

## Sinne 3

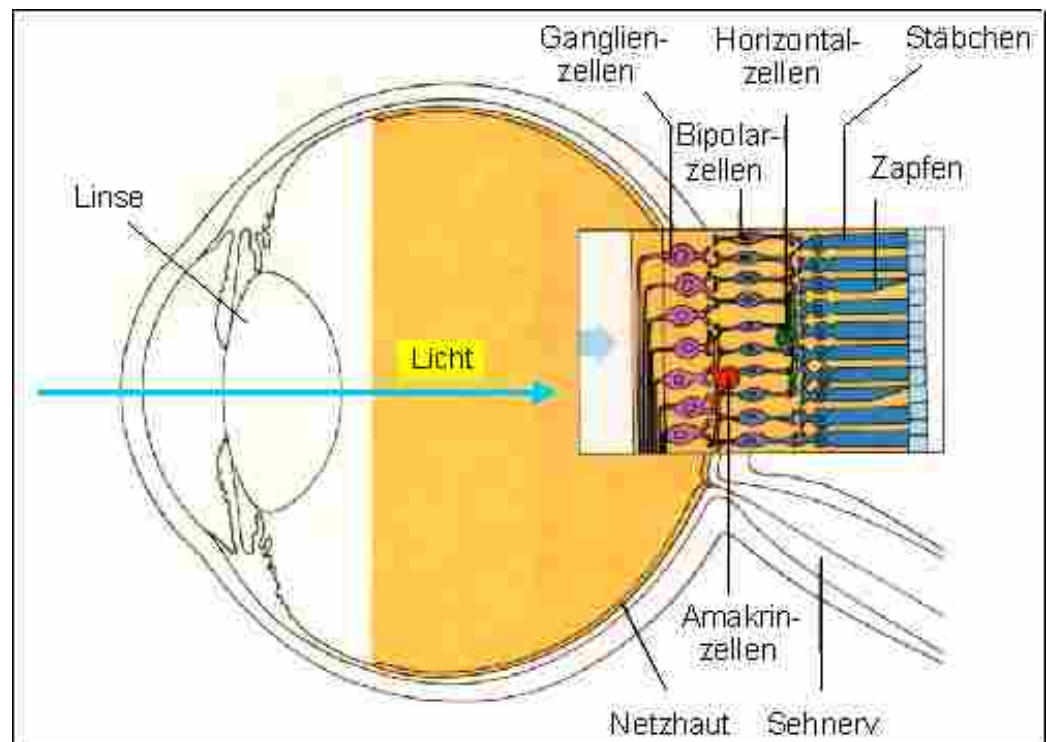
### Photo-elektrische Transduktion

#### Themen:

- [Aufbau des menschlichen Auges](#)
- [Stäbchen und Zapfen](#)
- [Scharf sehen mit Zapfen-Photorezeptoren](#)
- [Photorezeptoren im Dunkeln und bei Licht](#)
- [Das Photopigment Rhodopsin](#)
- [Aktivierung der Transduktionskaskade](#)
- [Inaktivierung und Erholung](#)
- [Zusammenfassung](#)

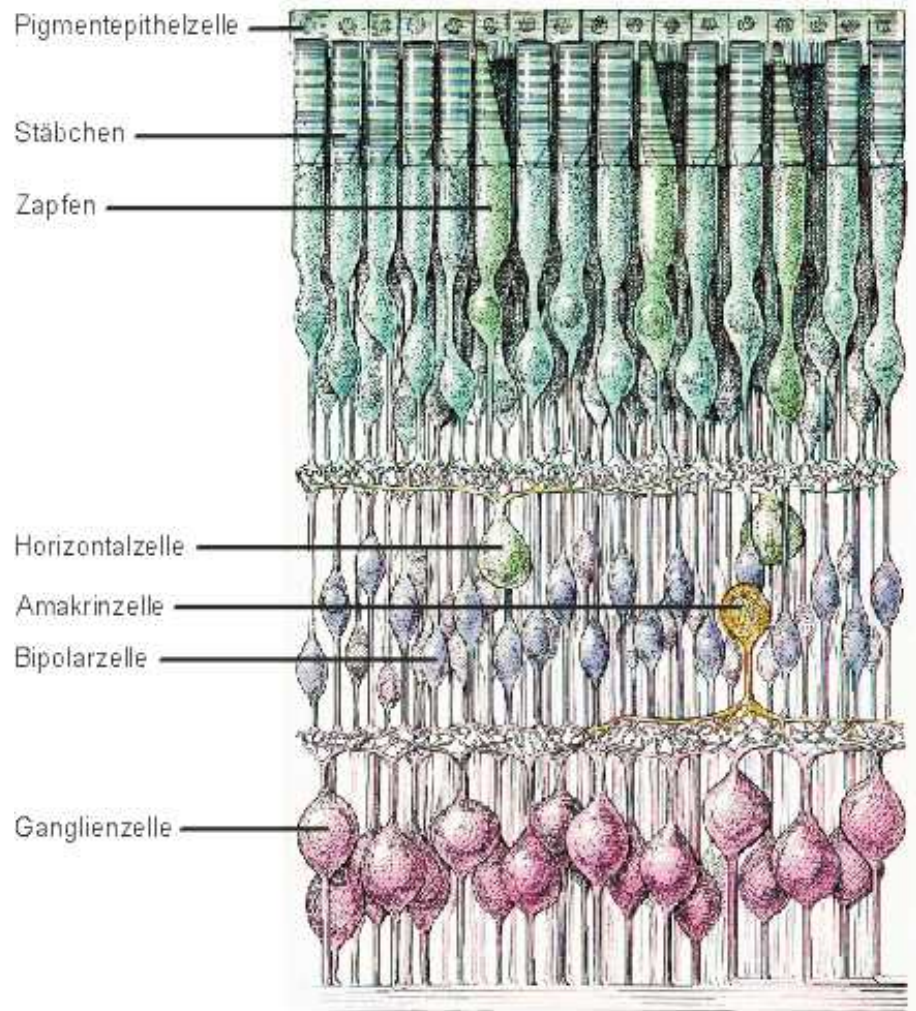
### Aufbau des menschlichen Auges

Schematische Darstellung des menschlichen Auges. Der Ausschnitt rechts zeigt den Aufbau der Netzhaut. Das Licht muß durch die Schichten der Ganglien- und Bipolarzellen hindurchstrahlen, bevor es die Stäbchen und Zapfen erreicht.



Struktur der Netzhaut von Wirbeltieren. Das Bild zeigt einen Querschnitt, der einer Dicke von ca 0.25 mm entspricht. Dargestellt sind Stäbchen- und Zapfen-Photorezeptoren, sowie Horizontal-, Amakrin- und Bipolarzellen (Zellen, die die erste Verarbeitung des visuellen Signals leisten) und Ganglienzellen, die das Ausgangssignal der Netzhaut durch die Sehnerven zum Gehirn leiten. In der Netzhaut des Menschen findet man weit mehr Stäbchen (100-120 Millionen) als Zapfen (6 Millionen). Die Verteilung der beiden Arten von Photorezeptoren ist allerdings sehr inhomogen: In der Fovea, dem Bereich der schärfsten Sehwahrnehmung, findet man nur Zapfen, während außerhalb der Fovea die Stäbchen vorherrschen.

