

Das Auge des Menschen - Psychophysik des Sehens

Einführung in die Sinnesphysiologie

Die Aufgabe von Sinneszellen und Sinnesorganen ist die Perzeption physikalischer oder chemischer Merkmale der äußeren Umwelt (**Exteroceptoren** wie z.B. für die 5 "klassischen" Sinne *Gehör, Geruch, Geschmack, Sehsinn, Tastsinn*) oder von eigenen Körperzuständen (**Enteroceptoren** wie z.B. für *Hunger, Schmerz, Blutdruck, Gelenkstellungen, Muskelspannung*). In den Sinneszellen findet die Reiz-Erregungs-Transduktion statt, wobei es weniger um die Umwandlung von verschiedenen Energieformen als um die Steuerung der zellulären Erregung durch auftreffende äußere Energie geht. Die Reize (z.B. Licht, mechanische Auslenkung, Duftmoleküle) wirken auf molekulare Rezeptoren in der Zellmembran. Diese führen durch direkte oder indirekte Änderung der Ionenpermeabilität zu einer Potentialänderung über der Zellmembran der Sinneszelle: es entsteht ein **Rezeptorpotential**.

In Sinnesorganen sind Sinneszellen mit anderen Hilfsstrukturen verbunden, die wichtig sind für die Filterung und Weiterleitung der Reize (Beispiele: Gehörknöchelchen, Augenlinse, Iris). Hier können auch bereits die ersten neuronalen Verarbeitungsstationen zur Umwandlung und Bewertung der sensorischen Erregung liegen.

Lichtempfindlichkeit gibt es bei Vertretern fast aller Tiergruppen, auch schon bei tierischen Einzellern. Wenn sich Lichtsinneszellen zusammenlagern und oft auch andere spezialisierte Zellen dazutreten, entsteht ein **Auge**. Weil die molekularen Mechanismen (z.B. die Gene für die Augenentwicklung und die Chemie des Sehpigments) stets ähnlich sind, vermutet man eine monophyletische Entstehung aus einer einzigen "Urform". Davon ausgehend sind in der Entwicklungsgeschichte rund vierzigmal Lichtsinnesorgane "erfunden" worden. Primitive Gruben- und Becheraugen kommen noch ohne Linsen aus und arbeiten wie eine Lochkamera. Um mehr Licht zur Abbildung scharfer Bilder im Auge zu nutzen, muss bei einer größeren Augenöffnung mindestens eine Linse oder eine spiegelnde Fläche (so etwas gibt es bei Wirbellosen) als optisches System dazukommen. Dafür gibt es im Tierreich ganz unterschiedliche Lösungen, die häufig – so auch bei Säugern – bis an die Grenzen des physikalisch Möglichen optimiert sind.

Der räumlichen Anordnung, unterschiedlichen Empfindlichkeit und neuronalen Verschaltung der Sinneszellen etwa in unserem Auge verdanken wir Fähigkeiten wie Raum-, Bewegungs- und Formsehen sowie die "automatische" Anpassung an die Helligkeits- und Kontrastverhältnisse unserer Umwelt. Der Sinneseindruck, der uns "bewusst" wird, kommt aber immer erst durch komplexe Verarbeitungen im Gehirn zustande. Dabei sind verschiedene Hirnregionen beteiligt, die schließlich auch eine Verknüpfung unterschiedlicher Sinneseingänge vornehmen, eine subjektive Empfindung hervorrufen und eventuell motorische Reaktionen auslösen.

Mit Methoden der Elektrophysiologie gewinnt man Erkenntnisse über die Aktivität bestimmter Sinneszellen und z.T. nachgeschalteter Neuronen; das ist die **objektive Sinnesphysiologie**. Dagegen versucht die **subjektive Sinnesphysiologie**, Eigenschaften der Sinnesorgane und der verarbeitenden neuronalen Systeme aus der Wahrnehmung herzuleiten, die unter bestimmten Reizbedingungen auftritt. Es ist dazu also immer eine (motori-

sche) Reaktion des Versuchsobjekts nötig. Natürlich ist der Mensch für solche Untersuchungen ein besonders günstiges Objekt, denn er kann seine Wahrnehmungen verbal mitteilen. Entsprechende Tierversuche erfordern entweder spezielle Dressuren oder müssen natürlich vorkommende Verhaltensreaktionen (z.B. Reflexe) ausnutzen. **Psychophysik** ist subjektive Sinnesphysiologie am Menschen.

Physikalische Grundlagen

Machen Sie sich mit diesen Begriffen und ihrer Bedeutung vertraut.

Bei allen Organismen werden die strukturellen und funktionalen Merkmale der Augen entscheidend durch die physikalischen Eigenschaften des Lichtes bestimmt, das zu den **elektromagnetischen Wellen** gehört. Wesentlich sind (1) im Bereich der geometrischen Optik: **Brechung, Linswirkung, Strahlengang, Abbildung**; (2) im Bereich der Wellenoptik: Beugung, Streuung, Interferenz, Polarisierung, **Wellenlängenspektrum, Quantelung der Lichtenergie**. Die hier fett gedruckten Aspekte werden wir im Rahmen des Kurses zum Verständnis der Prozesse im Auge heranziehen.

Grundlegende physikalische Begriffe zur abbildenden Optik:

Ausbreitungsgeschwindigkeit elektromagnetischer Wellen, also auch des Lichts: c , abhängig vom Medium, am größten im Vakuum ($c_{\text{Vakuum}} = 299792,5 \text{ km/s} \approx 300000 \text{ km/s}$) und fast genauso in Luft ($c_{\text{Luft}} \approx 300000 \text{ km/s}$)

Brechungsindex eines Mediums: n , entsprechend der Formel

$n_{\text{Medium}} = c_{\text{Vakuum}} / c_{\text{Medium}}$; Brechung erfolgt beim Übergang des Lichts zwischen zwei Medien mit verschiedenen Brechungsindizes. Der Lichtstrahl wird zum dichteren Medium hin gebrochen ("Brechungswinkel"). $n_{\text{Luft}} \approx n_{\text{Vakuum}} = 1$; $n_{\text{Wasser}} \approx 1,3$; $n_{\text{Glas}} \approx 1,5$.

Brennpunkt einer Linse: F , dort werden parallel einfallende Strahlen zu einem Punkt gebündelt.

Konkavlinen sind in der Mitte dünn, am Rand dick und streuen parallel einfallendes Licht auf der anderen Seite (ihr virtueller Brennpunkt F' liegt auf der Seite des einfallenden Lichts!).

Konvexlinen sind in der Mitte dick, am Rand dünn und sammeln parallel einfallendes Licht auf der anderen Seite.

Brennweite einer Linse: f , Abstand in Metern zwischen der Linse und ihrem Brennpunkt. Bei dünnen Linsen in Luft gilt:

$1/f = (n_{\text{Medium}} - 1) \cdot (1/r_1 + 1/r_2)$, wobei r_1 und r_2 die Krümmungsradien der beiden Linsenseiten sind. Für $r_1 = r_2$ und $n_{\text{Glas}} \approx 1,5$ folgt also:
 $1/f = (1,5-1) \cdot (1/r+1/r) = 0,5 \cdot 2/r = 1/r$ und damit $f = r$.

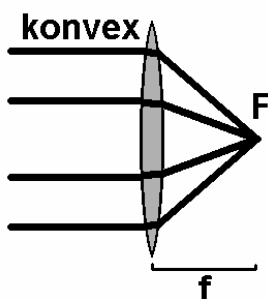
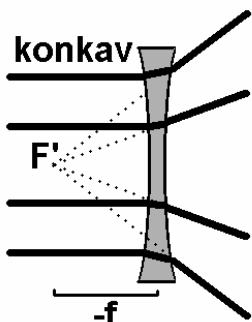
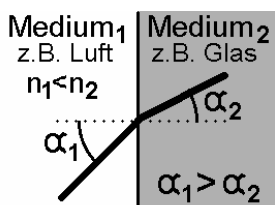
Brechkraft eines optischen Systems, gemessen in Dioptrien:

$D[\text{Dioptrien}] = 1/f [1/\text{Meter}]$. Bei 1 Dioptrie hat das System also eine Brennweite von 1 m, bei 2 Dioptrien nur von 50 cm.

