

5 Das Auge

Literatur zu diesem Kapitel:

- Der Körper des Menschen, A. Faller, M. Schünke Thieme
- Medizinische Physik, Band 3: Medizinische Laserphysik J. Bille, W. Schlegel (Hrsg.) Springer
- Experimentalphysik Band 3 Optik Bergmann, Schäfer, de Gruyter

5.1 Aufbau und Übersicht

5.1.1 Anatomie

Optische Wahrnehmungen spielen für den Menschen eine besonders wichtige Rolle; man schätzt, dass der größte Teil unserer Informationen über den Sehsinn aufgenommen werden. Der Sehsinn besteht neben dem Auge aus einem Teil des Gehirns; das Auge erstellt ein Bild und wandelt das auftreffende Licht in Nervenimpulse um. Diese werden im Gehirn zu nutzbaren Informationen verarbeitet.

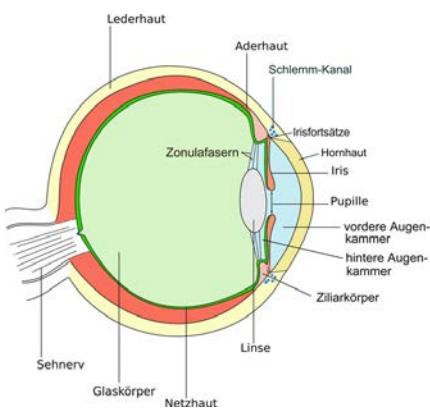


Abbildung 5.1: Anatomie des menschlichen Auges.

Das eigentliche Sehorgan ist das Auge. Die wichtigsten Bestandteile sind die Hornhaut, die vorde-

re Augenkammer, Linse, Pupille, Glaskörper, Netzhaut und Sehnerv. Das Auge hat einen Durchmesser von etwa 24 mm, eine Masse von 7.5 g und ein Volumen von 6.5 cm^3 . Hilfseinrichtungen des Auges sind die Augenlider, Tränenapparat sowie die äußeren Augenmuskeln. Der Augapfel besteht aus einer gallertartigen Masse, welche zu 98% aus Wasser besteht, sowie etwas Kollagen und Hyaluronsäure (bindet Wasser). Sein Druck liegt 2-3 kPa über dem Umgebungsdruck. Das Kammerwasser wird ständig neu gebildet.

Die Hornhaut weist eine hohe Transparenz auf. Sie wird ständig von der Tränenflüssigkeit benetzt, die wiederum von einem Lipidfilm bedeckt ist. Dadurch bleibt die Oberfläche glatt (von guter optischer Qualität) und Verunreinigungen werden entfernt.

Einfallendes Licht wird durch die Hornhaut gebrochen; ihre Krümmung liefert den wichtigsten Beitrag zur Linsenwirkung des Auges. Die Linse ist (über einen gewissen Bereich) flexibel und dient dazu, die Brechkraft so anzupassen, dass eine bestimmte Objektebene scharf abgebildet wird. Die Iris liefert einen Beitrag zur Helligkeitsadaptation, indem sie eine Variation der Blende ermöglicht. Das Bild wird auf der Retina erzeugt und durch die Sehzellen in elektrische Nervenimpulse umgewandelt.

5.1.2 Die Netzhaut (Retina)

Blickt man durch ein Ophthalmoskop (ein optisches Instrument zur Untersuchung des Auges), so sieht man auf der Netzhaut zunächst den sog. blinden Fleck. Dies ist die Stelle, wo der optische Nerv und die Blutgefäße in das Auge geleitet werden. Deshalb besitzt diese Stelle keine Sinneszellen und eine Lichtwahrnehmung ist nicht möglich.

Auf der optischen Achse des Auges befindet sich der deutlich kleinere gelbe Fleck (Makula lutea) mit einem Durchmesser von 2.5-3 mm. Dies ist die Stelle

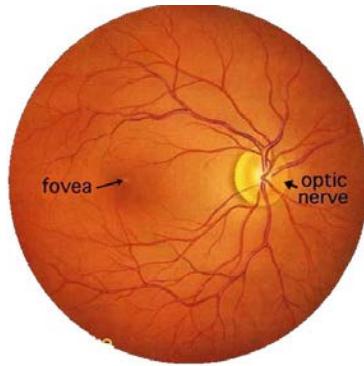


Abbildung 5.2: Bild der menschlichen Retina im Ophthalmoskop.

mit der größten Dichte von Sehzellen. Dieser Teil der Retina erzeugt die schärfsten Bilder und ermöglicht gleichzeitig die beste Farbwahrnehmung.

Im Zentrum des gelben Flecks befindet sich die Fovea Centralis. Dieser Bereich hat einen Durchmesser von etwa 0.3 mm und besitzt nur Zapfen (keine Stäbchen).

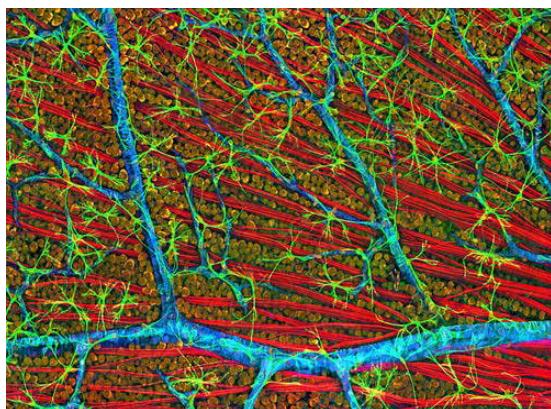


Abbildung 5.3: Retina einer Maus mit Sehzellen, Nervenzellen und Blutgefäßen.

Die Retina besteht in erster Linie aus den Sehzellen; auf der Innenseite verlaufen aber auch die Nervenzellen, welche die Signale ans Gehirn übertragen, sowie die Blutgefäße, welche die Retina mit Sauerstoff und Nährstoffen versorgen. Ist der Innendruck des Auges zu hoch, dann reicht der Blutdruck nicht für eine genügende Versorgung der Retina mit Sauerstoff und die Sehnerven sterben ab. Dieser Prozess wird als "Glaukom" (=grüner Star) bezeichnet.

5.1.3 Sehzellen

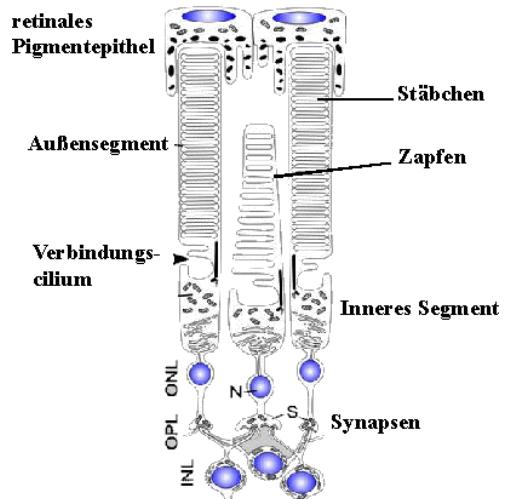


Abbildung 5.4: Aufbau der Sehzellen.

In der Netzhaut eingelagert sind die Sinneszellen, welche das einfallende Licht in Nervenimpulse umwandeln. In der Netzhaut des menschlichen Auges unterscheidet man zwei Typen von Fotorezeptoren, welche als Stäbchen und Zapfen bezeichnet werden. Die Stäbchen dienen der Hell-Dunkel Wahrnehmung. Die Netzhaut enthält davon etwa 110-120 Millionen. Die Zapfen dienen der Farbwahrnehmung. Die Netzhaut enthält davon etwa 6 Millionen, welche vor allem im gelben Fleck konzentriert sind. Die Außensegmente der Zapfen sind ebenso wie die gesamte Zapfen-Fotorezeptorzelle breiter als die Stäbchen und laufen konisch zu.

