Farbwahrnehmung

Die **Farbwahrnehmung** ist als Teilbereich des Sehens die Fähigkeit, elektromagnetische Wellen verschiedener Wellenlängen in ihrer Intensität zu unterscheiden. Diese Fähigkeit ist im ganzen Tierreich verbreitet. Das Absorptionsspektrum der wahrgenommenen und unterscheidbaren Wellenlängen charakterisiert artspezifisch diese visuelle Qualität.

Geschichte der Erforschung

- Isaac Newton entdeckt, dass Licht aus verschiedenen Farbanteilen zusammengesetzt ist und beschreibt das Phänomen der Metamerie (unterschiedlich zusammengesetztes Licht kann denselben Farbeindruck hervorrufen). Er prägt den Satz "The rays are not coloured" (Die Lichtstrahlen sind nicht farbig). Goethe lehnt diesen Ansatz ab, da er subjektiv „helles Gelb“ und „dunkles Blau“ sieht, als Grundlage für seine Farbenlehre.
- 1794: John Dalton berichtet über seine Farbfehlsichtigkeit. Er sah Rot nur als undeutlichen Schatten, Orange, Gelb und Grün nahm er nur als verschiedene Abstufungen von Gelb wahr (deshalb wurde die Rot-Grün-Blindheit auch als „Daltonismus“ bezeichnet.)
- 1802: Thomas Young vermutet, dass die Möglichkeit, alle Farben aus drei Primärfarben zusammenzusetzen, auf physiologischen Vorgängen in der Netzhaut beruht und postuliert drei Rezeptortypen, die zu den Primärfarben passen.
- James Clerk Maxwell identifiziert zwei Typen des „Daltonismus“ und erklärt sie mit Hilfe seiner Drei-Rezeptoren-Theorie.
- Der Psychologe Ewald Hering entwickelt seine Vierfarbentheorie als Gegenthese. Die Lösung des Widerspruchs und eine Weiterentwicklung der Sicht gelingt von Kries mit der Kries-Zonentheorie.
- John William Strutt entwickelt das Anomaloskop, mit dem die Farbtüchtigkeit getestet wird. Bei Untersuchungen entdeckt er die Rot- und die Grünschwäche.
- Mitte der 1960er Jahre entwickeln zwei Forschergruppen um Paul K. Brown und Edward McMichael jr. Mikrospektralphotometer, mit deren Hilfe die Absorption einzelner Zapfen gemessen werden kann.

Physiologie

Grundlagen

Das Wahrnehmungssystem muss mindestens zwei (beim Menschen sind es drei) unterschiedliche Typen von „Lichtrezeptoren“ haben, um unterschiedliche Zusammensetzungen des Lichts feststellen zu können.

Der Mensch besitzt zwei unterschiedliche Systeme von visuellen Rezeptoren. Stäbchen sind wesentlich empfindlicher, aber es gibt davon nur einen Typ. Diese Rezeptoren können folglich keine Farben unterscheiden. Das zweite System sind die Farbrezeptoren, die Zapfen. Davon gibt es beim Menschen drei Typen mit unterschiedlicher spektraler Empfindlichkeit. Sie sind für das Tagessehen (Photopisches Sehen) verantwortlich. Für ihre Reizantwort ist eine Leuchtdichte von mindestens 0,1 cd/cm² nötig. Unter dieser Schwelle sind nur Hell-Dunkel-Unterschiede durch die Stäbchen-Rezeptoren wahrnehmbar (skotopisches oder Nachtsehen).

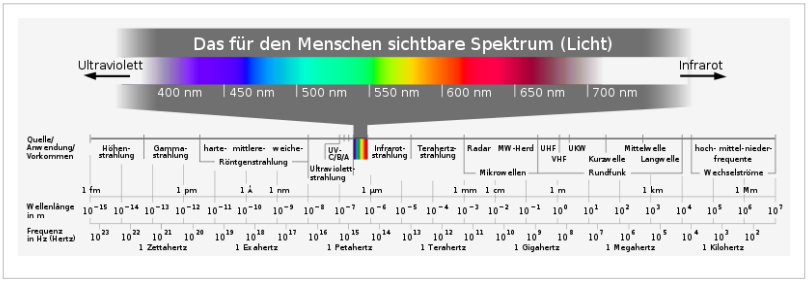
Zwar ist bei der Entstehung von Farben zu unterscheiden, ob das als farbig wahrgenommene Objekt Licht abstrahlt, oder ob es Fremdlicht reflektiert, streut, beugt oder bricht. Der auftreffende Farbreiz und damit die Wahrnehmung ist allerdings davon unabhängig.

Im Alltag „kommt die Farbe“ meist von Körpern, die durch Licht mit einem kontinuierlichen Lichtspektrum beleuchtet werden. Solches „weißes Licht“ wird in der Regel von heißen Körpern mit unterschiedlichen Tönungen ausgestrahlt, Beispiele sind die Sonne, die Kerzenflamme oder Glühlampen. Durch Entwicklungen neuerer Technik nehmen Lichtquellen zu, die gut definierte Wellenlängen aussenden, Ursache dafür sind Elektronensprünge in den

Energieniveaus der Atome. Beispiele dafür sind Natriumdampflampen, LEDs und Laser. Licht kann durch Filter eingefärbt werden, Beispiele sind Farbgläser der Verkehrsampel. Brechung in Medien oder Beugung an Gitterstrukturen zerlegt Licht nach Wellenlängen mit dem Ergebnis unterschiedlicher Farben, Beispiele sind die Farben hinter einem Prisma oder schillernde CDs. Andere Ursachen sind Wellenüberlagerungen mit Interferenz an dünnen Schichten, wie bei "Öllachen". Körper absorbieren aus auftreffendem „weißem Licht“ einige Wellenlängen, das rückgestrahlte remittierte Licht ist sodann wegen des veränderten Spektrums farbig, hier sind als Beispiele rotes Blut und grüne Blätter zu nennen.

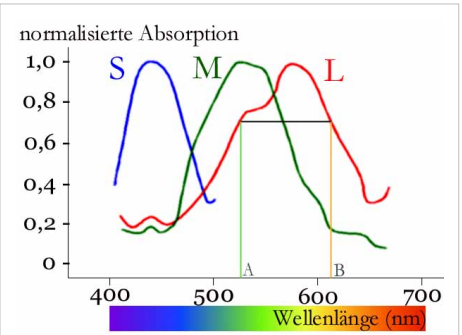
Farbreize von unterschiedlicher spektraler Zusammensetzung des Lichts können zum selben Farbeindruck (Farbvalenz) führen. Das Rot der Verkehrsampel entsteht durch einen Glasfilter, der nur das Glühlampenlicht mit Wellenlängen rund um 650 nm durchlässt. Das Rot eines Glanzkäfers oder Kolibris kann durch Interferenz des Sonnenlichtes entstehen, indem hier bestimmte, von der Schichtdicke abhängige Wellenlängen verstärkt, andere ausgelöscht werden. Die unterschiedliche Entstehungsmöglichkeit des gleichen Farbeindrucks bezeichnet man als Metamerie.

Sichtbares Licht



Für Menschen ist die elektromagnetische Strahlung des Lichtspektrums im Wellenlängenbereich von 380 bis 780 nm sichtbar. Unter seltenen Umständen kann das spektrale Sehen etwa nach einem chirurgischen Eingriff am Auge kurzwellig bis 300 nm oder langwellig bis 820 nm reichen.

Die Sehzellen



Absorptionskurven der Zapfen des Menschen

Photonen können in den Sehzellen (Photorezeptoren) eine Verformung am Proteid des Sehpurpurs bewirken und durch anschließende biochemische Vorgänge elektrische Signale (Rezeptorpotentiale) auslösen. Über die Sehnerven, die in der Netzhaut beginnen, werden diese Signale ins Zentralnervensystem geleitet und zu einem Farbeindruck verarbeitet.

Es gibt zwei Systeme von Photorezeptoren beim Menschen.

- In einem System existieren *Stäbchen*, die ausschließlich auf Hell-Dunkel-Kontraste reagieren. Sie sind auch noch bei geringer Lichtintensität unter 0,1 cd/cm² aktiv und somit für das *Nachtsehen* verantwortlich.
- In einem getrennten System sind drei verschiedene Arten von *Zapfen* (Farbrezeptoren) vorhanden. Sie registrieren die spektrale Farbvalenz. Jede Art dieser Zapfen hat eine spezifische spektrale Empfindlichkeit.
  - L-Zapfen (L für Long) sind für längere Wellenlängen empfindlich. Das Absorptionsmaximum liegt etwa bei 560 nm, was einem grünlichen Gelb entspricht.
  - M-Zapfen (M für Medium) sind empfindlich für mittlere Wellenlängen. Das Absorptionsmaximum liegt hier bei etwa 530 nm, entsprechend einem Gelbgrün.
  - S-Zapfen (S für Short) sind für kürzere Wellenlängen empfindlich. Das Absorptionsmaximum liegt etwa bei 420 nm, einem Blau. S-Zapfen sind beim Menschen nur mit einem Anteil von 12 Prozent aller Zapfen vertreten.

Zapfen unterscheiden keine Wellenlängen direkt. Das Absorptionsspektrum der Zapfen gibt lediglich die Wahrscheinlichkeit an, mit der Licht einer bestimmten Wellenlänge ein Aktionspotential auslöst. Ein Aktionspotential kann von einem Photon mit der Wellenlänge A ausgelöst worden sein, aber auch von einem Photon mit der Wellenlänge B. Um also Farben zu unterscheiden, muss das Gehirn die Antworten von mindestens zwei verschiedenen Zapfentypen vergleichen. Je mehr Zapfentypen vorhanden sind, desto größer sind die Unterscheidungsmöglichkeiten. Dieses *Prinzip der Univarianz* stammt von Rushton (1972).

