

2 Theoretischer Teil

Nachdem die Fragestellung und der Aufbau der Arbeit dargestellt wurden, sollen im folgenden Kapitel die theoretischen Grundlagen erläutert werden. Zunächst wird ein Überblick über die visuellen Wahrnehmungsleistungen des Menschen gegeben, darauf folgt die Beschreibung der technischen Realisierung einer Computersimulation und ihrer Visualisierung. Des Weiteren wird das Themenfeld der „virtuellen Umgebungen“ beschrieben. Abschließend folgt die Beschreibung der für die Untersuchung notwendigen Messinstrumente.

2.1 Grundlagen der Wahrnehmung

Mit der Frage nach den Hintergründen der menschlichen Wahrnehmung beschäftigten sich bereits Philosophen wie Aristoteles² und Ärzte wie Galen³ (Goldstein, 2001). Durch den technischen Fortschritt und die immer besseren Methoden und Gerätschaften sind die Grundlagen der menschlichen Wahrnehmung heute weitestgehend erforscht.

Der Mensch tritt mithilfe seiner Sinnesorgane mit der Umwelt in Kontakt. Die Sinne dienen dem Menschen dazu, Gegenstände der Umwelt wahrzunehmen und sich in der Umwelt zu orientieren. Bei Reizen handelt es sich um physikalische Größen, die die Sinneszellen in Erregung versetzen. Physikalische und chemische Reizsignale werden dabei aufgenommen und im Wahrnehmungssystem verarbeitet.

Jedes Sinnesorgan vermittelt dem Menschen nur den Reizausschnitt aus der Umwelt, für den es ausgebildet ist (Stadler et al., 1975). Die Sinnesorgane verfügen also über eine spezielle Empfindlichkeit für spezifische Reize (adäquate Reize). Solche Reizsignale sind: Schall, Licht, mechanische Schwingungen und chemische Bestandteile (Goldstein, 2001). Adäquate Reize beim Sehen sind die elektromagnetischen Schwingungen mit Wellenlängen zwischen 400 und 700 Nanometer (nm). Die Ursache für die spezifische Reizempfindlichkeit eines Sinnesorgans für adäquate Reize kann die Membraneigenschaft der Sensoren oder aber auch der Bau des gesamten Sinnesorgans sein (Handwerker, 2000).

Als Sinnesmodalitäten werden Empfindungskomplexe wie Sehen, Hören, Riechen und Schmecken bezeichnet. Eine Sinnesmodalität wird nicht durch den Reiz bestimmt, sondern durch das gereizte Sinnesorgan (Handwerker, 2000). Diese Sinnesmodalitäten besitzen wiederum bestimmte Qualitäten. Bei der Qualität können Schwellen angegeben werden, die sog. Qualitätsschwellen. Durch z. B. die Veränderung der Frequenz der elektromagnetischen Schwingungen kann die Farbe eines Lichtes geändert werden, so lässt sich eine Schwelle festlegen, ab der ein Beobachter eine andere Farbe sieht (Handwerker, 2000). Die Sinnesgebiete selbst werden nach der Lage und Wirkungsrichtung der Rezeptoren eingeteilt, in Interozeptoren, Propriozeptoren und Exterozeptoren (Stadler, 1997).

Welcher seiner Sinne für den Menschen die größte Bedeutung hat, hängt wohl immer von der

² ca. 384-322 v. Chr.

³ ca. 130-200 n. Chr.

jeweiligen Situation und Umgebung ab. Da in der vorliegenden Untersuchung die visuelle Wahrnehmung im Vordergrund steht, soll diese in den folgenden Abschnitten kurz erläutert werden.

2.1.1 Visuelle Wahrnehmung

Im vorangegangenen Abschnitt wurde bereits dargelegt, dass die Wahrnehmung eines Objektes auf der elektrischen Aktivierung des Gehirns beruht. Somit nimmt der Mensch Objekte gewissermaßen indirekt wahr. Eine Wahrnehmung ergibt sich nicht unmittelbar aus dem Kontakt mit einem Objekt, sondern erst zusammen mit den Entladungsmustern der Neuronen im Gehirn (Goldstein, 2001). Eben in diesen Nervenimpulsen muss jene Information stecken, wodurch das Objekt wahrgenommen wird. Somit erfolgt erst durch die Umwandlung der physikalischen Reize in neurale Erregungsmuster die visuelle Wahrnehmung und somit auch die dreidimensionale Wahrnehmung der Umwelt (Weninger, 2000, Stichwort „Sehen“).

