

Eine Hypothese für die physiologische Grundlage des Größensehens: Quantitative Untersuchungen der Informationsübertragung für Längen und Richtungen mit Punkten und Linien*

D. BECHINGER, G. KONGEHL und H. H. KORNHUBER

Abteilung für Neurologie und Sektion Neurophysiologie der Universität Ulm

Eingegangen am 15. Juli 1971

A Hypothesis for the Physiological Basis of Size Perception: A Study of Information Transmission for Length and Orientation with Endpoints and Lines

Summary. Information transmission in human perception of horizontal lengths and of orientation of lines was measured quantitatively by the method of absolute judgement and then evaluated using the methods of statistical information theory. Subjects were confronted with either full drawn lines or the endpoints only.

Results:

1. In the perception of *orientation*, the information transmitted for short exposures of $1/60$ sec is significantly less if only the endpoints instead of the full drawn lines are presented. This was to be expected from previous neurophysiological results.

2. On the other hand, the information transmitted for *length perception* under the same conditions ($1/60$ sec exposure) is not significantly different for the two cases (full lines and endpoints).

From these results it is hypothesized, that the perception of length uses neuronal connections which detect simultaneously excited cortical cell columns (even across the interhemispheric cleft) and interpret the corresponding retinal distance by means of a size constancy mechanism as length.

For the preprogramming of saccadic eye movements there might be a similar mechanism; but in this case the distance has to be interpreted as an angle without correction by size constancy and must be transformed from the retinal to the oculomotor angle.

Key words: Visual Size Perception — Sensory Information Transmission — Man.

Zusammenfassung. In der menschlichen Wahrnehmung von horizontalen Längen und von Richtungen (Orientierungen gerader Linien) wurde die Informationsübertragung quantitativ gemessen mit der Methode der absoluten Schätzung und durch Berechnung der Transinformation mittels Methoden der statistischen Informations-

* Prof. R. Jung zum 60. Geburtstag gewidmet.

theorie. Es wurden einerseits durchgezogene Linien, andererseits nur die Endpunkte von Strecken dargeboten.

Ergebnis:

1. Bei der Wahrnehmung von Richtungen ist bei kurzer Expositionszeit ($1/60$ sec) die Informationsübertragung hochsignifikant geringer bei Darbietung nur der Endpunkte statt der durchgezogenen Linien. Dies war nach neurophysiologischen Befunden zu erwarten.

2. Dagegen ist in der Längenwahrnehmung bei gleichen Bedingungen ($1/60$ sec Expositionszeit) die Informationsübertragung bei Darbietung allein der Endpunkte ebensogut wie bei durchgezogenen Linien.

Aus diesen Befunden wird die Hypothese abgeleitet, daß beim Längensehen neuronale Schaltungen simultan erregte corticale Zellsäulen entdecken (und zwar auch über den Hemisphärenspalt hinweg) und die korrespondierenden retinalen Distanzen mit Hilfe des Größenkonstanzmechanismus als Längen interpretieren.

Für die Vorprogrammierung sakkadischer Augenbewegungen ist eine ähnliche Schaltung wahrscheinlich, doch muß in diesem Fall die Distanz ohne Korrektur durch einen Größenkonstanzmechanismus als retinaler Sehwinkel interpretiert und in den korrespondierenden Blickwinkel transponiert werden.

Schlüsselwörter: Visuelle Größenwahrnehmung — Sensorische Informationsübertragung — Mensch.

Einleitung

Es gibt eine große Literatur über das Sehen von Längen oder Größen [1, 4, 5, 8, 9, 16, 17, 21, 25], aber es gibt, soweit wir wissen, keine Hypothese dafür, wie das Sehen von Länge oder Größe physiologisch funktioniert. Klar ist lediglich, daß dabei ein Größenkonstanzmechanismus im Spiel ist, der bewirkt, daß die wahrgenommene Größe eines visuellen Objekts nicht nur von der Größe der Abbildung auf der Retina abhängt, sondern auch von der Entfernung. Für diesen Größenkonstanzmechanismus gibt es eine physiologische Hypothese [19]. Auch gibt es eine Erklärung dafür, wie die Richtung (die Orientierung, der Winkel) einer visuellen Kontur physiologisch repräsentiert ist [11, 12].