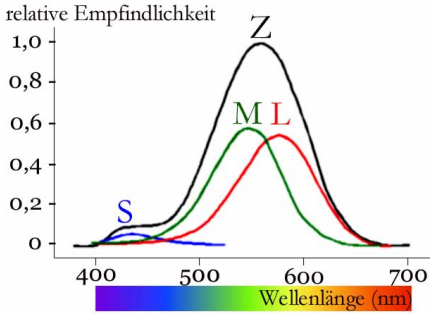
Lichtempfindliche Rezeptoren existieren nicht nur bei Primaten, wie dem Menschen, sondern auch bei vielen verschiedenen Tierarten aus ganz unterschiedlichen Verwandtschaftsgruppen (Wirbeltiere, Gliedertiere, Weichtiere).

Absorptionsmaxima verschiedener Rezeptortypen im Vergleich

Zapfentypen:	**UV**	**S**	**M**	**L**	**Stäbchen**
Mensch [1]	-	424 nm	530 nm	560 nm	*
Mensch [2]	-	420 nm	535 nm	565 nm	*
Mensch [3]	-	420 nm	530 nm	560 nm	500 nm
Rhesusaffe [4]	-	*	540 nm	565 nm	505 nm
Pferd	-	428 nm	539 nm	-	
Vögel [1]	370 nm	445 nm	508 nm	565 nm	
Goldfisch (*Carassius aureatus*) [5]	356 nm	447 nm	537 nm	623 nm	

Anmerkung:

- Absorption wird hier als Anzahl der von einem Zapfen pro Sekunde aufgenommenen Photonen bestimmt.
- Die genannten Absorptionsmaxima sind nur Richtwerte; Unterschiede gibt es nicht nur zwischen den Arten, sondern auch von Individuum zu Individuum.



Empfindlichkeitskurven der Netzhaut des Menschen in Abhängigkeit von der Wellenlänge. Die Kurve für den S-Rezeptor ist um den Faktor 3 überhöht dargestellt. Z = Sehgrube (*fovea centralis*)

Die Zapfendichte ist ungefähr in der Netzhautmitte als dem *Punkt des schärfsten Sehens*, Fovea centralis, am größten; am Rand des Gesichtsfeldes sind hingegen kaum noch Zapfen zu finden, dafür viele Stäbchen für die stäbchenvermittelte Nachtsicht. In der Fovea centralis gibt es dagegen keine Stäbchen, daher kann man nachts zum Beispiel schwach leuchtende Sterne nur sehen, wenn man etwas an ihnen "vorbeischaut", und dann nicht in Farbe.

Funktionen der Sehzellen

Zapfen und Stäbchen sind mit den nachfolgenden Nervenzellen der Netzhaut derart „verschaltet“, dass neben Registrierung der Farbqualität noch weitere Bearbeitungsprozesse möglich sind.

- Das schnelle Rot-Grün-System dient der Kantenverstärkung, die M- und L-Zapfen entstammen stammesgeschichtlich einem gemeinsamen Entwicklungsstand. Die Differenz von L- (Rot) und M- (Grün)signal wird mit der Summe beider verglichen. Bei Isoluminanzbedingungen unter Laborbedingungen, d. h. beide Zapfentypen werden mit rotem und grünem Licht gleicher Stärke beleuchtet, kann dies zum Verschwinden scharfer Kanten führen.(*minimally distinct border*-Phänomen).
- Das langsamere Blau-Gelb-System ist für die Farbkonstanz zuständig.
- Das Signal des Rotzapfens alleine wird vermutlich zur Bewegungsdetektion langsamer Bewegungen verwendet.

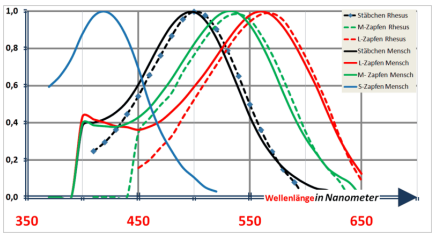
Ganglienzellen

Es gibt drei Klassen von Ganglienzellen in der Netzhaut: Hell-Dunkel-System mit On- und Off-Zentrum-Feldern (zur Erhöhung des Kontrastes – On-Zentrum: Belichtung des Zentrums ergibt Erregung, Belichtung der Peripherie ergibt Hemmung, Off-Zentrum umgekehrt), Gelb-Blau-System (Gelb löst Aktivierung des Zentrums und Hemmung der Peripherie, Blau umgekehrt), Rot-Grün-System (Rot Aktivierung des Zentrums, Hemmung der Peripherie, Grün umgekehrt)

Die Umrechnung von Drei- auf Vierfarben-System erfolgt durch Subtraktion und Addition der Rezeptor-Information.

Farbe

Farbreiz, Farbvalenz und Farbeindruck



Vergleich der Zapfen- und Stäbchen-Absorption von Mensch und Rhesusaffe (mikrophotometrisch von Bowmaker 1978 bzw. 1983 vermessen)

Farbreiz - Farbvalenz - Farbeindruck im Kontrast rot-grün und blau-gelb variiert in Hell/Dunkel

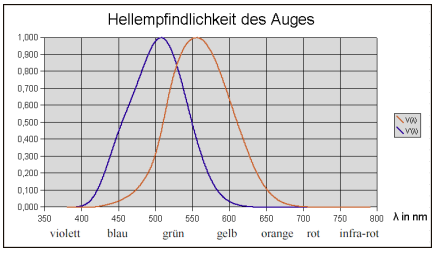
Der Zusammenhang der Begriffe der Farbe/ Farbmetrik

Begriff	Wirkort	Wirkart	Fachgebiet
Farbreiz	Lichtquelle	Sichtbares Licht (380 nm bis 780 nm)	Entstehung von Farben / Optik
Farbvalenz	Auge, insbesondere Zapfen	Farbwahrnehmung	Physiologie
Farbe/Farbempfindung	Gehirn	Erleben und Psyche	Psychologie

- Der Farbreiz ist die Strahlungsleistung, die in den Zapfen der Netzhaut des Auges absorbiert wird. Er ist die physikalische Ursache von Farbvalenz und Farbempfindung.

- Die Farbvalenz ist die physiologische farbliche Wirkung einer Strahlung. Sie ist charakterisiert durch die Erregungszustände der drei Zapfenarten des menschlichen Auges, die vom (physikalischen) Farbreiz abhängig sind.
- Die Farbempfindung entsteht durch Zusammenwirken der (auftreffenden) „mittleren“ Gesamthelligkeit und der Farbkonstanzleistungen des Gehirns. Das *trichromatische Sehen* - die Reizantwort der drei Zapfenarten - erreicht nicht das Bewusstsein. Entlang der Erregungsleitung von den Sehzellen zum wahrnehmenden Großhirn werden - wahrscheinlich im Corpus geniculatum laterale - die Parameterpaare Schwarz/Weiß (Hellwert), Rot/Grün, Blau/Gelb (zwei konträre Buntpaare) geformt. Beleg dafür ist auch, dass empfindungsgemäßer dreidimensionaler Farbraum der menschlichen Farbwahrnehmung näher kommt als ein direkter „Zapfenraum“. Das Zusammenspiel von „Hell“ und „Bunt“ lässt sich durch den Purkinje-Effekt oder den Pulfrich-Effekt überprüfen.
- Eine Spektralfarbe ist der enggefasste, monochromatische Farbreiz einer Strahlung. Monochromatische Strahlung kann von einem Emissionsstrahler (wie einer Natriumdampflampe) ausgehen. Ein solcher Farbreiz kann aber auch von einem Monochromator oder einem Interferenzfilter erzeugt werden. Zu jeder monochromatischen Strahlung im sichtbaren Bereich gehört eine bestimmte Farbempfindung. Farben, die durch monochromatische Strahlung entstehen, heißen Spektralfarben. Die "Monochromasie" der Spektralfarbe wird durch die Breite des Wellenlängenbereiches - die spektrale Bandbreite - angegeben.

Farbe und Helligkeit



V(lambda)-Kurve: Hellempfindlichkeitskurve für Nacht-(links) und Tagsehen

Erst ab einer bestimmten Helligkeit ist die aus drei Komponenten gebildete *Farbenwelt* gegeben, das trichromatische Sehen mit den Zapfen, die jeweils unterschiedliche Opsine enthalten (dieser Helligkeitsbereich wird in der V(lambda)-Kurve dargestellt). Diese drei Zapfentypen, deren Erregungen die Farbvalenz der einfallenden Strahlung als untrennbare Gesamtwirkung der drei Einzelerregungen liefern, haben unterschiedliche *spektrale Empfindlichkeitskurven* beim durchschnittlichen farbnormalsichtigen Beobachter. Normiert auf gleiche Gesamtflächen der drei Kurvenzüge ergeben sich die *Normspektralwertfunktionen*. Wenn also jeder Rezeptor 1/3 der Gesamterregung liefert, dann wird *unbunt* (weiß, grau oder schwarz) empfunden. Die Größe der Gesamterregung ($B+G+R$) ergibt die *Farbhelligkeit*. Der Farbton ist durch die relativen Erregungen b , g , r gegeben: $b=B/(B+G+R)$usw. Da gilt: $b+g+r=1$, braucht man nur zwei Anteile (r und g) anzugeben, um einen Farbton eindeutig zu kennzeichnen. In einer r - g -Ebene ist nur ein Dreieck möglich, weil es keine negativen Erregungen gibt. Die Ecken des Dreiecks können nicht erreicht werden, weil es keinen Farbreiz gibt, der nur einen Farbrezeptor erregt. Der Spektralfarbenzug schließt sich nicht. Um den Bogen zu schließen, braucht man die Mischfarben zwischen Violett und Rot, die Purpurgerade. Im CIE-Normvalenzsystem ergibt sich die *Normfarbtafel*, die in der DIN 5033 genutzt wird.