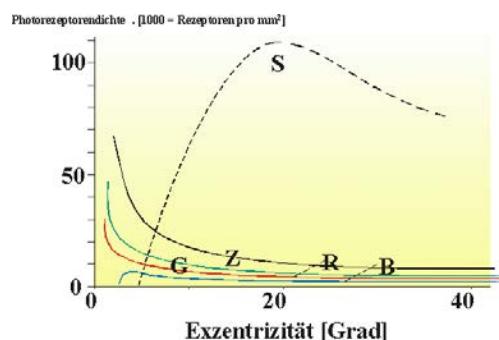


Abbildung 5.5: Verteilung der Sinneszellen auf der Retina

Die beiden Typen von Sinneszellen sind nicht gleich

häufig und nicht gleichmäßig auf der Retina verteilt. Es gibt deutlich mehr Stäbchen als Zapfen, und diese sind im äußeren Bereich der Retina sehr viel stärker konzentriert als im inneren Bereich. Bei den Zapfen sind nicht alle drei Farbtypen gleich häufig; im zentralen Teil (im gelben Fleck) sind mehr Zapfen vorhanden, vor allem rote und grüne.

5.1.4 Gesichtsfeld

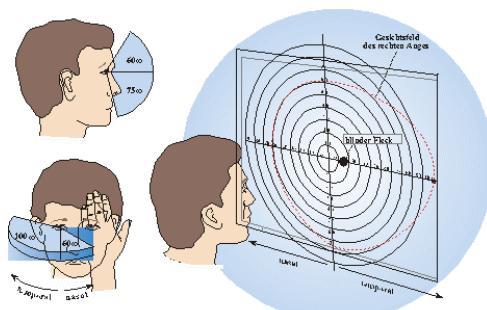


Abbildung 5.6: Gesichtsfeld

Das Gesichtsfeld des menschlichen Auges reicht in vertikaler Richtung von etwa $+60^\circ$ bis -75° , in horizontaler Richtung von etwa -60° bis zu $+100^\circ$.

Der gelbe Fleck ist das Zentrum des Gesichtsfeldes: wenn wir auf einen Punkt fokussieren, so wird er in den gelben Fleck abgebildet. Diese Stelle besitzt die höchste Auflösung und die beste Farbwahrnehmung. Da die Region außerhalb des gelben Fleckes weniger Zäpfchen enthält, können wir dort weniger gut Farben unterscheiden. Umgekehrt ist der gelbe Fleck weniger empfindlich. Bei schlechten Lichtverhältnissen ist es deshalb leichter, Objekte (z.B. schwache Sterne) noch zu erkennen, wenn wir nicht direkt auf sie fokussieren, sondern etwas daneben.

Der äußere Bereich unseres Gesichtsfeldes ist eher darauf spezialisiert, Bewegungen wahrzunehmen als präzise Bilder zu liefern. Das Nervensystem verarbeitet solche Informationen und erzeugt dann u.A. einen Reflex, welcher das Auge so dreht, dass der interessante Bereich ins Zentrum der Netzhaut zu liegen kommt, wo Details erkannt werden können.

5.1.5 Lichttechnische Größen

Wird Licht (= elektromagnetische Strahlung) gemessen, so benutzt man je nach Fragestellung und Hintergrund unterschiedliche Größen. Physikalisch kann man eine optische Leistung in Watt messen. Bezieht man die Leistung auf eine Fläche, so erhält man die Bestrahlungsstärke, bezieht man sie auf einen Raumwinkel so erhält man die Strahlungsstärke. Die Emissionsdichte wird auch als Strahldichte bezeichnet.

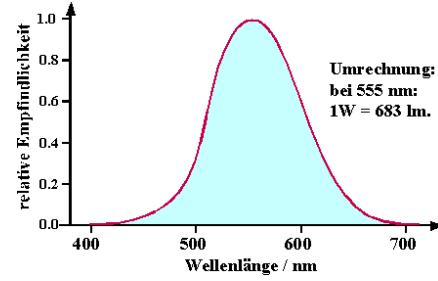


Abbildung 5.7: Relative spektrale Empfindlichkeit für physiologische lichttechnische Größen.

Neben diesen physikalischen Größen und den entsprechenden Einheiten verwendet man auch physiologische Größen und Einheiten. Diese berücksichtigen, dass unsere Wahrnehmung von der Wellenlänge der Strahlung abhängt: So erscheint z.B. grünes Licht rund zehnmal heller als rotes Licht der gleichen Intensität.

Den Lichtstrom Φ bekommt man aus einer gegebenen Strahlungsleistung Φ_e durch eine Faltung mit der Wellenlängenabhängigkeit des Auges, $V(\lambda)$:

$$\Phi = V(\lambda_0) \int_{380\text{nm}}^{780\text{nm}} d\lambda \frac{\partial \Phi_e}{\partial \lambda} V(\lambda)$$

Die Konstante $V(\lambda_0)$ beträgt für das Maximum der spektralen Empfindlichkeit (bei $\lambda_0 = 555\text{nm}$) für das Tagessehen $V(\lambda_0) = 683 \frac{\text{lm}}{\text{W}}$. Ein Lichtstrom von 1 lm entspricht bei einer Wellenlänge von 555 nm also einer Strahlungsleistung von $\frac{1}{683} \text{W}$.

physikalische Größe	physikalische Einheit	physiologische Größe	physiologische Einheit
Strahlungsleistung	W	Lichtstrom	Lumen (lm)
Strahlungsstärke	W/srad	Lichtstärke	lm/srad = Candela (cd)
Bestrahlungsstärke	W/cm ²	Beleuchtungsstärke	lm/m ² = Lux
Emissionsdichte	W/srad cm ²	Leuchtdichte	cd/m ²

Tabelle 5.1: Lichttechnische Größen

5.2 Geometrische Optik

5.2.1 Abbildung mit einer Linse

Als einfaches Modell für die Erzeugung eines Bildes betrachten wir die Brechung an einer sphärischen Oberfläche.

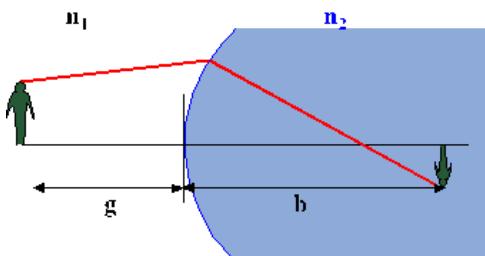


Abbildung 5.8: Brechung an einer sphärischen Oberfläche.

In paraxialer Näherung entsteht dann ein Bild in einer Ebene im Abstand b von der Oberfläche. Die Bilddistanz ist durch die Gleichung

$$\frac{n_1}{g} + \frac{n_2}{b} = \frac{n_2 - n_1}{r}$$

gegeben. Hier stellt r den Krümmungsradius der Grenzfläche dar, g den Abstand des Objektes von der Oberfläche und n_i die Brechungsindizes der beiden Medien. Die rechte Seite der Gleichung stellt die Brechkraft der Oberfläche dar, welche durch die Differenz der Brechungsindizes und den inversen Krümmungsradius gegeben ist. Die Brechkraft $\frac{\Delta n}{r}$ wird in der Einheit Dioptrien (m^{-1}) gemessen.

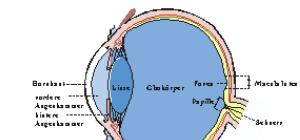
Beim Auge wird die Linsenwirkung in erster Linie von der gekrümmten Hornhaut erzeugt, so dass dies schon ein relativ gutes Modell ist. Die Linse

hat einen gegenüber der Augenkammer leicht erhöhten Brechungsindex und trägt deshalb ebenfalls zur Bilderzeugung bei. Man kann dies ebenfalls noch relativ einfach beschreiben, indem man eine zweite Grenzfläche einführt. Das System besitzt jetzt zwei unterschiedliche Krümmungsradien r_1, r_2 . n_1 bezeichnet weiterhin den Brechungsindex der Luft, n_2 denjenigen der Linse und n_3 denjenigen der Augenkammer (Glaskörper). Dann erhält man für die Beziehung zwischen der Gegenstandsweite g und der Bildweite b die folgende **Abbildungsformel**:

$$\frac{n_1}{g} + \frac{n_3}{b} = \frac{n_2 - n_1}{r_1} + \frac{n_3 - n_2}{r_2}.$$

In dieser Näherung reicht es, die Brechkräfte der unterschiedlichen Grenzflächen zu addieren.

