

Ist das Wirbeltierauge suboptimal?

Zusammenfassung: Allgemein wird angenommen, daß die Funktion des Wirbeltier-Auges nur suboptimal (unvollkommen) sei, denn die Photo-rezeptoren liegen vom Licht abgewandt nach innen gerichtet. Es gibt jedoch wichtige funktionelle Kriterien, warum die Photorezeptoren in dieser Weise angeordnet sind. Die Struktur und Funktion der Photorezeptoren wird durch ein besonderes Gewebe, dem Retinalen Pigment-Epithel (RPE) aufrechterhalten. Dieses Gewebe erneuert die Photopigmente, entfernt abgestoßene Außen-segmente der Photorezeptoren, bildet eine undurchsichtige Schicht, die Streulicht absorbiert und hat noch weitere Funktionen. Diese Aspekte von Struktur und Funktion werden zwar meistens mißachtet, wenn unter der Voraussetzung von Evolution Suboptimalität behauptet wird, doch sind sie für das Verständnis der Funktionsweise des Auges unerlässlich.

Die Struktur der Wirbeltier-Retina

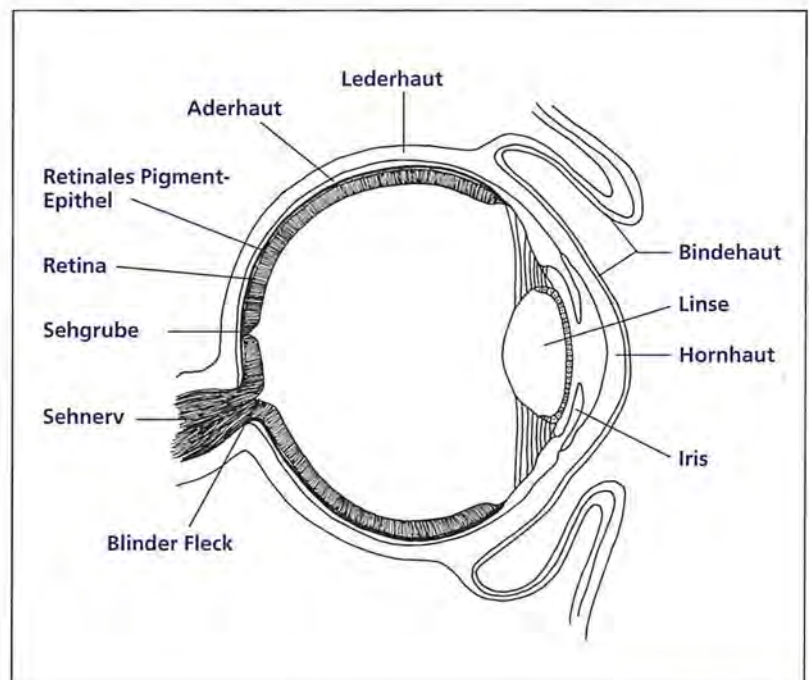
Zuerst etwas Anatomie. Abb. 1 zeigt ein Wirbeltier-Auge im schematischen Querschnitt. Das Licht fällt durch die Hornhaut, die den stärksten Beitrag zur Fokussierung leistet, dann durch die Iris, welche die Stärke des Lichteinfalls kontrolliert. Schließlich durchläuft das Licht die Linse, die das Licht nicht so stark bricht, aber einstellbar fokussiert. Das in seiner Stärke angepaßte Licht wird auf die Retina gebündelt, einem dünnen Gewebe, welches den Augenhintergrund auskleidet.

Die Retina besteht aus Zellen des Zentralnervensystems (ZNS) und wandelt das Licht in elektrische Signale, der „Sprache“ des ZNS um. Als ein sehr komplexes Gebilde enthält die Retina mehrere Typen von Zellen: **Photorezeptoren** (Stäbchen und Zapfen, in Abb. 2 mit einem S bzw. Z gekennzeichnet) wandeln die Lichtenergie in elektrische Signale um. Sie senden diese Signale dann über chemische Synapsen (Verbindungsstellen zwischen Nervenzellen) an die **Bipolar-Zellen** (B in Abb. 2). Dies sind nachgeschaltete Zellen, die ihr Signal wiederum über Synapsen an die Ganglienzellen (G in Abb. 2) weitergeben. Die **Ganglienzellen** bilden die dem Lichteinfall zugewandte Oberfläche der Retina und haben Axone (Nervenfortsätze). Die Axone aller Ganglienzellen eines Auges laufen auf den Blinden Fleck zu, treten dort aus dem Auge aus

und bilden dann den Sehnerv, der zum Gehirn führt. Zu erwähnen sind noch die **Amakrinen Zellen** (A in Abb. 2). Sie vermitteln Informationen quer zur Retina und geben Informationen der ihnen angeschlossenen Bipolar-Zellen an andere Ganglienzellen weiter. Ähnliche Funktion haben die **Horizontalzellen** (H in Abb. 2) an der Grenze zwischen den Photorezeptoren und den Bipolar-Zellen.

