler breit abgestimmter Neuronen, deren gemeinsames Aktivierungsmuster due Zeitdifferenz codiert

Mechanismen der binauralen Lokalisierung 🡪 Zusammenfassung;

* Beruht bei Vögeln auf Neuronen, die auf einen engen Bereich von Zeitdifferenzen abgestimmt sind vs. breiter Abstimmungsbereich der Neuronen bei Säugern
* Code bei Vögeln = Ortscode vs. bei Säugern = verteilter Code

**Auditive Lokalisierung in A1 und Gürtel**

Es wurde eine Reihe von Techniken entwickelt, um zu untersuchen, ob der primäre auditive Kortex A1 bei der Lokalisierung beteiligt ist

* Z.B. die Untersuchungen bei Frettchen & Katzen haben nicht nur bestätigt, dass die Zerstörung oder Deaktivierung von A1 die Lokalisierung von Schall beeinträchtigt, sondern auch gezeigt, dass die Zerstörung oder Deaktivierung in Bereichen außerhalb von A1 die Lokalisation beeinflusst

Forschung zum Einfluss höherer auditorischer Areale wie *Gürtel* und *erweiterter Gürtel* stehen dabei noch am Anfang

* Es hat sich z.B. gezeigt, dass Neuronen in A1 auf Schall ansprechen, der aus einem kleinen Raumbereich kommt, nicht aber auf Schall außerhalb dieses Raumbereichs
* Weiter hat sich gezeigt, dass Neuronen im posterioren Gürtel nur auf Schall aus einem noch kleineren Raumbereich antworten 🡪 d.h. Gürtelneuronen liefern noch genauere Info zur Position der Schallquelle als A1-Neuronen

**Außerhalb des Temporallappens: *Was*- und *Wo-* Ströme für das Hören**

Auditive Verarbeitung bei der Lokalisierung geht über Hörareale im Temporallappen hinaus

* Es gibt 2 auditorische Ströme vom Temporallappen zum Frontalllappen = **Was- und Wo Ströme für das Hören:**

1. **Was-Strom (ventraler Strom)**

* Im anterioren Teil von Kerngebiet & Gürtel – erstreckt sich bis PFK
* Funktion: Identifikation von Schallereignissen

1. **Wo-Strom (dorsaler Strom)**

* Im posterioren Teil von Kerngebiet & Gürtel – erstreckt sich bis PFK
* Funktion: Lokalisierung von Schallereignissen

Aufteilung wird auch durch Unterschiede zwischen der Informationsverarbeitung im posterioren bzw. anterioren Bereich des Gürtels deutlich

* Neuronen im posterioren Gürtel:
  + Auf kleine Raumbereiche abgestimmt
  + Bei räumlicher Verarbeitung der Schallpositionen beteiligt
* Neuronen im anterioren Gürtel:
  + Sprechen auch auf komplexere Schallmuster an
  + Trägt zur Identifizierung verschiedener Arten von Schallreizen bei

Weitere Hinweise für Aufteilung 🡪 Tierversuche

* Deaktivierung der anterioren Hörareale einer Katze = Beeinträchtigung der Fähigkeit zur Unterscheidung von Schallreizen – auditive Lokalisierungsfähigkeit war nicht beeinträchtigt
* Deaktivierung der posterioren Hörareale einer Katze = Beeinträchtigung der Lokalisierungsfähigkeit – Fähigkeit zur Unterscheidung war nicht beeinträchtigt

Studien an hirnverletzten Patienten unterstützen ebenfalls die Vorstellung von Was- und Wo-Strömen beim Hören

* Außerdem: Forscher haben auditorischen Wo- und Was-Strom auch anhand von Gehirnscans untersucht 🡪 Ergebnis – Wo- und Was- Aufgaben aktivieren verschiedene Bereiche des Gehirns stärker

🡪 Zusammenfassend zur Informationsverarbeitung zur auditiven Lokalisierung:

* Läsions- und Deaktivierungsstudien zeigen, dass A1 für Lokalisierung wichtig ist
* Aber auch Wichtig für Lokalisierung: Gürtel und davon ausgehender Wo-Verarbeitungsstrom!

**Hören in geschlossenen Räumen**

Bisher war außer Fokus, dass wir Schall im täglichen Leben normalerweise in einer bestimmten Umgebung hören, z.B. kleiner Raum, Konzertsaal etc.

* Abb. 12.20, S. 298 zeigt, wie die Beschaffenheit des Schallsignals, das die Ohren erreicht, von der Hörumgebung abhängt
  + Der Schall, der die Ohren auf direktem Weg (Weg 1) erreicht = **Direktschall**
  + Der Schall, der später über Strecken wie 2,3,4 an die Ohren reflektiert wird = **indirekter Schall** oder **Raumschall**

**🡪** Die Tatsache, dass Schall das Ohr auf 2 Wege erreichen kann, wirft ein Problem für die präzise Lokalisierung dieser Schallquelle auf

* + Dennoch nehmen wir i.d.R. den Schall aus nur einer Richtung kommend wahr

**Wie Wahrnehmung von 2 Schallereignissen, die zu verschiedenen Zeitpunkten bei den Ohren eintreffen**

Probanden hörten Schallsignale aus zwei räumlich getrennten Lautsprechern

* 1 Lautsprecher = Führender Lautsprecher, 1 Lautsprecher = Verzögerter Lautsprecher
* Ton Führender Lautsprecher – mehr als 1/10 s Pause – Ton Verzögerter Lautsprecher 🡪 Hörer nehmen zwei getrennte Schallereignisse wahr
* Wenn Pause zwischen den beiden Lautsprechern kürzer 🡪 Hörer nehmen nur den Schall des Führenden Lautsprechers wahr (obwohl nach wie vor 2 Schallereignisse)
  + **Präzedenzeffekt** (oder **Gesetz der ersten Wellenfront**) = Man nimmt die Schallquelle dort wahr, von wo aus der Schall unsere Ohren zuerst erreicht

Der Präzedenzeffekt steuert fast jede auditive Wahrnehmung, die im Inneren von Räumen stattfindet

* Durch ihn nehmen wir Schall i.d.R. als von seiner Quelle kommend wahr und nicht als gleichzeitig aus verschiedenen Richtung eintreffend

**Raumakustik**

Wahrnehmung des Schalls hängt nicht nur davon ab, wie die Schallsignale von der Quelle ausgestrahlt werden, sondern auch davon, wie sie von den Wänden und anderen Oberflächen in einem Raum reflektiert werden

* **Raumakustik** = Befasst sich mit der Frage, wie der indirekte Schall die Wahrnehmungsqualität des Schalls verändert, den wir in geschlossenen Räumen hören
  + Reflektierter Schall ist insb. davon abhängig, wie stark Schall von Wänden, Decke und Boden des Raums absorbiert wird
  + Ein weiterer Einflussfaktor ist die Größe und Form des Raums
* Wie viel und wie lange indirekter Schall in einem Raum auftritt, wird durch die **Nachhallzeit** des Raums bestimmt = Zeitspanne, nach der der Schalldruckpegel auf ein Tausendstel seines ursprünglichen Werts gefallen ist

**Die Akustik von Konzerthallen**

Heute werden über die Nachhallzeit hinaus weitere Faktoren bei der Innengestaltung von Konzertsälen berücksichtigt

* Leo Beranek (1996) zeigte, dass folgende physikalische Merkmale mit der Wahrnehmung von Musik in Konzertsälen zusammenhängen:
  + *Präsenz- oder Intimitätsfaktor* = Zeit zwischen dem Eintreffen des Schalls direkt vor der Bühne beim Zuhörer und dem Eintreffen der ersten Reflexion
  + *Bassverhältnis=* Verhältnis der niedrigen Frequenzen zu den mittleren Frequenzen des von den Wänden & Oberflächen reflektierten Schalls
  + *Räumlichkeit =* Anteil des reflektierten Schalls bezogen auf den gesamten Schall, der den Zuhörer erreicht

Versuch zur Bestimmung der optimalen Werte

* Die besten Konzertsäle weisen Nachhallzeiten von ca. 2s auf / für Opernhäuser war eine Nachhallzeit von ca. 1,5s besser geeignet – Warum? Ermöglicht den Zuhörern die Gesangsstimme klarer zu hören
* Präsenzen von ca. 20 ms + hohe Bassanteile & hohe Räumlichkeit = mit guter Akustik assoziiert

Weiteres Problem, das oft in Konzertsälen auftritt = Einfluss des Publikums auf die Akustik – Warum? Der menschliche Körper absorbiert Schall

* D.h. Einfluss des Publikums = abhängig von der Zahl der Besucher
* Lösung des Problems: Sitzbezüge sind so gestaltet, dass ihre Absorptionseigenschaften denen eines „gemittelten“ Besuchers entsprechen
  + Also – Leerer Konzertsaal hat gleiche Akustik wie voller Saal

**Die Akustik in Vortragsräumen und Klassenzimmern**

Die ideale Nachhallzeit für einen kleinen Unterrichtsraum liegt bei 0,4-0,6 s

* Warum so niedrig? Ziel: Optimierung der Hörumgebung für Sprache, damit der Redner/Lehrer möglichst gut zu verstehen ist
* Allerdings liegen tatsächlichen Werte bei den meisten Klassenzimmern bei 1s

Weitere Probleme in Unterrichtsräumen

* *Hintergrundrauschen* 🡪 Wird bei der Planung von Klassenräumen durch Berechnung des Signal-Rausch-Verhältnisses berücksichtigt
  + Pegeldifferenz sollte bei min. 10-15 dB liegen

**Wahrnehmungsorganisation beim Hören: Szeneanalyse**

Also – beim Hören gibt es keine Hörrezeptoren

* Stattdessen nutzt das auditorische System spektrale Information und Pegel- sowie Zeitdifferenzen zwischen den beiden Ohren, um Schallquellen zu lokalisieren

Weitere Komplikation 🡪 Schall aus verschiedenen Quellen

**Die Analyse der auditiven Szene**

Die Anordnung verschiedener Schallquellen an unterschiedlichen Positionen in unserer Umgebung = **Auditive Szene**

* Prozess, durch den die Schallreize aus jeder dieser Quellen getrennt wird = **Auditive Szeneanalyse**
* Grundlegende Schwierigkeit bei der auditiven Szeneanalyse 🡪 Schall aus verschiedenen Quellen kommt als kombiniertes akustisches Signal bei Ohren an, d.h. überlagern sich zu einer komplexen Wellenform
  + Jede Frequenzkomponente in diesem Signal regt die Basiliarmembran bei ihrer Schwingung an

**Trennen der Schallquellen**

Wie trennt das auditorische System die Frequenzkomponenten im Schallsignal und wie gewinnt es dabei die Information, die es ermöglicht, verschiedene Schallquellen wahrzunehmen?

* Es gibt eine Reihe von Prinzipien, mit deren Hilfe wir die Elemente einer auditiven Szene organisieren und gruppieren können
  + Prinzipien beruhen darauf, dass die Schallreize in unserer Umgebung häufig eine strukturierte Organisation aufweisen

**Herkunftsort**

Eine Möglichkeit, eine auditive Szene in ihre Einzelkomponenten zu zerlegen = Heranziehen von Informationen zu den verschiedenen Positionen der Schallquellen

* Z.B. durch die Positionshinweise wie die binaurale Zeit- und Pegeldifferenz

Kontinuität in der Bewegung eines Schallereignisses

* Hilft z.B. dabei, das Geräusch eines vorbeifahrenden Autos als von einer einzigen Schallquelle stammend wahrzunehmen

**Einsatzzeit**

In natürlichen Umgebung entsteht Schall aus unterschiedlichen Quellen selten exakt zur gleichen Zeit

* Daher ist es auch bei gleichzeitig einsetzenden Schallsignalen wahrscheinlich, dass sie von der gleichen Quelle erzeugt wurden

**Tonhöhe und Klangfarbe**

Wenn in Musik Töne eine ähnliche Klangfarbe oder einen ähnlichen Bereich von Tonhöhen aufweisen, entstammen sie oft derselben Quelle

* Komponisten nutzen die Ähnlichkeit der Tonhöhe bei der Gruppierung von Tönen 🡪 z.B. *Implizite Polyphonie;* Wenn auf einem einzelnen Instrument abwechselnd hohe und tiefe Töne gespielt wird, klingen die tiefen Töne wie eine Melodie, die von einem Instrument gespielt wird, und die hohen Noten klingen wie eine zweite Melodie, die von einem anderen Instrument gespielt wird
  + Beispiel für **auditive Sequenzgliederung**
  + Auditive Sequenzgliederung ist nicht nur abhängig von der Tonhöhe, sondern auch vom Zeitabstand, mit dem die Töne präsentiert werden 🡪 Probanden nehmen Töne als eine einzige auditive Sequenz wahr, wenn sie sich langsam abwechselten (vs. schnell)

Ein weiteres Beispiel dafür, wie die Ähnlichkeit der Tonhöhe eine Gruppierung bewirkt = **Tonleiterillusion** (oder **Einbindung in eine Melodie**)

* Vpn wurden über Kopfhörer zwei Melodien gleichzeitig ausgesetzt, eine aufsteigende und eine absteigende
* Aufeinanderfolgende Noten aus beiden Melodien wurden jeweils abwechselnd mit dem linken Ohr und mit dem rechten Ohr dargeboten
* Ergebnis: Gruppierung nach der Ähnlichkeit der Tonhöhe führte dazu, dass die tiefen Töne auf dem linken Ohr (auf dem der erste Ton tief war) und die hohen Töne auf dem rechten Ohr (auf dem der erste Ton hoch war) gruppiert wurden

🡪 Tonleiterillusion verdeutlicht eine wichtige Funktion der perzeptuellen Gruppierung

* i.d.R. helfen uns die Prinzipien der auditiven Gruppierung dabei, korrekt zu interpretieren, was in der Umwelt geschieht
* Es ist die effektivste Strategie, ähnliche Schallsignale als von derselben Quelle stammend zu interpretieren – Warum? In der Umwelt üblicherweise der Fall

**Guter Verlauf**

Schallsignale, die in ihrem zeitlichen Verlauf konstant bleiben oder sich nur langsam verändern, werden oft von derselben Schallquelle erzeugt