Optische Konstanten des schematischen Auges
Durchschnittswerte für erwachsene Europäer



Krümmungsradius [mm]

Vorderfläche der Hornhaut	7,72
Rückfläche der Hornhaut	6,5
Vorderfläche der Linse	10,2
Rückfläche der Linse	-6

Dicke [mm]

Hornhaut	0,55
vordere Augenkammer	3,05
Linse	4
Glaskörper	16,4

Brechungsindex

Hornhaut	1,3672
vordere Augenkammer	1,3374
Linse	1,42
Glaskörper	1,336

Abbildung 5.9: Optische Konstanten des menschlichen Auges für Durchschnittseuropäer. Bille und Schlegel [5]

Der Brechungsindex der Linse liegt bei etwa 1.42, leicht oberhalb dem Brechungsindex der Augenkammern. Da diese mehrheitlich aus Wasser bestehen liegt er bei etwa 1.35.

5.2.2 Das schematische Auge

Das Auge besitzt einige weitere brechende Grenzflächen. Prinzipiell kann man diese gleich behandeln und jeweils die Brechkraft addieren. Je nachdem wie exakt die Beschreibung sein soll, existieren verschiedene Modelle für die Beschreibung des menschlichen Auges.

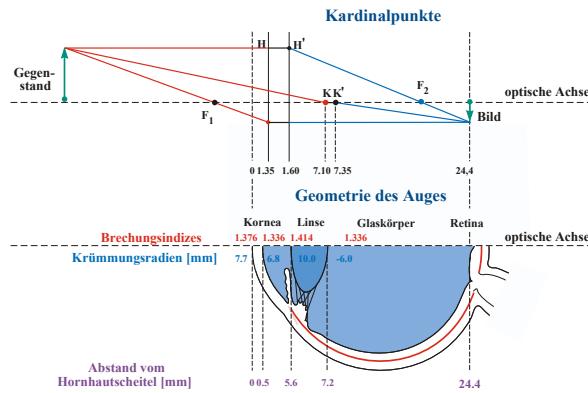


Abbildung 5.10: Das schematische Auge. [5]

Beschreibt man die Optik des Auges nach den Regeln für dicke Linsen, so erhält man das Modell des "schematischen Auges".

Da die beiden Hauptebenen relativ nah beieinander liegen reicht es für die meisten Anwendungen, sie zusammenfallen zu lassen. Dieses Modell wird als reduziertes Auge bezeichnet. Die wichtigsten Parameter des reduzierten Auges sind

- vordere Brennweite 17 mm
- hintere Brennweite 22 mm
- Krümmungsradius 5.5 mm.

Das System Luft - Hornhaut - Kammerwasser ergibt eine Brechkraft von 49 dpt. Dies entspricht einer Brennweite von 31.6 mm, also mehr als die Länge des Auges von 24 mm. Der Rest wird von der Linse erzeugt. Diese besitzt einen variablen Brechungsindex (maximal in der Mitte) und eine Brechkraft, welche durch die Akkommodation zwischen 19 und 31 dpt variiert werden kann. Damit erreicht die gesamte Brechkraft etwa 59 dpt.

5.2.3 Auflösung

Die Auflösung eines optischen Instrumentes ist begrenzt durch die Beugung am abbildenden Instrument (also Linse, Auge/Iris).

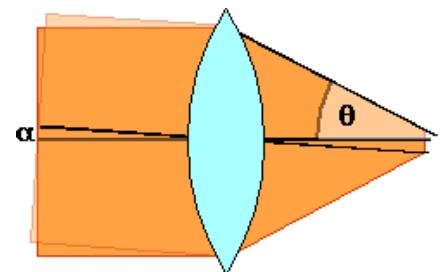


Abbildung 5.11: Auflösungsgrenze nach Abbé.

Nach Abbé ist der kleinste Winkel, unter dem zwei Objektpunkte noch getrennt dargestellt werden können,

$$\alpha_{min} = 1.22 \frac{\lambda}{A},$$

wobei λ die Wellenlänge und A den Blendendurchmesser darstellt.

Der Blendendurchmesser des Auges beträgt im Dunkeln bis zu 7 mm. Allerdings führen in diesem Bereich Linsenfehler dazu, dass die Abbildung nicht beugungsbegrenzt ist. Außerdem steht in diesem Bereich nicht genügend Licht für die optimale Auflösung zur Verfügung. Bei Tageslicht beträgt der Durchmesser der Pupille rund 2 mm. Für diesen Blendendurchmesser und eine Wellenlänge von $\lambda = 0.5 \mu\text{m}$ erhalten wir eine Winkelauflösung von $\alpha_{min} = 0.3 \text{ mrad}$. Dies entspricht 0.3 mm auf eine Distanz von 1 m oder 30 cm auf eine Distanz von 1 km.

Auf der Netzhaut entspricht dies $3 \cdot 10^{-4} \cdot 22 \text{ mm} \approx 6.6 \mu\text{m}$. Dies ist vergleichbar mit dem Abstand zwischen den einzelnen Sehzellen. Offenbar setzt auch hier der Organismus die Ressourcen optimal ein. Größere Sehzellen würden weniger Auflösung ergeben, kleinere schlechtere Empfindlichkeit.

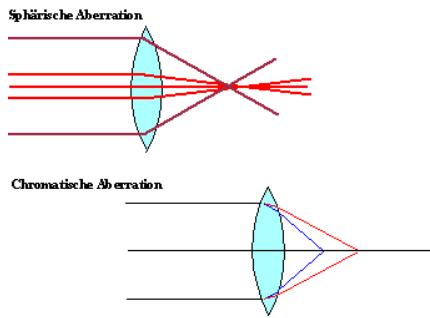


Abbildung 5.12: Abbildungsfehler

5.2.4 Abbildungsfehler

Im Vergleich zu einem idealen optischen Instrument zeigt auch das gesunde Auge eine Reihe von optischen Fehlern:

1. Das Bild ist nur in der Nähe des gelben Fleckes scharf. Allerdings ist nur dort die Zahl der Sinneszellen so groß, dass das Bild auch scharf detektiert werden kann.
2. Bei großem Pupillendurchmesser macht sich sphärische Aberration bemerkbar. Allerdings ist der Pupillendurchmesser nur im Dunkeln so groß, dass sich dies bemerkbar macht. In diesem Bereich "mitteln" die Ganglien über mehrere benachbarte Sinneszellen, da sie sonst nicht genügend Signal erhalten. Damit wird in diesem Bereich die Auflösung ebenfalls herabgesetzt.
3. Chromatische Aberration: blaues Licht wird stärker gebrochen als rotes. Im Wellenlängenbereich von 400-700 nm beträgt der Fehler rund 2 Dioptrien. Allerdings enthält die Fovea im zentralen Bereich keine Sinneszellen, welche für blaues Licht empfindlich sind. Für die anderen Sinneszellen ist der Unterschied in der Brechzahl zu gering als dass er sich auswirken würde.

Zusätzlich zu diesen Fehlern, die auch bei gesunden Augen auftreten, findet man unterschiedlich häufige Fehler, die als Fehlsichtigkeit zusammengefasst werden (siehe unten).

5.2.5 Akkommodation

Durch die Formveränderung der Linse kann die Brechkraft variiert werden, um unterschiedlich weit entfernte Objekte jeweils scharf auf der Netzhaut abbilden zu können.

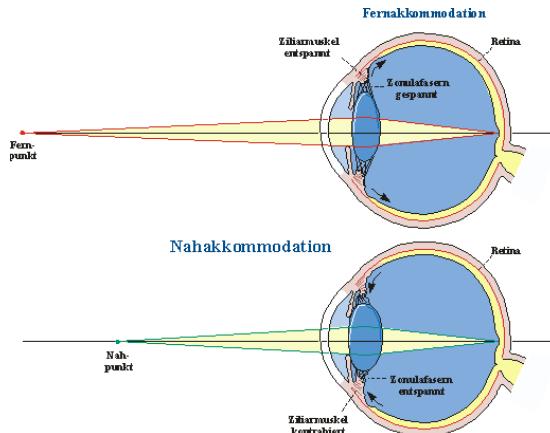


Abbildung 5.13: Akkommodation des Auges für unterschiedliche Sehdistanzen.