Wenn man sich nun den Weg des Lichtes in Abb. 2 vergegenwärtigt, so stellt man fest, daß das Licht erst durch alle Hilfszellen hindurchtreten muß, ehe es an den Photorezeptoren ankommt. Auf den ersten Blick macht das keinen Sinn. Man sollte erwarten, daß ein optimales Auge ein getreues Abbild seiner Umwelt empfängt und nicht erst die Lichtqualität verschlechtert. „Das ist dasselbe, als ob ein dünner diffuser Filter über dem Film in einer Kamera angebracht wäre, er kann die Qualität der Abbildung nur verschlechtern“ (GOLDSMITH 1990, 286). An dieser Stelle enden die Überlegungen meistens, und man schließt, daß diese „Fehlkonstruktion“ des Auges nur auf dem Hintergrund der Evolutionsgeschichte zu verstehen sei.

Abb. 1: Querschnitt durch ein Wirbeltier-Auge.
(Nach ADLER & FARBER 1986)



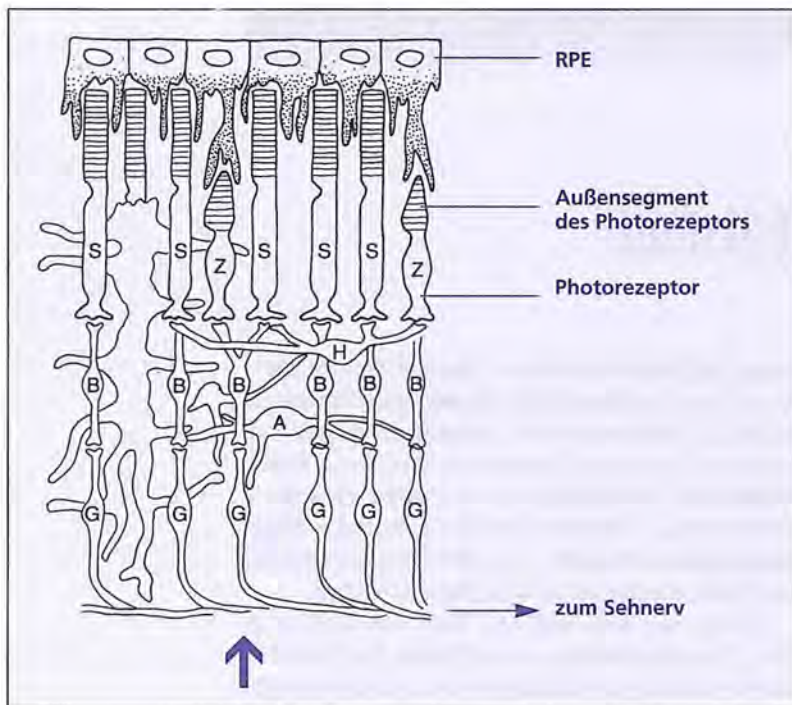


Abb. 2: Schematisches Blockdiagramm einer Wirbeltier-Retina. Der dicke Pfeil zeigt die Richtung des einfallenden Lichtes an. A Amakrine Zelle, B Bipolar-Zelle, G Ganglienzelle, H Horizontalzelle, S Stäbchen, Z Zapfen. (Nach ADLER & FARBER 1986)

Die kritische Rolle des Retinalen Pigment-Epithels (RPE)

Direkt hinter der Retina liegt ein häutiges Gewebe, welches die Photorezeptoren unterstützt. Dieses Gewebe, Retinales Pigment-Epithel (RPE) genannt, ist für die Entwicklung und Funktion der Retina unerlässlich. Tatsächlich sind etliche Abhandlungen dem RPE gewidmet worden, um es besser verstehen zu können (z.B. STEINBERG 1985, ZINN & MARMOR 1979). Denn wenn das RPE nicht funktioniert, ist das ganze Auge funktionsuntüchtig.