Das eigentliche Problem der visuellen Wahrnehmung von Länge oder Größe bleibt aber auch dann ungelöst, wenn der Größenkonstanzmechanismus vollständig verstanden wäre, oder wenn es ihn gar nicht gäbe. Dieses Problem wurde, soweit wir wissen, bisher übersehen — vielleicht weil man es bereits mit der Abbildung auf der Netzhaut gelöst wähnte; es lautet in seiner einfachsten Form: wie stellt das visuelle System die Distanz zweier erregter Orte der Netzhaut oder zweier Zellsäulen der Sehrinde fest?

Die vorliegende Arbeit zeigt, daß der von Hubel u. Wiesel gefundene Mechanismus die Informationsübertragung für Richtungen im Sehfeld nur teilweise erklärt; sie führt ferner zu einer physiologischen Hypothese für die Wahrnehmung visueller Längen. Eine vorläufige Mitteilung dieser Untersuchung ist vorausgegangen [2].

Methodik

Unsere Methode basiert auf der statistischen Informationstheorie [7, 10]. Hier wird den Versuchspersonen zur Unterscheidung eine Folge von quantitativ verschiedenen Reizen einer Sinnesmodalität gegeben; die Antworten werden informationstheoretisch ausgewertet. Es wurden zwei verschiedene Versuchsreihen mit randomisierten Reizfolgen ausgeführt. Erstens wurden horizontale Strecken verschiedener Länge gezeigt, zweitens wurden Strecken gleicher Länge, aber mit verschiedenem Neigungswinkel angeboten. In beiden Versuchsreihen wurden durchgezogene Linien oder nur durch die zwei Endpunkte markierte Strecken in gemischter Folge dargeboten.

Die Versuchsperson schätzt bei sukzessiver randomisierter Darbietung die Längen, bzw. die Richtungen (Neigungswinkel) der Strecken (Methode der absoluten Schätzung [22, 23]). Bei den Experimenten zur Winkelschätzung wurden 36, bei den Versuchen zur Längenschätzung 31 verschiedene Reize angeboten, und zwar je 10 mal.

Versuchsanordnung (s. Abb. 1). Die 36 Reizkategorien bei der Richtungswahrnehmung entsprechen Winkeln zwischen 0° und 180° , die 31 Reizkategorien bei der Längenschätzung Strecken zwischen 0,2 und 56,3 cm. Bei der Schätzung der Neigungswinkel sehen die Versuchspersonen die Lichtbalken bzw. deren Endpunkte unter dem einem Sehwinkel von 22° , bei der Längenschätzung von $10 \text{ min} - 44^\circ$. Die Reize werden der Versuchsperson mittels eines Dia-Projektors (P) dargeboten, wobei jeder einzelne Reiz in Form eines Diapositivs vorliegt. Diese Dias werden auf eine Leinwand (L) projiziert, die sehr groß ist im Vergleich zu den Reizen, und

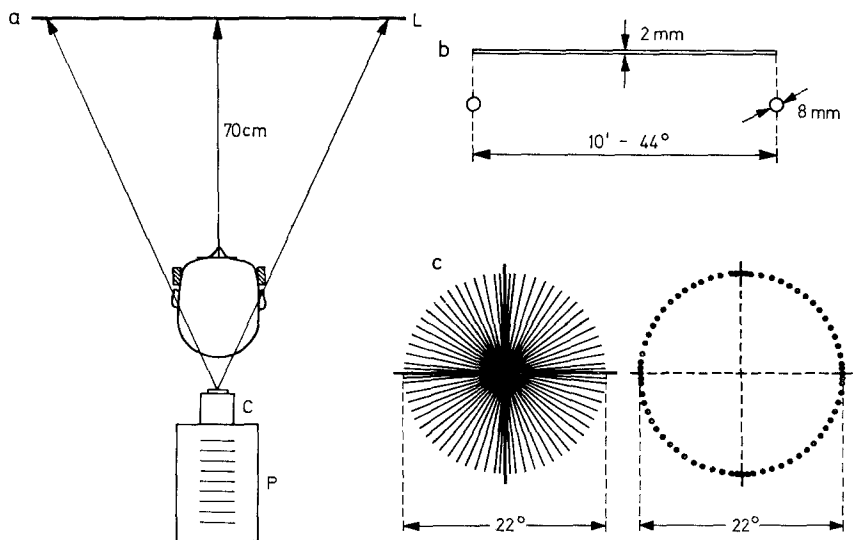


Abb. 1. a Darstellung der Versuchsanordnung: Die Reize (b oder c) wurden über die Versuchsperson hinweg auf die 70 cm von der Versuchsperson entfernte Leinwand projiziert. P Projektor, C Compuverschluss, L Leinwand. b Längenreize von 10 min bis 44° Sehwinkel, dargestellt durch ihre Endpunkte oder durchgezogene Linien. c Richtungsreize, dargestellt durch Endpunkte oder durchgezogene Linien mit Orientierungen zwischen 0 und 180°