* Entspricht dem Prinzip des guten Verlaufs beim Sehen 🡪 Schallsignale derselben Frequenz oder einer sich langsam verändernden Frequenz werden als kontinuierlich wahrgenommen, selbst wenn sie durch einen anderen Stimulus unterbrochen werden
* Z.B. in Experiment von Warren et al. (1972) = Ton wurde als kontinuierlich wahrgenommen, obwohl er durch Rauschsignale unterbrochen wurde

**Erfahrung**

Wie Erfahrungen in der Vergangenheit die perzeptuelle Gruppierung auditorischer Stimuli beeinflussen kann wird durch Demonstration verdeutlicht:

* **Melodisches Schema** = Wird als Repräsentation der vertrauten Melodie im Gedächtnis gespeichert
  + Wird Vpn gesagt, um welche Meldoie es sich handelt, si vergleichen sie das Gehörte mit ihrem Gedächtnisschema und können daraufhin die Melodie erkennen

**🡪 Zusammenfassend:** Jedes der beschriebenen Prinzipien der auditorischen Gruppierung liefert Infos über die Anzahl und Identität von Schallquellen in der Hörumgebung

* In dem meisten alltäglichen Situationen stützen wir unsere Wahrnehmung auf das Zusammenwirken mehrerer Hinweisreize – Warum? Für sich allein funktioniert kein Prinzip fehlerfrei, z.B. Tonleiterillusion

**Wahrnehmungsorganisation beim Hören: Das Metrum**

**Rythmisches Muster** = Die Akzentmuster einer Melodie, die durch die unterschiedlichen Notenwerte (Tondauer) im jeweiligen Taktmaß zustande kommen

* Jedes Lied und jedes Instrumentalstück hat sein eigenes rythmisches Muster 🡪 Wird in Noten festgehalten

Der **Takt** (oder **Grundschlag)** liegt dem rythmischen Muster zugrunde

* Häufigsten Metren entsprechen einem 2/4-Takt oder einem ¾-Takt

**Die Mehrdeutigkeit der metrischen Struktur**

Metrische Struktur wird anhand des Zeitmaßes für jeweilige Komposition angegeben und beim Spielen durch Betonung umgesetzt

* Betonung kann durch Tonansatz, Lautstärke oder Tondauer erreicht werden

Die Fähigkeit, die metrische Struktur unterschiedlich wahrzunehmen, obwohl der Reiz physikalisch derselbe ist, erinnert an Kippfiguren bei visueller Wahrnehmung

* Kippfiguren oder Ticken des Metronoms = Beispiele für mehrdeutige oder ambigue Reize
* Ambige metrische Schläge können also eingesetzt werden, um die Mechanismen der auditiven Wahrnehmung zu erforschen

**Metrische Struktur und Bewegung**

Häufig spiegeln die Bewegungen bei Musik die metrische Struktur wider

* Den Zusammenhang zwischen Grundschlag & Bewegung gibt es aber auc in umgekehrter Richtung = Die Bewegung kann die wahrgenommene Gruppierung der Grundschläge, d.h. die wahrgenommene metrische Struktur, beeinflussen
* Silver & Trainor (2005); Experiment an Kindern mithilfe von Präferenzmethode
  + Ergebnis: Kinder bevorzugten den Rhythmus, mit dem sie zuvor bewegt wurden (auch nach Kontrolle fürs Sehen als möglicher Einflussfaktor)
* Oder - Silver & Trainor (2007); Experiment an Erwachsenen
  + Ergebnis: Wählten in 86% der Fälle das Rythmusmuster, das dem Bewegungsmuster entsprach

🡪 Schlussfolgerung Silver: Ein entscheidender Faktor beim Einfluss der Bewegung auf die Wahrnehmung metrischer Strukturen ist die Stimulation des vestibulären Systems

* Auch hier Studie von Trainor; Probanden gaben in 78% der Fälle an, jeweils ein Muster zu hören, das der metrischen Gruppierung bei der Stimulation des vestibulären Systems entsprach

**Metrische Struktur und Sprache**

Wahrnehmung der metrischen Struktur ist nicht nur abhängig von Bewegung, es gibt auch einen langfristig wirksamen Einfluss von Erfahrungen – genauer: Die Erfahrung mit den Betonungsmustern im Rhythmus einer Sprache

* Verschiedene Sprachen haben unterschiedliche Betonungsmuster (je nach Aufbau der Sprache)
  + Dominierendes Betonungsmuster im Deutschen & Englischen = kurz-lang (unbetont-betont) vs. im Japanischen = lang-kurz (betont-unbetont)
* Befunde bestätigten die Vorstellung, dass die metrische Betonungsmuster einer Sprache die Wahrnehmung metrischer Strukturen beeinflussen können
  + Genauer: Englisch sprechenden Probanden nahmen häufiger Gruppierung kurz-lang wahr, während japanisch sprechende Probanden häufiger Gruppierung lang-kurz wahrnahmen

**Kapitel 13 – Sprachwahrnehmung**

**Der Sprachreiz**

Auch gesprochene Sprache lässt sich als Schall anhand von Frequenzen beschrieben

* Hier kommen allerdings auch abruptes Einsetzen oder Abbrechen, Pausen sowie Artikulationsgeräusche hinzu
* Ein weiterer wichtiger Aspekt der Sprache = Bedeutung 🡪 Bedeutungen beeinflussen die Wahrnehmung der Sprachreize: Was wir wahrnehmen ist nicht nur vom physikalischen Schallreiz abhängig, sondern wird auch von kognitiven Prozessen beeinflusst, die uns zum Verstehen des Gehörten verhelfen

**Das akustische Sprachsignal**

Sprachliche Laute werden durch bestimmte Positionen bzw. Bewegungen von Strukturen innerhalb des Stimm- oder Vokaltrakts erzeugt

* Diese Strukturen erzeugen Muster von Luftdruckschwankungen = **akustischer Reiz** bzw. **akustisches Sprachsignal**
* Welcher Laut entsteht hängt von Form des Stimmtrakts ab, während Luft hindurchströmt
* Form des Stimmtrakts wird durch Bewegungen der **Artikulatoren** verändert = Strukturen wie Zunge, Lippen, Zähne, Kiefer & weicher Gaumen

Entstehung von *Vokalen*

* Durch Schwingungen der Stimmbänder erzeugt
* Spezifischer Klang jedes Vokals durch Veränderung der gesamten Form des Stimmtrakts
* Veränderung der Form verändert auch Resonanzfrequenz des Stimmtrakts 🡪 Führt zu Luftdruckmaxima bei einzelnen Frequenzen
  + **Formanten** = Frequenzen, bei denen diese Maximalwerte auftreten
* Abfolge von Formanten ist bei jedem Vokal charakteristisch (1. Formant = niedrigste Frequenz, 2. Formant = nächsthöher usw.)
* Formanten für Vokale können in einem **Schallspektogramm** dargestellt werden
  + Hier ist das Muster der Frequenzen & Intensitäten gegen die Zeit abgetragen – in seiner Gesamtheit bildet dieses Muster das akustische Sprachsignal
  + **Formanttransienten** = Rasche Frequenzänderungen am Anfang oder Ende von Formanten, die mit Konsonanten assoziiert sind
    - z.B. *Roy read the will –* Formtransienten sind mit dem /r/ in *read* verbunden – der Laut /ae/ in *read* ist wiederum mit Formant eines Vokals verbunden

Entstehung von Konsonanten

* Durch Zusammenziehen oder Schließen des Stimmtrakts erzeugt
* Außerdem Bewegungen der Artikulatoren

**Phoneme: Die Grundeinheit der gesprochenen Sprache**

Zur Untersuchung der Sprachwahrnehmung müssen akustische Sprachsignale in verarbeitbare Einheiten zerlegt werden, die für Analyse klein genug sind

* Sprachforschung stützt sich deshalb auf **Phoneme** = Kürzeste lautliche Einheit, deren Veränderung die Bedeutung eines Worts beeinflusst
  + Z.B. *Rat* – besteht aus den Phonemen /r/, /a:/, /t/
  + Verändert man z.B. Phonem /t/ zu /d/, so wird das Wort Rat zu Rad usw.
  + Phoneme beziehen sich nicht auf Buchstaben, sondern auf sprachliche Laute, mit deren Hilfe Bedeutungen unterschieden werden

Es könnte also der Eindruck entstehen, als könnte man Sprachwahrnehmung als Verarbeitung einer Abfolge einzelner Schallsignale zw. Phonemfolgen beschreiben

* Es ist allerdings komplizierter – Warum? Bei benachbarten Phonemen kommt es zu Überlappung der Schallsignale

**Die wechselhaften Beziehungen zwischen Phonemen und akustischem Signal**

Hauptproblem beim Verständnis der Sprachwahrnehmung = extrem komplexen Beziehungen zwischen dem akustischen Sprachsignal und unserem Hörerlebnis

* In anderen Worten 🡪 Bestimmtes Phonem kann in Verbindung mit verschiedenen akustischen Signalen auftreten

**Variabilität durch den Kontext**

Das mit einem Phonem assoziierte akustische Sprachsignal verändert sich abhängig von seinem Kontext

* In anderen Worten 🡪 Der Kontext, in dem ein bestimmter Laut auftritt, kann das akustische Signal verändern, das mit diesem Laut verbunden ist

Kontexteffekt hängt damit zusammen, wie Sprache erzeugt wird

* Wegen der ständigen Bewegung der Artikulatoren beim Sprechen wird die Form des Stimmtrakts für ein bestimmtes Phonem durch die Form des für die vorausgehenden und nachfolgenden Phoneme beeinflusst = **Artikulationsfluss**
  + Zur Veranschaulichung: *Bad* & *Boot* 🡪 Lippen bei Boot sind bereits beim Anlaut /b/ gerundet
  + Obwohl /b/ in beiden Wörtern gleich ist, wird es unterschiedlich artikuliert, weil sich die Artikulation von /b/ & /o/ in Boot überschneidet

Kontexteffekte und *Wahrnehmungskonstanz*

* Bereits beim Sehen – Farbkonstanz & Größenkonstanz
* Analog dazu; Wahrnehmungskonstanz beim Hören = Ein bestimmtes Phonem wird als konstant wahrgenommen, auch wenn es in verschiedenen Kontexten auftritt, die sein akustisches Sprachsignal verändern

**Variabilität bei unterschiedlichen Sprechern**

Große Variationsbreite beim Sprechen (langsam/schnell, akzent/akzentfrei, tief/hoch etc.) bedeutet, dass ein bestimmtes Phonem bzw. Wort bei verschiedenen Sprechern aus sehr unterschiedlichen Signalen bestehen kann

* Eine weitere Ursache für die große Variationsbreite = Menschen artikulieren sich verschieden deutlich
  + Z.B. *Hast du heute Zeit?* / *Hasdu heut Zeit*
  + In Spektogrammen auf S. 318 zeigt sich ebenfalls, dass Menschen beim alltäglichen Sprechen gewöhnlich nicht jedes Wort einzeln aussprechen

Die Variabilität der akustischen Sprachsignale – hervorgerufen durch Artikulationslfuss, Undeutlichkeit und unterschiedliche Sprecher – stellt Zuhörer vor Problem

* Wie werden Informationen aus hochvariablem akustischen Sprachsignal in vertraute Wörter transformiert?

**Phonemwahrnehmung**

Sprachwahrnehmungssystem geht mit Problem der Variabilität auf verschiedene Weise um

* Zunächst Blick auf eine Fähigkeit des Systems = Kategoriale Wahrnehmung

**Kategoriale Wahrnehmung**

**Kategoriale Wahrnehmung** = Tritt auf, wenn ein kontinuierliches Spektrum an Reizen zur Wahrnehmung einer begrenzten Anzahl von Wahrnehmungskategorien führt

* Zur Veranschaulichung – Vergleich mit Farbübergangen im sichtbaren Spektrum des Lichts
  + Entlang des Spektrums begegnet man 5 Farbkategorien

Bei kategorialer Wahrnehmung von Sprachlauten funktioniert es ähnlich

* Hierbei beruht das Kontinuum allerdings auf einer anderen physikalischen Variable, der **Stimmeinsatzzeit** = Zeitverzögerung zwischen dem Einsetzen eines Lauts bis zum Beginn der Schwingung der Stimmbänder
* Zur Veranschaulichung – Spektogramm für Silben /da/ & /ta/
  + Hier zeigte sich, dass /da/ eine kurze, und /ta/ eine lange Stimmeinsatzzeit hat
* Auch in Experimenten mit computererzeugten Schallreizen
  + Zunächst Darbietung von Schallreizen mit kurzer Stimmeinsatzzeit, die in kleinen Schritten immer weiter verlängert wurde
  + Beobachtungen:
    - Bei kurzen Stimmeinsatzzeiten = /da/
    - Ab Stimmeinsatzzeiten von ca. 35 ms = Wahrnehmung ändert sich abrupt
    - Ab 40 ms = /ta/
    - **Phonemgrenze** = Stimmeinsatzzeit am Übergang der Wahrnehmung von /da/ zu /ta/
  + Also – Trotz der kontinuierlichen Veränderung der Stimmeinsatz über einen weiten Bereich hinweg, wurden nur 2 Kategorien wahrgenommen

**Informationsquelle Gesicht**

Die Sprachwahrnehmung wird durch Information aus einer Reihe anderer Sinne beeinflusst

* **Audiovisuelle Sprachwahrnehmung** = Einfluss des Sehens auf die Sprachwahrnehmung
  + Z.B. **McGruk - Effekt** = Verschiebung der Lautwahrnehmung
  + Vpn: Darbietung eines auditiven Stimuli = /ba-ba/ und gleichzeitig visueller Stimuli (Frau in Bildschirm - Lippenbewegung) = /ga-ga/ 🡪 Vpn hört nun /da-da/

Die Verbindung zwischen Hören wurde auch physiologisch nachgewiesen

* So aktivierte in einem Experiment die Betrachtung von Lippenbewegungen einen Bereich des auditorischen Kortex, der bei Sprachwahrnehmung aktiviert wird
* Außerdem zeigten Verhaltensexperimente Verbindungen zwischen der Sprachwahrnehmung und der Wahrnehmung von Gesichtern 🡪 Stimme von Freunden/Familie aktivierte u.a. das fusiforme Gesichtsareal

**Informationsquelle Sprachkenntnis**

Forschung hat gezeigt, dass Phoneme in einem bedeutungshaltigen Kontext leichter wahrgenommen werden können

* Z.B Phonem am Beginn eines umgangssprachlichen Worts wurde um 8% schneller identifiziert als eines am Beginn einer bedeutungslosen Silbe