Dieser Vorgang wird **Akkommodation** genannt. Die notwendige zusätzliche Brechkraft, um ein Objekt in einer Distanz d scharf abbilden zu können, beträgt $1/d$.

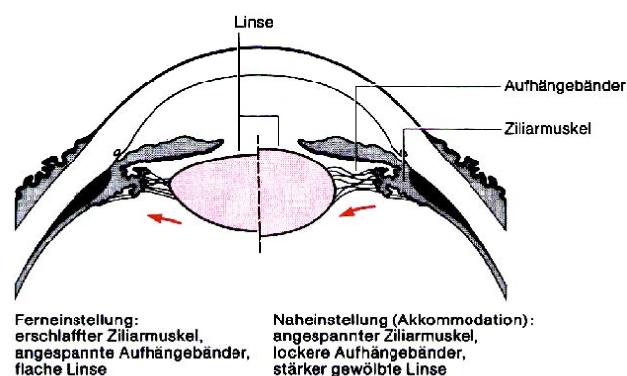


Abbildung 5.14: Akkommodation.

Die Änderung der Brechkraft wird durch eine Deformation der Linse erreicht. Im Ruhezustand wird die Linse durch die Zonulafasern gespannt und ist damit relativ flach, d.h. die Brechkraft ist gering. Dadurch werden weit entfernte Gegenstände scharf abgebildet. Wird der Ziliarmuskel kontrahiert, so erschlaf-

fen die Zonalfasern und die Linse krümmt sich stärker, die Brechkraft nimmt zu, und der gegenstandsseitige Brennpunkt wandert in Richtung des Auges.

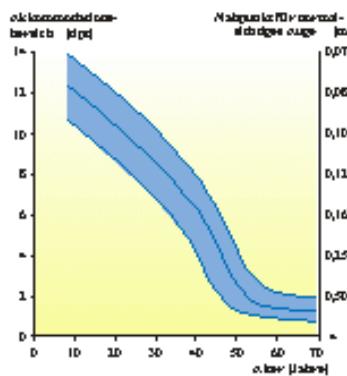


Abbildung 5.15: Änderung des Nahpunktes mit dem Alter

Kinder können ab ca. 7 cm scharf sehen. Bei Erwachsenen nimmt dieser Abstand zu, da mit fortschreitendem Alter die Linse immer weniger beweglich ist. Deshalb brauchen viele ältere Menschen zur Unterstützung der Akkommodation eine Lesebrille. Die Linse besteht aus mehrheitlich aus extrazellulärem Material. Die wenigen Zellen werden nicht mit Blut versorgt, sondern lediglich durch das Kammerwasser. Der entsprechend geringe Stoffwechsel reicht nicht für Reparaturen und Regenerationsmechanismen.

5.2.6 Fehlsichtigkeit

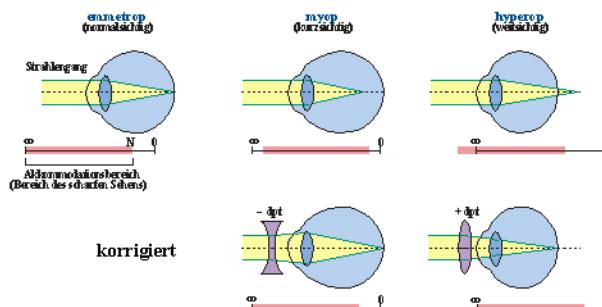


Abbildung 5.16: Korrektur verschiedener Fehlsichtigkeiten.

Im Falle von Kurzsichtigkeit ist die Brennweite zu

kurz, d.h. das Bild entsteht im Inneren des Auges, und auf der Netzhaut erscheint deshalb ein verschwommenes Bild. In diesem Fall benötigt man eine Zerstreuungslinse für die Korrektur (negative Dioptrien). Im Falle der Weitsichtigkeit muss die Brennweite verkürzt werden. Die Brille besteht in diesem Fall aus Sammellinsen.

Es kommt vor, dass der Augapfel wächst und das Auge dadurch immer stärker kurzsichtig wird. Dies wird als progressive Myopie bezeichnet und kann Korrekturen um bis zu 15 Dioptrien erfordern.

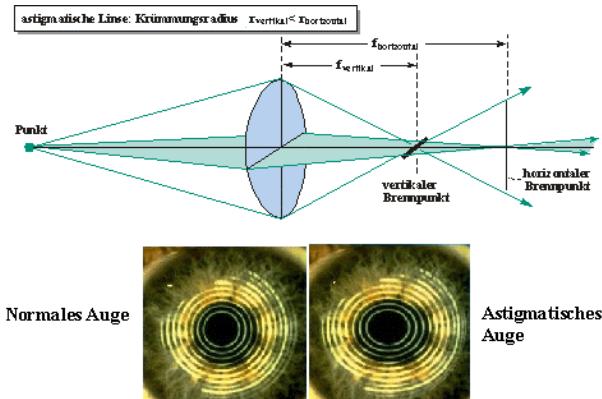


Abbildung 5.17: Astigmatismus

Ein weiterer Fehler des Auges, der relativ häufig auftritt, ist Astigmatismus: Die vertikale und horizontale Krümmung und damit die Brechkraft des Auges (allgemein: einer Linse) sind unterschiedlich. Dann wird das Licht, das von einem Punkt stammt, nicht mehr auf einen Bildpunkt fokussiert, sondern auf zwei Linien in unterschiedlicher Distanz zueinander. Je stärker der Astigmatismus, desto größer der Abstand der beiden Linien voneinander. Astigmatismus tritt bei Kleinkindern relativ häufig auf, geht dann aber meist zurück. Bei Erwachsenen tritt er vor allem zusammen mit Weit- oder Kurzsichtigkeit auf.

5.3 Bildentstehung

Die optische Abbildung erzeugt ein Bild auf der Netzhaut, wo das Licht in elektrische Impulse umgewandelt wird. Der Sehnerv leitet diese Impulse ins Sehzentrum des Gehirns, wo sie verarbeitet werden.

5.3.1 Struktur der Netzhaut

Die Umwandlung des Lichtes in elektrische Signale geschieht in spezialisierten Zellen, die Licht absorbieren und elektrische Impulse erzeugen können. Man unterscheidet zwei Typen von Lichtsinneszellen, die beide in die **Netzhaut (Retina)** eingelagert sind. Man findet etwa $120 \cdot 10^6$ Stäbchen und $6 \cdot 10^6$ Zäpfchen, die ungleichmäßig über die Retina verteilt sind. Die **Zäpfchen** sind weniger empfindlich und ermöglichen das Farbsehen. Die höchste Dichte an Zäpfchen gibt es im gelben Fleck (Macula lutea). Zum Rand der Retina nimmt die Zapfendichte ab, so dass am Rand nur noch Helligkeitsunterschiede erkennbar sind.

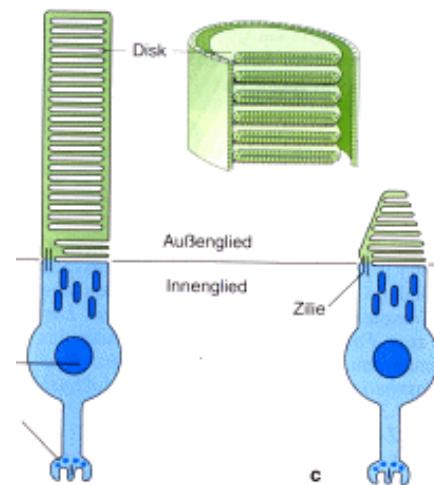


Abbildung 5.19: Struktur der Farbsinneszellen.

