

---

# Die Evolution des Sehens

Von molekularen Sensoren zum menschlichen Auge

**Prof. Dr. Andreas Feigenspan**

Neurobiologie

Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg

---

## Warum können Tiere Licht wahrnehmen?

---

Mehr als 95 % aller Arten sind in der Lage, Licht zu detektieren und diese Informationen für ihr Verhalten zu nutzen.

Sensorische Funktionen wie die Wahrnehmung von Licht entwickeln sich nur, wenn sie neue Verhaltensweisen ermöglichen, die für einen Organismus vorteilhaft sind.

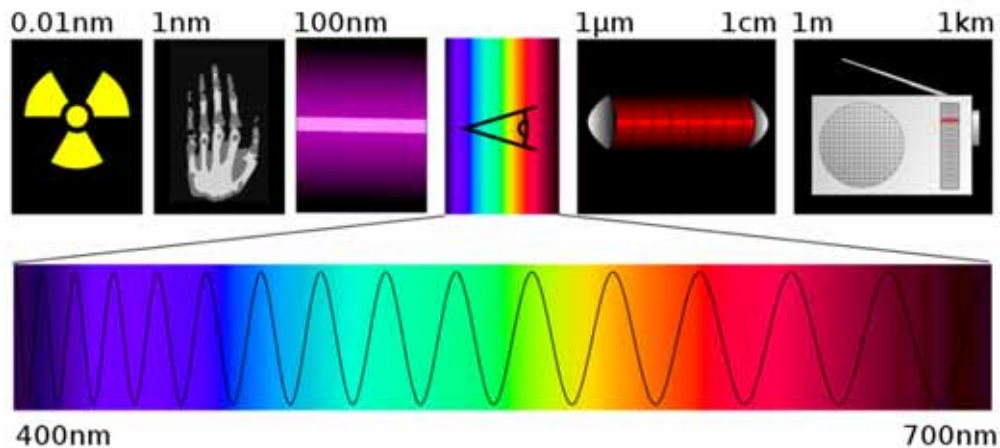
1 Welche Funktionen hat die Lichtwahrnehmung?

2 Welche Vorteile hat die Wahrnehmung von Licht für einen Organismus?

Wellen

Ausschnitt des elektromagnetischen Spektrums

Sichtbares Licht (400 – 700 nm)



Autoren: Tatoute and Phrood

Teilchen

Photonen

132

6. Über einen  
die Erzeugung und Verwandlung des Lichtes  
betreffenden heuristischen Gesichtspunkt;  
von A. Einstein.

Zwischen den theoretischen Vorstellungen, welche sich die Physiker über die Gase und andere ponderable Körper gebildet haben, und der Maxwell'schen Theorie der elektromagnetischen Prozesse im sogenannten leeren Raume besteht ein tiefgreifender formaler Unterschied. Während wir uns nämlich den Zustand eines Körpers durch die Lagen und Geschwindigkeiten einer zwar sehr großen, jedoch endlichen Anzahl von Atomen und Elektronen für vollkommen bestimmt

„Die ganzen 50 Jahre bewusster Grübeleien haben mich der Antwort der Frage ‚Was sind Lichtquanten‘ nicht näher gebracht. Heute glaubt zwar jeder Lump, er wisse es, aber er täuscht sich...“

Albert Einstein

Das Licht ist ein nicht wechselndes Feldman nicht kontinuierlich

## Wann sind die ersten Augen entstanden?

---

- Kambrische Explosion
  - Entstehung zahlreicher Arten in einer geologisch sehr kurzen Zeitspanne von 5 – 10 Millionen Jahren zu Beginn des Kambriums (vor etwa 540 Millionen Jahren)
- Erster Nachweis augenähnlicher Strukturen
  - Fossilien verraten wenig bis nichts über Augentypen und Funktionsweisen
- Biologisches „Wettrüsten“
  - Fernsinn: Information über mögliche Beutetiere
  - Bildung von Schalen und Skeletten als Schutzmechanismen

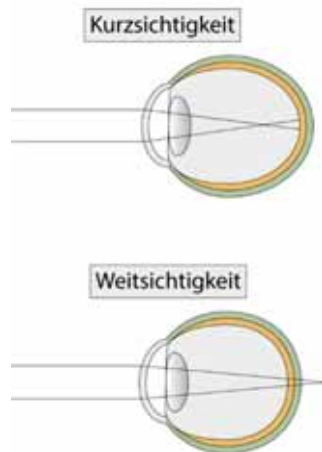
Xianguang H & Bergström J (1997)  
Fossils & Strata 45: 1–116

# Was zeichnet ein leistungsfähiges Auge aus?

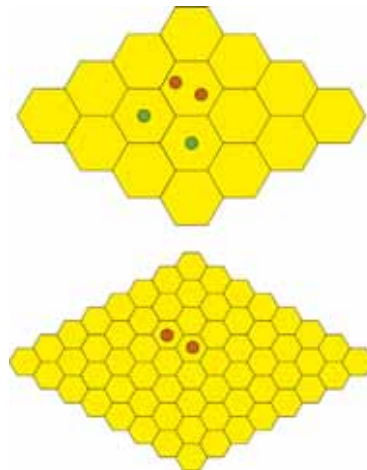
## Hohe Sehschärfe

Genauigkeit, mit der zwei Punkte in einer Abbildung als voneinander verschieden erkannt werden