Richard Warren (1970) beschrieb als Erstes in einem Experiment den Effekt der **Phonemergänzung**

* Bei Sprachwahrnehmung auftretender Effekt, durch den Hörer ein Phonem innerhalb eines Worts selbst dann wahrnehmen, wenn das akustische Signal dieses Phonems durch ein anderes Schallereignis (z.B. im Experiment von Warren = Husten) überdeckt wird

Arthur Samuel (1981) zeigte anhand Phonemergänzung, dass Sprachwahrnehmung sowohl von der Beschaffenheit des akustischen Sprachsignals (bottom-up Verarbeitung) als auch von kontextbasierten Erwartungen (top-down Verarbeitung) abhängt

* Bottom-up Verarbeitung 🡪 Phonemergänzung tritt nur dann mit Wahrscheinlichkeit auf, wenn Maskierungsreiz (Rauschsignal) uns maskierter Reiz (Phonem, z.B. /s/) ähnlich klingen / Sofern Maskierungsreiz keine Ähnlichkeit mit maskierten Reiz aufweist, ist Phonemergänzung unwahrscheinlich
* Top-down Verarbeitung 🡪 Tritt insb. bei längeren Wörtern auf – Warum? Mit zunehmender Wortlänge steigt Wahrscheinlichkeit für Phonemergänzungen

**Wortwahrnehmung**

Die Wahrnehmung von Wörtern hängt neben dem akustischen Signal auch von verschiedenen anderen Faktoren ab

* Z.B. Darbietung der Wörter als Teil eines Satzes kann die Wahrnehmung beeinflussen

**Die Wahrnehmung von Wörtern innerhalb von Sätzen**

Einfluss des Satzkontexts auf Sprachwahrnehmung lässt sich gut darin demonstrieren, dass Wörter auch dann korrekt gelesen werden können, wenn sue nur unvollständig dargeboten werden

Ähnliche Auswirkung von Bedeutung tritt bei gesprochenen Wörtern auf

* Miller & Isard (1963); Früher Nachweis dafür, wie Bedeutung die Wahrnehmung gesprochener Sprache erleichtert
  + Präsentation von 3 Arten von Stimuli:
  1. Normale, grammatikalisch korrekte Sätze
  2. Anormale Sätze, die grammatikalisch korrekt, aber sinnlos sind
  3. Ungrammatische Wortfolgen
  + Verwendung einer Technik namens **Shadowing** = Probanden werden Sätze über Kopfhörer dargeboten und sie laut nachsprechen sollten
  + Ergebnis: Normale Sätze konnten mit höchster Genauigkeit wiedergegeben werden
    - Die Genauigkeit wurde allerdings schlechter, wenn Nebengeräusche anwesend waren
* Ergebnisse zeigen, dass wir in einem bedeutungshaltigen Muster angeordnete Wörter leichter wahrnehmen können
  + Eine Rolle dabei spielt unser Wissen über zulässige Wortstrukturen und grammatikalischen Regeln
  + Unter schlechten akustischen Bedingungen besonders wichtig

**Wahrnehmung von Wortgrenzen**

**Sprachsegmentierung** = Die Trennung der Sprache in einzelne Segmente

* Beim Betrachten eines Sprachsignals zeigt sich, dass es i.d.R. kontinuierlich ist und entweder keine physikalische Unterbrechung aufzeigt, oder nicht da unterbrochen ist, wo wir es vermuten 🡪 Tatsache, dass zwischen Wörtern im akustischen Signal keine Unterbrechungen auftreten, wird deutlich beim Hören einer Fremdsprache, die wir nicht beherrschen – wirkt wie ein ununterbrochener Sprachfluss
  + Für Muttersprachler erscheinen die Wörter aber natürlich getrennt

Fähigkeit, bei Gespräch trotz fehlender Unterbechungen im akustischen Signal einzelne Wörter wahrnehmen zu können, bedeutet, dass Wortwahrnehmung nicht allein auf Stimulation der Rezeptoren durch Schallenergie beruht!

* Hinweise für Wortanfang bzw. – ende ergibt sich aus unserer Kenntnis von Wörtern und ihrer Bedeutung

Demonstration zur Veränderung der Wahrnehmungsorganisation beim Schallsignal

* *I scream, you scream, we all scream for ice cream*
* Akustischen Sprachsignale von *I scream* & *ice cream* = identisch

🡪 Unterschiedliche Einheitenbildung muss also durch die Bedeutung der umgebenden Sätze hervorgerufen werden

Bei Wortsegmentierung werden auch weitere Informationen verwendet

* Z.B. Wir lernen, dass manche Laute mit größerer Wahrscheinlichkeit innerhalb eines Wortes aufeinanderfolgen , als dass einer davon den letzten Laut eines Worts und der andere den ersten Laut des nächsten Worts bildet
* *Pretty baby* – Im Artikulationsfluss der Phrase *pretty baby* wird mit höchster Wahrscheinlichkeit die Wortgrenze zwischen *pretty* und *baby* gesetzt

Lautfolgen einer Sprache werden anhand von **Übergangswahrscheinlichkeiten**, mit denen ein Laut in den nachfolgenden übergeht, beschrieben

* In jeder Sprache gibt es solche Wahrscheinlichkeiten für die jeweiligen Laute
* Beim Lernen einer Sprache 🡪 Grammatik + Übergangswahrscheinlichkeiten für jeweilige Sprache
  + Erlernen von Übergangswahrscheinlichkeiten gehört zum **statistischen Lernen** – bereits 8 Monate alte Säuglinge sind in der Lage, statistisch zu lernen

**Der Einfluss der Spracheigenschaften**

Während Unterhaltung, Vorlesung etc. konzentriert man sich i.d.R. darauf, die Bedeutung des Gesagten zu erfassen

* Gleichzeitig werden aber auch nichtsprachliche **indexikalische akustsiche Information über** Sprechenden aufgenommen
  + Diese Information verweist beispielsweise auf das Alter, Geschlecht, Herkunft, Sarkasmus und den emotionalen Zustand der Sprechenden hin
* Tonfall ist einer der Hinweise, anhand derer Hörer die Bedeutung von etwas Gesagtem bestimmen
* Fokus der Forschung 🡪 Wie wird Sprachwahrnehmung durch die Identität des Sprechers beeinflusst?
  + z.B. Palmeri, Goldlinger & Pisoni (1993)
  + Hörer nehmen 2 Ebenen von Informationen über ein Wort auf:

1. Wortbedeutung
2. Charakteristiken der Stimme des Sprechers

🡪 Zusammenfassend: Obwohl der größte Teil der Information im akustischen Sprachsignal (bottom-up) enthalten ist, erleichtert die Berücksichtigung von Bedeutung & indexikalischer akustischer Information (top-down) das Sprachverstehen enorm

**Sprachwahrnehmung und Gehirn**

Untersuchung der physiologischen Grundlage der Sprachwahrnehmung geht min. auf 19. Jh zurück, aber erst in jüngster Zeit gelangen entscheidende Fortschritte

**Hirnareale, Neuronen und Sprachwahrnehmung**

19. Jh 🡪 Paul Broca & Carl Wernicke zeigten, dass Schädigungen bestimmter Hirnareale zu bestimmten Sprachproblemen führt = **Aphasien**

* Zahlreiche Formen von Aphasien; Spezifische Symptome abhängig von geschädigtem Hirnareal & Stärke der Schädigung
* Schädigungen des **Broca-Zentrums** (im Frontallappen): **Broca-Aphasie**
  + Angestrengtes Sprechen & nur kurze Satzbildung möglich ABER keine Beeinträchtigung des Sprachverständnisses
* Schädigungen des **Wernicke-Zentrums** (im Temporallappen): **Wernicke-Aphasie**
  + Können flüssig sprechen, Äußerungen aber unstrukturiert & bedeutungslos + Schwierigkeiten im Sprachverständnis
  + Extreme Form der Wernicke-Aphasie 🡪 Auftreten von Worttaubheit: Worterkennung nicht möglich, obwohl Fähigkeit zum Hören reiner Töne intakt bleibt

Die moderne Forschung geht bei klinischen Studien an hirngeschädigten Patienten über die Lokalisierung der Sprachproduktion und des Sprachverstehens in diesen beiden Arealen hinaus

* Z.B. Viele Patienten mit Schädigungen des Partiallappens haben Schwierigkeiten beim Unterscheiden von Silben
* Befunde wie diese verdeutlichen die komplexen Beziehungen zwischen Gehirnfunktionen und Sprachwahrnehmung

Messungen der Gehirnaktivität haben noch direktere Zusammenhänge ergeben

* Identifikation eines „Stimmareals“ im Sulcus temporalis superior (STS) und „Stimmneuronen“ im Temporallappen
* Befinden sich beide im Temporallappen = Was-Strom 🡪 Für das Erkennen von Tönen zuständig (vs. Wo-Strom: Räumliche Zuordnung)

Auf dem Modell eines dualen Verarbeitungsstroms des Hörens stützt sich das **Modell eines dualen Stroms bei der Sprachverarbeitung**

* Hiernach beginnt der ventrale Strom im Temporallappen 🡪 Verantwortlich für Spracherkennung / dorsaler Strom beginnt im Parietallappen 🡪 Verantwortlich für die Verbindung des akustischen Signals mit der Bewegungen = Wichtig für Sprachproduktion

Zur Veranschaulichung – Gesichtswahrnehmung 🡪 Schließt verschiedene Aspekte ein und beruht deshalb auf verschiedenen Mechanismen, bei denen verschiedene Gehirnbereiche beteiligt sind

* Auch bei Wahrnehmung von Sprache gibt es verschiedene Aspekte, bei denen viele miteinander verbundene Gehirnbereiche beteiligt sind #

**Die Rekonstruktion von Sprachreizen aus dem kortikalen Signal**

Andere Herangehensweise, die Physiologie der Sprachwahrnehmung zu untersuchen, besteht in der Frage, wie das neuronale Aktivierungsmuster in den Spracharealen die Sprachsignale repräsentiert

* Pasley et al. (2012) untersuchten diese Frage, indem sie einen Sprachdecodierer entwickelten
  + Weil verschiedene Frequenzen durch die Aktivität an verschiedenen Stellen des auditorischen Kortex repräsentiert werden, konnte Pasley das Frequenzmuster im Sprachreiz aus den aufgezeichneten Aktivitätsmustern der Elektroden an den verschiedenen Stellen ermitteln
  + Aktivitätsmuster wurde von Sprachdecodierer analysiert und anschließend erstellte Decodierer ein Schallspektogramm des präsentierten Schallreizes
  + Ergebnis: Entsprechung zwischen tatsächlichem und rekonstruierten Schallspektogramm ist nicht perfekt

**Kapitel 14 – Die Hautsinne**

Der Verlust des Tastsinns erhöht nicht nur das Verletzungsrisiko, sondern erschwert auch die Interaktion mit der Umwelt – Warum? Rückmeldungen der Haut fehlen, die viele motorische Handlungen begleiten

* Besonders schwerer Fall eines Verlusts der Berührungsempfindlichkeit der Haut + Verlust der Wahrnehmung der Bewegungen & Positionen der eigenen Körperteile bei einem 17 Jährigen Patienten – ausgelöst durch Autoimmunreaktion
  + Es traten allerding auch weit schwerwiegendere Probleme auf; Verlust der Fähigkeit, die Position der Arme, Beine und des Rumpfs zu spüren = hatte Körpergefühl verloren
* Ursache = Zusammenbruch des **somatosensorischen Systems**: umfasst verschiedene Komponenten

1. **Hautsinne** = Verantwortlich für Wahrnehmung von Berührung & schmerzen, typischerweise ausgelöst durch Stimulierung der Haut

* Nicht nur wichtig beim Greifen von Gegenständen & Schutz vor Verletzungen, sondern auch für Motivation sexueller Aktivitäten

1. **Propriozeption** = Wahrnehmung der Lage des eigenen Körpers und seiner Gliedmaßen
2. **Kinästhesie** = Empfinden der Bewegung von Körper & Gliedmaßen

**Die Hautsinne im Überblick**

🡪 Grundlagen über Anatomie und Funktionsweisen verschiedener Teile der Hautsinne

**Die Haut**

Haut = schwerstes menschliches Organ, nicht das Größte!