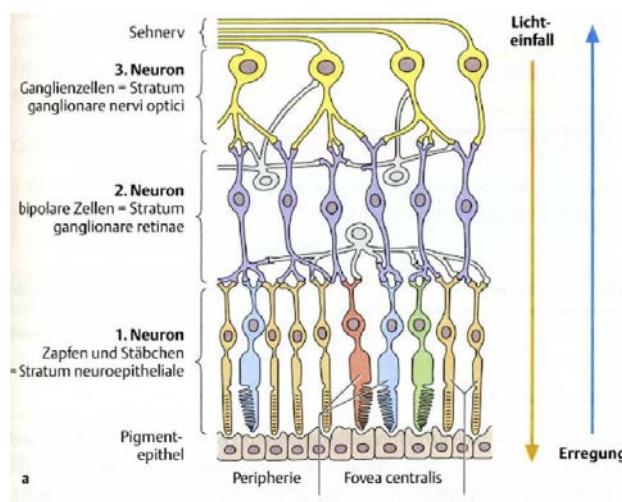


Abbildung 5.18: Bildentstehung.

Die Retina enthält die ersten 3 Neuronen der Sehbahn. Die erste Schicht besteht aus den Sinneszellen. In der zweiten und dritten Schicht findet eine erste Verarbeitung der Signale statt. Diese Neuronen stellen physiologisch und anatomisch einen *herausgestülpten Gehirnteil* dar.

Um die lichtempfindlichen Zellen zu erreichen, muss das Licht zuerst die 2. und 3. Schicht der Neuronen durchdringen. Der Lichtweg und der Informationsweg laufen somit entgegengesetzt. Man sagt deshalb, das menschliche Auge arbeite *invers*.

5.3.2 Lichtsinneszellen

Beide Typen von Farbsinneszellen bestehen aus einem Außenglied, in das eine große Zahl von Farbstoffmolekülen eingelagert ist. Im Fall der Stäbchen sind diese vor allem in den geldrollenartig eingelagerten Disks enthalten. Diese Zellbestandteile werden täglich erneuert: die obersten Scheiben werden von den Pigmentepithelzellen abgebaut, während unten neue Scheiben nachwachsen. Eine Scheibe ist etwa 16 nm dick und enthält rund 10000 Rhodopsin (Farbstoff-) Moleküle.

Die Signale der Sinneszellen werden über Synapsen an die zweiten Neuronen übertragen (bipolare Zellen), von dort an die dritten Neuronen (Ganglionzellen). Dabei werden z.T. die Signale von mehreren Sinneszellen zusammen weiter geleitet, resp. verarbeitet.

5.3.3 Molekulare Vorgänge

Die chemischen Abläufe, die dem Sehvorgang zugrundeliegen sind heute weitgehend bekannt.

Der lichtempfindliche Stoff der Stäbchenzellen ist das Rhodopsin. Es besteht aus dem Protein Opsin und dem Cofaktor Retinal. Retinal entsteht aus dem Vitamin A (Retinol).

Wird Licht absorbiert, so isomerisiert das 11-cis-Retinal zum all-trans Retinal, d.h. der Schwanz dreht

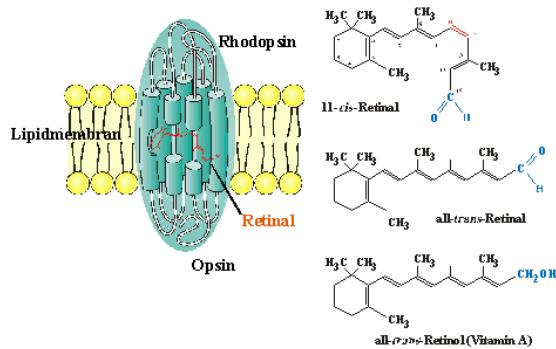


Abbildung 5.20: Sehpigment der Stäbchen



Abbildung 5.21: Rhodopsin.

sich um die 11-12 Doppelbindung. Die isomerisierte Form wird aus dem Protein frei und später wieder in die cis-Form umgewandelt.

Das aktivierte Rhodopsin löst eine Enzymkaskade aus. Dadurch werden Ionenkanäle geschlossen, durch die im Dunkelzustand Na^+ -Ionen in das Zellinnere strömen.

Nach Lichtabsorption kommt es deshalb zu einer Änderung des elektrostatischen Potenzials der Zelle, was als Hyperpolarisation bezeichnet wird. Durch ein absorbiertes Photon strömen 1 Sekunde lang ungefähr 1 Million Na^+ -Ionen weniger in die Zelle, die **Hyperpolarisierung** beträgt etwa 1mV. Diese Verstärkung ist somit mit einem Photomultiplier vergleichbar. Bei intensiver Bestrahlung werden die Farbstoffe für eine bestimmte Zeit gebleicht, was zu Nachbildern führt.

Ein Stäbchen enthält etwa 10^8 Rhodopsinmoleküle. In der Netzhaut gibt es etwa 10^8 Stäbchen, also etwa 10^{16} Rhodopsinmoleküle. Rhodopsinmoleküle haben eine Lebensdauer von etwa 10^{10} Sekunden, d.h. etwa 300 Jahre. Zerfällt ein Molekül, so führt das zu einem Signal, welches dem Eintreffen eines Photons entspricht. Da pro Sekunde $10^{16} / 10^{10} = 10^6$ Moleküle zerfallen "sehen" wir ein entsprechendes "Dunkellicht". Dieses entspricht etwa der Beleuchtungsstärke in einer Sternennacht und limitiert unsere Empfindlichkeit für schwaches Licht.

5.3.4 Spektrale Empfindlichkeit

Das Auge ist in einem Wellenlängenbereich von 350...700 nm empfindlich. Dieser Bereich stimmt gut überein mit dem Spektrum des Sonnenlichtes auf der Erdoberfläche, sofern wir es in Energie pro Wellenlängen- resp. Frequenzintervall messen.

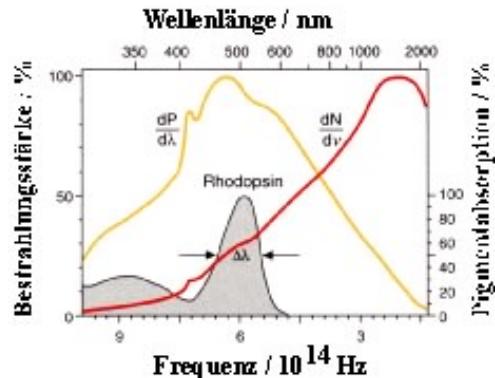


Abbildung 5.22: Vergleich der spektralen Empfindlichkeit des Auges mit dem Sonnenspektrum.

Abb. 5.22 zeigt das Sonnenspektrum (als Energie pro Wellenlängenintervall sowie als Anzahl Photonen pro Wellenlängenintervall) und im Vergleich dazu die spektrale Empfindlichkeit des Rhodopsins. Ebenfalls dargestellt ist die Anzahl Photonen pro Frequenzintervall. Dies ist deshalb wichtig, weil bei quantenlimitierter Detektion ein Photon einen Nervenimpuls auslösen kann und damit die Zahl der Photonen die Zahl der Nervenimpulse limitiert. Die Zahl der Pho-

tonen pro Zeiteinheit beträgt

$$N = \frac{P}{hv}$$

und ist deshalb gegenüber dem Maximum der Leistung P zu geringeren Frequenzen v verschoben.

Außerdem ist

$$\frac{d\lambda}{dv} = -\frac{c}{v^2}.$$

Tragen wir statt P vs. λ die Leistung gegen die Frequenz auf,

$$\frac{dP}{dv} = \frac{dP}{d\lambda} \frac{d\lambda}{dv} = -\frac{c}{v^2} \frac{dP}{d\lambda},$$

so verschiebt sich das Maximum nochmals erheblich zu geringeren Frequenzen, d.h. größeren Wellenlängen.

Für die Wellenlängenabhängigkeit der Wahrnehmung spielt nicht nur die Empfindlichkeit der Sinneszellen eine Rolle, sondern das gesamte Auge.

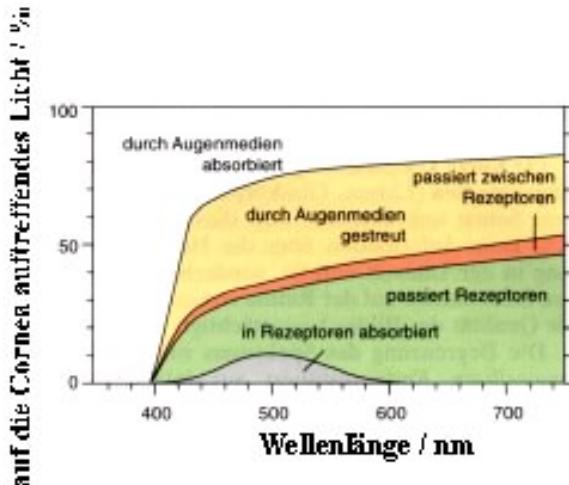


Abbildung 5.23: Verluste im Auge als Funktion der Wellenlänge.