### Qualität der optischen Abbildung



### Rasterung des sensorischen Areal



<b>E</b>	1	20/200
<b>F P</b>	2	20/100
<b>T O Z</b>	3	20/70
<b>L P E D</b>	4	20/50
<b>P E C F D</b>	5	20/40
<b>E D F C Z P</b>	6	20/30
<b>FELOPZD</b>	7	20/25
<b>DEFPOTEC</b>	8	20/20
<b>LEFODPCT</b>	9	
<b>FDPLTCEO</b>	10	
<b>FEROLCTD</b>	11	

Autor: Jeff Dahl

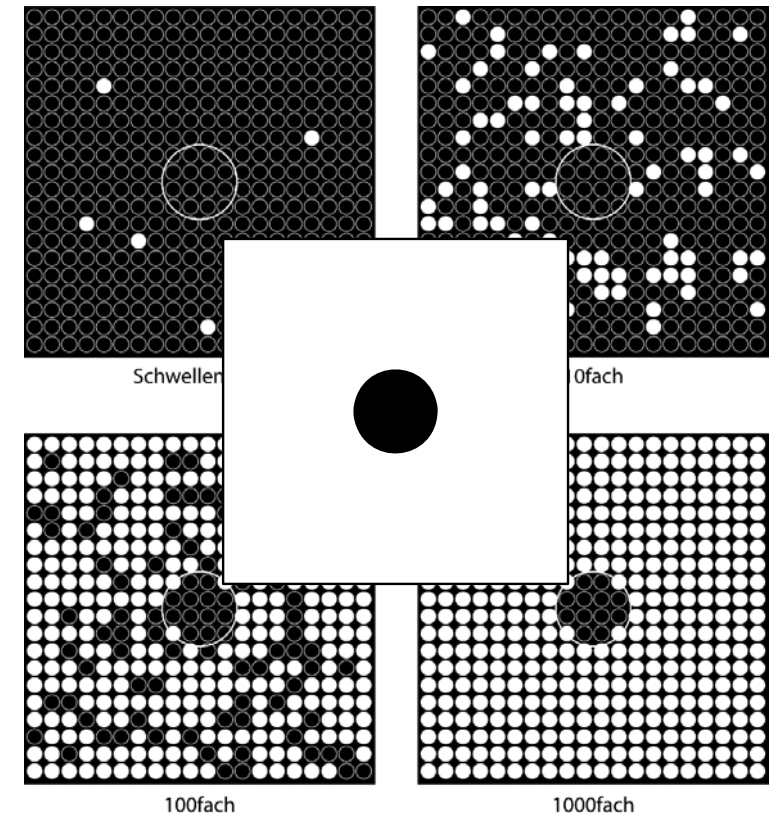
## Was zeichnet ein leistungsfähiges Auge aus?

Hohe Empfindlichkeit

Fähigkeit, auch bei geringer Lichtintensität die Sehschärfe des Auges optimal zu nutzen

Bei geringen Lichtstärken geht die Sehschärfe bedingt durch das **statistische Rauschen** der Photonen verloren:

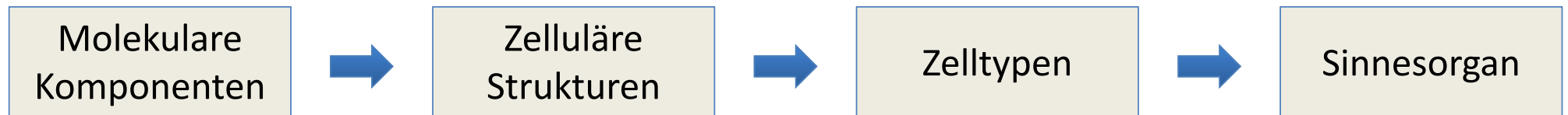
- An der Sehschwelle absorbieren 6 von 400 Lichtsinneszellen ein Photon
- Auch bei einer 10- bis 100fachen Erhöhung der Lichtstärke kann der schwarze Kreis nicht eindeutig erkannt werden
- Erst bei 1000fach höherer Lichtintensität ist der Kreis sicher identifizierbar



Pirenne MH (1967) Vision and the eye.  
Chapman & Hall, London.

## Was wird zum Sehen benötigt?

---



- Lichtempfindliche Moleküle
- Mechanismen der Signalerzeugung

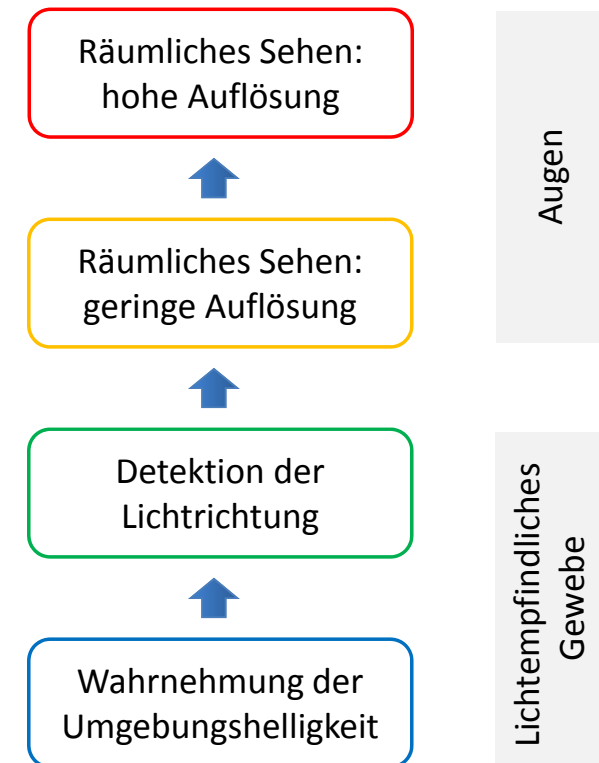
- Membranen
- Abschirmende Pigmente
- Strukturen zur Signalweiterleitung