* Über lebensnotwendige Warnfunktion hinaus erfüllt Haut noch 2 weitere wichtige Funktionen:

1. Hält Körperflüssigkeiten im Inneren und Bakterien, gefährliche Substanzen & Schmutz draußen
2. Liefert Informationen über vielfältigen Stimuli, mit denen sie in Berührung kommt

Von Haut ist meist nur Oberfläche sichtbar = Schicht fester, abgestorbener Hautzellen

* Hautzellen = Teil der äußeren Hautschicht (= **Epidermis** oder auch Oberhaut)
* Unter der Epidermis liegt die **Dermis** (Lederhaut)
* Unter Dermis liegt **Subkutis** (Unterhaut)
* In Hautschichten befinden sich **Mechanorezeptoren**, die auf mechanische Stimulation durch Druck, Dehnung und Vibration antworten

**Mechanorezeptoren**

Rezeptoren können anhand ihrer einzigartigen Gestalt und dem Antwortverhalten der mit ihnen assoziierten Nervenfasern auf Stimulation unterschieden werden

* **Langsam adaptierende Rezeptoren** (kurz: **SA-Rezeptoren** für *slowly adapting*) 🡪 antworten mit anhaltendem Feuern auf kontinuierlichen Druck
* **Schnell adaptierende Rezeptoren** (kurz: **FA-Rezeptoren** für *fast adapting*) 🡪 antworten stoßweise mit Salven von Nervenimpulsen auf Einsetzen & Beenden eines Druckreizes

2 Mechanorezeptoren befinden sich in der Nähe der Epidermis

1. **Merkel-Zelle** (**SA1**) = langsam adaptierend, d.h. feuert kontinuierlich, solange Reiz anhält

* Mit Wahrnehmung feiner Details verbunden

1. **Meissner-Körperchen** (**FA1**) = schnell adaptierend, d.h. feuert stoßweise

* Mit Wahrnehmung assoziiert, die bei Steuerung des Greifens wichtig ist
* Haben kleine rezeptive Felder, weil sich dicht unter Hautoberfläche liegen

2 weitere Mechanorezeptoren liegen tiefer in der Haut und haben daher auch größere rezeptive Felder

1. **Ruffini-Körperchen** (**SA2**) = antwortet kontinuierlich auf Stimulation

* Mit Wahrnehmung von Hautdehnung verbunden

1. **Pacini-Körperchen** (**FA2** oder **PC**) = antwortet nur beim Ein- bzw. Aussetzen eines Reizes

* Mit Wahrnehmung von Vibrationen & sehr feinen Texturen verbunden

**Neuronale Bahnen von der Haut zum Kortex**

Während Rezeptoren anderer Sinnessysteme nur an einer Stelle des Körpers auf engem Raum konzentriert sind, sind Hautrezeptoren über den gesamten Körper verteilt

* Das führt oft zu langen Signalwegen

Signale der Mechanorezeptoren werden von allen Körperbereichen zum Rückenmark weitergeleitet

* Signale treten dabei als Bündel aus Nervenfasern ins Rückenmark ein = Hinterwurzel
* Anschließend ziehen die Nervenfasern in 2 Bahnen das Rückenmark hinauf

1. **Hinterstrang** (Lemniscus medialis)

* Besteht aus dicken Fasern und leitet Signale weiter, die die Positionen der Gliedmaßen (propriozeptiv) & Berührung codieren
* Leiten Signale schnell weiter 🡪 Wichtig für Bewegungssteuerung & Reaktion auf Berührung

1. **Vorderseitenstrang** (Tractus spinothalamicus)

* Besteht aus dünnen Fasern und übermittelt Signale der Temperatur- und Schmerzwahrnehmung

Die Fasern aus beiden Strängen kreuzen auf Weg zum Thalamus auf die andere Körperseite hinüber

* Meisten der Fasern haben synaptische Verbindungen im ventralen posterioren Thalamuskern, doch einige auch in anderen Thalamuskernen
* Durch Wechsel gelangen Signale von der linken Körperseite in Thalamus auf der rechten Seite des Gehirns während Signale von rechten Körperseite in linkshemisphärischen Thalamus gelangen

**Der somatosensorische Kortex**

Von Thalamus werden Signale an primären somatosensorischen Kortex (S1) im Parietallappen + möglicherweise auch zum sekundären somatosensorischen Kortex (S2) weitergeleitet

* Aber auch Signalwege zwischen S1 & S2 + S1&S2 zu anderen Somatosensorischen Kortexarealen
* Wichtiges Merkmal des somatosensorischen Kortex = Organisation in Karten, die mit Körperregionen korrespondieren
  + Existenz einer Karte im S1 wurde durch Untersuchungen des Neurochirurgen Penfield (1950) nachgewiesen
  + Fand z.B. heraus, dass Stimulation des ventralen Teils von S1 Empfindungen in Lippen und Gesicht – Stimulation des dorsalen Teils von S1 Empfindungen in Beinen & Füßen hervorriefen
* Daraus ergebende Karte des Körpers = **Homunkulus**
  + Homunkulus zeigt, dass benachbarte Hautareale auf benachbarte Kortexbereiche projizieren + manche Bereiche der Haut werden in einem überproportional großen Bereich des Kortex repräsentiert, z.B. Bereich für Daumen = Bereich für Unterarm 🡪 Analog zum Vergrößerungsfaktor im visuellen System
  + Ähnliche Karte ergibt sich auch für S2

Allerdings handelt es sich hier nur um eine vereinfachte Darstellung

* Z.B. Neuere Forschung: S1 teilt sich in 4 miteinander verbundene Areale auf, die jeweils unterschiedliche Funktionen erfüllen
* Darüber hinaus gibt es eine Reihe von Homunkuli in S1 & S2

**Die Plastizität der Körperkarten im Kortex**

Zu den Grundprinzipien der Kortexorganisation gehört, dass eine bestimmte, häufig genutzte Funktion durch eine größeren Kortexbereich repräsentiert werden kann = Prinzip der **erfahrungsabhängigen Plastizität**

* Meisten der frühen Experimente zu erfahrungsabhängiger Plastizität wurden im somatosensorischen System durchgeführt
  + Z.B. Tierexperiment von Jenkins & Merzenich (1987) 🡪 Konnten nachweisen, dass zunehmende Stimulation eines spezifischen Hautbereichs bei Affen zu einer Ausdehnung führt, der von diesem Hautbereich Signale empfängt (BEREITS NACH 3 MONATEN!)
  + Bei Menschen wurden u.a. auch die Auswirkung von Training auf die Gehirne von Musikern untersucht
    - Z.B. Rechthändige Geiger – überdurchschnittlich große kortikale Repräsentation der Finger der linken Hand
* Plastizität bedeutet also nichts anderes, als dass sich zwar ein allgemeines Kortexareal identifizieren lässt, das einen spezifischen Kortexbereich repräsentiert, dessen genaue Größe ist allerdings nicht genau festgelegt!

**Taktile Detailwahrnehmung**

Eindrucksvolles Beispiel für die Detailwahrnehmung über die Hautsinne = *Braille*

* Schriftsystem aus kleinen erhobenen Punkten, das Blinden ermöglicht zu reden
* Verschiedene Kombinationen von erhobenen Punkten & Leerstellen in Anordnung repräsentieren Buchstaben des Alphabets
* Fähigkeit von Braille-Lesern, die Muster aus kleinen erhobenen Punkten zu erstasten, beruhen auf taktiler Detailwahrnehmung

**Rezeptormechanismen für taktile Unterscheidungsfähigkeit**

Die Eigenschaften der Mechanorezeptoren sind mitverantwortlich dafür, was wir empfinden, wenn unsere Haut stimuliert wird

* Veranschaulichung anhand Merkel-Zelle und zugehöriger SA1-Faser
  + Merkel-Zelle = Empfindlich für Details – daher auch hohe Dichte an Merkelzellen in Fingerkuppen
  + Mit Merkel-Zelle assoziierte Nervenfaser feuert, wenn Haut mit Streifenmuster aus Einkerbungen stimuliert wird
  + Feuern der Nervenfasern entspricht dem Muster der Einkerbungen 🡪 d.h. Feuern der mit Merkel-Zelle verbundenen Faser signalisiert Details
  + Bei Pacini-Körperchen fehlt Übereinstimmung, Faser feuert nicht 🡪 d.h. Pacini-Körperchen nicht empfindlich für Details
* WICHTIG: Rezeptordichte ist zwar ein Teil der Erklärung, aber auch Kortex hat einen Einfluss auf die taktile Unterscheidungsfähigkeit

**Kortikale Mechanismen für taktile Unterscheidungsfähigkeit**

Die taktile Unterscheidungsfähigkeit an verschiedenen Körperstellen weist Parallelen zur Rezeptordichte in der Haut, aber auch zur Repräsentation des Körpers im Gehirn auf

* Z.B. Blick auf Zweipunktschwellen für versch. Positionen am männlichen Körper
  + Regionen hoher taktiler Unterscheidungsfähigkeit (Finger & Lippen) werden durch größere Bereiche im Kortex repräsentiert 🡪 entspricht Vergrößerungsfaktor beim Sehen
  + Verzerrung der Proportionen stellt zusätzliche neuronale Verarbeitungskapazität für Finger und andere Körperstellen bereit 🡪 ermöglicht Wahrnehmung feiner Details mit hoher Genauigkeit
* Weitere Möglichkeit zur Demonstration der Verbindungen zwischen kortikalen Mechanismen & taktiler Unterscheidungsfähigkeit = Bestimmung der rezeptiven Felder in verschiedenen Bereichen des kortikalen Homunkulus
  + Wir sehen z.B. dass kortikale Neuronen für Körperstellen mit besserer taktiler Unterscheidungsfähigkeit kleinere rezeptive Felder aufweisen
  + Gute Detailauflösung an Fingern also dadurch erreicht, dass kortikalen Neurone, die die Finger repräsentieren. Kleinere rezeptive Felder haben 🡪 Dadurch sind die Abstände der mit diesen Feldern assoziierten Neuronen auf dem Kortex größer

**Die Wahrnehmung von Vibration**

Mechanorezeptor, der primär für Registration von Vibration verantwortlich ist = Pacini-Körperchen

* Eigenschaften des Pacini-Körperchens (z.B. Aufbau – Zwiebelschichtig mit Flüssigkeit in Zwischenräumen) bewirken, dass Nervenfaser auf konstanten Reiz wie gleichbleibenden Druck kaum antwortet, aber auf sich ändernde Stimulation wie beim Ein- oder Aussetzen des Druckreizes oder bei hochfrequenten Vibrationen gut anspricht

**Die Wahrnehmung von Oberflächenstrukturen**

**Oberflächenstruktur** = Physikalische Strukturen in einer Oberfläche, die durch Erhebungen oder Vertiefungen entstehen

* Dabei hängt Wahrnehmung von Oberflächenstrukturen davon ab, wie sie ertastet werden und welche Mechanorezeptoren dabei aktiviert werden

David Katz (1925): Schlug vor, dass der Wahrnehmung von Oberflächenstrukturen räumliche und zeitliche Hinweisreize zugrunde liegen

* **Räumliche Oberflächenreize** = Sind durch Größe, Form und Verteilung von relativ großen Oberflächenelementen wie Ausbuchtungen & Einkerbungen gegeben
  + Können sowohl beim Überstreichen der Oberfläche, als auch beim stationären Hautkontakt erfühlt werden
  + Ermöglichen Wahrnehmung grobe Oberflächentexturen, z.B. Braille-Schrift
* **Zeitliche Oberflächenreize** = Bestehen in Frequenz der Vibrationen, die beim Bewegen der Finger über fein strukturierte Flächen auftritt
  + Verantwortlich für Wahrnehmung feiner Oberflächenstrukturen
  + Können nicht durch stationäres Berühren erfühlt werden
  + Vibrationen sind nicht nur beim direkten Abtasten einer Oberfläche mit den Fingern für Wahrnehmung von Oberflächenstrukturen wichtig, sondern auch beim indirekten Kontakt mit einer Oberfläche, z.B. Werkzeug
* Erst jüngste Forschung konzentriert sich zunehmend auf zeitliche Oberflächenreize; zuvor hauptsächlich Konzentration auf räumliche Oberflächenreize

🡪 Hollins et al. Bezeichnen die von Katz aufgestellte These, dass zwei unterscheidbare Mechanismen an der Wahrnehmung von Oberflächen beteiligt sich = **Duplextheorie der Texturwahrnehmung**

* Hollins et al. Lieferten Belege für die Duplextheorie der Texturwahrnehmung unter Verwendung der Methoden der direkten Größeneinschätzung, sowie der selektiven Adaption
* Experimente stützen die Annahme der Duplextheorie, der zufolge –
  + Wahrnehmung grober Oberflächenstrukturen durch räumliche Oberflächenreize
  + Wahrnehmung feiner Oberflächenstrukturen durch zeitliche Oberflächenreize (Vibration)

**Die Wahrnehmung von Objekten**

Geerat Vermeij = Erblindung durch Augenerkrankung, trotzdem Professor für Meeresökologie & Paläontologie an der University of California

* Besonders beeindruckendes Ausmaß der Fähigkeit, Gegenstände und ihre Merkmale zu ertasten = Beispiel für **aktives Berühren**; Objekt wird aktiv durch Betasten mit Fingern & Hand untersucht – in Beispiel von Vermeij; Unterscheidung von Muscheln durch Berühren
  + Mehr Beteiligung & Kontrolle beim Vorgang des aktiven Berührens
  + Haptische Wahrnehmung = Wahrnehmung, die auf dem Explorieren von dreidimensionalen Objekten mit der Hand beruht
* Gegenteil = **passives Berühren**; Hier wird Berührungsreiz auf Haut ausgeübt, z.B. beim Messen der Zweipunkteschwelle

**Objektidentifikation durch haptische Exploration**

Haptische Wahrnehmung = Besonders gutes Beispiel für eine Situation, in der mehrere verschiedene Systeme zusammenwirken

* Z.B. 3 verschiedene Systeme für die Objektidentifikation

1. **Sensorisches System** = Vermittelt Eindrücke der Hautsinne wie Berührung, Temperatur und Oberflächenstruktur + Bewegungen & Positionen von Fingern und Händen
2. **Motorisches System** = Ermöglicht Bewegung von Händen & Fingern
3. **Kognitives System** = Erstellt durch Verarbeitung der Informationen aus dem motorischen und sensorischen System einen berichtbaren Wahrnehmungseindruck

* Haptische Wahrnehmung = Extrem komplexer Prozess, da diese 3 Systeme koordiniert zusammenarbeiten müssen
  + Zusammenwirken dieser 3 Prozesse erzeugt beim aktiven Berühren ein Erleben, das sich sehr stark von dem beim passiven Berühren unterscheidet
  + Beim passiven Berühren wird lediglich eine Stimulation der Haut wahrgenommen, während beim aktiven Berühren die Objekte wahrgenommen werden, die einen berühren

Psychophysische Forschung zeigte 🡪 Menschen können die meisten vertrauten Objekte innerhalb von 1-2s mithilfe des Tastsinns korrekt identifizieren

* Lederman & Klatzky; Bei Objektidentifikation führten Vpn mehrere Kategorien von Handbewegungen aus = **Haptische Explorationsprozeduren** (**EP**; *exploratory procedure)*
  + Art der eingesetzten Explorationsprozeduren hing davon ab, welche Eigenschaften des Gegenstand beurteilt werden sollten

**Die Physiologie der taktilen Objektwahrnehmung**

Was geschieht auf physiologischer Ebene, während wir ein Objekt mit unseren Fingern/Händen abgreifen?