Kurzwelliges Licht wird dabei vollständig vom Auge absorbiert bevor es die Netzhaut erreicht. Wasser und alle molekularen Stoffe absorbieren im ultravioletten Bereich des Spektrums relativ stark. Dabei wird ein Teil der aufgenommenen optischen Energie

in der Form von Fluoreszenzlicht wieder abgestrahlt. Da dieses Fluoreszenzlicht als diffuser Hintergrund wahrgenommen wird, stört es die übrige Wahrnehmung.

Das restliche Licht wird fast zur Hälfte gestreut und geht dadurch verloren. Derjenige Teil, der die Sinneszellen erreicht, wird nur zu einem kleinen Teil absorbiert, wobei das Absorptionsmaximum bei etwa 500 nm liegt. Auch bei größeren Wellenlängen absorbieren Wasser und Proteine, so dass das Licht die Sinneszellen nicht mehr erreicht.

5.3.5 Farbsehen

Die Tatsache, dass wir unterschiedliche Gegenstände unterschiedliche Farben zuordnen können, beruht einerseits auf der Wellenlängenabhängigkeit bei Absorption, Streuung und Reflexion von Licht durch Materie, andererseits auf der Fähigkeit des Auges, unterschiedliche Wellenlängen des Lichtes in speziellen Sinneszellen (den Zapfen) selektiv zu detektieren. Je nach relativer Erregung der 3 verschiedenen Zapfentypen (kurz-, mittel-, langwelliger Rezeptor) entsteht in unserem Gehirn ein Farbeindruck.

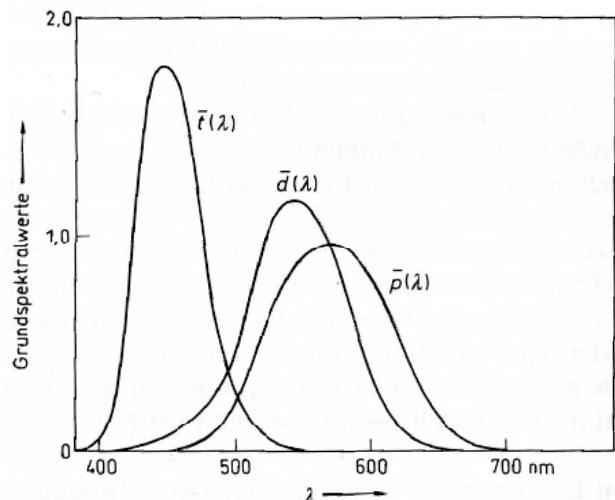


Abbildung 5.24: Flächennormierte Grundspektralwertkurven. [4]

Die Stäbchen der menschlichen Retina enthalten **Sehpurpur (Rhodopsin)**, die Zapfen 3 Farbstoffe mit unterschiedlichem Absorptionspektrum: die

Rhodopsine Cyanopsin, Iodopsin und Porphyropsin. Die sogenannten Grundspektralwertkurven geben die spektralen Empfindlichkeiten der zapfenförmigen Sehzellen wieder. Insgesamt reicht unser sichtbares Spektrum etwa von etwa 350-400 nm bis etwa 700 nm. Bei den Tieren ist das Farbsehen teilweise etwas anders verteilt, bei einigen Fischen existiert ein vierteres Zapfensystem.

5.3.6 Farbblindheit

Farbblindheit tritt auf, wenn ein Zapfensystem völlig fehlt oder ein Zapfensystem eine reduzierte Empfindlichkeit besitzt. Die Rot-Grün-Sehschwäche (oder -Blindheit) macht mehr als 99% der Farbfehlsichtigkeiten aus, die umgangssprachlich als Farbblindheit bezeichnet werden. Diese Sehschwäche ist angeboren, 9% aller Männer und 0.8% aller Frauen haben sie.

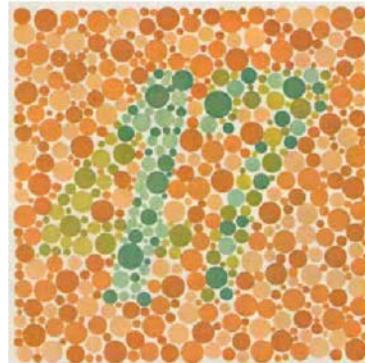


Abbildung 5.25: Test auf Rot-Grün-Sehschwäche. [7]

Der Grund für die Geschlechterspezifität liegt darin, dass die Gene für die Opsine der Rot- und Grünzapfen auf dem X-Chromosom lokalisiert sind, von denen Männer nur eines besitzen.

5.3.7 Adaptation

Die Leuchtdichte der natürlichen Umwelt des Menschen variiert über etwa 8 Größenordnungen: 10^{-4} cd/m² bei Sternenlicht bis 10^4 cd/m² bei Sonnenlicht. Um diesen großen Bereich nutzen zu können, mussten mehrere Adaptionsmechanismen

entwickelt werden. Dazu trägt die Pupille lediglich etwa einen Faktor 16 bei: ihr Durchmesser reduziert sich von 4 mm auf 1 mm. Der größte Beitrag zur Adaptation erfolgt in den Sinneszellen selber, aber auch die neuronale Verarbeitung trägt dazu bei. Der genaue Mechanismus ist noch nicht geklärt, aber offenbar trägt eine Verringerung der intrazellulären Konzentration der Ca²⁺ Ionen dazu bei.

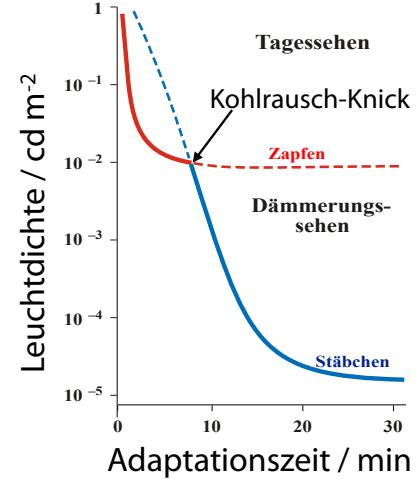


Abbildung 5.26: Zeitabhängigkeit der Adaptation von Zapfen und Stäbchen

Der Adaptionsmechanismus läuft bei Stäbchen und Zapfen unterschiedlich. Die Zapfen reagieren schneller, sind jedoch bei geringem Licht deutlich weniger empfindlich. In diesem Bereich sehen wir praktisch nur noch mit den Stäbchen. Dies ist der wesentliche Grund dafür, dass wir im Dunkeln Farben schlecht erkennen können: Bei Nacht sind alle Katzen grau.

Bei Dunkeladaptation verschiebt sich auch das Maximum der relativen Helligkeitskurve des Auges zu kleineren Wellenlängen. Dies wird als **Purkinje-Effekt** bezeichnet. Sie kann im Wesentlichen darauf zurückgeführt werden, dass im Dunkeln praktisch nur noch die Stäbchen einen Beitrag liefern und diese ein Empfindlichkeitsmaximum bei etwas kürzeren Wellenlängen besitzen als die roten und grünen Zapfen, welche bei hellem Licht dominieren. Abgesehen vom Verlust des Farbsehens bei schlechter Beleuchtung nimmt auch die Auflösung ab, da Stäbchen im Bereich des gelben Flecks nur eine geringe Dichte

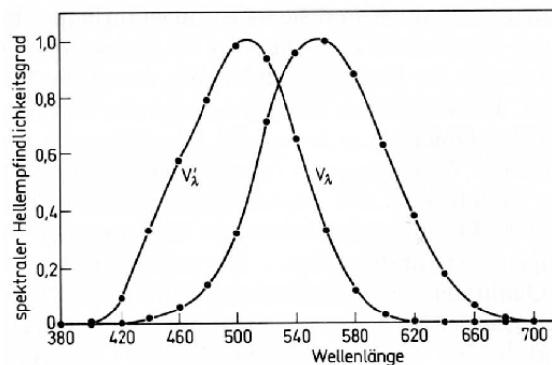


Abbildung 5.27: Relative spektrale Helligkeit des Auges für Tagessehen $V(\lambda)$ und Nachtsehen $V'(\lambda)$. [4]

aufweisen. Das Stäbchensystem ist außerdem langsamer als das Zapfensystem, so dass es schwieriger wird, Bewegungen wahrzunehmen.