- Lichtsinneszellen
- Pigmentzellen
- Nervenzellen

- Netzhaut
- Linse
- Iris
- Blutgefäße

Abbildungen aus: Dan-E. Nilsson & Susanne Pelger (1994) Proc R Soc Lond B 256: 53–58  
Copyright © 1994 The Royal Society

# Visuelle Aufgaben zunehmender Komplexität



Dan-E. Nilsson (2013) *Visual Neuroscience* 30: 5–20  
Copyright © 2013, Cambridge University Press



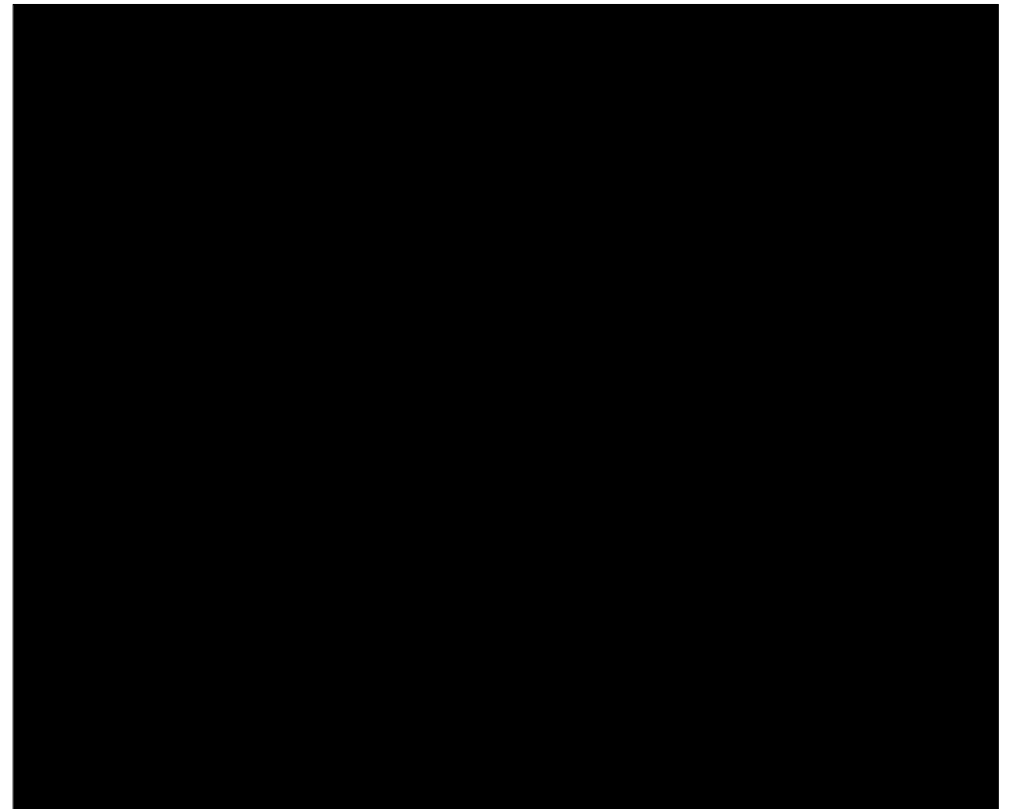
## Wahrnehmung der Umgebungshelligkeit

---

Die Wahrnehmung der Umgebungshelligkeit steht am Anfang der Evolution visueller Systeme.

### Neue Funktionen

- Abschätzen der Tageszeit/circadiane Rhythmik
- Messung der Wassertiefe
- UV-Warnung
- Erkennen von Schatten