* Erforschung durch Ableiten von Aktivitäten der Nervenfasern von Mechanorezeptoren in der Haut, von Neuronen im somatosensorischen Kortex & Neuronen im Parietal- und Frontallappen
* z.B. Antwortprofile für langsam adaptierende SA1-Fasern in den Fingerkuppen bei Berührung mit 2 unterschiedlich großen Kugeln
  + In beiden Fällen antworten die Rezeptoren an dem Punkt, an dem die Finger die Kugel berühren am stärksten ABER Antwortmuster der vielen stimulierten Rezeptoren = unterschiedlich
  + Antwortmuster signalisiert Gehirn Information über Krümmung (Kleine Kugel = starke Krümmung relativ zur Größe der Fingerkuppe vs. Große Kugel = schwache Krümmung relativ zur Größe der Fingerkuppe)

Neben Reizinformation durch entsprechende Druckverteilung an Fingerkuppe durch Finger-Objekt-Kontakt tragen gleichzeitig auch Explorationsprozeduren, z.B. Umfassen zur Formwahrnehmung bei dreidimensionalen Objekten bei

Beim Fortschreiten der Nervenfasern der Mechanorezeptoren in Fingern weiter zum Gehirn = Neuronen werden in immer höherem Maße spezialisierter

* Dabei werden Kortikale Neuronen nicht nur durch Eigenschaften des Objekts beeinflusst (z.B. Neuronen die auf bestimmte Orientierungen oder beim Greifen eines bestimmten Objekts antworten), sondern auch dadurch, ob einem Reiz Aufmerksamkeit gewidmet wird
* z.B. Hsiao (1993, 1996); Experiment an Affen – Ergebnis: Stimulation von Rezeptoren kann zwar eine neuronale Antwort hervorrufen; Stärke dieser Antwort kann durch Aufmerksamkeit, kognitive Prozesse & andere Verhaltensweisen beeinflusst werden

🡪 Auch bei anderen Wahrnehmungsprozessen; Aktive Mitwirkung einer Person beim Wahrnehmungsprozess beeinflusst die Wahrnehmung, z.B. durch Einfluss auf die neuronale Verarbeitung im Anschluss an Stimulation

**Schmerz**

Warnfunktion von Schmerz wird auch bei Definition des Schmerzes durch IASP berücksichtigt; **Schmerz** = *Unangenehmes Sinnes- und Gefühlserlebnis, das mit aktueller oder potentieller Gewebeschädigung verknüpft ist oder mit Begriffen einer solchen Schädigung beschrieben wird*

* Scholz & Woolf (2002) – 3 Arten von Schmerz:

1. **Entzündungsschmerz:** Durch Gewebeschädigungen & Gelenkentzündungen
2. **Neuropathischer Schmerz**: Durch Läsionen oder anderen Schädigungen des NS
3. **Nozizeptiver Schmerz:** Durch Aktivierung von Schmerzrezeptoren in der Haut (=**Nozizeptoren**) verursacht, die speziell auf aktuelle oder drohende Gewebeverletzungen ansprechen

* Mehrere verschiedene Arten von Nozizeptoren, die auf verschiedene Stimuli antworten (z.B. Hitze, Chemikalien, starken Druck etc.)

**Das Modell der direkten Schmerzbahnen und seinen Schwächen**

In 1950er-60er Jahre: Modell direkter Schmerzbahnen um Schmerz zu erklären

* Schmerz tritt auf, wenn Nozizeptoren in der Haut stimuliert werden und ihre Signale auf direktem Wege von der Haut zum Gehirn senden

ABER aufkommende Zweifel an dieser Vorstellung – Warum?

* Modell kann nicht erklären, dass trotz erheblicher Verletzungen kein Schmerz empfunden wird (z.B. Bericht von Beecher, 1990: Verwundete Soldaten bestritten, Schmerzen zu haben 🡪 Positive Seite der Verwundung) + Wahrnehmung von Schmerz in Körperbereichen, von dem keine Signale zum Gehirn gelangen (**Phantomglieder / Phantomschmerzen**)

**Die Gate-Control-Theorie**

**Gate-Control-Theorie** = Modell der Schmerzwahrnehmung

* Vorstellung: Schmerzsignale der Rezeptoren gelangen ins Rückenmark und werden von dort aus zum Gehirn weitergeleitet
* Zusätzliche Annahme: Es gibt weitere Bahnen, die die Signale über ihren Weg über Rückenmark zum Gehirn beeinflussen
  + Also: Signale zusätzlicher Bahnen bewirken, dass sich Tor (*Gate*) im Rückenmark öffnet/schließt – Regelt Stärke des zum Gehirn übermittelten Signals

Melzack & Wall (1965) – Schlugen Schaltkreis vor, der aus Zellen im Hinterhorn des Rückenmarks besteht

* Schaltkreis lässt sich verstehen, wenn man die am Gate einlaufenden Signale entlang dreier Bahnen verfolgt:

1. Nozizeptoren – Über Nervenfasern der Nozizeptoren werden Verbindungen mit ausschließlich erregenden Synapsen 🡪 Leiten erregende Signale an **Transmissionszelle** weiter = Gate wird geöffnet (Feuerrate der Transmissionszellen erhöht; Schmerz verstärkt)
2. Mechanorezeptoren – Hemmende Signale = Gate schließt (Abnahme der Schmerzintensität)
3. Zentrale Steuerung – Fasern ausgehend vom Kortex; Informationen top-down assoziiert mit Erwartung, Aufmerksamkeit etc. = Gate schließt (Schmerzabnahme)

🡪 Tatsächliche Schaltkreise = viel komplexer!

* Dennoch wichtige Vorstellung durch Theorie, dass wahrgenommener Schmerz aus einer Balance zwischen Input von Nozizeptoren in der Haut und nichtnozizeptiven Input aus HauHaut und Gehirn resultiert

**Kognition und Schmerz**

Moderne Forschung konnte zeigen, dass Schmerz dadurch beeinflusst werden kann, was jemand erwartet, worauf Aufmerksamkeit gerichtet ist, durch welche Art von Reizen jemand abgelenkt wird etc.

**Erwartung**

Klinische Studien zeigten z.B., dass ein signifikanter Anteil von Patienten mit chronischen Schmerzzuständen Linderung durch **Placebo** erhält = Scheinmedikament, dass nach Ansicht von Patienten schmerzlindernd wirkt, dabei aber keine medizinischen Wirkstoffe enthält

* **Placeboeffekt** = Schmerzstillende Wirkung einer Substanz ohne pharmakologische Wirkung
  + Entscheidend für Effekt = Überzeugung bzw. Erwartung der Patienten, dass Placebo eine wirksame Therapie darstellt

Einflüsse von Erwartungen auf Symptomlinderung können auch anhand des open/hidden-Paradigmas demonstriert werden

* Verdeckte Gruppe brauchte eine erheblich höhere Dosis von Schmerzmitteln, um Schmerzen auf 50% zu reduzieren vs. bessere Wirkung bei offener Verabreichung der Medikamente
* = „Placeboeffekt ohne Placebo“

**Aufmerksamkeitsverlagerung**

Wahrnehmung von Schmerz kann zunehmen, wenn man sich auf Schmerz konzentriert, und abnehmen, wenn man den Schmerz ignoriert oder Aufmerksamkeit davon abwendet

* Implikation z.B. bei Behandlung von Verbrennungspatienten; Möglichkeit zur Schmerzlinderung durch Abwendung der Aufmerksamkeit weg von der Schmerzursache (z.B. VR bei Verbandswechsel)

**Emotionaler Gehalt ablenkenden Materials**

deWied & Verbaten (2001) – Konnten in einem Experiment zeigen, wie der Inhalt von ablenkendem Material die Schmerzwahrnehmung beeinflussen kann

* Darbietung von positiven, neutralen und negativen Bildern während Probanden Hand in kaltes Wasser halten sollten
  + Ergebnis: Zeitdauer der Hände im Wasser war abhängig vom Inhalt der Bilder (positiv – länger)
  + Schlussfolgerung: Inhalt der in den 3 Gruppen gezeigten Bilder hat die Zeit bis zum Erreichen des selben Schmerzgrads beeinflusst (Positive Bilder – längere Zeit bis zum selben Schmerzgrad wie negative & neutrale Gruppe)

**Suggestion unter Hypnose**

Schmerz kann auch durch hypnotische Suggestion induziert werden

* Z.B. Derbyshire (2004); Bestätigte durch Experiment, dass Schmerz hypnotisch induziert werden konnte
* Außerdem: Durch fMRI-Bildgebung – Aktivierungsmuster (Hypnose – Schmerz) wiesen starke Ähnlichkeiten auf

🡪 Zusammenhang zwischen Gehirnaktivierung & Schmerzerleben sowie die Überlappung bei physikalisch und hypnotisch induziertem Schmerz unterstützen Annahme, dass Schmerz auch ohne Aktivierung der Rezeptoren in Haut auftreten kann

**Das Gehirn und die Schmerzwahrnehmung**

Schmerzwahrnehmung ist mit Aktivierungen in weiten Teilen des Gehirns verbunden

* **Schmerzmatrix** = Alle Regionen, die an Schmerzwahrnehmung beteiligt sind
  + Darunter subkortikale Strukturen, z.B. Hypothalamus, Amygdala etc. & kortikale Strukturen, z.B. S1, PFC & ACC
  + Hinweise auf bestimmte Areale in Schmerzmatrix, die für spezifische Komponenten des Schmerzerlebens verantwortlich sind

**Repräsentation der sensorischen und der affektiven Schmerzkomponenten**

Internationale Definition von Schmerz inkludiert sowohl sensorische Empfindungen, als auch das emotionale Erleben von Schmerz

* Spiegelt **multimodale Natur des Schmerzes** wider – drückt sich u.a. dadurch aus, wie Menschen Schmerzen beschreiben
  + **Sensorische Schmerzkomponente** = Pochender, Stechender, Brennender Schmerz
  + **Affektive Schmerzkomponente** = Quälender, Zermürbender. Fürchterlicher Schmerz
* Hofbauer (2001); Veränderungen des Schmerzerlebens gingen mit Veränderungen der Aktivität im Gyrus cinguli anterior (ACC), aber nicht im S1 einher
  + Schlussfolgerung Hofbauer; ACC wichtig für die Intensität der Unangenehmheit + diese kann sich auch verändern, wenn wahrgenommene Schmerzintensität gleich bleibt

**Chemische Substanzen im Gehirn**

Zusammenhänge zwischen Schmerzwahrnehmung und bestimmten chemischen Verbindungen (**Opioiden**)

* In 1970er Jahre: Entdeckung, dass Opiate an Rezeptoren im Gehirn („Opiatrezeptoren“) wirken, die auf Stimulation durch Moleküle mit spezifischen Strukturen antworten
  + **Naloxon** bei Heroin-Überdosis 🡪 Naloxonmolekül hat sehr ähnliche Molekülstruktur wie Heroin und kann daher an Opiatrezeptor binden und Heroinwirkung blockieren

Warum existieren Opiatrezeptoren im Gehirn?

* 1975: Entdeckung von **Endorphinen** = Neurotransmittergruppe, die schmerzlindernd wirkt (Endorphine = Kurzform für endogene morphine)
* Belege weisen darauf hin, dass die schmerzlindernde Wirkung von Placebos darauf beruht, dass Placebos zur Freisetzung von Endorphinen führen
  + Aber wo im Gehirn werden die mit dem Placeboeffekt verbundenen Endorphine ausgeschüttet?
    - Benedetti - Gehirnprozesse können Schmerz nicht nur durch Ausschüttung chemischer Wirkstoffe reduzieren, sondern buchstäblich die Wirkstoffe an die Stellen dirigieren, an denen die Schmerzen entstehen könnten

**Kapitel 15 – Die chemischen Sinne**

Besondere Eigenschaft der chemischen Sinne, durch die sie sich von anderen Sinnen unterscheidet 🡪 Riechen & Schmecken beinhaltet die Aufnahme von Molekülen in den Körper

* Daher werden Rezeptoren für das Riechen (**Olfaktion**) und Schmecken (**Gustation**) auch als Moleküldetektoren bezeichnet; Weisen den Molekülen der Gase & Flüssigkeiten charakteristische Geruchs- und Geschmacksqualitäten zu
* Stoffe, die Geschmack & Geruch auslösen stehen meist kurz davor, in den Körper aufgenommen zu werden – Warum nur kurz davor? Entsprechende Sinne werden auch oft als *Torwächter* bezeichnet, mit 2 wichtigen Funktionen:

1. Identifikation von Stoffen, die überlebenswichtig sind 🡪 Aufnahme
2. Identifikation von Schadstoffen 🡪 Aussonderung
   * Torwächterfunktion vom Riechen & Schmecken wird durch starke affektive Komponente unterstützt; Schädliche Substanzen werden oft mit unangenehmem Geruch/Geschmack verbunden – vs. gesundheitsfördernde Subtanzen = belohnend
   * Durch Exposition der Rezeptoren für Geschmack & Sinn mit u.a. schädlichen Stoffen, durchlaufen sie einen ständigen Zyklus des Entstehens, Reifens und Absterbens = **Neurogenese**
     + Zyklus bei Riechsinneszellen – dauert ca. 5-7 Wochen
     + Zyklus bei Geschmackssinneszellen – dauert ca. 1-2 Wochen
     + Physiologische Ursache für Neurogenese = Riech- und Geschmackssinneszellen sind im Vergleich zu anderen Sinneszellen relativ ungeschützt

**Das gustatorische System**

**Gustatorisches System** = Unterliegt der Geschmackswahrnehmung

* Rezeptoren sind dabei entscheidend für Geschmackswahrnehmung
* Bei Essen allerdings nicht direkt Geschmack – Wahrnehmung von *Aroma* durch Kombination aus Geschmack (*Gustation*) und Geruch (*Olfaktion*)

**Funktionen des Schmeckens**

Geschmackssinn erfüllt seine Torwächterfunktion, indem die Geschmacksqualität mit der Wirkung einer Substanz verbunden wird

* Süße assoziiert mit kalorienreiche, nahrhafte Nahrungsmittel 🡪 automatische Aufnahmebereitschaft
* Bittere Nahrungsbestandteile haben gegenteiligen Effekt 🡪 automatische Vermeidungsreaktionen

🡪 Es gibt zwar viele Beispiele für Zusammenhänge zwischen Geschmack einer Substanz und ihrer Funktion für Körper ABER Zusammenhänge sind oft nicht eindeutig

* Z.B. bittere Nahrungsmittel, die ungefährlich sind

**Grundqualitäten der Geschmackswahrnehmung**

Geschmacksempfinden wird in Forschung i.d.R. anhand von 5 Grundqualitäten beschrieben;

1. *Salzig*
2. *Sauer*
3. *Süß*
4. *Bitter*
5. *Umami* = fleischig, herzhaft, wohlschmeckend

🡪 Frühe Forschungen stützen Vorstellung und zeigten, dass Menschen die meisten Geschmackswahrnehmungen anhand der vier grundlegenden Geschmacksqualitäten beschreiben können

* Dabei weisen manche Substanzen einen vorherrschenden Geschmack auf und andere können erst durch Kombination der vier Geschmacksqualitäten beschrieben werden