Demzufolge muss das visuelle System aus verschiedenen Teilen oder Gebieten bestehen. Im Allgemeinen sind folgende vier Teilsysteme zu unterscheiden (nach Goldstein, 2001):

- Eine Struktur, die die Umweltreize sammelt, die bei der Beobachtung aufgenommen wurden.
- Rezeptoren, die die Reizinformationen in elektrische Signale umsetzen können.
- Verschiedene Neuronen, die Signale an das Gehirn weiterleiten und so umwandeln, dass daraus die Wahrnehmungen entstehen können.
- Zentrale Neuronen im Gehirn, die diese vorverarbeiteten Signale empfangen, sie weiterverarbeiten und sie schließlich in perzeptuelles Erleben umsetzen.

Mithilfe dieser vier Teilsysteme lässt sich der Sehvorgang beim Menschen folgendermaßen zusammenfassen.

Beim Blick auf einen Punkt in der Umgebung fällt Licht in das Auge des Betrachters. Das Auge nimmt dieses Licht auf und fokussiert es zu einem Netzhautbild und wandelt es danach in elektrische Aktivität des Nervensystems um. Bei diesem Vorgang passiert das einfallende Licht zunächst die Hornhaut, dies ist der durchsichtige vordere Teil des Auges, danach passiert es die Pupille und am Ende die Linse (Goldstein, 2001).

Die Aufgabe der Hornhaut und der Linse besteht darin, das Licht zu fokussieren und es auf die Netzhaut (*Retina*) zu lenken. Hornhaut und Linse arbeiten so zusammen, dass ein scharfes Bild auf die Netzhaut projiziert wird (Guski, 1996). Das Auge kann die Brechkraft der Linse erhöhen, um auch ein von nichtparallelen Lichtstrahlen erzeugtes Bild auf der Netzhaut scharf zu stellen (*Akkommodation*). Die Akkommodation geschieht automatisch, denn das Auge muss sich ständig den Umgebungsbedingungen anpassen (Goldstein, 2001). Ab einer bestimmten Entfernung, dem Nahpunkt, kann die Linse nicht mehr scharf stellen.

Die Netzhaut besteht aus einer Schicht von fünf verschiedenen Arten von Neuronen, die den hinteren Teil des Augapfels auskleidet (Goldstein, 2001). Zum einen sind dies die Photorezeptoren (*Stäbchen und Zapfen*), die auf Licht mit elektrischen Signalen reagieren. Die Hauptaufgabe der Photorezeptoren ist die Umsetzung von Licht in elektrische Signale mittels lichtempfindlicher chemischer Substanzen (Engel, 1996). Das sind Sehpigmente oder –farbstoffe, welche in Membranscheibchen im Außensegment des Rezeptors enthalten sind (Goldstein,

2001). Auf der Netzhaut befinden sich ca. 6 Millionen Zapfen, doch auf der Fovea, dem Punkt des schärfsten Sehens, liegt nur ein kleiner Teil von ihnen. Die restlichen Zapfen befinden sich, genau wie die 120 Millionen Stäbchen, in der Netzhautperipherie, die die Fovea umgibt (Goldstein, 2001). Sowohl Stäbchen als auch Zapfen stehen vom Licht abgewandt. Das Licht muss somit zunächst die anderen Netzhautneuronen passieren, bevor es die Photorezeptoren erreicht. Dadurch haben die Stäbchen und Zapfen Kontakt zur Pigmentepithel. Dies ist eine Zellschicht, die hinter der Netzhaut liegt und das Innere des Augapfels auskleidet. Weiterhin enthält die Pigmentepithel für die Funktion der Rezeptoren wichtige Nährstoffe und Enzyme (Goldstein, 2001).