Strahlengang: der Verlauf aller (auch virtueller) Lichtstrahlen im optischen System; er ist stets umkehrbar (einfallende und ausfallende Strahlen können vertauscht werden).

Transmission eines Filters: T , dimensionslos; das Verhältnis von auftretender zu durchgelassener Lichtintensität. $T=0.05$ bedeutet z.B., dass nur $1/20$ des einfallenden Lichts durchgelassen wird, $T=1$ dagegen, dass gar nicht gefiltert wird.

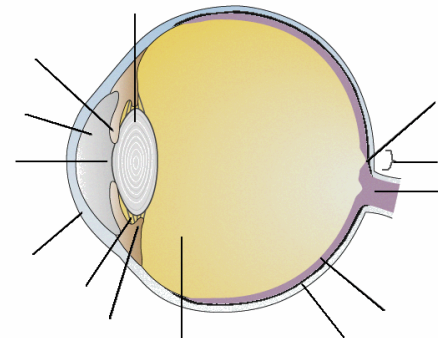
Dichte eines Filters: D , dimensionslos; ergibt sich als der negative Zehnerlogarithmus der Transmission. Ein großer D -Wert gehört zu einem niedrigen T -Wert und bedeutet starke Filterwirkung. $T=0.05$ entspr. $D=1.3$ (denn $\log_{10} 0.05 = -1.3$); $T=1$ entspr. $D=0$



Informieren Sie sich über die Anatomie des menschlichen Auges so weit, dass Sie mit folgenden Begriffen umgehen können:

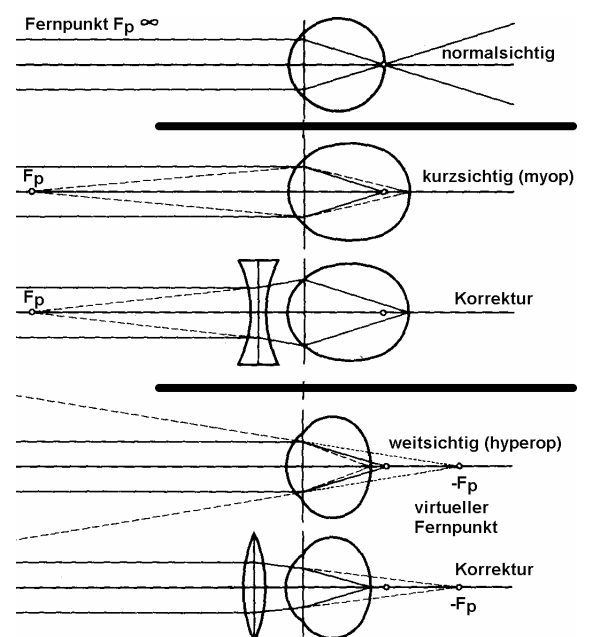
funktionelle Anatomie des Auges

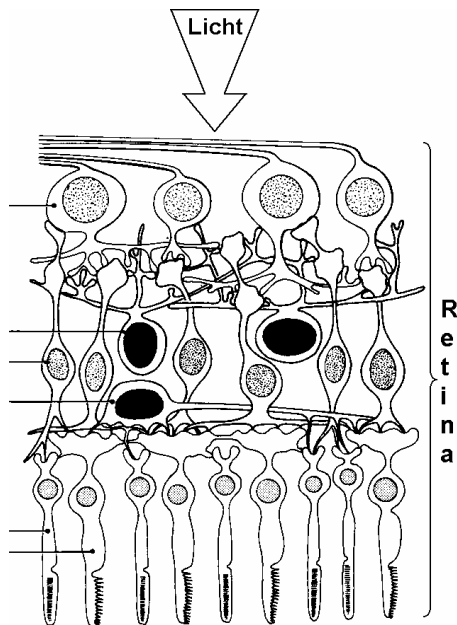
Bulbus, Cornea (Hornhaut), Augenkammer, Iris, Pupille, Linse, Zonulafasern, Ziliarmuskel, Glaskörper, Retina (Netzhaut), Aderhaut, Sklera (Lederhaut), Fovea centralis, Macula lutea, Papille (Blinder Fleck), Sehnerv.



Beschriften Sie das Schema dementsprechend. In welcher Richtung relativ zur Position im Kopf ist dieses Auge geschnitten worden (erkennbar an der Asymmetrie im Schnitt)? Wo läge das zweite Auge in diesem Bild? (Oberhalb, unterhalb von der Papierebene? Wenn in der Papierebene: Links, rechts, oben, unten?)

Der **dioptrische Apparat** aus Cornea und Linse bewirkt die Bildentstehung auf der Retina. Es gelten hier die Gesetze der Linsenoptik. Danach hängt die Brechkraft vom Krümmungsradius der Grenzfläche und dem Unterschied in den optischen Brechungsindizes (n) der beiden dort zusammenstoßenden Medien ab (etwa Glas und Luft bei einer Brille). Diese Indizes sind für Luft ($n \approx 1$) und Cornea ($n \approx 1,38$) viel unterschiedlicher als für Kammerwasser bzw. Glaskörper (jeweils $n \approx 1,34$) und Linse ($n \approx 1,39$). Deshalb erfolgt rund 70% der Lichtbrechung an der Cornea, während die Linse mit den verbleibenden 30% für die Scharfeinstellung des Bildes sorgt. Vereinfachend denkt man sich meist alle optisch wirksamen Elemente als eine einzige hypothetische Linse. Ob ein scharfes Bild entsteht, hängt dann von den Abständen zwischen Objekt, Linse und Retina ab. Im Auge beträgt die Distanz zwischen Retina und Linse ca. 23 mm. Wenn weit entfernte Objekte (parallel einfallende Lichtstrahlen) scharf erscheinen sollen, muss der dioptrische Apparat also eine Brechkraft von $1/0,023 \approx 43,5$ Dioptrien haben; das Bild erscheint verkleinert, und links-rechts und oben-unten sind vertauscht. Bei näherliegenden Objekten (divergent einfallende Lichtstrahlen) liegt die Bildebene dann aber hinter der Retina, für eine scharfe Abbildung muss das Auge also **akkommodieren**. Bei Säugern wird dazu die Brennweite durch zunehmende Krümmung der elastischen Linse geändert (Lurche z.B. verschieben stattdessen ihre kugelförmige Linse nach vorn). Der ringförmige Ziliarmuskel kontrahiert und entspannt dabei die radiären Zonulafasern, die dadurch weniger am Linsenrand ziehen: die Linse wird dicker, die Brennweite nimmt ab. (Wodurch wird die Altersweitsichtigkeit verursacht, die scharfes Sehen von nahen Gegenständen verhindert?) Bei jungen Menschen beruhen Kurz- und Weitsichtigkeit meist auf zu langem bzw. zu kurzem Bulbus, so dass das scharfe Bild vor bzw. hinter der Retinaebene entsteht. Zur Korrektur werden konkave Zerstreungslinsen bzw. konvexe Sammellinsen benutzt.

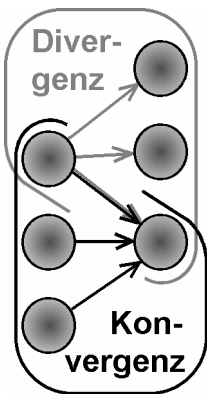




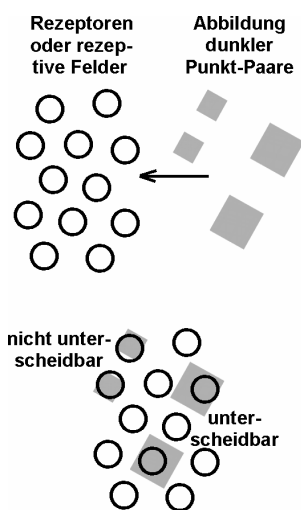
Die Retina besteht aus mehreren Schichten von Lichtsinneszellen bzw. nachgeschalteten Nervenzellen (Interneuronen) und lässt sich dadurch zunächst strukturell gliedern. **Informieren Sie sich über folgende Begriffe und beschriften Sie das Schema entsprechend: Stäbchen, Zapfen, Horizontalzelle, Bipolarzelle, Amakrine Zelle, Ganglienzelle** (Achtung: nicht mit Ganglien verwechseln). **Welche Aufgaben haben diese Zellen, welche sind Sinnes-, welche Nervenzellen?**