Aus: Hubel, D.H. (1989)  
 Auge und Gehirn - Neurobiologie des Sehens  
 Spektrum Verlag, Heidelberg



# Biologie III

## Grundvorlesung Tier- und Humanphysiologie WS 2002/2003

Mo - Do, **10:00 - 10:45 Uhr**,  
großer Hörsaal des Zoologischen Instituts, Im Neuenheimer Feld 230

### Startseite

Termin	Titel / html-Skript	DOWNLOAD html-Skript	DOWNLOAD pdf-Datei	DOWNLOAD Powerpoint
--------	---------------------	-------------------------	-----------------------	------------------------

**Vorsicht !!!**  
**Bitte drucken Sie die Powerpoint-Dateien NICHT im URZ aus !!!**  
**Verwenden Sie für Ausdrucke bitte die pdf-Dateien.**

20.01.03	Elektro 1: <a href="#">Das Ruhepotential</a>	<a href="#">elek01s.zip</a>	<a href="#">elektro1.pdf</a>	<a href="#">elektro1.ppt</a>
21.01.03	Elektro 2: <a href="#">Das Aktionspotential</a>	<a href="#">elek02s.zip</a>	<a href="#">elektro2.pdf</a>	<a href="#">elektro2.ppt</a>
22.01.03	Synapse: <a href="#">Elektrokommunikation</a>	<a href="#">synapses.zip</a>	<a href="#">synapse.pdf</a>	<a href="#">synapse.ppt</a>
23.01.03	Muskel 1 <a href="#">Elektromechanische Kopplung</a>	<a href="#">muskel01s.zip</a>	<a href="#">muskel1.pdf</a>	<a href="#">muskel1.ppt</a>
27.01.03	Muskel 2: <a href="#">Muskelkontraktion</a>	<a href="#">muskel02s.zip</a>	<a href="#">muskel2.pdf</a>	<a href="#">muskel2.ppt</a>
28.01.03	Sinne 1: <a href="#">Haarzellen</a>	<a href="#">sinne1.zip</a>	<a href="#">sinne1.pdf</a>	<a href="#">sinne1.ppt</a>
29.01.03	Sinne 2: <a href="#">Gleichgewicht und Gehör</a>	<a href="#">sinne2.zip</a>	<a href="#">sinne2.pdf</a>	<a href="#">sinne2.ppt</a>
30.01.03	<b>Vorlesung fällt aus !</b>			
03.02.03	Sinne 3: <a href="#">Photoelektrische Transduktion</a>	<a href="#">sinne3.zip</a>	<a href="#">sinne3.pdf</a>	<a href="#">sinne3.ppt</a>
04.02.03	Sinne 4	.zip	.zip	
05.02.03	Sinne 5:	.zip	.zip	
06.02.03	Sinne 6:	.zip	.zip	
10.02.03	Sinne 7:	.zip	.zip	
11.02.03	Sinne 8:	.zip	.zip	
12.02.03	ZNS:	.zip	.zip	

# Grundvorlesung Tierphysiologie WS 2002/2003

**START**

## Sinne 3

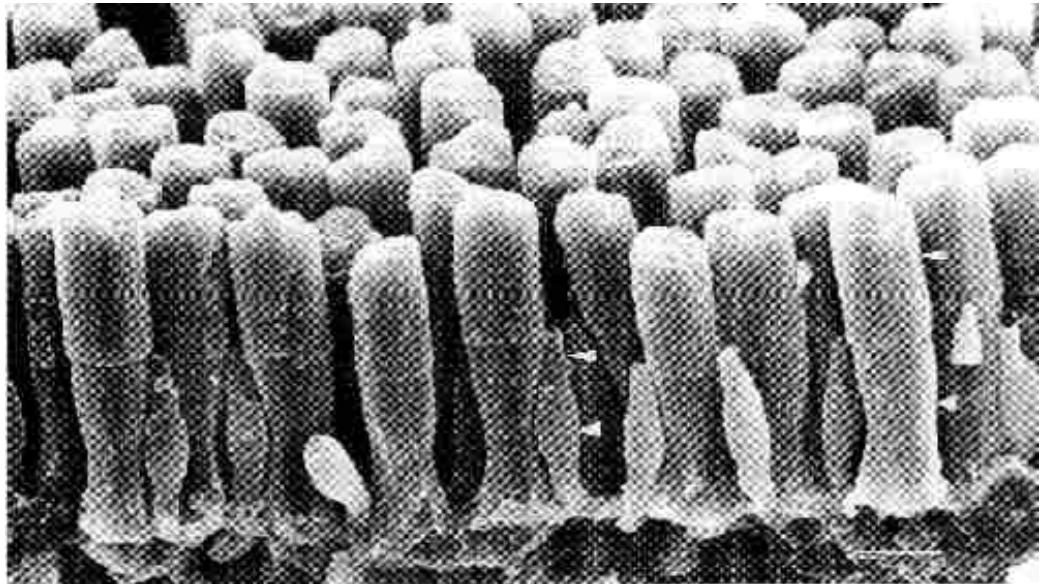
### Photo-elektrische Transduktion

#### Themen:

- [Aufbau des menschlichen Auges](#)
- [Stäbchen und Zapfen](#)
- [Scharf sehen mit Zapfen-Photorezeptoren](#)
- [Photorezeptoren im Dunkeln und bei Licht](#)
- [Das Photopigment Rhodopsin](#)
- [Aktivierung der Transduktionskaskade](#)
- [Inaktivierung und Erholung](#)
- [Zusammenfassung](#)

### Stäbchen und Zapfen

Stäbchen (groß) und Zapfen (klein) in einer elektronenmikroskopischen Aufnahme der Retina eines Schwanzlurchs (*Ambystoma tigrinum*). Das Pigmentepithel ist abpräpariert. Die Stäbchen sind für die Detektion sehr geringer Lichtintensitäten (Dämmerungssehen) optimiert. Durch ihren großen Querschnitt (ca 1  $\mu\text{m}^2$ ), ihren hohen Rhodopsingehalt und ihre hochverstärkende Signaltransduktion können Stäbchen elektrische Reaktionen auf Lichtintensitäten von nur wenigen Photonen/s produzieren.

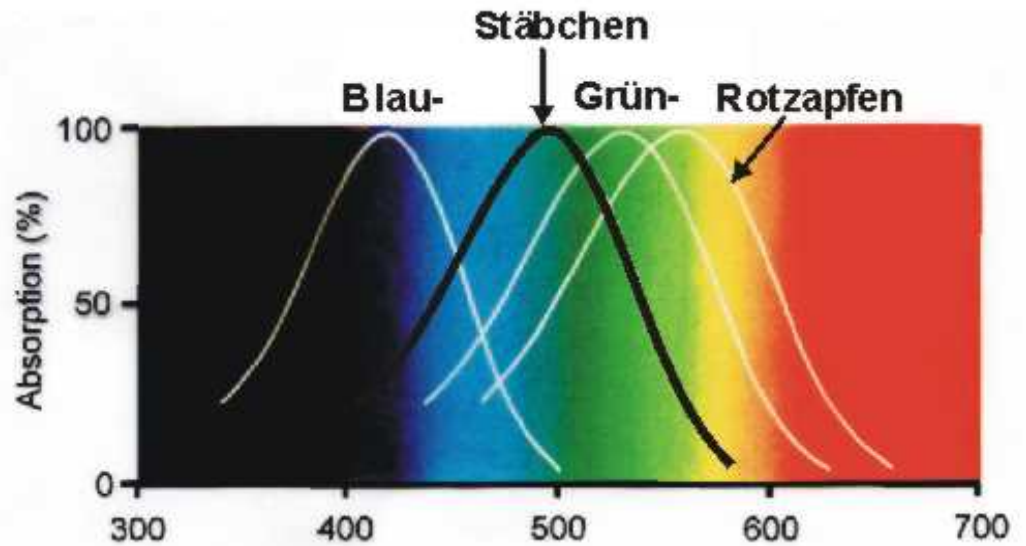


Die wesentlich unempfindlicheren Zapfen-Photorezeptoren brauchen etwa 30-fach höhere Lichtintensität, um zu reagieren.