Die Signale werden dann durch das Neuronennetzwerk aus Bipolarzellen, Horizontalzellen, Amakrinzellen und Ganglienzellen verarbeitet und weitergegeben. Dann werden die elektrischen Signale über die Ganglienzellen weitergeleitet und verlassen durch den Sehnerv (*nervus opticus*) den rückwärtigen Teil des Auges (Goldstein, 2001).

Die Sehnervenfasern sind mit einigen unterschiedlichen Strukturen verschaltet. Erst danach erreichen die in diesen Strukturen verarbeiteten Signale das Gehirn. Etwa 10% der Fasern ziehen zum Colliculus superior, welcher die Augenbewegungen steuert. Die übrigen 90% ziehen zum Corpus geniculatum laterale (CGL; seitlicher Kniehöcker), dies ist ein Kern im Thalamus (Goldstein, 2001). Die Hauptaufgabe des CGL besteht darin, den Informationsfluss von der Netzhaut hin zum visuellen Cortex zu regulieren. Eine Verringerung der Entladungsrate im CGL schützt möglicherweise die Cortexzellen vor einer Überstimulation (Goldstein, 2001). Außerdem reagieren die CGL-Zellen auf den allgemeinen Erregungszustand des Organismus.

Vom CGL gelangen die Signale zum primären visuellen Cortex im Hinterhauptlappen des Cortex, einige dieser Signale erreichen auch Regionen im Scheitel- und Schläfenlappen. Dieser ist weitaus komplexer als das CGL, denn er umfasst mehr als 250 Mil. Neuronen, macht etwa 15% des gesamten Cortex aus und ist somit das Größte aller visuellen Areale (Engel, 1996).

Kennzeichnend für das visuelle System ist, dass die Wahrnehmung auf elektrischen Signalen beruht, die wenig tatsächliche Ähnlichkeit mit den durch sie repräsentierten Reizen haben. Die elektrischen Signale im visuellen System repräsentieren die Umwelt vielmehr in verschlüsselter Form. Dieser Code ähnelt nicht den Dingen, für die er steht. Lange Zeit wurde davon ausgegangen, dass die primäre Sehrinde das Zentrum des Sehens ist, doch es stellte sich heraus, dass noch andere Bereiche der Großhirnrinde außerhalb des visuellen Cortex beim Sehen eine Rolle spielen. Diese Areale werden als extrastriäre visuelle Areale bezeichnet. Nach bisherigen Untersuchungen wurden mehr als 30 verschiedene visuelle Areale entdeckt und insgesamt sind etwa 60% der Cortexoberfläche am Sehen beteiligt (Goldstein, 2001).

Die visuellen Areale sind in Bahnen organisiert, die unterschiedliche Typen visueller Information verarbeiten. Von der Area striata im Hinterhauptlappen ziehen zwei getrennte Bahnen zum Scheitel- und zum Schläfenlappen (Goldstein, 2001). Sie erfüllen zwei unterschiedliche Funktionen. Denn der Schläfenlappen (Temporallappen) dient der Objekterkennung, und der Scheitellappen (Parietallappen) dient der Objektlokalisierung.

Bei Experimenten wurden drei zentrale extrastriäre Areale entdeckt. Zum einen das *Medio-temporale Areal (MT)*, welches für die Bewegungswahrnehmung zuständig ist. Zum andern das *Areal V4*, das auf Farbwahrnehmung spezialisiert ist (60% der Neuronen reagieren auf Farbe). Sie reagieren nur auf wirkliche Farbe und ignorieren die Farbe der Beleuchtung.

Zuletzt das *Infratemporale Areal*, das für die Formwahrnehmung verantwortlich ist. Die Neuronen reagieren auf sehr spezielle Reize und sind für die Wahrnehmung komplexer Formen verantwortlich (Goldstein, 2001).