die Versuchsperson betrachtet sie aus einem Abstand von 70 cm. Vor den Projektor ist ein Compurverschluß (C) geschaltet, der Variationen der Belichtungszeit ermöglicht. Leuchtdichte der Linien oder Punkte 15,4 ftl., Leuchtdichte des Hintergrundes 3,4 ftl. Die Experimente wurden mit Expositionszeiten von $\frac{1}{60}$ sec und von beliebig langer (unbegrenzter) Dauer vorgenommen. Die Breite der Lichtbalken beträgt 2 mm, der Durchmesser der Endpunkte 8 mm. Die Längendifferenz zwischen zwei Reizkategorien beträgt 1,87 cm, der Abstand zweier Neigungswinkel beidseits der Horizontalen und Vertikalen zunächst $2,50^\circ$, dann $3,10^\circ$ im übrigen gleichverteilt $5,63^\circ$ (vgl. Abb. 1).

Ergebnisse

Die Transinformationswerte bei der Schätzung von Längen zeigt Tab. 1, bei der Schätzung von Richtungen (Orientierungen) Tab. 2, beide Tabellen in bit/Reiz. Die Transinformationen in Kategorien/Reiz bei der Längenschätzung im Vergleich zur Richtungsschätzung sind für die Darbietungszeit von $\frac{1}{60}$ sec in Abb. 2 dargestellt, für Darbietungszeiten beliebiger Dauer in Abb. 3.

Der wichtigste Befund ist, daß die Transinformation für Längen bei $\frac{1}{60}$ sec Darbietungszeit mit durchgezogenen Linien nicht signifikant größer ist als mit Strecken, die nur durch die Endpunkte markiert sind, während unter den gleichen Versuchsbedingungen ($\frac{1}{60}$ sec Darbietungszeit) in der Richtungsschätzung die Transinformation hochsignifikant größer ist mit durchgezogenen Linien als mit Strecken dargestellt durch ihre Endpunkte (Wilcoxon-test für Paardifferenzen und t -test für Paardifferenzen, zweiseitig nach beiden Tests $P < 0,001$).

Tabelle 1. *Transinformationswerte bei der Längenwahrnehmung*

Versuchsperson Nr.	Expositionsdauer $\frac{1}{60}$ sec		Expositionsdauer beliebig	
	Linien	Endpunkte	Linien	Endpunkte
	bit/Reiz		bit/Reiz	
162	2,81	2,79	3,36	3,19
163	2,72	2,68	2,81	2,80
165	2,94	2,73	3,22	3,16
166	2,72	2,76	3,32	3,17
168	3,13	3,07	3,18	3,16
170	2,89	2,82	3,21	3,18
171	3,11	2,98	3,44	3,53
172	2,27	2,12	2,73	2,61
252	2,35	2,54	2,70	2,54
\bar{x}	2,77	2,72	3,11	3,04
SD	0,30	0,27	0,28	0,32
SE	0,10	0,09	0,09	0,11

t -Test für
Paardifferenzen
(zweiseitig)

$P = 0,24$

$P = 0,04$

Tabelle 2. *Transinformationswerte bei der Richtungswahrnehmung*

Versuchs- person Nr.	Expositionsdauer $\frac{1}{60}$ sec		Expositionsdauer beliebig	
	Linien	Endpunkte	Linien	Endpunkte
	bit/Reiz		bit/Reiz	
162	3,79	3,77	4,13	3,98
163	3,64	3,49	3,90	3,95
165	3,82	3,74	4,27	4,16
166	3,90	3,77	4,41	4,40
167	3,89	3,72	—	—
168	3,43	3,53	4,05	4,03
169	3,75	3,51	4,16	4,00
170	3,59	3,34	3,90	3,97
171	3,42	3,25	3,74	3,71
172	3,38	3,13	3,66	3,77
252	3,44	3,23	3,66	3,74
256	3,21	3,17	—	—
\bar{x}	3,61	3,47	3,99	3,97
SD	0,23	0,24	0,26	0,21
SE	0,07	0,07	0,08	0,07

t -Test für $P < 0,001$
Paardifferenzen (zweiseitig).