Sie ermöglichen durch besonders schnelle Signaltransduktion das Bewegungssehen bei Tage und vermitteln die Wahrnehmung von Farbe (**unten**).

Aus: Wehner, R. + Gehring, W. (1995)  
 Zoologie  
 Thieme Verlag, Stuttgart

Stäbchen werden optimal von blau-grünem Licht (500 nm) angeregt. Sie vermitteln die Wahrnehmung von Grautönen. Zapfen dagegen teilen sich das Spektrum in drei Bereiche auf: Das Absorptionsmaximum der Blauzapfen liegt bei 420 nm, das der Grünzapfen bei 540 nm und das der Rotzapfen bei 560 nm. In der Information welche Zapfenart wie stark angeregt wird liegt daher die Farbinformation für das Gehirn. Die Spezialisierung der drei Zapfenarten auf unterschiedliche Farben kommt dadurch zustande, dass sie verschiedene Opsin-Proteine besitzen. Schon geringe Änderungen in der Opsinstruktur entscheiden über die Farbempfindlichkeit des Rhodopsins. Chromophor ist bei alle Zapfen Retinal.



## Sinne 3

### Photo-elektrische Transduktion

#### Themen:

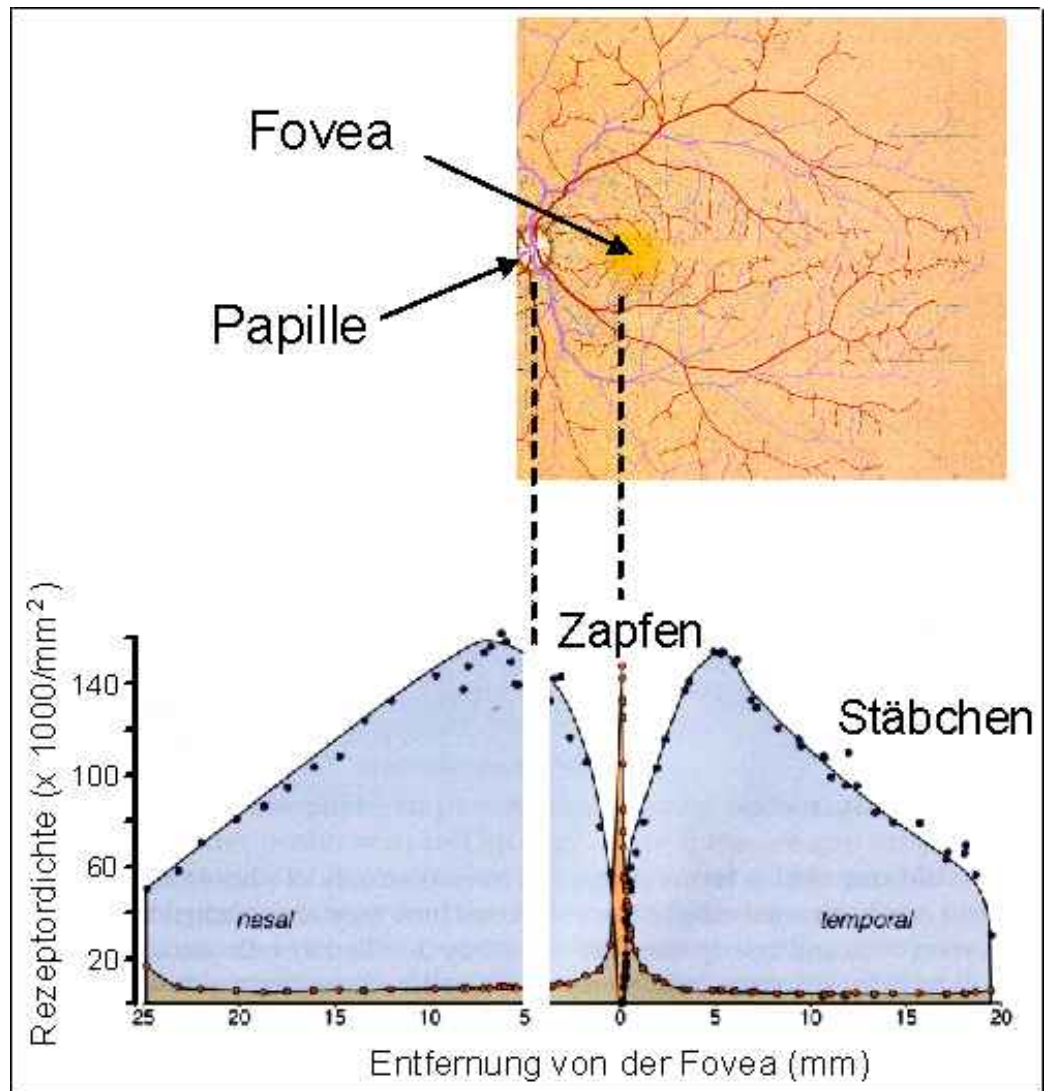
- [Aufbau des menschlichen Auges](#)
- [Stäbchen und Zapfen](#)
- [Scharf sehen mit Zapfen-Photorezeptoren](#)
- [Photorezeptoren im Dunkeln und bei Licht](#)
- [Das Photopigment Rhodopsin](#)
- [Aktivierung der Transduktionskaskade](#)
- [Inaktivierung und Erholung](#)
- [Zusammenfassung](#)

### Scharf sehen mit Zapfen-Photorezeptoren

Wenn wir einen Gegenstand betrachten, dann wird sein umgekehrtes und verkleinertes Bild auf einen Teil der Netzhaut projiziert, den man als gelben Fleck (Macula lutea) oder zentrale Grube (Fovea centralis) bezeichnet. Die Fovea (**oben**) ist der Ort der höchsten Packungsdichte von Zapfen-Photorezeptoren, die für die Wahrnehmung von farbigem Tageslicht zuständig sind. Die Zapfendichte erreicht in der Fovea etwa 150.000 pro  $\text{mm}^2$  (**unten**) und ist die Grundlage der hohen Sehschärfe des menschlichen Auges. Außerhalb der Fovea dominieren die Stäbchen, die das Sehen bei Dämmerung vermitteln und bei Tage inaktiv sind. Wegen der geringen Dichte von Zapfen außerhalb der Fovea, ist die Sehschärfe im peripheren Sichtfeld etwa 20-mal schlechter als im zentralen (fovealen) Sichtfeld.

In der Papille sammeln sich die Axone der Ganglienzellen im Sehnerv. An dieser Stelle ist kein Platz für Photorezeptoren - es entsteht ein blinder Fleck.

Aus: Rodiek, R.W. (1998)  
The first steps in seeing.  
Sinauer Associates, USA.