Theorien der Farbwahrnehmung

- Drei-Farben-Theorie von Thomas Young (weiterentwickelt von Hermann von Helmholtz): Es gibt drei Sehzell-Typen für drei Farben, die als Primärfarben bezeichnet werden. Nach Helmholtz lassen sich alle anderen Farben einschließlich Weiß und Schwarz durch additive oder subtraktive Mischung aus 3 Grundfarben erzeugen, z. B. additiv aus Rot-Grün-Blau (RGB).
- Gegenfarbtheorie: Nach Ewald Hering gibt es einen Kreis von Farben mit paarweise gegenüberliegenden Gegenfarben: Rot-Blaugrün, Purpur-Grün, Blau-Orange, Violett-Gelb. Jedes Paar von Gegenfarben ergibt in subtraktiver Mischung Schwarz und in additiver Mischung Weiß.
- Kries-Zonentheorie: Johannes von Kries (er arbeitete unter Helmholtz) führte aufgrund neurophysiologischer Forschungsergebnisse beide Theorien zusammen: Auf Rezeptorebene gilt die Drei-Farben-Theorie, bei der Verarbeitung im Zwischenhirn werden die Signale aber zu Gegenfarben verrechnet.

Der Zapfenerregungsraum als Farbraummodell

Unterschiedliche Sättigungen der Farben zum Weiß oder zum Schwarz hin können mit einer *zweidimensionalen Normfarbtafel* jedoch nicht berücksichtigt werden. Hierzu braucht man ein dreidimensionales Gebilde, den *Farbraum*, wie beispielsweise eine Kugel, bei der ein *Weißpol* und ein *Schwarzpol* vorhanden sind, und ein Farbkreis den Äquator bildet.

Sollen aber alle Farbtöne als gleichweit voneinander entfernt wahrgenommen werden, verändert sich diese Kugel zu einem merkwürdig geformten *Farbkörper*. Im Blau bekommt die Kugel einen Bauch – sie wird konvexer. Bei Purpur und Rot flacht die Kugel ab und bekommt bei Gelb ein weit herausstehendes „Knie“ – eine Ecke. Dieser subjektiv bestimmte Farbkörper der Wahrnehmung deckt sich mit dem möglichen, aus den Funktionen der Zapfenerregungen errechneten *Erregungsraum*.

Metamere Farbgleichheit

Jede Kombination von Farben erzeugt einen spezifischen Reiz (= eine bestimmte Farbe). Diese bestimmte Farbe kann auch durch die Kombination anderer Farben erzeugt werden (s.a. Musterbild). Dieser Effekt wird *metamere Farbgleichheit* genannt und gilt sowohl für starke Änderungen im Farbmix (komplett andere Primärfarben), als auch für geringfügige Unterschiede in der spektralen Zusammensetzung des Lichts.

Um einen bestimmten Farbeindruck zu erreichen, werden unterschiedliche Farben miteinander kombiniert (im linken Beispiel Rot-Grün-Blau). Dieser bestimmte Farbeindruck kann aber auch durch die Mischung anderer Farben erzielt werden (im rechten Beispiel Gelb-Cyan-Magenta). Diesen Effekt nennt man metamere Farbgleichheit.

Farbkonstanz

Das Farbensehen entwickelte sich in Anpassung an eine wechselnde, von Tages- und Jahreszeit abhängige Farbqualität der Beleuchtung. Morgens und abends gelangt auf die Erde eher langwelliges (rotes) Licht, mittags eher kurzwelliges (blaues).

Auf Grund des angeborenen Systems der Farbkonstanz wird die Objektfarbe trotz unterschiedlicher Beleuchtung als nahezu unverändert wahrgenommen. Ohne dieses System würde eine rote Kirsche morgens eher weiß und mittags eher schwarz aussehen, eine unreife grüne Kirsche morgens schwarz und mittags weiß.

Ein einfaches Experiment hierzu kann man leicht eingehen, wenn man sich nachts ein vom Grün oder Rot einer Verkehrsampel beleuchtetes Schild 250 (Verbot für Fahrzeuge aller Art) ansieht und dabei aufmerksam den roten Ring am runden Rand betrachtet.

In der Fotografie kann man diese Unterschiede durch Aufnahmen mit Kunstlichtfilmen bei Tag oder Tageslichtfilmen bei Kunstlicht nachvollziehen.

UV-Wahrnehmung beim Menschen

Das Rhodopsin der menschlichen Stäbchen hat zwei Absorptionsmaxima. Im sichtbaren Bereich bei 500 nm (*türkis*) reagiert der Rezeptor auf „Hell“, hinzu kommt ein Nebenmaximum im UV-Bereich bei 350 nm. Das gesunde menschliche Auge verhindert einen Reiz durch die Absorption von UV-Licht in der Augenlinse. Dies ist auch Schutzfunktion für die Netzhaut, die durch die energiereiche UV-Strahlung geschädigt wird. Menschen, denen die Linse entfernt wurde (Grauer Star) können allerdings UV-Licht wahrnehmen, ohne dies als *Farbe* zu sehen.[6]

Zäpfchen werden geschädigt und nehmen so keinen unterschiedlichen Farbreiz wahr. Die spektrale Empfindlichkeit am kurzwelligen Ende wird zu kürzeren Wellenlängen verschoben, die Intensität der Wahrnehmung steigt nicht.

Defekte der Farbwahrnehmung

Farbfehlsichtigkeit tritt in verschiedenen Formen auf:

- Rotblinde ohne Rotrezeptoren werden als Protanope (gr. *protos*, erster; gr. *an-*, nicht; gr. *ope* Blick) bezeichnet
- Grünblinde als Deuteranope (gr. *deuteros*, zweiter), sie weisen beide das Phänomen der Dichromasie auf, besitzen also nur zwei statt drei Zapfentypen.
- Rotschwäche (Protanopie) und Grünschwäche (Deuteranopie) beruhen auf veränderten Empfindlichkeiten der entsprechenden Rezeptoren.

Diese Fehlsichtigkeiten treten bei Veränderungen der Opsin-Gene auf. Aber auch Linsenverfärbungen (Vergilbungen) können die Farbwahrnehmung beeinträchtigen.

Imaginäre Farbe

Wie der Name vermuten lässt, sind dies nichtexistente, unreale Farben. Im LMS-Farbraum der Zapfen lassen sich alle wahrnehmbaren Farben beschreiben. Die Messungen in Vorbereitung des CIE-Systems und spätere mikrospektralfotometrische Bestimmungen am Auge haben objektiv nur die realen Farben bestimmen können. Prinzipiell können im dreidimensionalen Farbraum beliebige Primärvalenzen als Koordinaten genutzt werden, es ergibt sich eine ebenso große Vielzahl an Farbräumen. Dieser Raum kann allerdings größer sein als es einer Transformation des Zapfenraumes entspricht. Die „außerhalb“ liegenden und deshalb nicht-wahrnehmbaren Farbkonstrukte werden als imaginäre Farben bezeichnet. Um solche Farborte messtechnisch zu erreichen, wird bei Messungen im Farbvergleich nicht am „Ist“-Licht, sondern (faktisch als Subtraktion) am „Soll“-Licht geändert: äußere Farbmischung.

Farbwahrnehmung im Tierreich

„Farbig“ sehen

Farbe oder besser das „Farbigsehen“ ist ein Ergebnis der Nerventätigkeit, ein Konstrukt des Gehirns. Tiere haben nicht zwangsläufig eine Farbvorstellung wie der Mensch. »Farbe im hier behandelten Sinne« ist das Wahrnehmen unterschiedlicher Reize bei Licht unterschiedlicher Wellenlänge. Die Wahrnehmungen der Tierarten unterscheiden sich dabei beachtlich. Ursachen liegen in der Evolutionsgeschichte, das Sehen hat sich unabhängig voneinander mehrfach entwickelt. Die optischen Wahrnehmungsapparate besitzen mitunter sehr ähnliche Fähigkeiten.

Es gibt Unterschiede hinsichtlich der Anzahl der verschiedenen Rezeptortypen und der Reize der Wellenlängen. Bei den Wirbeltieren verfügen die meisten Säugetiere über zwei verschiedene Rezeptortypen, der Mensch und einige Primaten über drei, Reptilien und die in der Evolution aus diesen folgenden Vögel verfügen oft über vier farbunterscheidende Rezeptortypen.[1] Viele Wahrnehmungsapparate reagieren auf den Wellenlängenbereich des Lichtes, der auch für den Menschen sichtbar ist, einige werden auch von Licht aus dem ultravioletten oder infraroten Bereich gereizt.

Eine Aussage über den subjektiven Farbeindruck der Tiere (oder anderer Menschen) ist bisher nicht möglich. Experimentell nachweisbar ist die Reaktion auf Reize verschiedener Wellenlängenbereiche.

Untersuchungsmethoden

Der Nachweis von Farbwahrnehmung im Tierreich setzt die Fähigkeit des Lernens voraus. Es ist deshalb nicht ganz klar, ob das nur schwach entwickelte Farbensehen der nicht-staatenbildenden Insekten, etwa bei *Drosophila*, eine Folge der Lernschwäche oder eine Schwäche des Sehsystems ist.

Möglich wäre auch, dass komplexe Verrechnung der Farbinformation unabhängig von der Helligkeit für einige Nachttiere in der Evolution keinen Vorteil bot und sich deshalb nicht durchsetzen konnte. Das würde erklären, warum Hauskatzen, die sehr gut lernen und mehrere Zapfentypen besitzen, fast nicht auf Farben zu dressieren sind: zur Jagdzeit bei der Nacht ist für die Katze Grau wichtiger.