$P = 0,6$

Bei Darbietungszeiten von beliebiger Dauer sieht das Bild ganz anders aus, es findet sich *kein* signifikanter Unterschied zwischen „Linien“ und „Endpunkten“ bei der Richtungsschätzung mehr, und bei den Längenschätzungen besteht zwischen „Linien“ und „Endpunkten“ ein schwach signifikanter Unterschied ($P = 0,04$); in dieser Situation spielen jedoch nicht-visuelle (oculomotorische) Faktoren eine beträchtliche Rolle, und ferner wird die (geringe) Signifikanz des Unterschiedes bei der Längenschätzung noch durch das Ergebnis von Vorversuchen in Frage gestellt, bei denen mit 7 Versuchspersonen die Transinformationen für Längen in getrennten Serien mit Endpunkten und Linien bestimmt wurden, wobei sich kein signifikanter Unterschied fand (Mittelwert für Endpunkte wie für Linien = 2.62 bit/Reiz).

Die Transinformation ist natürlich durchweg bei einer Darbietungszeit von $\frac{1}{60}$ sec signifikant niedriger als bei beliebiger Dauer. Die Leistungen einer Versuchsperson im Längen- und im Richtungsversuch sowie bei kurzer und langer Darbietungszeit korrelieren stark, und verschiedene Versuchspersonen unterscheiden sich voneinander gleichsinnig und signifikant in sämtlichen Tests (Rangvarianzanalyse nach Friedmann für Längen zweiseitig $P = 0,005$, für Richtungen $P = < 0,0005$).

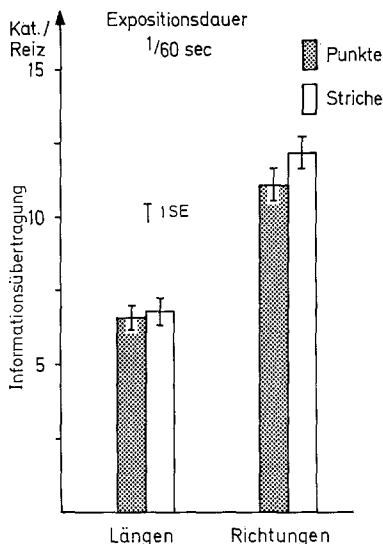


Abb. 2

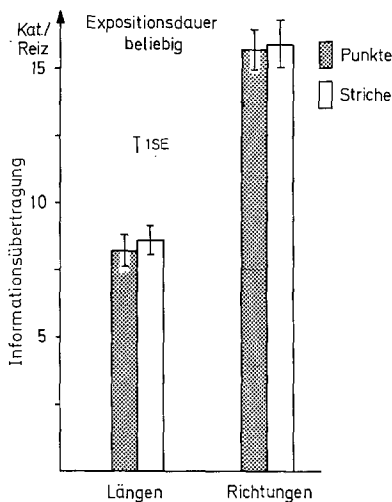


Abb. 3

Abb. 2. Informationsübertragung (in Kategorien/Reiz) bei der Längen- und Richtungswahrnehmung für Expositionszeiten von $\frac{1}{60}$ sec bei Darbietung von Endpunkten oder durchgezogenen Linien; 8 Kategorien = 3 bit, 16 Kategorien = 4 bit

Abb. 3. Informationsübertragung bei der Längen- und Richtungswahrnehmung für Expositionszeiten beliebiger Dauer bei Darbietung von Endpunkten oder durchgezogenen Linien

Diskussion

Die Informationsübertragung ist in der Wahrnehmung von Richtungen (Orientierungen von Linien) bei kurzer Expositionsdauer hoch signifikant besser, wenn man der Versuchsperson durchgezogene Linien als wenn man nur deren Endpunkte zeigt. Dies war nach der Entdeckung der Richtungsdetektoren im visuellen Cortex [11,12] zu erwarten. Der größte Teil der übertragenen Information wird allerdings auch in der Richtungswahrnehmung schon bei der Darbietung der Endpunkte allein erreicht (im vorliegenden Untersuchungsgut 90% der Transinformation bei durchgezogenen Linien, ausgedrückt in Kategorien/Reiz). Dies beweist natürlich nicht, daß Linien (Konturen) normalerweise für unsere Richtungswahrnehmung nur von untergeordneter Bedeutung wären (sie sind in der Tat von ausschlaggebender Bedeutung und keineswegs durch Endpunkte ersetzbar). Es zeigt aber, daß ein anderer Mechanismus, der mit den Endpunkten auskommt, ebenfalls wirksam sein kann. Nach der subjektiven Erfahrung einiger Versuchspersonen spielt dabei die Projektion des Lots auf die Horizontale und

Vertikale eine große Rolle; die Richtungswahrnehmung kann sich also auch aus der Beurteilung des Verhältnisses von horizontalen und vertikalen Strecken aufbauen.

