

Grundvorlesung Tierphysiologie WS 2002/2003

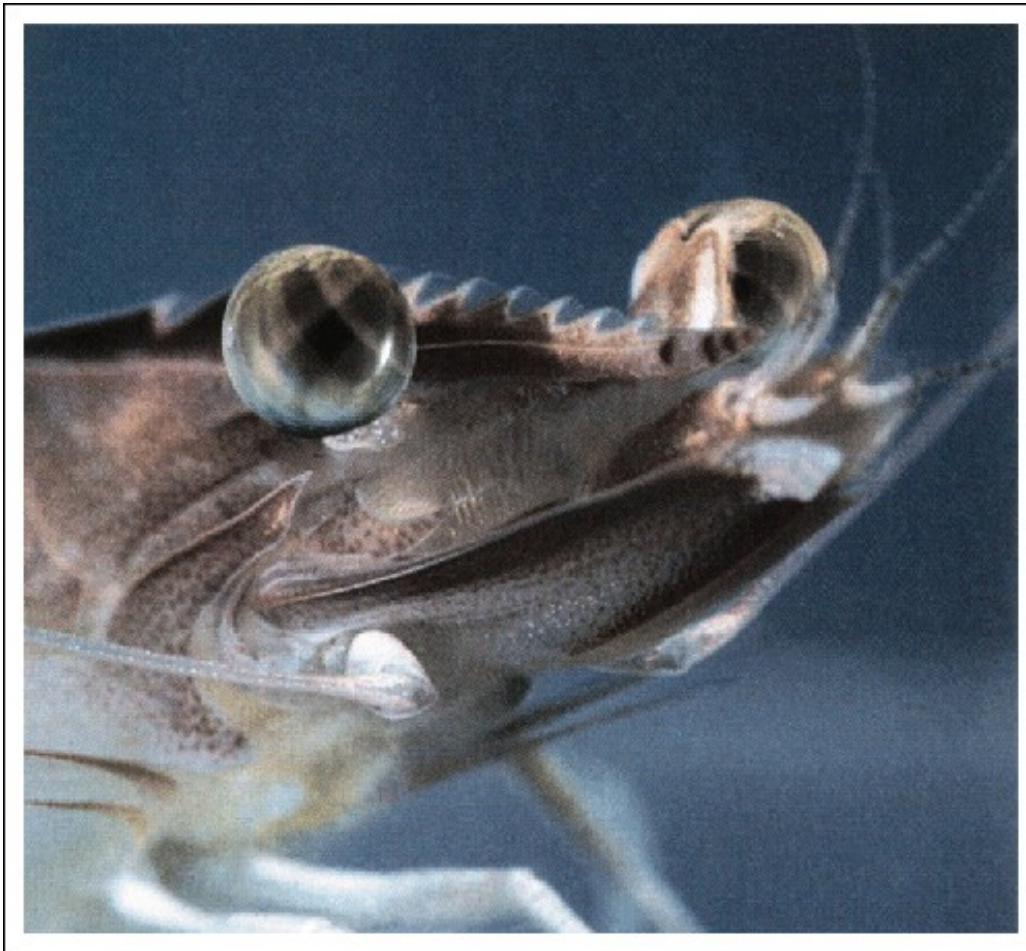
[Vorlesungsprogramm](#)

Sinne 4

Linsenaugen und Komplexaugen

Themen:

- [Aufbau von Komplex- und Linsenaugen](#)
- [Lichtempfindlichkeit](#)
- [Räumliche Auflösung](#)
- [Bewegungssehen](#)
- [Farbsehen](#)
- [Polarisationssehen](#)
- [Zusammenfassung](#)
- [Literatur und Internet-Links](#)