## Sinne 3

### Photo-elektrische Transduktion

#### Themen:

- [Aufbau des menschlichen Auges](#)
- [Stäbchen und Zapfen](#)
- [Scharf sehen mit Zapfen-Photorezeptoren](#)
- [Photorezeptoren im Dunkeln und bei Licht](#)
- [Das Photopigment Rhodopsin](#)
- [Aktivierung der Transduktionskaskade](#)
- [Inaktivierung und Erholung](#)
- [Zusammenfassung](#)

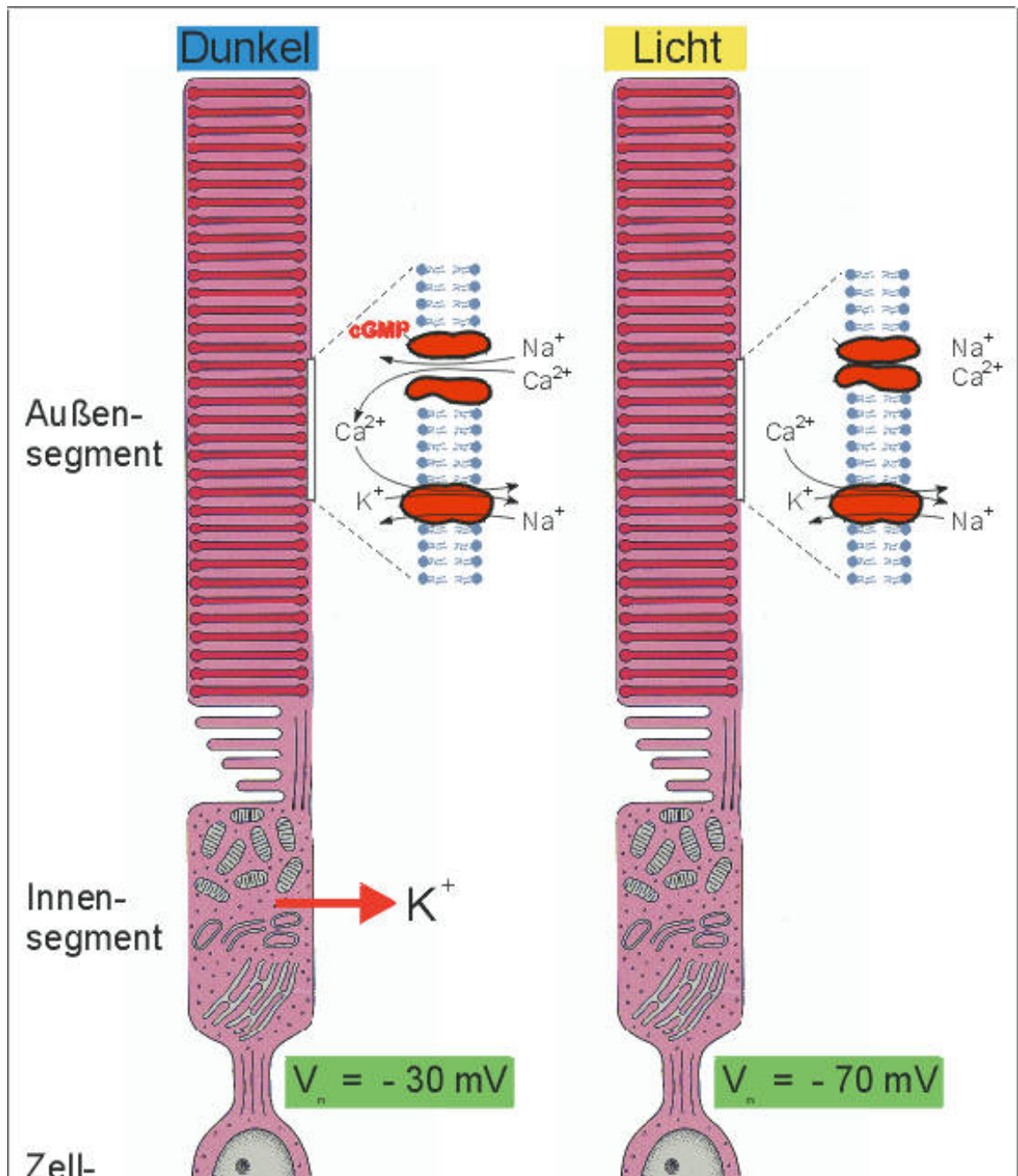
### Photorezeptoren im Dunkeln und bei Licht

Im Dunkeln (links) ist die cGMP-Konzentration im Außensegment relativ hoch. cGMP-gesteuerte Kationenkanäle in der Plasmamembran sind aktiviert und leiten einen depolarisierenden Strom in die Zelle, der zu etwa 80% von  $\text{Na}^+$  und zu 20% von  $\text{Ca}^{2+}$  getragen wird (Dunkelstrom).  $\text{Ca}^{2+}$  wird durch ein Austauscherprotein aus der Zelle entfernt, es stellt sich eine  $\text{Ca}^{2+}$ -Konzentration von ca 400 nM ein.

Der Dunkelstrom depolarisiert das Membranpotential auf etwa -30 mV. Dadurch werden in der Synapse  $\text{Ca}^{2+}$ -Kanäle aktiviert, die durch  $\text{Ca}^{2+}$ -Einstrom die Freisetzung von Glutamat aus der Synapse aufrechterhalten.

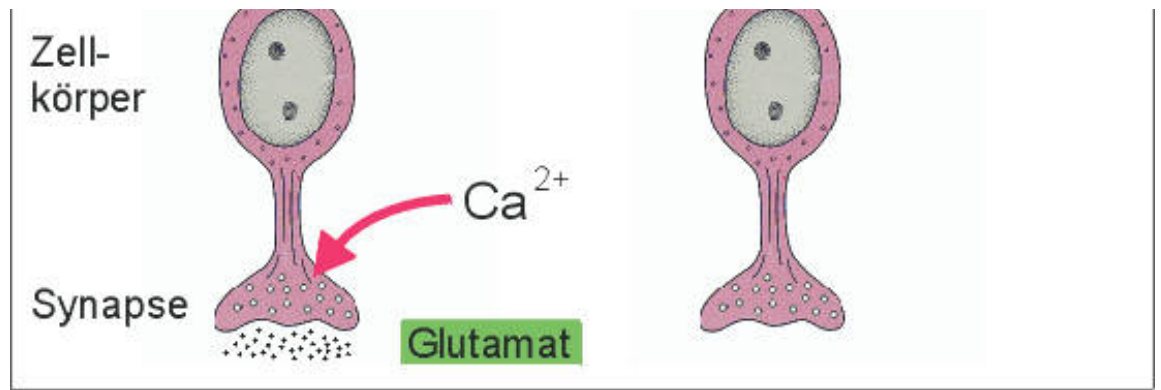
Bei Belichtung fällt die cGMP-Konzentration im Außensegment, die cGMP-gesteuerten Kanäle schließen, und die  $\text{Ca}^{2+}$ -Konzentration fällt auf ca 50 nM. Durch das Ausbleiben des Dunkelstroms hyperpolarisiert die Zelle auf bis etwa -70 mV, die synaptischen  $\text{Ca}^{2+}$ -Kanäle schließen, und die Glutamat-Freisetzung hört auf.

Photorezeptoren sind also im Dunkeln aktiv (Transmitter-



Lichtreaktion

Freisetzung) und im Licht  
inaktiv.



Stephan Frings, Uni Heidelberg,

[Abt. Molekulare Physiologie](#)

Januar 2003

[s.frings@zoo.uni-heidelberg.de](mailto:s.frings@zoo.uni-heidelberg.de)