Den Unterschied der Transinformation zwischen Richtungsschätzen und Längenschätzen in den Ergebnissen dieser Untersuchung wollen wir nicht interpretieren, weil es sich in beiden Fällen nicht um die Kanalkapazitäten handelt; über diese ist an anderer Stelle zu reden.

Der Befund, daß die Transinformation für Richtungen bei durchgezogener Linie signifikant größer ist als bei Darbietung nur der Endpunkte, zeigt, daß das Fehlen eines signifikanten Transinformationszuwachses bei den Linien versus Endpunkten in der Längenwahrnehmung nicht trivial ist. Die Längenwahrnehmung bedient sich offenbar eines ganz anderen Mechanismus als die Richtungswahrnehmung.

Die beiden Endpunkte, die für volle Informationsübertragung von Länge genügen, sind cortical repräsentiert in Zellsäulen senkrecht zur Cortexoberfläche. Bei der Längenwahrnehmung muß also eine Schaltung eine Rolle spielen, die simultan erregte corticale Zellsäulen entdeckt und die korrespondierenden retinalen Distanzen mit Hilfe eines Größenkonstanzmechanismus als Längen interpretiert, und zwar im Falle unserer Versuchsanordnung sogar über die Mittellinie hinweg via Balken (denn die Endpunkte lagen im linken und rechten Gesichtsfeld). Ein ähnlicher Mechanismus, der die Distanz corticaler Zellsäulen mißt, wäre auch für die Vorprogrammierung der sakkadischen Augenbewegungen nützlich, in diesem Fall aber ohne Größenkonstanzmechanismus; denn die Distanz der corticalen Zellsäulen muß nun den retinalen Winkel repräsentieren [vgl. auch 17] und diesen wiederum in den Blickwinkel transformieren, der kleiner sein kann als die Winkelprojektion auf der Retina [14].

Mögliche neuroanatomische Grundlagen für den von uns geforderten Größendetektionsmechanismus durch Assoziation entfernter Zellsäulen sind bekannt [3, 6, 12, 14a, 15, 18, 24]. Es gibt Assoziationsfasern zwischen verschiedenen Zellsäulen einer Area 17 und zwischen den Areae 17, 18, 19 und dem Temporallappen des Rhesusaffen sowie den kontralateralen Areae 18 und 19. Es ist nicht auszuschließen, daß die „hyperkomplexen“ Neurone der corticalen Sehfelder [12] zu den physiologischen Grundlagen unserer Befunde gehören; diese Neurone, die richtungsspezifisch durch eine Licht- oder Dunkelkontur erregt werden, zeigen Reaktionsminderung bei Überschreiten der Länge des exzitatorischen rezeptiven Feldes. Ob aber Reizung allein der Endpunkte die gleiche Reaktion gibt wie die Reizung des ganzen exzitatorischen rezeptiven Feldes, wurde noch nicht untersucht. Und über hyperkomplexe Neurone der Affen-Sehrinde, deren exzitatorisches Feld sich über 40° und mehr erstreckt, wurde bisher nicht berichtet.

Entfernungsschätzen über den vertikalen Meridian hinweg scheint bei Menschen nach Balkendurchschneidung [20] nicht untersucht worden zu sein. Aufgrund unserer Hypothese ist vorauszusagen, daß in solchen Fällen, wenigstens bei kurzer Expositionszeit, die Augenbewegungen unmöglich macht, eine Störung der Längenwahrnehmung besteht.