**Die neuronale Codierung von Geschmacksqualitäten**

Ein mitunter zentrales Anliegen der Forschung zum Geschmackssinn = Entschlüsselung der physiologischen Codierung von Geschmacksqualitäten

**Die Struktur des gustatorischen Systems**

Beginn des Prozesses des Schmeckens durch Stimulation von Rezeptoren auf der Zunge

* Oberfläche der Zunge = uneben – Warum? Zungenpapillen
  + Lassen sich in 4 Kategorien aufteilen:

1. Fadenpapille
2. Pilzpapillen
3. Blätterpapillen
4. Wallpapillen
   * Alle Zungenpapillen außer Fadenpapillen enthalten Geschmacksknospen (etwa 10.000 auf gesamter Zunge)
     + Da Fadenpapillen keine Geschmacksknospen enthalten, löst Stimulation der Zungenmitte keine Geschmacksempfindungen aus
   * Jede Geschmacksknospe enthält ca. 50-100 Geschmackssinneszellen, deren Spitze in die Geschmacksporen hineinragt
     + Gelangen chemische Substanzen an Geschmacksrezeptoren an Spitze der Geschmackssinneszelle 🡪 Transduktion
     + Elektrischen Signale werden anschließend über mehrere Nervenbahnen weitergeleitet:
5. *Chorda tympani* (von Geschmackssinneszellen an Zungenspitze und Zungenrändern)
6. *Nervus glossopahryngeus* (von Zungenwurzel)
7. *Nervus vagus* (von Geschmacksrezeptoren in Mund & Rachen)
8. *Nervus petrosus major* (vom Gaumen)
   * + Nervenfasern haben synaptische Verbindungen im **Nucleus solitarius** (im Hirnstamm) 🡪 von dort aus gehen Signale weiter zum Thalamus und anschließend zum *primären gustatorischen Kortex* = **Insel** & **frontaler Operculum**

**Ensemblecodierung**

In Kapitel 3 bereits 🡪 Differenzierung von 2 Arten der Codierung

1. *Einzelzellcodierung* = Qualitäten werden durch Aktivität in darauf abgestimmten Neuronen angezeigt
2. *Ensemblecodierung* = Qualitäten werden durch über viele Neuronen verteilte Aktivitätsmuster signalisiert

An vielen Stellen wird Ensemblecodierung bevorzugt

* Bei Geschmackssinn allerdings noch nicht eindeutig geklärt, welche Codierungsart zutrifft

Belege für Ensemblecodierung, z.B. durch Erickson (1963)

* Führte eines der ersten Experimente an Ratten zur Demonstration der Ensemblecodierung (bei Gustation?) durch
* Abgeleitetes Antwortmuster der Chorda tympani 🡪 Wurde von Erickson als **faserübergreifendes Antwortmuster** bezeichnet (andere Bezeichnung für Ensemblecodierung)
* Erickson schloss aus Ergebnissen folgendes: Wenn Wahrnehmung der Geschmacksqualität bei Ratten auf faserübergreifenden Antwortmuster beruht, dann sollten 2 Substanzen mit ähnlichen Antwortmustern auch ähnlich schmecken
  + Weitere Experimente sprachen für diese Hypothese

Wie ist es beim Menschen?

* Auch Erickson & Schiffman (1971) 🡪 fanden heraus, dass die psychophysisch als ähnlicher beurteilten Lösungen gingen mit ähnlichen neuronalen Antwortmustern einher

**Einzelzellcodierung**

Hinweise auf die Existenz von Rezeptoren, die spezifisch auf einen bestimmten Geschmack antworten, wurden an Mäusen gewonnen, bei denen durch Klonen spezifische Rezeptoren entfernt oder hinzugefügt worden waren

* Ergebnisse der Experimente zeigen, dass es Rezeptoren gibt, die spezifisch auf süß, bitter und umami abgestimmt sind 🡪 Ergebnisse werden daher oft als Beleg für Einzelzellcodierung angeführt
  + Für viele ForscherInnen zu kurz gegriffen, z.B. Delay (2006) – möglicherweise antworten auch verschiedene Rezeptoren auf Substanzen wie Zucker

Weitere Beleg für Einzelzellcodierung beim Geschmackssinn aus Untersuchungen dazu, wie einzelne Neuronen auf Geschmacksreize antworten

* Tieruntersuchungen zeigten z.B., dass bestimmte Neuronen auf sehr spezifische Stimuli antworten, während andere Neuronen auf mehrere Reiztypen ansprechen

Anderer Befund, der in Richtung Einzelzellencodierung weist = Wirkung einer Substanz namens **Amilorid** auf das gustatorische System

* Blockiert das Einströmen von Natriumionen in Geschmacksrezeptoren
* Bei Ratte führt verabreichen der Substanz zu Abschwächung von Neuronen im Hirnstamm 🡪 antwortet am stärksten auf Salz
  + D.h. Blockade des Natriumions löscht also selektiv die Antwort von salzsensitiven Neuronen aus / Allerdings kein Einfluss auf Antwortverhalten von Neuronen, die am stärksten auf andere Geschmacksqualitäten antworten

Zusammenfassend:

* Ergebnisse der o.a. Methoden scheinen das Gewicht in der Debatte zugunsten der Einzelzellencodierung zu verlagern
* Gegenstimmen, z.b. Smith & Scott (2003) – Annahme: Neuronen sind mit zunehmend zentraler Position im gustatorischen System immer weniger spezifisch abgestimmt und daher antworten viele auf mehr als eine Geschmacksqualität
  + Einige ForscherInnen nehmen daher an, dass auch die Ensemblecodierung eine Rolle bei Geschmackswahrnehmung spielt (insb. auf höheren gustatorischen Ebenen)
  + Vorschlag: Grundlegende Geschmacksqualitäten können durch einen spezifischen Code im Rahmen der Einzelzellencodierung bestimmt werden, Ensemblecodierungen entscheiden jedoch über die subtilen Unterschiede zwischen Geschmacksunterschieden innerhalb einer Kategorie
    - So haben z.B. nicht alle süßen Substanzen einen ähnlichen Geschmack

**Individuelle Unterschiede bei der Geschmackswahrnehmung**

Geschmackswelten von Menschen und Tieren sind nicht unbedingt gleich

* Z.B. Genetische Forschung zeigte „Geschmacksblindheit“ für Süßes bei Katzen – Grund? Fehlendes funktionales Gen zur Ausbildung eines Süßrezeptors; ohne passenden Rezeptor, kein Mechanismus zur Wahrnehmung von Süßem

🡪 Bedeutsamer Effekt in diesem Zusammenhang = PTC-Effekt; Fähigkeit zur Wahrnehmung des bitteren PTC

* Es stellte sich heraus, dass es Menschen gibt, die PTC schmecken können (=**Schmecker**) und Menschen, die PTC nicht schmecken können (=**Nicht-Schmecker**)
* In jüngster Zeit ähnliche Experimente mit einer Substanz PROP, mit ähnlichen Eigenschaften wie PTC
  + 1/3 der U.S. Amerikaner beschrieben PROP als geschmacklos, die Anderen konnten es schmecken
* Was verursacht Unterschiede in der Fähigkeit zur Wahrnehmung des Geschmacks von PROP? – Mehrere Gründe:

1. Unterschiedliche Anzahl von Geschmacksknospen auf der Zunge (z.B. ermittelt durch Verwendung von **Videomikroskopie**)
   * Untersuchungen zeigten, dass Schmecker eine höhere Dichte von Geschmacksknospen auf der Zunge hatten
2. Art der vorhandenen Rezeptoren
   * Genetische Untersuchungen zeigten, dass Schmecker spezielle Rezeptoren besitzen, die den Nicht-Schmeckern fehlten

* Was bedeutet dies für das alltägliche Geschmacksempfinden?
  + Zeigte sich, dass für den Geschmack von PROP besonders empfindliche Menschen (=Superschmecker) auch tatsächlich eine höhere Empfindlichkeit für die meisten bitteren Substanzen besitzen

Diese Variabilität des Geschmacksempfinden tritt auch beim Geruch auf

* Auch individuelle Unterschiede in Geruchswahrnehmung lässt sich auf genetische Unterschiede zurückführen, die bewirken, dass Rezeptoren für verschiedene chemische Stoffe vorhanden sind

**Das olfaktorische System**

Auch der Geruchssinn (Olfaktion) liefert Information, die überlebenswichtig sein kann

* Olfaktorische System für Geruchswahrnehmung = Warnsystem (z.B. vor verdorbenen Lebensmittel, Gas etc.)

Für andere Spezies ist Geruchssinn wesentlich – Warum? Primäres „Fenster“ in die Umwelt

* Viele Tiere = **Makrosmaten**: Verfügen über äußerst scharfen Geruchssinn, der für sie überlebenswichtig ist
  + Geruchssinn ermöglicht Orientierung im Raum, Markierung von Territoriumsgrenzen und Lokalisation von Nahrung & anderen Tieren
  + Außerdem wichtige Rolle bei Fortpflanzung 🡪 **Pheromone** = Chemische Verbindungen bzw. Substanzen, die von einem Individuum nach außen abgegeben werden und bei einem anderen Individuum der gleichen Art spezifische Reaktionen auslöst
  + Unklar, inwieweit diese biologisch bedingten olfaktorischen Hinweisreize tatsächlich beim Menschen die sexuelle Attraktion beeinflusst, z.B. *T-Shirt Experiment*
* Menschen = **Mikrosmaten:** Verfügen über nicht so stark ausgeprägten Geruchssinn, der für ihr Überleben nicht unbedingt erforderlich ist

Geruchssinn mag für Menschen vlt. Nicht unbedingt überlebenswichtig sein, er steigert aber die Lebensqualität und macht Leben durch Warnsystem etwas ungefährlicher

* Bedeutsamkeit verdeutlich durch Erfahrungsberichte von Patienten mit **Anosmie** = Geruchsblindheit

**Das Entdecken von Gerüchen**

**Riechschwelle** = Die niedrigste Konzentration, bei der ein Geruchsstoff entdeckt werden kann

* Enorme Bandbreite der Riechschwellen für verschiedene Stoffe, z.B. Butylmercaptan in Luft bei Konzentrationen von weniger als 1 ppb (*part per billion* = Anzahl der Moleküle einer bestimmten Substanz in der Anzahl einer Milliarde Moleküle eines Trägermediums)
* Menschen haben einen viel weniger empfindlichen Geruchssinn als viele Tiere, z.B. Hunde ca. 300-10.000x empfindlicher – Warum?
  + Geruchsrezeptoren bei Tieren empfindlicher? Nein, denn menschliche Riechsinneszellen können bereits von einem einzigen Molekül eines Geruchsstoffs erregt werden
  + Tatsächliche Ursache = Anzahl der Rezeptoren
    - Menschen ca. zehn Millionen Riechsinneszellen vs. 1 Milliarde Riechsinneszellen

**Unterschiedsschwelle** = Der kleinste Unterschied in Konzentration zweier Geruchsstoffe, der entdeckt werden kann

* Messungen der Unterschiedsschwelle deckten eines der größten Probleme bei Erforschung des Geruchssinns auf 🡪 Die Rolle der Konzentrationen bei Darbietung der Reize
  + Üblicherweise: Darbietung unterschiedlicher Konzentrationen über Wattebäusche – Problem: Unterschiedliche in Konzentration hervorgerufen von unterschiedlichen Luftströmen durch die Wattebäusche – Ergebnis: Unterschiedsschwellen von 19%
  + Zur Kontrolle dieses Faktors: Verwendung eines **Olfaktometers** = Ermöglicht weitaus präzisere Darbietung olfaktorischer Stimuli – Ergebnis: Unterschiedsschwellen von 11%

**Das Identifizieren von Gerüchen**

Wenn Konzentration eines Geruchsstoffs nahe Riechschwelle = *Anwesenheit* eines Geruchs erkennbar; *Qualität des Geruchs* allerdings nicht wahrnehmbar

* Für Erkennbarkeit von Geruchsqualität muss Geruchsstoff min. bis auf Faktor 3 erhöht werden
* **Erkennungsschwelle** des Geruchsstoff = Konzentration, bei der eine Geruchsqualität erkannt werden kann

Beeindruckendes Phänomen bei Wahrnehmung von Gerüchen = Kenntnis der korrekten Bezeichnung eines Geruchs scheint die Wahrnehmung in die Geruchswahrnehmung der entsprechenden Substanz zu verwandeln

* Z.B. Cain (1980); Dargebotenes Objekt wird von Vpn zunächst als „fischig-ziegenartig-ölig“ beschrieben 🡪 Anschließend wurde ihnen mitgeteilt, dass es sich um Leder handle – Interessant: Transformation der Geruchswahrnehmung in die von Leder

🡪 Schwierigkeiten bei Geruchsbestimmung liegt nicht an Unzulänglichkeiten des olfaktorischen Systems, sondern an der Unfähigkeit zum Abrufen des Namens des Geruchs aus dem Gedächtnis

**Die Analyse der Geruchsstoffe in der Riechschleimhaut und im Riechkolben**

Woher weiß das olfaktorische System, welche Moleküle in die Nase gelangen?

* Vor welchen Schwierigkeiten stehen Forscher, wenn sie den Zusammenhang zwischen Molekülen & Wahrnehmung herausfinden wollen

**Das Rätsel der Geruchsqualitäten**

Bisherige Versuche, Gerüche zu klassifizieren und Geruchsqualitäten in Beziehung zu setzen, haben sich als schwierig erwiesen – Warum?