Die Sinneszellen liegen vom Licht abgewandt an der Grenze zur Aderhaut und sind unterschiedlich spezialisiert: Stäbchen reagieren auf schwaches Licht mit langsamen Antworten, Zapfen dagegen auf mittlere bis hohe Helligkeit mit kurzer Verzögerung (=Latenz). Da sie alle ein Axon besitzen, sind sie "primäre Sinneszellen". Es entstehen keine Aktionspotentiale, sondern das Rezeptorpotential wird über chemische Synapsen als Kontaktstellen zu den nachgeschalteten Bipolarzellen übertragen. Erst

die Ganglienzellen bilden Aktionspotentiale, weil sie mit einem langen Axon die Information über den Sehnerv bis ins Gehirn transportieren. Zellen der drei genannten Typen kommen in immer geringerer Gesamtzahl vor, so dass offensichtlich Information von mehreren Sinneszellen auf eine Ganglienzelle zusammengeführt wird: **konvergenter Informationsfluss**. Gleichzeitig können einzelne Sinneszellen auf mehrere Bipolarzellen übertragen: **divergenter Informationsfluss**. Zu dieser Divergenz tragen auch erheblich die beiden Zellgruppen der Horizontal- und Amakrin-Zellen bei, die Quervernetzungen herstellen. Dadurch wird schon in der Retina eine sehr komplexe Auswertung des Bildes durchgeführt. Nur deren Ergebnis erreicht über die Ganglienzellen das Gehirn, wo schließlich im mehrschichtigen visuellen Cortex (Großhirnrinde) die Endverarbeitung erfolgt.



Jede der beteiligten Zellen hat ein "**rezeptives Feld**", einen oft kreis- oder ellipsenförmigen Ausschnitt des Umweltbildes, in dem einfallendes Licht für diese Zelle als Reiz wirksam wird. Nicht bei den Sinnes-, wohl aber bei den Nervenzellen gibt es außer erregenden auch hemmende Einflüsse der vorgeschalteten Eingangszellen. Solche inhibitorische Verbindungen sind für die Funktion der Retina und des visuellen Cortex von großer Bedeutung. Oft überlappen sich die rezeptiven Felder benachbarter Zellen eines Typs, und bei der Weitergabe der Information von Zelltyp zu Zelltyp werden die rezeptiven Felder meist größer, jedenfalls nie kleiner. Die **Sehschärfe**, also das Unterscheidungsvermögen für nah benachbarte Konturen im Bild der Umwelt, hängt also nicht nur von der Dichte und Zahl der Rezeptorzellen, sondern letztlich von der Größe der rezeptiven Felder in der gesamten Verarbeitungskette ab. Nie kann sie feiner sein als dem Abstand der Sinneszellen in der Retina entspricht. Um zwei schwarze Punkte unterscheiden zu können, braucht man mindestens 3 Sinneszellen (oder besser gesagt "3 Informationskanäle"): Zwei, die verdunkelt werden, und ein Kanal dazwischen, der Helligkeit meldet. Darauf basiert die Bestimmung der Sehschärfe mit Landolt-Ringen (Versuch (3)), deren Schlitz erkannt werden muss.

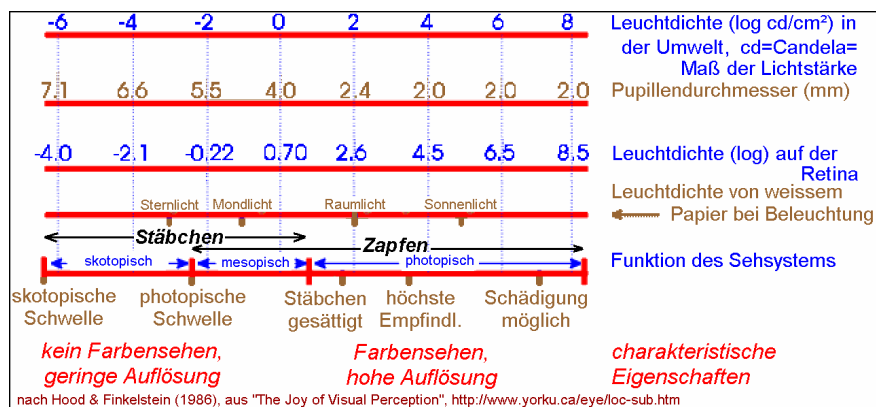


Sehschärfe bei Tag hängt von der Zapfenverteilung ab.

Wegen der hohen **Zapfendichte** in der **Fovea**, die einen kegelförmigen Ausschnitt der Umwelt von nur etwa 1°-2° Weite registriert, ist dort die Sehschärfe bei Tageslicht (**photopisches Sehen**) am besten und fällt rasch zur Retinaperipherie ab. Dagegen fehlen in der Fovea **Stäbchen**, die für

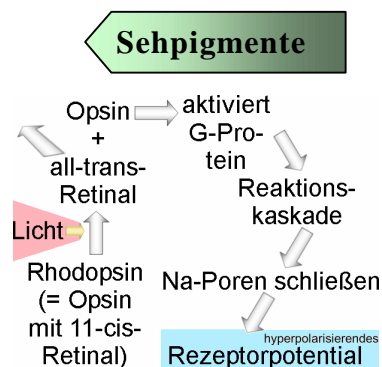
das **skotopische Sehen** in der Nacht und Dämmerung gebraucht werden. Sie kommen in höchster Dichte im Ring um die Fovea, in der **Parafovea**, vor und werden nach außen ebenfalls weniger. Daher sind wir nachts foveal blind und sehen dann in der Fovea-Umgebung am schärfsten, allerdings erheblich schlechter als wir es bei Tageslicht photopisch mit dem Zapfensystem können. Das Vertebratenaug wird als kugelige Blase vom Zwischenhirn gebildet und faltet sich dann teilweise ein. Es entsteht ein **inverses Auge**, bei dem die eingestülpte Schicht zur Retina wird mit nach innen, d.h. vom späteren Lichteinfall weg gerichteten Sinneszellen. An der Austrittsstelle des Sehnerven aus dem Auge laufen die Axone der Ganglienzellen (und Adern) durch die Retina. Dort fehlen deshalb alle Sinneszellen; dies ist der **"blinde Fleck"**.

**ca. 6.000.000
Zapfen und
120.000.000
Stäbchen in
der Retina**



Der Gesamtbereich unseres Sehens deckt einen Helligkeitsunterschied von 14 Zehnerpotenzen an Umwelthelligkeit ab. Die Zapfen haben ihre Schwellenempfindlichkeit etwa 4 Zehnerpotenzen oberhalb der Stäbchen. Im Überlappungsbereich tragen beide Sinneszelltypen zur Wahrnehmung bei. Farbsehen beginnt in diesem mesopischen Bereich und wird im photopischen Bereich optimal. Bei noch höherer Helligkeit wird es zunächst schlechter, bevor irreversible Schädigung einsetzt. Die Pupillenweite bestimmt die Lichtmenge, die auf die Retina trifft. Bereits im mittleren photopischen Bereich erreicht sie ihren kleinsten Wert. Ihr Anpassungsbereich erfasst etwa 9 Zehnerpotenzen; dort trägt sie zur Hell-Dunkel-Adaptation bei, wobei ihre maximale Flächenänderung allerdings nur dem Verhältnis 1:15 entspricht.