Literatur

1. Baird, J. C.: Psychophysical analysis of visual space. London: Pergamon Press 1970.
2. Bechinger, D., Kongehl, G., Kornhuber, H. H.: Visuelle Informationsübertragung beim Menschen: Richtungsanisotropie des Sehfeldes; Exponentialfunktion als optimale Längenreizverteilung; optimale Längen- nicht aber Richtungs-transinformation durch zwei Punkte. *Pflügers Arch.* **316**, R 94 (1970).
3. Choudhury, B. P., Whitteridge, D., Wilson, M. E.: The function of the callosal connections of the visual cortex. *Quart. J. exp. Physiol.* **50**, 214—219 (1965).
4. Epstein, W., Park, J., Casey, A.: The current status of the size-distance hypothesis. *Psychol. Bull.* **58**, 491—514 (1961).
5. Freeman, R. B., Jr.: Theory of cues and the psychophysics of visual space perception. *Psychon. Monogr. Suppl.* **3**, No. 13, 171—181 (1970).
6. Garey, L. J., Jones, E. G., Powell, T. P. S.: Interrelationships of striate and extrastriate cortex with the primary relay sites of the visual pathway. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.* **31**, 135—157 (1968).
7. Garner, W. R.: Uncertainty and structure as psychological concepts. New York: Wiley 1962.
8. Gogel, W. C.: The sensing of retinal size. *Vision Res.* **9**, 1079—1084 (1969).
9. Graham, C. H.: Visual space perception. In: C. H. Graham (ed.): Vision and visual perception. New York: Wiley 1965.
10. Hake, H. W., Garner, W. R.: The effect of presenting various numbers of discrete steps on scale reading accuracy. *J. exp. Psychol.* **42**, 358—366 (1951).
11. Hubel, D. H., Wiesel, T. N.: Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J. Physiol. (Lond.)* **160**, 106—154 (1962).
12. — — Receptive fields and functional architecture in two non-striate visual areas (18 and 19) of the cat. *J. Neurophysiol.* **28**, 229—289 (1965).
13. — — Receptive fields and functional architecture of the monkey striate cortex. *J. Physiol. (Lond.)* **195**, 215—243 (1968).
14. Jung, R.: Neurophysiological and psychophysical correlates in vision research. In: A. G. Karczmar and J. C. Eccles (eds.): Brain and human behavior. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1971.
- 14a. Kuypers, H. G. J. M., Szwarcbart, M. K., Mishkin, M., Rosvold, H. E.: Occipitotemporal corticocortical connections in the rhesus monkey. *Exp. Neurol.* **11**, 245—262 (1965).
15. Myers, R. E.: Commissural connections between occipital lobes of the monkey. *J. comp. Neurol.* **118**, 1—16 (1962).
16. Ogle, K. N.: The optical space sense. In: H. Davson (ed.): The eye, Vol. 4, pp. 211—417. New York: Academic Press 1962.
17. Ono, H.: Some thoughts on different perceptual tasks related to size and distance. *Psychonom. Monogr. Suppl.* **3**, No. 13, 143—151 (1970).
18. Polyak, S.: The vertebrate visual system. Chicago: University of Chicago Press 1957.

19. Richards, W.: Spatial remapping in the primate visual system. *Kybernetik* **4**, 146—156 (1968).
20. Sperry, R. W., Gazzaniga, M. S., Bogen, J. E.: Interhemispheric relationships: the neocortical commissures; syndromes of hemisphere disconnection. In: P. J. Vinken and G. W. Bruyn (eds.): *Handbook of clinical Neurology*, Vol. 4, pp. 273—290. Amsterdam: North-Holland Publ. Comp. 1969.
21. Schober, H.: *Das Sehen*, Band II. Leipzig: Fachbuchverlag 1957.
22. Stevens, S. S.: Mathematics, measurement, and psychophysics. In: S. S. Stevens (ed.): *Handbook of experimental Psychology*. New York: Wiley 1951.
23. — Guirao, M.: Subjective scaling of length and area and the matching of length to loudness and brightness. *J. exp. Psychol.* **66**, 177—186 (1963).
24. Vesbaesya, C., Whitteridge, D., Wilson, M. E.: Callosal connections of the cortex representing the area centralis. *J. Physiol. (Lond.)* **191**, 79 P (1967).
25. Woodworth, R. S., Schlosberg, H.: *Experimental Psychology*. Rev. Ed., New York: Holt, Rinehart and Winston 1954.

Dr. D. Bechinger
 Dr. G. Kongehl
 Prof. Dr. H. H. Kornhuber
 Abteilung für Neurologie
 und Sektion Neurophysiologie
 der Universität Ulm
 D-7900 Ulm, Steinhövelstr. 9
 Deutschland