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: Das Ruhepotential	elek01s.zip	elektro1.pdf	elektro1.ppt
21.01.03	Elektro 2: Das Aktionspotential	elek02s.zip	elektro2.pdf	elektro2.ppt
22.01.03	Synapse: Elektrokommunikation	synapses.zip	synapse.pdf	synapse.ppt
23.01.03	Muskel 1 Elektromechanische Kopplung	muskel01s.zip	muskel1.pdf	muskel1.ppt
27.01.03	Muskel 2: Muskelkontraktion	muskel02s.zip	muskel2.pdf	muskel2.ppt
28.01.03	Sinne 1: Haarzellen	sinne1.zip	sinne1.pdf	sinne1.ppt
29.01.03	Sinne 2: Gleichgewicht und Gehör	sinne2.zip	sinne2.pdf	sinne2.ppt
30.01.03	Vorlesung fällt aus !			
03.02.03	Sinne 3: Photoelektrische Transduktion	sinne3.zip	sinne3.pdf	sinne3.ppt
04.02.03	Sinne 4: Linsenaugen und Komplexaugen	sinne4.zip	sinne4.pdf	sinne4.ppt
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	

Stephan Frings, Uni Heidelberg,

[Abt. Molekulare Physiologie](#)

Januar 2003

s.fring@zoo.uni-heidelberg.de

Leistungsvergleich: Komplexauge und Linsenauge

START

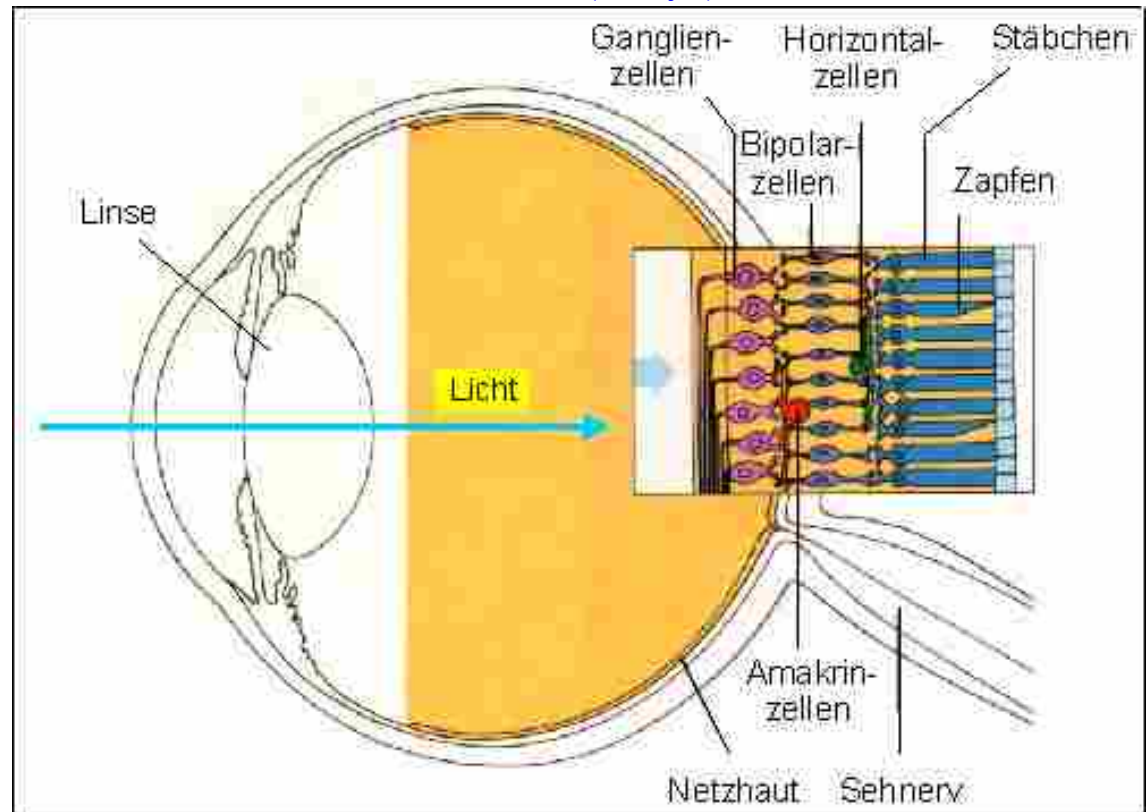
Aufbau von Komplex- und Linsenaugen

Struktur von Photorezeptoren

[HIGHRES \(56 kbyte\)](#)