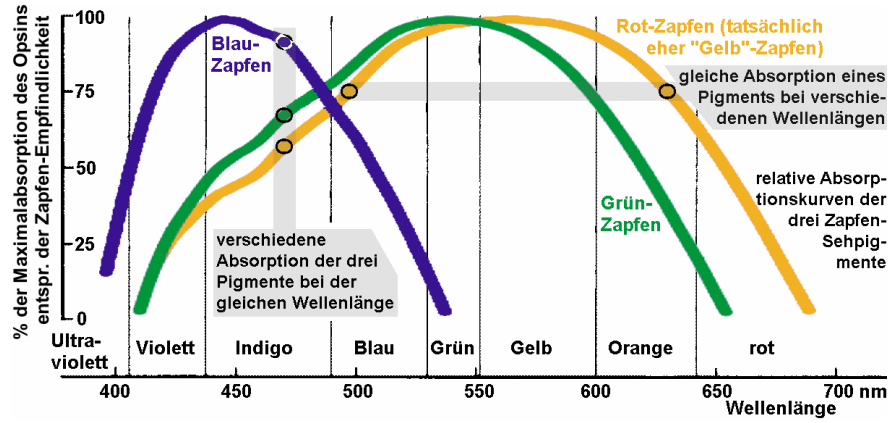
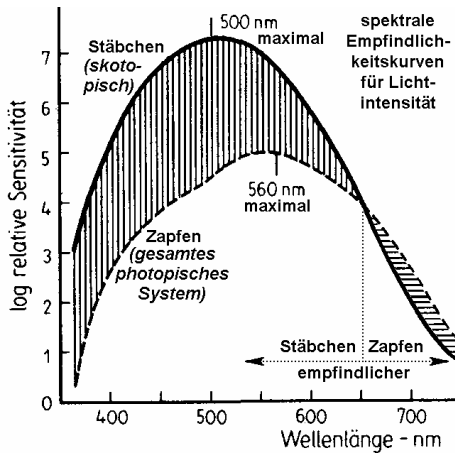
Alle Lichtsinneszellen enthalten ein jeweils charakteristisches **Sehpigment** aus einem zellspezifischen Protein, dem **Opsin**, und einem bei Vertebraten immer gleichen Carotinoid, dem **Retinal**. Wenn Licht "passender" Wellenlänge (also "passender" Energie) auf das Retinal fällt, wird dieses photoisomerisiert, d.h. in seiner Molekülgestalt geändert. In mehreren Schritten geht diese Information auf das Opsin und weitere Vermittlungsmoleküle über. Endlich schließen sich Natrium-Kanäle der Zellmembran, und der im Dunkeln stets fließende Membranstrom aus eindringenden Natrium-Ionen wird geringer, die Zelle deshalb innen negativer, sie **hyperpolarisiert**. Dies ist das **Rezeptorpotential** der Stäbchen und der Zapfen.



Die Zapfen sind zwar zunächst für das photopische Sehen entwickelt worden, haben sich aber schon bei den Fischen weiter differenziert, so dass einzelne Zapfentypen auf verschiedene Wellenlängenbereiche des Lichtspektrums unterschiedlich reagieren. Das ist die Basis des **Farbsehens**, zu dem nur die Zapfen beitragen. Allerdings heißt dies nicht, dass das Zapfensystem nicht auch die "Farbeindrücke" weiß, grau und schwarz erlaubt; wird jedoch eine echte Farbe wahrgenommen, sind dafür auf jeden Fall Zapfen verantwortlich.

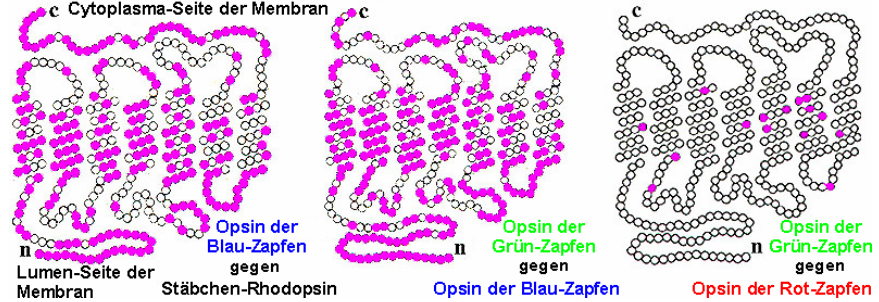
**Photopisches Sehen
und Farbsehen
sind unabhängige
Leistungen des
Zapfensystems.**

Jeder Einzelzapfen enthält nur eines der drei beim Menschen vorkommenden Sehpigmente, die sich in ihren Protein-Anteilen (den Opsinen) unterscheiden. Das verursacht maximale Empfindlichkeit entweder im Blau-, im Grün- oder Rotbereich des Spektrums und deshalb spricht man von „Rot-“, „Grün-“ und „Blau-Zapfen“. Die Antwortstärke eines Zapfens hängt gleichzeitig von der Helligkeit und der Wellenlänge des Reizes ab. Deshalb liefert der Einzelzapfen **keine** Farbwahrnehmung! Andererseits aktiviert Licht einer bestimmten Wellenlänge und Helligkeit die drei Zapfentypen unterschiedlich stark. Erst die gemeinsame Analyse dieser 3 Antworten erzeugt unseren Farbeindruck (**"trichromatisches System"**).



Alle Opsine leiten sich von einem „Urmolekül“ ab, ihr Verwandtschaftsgrad zeigt sich in der Anzahl positionidentischer Aminosäuren in der Proteinkette. Im Schema sind sie als offene Kreise symbolisiert. Also unterscheidet sich das Opsin der Blau-Zapfen stark vom Rhodopsin der Stäbchen, ebenso sehr aber vom Opsin der Grün-Zapfen. Die vergleichsweise große Strukturähnlichkeit von Grün- und Rot-Opsin führt dazu, dass die zugehörigen Zapfentypen ähnliche Spektralempfindlichkeit besitzen, während das Blauzapfen-Spektrum deutlich davon abweicht.

Aminosäure-Unterschiede zwischen den Opsinen der verschiedenen Zapfen und Stäbchen



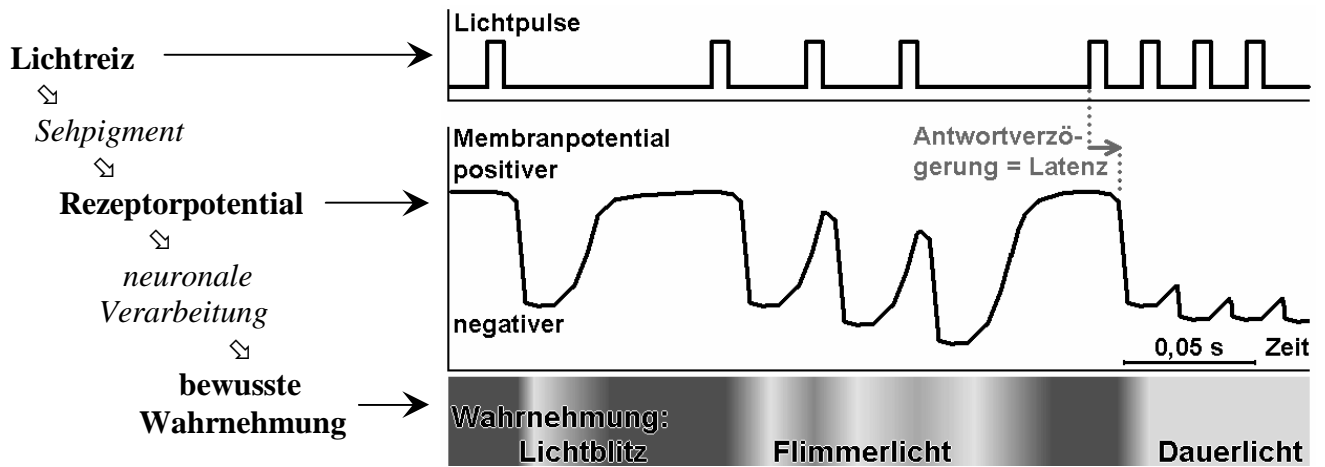
Voraussetzung zur Farbwahrnehmung ist also, dass das Objekt groß genug ist, dass sein Bild auf der Retina benachbarte Zapfen aller drei Typen gleichzeitig abdeckt. Ganz kleine Partikel, die diese Grenze unterschreiten, haben deshalb für uns keine Farbe und wirken nur hell oder schwarz, obwohl wir sie foveal mit einzelnen Zapfen sehen. Größere Objekte sind "weiß", wenn sie Licht aller Wellenlängen etwa gleich stark abstrahlen, "schwarz", wenn sie alle Wellenlängen absorbieren, Mischfarben entstehen durch unterschiedliche Anteile spektral "reiner" Farben im Reizlicht.