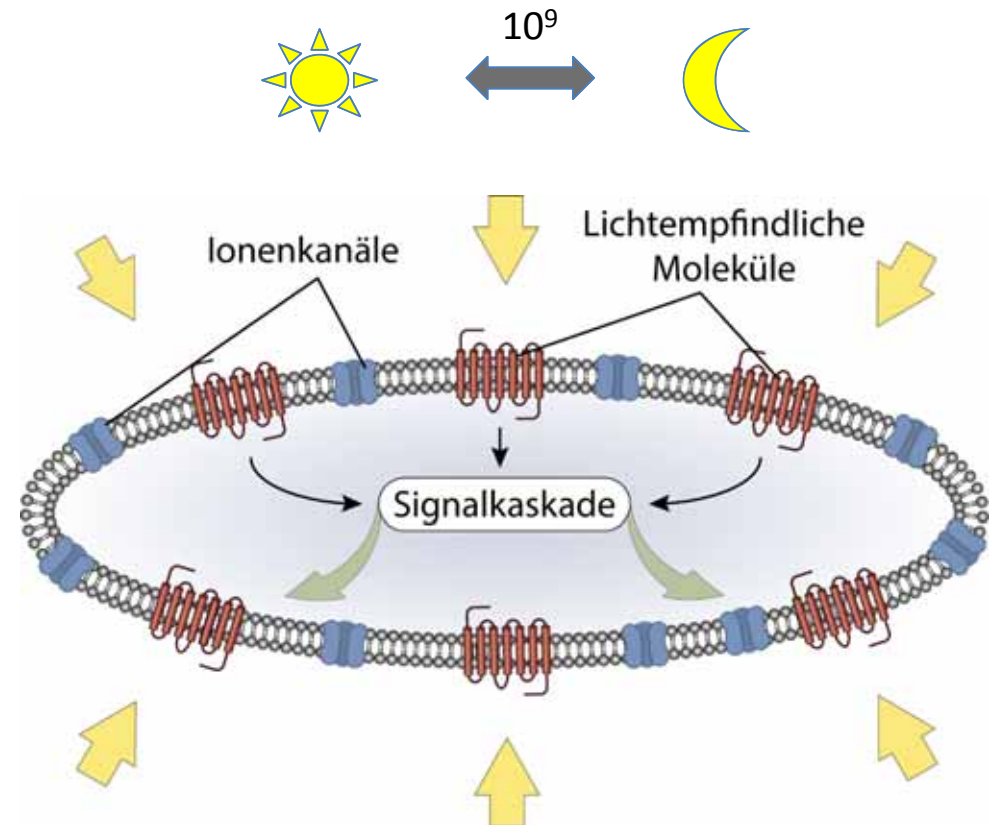


## Wahrnehmung der Umgebungshelligkeit

### Entscheidende Neuerungen

- Lichtempfindliche Moleküle in der Zellmembran
- Intrazelluläre Signalerzeugung

- Messung der absoluten Helligkeit
- Wechsel des Tageslichts erfolgt langsam
- Lichtreize werden unabhängig von ihrer Richtung verarbeitet
- Große Intensitätsunterschiede
- Keine Adaptation

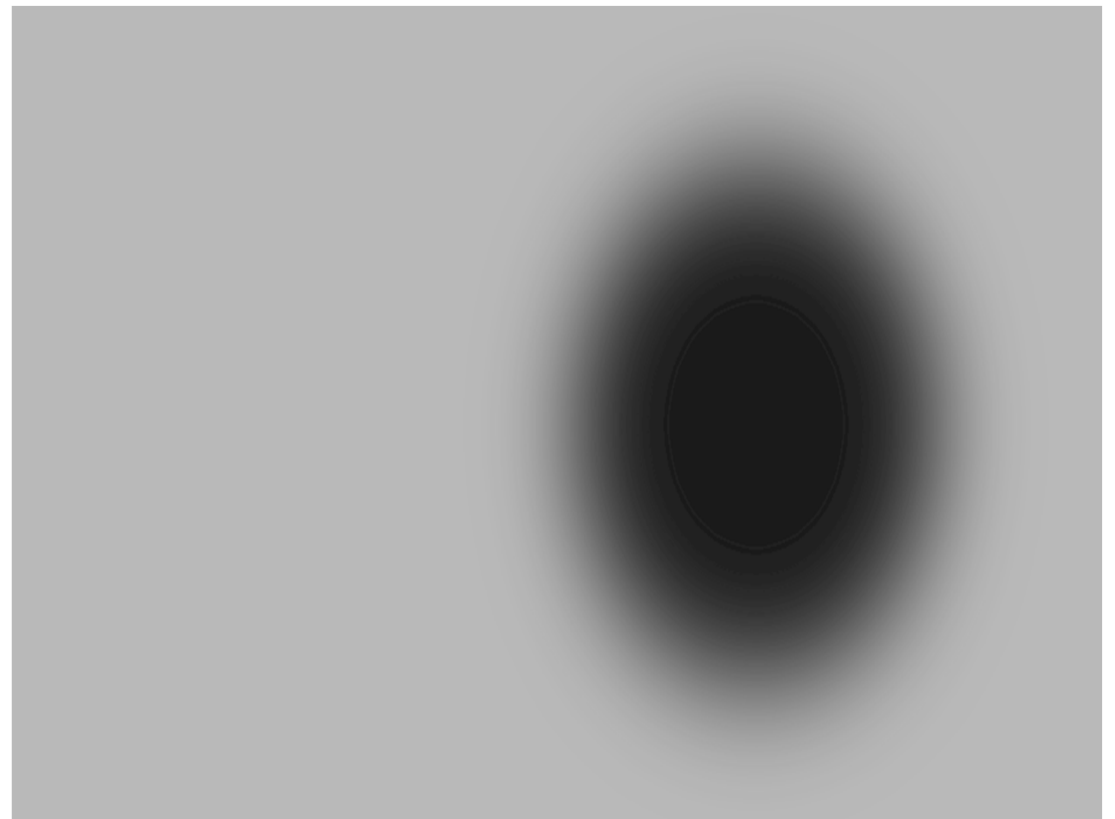


## Detektion der Lichtrichtung

Durch teilweise Abschirmung einer lichtempfindlichen Zelle wird der Einfallswinkel des Lichts eingeschränkt.