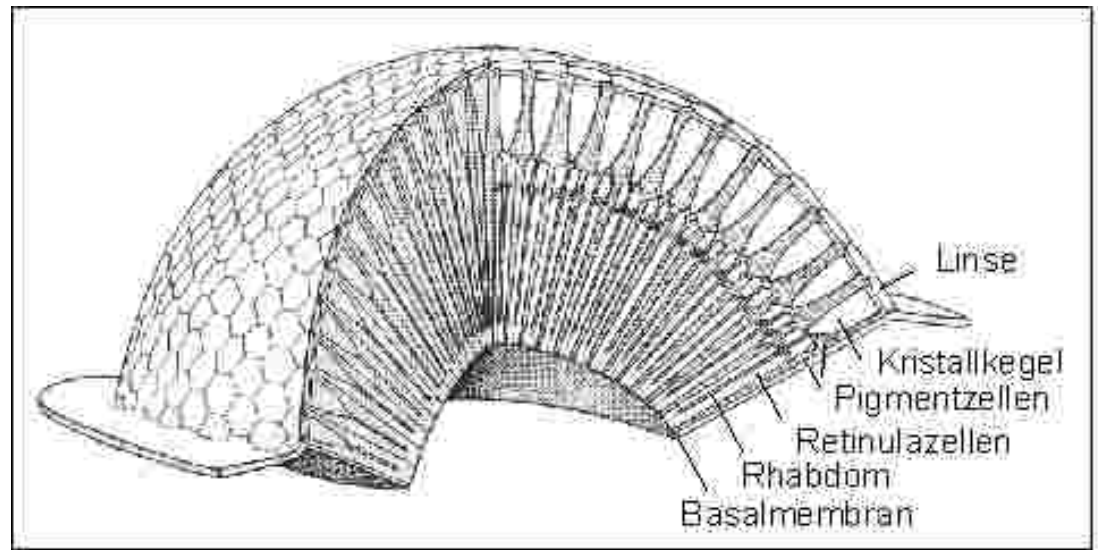
Schematische Darstellung des menschlichen Auges. Der Ausschnitt rechts zeigt den Aufbau der Netzhaut. Das Licht muß durch die Schichten der Ganglien- und Bipolarzellen hindurchstrahlen, bevor es die Stäbchen und Zapfen erreicht.

Aus: David H. Hubel (1989)
 Auge und Gehirn.
 Neurobiologie des Sehens.
 Spektrum der Wissenschaft
 Verlagsgesellschaft, Heidelberg.


[HIGHRES \(48 kbyte\)](#)

Aufbau des Komplexauges von Insekten. Der Anschnitt rechts zeigt die Lage der einzelnen Ommatidien, deren Linsen ein gleichförmiges Muster aus Sechsecken an der Oberfläche des Auges bilden.

Aus: Czihak, G., Langer, H.,
 Ziegler, H. (1981) Biologie
 Springer Verlag, Berlin