Zusammenfassend muss das visuelle System, um zum Erkennen von Objekten und Ereignissen in der Umwelt beitragen zu können, zwei entscheidende Aspekte analysieren. Zum einen die lokalen Merkmalsqualitäten und zum anderen die Art ihrer Bindung zu perzeptiven Einheiten. Beide Aspekte der visuellen Welt müssen durch neuronale Aktivitätsmuster repräsentiert werden, die dann das Sehsystem im Wahrnehmungsvorgang aufbaut. So ist es möglich den Hirnbereichen Informationen zu übermitteln, die dann für die Verhaltenssteuerung genutzt werden (Roth & Prinz, 1996).

Weiterhin ist Wahrnehmen auch ein aktiver Prozess, denn durch die Aufmerksamkeit des Menschen wird bestimmt, ob ein Reiz wirksam wird oder nicht (von Campenhausen, 1981; Engel, 1996). So beruht der Wahrnehmungsprozess nach Goldstein (2001) auf drei Informationskategorien: Den Eigenschaften der physikalischen Umwelt, der elektrischen Aktivität im Nervensystem und den früheren Erfahrungen und Vorwissen des Wahrnehmenden.

2.1.2 Hell-Dunkelwahrnehmung

Wie bereits oben beschrieben reagieren Rezeptoren nur auf Signale, für die sie sensibel sind. Bei der Wahrnehmung von Lichtsignalen wird dies als spektrale Empfindlichkeit bezeichnet. Der Mensch sieht nur im Spektrum des Lichtes zwischen 400 nm und 700 nm (Gegenfurtner, 2006). Zudem hängt der Bereich innerhalb des sichtbaren Spektrums, für den der Mensch am empfindlichsten ist, davon ab, ob vorwiegend mit Stäbchen oder Zapfen gesehen wird.

Stäbchen sind empfindlicher für kurzwelliges Licht als Zapfen. Am empfindlichsten sind Stäbchen für Licht mit der Wellenlänge von 500 nm und Zapfen für Licht mit einer Wellenlänge von 560 nm. Das menschliche Auge ist jedoch in der Lage, sich in einem weiten Bereich der Leuchtdichte an eine mittlere Helligkeit anzupassen. Der Endzustand und der Vorgang der Anpassung an die verschiedenen Helligkeiten heißt *Adaptation* (Krueger & Menozzi, 1997).

Die Dunkeladaptation verläuft in zwei getrennten Stufen: Im schnellen Anfangsstadium adaptieren die Zapfen und im späteren langsamen Stadium adaptieren die Stäbchen. Dies erklärt, warum der Mensch, wenn er vom Hellen ins Dunkle kommt, zunächst nichts sieht. Doch die Lichtempfindlichkeit steigt, umso länger die Person im Dunkeln verbleibt. Etwa sieben Minuten nach Beginn der Dunkeladaptation sind die Stäbchen empfindlicher geworden als die Zapfen. Die Stäbchen benötigen 20 bis 30 Minuten, um ihr Empfindlichkeitsmaximum zu erreichen, während die Zapfen lediglich drei bis vier Minuten benötigen (Goldstein, 2001). Voll adaptierte Stäbchen sind dann 1000mal so empfindlich wie Zapfen (Birbaumer & Schmidt, 1999). Der optimale Endzustand der Adaptation stellt sich also erst nach Ablauf einer gewissen Zeit ein, im Verlauf dieser Zeit nimmt die Sehfähigkeit jedoch wieder ständig zu (Krueger & Menozzi, 1997). Diese Unterschiede in der Adaptationsgeschwindigkeit lassen sich auf die unterschiedlichen Eigenschaften des Sehsegments Retinal in den Photorezeptoren zurückführen.

Die Helladaptation demgegenüber ist gleichbedeutend mit einer Verminderung der Helligkeitsempfindlichkeit. Bei der Helladaptation funktioniert der Stäbchenapparat nicht mehr, da das Retinal infolge stärkerer Beleuchtungsbedingungen gebleicht wurde. Der Zapfenapparat ist

zwar funktionstüchtig, jedoch nicht so Helligkeitsempfindlich wie der Stäbchenapparat, d. h. er benötigt eine größere Lichtintensität für Helligkeitsempfindungen. Zusammengefasst heißt das: Je dunkeladaptierter, desto Helligkeitsempfindlicher ist das Auge, und je helladaptierter, desto unempfindlicher.