## Sinne 3

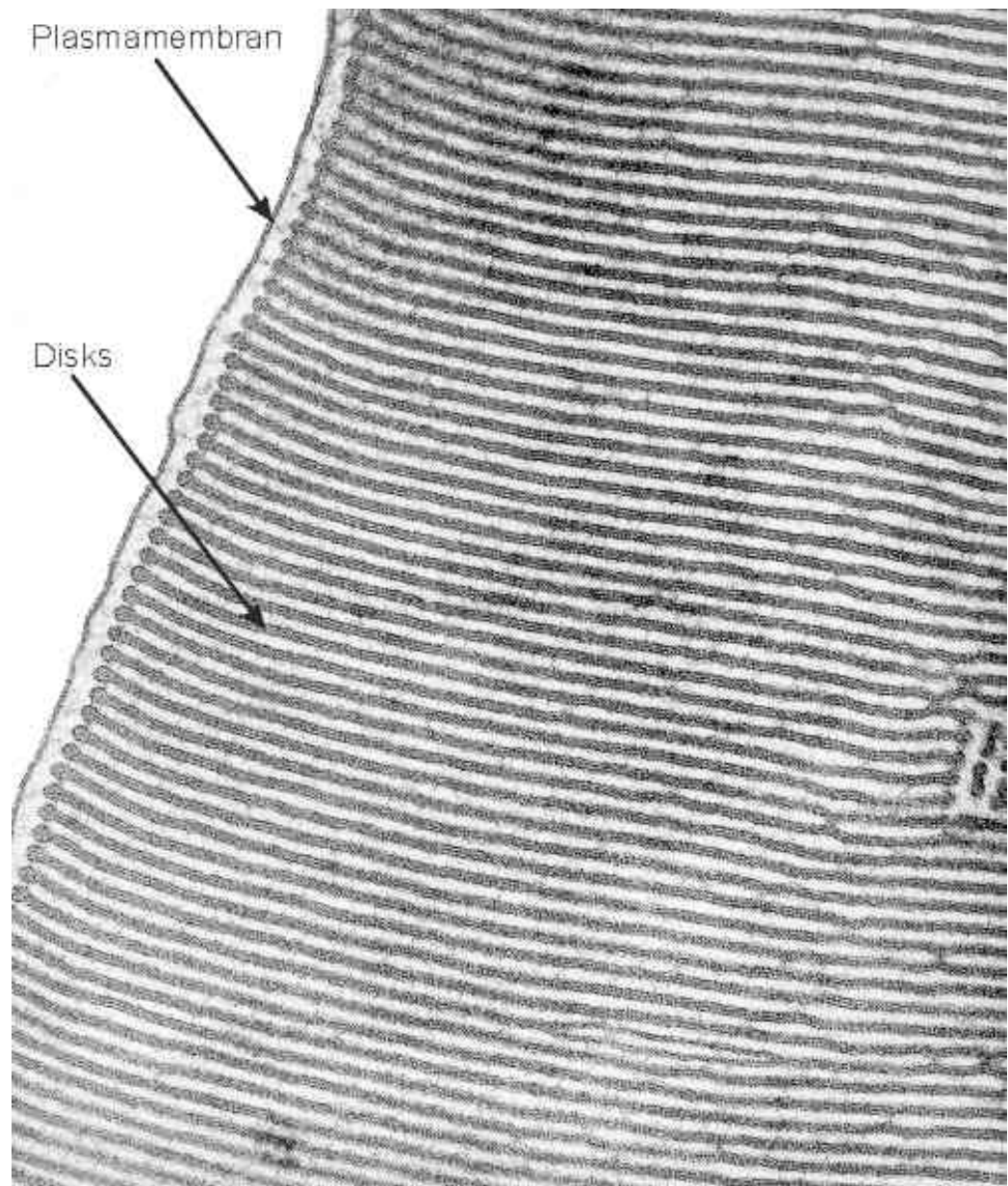
### Photo-elektrische Transduktion

#### Themen:

- [Aufbau des menschlichen Auges](#)
- [Stäbchen und Zapfen](#)
- [Scharf sehen mit Zapfen-Photorezeptoren](#)
- [Photorezeptoren im Dunkeln und bei Licht](#)
- [Das Photopigment Rhodopsin](#)
- [Aktivierung der Transduktionskaskade](#)
- [Inaktivierung und Erholung](#)
- [Zusammenfassung](#)

### Das Photopigment Rhodopsin

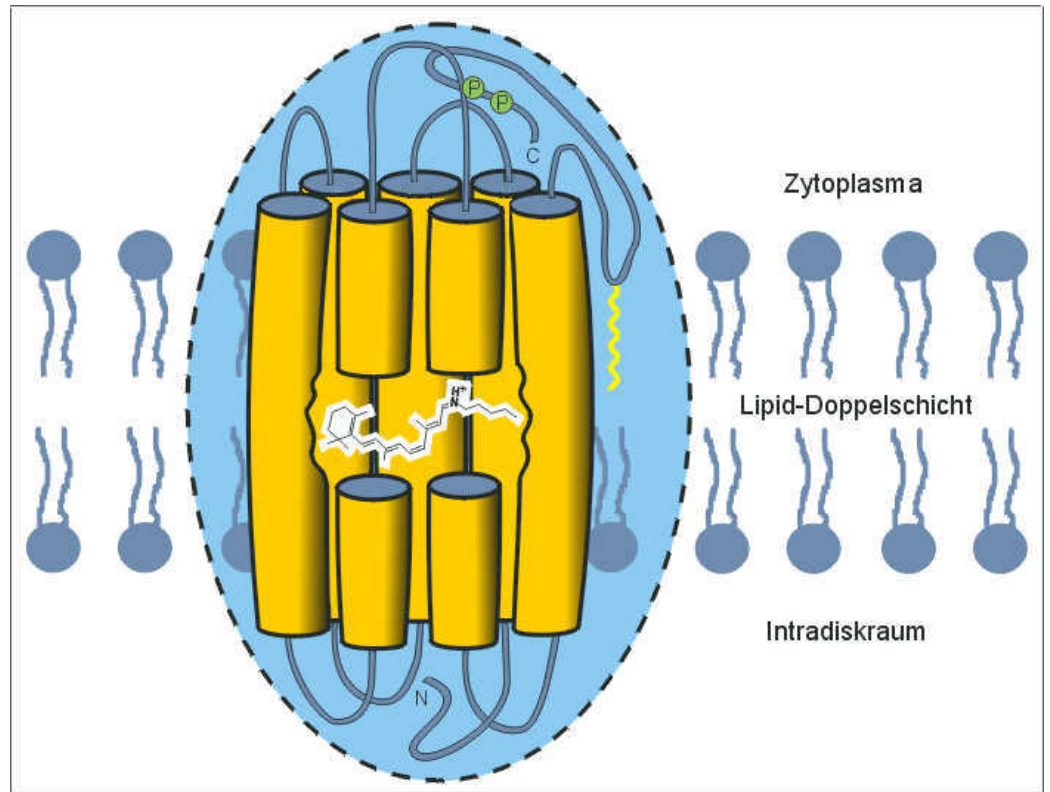
Elektronenmikroskopische Aufnahme eines Längsschnitts durch ein Stäbchenaußensegment. Erkennbar ist die Plasmamembran und die davon isolierte Membran der Disks. Der Abstand zwischen Plasmamembran und Disks entspricht etwa 50 nm. Beim Menschen enthalten die Außensegmente etwa 800 Disks. Das lichtempfindliche Pigment Rhodopsin ist in die Membranen der Disks eingebaut und zwar in einer extrem hohen Dichte (ca 30000 pro  $\mu\text{m}^2$ ). Wegen dieser hohen Packungsdichte wird ein Photon, das sich entlang der Längsachse des Außensegments bewegt (auf der Abbildung von unten links nach oben rechts) mit hoher Wahrscheinlichkeit auf ein Rhodopsinmolekül treffen. Das ist eine wichtige Voraussetzung für die Fähigkeit des Auges, einzelne Photonen wahrzunehmen.