Auch bei nachtaktiven Wirbeltieren bleiben immer zusätzlich zu den Stäbchen zwei verschiedene Zapfensysteme erhalten. Die Stäbchen für das skotopische (Nacht-)Sehen alleine könnten vom Tageslicht geblendet werden, somit könnte das entsprechende Tier tagsüber, im photopischen (Tages-)Sehen) nahezu blind sein. Für das Bewegungssehen im Wirbeltiergehirn werden die Zapfen mit dem langwelligsten Absorptionsmaximum ausgewertet, was zu einem Evolutionsvorteil führt wenn schnelle Bewegungen auszuwerten sind. Die Helligkeitskonstanz setzt ebenfalls zwei Wahrnehmugsrezeptoren voraus. Um eine Helligkeitskonstanz auch bei wechselnden Beleuchtungsbedingungen zu ermöglichen, sind stets zwei Zapfensysteme notwendig.

Tiergattungen

Gliederfüßer

- Bei Insekten wurde das Farbensehen insbesondere bei der Honigbiene untersucht. Karl von Frisch hat gezeigt, dass man Bienen nach ihren Farbempfindungen „fragen“ kann, indem man sie auf farbige Plättchen mit Futterbelohnung dressiert. Für den Nachweis echten Farbensehens reicht es dabei nicht aus, dass ein Tier immer wieder auf die einmal als futterträchtig erfahrene Farbe zurückkehrt, denn es könnte ja die Graustufe gelernt haben. Der Sinnesreiz *Farbe* wird nur dann erkannt, wenn sie *unabhängig von der Helligkeit* immer wieder gewählt wird. Frisch prüfte dies, indem er den Bienen Farbplättchen verschiedener Helligkeit der belohnten Farbe in Konkurrenz mit anderen Farben zur Auswahl anbot, und feststellte, dass die Farbe bei der Entscheidung Priorität hat.
- Der Fangschreckenkrebs *Neogondodactylus oerstedii* besitzt 8 verschiedene Rezeptortypen im sichtbaren und vier im Ultraviolett-Bereich[7]

Niedere Wirbeltiere

Niedere Wirbeltiere und unter den Säugetieren die Beuteltiere verfügen meist über vier Zapfentypen, sie werden daher Tetrachromaten genannt. Neben den L-, M- und S-Zapfen verfügen sie über einen Ultraviolett-Zapfen, der im Bereich von weniger als 380 nm absorbiert. Da man dieses – im Vergleich zum Menschen komplexere – tetrachromatische Farbsystem bei Beuteltieren, Vögeln und Fischen findet, geht man davon aus, dass es den ursprünglichen Typus des Wirbeltier-Sehsystems darstellt.

Knochenfische

In Anpassung an die unterschiedlichen Beleuchtungsverhältnisse ihrer Lebensräume haben die verschiedenen Arten der Knochenfische unterschiedliche Systeme ausgebildet. Die meisten bisher darauf untersuchten Fische sind Tetrachromaten. Die Zahl der Zapfen und deren Absorptionsmaxima hängt dabei von ihrer Lebensweise ab: Mit zunehmender Tiefe in Gewässern ist auf Grund der stärkeren Absorption von lang- und kurzwelligem Licht die Beleuchtung zunehmend einfarbiger (monochromatisch). In klaren Meeren oder Seen erreicht der blaue Anteil des Lichtes Tiefen von über 60 Metern. In Süßwasserseen mit einer hohen Planktondichte herrscht in Tiefen von 25 Metern gelbgrünes Licht vor, in Schwarzwasserflüssen und Moorseen erreicht der Rotanteil des Lichtes höchstens eine Tiefe von 3 Metern. Gleichzeitig nimmt bei allen Gewässern die Intensität des Lichtes ab. So besitzen dämmerungsaktive oder in dunklen Regionen lebende Fische vorwiegend im roten absorbierende Zapfen, während tagaktive, in den oberen, lichtdurchfluteten Regionen lebende Fische mehr Blau- und Grünzapfen aufweisen.

- Stäbchenmonochromaten besitzen keine Zapfen, sie können nur bei sehr geringen Lichtintensitäten und nur Graustufen sehen. Das hellste Grau liefern Objekte in Grüntönen.
- Dichromaten haben zusätzlich zwei verschiedene Zapfentypen. Beispiel: Gemeine Goldmakrele (Coryphaena hippurus).
- Trichromaten besitzen ähnlich wie der Mensch drei Zapfentypen. Beispiel: Buntbarsch (*Cichlasoma longinasus*)

Ob Di- und Trichromaten auch unterschiedliche Farben wahrnehmen und unterscheiden können, hängt von der weiteren neuronalen Verarbeitung in Netzhaut und Gehirn ab.[5]

Vögel

Hühner besitzen neben dem Rhodopsin der Stäbchen vier Zapfenpigmente für Rot (Absorptionsmaximum bei ca. 570 nm), Grün (ca. 510 nm), Blau (ca. 450 nm) und Violett (ca. 420 nm). Zusätzlich befindet sich im Pinealorgan (Zirbeldrüse/Epiphyse) ein weiteres Pigment, das Pinopsin (ca. 460 nm). [8]

Vögel und ebenso die Reptilien haben in ihren Zapfen mit Carotinoiden gefärbte und farblose Öltröpfchen, die wie ein Farbfilter funktionieren. Diese Filter engen die Absorptionsspektren der Zapfentypen ein und verbessern damit die Unterscheidbarkeit verschiedener Farben. Säugetiere, somit auch der Mensch, besitzen diese Farbfilter nicht.

Säuger

- Mäuse haben neben dem Stäbchenpigment Rhodopsin nur zwei Zapfenpigmente für Grün (Absorptionsmaximum ca. 510 nm) und Blau (ca. 350 nm). Dass Hunde keinen Farbsinn haben, sie also Schwarz-Weiß sehen, wird selbst in populärwissenschaftlichen Beiträgen noch immer behauptet[9] . Doch auch der Haushund verfügt über zwei Zapfenarten mit Empfindlichkeiten im grünen und blauen Spektralbereich.
- Primaten können „farbig“ sehen. Wie Untersuchungen an Affen am japanischen Nationalen Forschungsinstitut in Tsukuba ergaben[10] ist die Fähigkeit, Farbtöne unabhängig von der Helligkeit wahrzunehmen, nicht angeboren. Dies stellte man bei Affen fest, die in monochromatischem Licht aufgewachsen waren. Sie konnten ein farbiges Objekt immer dann nicht wiedererkennen, wenn dies bei abweichenden Beleuchtungsverhältnissen Licht unterschiedlicher Wellenlänge reflektierte.

Tetrachromasie

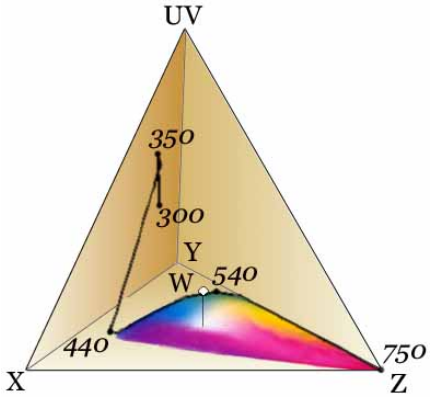
Viele Insekten, Vögel, Eidechsen, Schildkröten und Fische haben Rezeptoren in ihrer Netzhaut, die auch bei Licht kürzer als 400 nm - also durch Ultraviolett - gereizt werden.[1]

Geschichte

- Sir John Lubbock, ein Freund und Nachbar von Charles Darwin, stellte vor 1882 fest, dass Ameisen unter Ultraviolett (UV) ihre Puppen aufnehmen und aus dem Strahlungsbereich tragen.
- Karl von Frisch stellte in den 1950er Jahren fest, dass Bienen und Ameisen UV-Licht als Farbe wahrnehmen.

Ultraviolett-Wahrnehmung

Auf Grund des vierten Zapfentyps, der im Ultraviolett (UV) sein Absorptionsmaximum hat, können tetrachromatische Tiere wie einige Insekten, nahezu alle Fische (Goldfisch), Reptilien, die Ursäuger Australiens und Vögel mehr Farben unterscheiden als der Mensch. Untersuchungen am Wellensittich (*Melapsittacus undulatus*) ergaben, dass der Vogel nicht nur die Farben, die auch der Mensch unterscheidet, wahrnehmen kann, sondern darüber hinaus auch Mischungen mit unterschiedlichem UV-Anteil. So unterscheidet ein Vogel je nach UV-Anteil zum Beispiel bei einem bestimmten Blau verschiedene Farben, wo der Mensch nur eine einzige wahrnehmen kann.



Farbtetraeder für die Schildkröte (*Pseudomys scripta elegans*). W = Weißpunkt. Zahlenangaben in Nanometern

Aus der Anzahl der Zapfentypen kann jedoch nicht unmittelbar geschlossen werden, dass Tiere auch die entsprechende Anzahl von Farben unterscheiden können. Dies hängt von der Weiterverarbeitung der Farbinformation in Netzhaut und Gehirn ab und kann erst durch Verhaltensexperimente untersucht werden.