Die Anpassung des menschlichen Auges an geringere Helligkeiten verläuft langsamer als die Anpassung an größere Helligkeiten. Kurzfristig kann ein plötzlicher Übergang von Hell nach Dunkel beim Menschen zu funktioneller Blindheit mit zeitlich begrenzten, nicht wahrnehmbaren Informationsdefiziten führen. Auch große Helligkeitsunterschiede im Gesichtsfeld, d. h. eine plötzliche Zunahme der mittleren Leuchtdichte, kann zu zeitlich begrenzter oder andauernder Blendung und somit einem Verlust an Sehfähigkeit führen. Ebenso können die Hell- und Dunkeladaptationen zu Nachbildern führen. Bei sehr geringen Helligkeiten ist das Sehen eingeschränkt, denn Kontraste und Details können nur noch minimal wahrgenommen werden.

Somit haben sehr hohe und sehr niedrige Helligkeiten, eine große Änderung der mittleren Helligkeit sowie ein ständiger Wechsel zwischen Sehobjekten deutlich unterschiedlicher Helligkeit im Hinblick auf die Sehfähigkeit eine besondere Bedeutung (Krueger & Menozzi, 1997). Das Doppeldetektorsystem von Stäbchen und Zapfen erlaubt dem Menschen jedoch, ein großes Spektrum an Intensitäten aus seiner Umwelt wahrzunehmen. Tabelle 2 gibt einen Überblick über die bekannten Bereiche und zugehörigen Adaptationsleuchtdichten (Völker et al., 2004). Der Tabelle ist zu entnehmen, dass Stäbchen unter Tageslichtbedingungen keine brauchbaren Signale liefern, denn sie sind nur beim Dämmerungs- und Nachtsehen aktiv (Gegenfurtner, 2006).

Tabelle 2: Adaptationsleuchtdichten und spektrale Hellempfindlichkeit

Bereich	Adaptationsleuchtdichten	Sehen bestimmt durch	Spektrale Hellempfindlichkeit
Photopische Bereich	Tagessehen (> 10 cd/m ²)	Zapfen	555nm
Skotopische Bereich	Nachtsehen ($< 0,01$ cd/m ²)	Stäbchen	507nm
Mesopische Bereich	z. B. nächtlicher Straßenverkehr (0,01–30 cd/m ²)	Zapfen/Stäbchen	unbekannt

Die Helligkeitsempfindung ist abhängig von der Lichtintensität, dem Adaptationszustand des Auges, der Beleuchtungsintensität der Umgebungsreize und der Umgebungsfarbe (Guttman, 1994). Nach Stevens entspricht dieser Zusammenhang einer Potenzfunktion mit dem Exponenten $k=0,33$. Das bedeutet, die subjektive Helligkeitsempfindung nimmt viel langsamer zu als die objektive Lichtintensität (Guttman, 1994). Bei höchster Empfindlichkeit der Stäbchen genügt ein winziger Lichtpunkt zur Helligkeitsempfindung (jedoch nur bei Lichtstrahlen mit der Wellenlänge „Grün“).

Unterschiedliche Farben werden trotz gleicher objektiver Lichtintensität als unterschiedlich hell wahrgenommen. Nach Guttman (1994) werden Farben in der Mitte des Spektrums als heller empfunden als Farben am Ende des Spektrums. Es kommt auch darauf an, ob gerade der Zapfen- oder der Stäbchenapparat aktiv ist. Für jede Wellenlänge existiert eine bestimmte Lichtstärke, die zunächst nur eine Helligkeitsempfindung verursacht und es existiert eine

Lichtstärke, ab welcher es zu einer Farbempfindung kommt. Daher gibt es auch zwei spektrale Empfindlichkeitskurven, eine für Stäbchen und eine für Zapfen (Guttmann, 1994).