Zeitabhängigkeit

Die erwähnten Rezeptorpotentiale unserer Sehzellen, besonders die der Stäbchen, sind relativ träge; die Zellantwort dauert oft erheblich länger als ein Lichtblitz. Anhaltende Hell-Dunkel-Wechsel führen deshalb zu einem "Verschmieren" der Potentialamplituden: wir nehmen erst ein **Flimmern**, bei höheren Frequenzen dann Dauerlicht wahr (technisch genutzt z.B. bei Glühlampe, Kino, TV). Meist liegt diese Grenzfrequenz, die **Flickerfusionsfrequenz (FFF)** unter 50 Hz (Hertz = Ereignisse pro Sekunde), doch hängt sie stark von der Reizhelligkeit, dem Kontrast, dem Reizort auf der Retina, dem Zustand der Anpassung an die Umgebungshelligkeit (**Adaptation**) und der Konzentration ab.

In der schematischen Abbildung bleibt die Lichtpuls-Dauer konstant, nur die Frequenz erhöht sich. Das würde dazu führen, dass dabei gleichzeitig auch die mittlere Lichtmenge pro Zeiteinheit zunehmen würde: Höhere Frequenzen würden – spätestens bei Überschreiten der FFF - zu subjektiv hellerem Lichteindruck führen. Deshalb sorgen wir im Kurs-Experiment dafür, dass bei allen Frequenzen die Lichtpulse und die Dunkelintervalle in einem festen Verhältnis zueinander stehen, nämlich 1:1. Dann ist die mittlere Lichtmenge frequenzunabhängig konstant, solange die Lichtpulse selbst eine einheitliche Helligkeit haben.

Vermindert man diese Lichtpuls-Helligkeit, so sinkt auch die FFF, denn: weniger Photonen in jedem Lichtblitz aktivieren weniger Rhodopsin-Moleküle, das führt zu weniger und langsamer geöffneten Ionenporen in der Sinneszell-Membran, deshalb entsteht ein kleineres Rezeptorpotential.



Dieses Schema ist stark vereinfacht. Insbesondere erfolgt die bewusste Wahrnehmung 50 bis mehrere 100 Millisekunden später als die Änderungen des Membranpotentials in den Sinneszellen. Die Wahrnehmungslatenz ist also viel größer als die Latenz der Rezeptorpotentiale. Dies ist aber in den Kursversuchen weder feststellbar noch von Bedeutung für die Messungen.

Solche flachere Rezeptorpotentiale überlagern sich schon bei geringeren Reizfrequenzen so weitgehend, dass keine Helligkeitsmodulation mehr wahrgenommen werden kann und statt dessen Dauerlicht gesehen wird. **Tatsächlich ist die FFF der Amplitudenmodulation des Rezeptorpotentials direkt proportional.** Aufgrund des mit objektiver Sinnesphysiologie festgestellten Zusammenhangs kann man also die Abhängigkeit der FFF von der Reizintensität messen und daraus auf die Helligkeitsabhängigkeit der (Zapfen-)potentiale schließen.

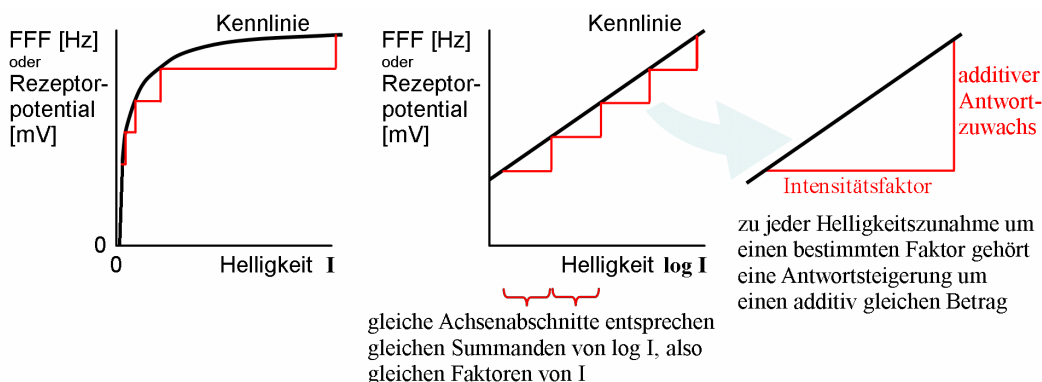
Es ist viel einfacher, psychophysisch die FFF als elektro-physiologisch das Rezeptorpotential zu bestimmen.

Der Zusammenhang zwischen Reizintensität und Größe (=Amplitude) der Sinneszell-Antwort ist ein wichtiges Charakteristikum für jedes Rezeptorsystem und stellt deshalb ein grundlegendes Untersuchungsziel in sinnesphysiologischen Experimenten dar. Dabei trägt man in einem Koordinatensystem die Reizstärke auf der X-Achse, die dadurch bewirkte Antwortgröße auf der Y-Achse auf. Die resultierende Kurve nennt man die **Kennlinie** dieses Sinnesorgans. Während Enteroceptoren oft eine lineare Kennlinie aufweisen, ist sie bei Exteroceptoren, die einen sehr weiten Bereich von Reizintensitäten abdecken müssen, gekrümmt: bei schwachen Reizen steigt sie mit zunehmender Intensität steil an, während sie bei starken Reizen immer flacher wird, bis der Rezeptor schließlich gesättigt ist und seine Maximalantwort liefert, auch wenn die Reizintensität weiter wächst. Zwischen der unteren Schwellen-Intensität und der oberen Sättigungsintensität ändert sich die Steigung der Kennlinie kontinuierlich – sie ist *nicht-linear*. Überträgt man diese Daten in ein halblogarithmisches Koordinatensystem (Reizstärke logarithmiert auf X, Rezeptorantwort normal auf Y), ergibt sich in diesem Intensitätsbereich (annähernd) eine Gerade.

Intensitätsabhängigkeit

Kennlinie: Allgemein die Eingangs-Ausgangs-Beziehung eines technischen Systems (z.B. eines Transistors), sinngemäß ebenso in der Physiologie.

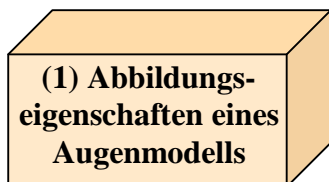
Typisch für Exteroceptoren: eine „halblogarithmisch-lineare“ Kennlinie.



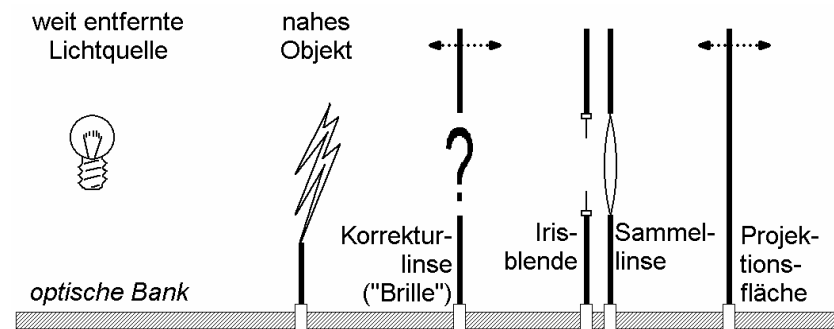
Aus dieser kurz „halblogarithmisch-lineare“ oder „halblogarithmische Kennlinie“ genannten Beziehung kann man Schlüsse ziehen, die aus der Auftragung im doppelt-linearen Koordinatensystem nicht zu gewinnen sind. Offenbar ist die biologische Antwort dem Logarithmus der Reizstärke proportional. Weil Addition von Logarithmen (hier: Zuwachs der logarithmischen Helligkeit) der Multiplikation der Ausgangswerte entspricht, kann man folgern, dass die Veränderung der Reizstärke um einen bestimmten Faktor zu einer Antwortänderung um jeweils einen konstanten Betrag führt. Das ist Ursache für die „**Kontrastkonstanz**“ vieler Sinnesysteme. „Kontrast“ bezeichnet ein bestimmtes *Verhältnis* zwischen zwei Reizstärken, unabhängig von ihrer absoluten Größe. - Beispiel: Drucker-schwarze reflektiert vielleicht nur 1/100 des Lichts, das weißes Papier zurück-wirft. Dies gilt bei vollem Sonnenlicht ebenso wie bei Kerzenlicht. Deshalb er-scheint uns ein gedruckter Text stets gleichartig lesbar, fast unabhängig von der gerade herrschenden Beleuchtungsintensität.