* Fehlen spezifischer sprachlicher Bezeichnungen für Geruchsqualitäten
* Manche Moleküle mit ähnlichen Strukturen = riechen unterschiedlich, manche Moleküle mit unterschiedlichen Strukturen = riechen identisch und im Alltag = Mischungen vieler verschiedener chemischer Substanzen
* Gewöhnlicherweise treten Gerüche nie isoliert auf – Trotz einer enorm hohen Anzahl an verschiedenen Molekülen in der Luft, kann Wahrnehmung den unterschiedlichen Gerüchen, unterschiedliche Quellen (**Geruchsobjekten**) zuordnen

🡪 Ziel liegt also nicht nur in Erklärung, wie wir verschiedene Geruchsqualitäten wahrnehmen, sondern auch darin zu verstehen, wie verschiedene Geruchsobjekte identifiziert werden können

Wahrnehmung von Geruchsobjekten schließt olfaktorische Verarbeitung ein, die auf 2 Stufen erfolgt:

1. Olfaktorisches System analysiert die verschiedenen chemischen Komponenten der Geruchsstoffe und transformiert sie in neuronale Aktivität an bestimmten Stellen des Riechkolbens

* Verarbeitung findet am Eingang des olfaktorischen Systems statt; in *Riechschleimhaut* & *Riechkolben* (*Bulbus olfactorius*)

1. Synthese der eingehenden Informationen zur Repräsentation von Geruchsobjekten

* Verarbeitung bzw. Synthese findet im olfaktorischen Kortex und darüberhinausgehenden Hirnregionen statt
* Auch Lernen & Gedächtnis ist involviert

**Die Riechschleimhaut**

**Riechschleimhaut** = ca 5 cm2 großer Bereich oben in der Nasenhöhle

* Befindet sich direkt unterhalb des **Riechkolbens (Bulbus olfactorius)**
* Enthält die Rezeptoren des Geruchsinns
  + Genauer: Moleküle von Geruchsstoffen gelangen durch Luft in die Nase und kommen mit Schleimschicht über die Riechschleimhaut (Mukosa) in Kontakt, in der sich die **Riechsinneszellen** befinden

Parallelen zwischen olfaktorischen und visuellen System

* Riechsinneszellen in Riechschleimhaut enthalten Moleküle, die auf bestimmte Geruchsstoffe ansprechen = Geruchsrezeptoren (Parallele zu Sehpigment)
  + Auch olfaktorischen Rezeptoren sind jeweils für kleinen Bereich von Geruchsstoffen empfindlich (Parallele zu Spektralbereich des Lichts)
* Auch Riechsinneszellen weisen nur einen typischen Typ von Geruchsrezeptor auf

Wichtiger Unterschied zwischen olfaktorischen und visuellen System

* 4 verschiedene Sehpigmente vs. 350 verschiedene Geruchsrezeptoren, die jeweils auf eine bestimmte Gruppe von Geruchsstoffen ansprechen
* Ermöglichen Identifikation von 100.000 oder mehr verschiedenen Gerüchen

**Die Aktivierung von Geruchsrezeptoren in der Riechschleimhaut**

Wie oben erwähnt: 350 verschiedene Rezeptortypen in der menschlichen Riechschleimhaut

* Jeder Rezeptortyp ist in Riechschleimhaut ca. 10.000-mal vertreten

🡪 Für Verständnis für Wahrnehmung verschiedener Geruchsstoffe – Frage: Wie antwortet das Aufgebot der Millionen Riechsinneszellen auf verschiedene Geruchsstoffe?

* Zur Beantwortung: Methode der Kalziumbildgebung (Calcium imaging)
  + Liefert Rezeptorprofile, denen man entnehmen kann, dass jeder Geruchsstoff ein anderes Feuermuster in den Rezeptoren verursacht
  + In den Zeilen ergibt sich für jeden Geruchsstoff ein Aktivierungsmuster = **Geruchsprofil**
  + Geruchsstoffe wie z.B. Oktansäure & Oktanol = sehr ähnliche Molekülstrukturen, trotzdem Unterschiede in Geruchswahrnehmung – Warum? Unterschiede spiegeln sich in unterschiedlichen Antwortprofilen der Rezeptoren wider
  + Parallele zu Dreifarbentheorie des Farbensehens – Jeder Geruchsstoff wird durch unterschiedliche Aktivierungsmuster von Geruchsrezeptoren codiert, und ein bestimmter Geruchsrezeptor antwortet auf viele Geruchsstoffe

**Die Suche nach Ordnung im Riechkolben**

Riechsinneszellen senden ihre Signale an Strukturen im Riechkolben = Glomeruli

* Alle 10.000 Riechsinneszellen desselben Rezeptortyps senden ihre Signale an ein oder zwei Glomeruli, sodass jeder Glomerulus die Information über das Feuermuster der Riechsinneszellen eines bestimmten Typs sammelt
* Methode zur Bestimmung, wie Glomeruli auf verschiedene Geruchsstoffe ansprechen = optische Bildgebung (*optical imaging*), z.B. Uchida (2000)
  + Befunde: Verschiedene Geruchsstoffe aktivieren verschiedene Bereiche im Riechkolben
  + Weitere Methode mit gleichen Befunden = *2-Deoxyglucose-Technik*

🡪 Ergebnisse sprechen für Annahme, dass sich die Geruchsstoffe auf dem Riechkolben kartieren lassen

* Entsprechende Karte = chemotopische Karte (oder auch Geruchskarte) – Kartierung anhand chemischer Moleküleigenschaften der Geruchsstoffe, z.B. Länge der Kohlenstoffketten etc.
* Parallelen zu retinotope Karte (Sehen), tonotopische Karte (Hören), somatotopische Karte (Fühlen)

WICHTIG: Der Riechkolben repräsentiert nur eine frühe Stufe der olfaktorischen Verarbeitung und ist nicht der Ort, wo die Geruchswahrnehmung entsteht

* Hierfür müssen die Ausgangssignale des Riechkolbens bis zum olfaktorischen Kortex verfolgt werden

**Die Repräsentation von Gerüchen im Kortex**

Die beiden wichtigsten olfaktorischen Kortexbereiche:

1. **Primärer olfaktorischer Kortex** (**piriformer Kortex**) = kleines Areal unterhalb des Temporallappens
2. **Sekundärer olfaktorischer Kortex** (**orbitofrontaler Kortex**) = im Frontallappen

Auch die Amygdala wird mit dem olfaktorischen System in Verbindung gebracht

**Die Repräsentation von Geruchsstoffen im piriformen Kortex**

Experiment von Rennaker (2007): Messung der Aktivierung im piriformen Kortex mit einer Anordnung aus vielen Einzelelektroden

* Ergebnis: Duftstoffe erzeugten ausgedehnte, weit verteilte Aktivitätsmuster
* Ergebnisse belegen, dass das geordnete Aktivitätsmuster im Riechkolben auf der Ebene des piriformen Kortex nicht mehr vorhanden ist
  + Die Projektionen vom Riechkolben streuen über große Kortexbereiche

**Die Repräsentation von Geruchsobjekten im piriformen Kortex**

Komplexität der Repräsentation von Geruchsobjekten wird deutlich, wenn man sich das Aktivierungsmuster vorstellt, dass durch die rund hundert chemischen Komponenten von Kaffee ausgelöst werden könnten

* Wie schafft es aber das olfaktorische System, die Identität des Geruchs anhand der Information im Aktivierungsmuster zu bestimmen?
* Einige Forscher ziehen Parallele zu Gedächtnis – Der Prozess der Gedächtnisbildung besteht im Aufbau von Verbindungen zwischen Neuronen
* Bezieht man das Konzept auf die Geruchswahrnehmung 🡪 Entstehen der Geruchsobjekte im Rahmen eines Lernprozesses, bei denen Verbindungen zwischen den verstreuten Aktivierungen durch bestimmtes Geruchsobjekt aufgebaut werden
* D.h. Geruchsobjekte werden dadurch erzeugt, dass das Erleben von Geruchsobjekten zu assoziativen Verbindungen zwischen den jeweils aktivierten Neuronen im piriformen Kortex führt

Forschung unterstützt die Vorstellung, dass Lernen bei der Geruchswahrnehmung eine wichtige Rolle spielt

* Z.B. Wilson (2003) – Rattenexperiment – Schlussfolgerung: Neuronen des piriformen Kortex konnten den Unterschied zwischen verschiedenen Geruchsstoffen nach hinreichender Exposition lernen + Differenzierungsfähigkeit beruht auf einem solchen neuronalen Lernen

ABER – Nicht bei allen Geruchsobjekten ist Lernen erforderlich

* Z.B. Antworten auf Pheromone könnten durch zweite olfaktorische Bahn bestimmt sein, die Signale vom Riechkolben zur Amygdala weiterleitet
  + = Konzept dualer Bahnen; Erfahrungsabhängige Geruchsobjekte werden durch piriformen Kortex wahrgenommen, während angeborene Reaktionen auf Geruchsstoffe (z.B. Pheromone) automatisch ausgelöst werden
* Bei Menschen ist allerdings die Erfahrung der wichtigste Einflussfaktor bei der Ausbildung von Geruchsobjekten

**Die Wahrnehmung des Aromas**

Was wir beim Essen als Geschmack erleben ist i.d.R. eine kombinierte Wahrnehmung aus Geschmack & Geruch

* **Aroma** = Kombination aus Geschmack & Geruch und ist als der Gesamteindruck definiert, den wir bei der Kombination nasaler und oraler Stimulation erleben
* Das Zusammenwirken von Geruch & Geschmack spielt sich auf 2 Ebenen ab: Mund & Nase, Kortex

**Die Aromawahrnehmung von Mund und Nase**

Aus Speisen & Getränken gelangen auch gasförmige Substanzen in Mund und Nase

* Erreichen die Riechschleimhaut auf dem **retronasalen Weg** durch die **retronasale Öffnung** im **nasalen Teil des Rachens** (Epipharynx)
* Retronasale Öffnung verbindet also Mund- und Nasenhöhle miteinander

Erst wenn wir verhindern, dass Aromastoffe die Riechschleimhaut erreichen, bemerkt man, wie wichtig der Geruchssinn beim Schmecken ist

* Aber warum erleben wir die Aromen vor allem als Geschmack im Mund? – Speisen & Getränke stimulieren tatsächlich taktile Rezeptoren im Mund, die Aufmerksamkeit auf den Mund lenken (*oral capture*)

Aber auch hier gibt es Ausnahmen in Form von chemischen Verbindungen, die nicht durch die Geruchswahrnehmung beeinflusst werden

* In diesen Fällen überwiegt also der Geschmackssinn bei der Aromawahrnehmung

**Die Aromawahrnehmung im Nervensystem**

Geschmacks- und Geruchsreize treten zwar nahe von Mund & Nase auf, sie werden aber erst durch die Interaktion im Kortex in Kombination wahrgenommen

* Zusätzlich tragen Seh- und Tastsinn zur Aromawahrnehmung bei: visuelle Signale werden zur Amygdala gesendet, taktile Signale zu Strukturen der gustatorischen Bahn & orbitofrontalen Kortex etc.

Interaktionen zwischen Geschmack, Geruch, Sehen & Tasten verdeutlicht multimodale Natur der Aromawahrnehmung

* Aroma schließt auch Wahrnehmung von Nahrungsmitteleigenschaften (z.B. Oberfläche, Temperatur) oder Verzehrgeräusche ein

Aufgrund von Konvergenz von Neuronen unterschiedlicher Sinnessysteme im orbitofrontalen Kortex 🡪 Enthält zahlreiche **bimodale Neuronen** = reagieren auf Signale aus mehr als einem Sinnessystem

* Wichtige Eigenschaft dieser Neuronen = antworten oft auf ähnliche Wahrnehmungsqualitäten (z.B. Neuron für süßen Geschmack von Früchten + Geruch dieser süßen Früchte)

🡪 Also: Orbitofrontaler Kortex = Kortikales Zentrum für Aromawahrnehmung & kortikale Repräsentation für Nahrungsmittel?

* Unsicher, denn: Auch Insel (= primäres gustatorisches Areal) scheint bei Aromawahrnehmung beteiligt zu sein

**Der Einfluss von Erwartungen auf die Aromawahrnehmung**

Erwartungen können sowohl Wahrnehmung, als auch die neuronale Antwort beeinflussen

* z.B. Plassmann (2008); Beurteilung von Weinproben bei gleichzeitiger Beobachtung der kortikalen Aktivität
  + 5 Weinproben mit verschiedenen Preisen – Wie gut schmeckt der Wein? 🡪 Tatsächlich: Nur 3 verschiedene Weine, trotzdem verschiedene Preisangaben
  + Ergebnis: Preisangaben beeinflussten nicht nur die Geschmacksurteile (90$ Wein = höhere Bewertung), sondern auch die neuronale Antwort im orbitofrontalen Kortex

🡪 Schlussfolgerung: Antwort im orbitofrontalen Kortex durch 1) Stimulation der Geschmacks- und Geruchsrezeptoren + 2) Signale, die durch Erwartungen erzeugt wurden

**Der Einfluss von Nahrungsaufnahme und Sättigung**

Beobachtung: Wenn man Speise bis zur Sättigung verzehrt, wird sie zuletzt als weniger schmackhaft erlebt als zu Beginn, wenn man hungrig ist

* z.B O’Doherty (2000); Es kann von der Sättigung abhängen, wie angenehm der Geschmack oder der Geruch einer Speise empfunden wird
  + **Sinnesspezifische Sattheit** = Der starke Einfluss auf die Geruchsbewertung im Zusammenhang mit Nahrung, an der man sich sattgegessen hat
    - Zeigt sich auch bei der Antwort des orbitofrontalen Kortex

🡪 Also: Der orbitofrontale Kortex ist beteiligt, wenn der Belohnungswert einer Nahrung bestimmt wird

* Nahrung = höherer Belohnungswert wenn hungrig vs. niedriger Belohnungswert wenn satt
* Veränderungen des Belohnungswertes = wichtig, denn: Regulation von Nahrungsaufnahme 🡪 Verhaltenssteuerung

Zusammenfassend: Chemische Sinne dienen weit mehr Zwecken als Wahrnehmung von Geruch, Geschmack & Aroma

* Sie tragen zusätzlich zur Verhaltenssteuerung bei – gefährliche Substanzen vermeiden, Nahrung finden und Nahrungsaufnahme regulieren

**Zum Nachdenken: Der Proust-Effekt beim Geruchsgedächtnis**

**Proust Effekt** = Die Erfahrung, dass ein Geschmack oder Geruch Erinnerungen wecken kann, an die man viele Jahre lang nicht gedacht hat

* Reihe von Experimenten bestätigen Zusammenhänge zwischen Gerüchen und bestimmten Aspekten des Gedächtnisses
  + Z.B. Herz & Schooler (2002); Vpn der olfaktorischen Gruppe fühlten sich u.a. auch stärker in die erinnerte Zeit „zurückversetzt“
* Mögliche physiologische Erklärung: Die an Geschmacks- und Geruchswahrnehmung beteiligten Strukturen haben einerseits Verbindungen zur Amygdala (an emotionalen Verhalten beteiligt) + von Amygdala gibt es Verbindungen zum Hypothalamus (an Speichern von Erinnerungen im Gedächtnis beteiligt)
  + Also: Effekt könnte darauf beruhen, dass Geruchswahrnehmung bestimmte emotionale Erinnerungen auslöst

**13. Lageorientierung und vestibuläres Organ**

Das Vestibularorgan stellt ein Bezugssystem zu räumlicher Orientierung, oben, unten, rechts, links und vorne, hinten dar.