Elektronenmikrographie von:  
Walter H. Schröder  
Forschungszentrum Jülich

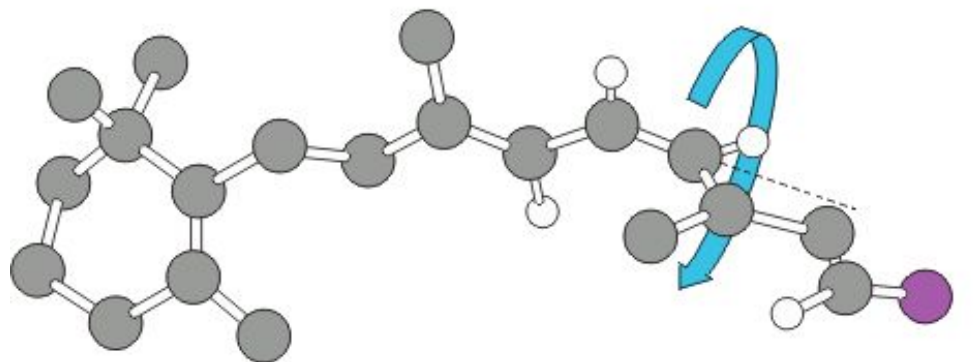
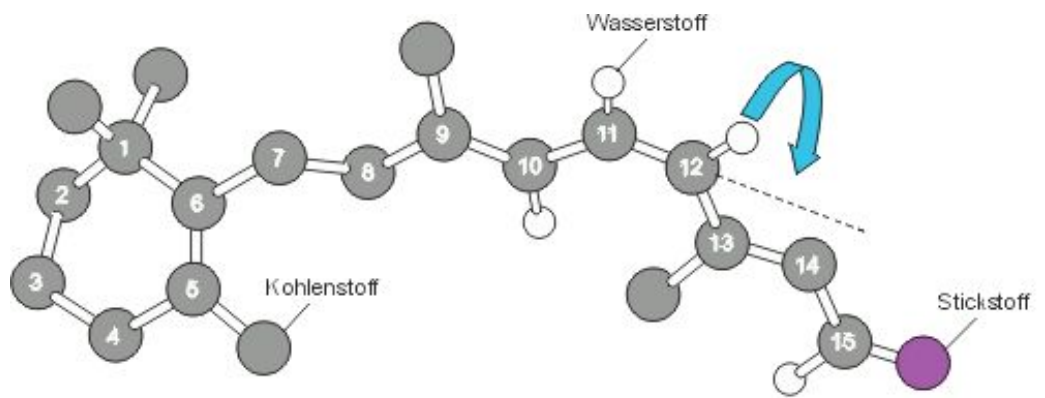
Raummodell der Faltung eines Rhodopsinmoleküls in der Diskmembran. Das Molekül hat 7 Membranregionen (gelbe Säulen), der N-terminus liegt im Diskinnenraum, der C-Terminus im Zytoplasma. Der Chromophor Retinal ist in seiner 11-cis Konformation dargestellt, die im Dunkeln vorliegt. **Gelb** ist ein Fettsäurerest (Myristoyl) angedeutet, der hilft, das Rhodopsin in der Membran zu stabilisieren. Mit **P** sind Phosphorylierungsstellen bezeichnet, die bei der Abschaltung der Transduktion eine Rolle spielen.

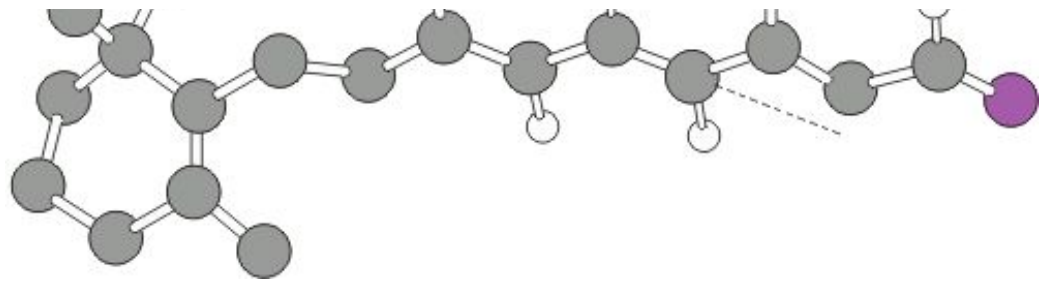
Aus: Müller, F. + Kaupp, U.B. (1998) Signaltransduktion in Sehzellen Naturwissenschaften 85: 49-61



Retinal, der Chromophor des Rhodopsins, ist ein Derivat des Vitamin A (Retinol). Im Dunkeln liegt Retinal als **11-cis**-Isomer vor (*oben*). Bei Absorption eines Photons kommt es zur Isomerisierung des Moleküls: Durch eine Drehung der Bindung zwischen dem 11. und 12. Kohlenstoffatom (*Mitte*) gelangt das Molekül in die **all-trans**-Konfiguration (*unten*), die die Aktivierung des Rhodopsins auslöst. Im Dunkeln isomerisiert **all-trans**-Retinal wieder in die **11-cis**-Form und verbindet sich mit einem neuen Opsinmolekül zu Rhodopsin.

Aus: Zenner, H.P. + Zrenner, E. (1994) Physiologie der Sinne Spektrum Verlag, Heidelberg





# Grundvorlesung Tierphysiologie WS 2002/2003

**START**

## Sinne 3

### Photo-elektrische Transduktion

#### Themen:

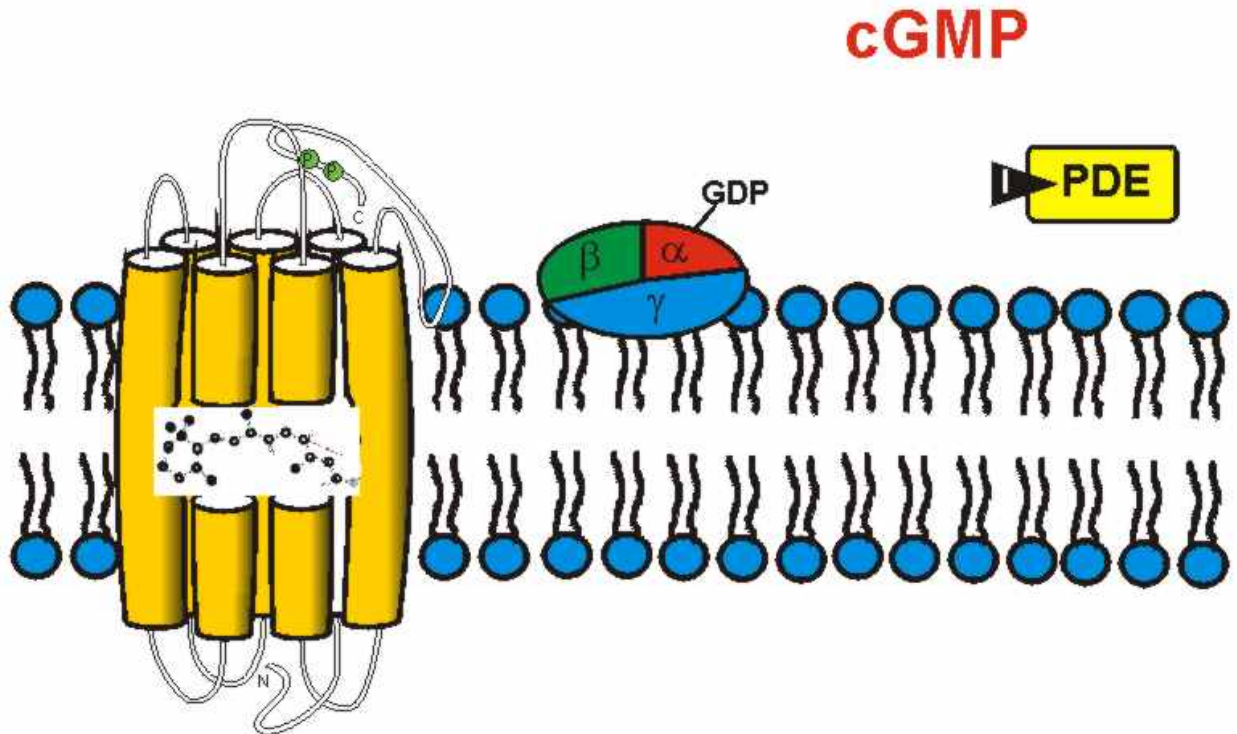
- [Aufbau des menschlichen Auges](#)
- [Stäbchen und Zapfen](#)
- [Scharf sehen mit Zapfen-Photorezeptoren](#)
- [Photorezeptoren im Dunkeln und bei Licht](#)
- [Das Photopigment Rhodopsin](#)
- [Aktivierung der Transduktionskaskade](#)
- [Inaktivierung und Erholung](#)
- [Zusammenfassung](#)