Experimente

Das Skript enthält in verkleinerter Form Tabellen, die als lose Blätter am Kurstag zum Protokollieren der Versuchsdaten ausgeteilt werden. Machen Sie sich damit schon in der Vorbereitung vertraut. Darüber hinaus müssen Sie zusätzliche Beobachtungen und für die Experimente wichtige Angaben separat notieren.



Auf einer optischen Bank wird die Umwelt außerhalb eines Fensters oder eine mehrere Meter (annähernd "unendlich") weit entfernte asymmetrische Lichtquelle durch eine Sammellinse auf eine Projektionsfläche abgebildet.



(A) Schrauben Sie für die folgenden Versuchsschritte die Sammellinse etwa 30 cm vom Ende der optischen Bank fest. Stellen Sie das Bild durch Verschieben der Projektionsfläche innerhalb dieser 30 cm scharf. Messen Sie die Brennweite der Linse und errechnen Sie ihre Brechkraft. Wie groß ist also der Krümmungsradius der Linse? (siehe dazu die Angaben bei den "Physikalischen Begriffen") Markieren Sie die Positionen von Linse und Projektionsfläche auf einem Papierbogen unter der optischen Bank.

(B) Wie sind Größe und Orientierung des Bildes relativ zum Objekt, der Lampe?

(C) Setzen Sie unmittelbar vor die Linse eine konzentrische Iris-Blende. Wie (hinsichtlich mindestens zweier Parameter) ändert sich das Bild, wenn die Blende geschlossen wird?

(D) Bringen Sie ein kleines undurchsichtiges Objekt um das Zwei- bis Dreifache der Brennweite vor der Linse in den Strahlengang zur Lampe. Überlegen Sie zunächst: Liegt seine scharfe Abbildung näher bei oder weiter entfernt von der Linse im Vergleich zur in (A) gefundenen Bild-ebene? Prüfen Sie das durch Verschieben der Projektionsfläche und mes-sen Sie deren neuen Abstand zur Linse. Im Auge wird diese Akkommoda-

tion auf nahe Gegenstände natürlich durch Änderung der Linsenkrümmung bei (nahezu) konstantem Abstand zur Projektionsfläche der Retina erreicht.

(E) Entfernen Sie das Objekt vor der Linse wieder. Die Umwelt oder Lampe in größerer Distanz wird nun unscharf abgebildet. Entspricht diese Konstellation von Linse und Projektionsfläche einem kurz- oder einem weitsichtigen Auge? Wählen Sie dementsprechend zur Korrektur eine Zerstreuungs- oder eine Sammellinse aus.

(F) Versuchen Sie durch Vorsetzen der gewählten Linse als "Brillenglas" vor der "Augenlinse" unseres Modells, die Umwelt oder Lampe wieder scharf abzubilden.

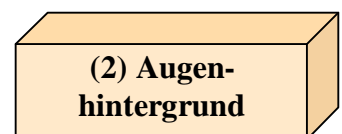
<p>Versuch 1A Brennweite f der Sammellinse:Meter Brechkraft: Dioptrien</p> <p>Versuch 1B Unterschied relativ zum Objekt in der Bildgröße und der Bildorientierung</p> <p>Versuch 1C Schließen der Blende ändert das Bild:</p> <p>Versuch 1D Wird ein "nahes" Objekt näher oder ferner abgebildet? Erwartung: praktischer Test: Abstand Linse-BildebeneMeter</p> <p>Versuch 1E Entspricht die unscharfe Abbildung des "fernen" Objekts Kurzsichtigkeit <input type="checkbox"/> oder Weitsichtigkeit <input type="checkbox"/> ? (ankreuzen) Welcher Linsentyp korrigiert diesen Fehler ?</p> <p>Versuch 1G Abstand Objekt - Linse in Luft: in Wasser: Unterschied der beobachteten Bilder in Luft und Wasserr: Erklärung:</p>

(G) Brechungsindex verschiedener Medien und seine Wirkung auf die Linsenbrennweite: Legen Sie eine Münze auf den Boden eines Becherglases und senken Sie eine Sammellinse an einem Halter so weit in das Becherglas, dass die Münze so stark vergrößert wie möglich sichtbar ist. Dabei soll Ihr Auge möglichst weit (etwa 50 cm) von der Linse entfernt sein. Notieren Sie den Abstand „Linse bis Münze“.

Füllen Sie das Becherglas nun mit Wasser. Wie beeinflusst dies das Bild? Verschieben Sie die Linse unterhalb des Wasserspiegels, bis bei gleichem Betrachtungsabstand wie zuvor wieder ein scharfes und möglichst vergrößertes Bild erscheint. Unterscheidet es sich vom „in Luft“ beobachteten? Notieren Sie wieder den Abstand „Linse bis Münze“. Ist er größer oder kleiner als zuvor? Erklären Sie dies. Berechnen Sie aus den Linsenformeln das zu erwartende Verhältnis der Linsenbrennweite in Luft und Wasser, und vergleichen Sie es mit Ihren Messwerten. Womit lassen sich mögliche Abweichungen erklären? Bei welchen Bestandteilen unseres Auges werden die gleichen Prinzipien wirksam?

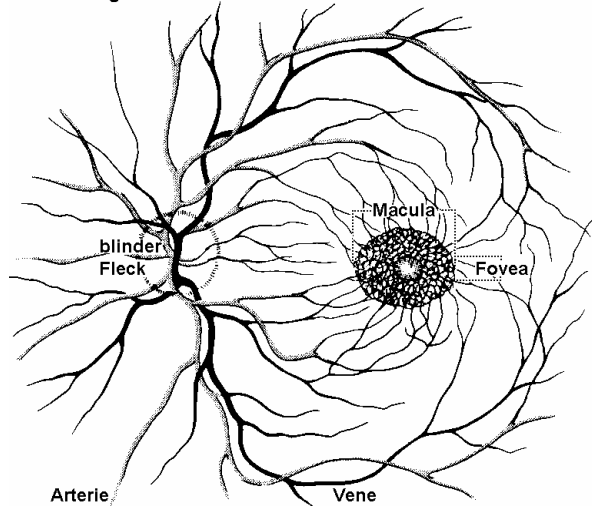
Allgemein gilt $1/f = (n_{\text{Linse}} - n_{\text{Umgebung}}) * (1/r_1 + 1/r_2)$, für eine bestimmte Glaslinse also $1/f = (1,5 - n_{\text{Umgebung}}) * \text{const.}$
 Errechnen Sie damit f_{Luft} und f_{Wasser} sowie deren zu erwartendes Verhältnis.

Mit dem Augenspiegel sieht der Arzt durch die Pupille etwa das folgende Bild der Retina mit Adern, die im Sehnerv verlaufen, also durch den blinden Fleck eintreten und zur Fovea in immer feineren Kapillaren hinziehen. Sie versorgen hauptsächlich die Ganglienzellen und die amakrinen Zellen durch Diffusion mit Gasen und Nährstoffen, während die Bipolar-, Horizontal- und Rezeptorzellen mehr durch Gefäße in der außenliegenden Aderhaut ernährt werden. Die im Lichtweg vor den Sehzellen liegenden Adern werfen einen Schatten, der immer auf die gleichen Rezeptorzellen fällt. Diese sind daran adaptiert, ihre geringere Belichtung wird daher



nicht bewusst wahrgenommen. Dagegen wird dieses Adernetz erfahrbar, wenn man Licht statt durch Cornea/Pupille/Linse durch den seitlichen Bulbus einstrahlt. Dann fallen die Schatten auf andere Rezeptorzellen, die solche Abdunkelung nicht "gewohnt" sind. Allerdings adaptieren sie innerhalb weniger Sekunden, so dass die Adern rasch aus der Wahrnehmung wieder verschwinden. Auf diese Weise kann man sich selbst die relative Position und Größe von Fovea (winziger kreisförmiger, aderfreier Bereich) und blindem Fleck (Ansatzpunkt der dicken Aderstämme) bewusst machen.