### Neue Funktionen

- Bewegung zum Licht hin oder vom Licht weg
- Orientierung des Körpers im Raum
- Wahrnehmung sich bewegender Schatten

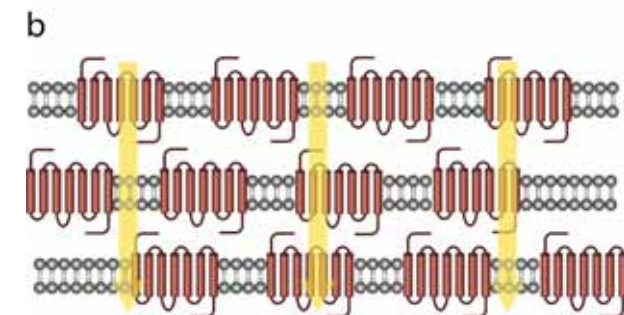
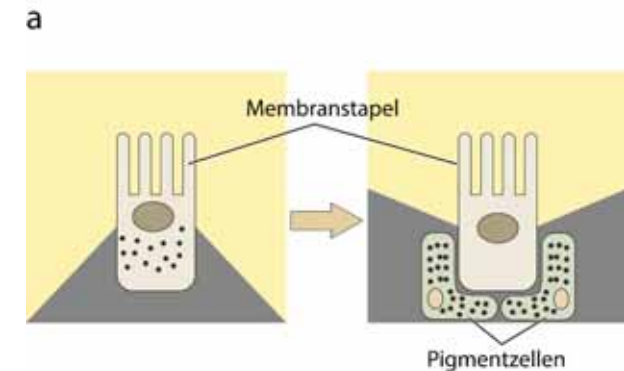


## Detektion der Lichtrichtung – abschirmende Pigmente

### Entscheidende Neuerungen

- Pigmente werden zur Eingrenzung des Lichteinfalls eingesetzt
- Erhöhung der Photonenausbeute durch den Einsatz von Membranstapeln

- Änderungen der Lichtintensität erfolgen wesentlich schneller (v.a. in Kombination mit Eigenbewegungen)
- Relativ kurze Verarbeitungszeiten
- Geringe Unterschiede in der Lichtintensität
- Adaptation zur Anpassung an den Wechsel der Lichtintensität im 24-Stunden-Rhythmus



2000 Stapel → 1000 – 10000fache  
Verstärkung der Lichtausbeute

# Detektion der Lichtrichtung – zelluläre Alleskönner

---

Lichtsinnzellen bestimmen die Schwimmrichtung in Abhängigkeit von der Lichtrichtung und der Lichtintensität.

## Würfelquallen (Planula-Larve)

- 10–15 einzellige **Augenflecken**
- Lichtsinneszelle enthält Pigment in einer becherförmigen Verteilung
- Membranstapel in Form von Mikrovilli
- Photorezeptoren sind **autonome sensorische Einheiten**
- Kein Nervensystem oder Muskulatur erforderlich

Dan-E. Nilsson (2013) Visual Neuroscience 30: 5–20  
Copyright © 2013 Cambridge University Press

K. Nordström et al. (2003) Proc R Soc London B 270: 2349–2354  
Copyright © 2003 The Royal Society

## Räumliches Sehen mit geringer Auflösung

---

Wichtigster evolutionärer Schritt zum räumlichen Sehen: Entstehung von Augen

### Neue Funktionen

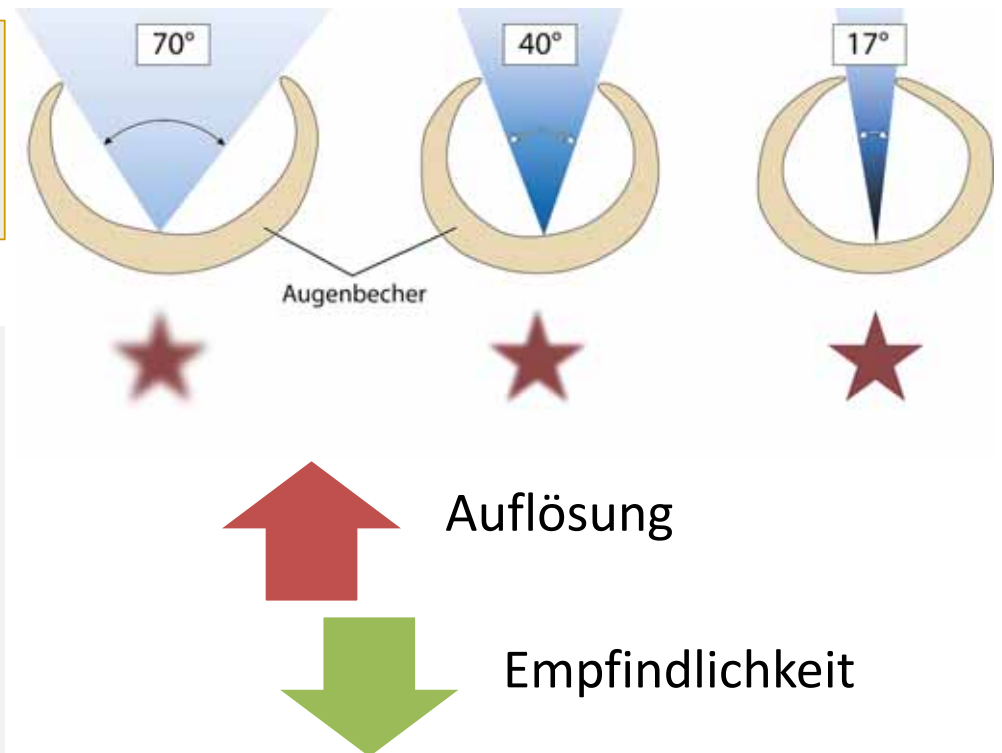
- Interpretation von Eigenbewegungen im Verhältnis zu einer stationären Umgebung
- Vermeiden von Objekten
- Aufsuchen geeigneter Lebensräume