Bedeutung

- Die Fähigkeit, Ultraviolett wahrnehmen zu können, spielt für einige Vögel bei der Balz eine Rolle
  - Messungen der UV-Reflexion ergaben, dass von 139 Arten, bei denen sich Männchen und Weibchen für das menschliche Auge nicht unterscheiden lassen, sich bei mehr als 90 % der Arten die Geschlechter im UV-Muster unterscheiden.[11]
  - Bei Männchen 108 australischer Vogelarten reflektieren diejenigen Stellen des Gefieders, die bei der Balz eine Rolle spielen, mehr UV als andere Gefiederareale.[12]
  - Bei der Blaumeise (*Parus caeruleus*) wählen die Weibchen bevorzugt diejenigen Männchen, die am meisten UV reflektieren. Da die Reflexion des UV von der Mikrostruktur der Federn abhängt, kann sie Auskunft über die Gesundheit der Männchen geben.
  - Beim Azurbischof (*Guiraca caerulea*) besetzen die Männchen mit der höchsten UV-Reflexion die größten und ertragreichsten Reviere und füttern ihre Jungen am häufigsten.[13]

Aber auch beim Nahrungserwerb spielt die Wahrnehmung von Ultraviolett oder dessen Wirkungen eine Rolle.

- Die Oberfläche von vielen Früchten reflektiert Ultraviolett. Dadurch ist es für Tiere mit dem Vermögen, Ultraviolett wahrzunehmen, leichter, diese aufzufinden.[14]
- Turmfalken (*Falco tinnunculus*) entdecken die Spur ihrer Beute (Wühlmaus *Microtus agrestis*) anhand deren Markierungen, da Urin und Kot Ultraviolett reflektieren.[15]

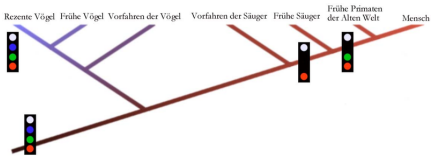
Anders als andere Pflanzen oder die Blätter, fluoreszieren reife gelbe Bananen im Ultraviolett blau. Das könnte ein Hinweis sein, dass bananenfressende Tiere so die Reife feststellen können.[16]

Evolution der Zapfentypen

Chromosomeneinfluss

Beim Menschen sind Männer häufiger rot-grün-blind als Frauen, da das Gen für den entsprechenden Zapfen auf dem X-Chromosom codiert ist, von dem Frauen zwei haben, Männer aber nur eins. Falls ein Gendefekt auf einem X-Chromosom vorliegt, kann daher bei Frauen in der Regel trotzdem noch ein funktionierendes Genprodukt hergestellt werden, da noch ein intaktes Gen auf dem anderen X-Chromosom vorhanden ist, bei Männern jedoch nicht.

Umwelteinfluss



Schema zur Evolution der Zapfentypen bei Wirbeltieren

Vögel besitzen vier Zapfentypen, deren Absorptionsmaxima bei 370 nm (UV-Typ), 445 nm (S-Typ), 508 nm (M-Typ) und 565 nm (L-Typ) liegen. Auf Grund von Vergleichen der DNS-Sequenzen verschiedener Opsin-Typen bei verschiedenen rezenten Tieren nimmt man an, dass auch die gemeinsamen Vorfahren der Vögel und Säuger vier Zapfentypen besaßen. In einer frühen Phase der Säugerevolution gingen die mittleren S- und M-Typen verloren. Es wird angenommen, dass diese Tiere nachtaktiv waren und deswegen diese Veränderung im Sehsystem tolerieren konnten. Vor ungefähr 40 Millionen Jahren entstand mit dem Übergang zur Tagaktivität bei den Vorfahren der Primaten der Alten Welt durch Genduplikation ein dritter Zapfentyp, so dass wieder ein M-Typ (530 nm) zur Verfügung stand, dessen Absorptionsmaximum sich aber nur wenig vom L-Typ (560 nm) unterscheidet. Ein selektiver Vorteil bestand möglicherweise darin, dass sich mit drei Zapfentypen Früchte als Nahrungsquelle besser unterscheiden lassen als mit zwei. [1]

Kulturgeschichte

Zwar sind die neuronalen Wege und Mechanismen der Verarbeitung von Farbinformationen beim Menschen im Prinzip bekannt, wie aber das Gehirn die Aktivität der Neuronen in ein mentales Bild „übersetzt“, also letztlich der Prozess des Bewusstwerdens von Farbe, ist nicht bekannt. „Offenbar ist es nicht die primäre entwicklungsgeschichtliche Aufgabe des Sehsinnes, ästhetische Empfindungen hervorzubringen. Vielmehr scheint es seine wichtigste Aufgabe zu sein, dem Individuum durch sichere Orientierung und durch optimales Erkennen das Überleben zu gewährleisten. Deshalb hat sich der Sehsinn so herausgebildet, dass er sich an die Beleuchtungsumstände weitestgehend anpassen kann.“ (Harald Küppers[17]) Hinweise, dass auf dieser Stufe der Wahrnehmung kulturelle und damit durch Lernprozesse beeinflusste Unterschiede bestehen, gibt die Benennung von Farben und die Einteilung des Farbspektrums in Farbgruppen.

Farbnamen und Farbsystem

- Empedokles fasst Weiß und Schwarz als Farben auf.
- Aristoteles setzt in seinem Werk *De sensu* („Über die Sinne“) die Helligkeit der Luft der Farbe Weiß von Körpern gleich, Dunkelheit entspricht der Farbe Schwarz. Die Farben setzen sich aus unterschiedlichen Mischungen von Weiß und Schwarz zusammen.

Nach diesen Vorstellungen wurden die Farben bis ins 17. Jahrhundert nach einer Helligkeitsskala angeordnet: Weiß – Gelb – Rot – Blau – Schwarz. Während heutzutage eine Farbe durch Farbton, Sättigung und Helligkeit definiert ist, sah man den Farbton bis dahin nur als Folge von Helligkeit an.[18]

Diese Sichtweise spiegelt sich auch in der Etymologie der Farbnamen wider: So gehen die Begriffe Weiß und Gelb auf eine gemeinsame indogermanische sprachliche Wurzel mit der Bedeutung ›hell, blank, glänzend‹ (fr: *blanc*, it: *bianca* =Weiß) zurück.

Sehen und Hören

Visuell wird die Vielfalt der Welt durch eine „Rezeptorenfläche“ aufgenommen. Die Besonderheit des Farbensehens besteht darin, dass in einem engbegrenzten Bereich der Netzhaut durch die Zapfen der *Farbreiz* aufgenommen wird. Beim Hörsinn wird an zwei (gegenüberliegenden) Stellen jede Frequenz durch einen eigenen Rezeptor wahrgenommen. Die spektrale, also visuelle, Vielfalt der Außenwelt wird auf drei Reizgrößen abgebildet. Andere Lebewesen haben andere visuelle Systeme, aber der Mensch nimmt metamere Reize als gleich war, dadurch ist eine Farbnachstellung, das Nachbilden einer Farbe durch andere Bedingungen, überhaupt erst möglich. Musikinstrumente lassen sich dagegen auf Grund etwa von Obertönen deutlich unterscheiden.

Die Illusion einer farbigen Welt

Sobald man das Bewusstsein des Menschen in Gegensatz zu seiner materiellen Basis, also dem Gehirn und der objektiven Umwelt setzt, wird Farbe zu einem eigenständigen Objekt. Als solches „Objekt Farbe“ existiert es in der Umgebung nicht.

> „Die Farben sind vom Gehirn generierte Erlebnisqualitäten bloßer elektromagnetischer Strahlung in einer absolut farblosen Welt.“
>
> – Eckart Voland[19] [20]
>
> “Rays are not colored”
>
> „(Licht-)Strahlen sind nicht gefärbt“
>
> – Newton[21]

Der Hirnforscher Gerhard Roth vertritt die Auffassung, dass die erlebte ›Wirklichkeit‹ unserer Welt (einschl. Farben und Musik) nur die durch unser Gehirn interpretierte Realität ist.[22]

Die Philosophie des Geistes und die Neurowissenschaften widmen sich dem Zustandekommen des qualitativen Charakters der Farbwahrnehmung.

Aus Sicht der Physik gibt es elektromagnetische Wellen unterschiedlicher Wellenlänge und damit unterschiedlichen Energieinhalts. Dieser Farbreiz ruft in unterschiedlichen Sinneszellen Wechselwirkungen hervor. Dadurch entsteht ursächlich in den Sinneszellen und weitergeleitet im Zentralnervensystem ein unterschiedlicher Wert der Reaktionstiefe, die Farbvalenz. Farbe wird wahrnehmbar, ein objektiv feststellbarer Zustand. In einer langen Entwicklung ist ein System für die visuelle Betrachtung der Umwelt entstanden. Die Wahrnehmung von Farben erlaubt die Orientierung und Bewegung in der Welt. Es können Gefahren oder Annehmlichkeiten erkannt werden. Die Umwelt überträgt in den Lichtstrahlen eine Information. Farbe ist eine Übersetzung dieser Information in der Umwelt durch das Nervensystem.

Farbkategorien

Im europäischen Kulturkreis werden die vielen unterschiedlichen Farbnuancen einigen wenigen Farbkategorien zugeordnet: Violett, Blau, Grün, Gelb, Orange, Rot, Rosa, Braun. Untersuchungen ergaben, dass die Berimos auf Papua-Neuguinea nur fünf Kategorien verwendeten (s. hierzu auch Prototypensemantik). So ordnen sie einen weiten Bereich an Farbnuancen, der von Europäern in die beiden Kategorien Grün und Blau eingeteilt wird, nur einem Begriff zu.[23]

Siehe auch

- Ishihara-Farbtafel
- Farnsworth-Test
- Anomaloskop
- Zur Farbenlehre Naturwissenschaftliche Arbeit von Johann Wolfgang von Goethe, 1810

Weblinks

- Grundlagen zur Farbe von Karl Gegenfurtner [24]
- Farbwahrnehmung mit anschaulichen Bildern [25]
- Colour and Vision Research Labs Tabellen zu Farbe und Farbwahrnehmung, Tristimulus-Werte, ausführliche Chromatizitätswerte [26]
- Farbsehtests [27]
- Subjektivität der Farbnamen [28]
- – Links, Farbtests, Bilder mit Simulation verschiedener Farbfehlsichtigkeiten [29]
- Warum das rechte Auge Farben anders wahrnimmt als das linke [30]
- Bruce MacEvoy: Color Vision (en.) [31]
- Was wir bei Farben fühlen [32]

Baum und Gras ist grün - dies hier ist aber nicht Natur, sondern ein generiertes Bild auf einem technischen Gerät, bei dem die aufgenommen Wellenlängen geändert, aber der Farbeindruck dennoch ähnlich ist.

