

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 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-

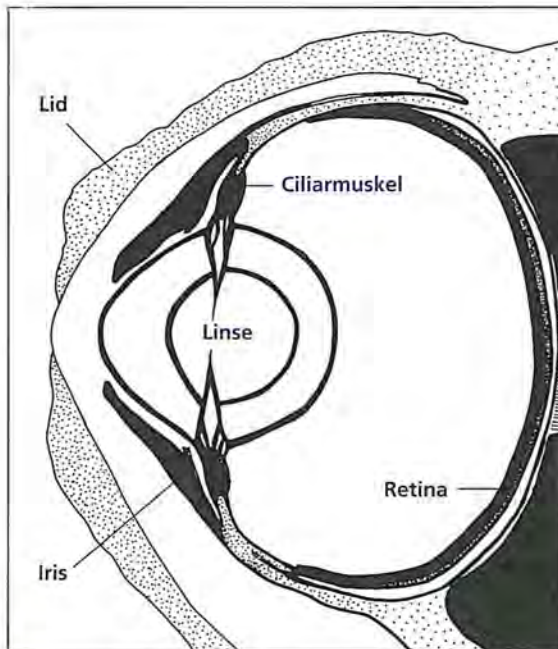


Abb. 1: Querschnitt durch ein Tintenfischauge. (Nach BUDELMANN 1994)

Abb. 2: Blockdiagramm der Retina von Octopus. Der Pfeil zeigt den Einfall des Lichtes an. Die äußeren Segmente der Photorezeptoren sind zur Linse hin gerichtet (evers). (modifiziert nach BUDELMANN 1996)

fischphotorezeptoren ist dabei dem Licht zugewandt. Die Mikrovilli von vier (halben) Zellen bilden jeweils eine Einheit, sie stehen rechtwinklig zueinander und erlauben durch diese Anordnung die Wahrnehmung von polarisiertem Licht. Man spricht in ihrer Gesamtheit von einem Rhabdomer (BUDELMANN 1994, 1996). Demgegenüber sei noch einmal kurz die Anatomie der Wirbeltierphotorezeptoren in Erinnerung gebracht (Abb. 2 im Artikel von AYOUB). Die im Prinzip stabförmigen Zellen tragen an ihrem oberen Ende (dem Licht abgewandt) licht-

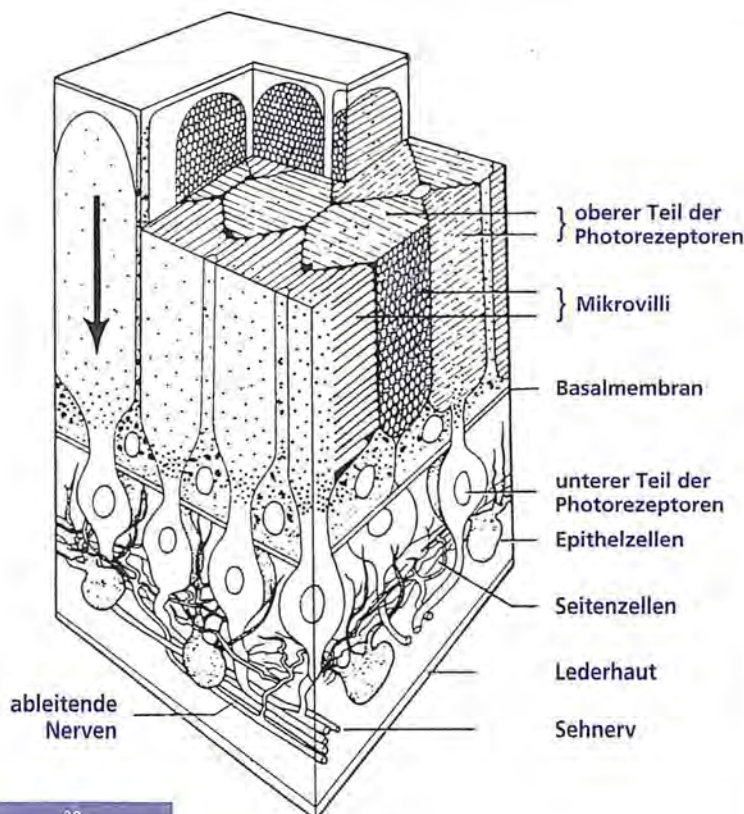
empfindliche Stapel von Scheiben und sind in das retinale Pigment-Epithel (RPE) eingebettet. Der weitere Aufbau der Tintenfischretina ist einfacher als bei Wirbeltieren. Es gibt lediglich noch ableitende Nervenfasern. Die Datenverarbeitung fängt bei den Wirbeltieren schon direkt in der Retina an. Tintenfische hingegen besitzen direkt hinter dem Auge eine große Ansammlung von Nervenzellen, ein optisches Ganglion (BECKER et al. 1994), welches teilweise größer ist als das eigentliche Gehirn (BUDELMANN 1996). Die äußeren Zelllagen des Ganglions gleichen in der Organisation den Nervenzellen in der Wirbeltier-Retina. Das empfangene Bild wird recht genau auf einer äußeren Zellschicht abgebildet und durchläuft dann ähnliche Abstraktionsprozesse, wie es in der Wirbeltier-Retina geschieht. Hinter der Retina liegen noch weitere Schichten, insbesondere eine externe Pigmentschicht, die Streulicht abfängt, sowie eine Aderhaut und Lederhaut.