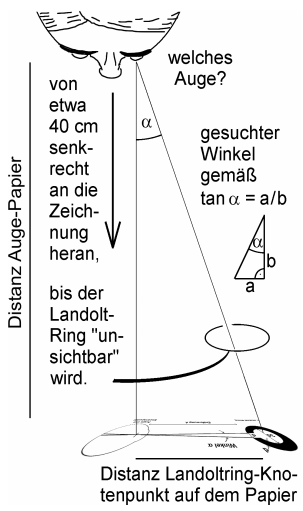
Blutversorgung der Retina mit Adern zwischen Glaskörper und Ganglienzellschicht



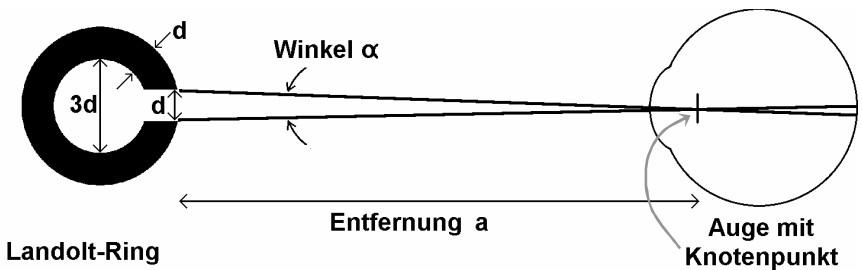
Dazu blicken Sie so weit wie möglich zu einer Seite (damit viel weiße Sclera freiliegt) auf eine dunkle Fläche, öffnen unteres und oberes Augenlid ganz weit ("erschreckter Blick") und leuchten mit einer hellen Leuchtdiode (LED) aus nächster Nähe seitlich auf den Bulbus (nicht in die Pupille!). Beim Lidschluß soll die Spitze der LED gerade mit den Wimpern berührt werden. Nach kurzem Probieren tritt die Wahrnehmung der Adern meist plötzlich auf und lässt sich dann trotz eintretender Adaptation immer wieder hervorgerufen, wenn die Blickrichtung oder LED-Position und damit die Schattenwürfe etwas geändert werden. Grünlicht ist hier vorteilhaft, weil es vom roten Hämoglobin im Blut gut absorbiert wird und daher die Schatten dunkler sind als bei Weißlicht.

Versuch 2
 Nehmen Sie den Blinden Fleck auf der nasalen (Nasen-nahen) oder temporalen (Schläfen-nahen) Seite des Blickfelds des belichteten Auges wahr?
 Wo ist seine anatomische Position?
 Erklärung der Beobachtung:

(3) Sehschärfe und blinder Fleck



(A) Das nachfolgende Schema zeigt die Form eines Landolt-Rings, mit dem die Sehschärfe im Versuch (B) gemessen wird. Bestimmen Sie an dieser Abbildung die Position Ihres blinden Flecks relativ zur Fovea. Schließen Sie dazu ein Auge und fixieren Sie mit dem anderen aus etwa 40 cm Abstand zur Abbildung den Knotenpunkt im gezeichneten Auge. Nähern Sie sich dann langsam an das Papier an, bis bei einem bestimmten Abstand der Landolt-Ring unsichtbar wird. Dann fällt sein Bild in Ihrem Auge gerade auf den blinden Fleck. Messen Sie den Auge-Papier-Abstand mit einem Lineal (cm-Genauigkeit). Berechnen Sie daraus und aus der Größe der Zeichnung den Winkel zwischen Fovea und blindem Fleck relativ zum Knotenpunkt Ihres Auges.

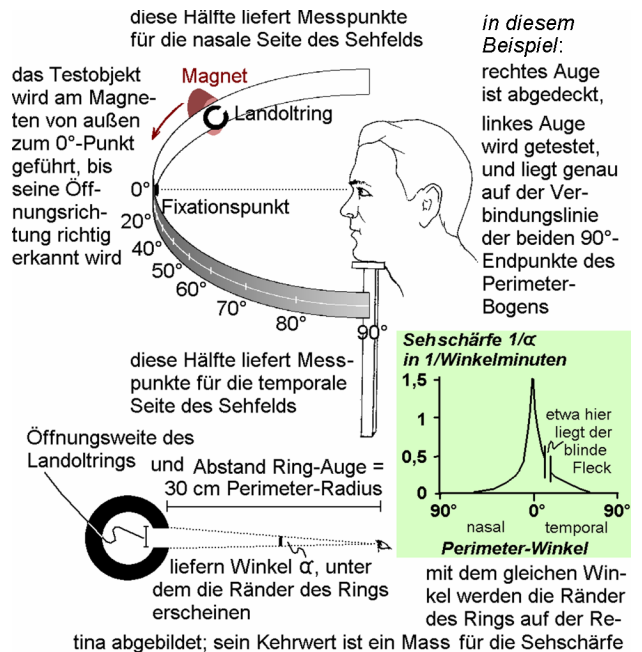


Bearbeiten Sie diese Aufgabe schon vor dem Kurs, Sie werden nach den Ergebnissen gefragt.

Distanz Auge-Papier (b):..... cm ; Distanz Mitte des Landolt-Rings bis Knotenpunkt des Auges in der Skript-Zeichnung (a):..... cm ; daraus berechneter Winkel α zwischen den Linien [Ihr Auge – Knotenpunkt der Textabbildung] und [Ihr Auge - Landolt-Ringmitte der Abbildung]: Grad ; gemessen an welchem Auge? Warum tritt der Effekt mit dieser Zeichnung und der beschriebenen Vor-

gehensweise nur bei einem Ihrer beiden Augen auf und bei welchem? Warum ist uns normalerweise dieses natürliche Skotom (= Gesichtsfeldausfall) nicht bewusst?

(B) In einem Halbbogen-Perimeter legt der Proband sein Kinn so auf eine Stütze, dass das zu testende Auge genau in die geometrische Perimeter-Mitte gelangt. Dann entsprechen Objektpositionen auf der Perimeterfläche den Bildpositionen auf der Retina. Mit einer schwarzen Klappe wird das andere Auge verdeckt. **WICHTIG:** während des Versuchs muss der Blick starr auf den Fixationspunkt (0°) gerichtet bleiben; falls er abirrt, muss die jeweilige Messung wiederholt werden. Gemessen wird die Sehschärfe auf der Ebene, die horizontal durch die beiden Augen geht (temporal-nasal = schläfenseitig-nasenseitig). Der Versuchsleiter bewegt langsam von außen mit einem Magneten Landolt-Ringe vom Rand des Sehfelds nach innen, bis der Proband die Öffnungsrichtung des Rings richtig angeben kann (die Orientierung auf das Uhrzifferblatt beziehen und als "Uhrzeit" auf ±30 Minuten genau ansagen). Die aktuelle Position des Rings relativ zum Fixationspunkt wird in Grad protokolliert. Beginnen Sie mit dem größten Ring und fahren Sie so lange mit kleineren Ringen fort, bis die Öffnung auch in 0° (also foveal) nicht mehr erkannt wird. Diesen Versuch führt nur ein Teilnehmer jeder Zweiergruppe als Proband durch.



Versuch 3B Sehschärfebestimmung mit Landoltringen

Öffnungsweite [mm]	Öffnungsweite α [Winkelminuten]	Sehschärfe S [1/Winkelminuten]	Perimeter-Winkel, bei dem die Ringöffnung erkannt wurde	
			temporal	nasal
Verwenden Sie zunächst nur die Ringgrößen in den weißen Zeilen. Ergänzen Sie die restlichen Daten in den grau unterlegten Zeilen später je nach verfügbarer Zeit.				
5,67	65,0	0,0154		
3,60	41,3	0,0242		
2,64	30,3	0,0331		
1,88	21,5	0,0464		
1,35	15,5	0,0646		
1,11	12,7	0,0786		
0,626	7,17	0,139		
0,465	5,33	0,188		
0,303	3,47	0,288		
0,210	2,41	0,416		
0,150	1,72	0,582		
0,121	1,39	0,721		
0,081	0,928	1,08		
0,070	0,802	1,25		
0,040	0,458	2,18		

Auswertung: Als Maß für die Sehschärfe wird der Winkel angegeben, den die beiden Strahlen von gerade noch aufgelösten Punkten zum optischen Knotenpunkt des Auges einschließen (**Sehschärfewinkel α**). Zwischen dem Abstand d zweier aufgelöster Punkte (also der Öffnungsweite des Landolt-Rings) in der Entfernung A und dem Winkel α besteht die Beziehung:

$$\alpha = d / A \quad [\text{Bogenmaß}]$$

$$\text{bzw. } \alpha = (d / A) \cdot (180 / \pi) \quad [\text{Winkelgrad}]$$

$$\text{bzw. } \alpha = (d / A) \cdot (180 / \pi) \cdot 60 \quad [\text{Winkelminuten}].$$

Für einen Perimeterradius $A=300$ mm liefert diese Formel

$$\alpha \approx 11,46 \cdot d \quad [\alpha \text{ in Minuten, } d \text{ in mm}].$$

vergleiche hierzu die vorhergehenden Abbildungen mit Landoltring und Auge

Die **Sehschärfe S** ist definiert durch $S=1/\alpha$; Die foveale Sehschärfe heißt auch **Visus (V)**. Sie ist also gerade 1, wenn eine Winkelminute aufgelöst wird. Das normalsichtige Auge erreicht einen Visus von ca. 1,5. Tragen Sie die S-Werte, die den getesteten Landolt-Ringen entsprechen, auf der Y-Achse gegen die Winkelposition, bei der dieser Landolt-Ring erkannt wurde, auf der X-Achse in einem Koordinatensystem ein. Verbinden Sie die Messpunkte in der Zeichnung mit geraden Linien, nicht mit einer "glatten", aber geschätzten Kurve.