- Programme zu Farbenlehre und Farbwahrnehmung [33]
- Datensammlung zu CIE-Daten, online verfügbar [34]
- Applets zur Visualisierung der spektralen Verläufen und umfangreiche Datensammlung [35]

Einzelnachweise

[1] Timothy H. Goldsmith, *Vögel sehen die Welt bunter*, in *Spektrum der Wissenschaft*, Januar 2007, S. 96-103; → Spektrum (http://www.spektrum.de/artikel/860314) und (PDF (http://www.wissenschaft-online.de/artikel/860255&_wis=1))

[2] Jeremy Nathans, *Die Gene für das Farbensehen*, in *Spektrum der Wissenschaft*, April 1989, S. 68 ff.

[3] Bowmaker & Mollon (1983): Human rods and cones, Wertetabelle bei Colour and Vision Research Labs (http://cvrl.ucl.ac.uk/)

[4] Bowmaker et al, (1978): Rhesus monkey rods, Wertetabelle bei Colour and Vision Research Labs (http://cvrl.ucl.ac.uk/)

[5] Palacios A.G.; Varela F.J.; Srivastava R.; Goldsmith T.H.1, Vision Research, Volume 38, Number 14, July 1998, pp. 2135-2146(12)

[6] G.Wald: *Alleged effects of the near ultraviolet on human vision*. In: J.Opt.Soc.Amer. 42, 171-177

[7] *Die bunte Welt der Krebse* (http://www.wissenschaft-online.de/abo/spektrum/archiv/4724), In *Spektrum der Wissenschaft*, Januar 2000, S. 13

[8] Jeremy M. Berg u. a.: *Biochemie*, Spektrum akademischer Verlag Heidelberg, 5. Auflage 2003, S. 1002. ISBN 3-8274-1303-6

[9] ZDF, 29. Januar 2009, Quiz der Tiere

[10] In Current Biology Bd.14, S. 1267, 2004

[11] Muir D. Eaton: *Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism among sexually "monochromatic" birds* (http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1182419), In: Proc Natl Acad Sci U S A. 2005 August 2; 102(31): 10942–10946

[12] F. Hausmann: *The evolutionary significance of ultraviolet reflectance and florescence in birds*, Honours Thesis (1997)

F. Hausmann u. a.: *UV signals in birds are special*. In *Proc. R. Soc. Lond. B* (http://www.bio.ic.ac.uk/research/iowens/pdf of papers/McNaught&Owens 2002 JEB.pdf#search=""FRanziska hausmann" UV"), 2002

[13] Lynn Siefferman, Geoffrey Hill (Department of Biological Sciences, Auburn University, Auburn): *Journal of the Alabama Academy of Science* (http://www.highbeam.com/Doc.aspx?DocId=1G1:79664711&tab=LIB), 1. April 2001

[14] Dietrich Burkhardt. In *Die Naturwissenschaften*, (April 1982) Vol. 69, No. 4, S. 153

[15] Jussi Viitala u. a.: *Nature* 373, 425 - 427 (http://www.nature.com/doifinder/10.1038/373425a0), 2. Februar 1995

[16] Blaue Bananen (http://www.chemie.de/news/d/88425/)

[17] Harald Küppers: *Harmonielehre der Farben*. DuMont, Köln 1989. ISBN 3770121929

[18] Georges Roque: *Licht und Farbe*. In *Spektrum der Wissenschaft – Spezial 2004*, Heft 5:*Farbe*, S.10 ff.

[19] Eckart Voland: *Die Fortschrittsillusion* (http://www.spektrum.de/voland), In: *Spektrum der Wissenschaft* 4/07 vom April 2007

[20] wissenschaft online (http://www.wissenschaft-online.de/artikel/862831)
[21] Isaac Newton, Opticks
[22] Gerhard Roth: *Das Gehirn und seine Wirklichkeit.* Kognitive Neurobiologie und ihre philosophischen Konsequenzen. Suhrkamp, Frankfurt 1997 ISBN 3-518-28875-X
[23] Jules Davidoff, Debi Roberson. In *Nature*, Band 398, S. 203ff, 18. März 1999 → nature (PDF) (http://www.icsi.berkeley.edu/~kay/tics.pdf)
[24] http://www.allpsych.uni-giessen.de/karl/teach/farbe.html
[25] http://www.filmscanner.info/Farbwahrnehmung.html
[26] http://cvrl.ucl.ac.uk/
[27] http://archiv.christoph-hoffmann.de/ESS/Semi/Farbsehtests.pdf
[28] http://www.farbnamen.ch
[29] http://www.ichbinfarbenblind.de
[30] http://www.wissenschaft.de/wissen/news/260387.html
[31] http://www.handprint.com/HP/WCL/wcolor.html
[32] http://www.metacolor.de/assoziationen.htm
[33] http://www.solstice.de/physikprogramme/farbenlehre/programme-zur-farbenlehre.html
[34] http://cvrl.ioo.ucl.ac.uk
[35] http://www.brucelindbloom.com/CIESpectralCalculator.html

Quelle(n) und Bearbeiter des/der Artikel(s)

Farbwahrnehmung *Quelle*: http://de.wikipedia.org/w/index.php?oldid=83048770 *Bearbeiter*: 24-online, ALE!, Abdull, Abu el mot, Adornix, Aka, Al'be:do, Alexander Z., Andreas S., AndreasH, Anhi, Armin P., Arno Matthias, Asb, Astralkörper, Aths, Atompilz, Bertonymus, Biomenne, Blaufisch, Boonekamp, Brackenheim, BuSchu, Candid Dauth, Ce2, Cepheiden, Chiliman, ChristophDemmer, Claudioverfuerth, Cleverboy, Cornelia-etc., Cosine, Cryptodirum, D, Der.Till, Der.Traeumer, DerHexer, Diba, Die zuckerschnute, Dietzel65, DiplomBastler, Don Magnifico, Drahreg01, Dudy001, Dundak, ErikDunsing, FabianSch, Farino, Fish-guts, Florian Adler, Friedrich Graf, Fubar, Gerbil, Guidod, HaSee, Halbarath, Hardcoreraveman, Hardenacke, Hati, He3nry, Heinte, Henning M, Herbert Lehner, Hewa, Howwi, Hubertl, Ibn Battuta, Itu, Jens Liebenau, Jergen, Jodo, Jom, Josef.schneider, Joshiko, Kai11, Kats-rule, Kku, Konrad Lackerbeck, Kursch, Lueggu, MBq, Markus Mueller, Maus-78, Mdo, Michael Gäbler, Morten Haan, Nevermore4ever, Next2u, Nolispanmo, Nothere, Olaf Studt, Paddy, ParaDox, Peter200, Phiki, Philipendula, Philipp Wetzlar, Phrood, Pik-Asso, Pittimann, Pluckerwank, Prof. Holzfäller, R*elation, Randonneur, Regi51, Revanimus, Rgelpke, Ri st, Rjh, RokerHRO, Rufus46, Ruru, Schandi, Schlag.tel, Schlesinger, Schwalbe, Siggibeyer, SigmaB, Sinn, Smial, Solid State, Spawn Avatar, Spuk968, Stefan Kühn, Stefan h, Steffen84, Talaris, The Real Sancho Pansa, Thetawave, TiHa, Timk70, Tobi B., TobiWanKenobi, Tschäfer, URS, Ulfbastel, Ulrich.fuchs, Uwe Gille, W!B:, WAH, WOBE3333, Wellenlänge, WernerPopken, White rotten rabbit, Wolfgangbeyer, Worfo, Xenosophy, YourEyesOnly, Zaungast, Zenit, Zseller, 168 anonyme Bearbeitungen

Quelle(n), Lizenz(en) und Autor(en) des Bildes

Datei:Electromagnetic spectrum c.svg *Quelle*: http://de.wikipedia.org/w/index.php?title=Datei:Electromagnetic_spectrum_c.svg *Lizenz*: GNU Free Documentation License *Bearbeiter*: Horst Frank / Phrood / Anony

Datei:ZapfenAbsorption.png *Quelle*: http://de.wikipedia.org/w/index.php?title=Datei:ZapfenAbsorption.png *Lizenz*: unbekannt *Bearbeiter*: Original uploader was Hati at de.wikipedia

Datei:ZapfenEmpfindlichkeit.png *Quelle*: http://de.wikipedia.org/w/index.php?title=Datei:ZapfenEmpfindlichkeit.png *Lizenz*: unbekannt *Bearbeiter*: Original uploader was Hati at de.wikipedia

Datei:Zapfen mensch-rhesus.png *Quelle*: http://de.wikipedia.org/w/index.php?title=Datei:Zapfen_mensch-rhesus.png *Lizenz*: unbekannt *Bearbeiter*: Benutzer:Arno Matthias

Datei:Sonnenschirm-vierfarbig.png *Quelle*: http://de.wikipedia.org/w/index.php?title=Datei:Sonnenschirm-vierfarbig.png *Lizenz*: unbekannt *Bearbeiter*: user:Boonekamp