Das Problem der „Abfallentsorgung“

Die lichtempfindlichen Teile einer Zelle müssen die Energie, die ein Photon (ein „Lichtteilchen“) mitbringt, um mehrere Zehnerpotenzen verstärken, damit sie vom Nervensystem als Impuls registriert werden kann. Beim Pfeilschwanzkrebs *Limulus* zum Beispiel wird die Lichtenergie um das 10^5 – 10^6 fache verstärkt. Diese Verstärkungsleistung bringt einen relativ starken Verschleiß der lichtempfindlichen Teile der Photorezeptoren mit sich (ECKERT 1986).

Wie AYOUB (1997) beschreibt, nimmt das RPE bei den Wirbeltieren die Funktion des „Ver- und Entsorgers“ wahr. Im eversen Tintenfischauge gibt es nun keine Zellschicht, die sich über die Photorezeptoren legt und dabei die Recycling-Funktion des RPE übernimmt. Durch die andersartige Organisation sind die stark beanspruchten lichtempfindlichen Teile, die Mikrovilli, den Zellen jedoch seitlich zugänglich und Abfallprodukte werden von der Photozelle selbst entsorgt.

Damit gibt es nun zusammenfassend zwei wirkliche Möglichkeiten der Entsorgung: (1) Bei den Wirbeltieren stehen die Photozellen, besonders in der Sehgrube, dicht an dicht (ca. 100.000 Zellen pro mm^2 beim Menschen). Da ihre lichtempfindlichen Membranen (disks) einen Stapel von Scheiben bilden (ähnlich einem Stapel von Münzen), werden die äußeren Scheiben nicht von „unten“, sondern von „oben“ (vom RPE) versorgt. (2) Bei Tintenfischen stehen die Photozellen ebenfalls dicht an dicht (ca. 250.000 Zellen pro mm^2 beim *Octopus*). Ihre lichtempfindlichen Membranen (Mikrovilli) sind dagegen seitlich an den Zellen angeordnet; daher haben die Zellen in der Mitte – bildlich gesprochen – einen „Versorgungsschacht“, um die Mikrovilli überall erreichen und versorgen zu können (BECKER et al. 1994, BUDELMANN 1996).



Vergleich und Schlußfolgerung

Untersuchungen zeigen, daß das Auflösungsvermögen von Tintenfischaugen dem des menschlichen Auges entspricht. Ein Gegenstand der unter einem minimalen Winkel von $1,3\text{min}$ ($= 0,025^\circ$) gesehen wird, kann als einzelnes Objekt wahrgenommen werden (BUDELMANN 1994, 1996). Angesichts dieses Vergleichs kann beim Wirbeltier-Auge nicht von Suboptimalität gesprochen werden. Es zeigt sich sogar, daß einige Greifvögel ein wesentlich höheres Auflösungsvermögen besitzen. Beide Lösungen zeigen ähnliche „technische“ Daten und beide Augentypen sind für ihren jeweiligen Zweck optimal. Viele Wirbeltiere können Farben wahrnehmen, während Tintenfische mit vielleicht wenigen Ausnahmen farbenblind sind (BUDELMANN 1996). An Land spielen Farben eine große Rolle, im Wasser jedoch, besonders in großen Tiefen, wird das Licht immer einfarbiger blau. Tintenfische können aber, wie oben erwähnt, polarisiertes Licht wahrnehmen, was Wirbeltiere nicht können. Fische, die Licht mit ihrer silbrigen „Schuppenhaut“ reflektieren, polarisieren dieses und können so leichter von den räuberischen Tintenfischen wahrgenommen werden.