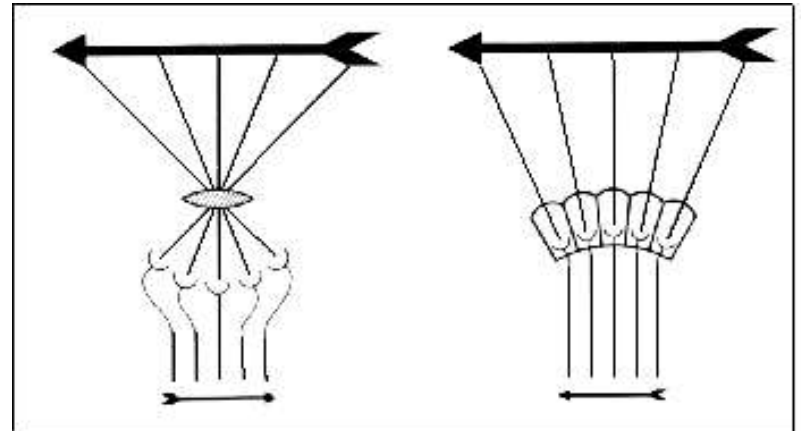


Die Bildentstehung in Linsenauge und Komplexauge

Im Linsenauge (**links**) entsteht das Bild durch Projektion auf die Netzhaut, wo dicht gepackte [Photorezeptoren](#) das seitenverkehrte Abbild registrieren. Im Komplexauge (**rechts**) registriert jedes Ommatidium einen Bildpunkt mit einer eigenen Linse. Dadurch entsteht ein seitengetreues Abbild.

Aus: Kuno Kirschfeld (1984) Linsen- und Komplexaugen: Grenzen ihrer Leistung. Naturwissenschaftliche Rundschau 9:352-362.

[HIGHRES \(17 kbyte\)](#)



Zurück zur Titelseite [Komplexaugen und Linsenaugen](#)

Leistungsvergleich: Komplexauge und Linsenauge

START

Linsengröße und Lichtempfindlichkeit

Fit für's Nachtleben

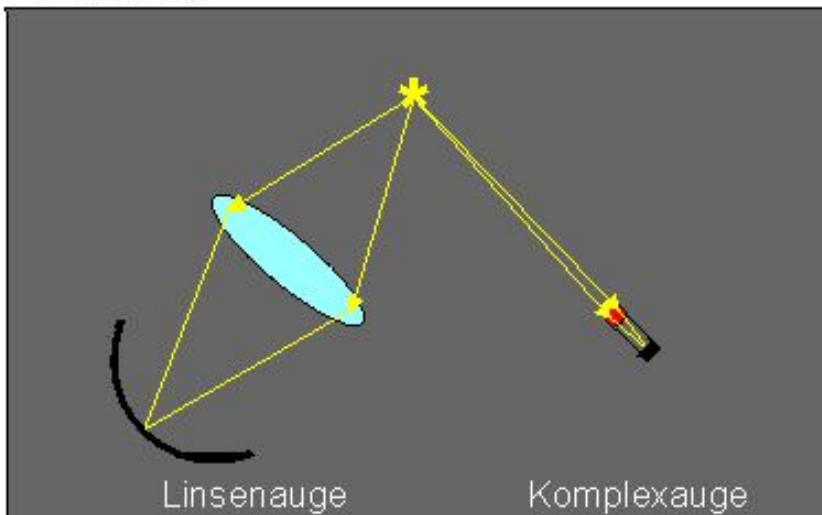
Empfindlichkeit von Photorezeptoren

Linsen von Komplexaugen sind klein

Relative Linsengröße:
Mensch (blau), Biene (rot)
[HIGHRES \(29 kbyte\)](#)

Der Durchmesser von Ommatidienlinsen beträgt nur ca 1/100 des Durchmessers der Linsen vieler Linsenaugen. Ommatidien eignen sich nicht zur Wahrnehmung von punktförmigen Lichtquellen (z.B. Sternen). Denn bei Punktstrahlern ist die Zahl von Photonen, die pro Zeiteinheit zu den Photorezeptoren gelangen (**P**), proportional zum Quadrat des Linsendurchmessers (**A**).