Datei:Vlambdaps.png *Quelle*: http://de.wikipedia.org/w/index.php?title=Datei:Vlambdaps.png *Lizenz*: GNU Free Documentation License *Bearbeiter*: Anton, Chemiefrik, Denniss, DerHexer, N-regen, Tofra, 1 anonyme Bearbeitungen

Datei:Farbbildung1.jpg *Quelle*: http://de.wikipedia.org/w/index.php?title=Datei:Farbbildung1.jpg *Lizenz*: unbekannt *Bearbeiter*: Friedrich Graf

Datei:4chromat.png *Quelle*: http://de.wikipedia.org/w/index.php?title=Datei:4chromat.png *Lizenz*: unbekannt *Bearbeiter*: Forrester, Hati, Jodo, Matthias M., 1 anonyme Bearbeitungen

Datei:ZapfenEvolution.png *Quelle*: http://de.wikipedia.org/w/index.php?title=Datei:ZapfenEvolution.png *Lizenz*: unbekannt *Bearbeiter*: Original uploader was Hati at de.wikipedia

Datei:Trees-are-green.png *Quelle*: http://de.wikipedia.org/w/index.php?title=Datei:Trees-are-green.png *Lizenz*: Public Domain *Bearbeiter*: User:Boonekamp

Lizenz

Wichtiger Hinweis zu den Lizenzen

Die nachfolgenden Lizenzen bezieht sich auf den Artikeltext. Im Artikel gezeigte Bilder und Grafiken können unter einer anderen Lizenz stehen sowie von Autoren erstellt worden sein, die nicht in der Autorenliste erscheinen. Durch eine noch vorhandene technische Einschränkung werden die Lizenzinformationen für Bilder und Grafiken daher nicht angezeigt. An der Behebung dieser Einschränkung wird gearbeitet.
Das PDF ist daher nur für den privaten Gebrauch bestimmt. Eine Weiterverbreitung kann eine Urheberrechtsverletzung bedeuten.

Creative Commons Attribution-ShareAlike 3.0 Unported - Deed

Diese "Commons Deed" ist lediglich eine vereinfachte Zusammenfassung des rechtsverbindlichen Lizenzvertrages (http://de.wikipedia.org/wiki/Wikipedia:Lizenzbestimmungen_Commons_Attribution-ShareAlike_3.0_Unported) in allgemeinverständlicher Sprache.
Sie dürfen:

- das Werk bzw. den Inhalt **vervielfältigen, verbreiten und öffentlich zugänglich machen**
- **Abwandlungen und Bearbeitungen** des Werkes bzw. Inhaltes anfertigen

Zu den folgenden Bedingungen:

- **Namensnennung —** Sie müssen den Namen des Autors/Rechteinhabers in der von ihm festgelegten Weise nennen.
- **Weitergabe unter gleichen Bedingungen —** Wenn Sie das lizenzierte Werk bzw. den lizenzierten Inhalt bearbeiten, abwandeln oder in anderer Weise erkennbar als Grundlage für eigenes Schaffen verwenden, dürfen Sie die daraufhin neu entstandenen Werke bzw. Inhalte nur unter Verwendung von Lizenzbedingungen weitergeben, die mit denen dieses Lizenzvertrages identisch, vergleichbar oder kompatibel sind.

Wobei gilt:

- **Verzichtserklärung —** Jede der vorgenannten Bedingungen kann aufgehoben werden, sofern Sie die ausdrückliche Einwilligung des Rechteinhabers dazu erhalten.
- **Sonstige Rechte —** Die Lizenz hat keinerlei Einfluss auf die folgenden Rechte:
  - Die gesetzlichen Schranken des Urheberrechts und sonstigen Befugnisse zur privaten Nutzung;
  - Das Urheberpersönlichkeitsrecht des Rechteinhabers;
  - Rechte anderer Personen, entweder am Lizenzgegenstand selber oder bezüglich seiner Verwendung, zum Beispiel Persönlichkeitsrechte abgebildeter Personen.
- **Hinweis —** Im Falle einer Verbreitung müssen Sie anderen alle Lizenzbedingungen mitteilen, die für dieses Werk gelten. Am einfachsten ist es, an entsprechender Stelle einen Link auf http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/deed.de einzubinden.

Haftungsbeschränkung
Die „Commons Deed" ist kein Lizenzvertrag. Sie ist lediglich ein Referenztext, der den zugrundeliegenden Lizenzvertrag übersichtlich und in allgemeinverständlicher Sprache, aber auch stark vereinfacht wiedergibt. Die Deed selbst entfaltet keine juristische Wirkung und erscheint im eigentlichen Lizenzvertrag nicht.

GNU Free Documentation License

Version 1.2, November 2002

Copyright (C) 2000,2001,2002 Free Software Foundation, Inc.

51 Franklin St, Fifth Floor, Boston, MA 02110-1301 USA

Everyone is permitted to copy and distribute verbatim copies

of this license document, but changing it is not allowed.

0. PREAMBLE

The purpose of this License is to make a manual, textbook, or other functional and useful document "free" in the sense of freedom: to assure everyone the effective freedom to copy and redistribute it, with or without modifying it, either commercially or noncommercially. Secondarily, this License preserves for the author and publisher a way to get credit for their work, while not being considered responsible for modifications made by others.
This License is a kind of "copyleft", which means that derivative works of the document must themselves be free in the same sense. It complements the GNU General Public License, which is a copyleft license designed for free software.
We have designed this License in order to use it for manuals for free software, because free software needs free documentation: a free program should come with manuals providing the same freedoms that the software does. But this License is not limited to software manuals; it can be used for any textual work, regardless of subject matter or whether it is published as a printed book. We recommend this License principally for works whose purpose is instruction or reference.

1. APPLICABILITY AND DEFINITIONS

This License applies to any manual or other work, in any medium, that contains a notice placed by the copyright holder saying it can be distributed under the terms of this License. Such a notice grants a world-wide, royalty-free license, unlimited in duration, to use that work under the conditions stated herein. The "Document", below, refers to any such manual or work. Any member of the public is a licensee, and is addressed as "you". You accept the license if you copy, modify or distribute the work in a way requiring permission under copyright law.
A "Modified Version" of the Document means any work containing the Document or a portion of it, either copied verbatim, or with modifications and/or translated into another language.
A "Secondary Section" is a named appendix or a front-matter section of the Document that deals exclusively with the relationship of the publishers or authors of the Document to the Document's overall subject (or to related matters) and contains nothing that could fall directly within that overall subject. (Thus, if the Document is in part a textbook of mathematics, a Secondary Section may not explain any mathematics.) The relationship could be a matter of historical connection with the subject or with related matters, or of legal, commercial, philosophical, ethical or political position regarding them.
The "Invariant Sections" are certain Secondary Sections whose titles are designated, as being those of Invariant Sections, in the notice that says that the Document is released under this License. If a section does not fit the above definition of Secondary then it is not allowed to be designated as Invariant. The Document may contain zero Invariant Sections. If the Document does not identify any Invariant Sections then there are none.
The "Cover Texts" are certain short passages of text that are listed, as Front-Cover Texts or Back-Cover Texts, in the notice that says that the Document is released under this License. A Front-Cover Text may be at most 5 words, and a Back-Cover Text may be at most 25 words.
A "Transparent" copy of the Document means a machine-readable copy, represented in a format whose specification is available to the general public, that is suitable for revising the document straightforwardly with generic text editors or (for images composed of pixels) generic paint programs or (for drawings) some widely available drawing editor, and that is suitable for input to text formatters or for automatic translation to a variety of formats suitable for input to text formatters. A copy made in an otherwise Transparent file format whose markup, or absence of markup, has been arranged to thwart or discourage subsequent modification by readers is not Transparent. An image format is not Transparent if used for any substantial amount of text. A copy that is not "Transparent" is called "Opaque".
Examples of suitable formats for Transparent copies include plain ASCII without markup, Texinfo input format, LaTeX input format, SGML or XML using a publicly available DTD, and standard-conforming simple HTML, PostScript or PDF designed for human modification. Examples of transparent image formats include PNG, XCF and JPG. Opaque formats include proprietary formats that can be read and edited only by proprietary word processors, SGML or XML for which the DTD and/or processing tools are not generally available, and the machine-generated HTML, PostScript or PDF produced by some word processors for output purposes only.
The "Title Page" means, for a printed book, the title page itself, plus such following pages as are needed to hold, legibly, the material this License requires to appear in the title page. For works in formats which do not have any title page as such, "Title Page" means the text near the most prominent appearance of the work's title, preceding the beginning of the body of the text.

A section "Entitled XYZ" means a named subunit of the Document whose title either is precisely XYZ or contains XYZ in parentheses following text that translates XYZ in another language. (Here XYZ stands for a specific section name mentioned below, such as "Acknowledgements", "Dedications", "Endorsements", or "History".) To "Preserve the Title" of such a section when you modify the Document means that it remains a section "Entitled XYZ" according to this definition.
The Document may include Warranty Disclaimers next to the notice which states that this License applies to the Document. These Warranty Disclaimers are considered to be included by reference in this License, but only as regards disclaiming warranties: any other implication that these Warranty Disclaimers may have is void and has no effect on the meaning of this License.

2. VERBATIM COPYING

You may copy and distribute the Document in any medium, either commercially or noncommercially, provided that this License, the copyright notices, and the license notice saying this License applies to the Document are reproduced in all copies, and that you add no other conditions whatsoever to those of this License. You may not use technical measures to obstruct or control the reading or further copying of the copies you make or distribute. However, you may accept compensation in exchange for copies. If you distribute a large enough number of copies you must also follow the conditions in section 3.
You may also lend copies, under the same conditions stated above, and you may publicly display copies.