## Räumliches Sehen mit geringer Auflösung

### Entscheidende Neuerungen

- Zahlreiche lichtempfindliche Zellen bilden ein sensorisches Epithel
  - Gemeinsam mit Pigmentzellen ist das sensorische Epithel in Form eines Augenbechers angeordnet
- 
- Mehrere Lichtsinneszellen, die in unterschiedliche Richtungen zeigen, ermöglichen eine **räumliche Abbildung**
  - Unabhängig von der eigenen Körperbewegung
  - Je kleiner der Einfallswinkel des Lichts, desto schärfer die Abbildung
  - Kleinere Winkel bedeuten weniger Photonen: Verlust der Empfindlichkeit



## Von Sinneszellen zum Sinnesorgan – Arbeitsteilung

---

- Je einfacher ein Organismus, desto komplexer sind seine einzelnen Zellen
- Verschiedene Funktionen werden auf mehrere Zellen aufgeteilt, die sich in Form von **Zelltypen** spezialisieren
  - Lichtempfindliche Zellen (PRC)
  - Pigmentzellen (SPC)
  - Motorische Zellen (LCC)
- Räumliche Trennung von sensorischen und motorischen Funktionen
- Entwicklung eines Nervensystems

Detlev Arendt et al. (2009) Phil Trans R Soc London B 270: 2349–2354  
Copyright © 2009 The Royal Society



# Räumliches Sehen – Planarien und Würfelquallen

---

Dreieckstrudelwurm  
(*Dugesia gonocephala*)

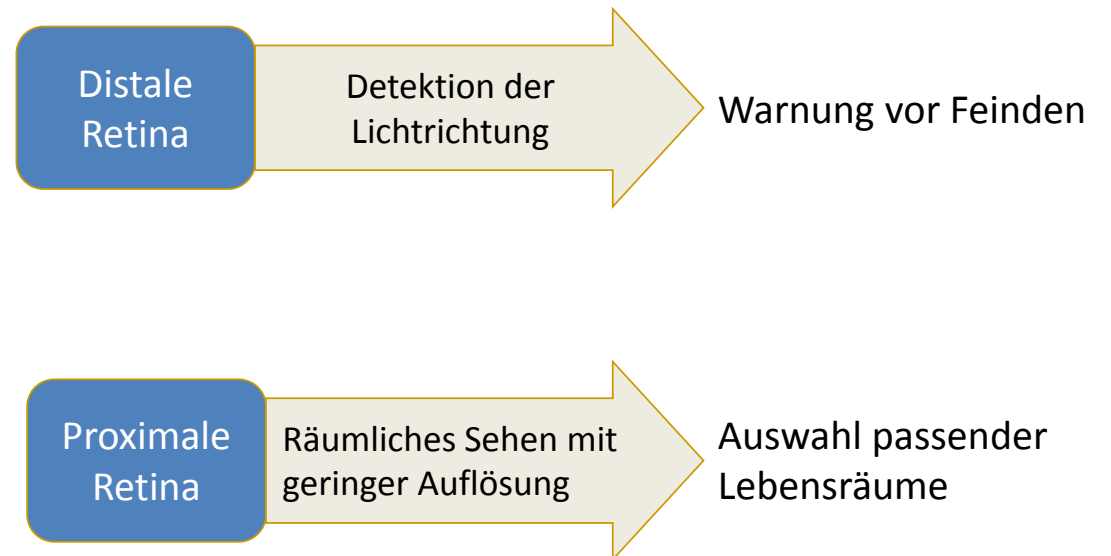
*Tripedalia cystophora*

R. Hesse (1897) Zeitschrift für  
wissenschaftliche Zoologie 62:  
527–582

A. Garm et al. (2007) J Comp Physiol A 193: 547–557  
Copyright © 2007 Springer

# Kammuscheln – ein Auge mit Funktionen unterschiedlicher Komplexität

---



D.I. Speiser & S Johnsen (2008) Amer Malacol Bull 26: 27–33

## Räumliches Sehen mit hoher Auflösung

---

Ermöglicht eine exakte räumliche Orientierung eines Organismus in seiner Umwelt

### Neue Funktionen

- Erkennen von Beutetieren, Fressfeinden und Artgenossen
- Erkennen von Blüten und Pflanzensamen
- Präzise Navigation anhand *kleiner* Landmarken
- Herstellen und Benutzen von Werkzeugen