Punktstrahler

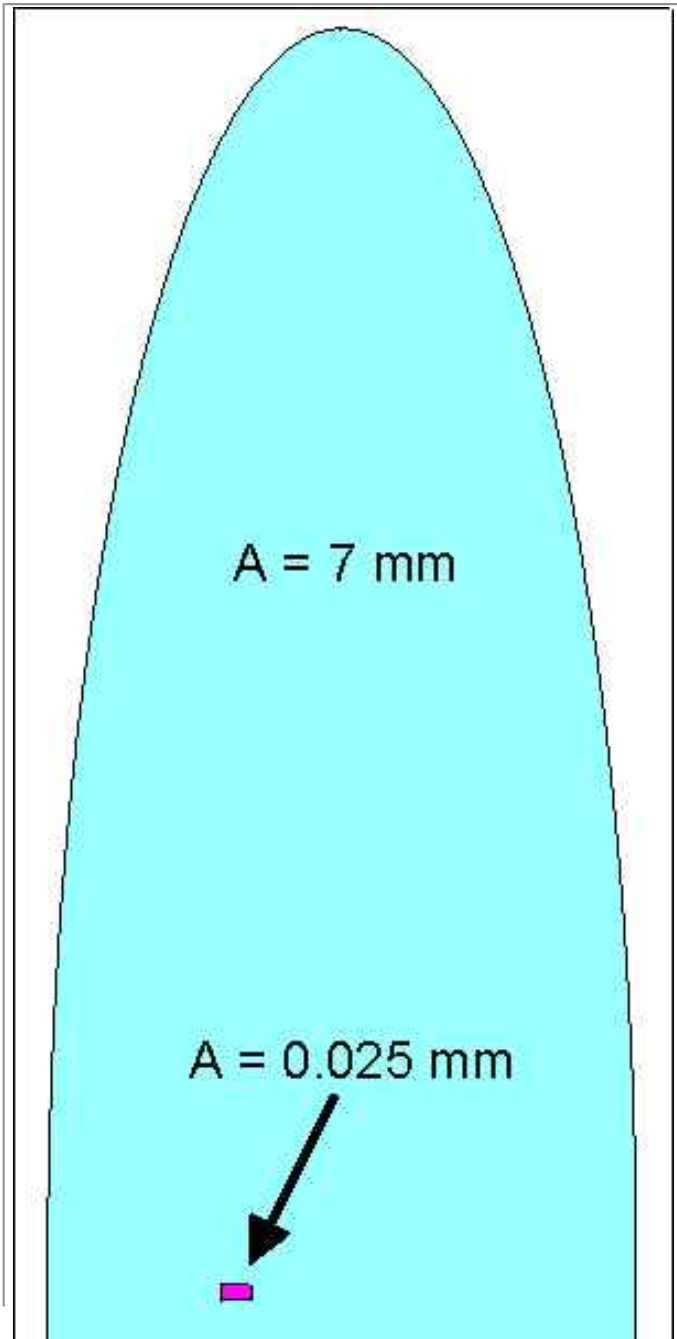


$$P \sim A^2$$

$A \text{ (Mensch)} \gg A \text{ (Biene)}$

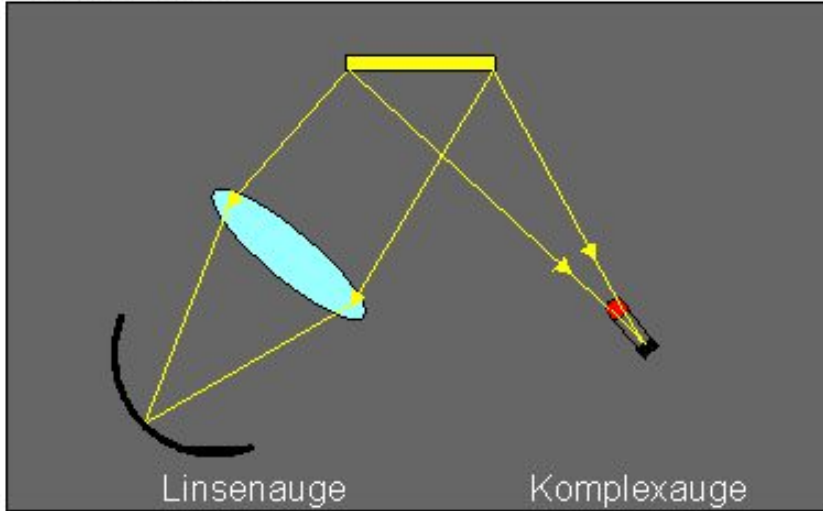
Punktstrahler: [HIGHRES \(31 kbyte\)](#)