Ein Phänomen im Rahmen der Helligkeitswahrnehmung ist die *Helligkeitskonstanz*. Darunter ist zu verstehen, dass Menschen achromatische Farben eines Objektes – Weiß, Grau und Schwarz – als gleich bleibend wahrnehmen, auch wenn es mit Licht unterschiedlicher Intensitäten beleuchtet wird. D. h., der Mensch sieht die „wahren“ achromatischen Eigenschaften eines Objektes unabhängig von der Beleuchtung. Ohne diese Konstanz würde die Helligkeit der Gegenstände ständig wechseln. Weiterhin hängt die Wahrnehmung der Helligkeit eines Objektes davon ab, wie der Betrachter die Beleuchtung interpretiert. Denn die Wahrnehmung der Beleuchtung beeinflusst auch die Helligkeitswahrnehmung. Eine Erklärung für die Helligkeitskonstanz könnte die laterale Hemmung sein. Eine abschließende physiologische Erklärung für die Helligkeitskonstanz konnte jedoch noch nicht gefunden werden (Goldstein, 2001).

2.1.3 Farbwahrnehmung

Die Wahrnehmung von Farbe erfüllt wichtige Funktionen für den Menschen. Als zentrale Funktionen können zum einen die Trennung von Wahrnehmungsfeldern und zum anderen die Signalgebung genannt werden (Goldstein, 2001). Wie bereits ausgeführt, sieht der Mensch mit zunehmender Helligkeit statt mit Stäbchen mit den Zapfen. Durch diesen Vorgang wird die Umwelt schärfer und farbiger wahrgenommen. Der Mensch ist in der Lage 2.000.000 verschiedene Farbtöne (= 200 Farbstufen*500 Helligkeitsabstufungen* 20 Sättigungswerte) zu unterscheiden (Goldstein, 2001).

Newton (1643-1727) entdeckte, als er Sonnenlicht durch ein Prisma leitete, dass das Sonnenlicht aus allen Spektralfarben zusammengesetzt ist. Das Spektrum des Sonnenlichts ist relativ ebenmäßig und enthält nahezu gleiche Anteile von Strahlung aus dem gesamten Spektrum, daher wird es als Weiß wahrgenommen. Wenn die Wellenlänge des Lichts bekannt ist, kann auch bestimmt werden, welche Farbe das Licht hat. Die Spektralfarben unterscheiden sich in ihrer Wellenlänge (Goldstein, 2001). Das Spektrum des ins Auge fallenden Lichts hängt von der Spektralverteilung der Lichtquelle und von der Reflektanz der Objekte, über die das Licht ins Auge reflektiert wird, ab (Gegenfurtner, 2006).

Doch wie kommt es, dass beim menschlichen Betrachter überhaupt ein Farbeindruck entsteht? Es hat sich herausgestellt, dass trichromatische Mechanismen auf der Rezeptorebene wirken, während Gegenfarbenmechanismen auf der Ebene höherer Neuronen wirken (Birbaumer & Schmidt, 1999, Engel, 1996, Gegenfurtner, 2006). Zusammenfassend verläuft die Farbwahrnehmung zweistufig: Auf der ersten Stufe reagieren die Rezeptoren mit unterschiedlichen Erregungsmustern auf die verschiedenen Wellenlängen und auf der zweiten Stufe verarbeiten die nachgeschalteten Neuronen die Signale der Rezeptoren (Goldstein, 2001).

Die erste Stufe basiert auf der der Young⁴-Helmholtz⁵-Dreifarbentheorie. Nach dieser Theorie beruht die Farbwahrnehmung auf drei Rezeptorsystemen mit jeweils unterschiedlicher spektraler Empfindlichkeit. Jede Wellenlänge wird im Nervensystem durch ein eigenes Aktivitätsmuster der drei Rezeptorsysteme codiert. Die Farbwahrnehmung beruht auf dem Verhältnis der

⁴ Thomas Young (1773-1829)

⁵ Hermann von Helmholtz (1821-1894)

Aktivität der drei Zapfenmechanismen mit ihren verschiedenen spektralen Empfindlichkeiten (Goldstein, 2001). Es konnten folgende Absorptionsmaxima dieser Zapfepigmente bestimmt werden: ein kurzwelliger (419nm), ein mittelwelliger (531nm) und ein langwelliger (558nm) Bereich des Spektrums oder auch Rot-, Grün- und Blauzapfen. Demnach beruht die Farbwahrnehmung auf dem Aktivitätsmuster mehrerer Rezeptoren.