3. COPYING IN QUANTITY

If you publish printed copies (or copies in media that commonly have printed covers) of the Document, numbering more than 100, and the Document's license notice requires Cover Texts, you must enclose the copies in covers that carry, clearly and legibly, all these Cover Texts: Front-Cover Texts on the front cover, and Back-Cover Texts on the back cover. Both covers must also clearly and legibly identify you as the publisher of these copies. The front cover must present the full title with all words of the title equally prominent and visible. You may add other material on the covers in addition. Copying with changes limited to the covers, as long as they preserve the title of the Document and satisfy these conditions, can be treated as verbatim copying in other respects.
If the required texts for either cover are too voluminous to fit legibly, you should put the first ones listed (as many as fit reasonably) on the actual cover, and continue the rest onto adjacent pages.
If you publish or distribute Opaque copies of the Document numbering more than 100, you must either include a machine-readable Transparent copy along with each Opaque copy, or state in or with each Opaque copy a computer-network location from which the general network-using public has access to download using public-standard network protocols a complete Transparent copy of the Document, free of added material. If you use the latter option, you must take reasonably prudent steps, when you begin distribution of Opaque copies in quantity, to ensure that this Transparent copy will remain thus accessible at the stated location until at least one year after the last time you distribute an Opaque copy (directly or through your agents or retailers) of that edition to the public.
It is requested, but not required, that you contact the authors of the Document well before redistributing any large number of copies, to give them a chance to provide you with an updated version of the Document.

4. MODIFICATIONS

You may copy and distribute a Modified Version of the Document under the conditions of sections 2 and 3 above, provided that you release the Modified Version under precisely this License, with the Modified Version filling the role of the Document, thus licensing distribution and modification of the Modified Version to whoever possesses a copy of it. In addition, you must do these things in the Modified Version:

- **A.** Use in the Title Page (and on the covers, if any) a title distinct from that of the Document, and from those of previous versions (which should, if there were any, be listed in the History section of the Document). You may use the same title as a previous version if the original publisher of that version gives permission.
- **B.** List on the Title Page, as authors, one or more persons or entities responsible for authorship of the modifications in the Modified Version, together with at least five of the principal authors of the Document (all of its principal authors, if it has fewer than five), unless they release you from this requirement.
- **C.** State on the Title page the name of the publisher of the Modified Version, as the publisher.
- **D.** Preserve all the copyright notices of the Document.
- **E.** Add an appropriate copyright notice for your modifications adjacent to the other copyright notices.
- **F.** Include, immediately after the copyright notices, a license notice giving the public permission to use the Modified Version under the terms of this License, in the form shown in the Addendum below.
- **G.** Preserve in that license notice the full lists of Invariant Sections and required Cover Texts given in the Document's license notice.
- **H.** Include an unaltered copy of this License.
- **I.** Preserve the section Entitled "History", Preserve its Title, and add to it an item stating at least the title, year, new authors, and publisher of the Modified Version as given on the Title Page. If there is no section Entitled "History" in the Document, create one stating the title, year, authors, and publisher of the Document as given on its Title Page, then add an item describing the Modified Version as stated in the previous sentence.
- **J.** Preserve the network location, if any, given in the Document for public access to a Transparent copy of the Document, and likewise the network locations given in the Document for previous versions it was based on. These may be placed in the "History" section. You may omit a network location for a work that was published at least four years before the Document itself, or if the original publisher of the version it refers to gives permission.
- **K.** For any section Entitled "Acknowledgements" or "Dedications", Preserve the Title of the section, and preserve in the section all the substance and tone of each of the contributor acknowledgements and/or dedications given therein.
- **L.** Preserve all the Invariant Sections of the Document, unaltered in their text and in their titles. Section numbers or the equivalent are not considered part of the section titles.
- **M.** Delete any section Entitled "Endorsements". Such a section may not be included in the Modified Version.
- **N.** Do not retitle any existing section to be Entitled "Endorsements" or to conflict in title with any Invariant Section.
- **O.** Preserve any Warranty Disclaimers.

If the Modified Version includes new front-matter sections or appendices that qualify as Secondary Sections and contain no material copied from the Document, you may at your option designate some or all of these sections as invariant. To do this, add their titles to the list of Invariant Sections in the Modified Version's license notice. These titles must be distinct from any other section titles.
You may add a section Entitled "Endorsements", provided it contains nothing but endorsements of your Modified Version by various parties--for example, statements of peer review or that the text has been approved by an organization as the authoritative definition of a standard.
You may add a passage of up to five words as a Front-Cover Text, and a passage of up to 25 words as a Back-Cover Text, to the end of the list of Cover Texts in the Modified Version. Only one passage of Front-Cover Text and one of Back-Cover Text may be added by (or through arrangements made by) any one entity. If the Document already includes a cover text for the same cover, previously added by you or by arrangement made by the same entity you are acting on behalf of, you may not add another; but you may replace the old one, on explicit permission from the previous publisher that added the old one.
The author(s) and publisher(s) of the Document do not by this License give permission to use their names for publicity for or to assert or imply endorsement of any Modified Version.

5. COMBINING DOCUMENTS

You may combine the Document with other documents released under this License, under the terms defined in section 4 above for modified versions, provided that you include in the combination all of the Invariant Sections of all of the original documents, unmodified, and list them all as Invariant Sections of your combined work in its license notice, and that you preserve all their Warranty Disclaimers.
The combined work need only contain one copy of this License, and multiple identical Invariant Sections may be replaced with a single copy. If there are multiple Invariant Sections with the same name but different contents, make the title of each such section unique by adding at the end of it, in parentheses, the name of the original author or publisher of that section if known, or else a unique number. Make the same adjustment to the section titles in the list of Invariant Sections in the license notice of the combined work.
In the combination, you must combine any sections Entitled "History" in the various original documents, forming one section Entitled "History"; likewise combine any sections Entitled "Acknowledgements", and any sections Entitled "Dedications". You must delete all sections Entitled "Endorsements".

6. COLLECTIONS OF DOCUMENTS

You may make a collection consisting of the Document and other documents released under this License, and replace the individual copies of this License in the various documents with a single copy that is included in the collection, provided that you follow the rules of this License for verbatim copying of each of the documents in all other respects.
You may extract a single document from such a collection, and distribute it individually under this License, provided you insert a copy of this License into the extracted document, and follow this License in all other respects regarding verbatim copying of that document.

7. AGGREGATION WITH INDEPENDENT WORKS

A compilation of the Document or its derivatives with other separate and independent documents or works, in or on a volume of a storage or distribution medium, is called an "aggregate" if the copyright resulting from the compilation is not used to limit the legal rights of the compilation's users beyond what the individual works permit. When the Document is included in an aggregate, this License does not apply to the other works in the aggregate which are not themselves derivative works of the Document.
If the Cover Text requirement of section 3 is applicable to these copies of the Document, then if the Document is less than one half of the entire aggregate, the Document's Cover Texts may be placed on covers that bracket the Document within the aggregate, or the electronic equivalent of covers if the Document is in electronic form. Otherwise they must appear on printed covers that bracket the whole aggregate.

8. TRANSLATION

Translation is considered a kind of modification, so you may distribute translations of the Document under the terms of section 4. Replacing Invariant Sections with translations requires special permission from their copyright holders, but you may include translations of some or all Invariant Sections in addition to the original versions of these Invariant Sections. You may include a translation of this License, and all the license notices in the Document, and any Warranty Disclaimers, provided that you also include the original English version of this License and the original versions of those notices and disclaimers. In case of a disagreement between the translation and the original version of this License or a notice or disclaimer, the original version will prevail.
If a section in the Document is Entitled "Acknowledgements", "Dedications", or "History", the requirement (section 4) to Preserve its Title (section 1) will typically require changing the actual title.

9. TERMINATION

You may not copy, modify, sublicense, or distribute the Document except as expressly provided for under this License. Any other attempt to copy, modify, sublicense or distribute the Document is void, and will automatically terminate your rights under this License. However, parties who have received copies, or rights, from you under this License will not have their licenses terminated so long as such parties remain in full compliance.

10. FUTURE REVISIONS OF THIS LICENSE

The Free Software Foundation may publish new, revised versions of the GNU Free Documentation License from time to time. Such new versions will be similar in spirit to the present version, but may differ in detail to address new problems or concerns. See http://www.gnu.org/copyleft/.
Each version of the License is given a distinguishing version number. If the Document specifies that a particular numbered version of this License "or any later version" applies to it, you have the option of following the terms and conditions either of that specified version or of any later version that has been published (not as a draft) by the Free Software Foundation. If the Document does not specify a version number of this License, you may choose any version ever published (not as a draft) by the Free Software Foundation.

ADDENDUM: How to use this License for your documents

To use this License in a document you have written, include a copy of the License in the document and put the following copyright and license notices just after the title page:

> Copyright (c) YEAR YOUR NAME.
>
> Permission is granted to copy, distribute and/or modify this document
>
> under the terms of the GNU Free Documentation License, Version 1.2
>
> or any later version published by the Free Software Foundation;
>
> with no Invariant Sections, no Front-Cover Texts, and no Back-Cover Texts.
>
> A copy of the license is included in the section entitled
>
> "GNU Free Documentation License".

If you have Invariant Sections, Front-Cover Texts and Back-Cover Texts, replace the "with...Texts." line with this:

> with the Invariant Sections being LIST THEIR TITLES, with the
>
> Front-Cover Texts being LIST, and with the Back-Cover Texts being LIST.

If you have Invariant Sections without Cover Texts, or some other combination of the three, merge those two alternatives to suit the situation.
If your document contains nontrivial examples of program code, we recommend releasing these examples in parallel under your choice of free software license, such as the GNU General Public License, to permit their use in free software.