Anders ist die Situation bei Betrachtung einer leuchtenden Fläche. Die



Anzahl von Photonen, die die Retina beleuchten, hängt nicht allein von der Linsengröße ab, sondern sie wird durch das Verhältnis von Linsendurchmesser (**A**) zur Brennweite (**f**), durch die [relative Apertur](#) bestimmt. Menschengen und die Ommatidien der Biene haben ähnliche Apertur und deshalb ähnliche [retinale Beleuchtungsstärke](#).

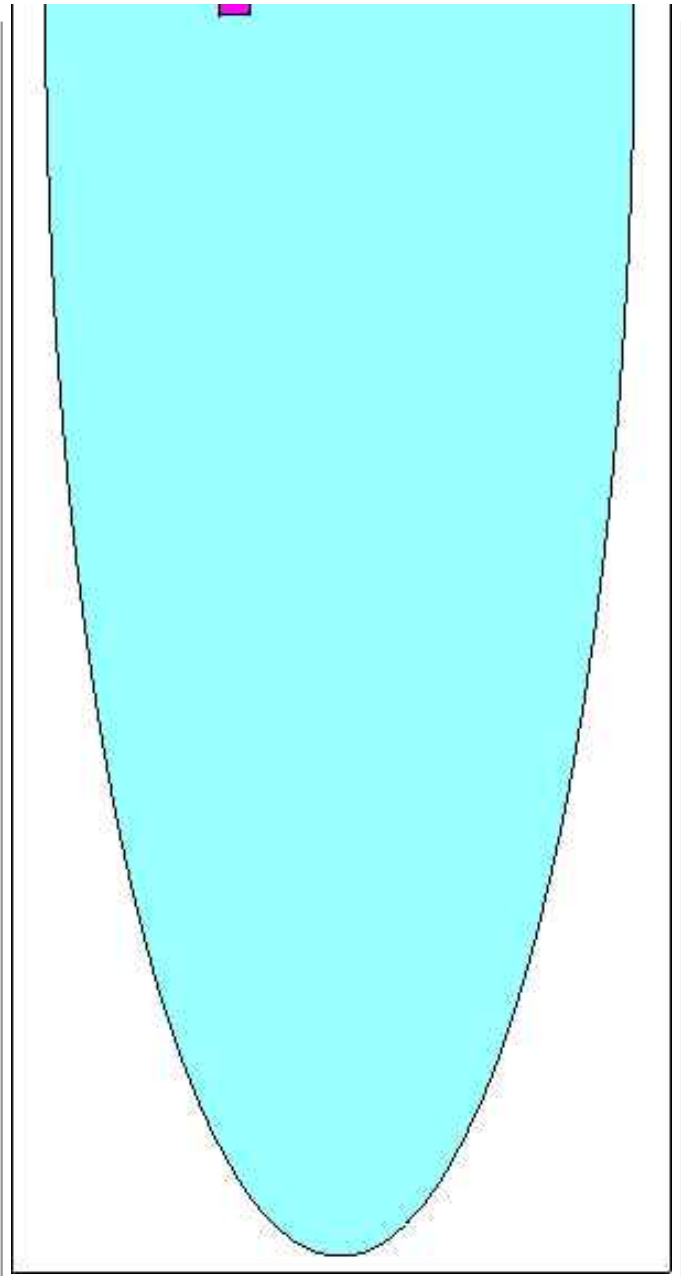
Flächenstrahler



$$P \sim \frac{A^2}{f^2}$$

$$\frac{A}{f} (\text{Mensch}) \approx \frac{A}{f} (\text{Biene})$$

Flächenstrahler: [HIGHRES \(30 kbyte\)](#)