1. Regenerierung der Photopigmente. Wenn das Licht einen Photorezeptor trifft, so setzt es eine Kette von molekularen Vorgängen in Gang, die schließlich dazu führen, daß ein Bild im Gehirn entsteht. Richten wir unseren Blick auf die ersten Momente in diesem Vorgang.

Der erste Beteiligte ist das lichtempfindliche Rhodopsin. Es besteht aus einem Eiweiß, dem Opsin, und einem anderen Molekül, dem 11-cis-Retinal. Im Außensegment, also dem RPE zugewandt, ist das Rhodopsin in Membranscheiben eingebettet. (Eine Bemerkung über die vielleicht etwas verwirrende Terminologie. Das Ende der Photorezeptoren, wo das Licht „eingefangen“ wird und in dem sich die Membranscheiben befinden, wird das Außensegment genannt. Bei Wirbeltieren ist dieses Segment jedoch das innerste, das heißt es liegt auf der Rückseite der Retina. Mithin sind die Photorezeptoren nach innen gerichtet.) Wenn nun Licht auf ein Rhodopsinmolekül trifft, ändert die absorbierte Energie die räumliche Struktur der molekularen

Komponente, dem cis-11-Retinal, in die all-trans-Form. Dieser Prozeß wird als Isomerisierung bezeichnet. Diese Konformationsänderung bewirkt den Start einer komplexen Kaskade von Reaktionen in den verschiedensten Molekülen. Das führt dazu, daß das Außensegment und schließlich der gesamte Photorezeptor hyperpolarisiert wird, d.h., er verändert seine elektrische Ladung. Molekulare Botenstoffe (Transmitter) tragen dieses elektrische Signal über die Synapse des Photorezeptors zu den nächsten Neuronen, den Horizontal- und Bipolar-Zellen. Auf diese Weise beginnt der Prozeß, mit dem wir schließlich sehen.

Dieser Prozeß hängt völlig von der Isomerisierung des cis-11-Retinals ab. Jedes Photon, das einen Photorezeptor trifft, kann ein Retinal isomerisieren. Billionen von Photonen treffen ständig das Auge, und das Retinal muß ständig erneuert werden, um den Zyklus und damit die Photorezeptoren in Gang zu halten. Diese Arbeit fällt dem RPE zu. Die RPE-Zellen sammeln das gebrauchte trans-Retinal und unter Verwendung von Vitamin A wird wieder das cis-Retinal hergestellt und in die Photorezeptoren zurücktransportiert.

2. Wiederverwertung der Außensegmente. Die nächste Aufgabe des RPE ist eine verwandte Funktion. Es recycelt die alten Außensegmente. Die Außensegmente sind sehr aktiv und müssen deshalb kontinuierlich erneuert werden. Jeden Tag wächst eine neue Membranscheibe an der Basis des Außensegmentes heran (an dieser Stelle ist das Außensegment mit dem Innensegment verbunden, welches den Zellkern der Photorezeptoren beinhaltet), und wird dem Membranstapel hinzugefügt. Sobald von unten eine neue Membranscheibe hinzugefügt wird, löst sich die älteste Scheibe vom Ende ab. Sie wird sogleich vom RPE phagozytiert (aufgenommen), verdaut, und die einzelnen Bestandteile werden, sofern sie noch brauchbar sind, im Körper wieder verwendet.

**Die Retina der Wirbeltiere ist ein
exzellentes Beispiel
für optimale Funktionalität.**

3. Absorption von Streulicht. Außer diesen aktiven Funktionen hat das RPE noch eine wichtige passive Rolle. Das RPE ist stark pigmentiert und es bildet einen dunklen Hintergrund hinter den Photorezeptoren. Es absorbiert auf diese Weise das Licht, welches nicht von den Photorezeptoren aufgefangen wurde. Dieses Licht würde sonst die Auflösung des Auges beeinträchtigen, da es ziellos im Auge streut. Die Absorption des Lichtes durch das RPE ist Vor-

aussetzung dafür, daß ein scharfes Bild wahrgenommen werden kann.