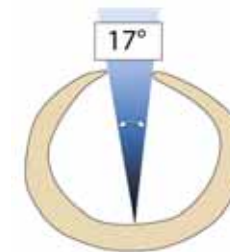
## Räumliches Sehen mit hoher Auflösung

### Entscheidende Neuerung

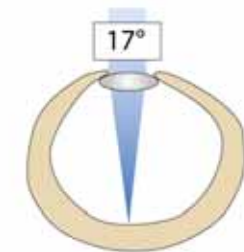
- Fokussierende Optik in Form von Linsensystemen

- Unterschreitet der Öffnungswinkel Werte von 10–20°, reicht die Lichtintensität nicht mehr für eine kontrastreiche Abbildung aus
- Begrenzender Faktor: lichtempfindliche Oberfläche der Photorezeptoren (Mikrometer)
- Je größer die Oberfläche, desto mehr Photonen können „gesammelt“ werden
- Vergrößerung der lichtempfindlichen Oberfläche durch eine transparente Linse (Zentimeter)

Keine Linse



Linse



15 mm Durchmesser → 10<sup>9</sup>-fache Verstärkung der Lichtintensität

# Lösung 1: Komplexaugen der Gliederfüßer

---

## Eigenschaften

- Vervielfachung einer modularen „Seheinheit“
- Eine Vielzahl identischer Linsen erfasst das gesamte Sehfeld
- Peripherie wird genauso gut wie das Zentrum abgebildet

## Vorteile

- Gesamtbild ist überall gleich scharf und kontrastreich

## Nachteile

- Relativ schlechte räumliche Auflösung
- Aufgrund des geringen Linsendurchmessers sehr lichtschwache Abbildung
- Beugung

## Lösung 2: Linsenauge der Wirbeltiere

---

### Eigenschaften

- Vervielfachung der Lichtsinneszellen bei einer einzigen Linse
- Eine große Linse bewirkt eine wesentliche Verstärkung der Ausbeute an Photonen.
- Es kann jeweils nur ein relativ kleiner Ausschnitt des Gesichtsfeldes fokussiert werden.

### Vorteile

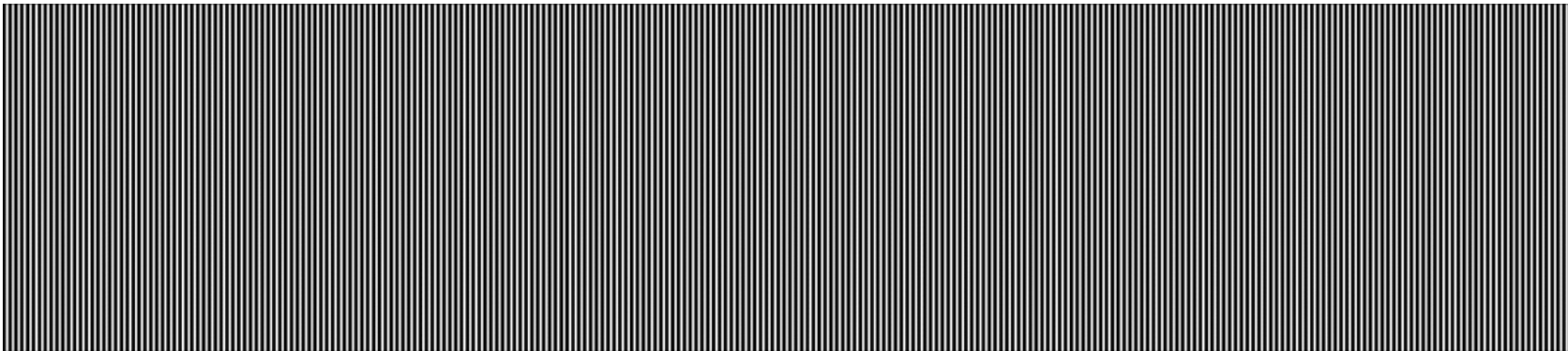
- Im Fokus (Fovea) exzellente räumliche Auflösung
- Aufgrund der großen Linse sehr lichtstarke Abbildung

### Nachteile

- Peripherie wird unscharf abgebildet
- Kompensation durch Augen- und Kopfbewegungen
- „Blinder Fleck“