[Zurück zur Titelseite](#) [Komplexaugen und Linsenaugen](#)

Leistungsvergleich: Komplexauge und Linsenauge

Räumliches Auflösungsvermögen

Sehschärfenwinkel bei Linsen- und Komplexaugen

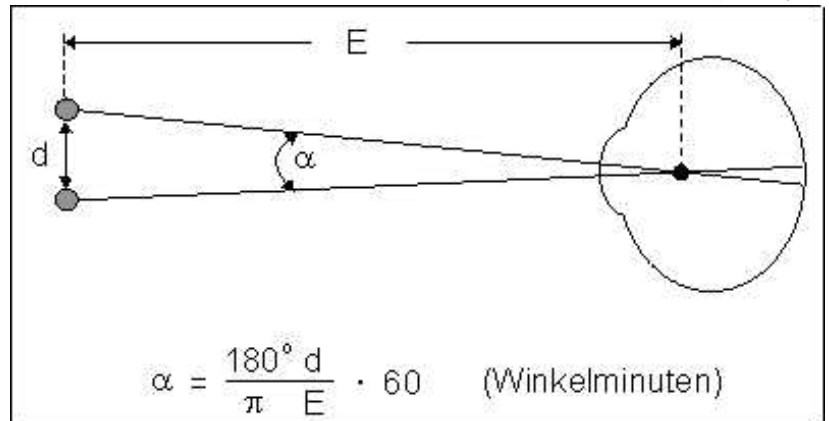
Rezeptordichte und -durchmesser

Augengröße

[HIGHRES \(18 kbyte\)](#)

Das räumliche Auflösungsvermögen (Sehschärfe) eines Auges ist die Fähigkeit, zwei nah nebeneinander liegende Punkte als getrennt wahrzunehmen. Der minimale Abstand **d** zwischen zwei separat gesehenen Punkten hängt ab von der Entfernung **E**. Deshalb wird die räumliche Auflösung durch den Sehschärfenwinkel α angegeben, der seinerseits durch d und E bestimmt wird.

Die Sehschärfe hängt aber auch davon ab, wie fein das Mosaik der Photorezeptoren in der Netzhaut ist.
Siehe: [Rezeptordichte und -durchmesser](#)



Zum Vergleich sind hier die Sehschärfenwinkel (in Winkelminuten) für einige Tiere angegeben:

Linsenaugen

- Wanderfalke: 0.4'
- Mensch (Fovea): 0.4-1'
- Katze: 5'
- Frosch: 7'
- Elefant: 10.3'
- Ratte: 40'

Komplexaugen

- Honigbiene: 60'
- Einsiedlerkrebs: 270'
- Taufliege: 540'
- Garnele: 780'
-
-

Komplexaugen haben also eine deutlich geringere räumliche Auflösung als Linsenaugen. Das liegt vor allem daran, daß bei Komplexaugen eine hohe räumliche Auflösung nur bei enormer [Augengröße](#) erreicht werden könnte - eine Bedingung, die für die meist kleinen Arthropoden nicht zu realisieren ist.

[HIGHRES \(71 kbyte\)](#)

Wie sieht die Welt für Tiere mit geringer Sehschärfe aus?

In dieser Abbildung wurde das gleiche Bild mit unterschiedlicher Punktdichte reproduziert, um die Sehschärfe von Mensch, Fleischfliege (Calliphora), Stubenfliege (Musca) und Taufliege (Drosophila) zu vergleichen. Es wird deutlich, daß große Strukturen (Horizont, Gebäude, Bäume) auch mit geringer Sehschärfe auszumachen sind. Kleine Strukturen (der Wetterhahn auf der Kirche ist rechts neben jedem Bild dargestellt) oder entfernte Objekte können nicht identifiziert werden. Für den kurzen Aktionsradius der Fliegen ist die geringe räumliche Auflösung aber ausreichend.