5.4 Signalverarbeitung

5.4.1 Signale in der Netzhaut

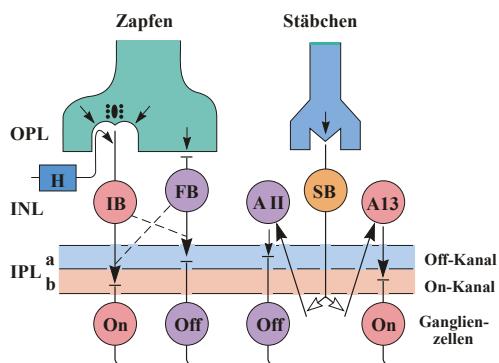


Abbildung 5.28: Signalweiterleitung in der Netzhaut.

Die Aktionspotenziale der Sinneszellen werden zur nächsten Lage von Neuronen in der Retina übermittelt. Horizontalzellen (H in Abb. 5.28) modulieren die Weiterleitung. Direkt nach der Sinneszelle stehen die Bipolarzellen (IB, FB, SB in Abb. 5.28). Die horizontalen Balken (IPLa, IPLb in Abb. 5.28) markieren Schichten von Synapsen.

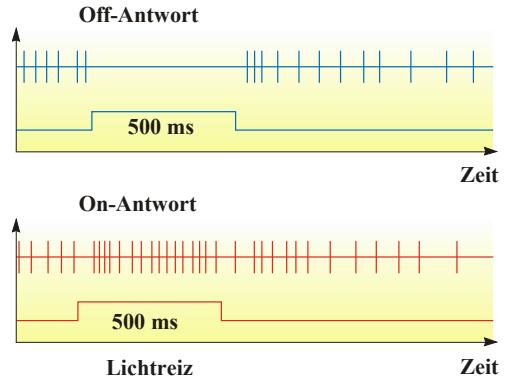


Abbildung 5.29: Antwort der Neuronen in den On- bzw Off-Kanälen.

Die Bipolarzellen aktivieren die Ganglien, bei denen man zwischen einem "On-Kanal" und einem "Off-Kanal" unterscheiden kann. Im "On-Kanal" wird durch die Belichtung die Rate der Spontanentladungen erhöht, im Off-Kanal werden sie unterdrückt.

Die meisten Signale zum Gehirn verwenden sowohl On- wie auch Off-Kanäle. Dies hat insbesondere den Vorteil, dass bei mittlerer Beleuchtung nicht alle Neuronen mit halber Leistung feuern müssen, sondern nur Kontraste und Bewegungen weiter gemeldet werden müssen.

5.4.2 Rezeptives Feld und Kontrast

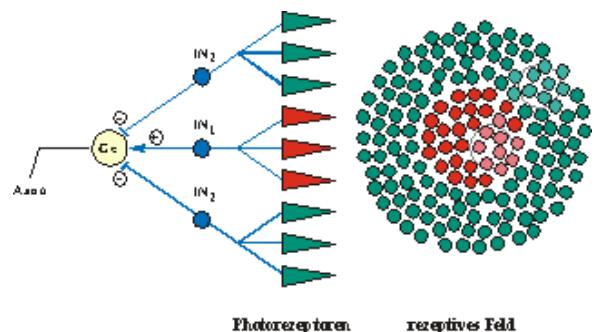


Abbildung 5.30: Zusammenfassung von Signalen in Ganglien

Die Signale der Sinneszellen werden nicht direkt ans Gehirn weitergeleitet, sondern teilweise bereits in den Ganglien der Netzhaut verarbeitet. Dabei ver-

arbeiten unterschiedliche Ganglien die Signale unterschiedlich. In der Figur ist als Beispiel gezeigt, wie Signale aus dem Zentrum eines Bereichs aktivierend ($IN_1, +$) und Signale aus dem Umfeld hemmend ($IN_2, -$) wirken. Ein solches Ganglion, welches auf unterschiedliche Farben unterschiedlich reagiert, wird als farbkodierendes Neuron bezeichnet. Die Sehzellen, welche es mit Signalen versorgen, werden als rezeptives Feld bezeichnet. Sie besitzen unterschiedliche Farbempfindlichkeit.

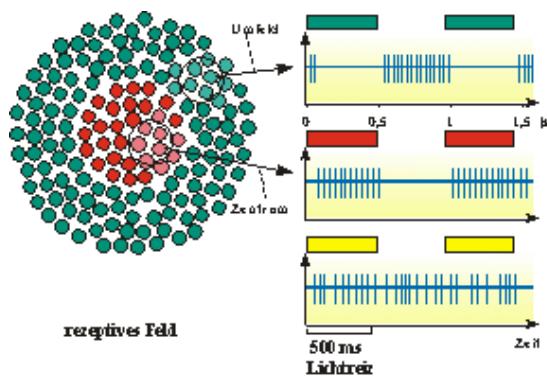


Abbildung 5.31: Signal für verschiedene farbige optische Anregungen

Trifft in diesem Beispiel rotes Licht auf das Zentrum des rezeptiven Feldes, so kommt es zu einer Anregung. Grünes Licht am Rand führt hingegen zu einer Hemmung. Gelbes Licht regt grüne und rote Zellen etwa gleich stark an. Deshalb wird die Antwort eines solchen Ganglions von gelbem Licht nicht beeinflusst.

5.4.3 Differenzielle Verarbeitung

Eine solche differenzielle Verschaltung von Sinneszellen hilft, Objekte gegenüber einem Hintergrund zu erkennen, der sich in Farbe, aber nicht in Helligkeit vom Objekt unterscheidet.

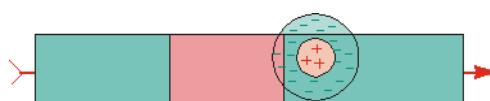


Abbildung 5.32: Bewegung vor einem farbigen Hintergrund.

In Abb. 5.32 bewegt sich ein Objekt vor einem farbigen Hintergrund. Beim Überqueren der Grenzen zwischen den einzelnen Bereichen ändern sich auch die Signale von zentralen und peripheren Zellen unterschiedlich.

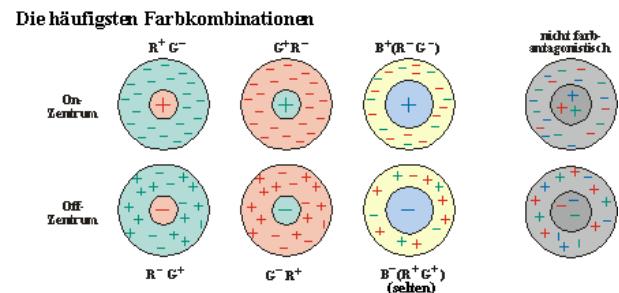


Abbildung 5.33: Die wichtigsten Verschaltungstypen

Es kommen unterschiedliche Kombinationen von on- und off-verschalteten Neuronen vor. Die wichtigsten sind die Rot-Grünen Kombinationen; Blau ist seltener (besonders die off-Version) und wird dann meist gegen die Kombination von Rot und Grün verschaltet. Kombinationen ohne Farb-Diskriminierung kommen ebenfalls vor. Die farbkodierenden und nicht-farbkodierenden (d.h. Helligkeitskodierenden) Neuronen sind morphologisch unterschiedlich und zeigen eine unterschiedliche Verteilung über die Netzhaut.