Diese kurze Zusammenfassung beschreibt bei weitem nicht alle Funktionen des RPE. Zum Beispiel „wird es für die normale Entwicklung des Auges benötigt“ (RAYMOND & JACKSON 1995). Diese Funktion hat nicht direkt etwas mit dem Sehen zu tun; sie ist jedoch Basis, daß das Sehen überhaupt einmal stattfinden kann. Kurz:

„Betrachtet man die diversen Funktionen der RPE-Zellen ... bleibt kein Zweifel daran, daß für den normalen Ablauf des Stoffwechsels das RPE für die Funktion der äußeren Retina notwendig ist. Durch die Natur dieser Zusammenarbeit ist es notwendig, daß das RPE und die Photorezeptoren räumlich eng miteinander verbunden sein müssen, damit das Auge normal arbeitet“ (HEWITT & ADLER 1994, 67).

Es liegen somit sehr gute Gründe dafür vor, weshalb die Photorezeptoren in der Weise orientiert sind, wie sie es sind.

Schlußfolgerung

Die Retina der Wirbeltiere ist ein exzellentes Beispiel für optimale Funktionalität. Der Aufbau der Retina ist für ihre Genauigkeit und Empfindlichkeit

entscheidend. Es ist nicht richtig, daß die Retina suboptimal sei. Es ist nicht leicht zu zeigen, in welche Richtung die Retina verändert werden sollte, wenn man nicht eine Abnahme ihrer Empfindlichkeit riskieren möchte.

George Ayoub, Übersetzung: Klaus Neuhaus

Literatur

- ADLER R & FARBER D (1986) *The Retina*. New York.
 GOLDSMITH TH (1990) Optimization, Constraint, and History in the Evolution of Eyes. *Quart. Rev. Biol.* 65, 281-322.
 HEWITT AT & ADLER R (1994) The retinal pigment epithelium and interphotoreceptor matrix: Structure and specialized functions. In: RYAN SJ (ed) *Retina*, 2nd ed., Vol. 1: Basic Science & Inherited Retinal Disease. St. Louis: Mosby, pp 58-71.
 RAYMOND SM & JACKSON IJ (1995) The retinal pigment epithelium is required for the maintenance of the mouse neural retina. *Curr. Biol.* 5, 1286-1295.
 STEINBERG RH (1985) Interactions between the retinal pigment epithelium and the neural retina. *Documenta Ophthalmologia* 60, 327-346.
 ZINN KM & MARMOR MF (1979) *The Retinal Pigment Epithelium*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Ist das Tintenfischauge „besser“ als das Wirbeltierauge?

Anmerkungen zum Artikel „Ist das Wirbeltierauge suboptimal?“

Vergleiche verschiedener Linsenaugen

AYOUB (1997) beschreibt die Funktion des Retinalen Pigment-Epithelium (RPE) als unbedingte Voraussetzung für die Funktion des Wirbeltierauges. Daß es tatsächlich wichtige Aufgaben erfüllt und unerläßlich ist, darüber kann kein Zweifel bestehen. Aber ob die Wirbeltier-Retina als solche suboptimal ist oder nicht, läßt sich, wenn überhaupt, nur im Vergleich feststellen. Zwar gibt es Linsenaugen auch bei anderen Tieren wie Vielborstern und Quallen, aber allein die Augen von Tintenfischen und anderen Kopffüßern zeigen eine ähnlich hohe Komplexität wie die Augen der Wirbeltiere. Abb. 1 zeigt einen Querschnitt eines Tintenfischauges (*Octopus*). Die verblüffende Ähnlichkeit mit einem Wirbeltierauge (Abb. 1 im Artikel von AYOUB) ist auffällig. Beim Tintenfisch-Auge handelt es sich jedoch

um ein sogenanntes everses Auge, d. h. die Lichtrezeptoren liegen in der Retina dem Licht zugewandt. (Beim inversen Wirbeltierauge ist es umgekehrt: die Lichtrezeptoren liegen dem Licht abgewandt.) Wie lassen sich in einem solchen eversen Tintenfischauge Auge die von AYOUB angesprochenen Probleme des essentiellen Recycling von Zellresten bewerkstelligen?

Die Struktur der Tintenfisch-Retina

Abb. 2 zeigt die Retina eines *Octopus* im schematischen Blockdiagramm. Die Photorezeptoren sind langgestreckt, ihre obere Hälfte ist leicht abgeflacht. Von den beiden flachen Seiten geht jeweils ein Bündel von röhrenartigen Gebilden, die Mikrovilli, aus, welche die eigentlich lichtempfindlichen Teile der Zelle sind. Die obere Hälfte der Tinten-