(C) Genauer als in (A) lässt sich der blinde Fleck im Perimeter bestimmen. Dazu wird wieder ein Auge verschlossen und dann einer der kleineren Landolt-Ringe verschoben, bis er unsichtbar wird. Notieren Sie die Winkelposition und schieben Sie ihn weiter, bis er wieder wahrnehmbar ist. Die Differenz dieser und der zuvor gemessenen Winkelposition ergibt die Breite des blinden Flecks. Seine Mittelposition sollte einigermaßen mit dem in (A) erhaltenen Wert übereinstimmen. Dieser Versuch wird von allen Teilnehmern durchgeführt.

Versuch 3C	blinder Fleck	untersuchtes Auge
Das Objekt wird im Perimeter unsichtbar bei		Grad und wieder sichtbar bei
Ausdehnung des Blinden Flecks also		
Grad.		

(4) Farbsehen

Im Perimeter wird von je einem Teilnehmer pro Gruppe geprüft, bei welchem Winkel-Abstand von der Fovea Farbflächen verschiedener Größe erkannt werden. Es werden 3 Objektgrößen (Kreisflächen von 6 mm, 12 mm und 24 mm Durchmesser) und 6 Farben bzw. neutrale Helligkeitswerte (blau, gelb, grün, rot; weiß, schwarz) benutzt. Der Versuchsleiter führt in zufälliger Reihenfolge je ein Plättchen im Perimeter auf der Temporalseite des getesteten Auges langsam von außen herein. Meist wird das Objekt zunächst "unbunt" und seine Farbe (nicht raten!) erst näher an der Fovea wahrgenommen. Die Winkelgrade, unter denen der Proband die Objekte richtig erkennt, werden protokolliert.

Versuch 4	untersuchtes Auge
Farbreize werden im Perimeter von der Temporalseite in Richtung der Fovea (0°) bewegt:	
Winkel, unter dem das Objekt	Farbe der Objekte (in zufälliger Reihenfolge getestet)
	weiß schwarz rot gelb grün blau
unbunt	
farbig	
erkannt wird	
Objektgröße: 6 mm Durchmesser	
Winkel, unter dem das Objekt	Farbe der Objekte (in zufälliger Reihenfolge getestet)
	weiß schwarz rot gelb grün blau
unbunt	
farbig	
erkannt wird	
Objektgröße: 12 mm Durchmesser	
Winkel, unter dem das Objekt	Farbe der Objekte (in zufälliger Reihenfolge getestet)
	weiß schwarz rot gelb grün blau
unbunt	
farbig	
erkannt wird	
Objektgröße: 24 mm Durchmesser	

Wie hängt die Erkennbarkeit der Farbe von der Objektgröße ab? Erklären Sie dies aus dem Mechanismus des Farbsehens und aus der Rezeptorverteilung in der Retina. Lassen sich bestimmte Farben stets schon weiter außen im Blickfeld erkennen als andere? Erklären Sie den Befund.

Eine besonders helle Leuchtdiode (LED) wird von einem Computer mit Strompulsen versorgt und gibt entsprechende Lichtblitze ab. Sie wird aus festem Abstand mit einem Auge durch ein Rohr betrachtet. Durch Graufilter kann die Helligkeit der Reize in großen Schritten vermindert werden, während feinere Helligkeitsabstufungen vom Computer erzeugt werden. Aufgabe ist die Bestimmung der Flickerfusionsfrequenz (FFF) eines Probanden pro Gruppe in Abhängigkeit von der Reizintensität. Dazu legt der Versuchsleiter in zufälliger Reihenfolge jeden der angebotenen Graufilter in das Gerät ein (zusätzlich Messung ohne Filter) und kombiniert dies mit einer vom Rechner dazu angebotenen Feinabstufung der Helligkeit. Im Programm wählt er eine Reizfrequenz von 10 Hz – dies sollte immer als Flimmern gesehen werden. Dann erhöht der Versuchsleiter die Frequenz langsam so weit, bis der Proband keinerlei Helligkeitsmodulation mehr wahrnimmt. Warten Sie einige Sekunden bei dieser Frequenz, denn oft kehrt nach kurzer Zeit ein schwacher Flimmereindruck zurück. Dann muss die Frequenz nochmals etwas erhöht werden, bis wirklich konstantes Dauerlicht gesehen wird. Die endgültige FFF wird zur jeweiligen Filterstärke protokolliert. Achten Sie vor allem bei den stärksten Filtern (also den dunkelsten Reizen) darauf, ob das LED-Licht noch "farbig" oder nur "hell" erscheint. Solange ein Farbeindruck entsteht, registrieren Sie offensichtlich das Licht photopisch mit dem Zapfensystem und nicht skotopisch mit dem Stäbchensystem.

(5) Zeitauflösung & Kennlinie

Technischer Hinweis – aber kein Lernstoff für die Klausur:
Tatsächlich erzeugt der Rechner immer die gleiche LED-Helligkeit. In der Wahrnehmung kann die wirksame Helligkeit aber in sehr feinen Stufen gemindert werden, indem bei einer hohen Frequenz (etwa 150 Hz) weit oberhalb unserer FFF LED-Blitze und trennende Dunkelintervalle in ihrer Dauer geändert werden. Lange LED-Pulse und kurze Pausen empfinden wir als helles Dauerlicht, kurze LED-Pulse und lange Pausen als sehr schwaches Dauerlicht. Alle Zwischenstufen sind technisch herstellbar.

Versuch 5: _____ untersuchtes Auge
Im Versuch die Filter in zufälliger Reihenfolge verwenden !

Reihenfolge	Reiz-Intensität (Filterstärke)		Flickerfusionsfrequenz (FFF) [Hz]
	Transmission (T) = $T_g \cdot T_p$	Dichte (D) = $\log_{10}(1/T)$	
	1 (ohne Filter)	0 (ohne Filter)	
	0,708	0,15	
	0,5	0,3	
	0,25	0,6	
	0,1	1,0	
	0,05	1,3	
	0,025	1,6	
	0,01	2,0	
	0,005	2,3	
	0,0025	2,6	
	0,001	3,0	
	0,0005	3,3	
	0,00025	3,6	
	0,0001	4,0	
	0,00005	4,3	
	0,000025	4,6	
	0,00001	5,0	

Auswertung: Tragen Sie die FFF auf der Y-Achse über dem Logarithmus der Reizintensität graphisch auf (vergl. den Abschnitt "Physikalische Begriffe" zur Bedeutung von Filter-Transmission und Filter-Dichte) und diskutieren Sie die Bedeutung der dabei zu erwartenden Kennlinie mit weitgehend geradem Verlauf. Eine zusätzliche Auftragung der gleichen Daten über einer linear skalierten Y-Achse macht den nicht-linearen Zusammenhang zwischen Reizstärke und FFF besonders deutlich.

Die FFF ist selbst ein interessantes Phänomen, hier dient sie hauptsächlich aber als „Indikator“ für das Rezeptorpotential der Sinneszellen. Denn bei gegebener Reizstärke ist die FFF direkt proportional zur Potentialamplitude.