# Räumliche Auflösung bei Komplexaugen und Linsenaugen

140 Zyklen pro Grad



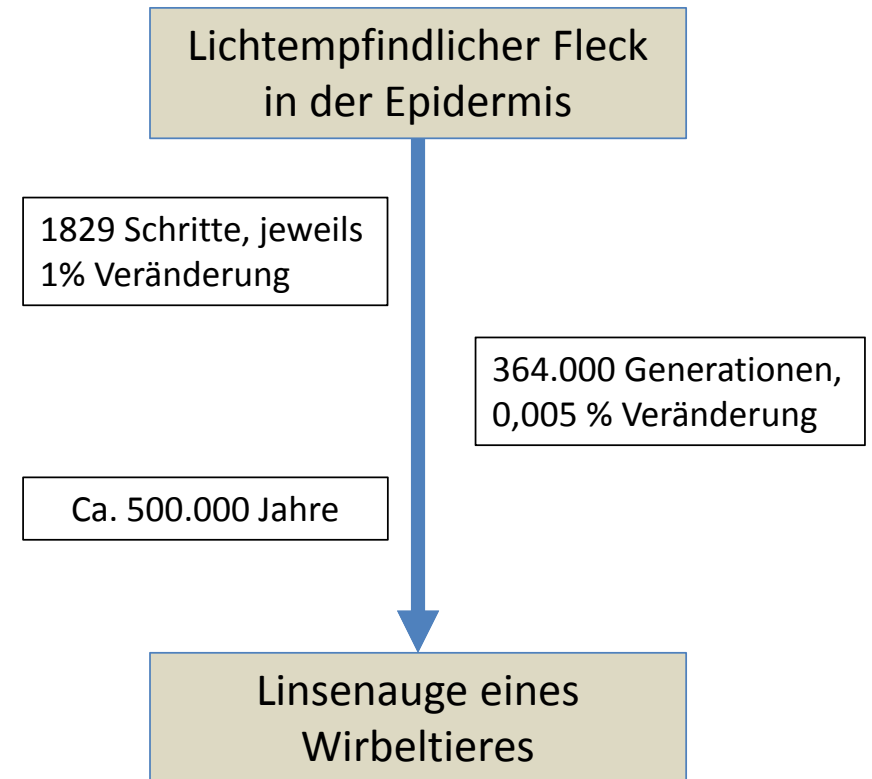
0,5 Zyklen pro Grad



The eye to this day gives me a cold shudder, but when I think of the fine known gradations, my reason tells me I ought to conquer the cold shudder."

Charles Darwin, 1860

## Evolution des Sehens kann graduell und sehr schnell erfolgen



Nach Dan-E. Nilsson & Susanne Pelger (1994) Proc R Soc Lond B 256: 53–58  
Copyright © 1994 The Royal Society



## Von lichtempfindlichen Molekülen zum Auge

---

Vier visuelle Aufgaben  
zunehmender  
Komplexität

- Wahrnehmung der Umgebungshelligkeit
- Detektion der Lichtrichtung
- Räumliches Sehen mit niedriger Auflösung
- Räumliches Sehen mit hoher Auflösung

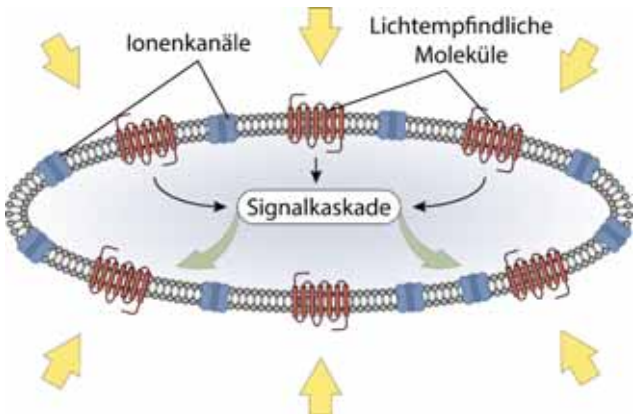
Aufgaben korrelieren  
mit  
Schlüsselinnovationen  
der Augenevolution

- Lichtempfindliche Moleküle
- Abschirmende Pigmente
- Membranstapel
- Linsensysteme

Mit jeder Stufe der  
Komplexität steigt die  
zu verarbeitende  
Informationsmenge

- Die Evolution des Sehens wird durch das schrittweise Hinzufügen neuer Verhaltensweisen angetrieben.
- **Diese Verhaltensweisen ermöglichen eine bessere Anpasstheit und stellen für den Organismus einen Selektionsvorteil dar.**

# Leistungsfähigkeit und Anpasstheit



Schlechte Leistung

Wenige, einfache Aufgaben werden bestmöglich ausgeführt



Perfekte Leistung

Zahlreiche, komplexe Aufgaben werden bestmöglich ausgeführt

## Vorhandene Strukturen erhalten neue Funktionen

---

**Lichtempfindliche Moleküle** stammen vom Vitamin A ab, das bei Pflanzen als *Lichtsammelkomplex* verwendet wird.

**Signaltransduktion** wurde von der *Geruchswahrnehmung* übernommen.

**Pigmente** wie Melanin dienen dem *Schutz des Organismus vor UV-Strahlen* und als *Antioxidantien*.

Die strukturelle Grundlage für **Membranstapel** sind *Mikrovilli* und *Cilien*, die bereits bei Schwämmen und Nesseltieren, die keine Lichtwahrnehmung besitzen, auftreten.

**Transparentes Füllmaterial** diente der *Formgebung des Augenbechers* und dem *Schutz vor kurzwelliger Strahlung* vor der Verwendung als fokussierende Linsen.

## Die evolutionäre Entwicklung des Sehens hat Einfluss auf zahlreiche Prozesse

---

- Bewegung im dreidimensionalen Raum erfordert sensorische Systeme
- Je schneller und präziser die Bewegungen, desto leistungsfähiger muss die Sensorik sein



Motorische und sensorische Fähigkeiten entwickeln sich abhängig voneinander

- Komplexe visuelle Aufgaben produzieren eine größere Informationsmenge
- Zur Verarbeitung dieser Informationen sind leistungsfähige Nervensysteme nötig



Parallele Entwicklung des Sehsinns und der Gehirngröße

---

Neue Verhaltensweisen entwickeln sich nur, wenn sie für einen Organismus einen Selektionsvorteil mit sich bringen...

Vielen Dank für Ihre Aufmerksamkeit!