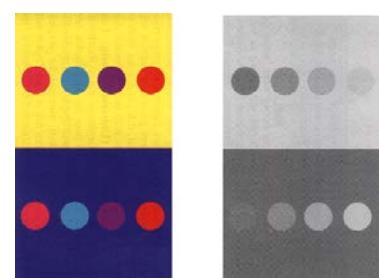


Abbildung 5.34: Differenzielle Wahrnehmung

Diese differenzielle Wahrnehmung führt zu den bekannten optischen Täuschungen: die farbigen Punkte auf der linken Seite sind oben und unten die gleichen, erscheinen aber wegen des unterschiedlichen Hintergrundes anders. Das gleiche gilt für die grauen Punkte auf der rechten Seite.

Neben der Farb- und Ortskodierung gibt es auch

Neuronen, welche speziell Bewegungsprozesse detektieren, d.h. auf zeitliche Änderungen der Information reagieren. Diese Neuronen sind vor allem in der Peripherie der Netzhaut vorhanden. Ihre Signale dienen dann z.B. dazu, das Auge in die Richtung der Bewegung zu drehen.

Die Größe des rezeptiven Feldes hängt u.a. von der Helligkeit ab: bei niedriger Lichtstärke wird über einen größeren Bereich gemittelt, um mehr Licht einzusammeln; dies geht natürlich auf Kosten der Auflösung.

5.4.4 Zeitliche Auflösung

In der Netzhaut findet auch eine Analyse von Bewegungsprozessen statt. Aus der unterschiedlichen Ankunftszeit von Signalen benachbarter Neuronen werden Bewegungsrichtungen extrahiert. Die zeitliche Auflösung der Retina beträgt bei guten Beleuchtungsverhältnissen etwa 60 Lichtreize pro Sekunde, bei schwachem Licht etwa 20. In der Peripherie der Retina gibt es spezielle Bewegungssensoren, welche auch die 100 Hz einer Leuchtstofflampe noch als Flimmern erkennen können. Die Verarbeitung dieser Informationen zu einer Bewegungswahrnehmung erfolgt jedoch im Gehirn.

Die Analyse von Bewegungsprozessen kann auch dafür verwendet werden, um Bewegungsunschärfe zu vermeiden. Die relevante Integrationszeit der Photorezeptoren beträgt etwa 1/50 - 1/10 Sekunde. Separate Bilder werden bei der Wahrnehmung zu einer einheitlichen Bewegung verschmolzen (Film). Man bezeichnet dies als raum-zeitliche Interpolation.

5.4.5 Sehbahn

Die weitere Verarbeitung der visuellen Information geschieht im Gehirn.

Dabei laufen die Nervenfasern aus unterschiedlichen Teilen der Retina zu unterschiedlichen Teilen des Gehirns. Die Nerven aus der rechten Seite beider Augen (auf die die linke Seite des Gesichtsfeldes abgebildet wird) laufen zur rechten Hirnhälfte und umgekehrt. Kreuzungspunkt ist der chiasma opticum.

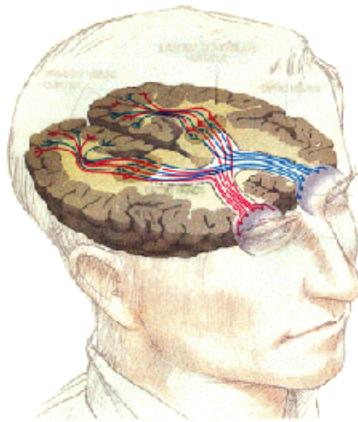


Abbildung 5.35: Signalverarbeitung im Gehirn.

Das Sehzentrum liegt im hinteren Bereich des Gehirns. Unterwegs zweigen einige Nerven ab, vor allem zum Bewegungszentrum.

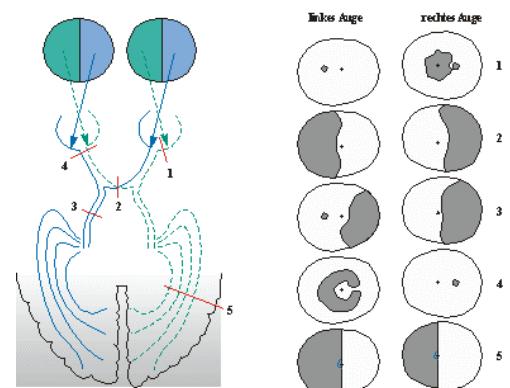


Abbildung 5.36: Gesichtsfeldausfälle.

Den Verlauf der Nerven kann man u.a. anhand von Gesichtsausfällen rekonstruieren, je nachdem an welcher Stelle die Nerven unterbrochen sind, fallen für die beiden Augen unterschiedliche Teile des Gesichtsfeldes aus. Umgekehrt kann man anhand einer Vermessung des Gesichtsfeldes feststellen, an welcher Stelle der Sehnerv geschädigt ist. Schädigungen können z.B. auftreten durch Entzündungen oder Tumore.

Besonders wichtig ist in dem Zusammenhang, dass die informationsverarbeitenden Prozesse sich praktisch ausschließlich in der frühen Kindheit ausbilden. Daher muss ein Schielen in diesem Alter unbedingt behandelt werden, sonst kann es zu einer De-

generation von Sehnerven kommen.

Das Gehirn steuert auch die Ausrichtung des Auges und sorgt z.B. dafür, dass der zentrale Teil des Bildes auf den gelben Fleck abgebildet wird, wo die Sehschärfe maximal ist.

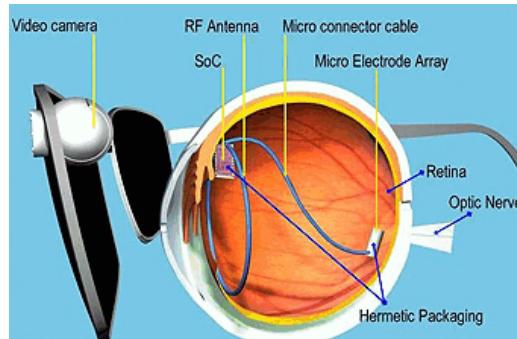


Abbildung 5.37: Künstliche Retina.

Es ist inzwischen auch möglich, die Sehzellen teilweise zu ersetzen. Ein als "künstliche Retina" bezeichnetes System besteht aus einer Kamera und einem elektronischen Bauteil, der ins Auge eingesetzt wird und anhand der Videoaufnahmen direkt die Sehnerven stimuliert.

5.4.6 Verarbeitung im visuellen Cortex

Die weitere Verarbeitung erfolgt primär im visuellen Cortex (weitere Gebiete sind u.a. für die Kontrolle der Ausrichtung der Augen zuständig). Die Verarbeitung hier erfolgt grundsätzlich ähnlich zur Verarbeitung in der Retina.

Es werden jeweils aktivierende und hemmende Signale in geeigneter Weise kombiniert, wie in Abb. 5.38 gezeigt. So kann man eine Orientierung messen, indem eine längliche aktivierende Region mit einem entgegengesetzt verlängerten hemmenden Umfeld kombiniert wird. Ist der Überlapp maximal, so wird die Aktivierung maximal.

Eine Bewegungsrichtung kann gemessen werden, indem die beiden Seiten des Umfeldes unterschiedlich stark aktivieren und die Sinnesreize mit einer entsprechenden Verzögerung kombiniert werden.

Weitere Verarbeitungsschritte ermöglichen stereoskopisches Sehen, Erkennen von Mustern etc.

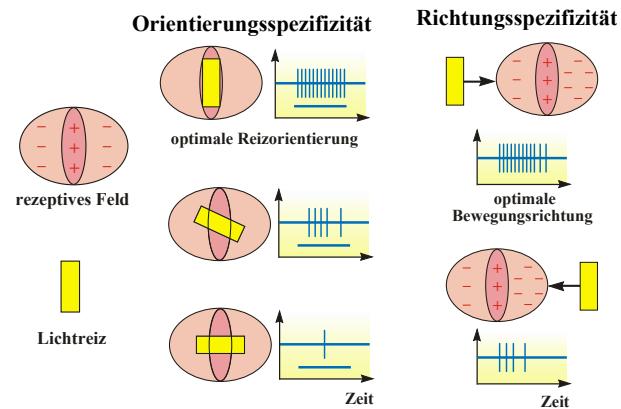


Abbildung 5.38: Erkennung von Mustern.