#### Aktivierung der Transduktionskaskade

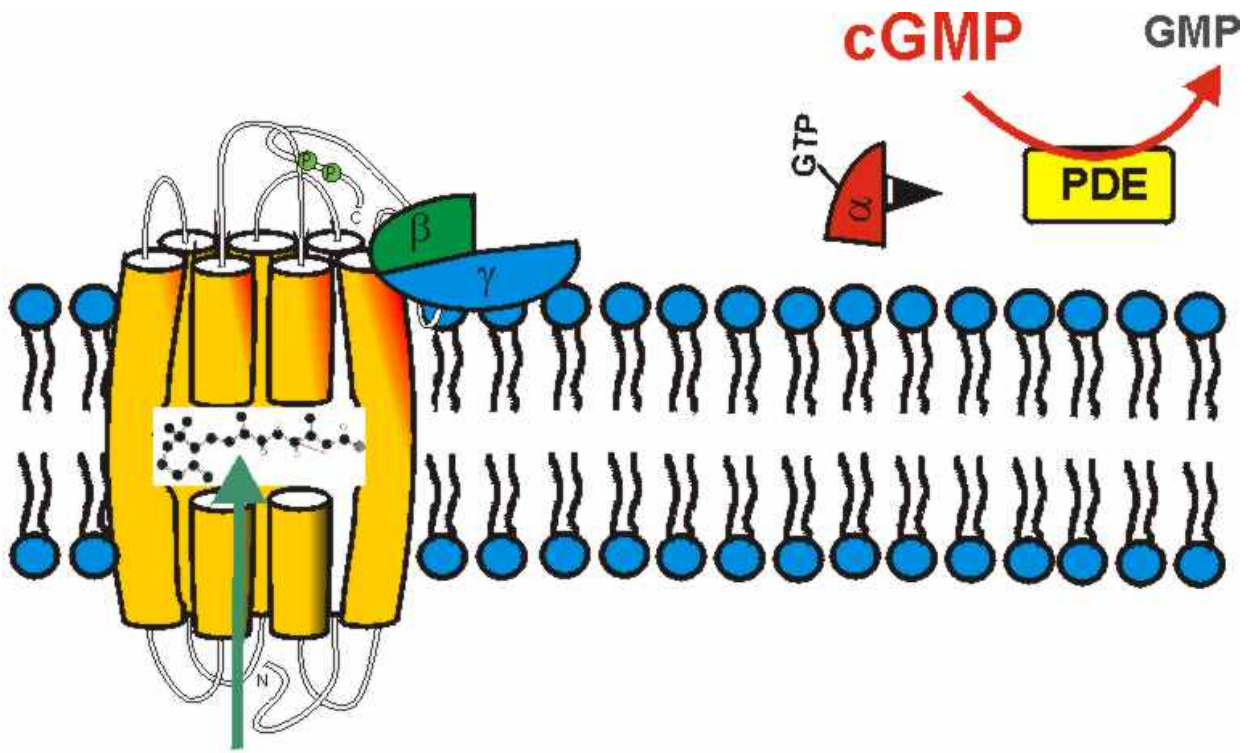
Im Dunkeln hält eine relative hohe cGMP-Konzentration (einige  $\mu\text{M}$ ) die cGMP-gesteuerten Ionenkanäle in der Plasmamembran offen: die Kanäle leiten den Dunkelstrom. Das Enzym

**Phosphodiesterase (PDE)**, das für den Abbau von cGMP zuständig ist, wird durch ein Inhibitorprotein (schwarzer Keil) gehemmt. Im Rhodopsin liegt der Chromophor Retinal in der "geknickten" 11-cis-Form vor, und das Rhodopsin ist inaktiv. Das GTP-bindende Signalübertragungsprotein

**Transducin** liegt als inaktives Trimer vor und hat GDP gebunden.



Bei Absorption eines Photons wechselt das Retinalmolekül in die "gestreckte" all-trans-Form und zwingt damit das Rhodopsin in seine aktive Konformation. In dieser Form bindet das Pigment Transducin. Transducin wiederum spaltet bei Bindung an Rhodopsin seine aktive  $\alpha$ -Untereinheit ab, die ihr GDP gegen GTP austauscht und darauf den PDE-Inhibitor von der PDE übernimmt. Die PDE ist nun aktiv und zerstört (hydrolysiert) cGMP. Infolgedessen sinkt die cGMP-Konzentration im Außensegment rapide ab, und die cGMP-gesteuerten Kanäle schließen - der Dunkelstrom wird unterdrückt.



Diese Signaltransduktionskaskade ist erstaunlich effektiv:

Ein einmal aktiviertes Rhodopsinmolekül kann bis zu 3000 Transducin-Moleküle aktivieren.

Jedes Transducin-Molekül aktiviert ein PDE-Molekül, das innerhalb einer Sekunde bis zu 2000 cGMP-Moleküle hydrolysiert. Ein einziges Photon kann somit zum Abbau von  $3000 \times 2000 = 6$  Millionen cGMP führen!

# Grundvorlesung Tierphysiologie WS 2002/2003

**START**

## Sinne 3

### Photo-elektrische Transduktion

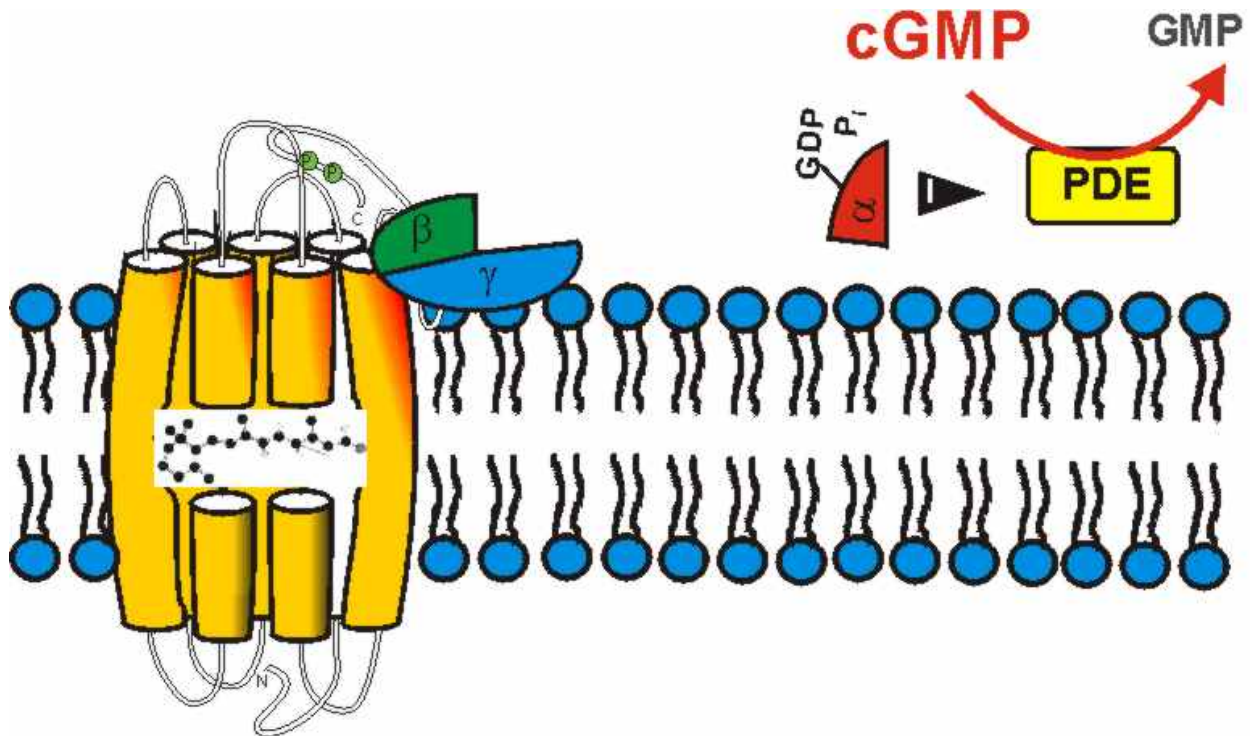
#### Themen:

- [Aufbau des menschlichen Auges](#)
- [Stäbchen und Zapfen](#)
- [Scharf sehen mit Zapfen-Photorezeptoren](#)
- [Photorezeptoren im Dunkeln und bei Licht](#)
- [Das Photopigment Rhodopsin](#)
- [Aktivierung der Transduktionskaskade](#)
- [Inaktivierung und Erholung](#)
- [Zusammenfassung](#)

### Inaktivierung und Erholung

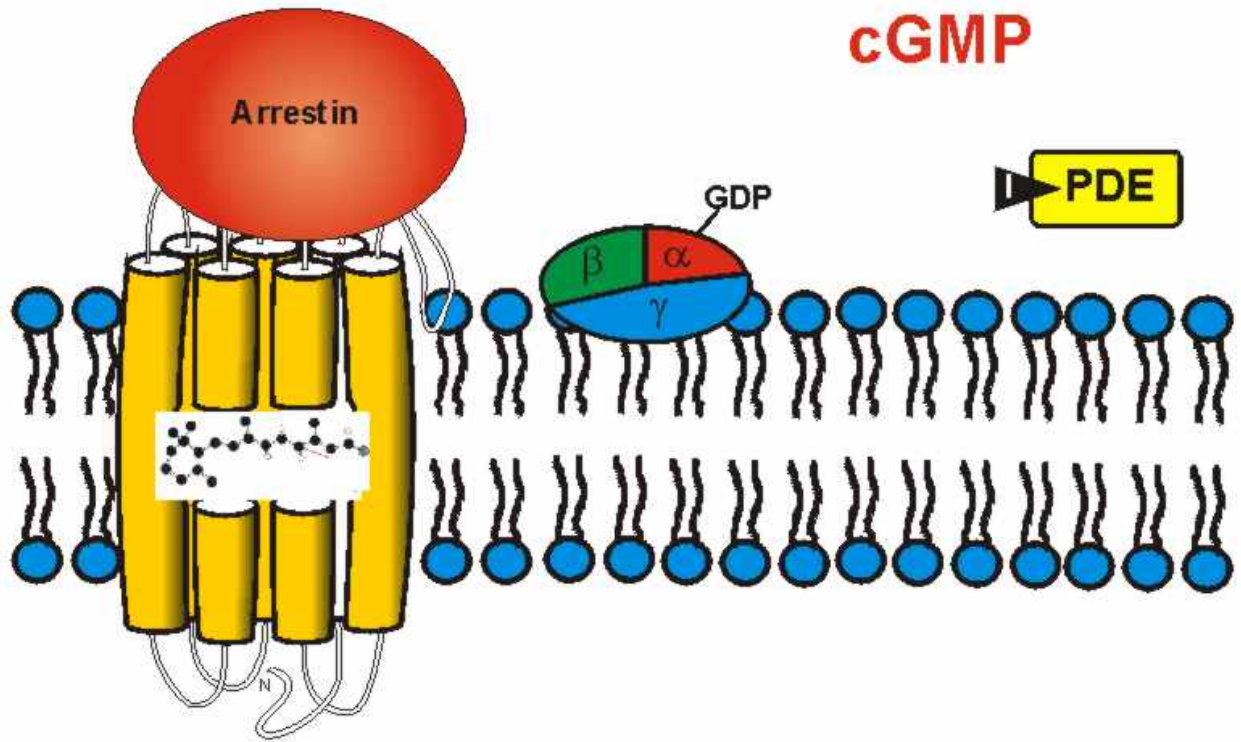
Die aktive  $\alpha$ -Untereinheit des Transducins hat eine intrinsische GTPase-Aktivität. Sobald sie GTP gebunden hat, läuft eine Art innerer Uhr: nach kurzer Zeit ( $< 1$  s) wird das gebundene GTP zu GDP + anorganischem Phosphat (Pi) gespalten, und der PDE-Inhibitor wird wieder frei. Sofort bindet er an PDE und stoppt die cGMP-Hydrolyse.

Das Rhodopsin-Molekül bleibt jedoch länger aktiv. Es hat keinen intrinsischen Abschaltmechanismus. Einmal aktiviert, kann jedes Rhodopsin hintereinander bis zu etwa 3000 Transducin-Moleküle aktivieren.



Abgeschaltet wird Rhodopsin durch ein besonderes Protein: Arrestin. Der Abschaltvorgang beginnt mit der Phosphorylierung des Rhodopsin C-Terminus durch Rhodopsinkinase. Arrestin bindet an das phosphorylierte Pigment und verhindert jede weitere Aktivierung von Transducin.

Das phosphorylierte, inaktive Rhodopsin verliert dann seinen Chromophor, wird dephosphoryliert, nimmt ein neues Molekül 11-cis-Retinal aus dem Pigmentepithel auf und steht dann für erneute Aktivierung durch ein Photon zur Verfügung.



# Grundvorlesung Tierphysiologie WS 2002/2003

**START**

## Sinne 3

### Photo-elektrische Transduktion

#### Themen:

- [Aufbau des menschlichen Auges](#)
- [Stäbchen und Zapfen](#)
- [Scharf sehen mit Zapfen-Photorezeptoren](#)
- [Photorezeptoren im Dunkeln und bei Licht](#)
- [Das Photopigment Rhodopsin](#)
- [Aktivierung der Transduktionskaskade](#)
- [Inaktivierung und Erholung](#)
- [Zusammenfassung](#)

#### Zusammenfassung



- Die Wahrnehmung von Licht wird von Photorezeptoren (Stäbchen und Zapfen) in der Netzhaut des Auges vermittelt.
- Das Photopigment (Rhodopsin) befindet sich in der Diskmembran der Außensegmente. Es besteht aus dem Protein Opsin und dem Chromophor Retinal.
- Das Absorptionsmaximum des Stäbchenpigments liegt bei 500 nm. Die drei Zapfentypen haben unterschiedliche Opsine und zeigen ihre maximale Absorption entweder bei blauem, grünem oder gelb-rottem Licht.
- Belichtung unterdrückt die Freisetzung des Neurotransmitters Glutamat.
- Eine Transduktionskaskade führt zum Abbau von cGMP, zum Schließen von cGMP-gesteuerten Kanälen und zur Hyperpolarisation des Rezeptors.
- Ein einziges Photon kann den Abbau von 6 Millionen cGMP-Molekülen auslösen und eine elektrische Reaktion des Photorezeptors verursachen.
- Zur Abschaltung der Lichtreaktion inaktiviert Transducin sich selbst durch Spaltung von GTP. Rhodopsin wird phosphoryliert und durch Arrestin inaktiviert.