* Es hilft uns dabei Aufrechtzustehen, zu Gehen und das Gleichgewicht zu halten.
* Dieses Sinnessystem besitzt aber i.G. zu allen anderen keine eigene Erlebnisqualität, es wirkt im Hintergrund der anderen Systeme und ein Ausfall der Lageorientierung wird nur in anderen Wahrnehmungsbereichen und der Motorik sichtbar.

**Die Entdeckung des Vestibularorgans**

Bis ins 19.Jh herrschte die Auffassung, dass die Wahrnehmung des Menschen durch fünf Sinne bestimmt wird, wobei die Grundlagen der Raumwahrnehmung aufgrund dieser nicht vollständig geklärt werden konnte.

* Erst Flourens stellte diese Annahme um 1824 in Frage.
* Nach ausgiebigen Forschungen wurde bekannt, dass im Innenohr sowohl die Cochlea, als auch das Vestibularorgan liegt
* Vestibularorgan aber nicht am Hören beteiligt
* Vestibularorgan aus dem Statolithenorgan und dem Bogengangsorgan besteht.

Bárány entwickelte daraufhin eine Methode um die Funktionsfähigkeit dieses Sinnesorgan zu messen.

* Das Ohr wird mit warmen oder kaltem Wasser stimuliert und die Auswirkung auf die reflektorischen Augenbewegungen beobachtet.

1950 wurde herausgefunden, dass die Schwerkraft, welche horizontal wirkt, der adäquate Reiz für das Statolithenorgan darstellt.

**Aufbau des Vestibularorgans**

Jeder Mensch besitzt 2 Vestibularorgane, auf jeder Seite eins.

* Dieses Organbefindet sich in den harten Knochen der **Felsenbeine.**
* Das eigentliche Sinnesorgan das „*häutige Labyrinth*“, schwimmt in der **Perilymphe** des *knöchernen Labyrinths*, es ist mit **Endolymphe** gefüllt.
  + Jedes häutige Labyrinth besteht aus den Bogengängen, dem **Statolithenorgan** und der Cochlea.
  + Das Statolithenorgan besteht wiederum aus dem **Utriculus** (Sinneszellen befinden sich der Macula utriculi) und dem **Sacculus** (Sinneszellen befinden sich in der Macular sacculi).
* Der obere Bogengang, der seitliche Bogengang und der hintere Bogengang stehen senkrecht zueinander und sind mit dem Utriculus verbunden.
  + Jeder dieser Bogengänge besitz eine Erweiterung in dessen Nähe, die **Ampulle**, in der sich ein crista ampullaris befindet, welche die Sinneszellen enthält.
* Das Vestibularorgan wird über den nervus vestibularis und die Cochlea über den nervus cochlearis versorgt.

**Die Haarzellen der Bogengänge und des Statolithenorgans**

Jede Sinneszelle des Vestibularorgans besitzt am oberen Ende ein großes Kinozilium und mehrere kleine Zilien (Härchen).

* Eine Sinneszelle hat sowohl efferente und afferente Verbindungen.
* Die Nervenfasern des Vestibularorgans und des Gehörgangs vereinigen sich allerdings noch im Innenohr zum **nervus vestibulocochlearis** und führen in den Hirnstamm.
* Man unterscheidet zwei verschieden Typen von Sinneszellen, anhand ihres Aussehens und auch der Versorgung von unterschiedlichen Nervenfasern.
  + Diese Sinneszellen sind allerdings sekundär, da die Zellkerne erst im Ganglion vestibularis zu finden sind.
  + Wenn die Zilien nicht ausgelenkt sind besitzen die Haarzellen eine Ruheaktivität, durch Bewegungen können die Zilien entweder in Richtung **Kinozilium** ausgelenkt werden→Depolarisation oder weg von Kinozilium→Hyperpolarisation.

**Das Statolithenorgan**

Der Sacculus und der Utriculus bestehen beide aus drei Schichten: **Sinnesepithel** mit Haarzellen, **Gallertschicht** und **Statolithenmembran**(mit Kalzitkristallen, die man als Statolithen bezeichnet).

* Der adäquate Reiz der Translation des Körpers und des Kopfes bewirkt, dass sich die Statholithenmembran gegenüber dem Sinnesepithel verschiebt und eine Abscherung der Zilien bewirkt.
* Wenn man den Kopf 30 Grad nach unten senkt, ist der Utriculs waagrecht.
  + Diese Grundstellung ist wichtig, um kleine Unebenheiten auf dem Boden zu bemerken. Durch das Sinnesepithel verläuft eine Grenzlinie der Richtungsempfindlichkeit, die **Striola**.
* Im Utriculus führt eine Abscherung der Zilien in Richtung der Striola hin zu einer Aktivitätssteigerung im Sacculs, eine Abscherung der Zilien weg von der Striola zu einer Steigerung.
  + Die beiden Utriculi und Sacculi erzeugen somit ein komplexes Muster, das Infos über die Stellung des Kopfes im Raum und Translationsbeschleunigungen enthält.

**Die Bogengänge**

Die Bogengänge reagieren auf Rotationsbeschleunigungen, wobei mittlere und schnelle Rotationen durch die Rotationsgeschwindigkeit angegeben werden.

* Wenn man den Kopf 30 Grad nach vorne beugt, ist der seitliche Bogengang waagrecht.
* Jede Ampulle eines Bogengangs besitzt die crista ampllaris, in der sich die Sinneszellen befinden
* auf ihr sitzt die Cupula, diese wird bei einer Rotationsbeschleunigung ausgelenkt.
* Eine Rotationsbewegung setzt nämlich die Endolymphe der Bogengänge in Bewegung, diese Flüssigkeit führt zu einer Abbiegung der Cupula und einer Abscherung der Zilien.
* Wird der Kopf bsp. Nach rechts gedreht, bleibt die Endolymphe im seitlichen Bogengang am Beginn der Drehung aufgrund der Trägheit zurück und die Cupula wird nach links ausgelenkt.
* Erst nach einer Weile fließt die Endolymphe dann in Richtung der Drehung und nach Stillstand wird die Cupula dann nach rechts gedreht.

**Das zentrale vestibuläre System**

Der nervus vestibularis, welcher die Information aus den Bogengängen sowie aus dem Utriculus und dem Sacculus enthält zieht zum Hirnstamm und dort speziell zu den Vestibulariskernen.

* Von dort aus ziehen aufsteigende Bahnen zu den Kernen der Augenmuskeln, zum Kleinhirn, zur Formatio reticularis, zum Thalamus und zum Cortex.
* Absteigende Bahnen führen zu den Kernen der Muskeln von Hals und Kopf.

Man ist sich nicht sich ob es einen eigenen vestibulären Cortex gibt, wenn ja dann dient er der Integration von vestibulären, visuellen und somatosentorischen Informationen.

* Teile wie PIVC, das Areal 7 und VPS könnte man zu diesem Cortex dazuzählen.

**Überprüfung der Funktion des Vestibularorgans**

Es gibt verschiedene Möglichkeiten die Funktionstüchtigkeit des Vestibularorgans zu testen.

* So u.a. das Vertiakalstellen einer Leuchtlinie im dunkeln Raum, die Überprüfung des Gleichgewichts mit offenen und geschlossenen Augen und die Überprüfung von unwillkürlich anlaufenden Augenbewegungen, wie dem vestibulären Nystagmus i.G. zum optokinetischen.
  + Der vestibuläre Nystagmus wird dadurch ausgelöst, dass man eine Person mit einer konstanten Geschwindigkeit auf einem Stuhl dreht und sie abrupt abbremst.
  + Die Person fühlt ebenfalls eine Nachempfindung der Drehung→postrotatorischer Nystagmus.
  + Mit dieser Technik kann man allerdings nur eine beidseitige Störung untersuchen, da beide Vestibularorgane gedreht werden.
* Die kalorische Prüfung dagegen ist eine Methode um beide Seiten getrennt zu untersuchen.
  + Man legt dazu eine Person auf eine Liege und hebt sie um 30 Grad an, so dass der horizontale Bogengang senkrecht steht. Daraufhin wird der äußere Gehörgang mit kaltem oder warmem Wasser gespült.
  + Das Gewicht der Endolymphe wird so verändert und es kommt zu einer Abbiegung der Cupula. Diese Auswirkungen kann man im Nystagmus beobachten.

**Offene Fragen**

Wie werden die afferenten Signale aus dem Statolithenorgan und den Bogengängen zusammengefasst? Wie interagieren die beiden Teile des Vestibularorgans?

Welche cortikalen Bereiche beschäftigen sich mit der Verarbeitung vestibulärer Information? Mit welchen Arealen von anderen Sinnesleistungen und der Motorik bestehen Verbindungen?

**Aufgaben des vestibulären Systems**

Die Hauptaufgaben des vestibulären Systems bestehen in der Haltungskontrolle und dem Gleichgewicht, der Steuerung der kompensatorischen Augenbewegungen und der Stabilisierung der Wahrnehmung (Basisbezugssystem).

* Bei der Entwicklung eines solchen Basisbezugssystems interagieren viele unterschiedliche Sinnessysteme, während beim Gleichgewichthalten hauptsächlich die Motorik eine große Rolle spielt.

**Die Wahrnehmung der visuellen Lotrechten**

„Lotrechte“ ist eine Bezeichnung für einen Teil des Basisbezugssystems nämlich oben und unten.

* Die Vertikalkonstanz ist eine wichtig Voraussetzung unserer Wahrnehmung, da wir die Welt trotz Bewegung unseres Kopfes oder Körpers in Schräglagen immer noch stabil bzw. konstant wahrnehmen 🡪 Die Gegenmaßnahmen unseres Körpers sind demnach effizient.
* Eine mögliche Erklärung dafür ist die Verrechnung der Meldungen des Statolithenorgans mit den visuellen Meldungen.

Wenn man eine Person im Dunkeln in unterschiedliche Schräglagen bringt und sie einen Stab vertikal einstellen soll kann man beobachten, dass diese Aufgabe nur in einem Bereich bis 60 Grad annähernd gut erreicht wird.

* Man kann unter 45 Grad das E- Phänomen der schwachen Überkompensation und über 60 Grad das A- Phänomen der Abweichung beobachten.
* Somit konnte nachwegwiesen werden, dass die Info aus dem Statolithenorgan nicht ausreicht um die Vertikalkonstant herzustellen.

Es werden noch Regelmäßigkeiten verwendet, welche jede visuelle Umgebung aufweisen, das sind u.a., dass Gegenstände die sich in die Hohe erstrecken vertikal sind Gegenstände die auf dem Boden liegen horizontal.

Man erklärt sich die Vertikalkonstanz durch zwei Kompensationsschritte die Fremdkompensation durch das Statolithenorgan und die visuelle Autokompensation.

* Diese beiden Verrechnungsschritte ergeben trotz Kopfneigung die Wahrnehmung eines annähernd senkrechten Umgebungsausschnitts.
* In diesem Erklärungsansatz spielt sowohl die Kompensation als auch der Prozess der Korrektur eine große Rolle.
* Kompensation ist das Zusammenwirken von mehreren Sinnessystemen und der Motorik, um Umweltmerkmale oder Gegenstände besser erfassen zu können Bsp. Größenkonstanz.
* Das Korrekturprinzip dagegen der Verfeinerung der Kompensationsgröße und der mehrfachen Sicherung.

**Intersensorische und sensumotorische Zusammenarbeit bei der Handlungskontrolle:**

Mergner und Rosemeier haben ein globales Modell entwickelt, welches versucht, die Zusammenarbeit bei der Handlungskontrolle aufzuzeigen.

* Kognitive Prozesse, welche dazu dienen Situationsanforderungen richtig zu erkennen wirken auf das Muskelsystem ein.
* Der Körper ist desweitern über seine Biomechanik beschränkt und es wird eine mögliche Körperhaltung ausgelößt.
* Um diese Körperhaltung aufrechtzuerhalten erfolgen visuelle, vestibuläre und somatosensorische Rückmeldungen.
  + Diese werden an einer Stelle summiert und bilden zusammen mit den Kognitionen eine interne Repräsentation.

In diesem Modell wird allerdings nicht berücksichtigt: die wechselseitige Abhängigkeit der Rückmeldungen, dass die Sinnesorgane in verschiedenen Teilen des Körpers liegen und dass für die Steuerung der Körpersegmente ein differenziertes Zusammenspiel der sensorischen und sensumotorischen Rückmeldungen erforderlich ist.

* Mittelstaedter(1996) fand heraus, dass es Rezeptoren in der Niere und Blutgefäßen gibt, die Beiträge zur Ermittlung der Lageorientierung des Körperstamms liefern.

**Auswirkung von Erfahrung auf das vestibuläre System**

Längerfristige Änderungen in der Stimulation führen zu Anpassungsleistungen in Form von Empfindlichkeitsänderungen.

* Erfahrungen mit den Bedingungen der annähernden Schwerelosigkeit im Weltall führen dazu, dass zu Beginn Anpassungsprobleme wie Orientierungs- und Wahrnehmungsschwierigkeiten zu beobachten waren, welche die Astronauten nach Rückkehr zur Erde erneut in Form von Rückanpassung erleben mussten.
* Es konnte beobachtet werden, dass sich unter diesen Bedingungen im All die Empfindlichkeit des Utriculus verbessert hat.
* In einer zweiten Untersuchung konnte gezeigt werden, dass eine Funktionsuntüchtigkeit im somatosensorischen System zu einer kompensatorischen Verbesserung des vestibulären Systems führt.
* Bei einem Vergleich von normalen Personen, Piloten und Personen mit Seekrankheit konnte man anhand eines Cupolagramms, das die Dauer eines Nystagmus und die Dauer der wahrgenommenen Nachdrehung erfasst, feststellen das Seekranke eine größere Steilheit in ihrem Diagramm und damit eine geringere Stabilität in ihrem Vestibulärensystem aufweisen.
* Diese Unterschiede können sowohl auf Erfahrung bzw. Übung sowie auf die Personen selbst zurückgeführt werden.