Das Pigmentmolekül setzt sich aus einem großen Protein, dem Opsin, und einem kleinen, lichtempfindlichen Molekül, dem Retinal, zusammen. In allen Sehpigmenten ist das Retinal identisch, doch in den verschiedenen Pigmentarten gibt es unterschiedliche Abfolgen der kleinen Molekülgruppen, aus denen das Protein besteht, die Aminosäuren. Es wird davon ausgegangen, dass diese Unterschiede für die unterschiedlichen Absorptionsspektren der verschiedenen Pigmente verantwortlich sind, denn ähnliche Aminosäuresequenzen führen zu ähnlichen Absorptionsspektren (Goldstein, 2001). Die Spektren der mittel- und langwelligen Zapfen unterscheiden sich um 27nm und haben zu 96% identische Aminosäureabfolgen. Bei kurz- und mittelwelligen Zapfen, welche um 112nm auseinander liegen, entsprechen sich nur 44% der Aminosäuren (Goldstein, 2001, Gegenfurtner, 2006).

Wenn zwei oder mehr Wellenlängen so kombiniert werden, dass sie in der Wahrnehmung des Betrachters einer einzigen Wellenlänge entsprechen, entstehen zwei physikalisch unterschiedliche Farbfelder, die aber identisch erscheinen. Sie erscheinen gleich, da sie dasselbe Aktivitätsmuster in den Zapfenrezeptoren auslösen, obwohl sie sich physikalisch unterscheiden. Zwei Farbflächen mit unterschiedlichen Wellenlängen, die jedoch perzeptuell identisch sind, werden *Metamere* genannt.

Die zweite Stufe der Farbwahrnehmung wird durch die Gegenfarbentheorie von Ewald Hering (1834-1918) beschrieben. Dieser werden drei Mechanismen zugrunde gelegt, welche entgegengesetzt auf Licht unterschiedlicher Wellenlänge oder Intensität reagieren. Der Schwarz_ - Weiß+ - Mechanismus reagiert positiv auf weißes Licht und negativ auf das Fehlen von Licht. Nach dem Rot+ - Grün_ - Mechanismus erfolgt eine positive Reaktion auf Rot und eine negative auf Grün. Beim Blau_ - Gelb+ - Mechanismus erfolgt eine positive Reaktion auf Gelb und eine negative auf Blau. Kurz: Weiß, Gelb und Rot lösen eine Reaktion aus und Schwarz, Grün und Blau nicht. Nach Herings Meinung entsprechen diese positiven und negativen Reizantworten dem Auf- und Abbau von chemischen Substanzen in der Netzhaut (Goldstein, 2001). Demnach beruht die Farbwahrnehmung auf der Aktivität von zwei antagonistischen Mechanismen: dem Blau-Gelb-Mechanismus und dem Rot-Grün-Mechanismus. Die Antworten auf die beiden Farben jedes Mechanismus sind entgegengesetzt, die eine ist erregend und die andere hemmend. Der Beweis für die Gegenfarbentheorie ist darin begründet, dass Neuronen auf verschiedene Wellenlängen mit antagonistischen elektrischen Signalen reagieren.

Eine Störung in einem dieser Systeme kann zu einer Farbfehlsichtigkeit führen. Es können drei Arten von Farbfehlsichtigkeit unterschieden werden: die Monochromasie, die Dichromasie und die anomale Trichromasie. Häufig werden Ishihara-Tafeln oder die Schillingschen Farbtafeln zur Diagnose von Farbfehlsichtigkeit verwendet (Goldstein, 2001). Die Gene für die Rot- und Grünpigmente befinden sich auf dem X-Chromosom, wenn eines dieser Gene fehlt, kommt auch der Zapfentyp nicht vor. Da Männer nur ein X-Chromosom besitzen, leiden sie häufiger unter genetisch bedingten Rot-Grün-Farbsehstörungen als Frauen (Gegenfurtner, 2006).