Abschließend möchte ich noch einmal betonen, daß man bei Lebewesen höchstens *im Vergleich* von guten und schlechten Lösungen sprechen kann. Betrachtet man die Probleme getrennt, so kann man allenfalls mit einer gewissen Plausibilität von „bes-

ser“ oder „schlechter“ reden. Niemand vermag in Lebewesen etwas besser zu machen. Im Vergleich wird deutlich, daß in Lebewesen verschiedene Konzepte verwirklicht sein können, um ein Problem, hier Abfallentsorgung von Zellen, zu lösen. In unserem Fall sind beide Konzepte gleichermaßen funktionell verständlich. Die Retina der Wirbeltiere, wie auch der Tintenfische ist ein exzellentes Beispiel für optimale Funktionalität. Der Aufbau beider Retinotypen ist für ihre Sehschärfe und Empfindlichkeit entscheidend. Inverse und everse Auge stehen sich gleichberechtigt gegenüber.

Dank: Prof. Dr. Bernd U. BUDELMANN (Salveston, USA) danke ich für seine hilfreiche Kritik.

Klaus Neuhaus

Literatur

- AYOUB G (1997) Ist das Wirbeltier-Auge suboptimal? Stud. Int. J. 4, 77-79.
 BECKER U (1994, Red.) Herder Lexikon der Biologie. Heidelberg, Berlin, Oxford.
 BUDELMANN BU (1994) Cephalopod sense organs, nerves and the brain: adaptations for high performance and life style. Mar. Fresh. Behav. Physiol. 25, 13-33.
 BUDELMANN BU (1996) Active marine predators: the sensory world of cephalopods. Mar. Fresh. Behav. Physiol. 27, 59-75.
 ECKERT R (1986) Tierphysiologie. Stuttgart, New York.

Schnelle Anpassung von Leguanen (Anolis) an neue Lebensräume

Leguane in neuen Insel-Lebensräumen

Sogenannte „Flaschenhalsergebnisse“ sollen den Lauf evolutiver Änderungen beschleunigen. Ein Flaschenhalsergebnis liegt dann vor, wenn einige wenige Individuen eine neue Population aufbauen (CARSON & TEMPLETON 1984). Die Besiedlung neuer Inseln durch wenige Neuankömmlinge ist ein solches Ereignis, das auch künstlich herbeigeführt werden kann. Unterscheidet sich nun das Habitat des neuen Lebensraum vom alten, so sollte ein (mikro)evolutiver Prozeß einsetzen. Losos et al. (1997) haben nun 1977 und 1981 Leguane der Art *Anolis sagrei* (Abb. 1) auf verschiedenen Inseln der Karibik ausgesetzt, auf denen sie vorher nicht vorkamen. Es wurden entweder fünf oder zehn Echsen

von der Insel Staniel Cay im Geschlechterverhältnis 2:3 (Männchen zu Weibchen) auf verschiedenen Nachbarinseln ausgesetzt. Staniel Cay ist etwa 3x1 km groß und mit einer dichten Vegetation aus Buschwerk und einem kleinen Wald bestanden (COKER 1905). Demgegenüber unterscheiden sich die Nachbarinseln deutlich. Sie haben lediglich eine niedrige Vegetation und kaum Bäume.

Hypothesen über die Anpassungen

Aus Untersuchungen über verschiedene *Anolis*-Populationen in der Karibik war bekannt, daß die Länge der Hinterbeine mit der Art der Vegetation korreliert ist (Losos et al. 1994). Die Hinterbeine sind