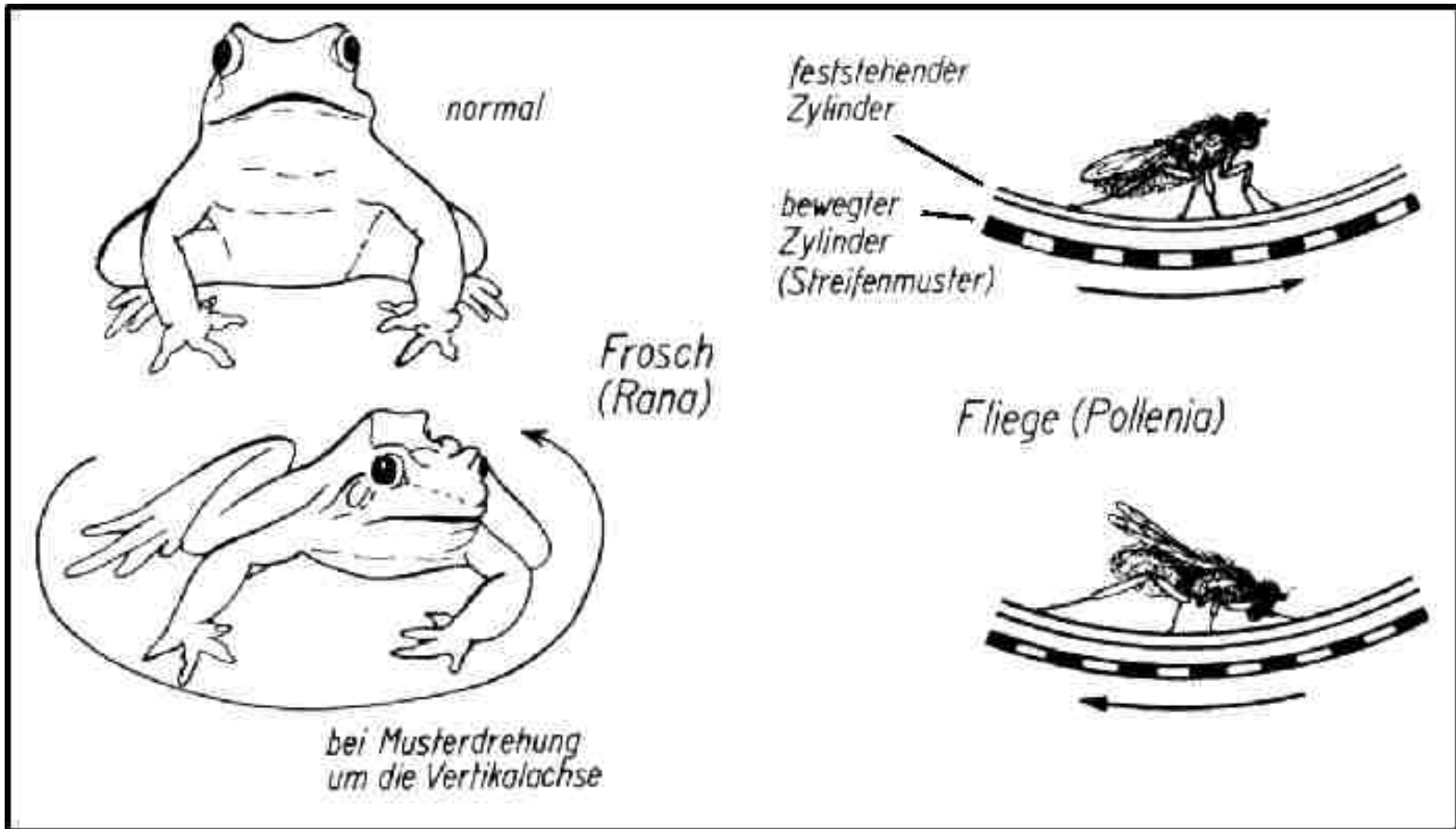
Aus: Kuno Kirschfeld (1984) Linsen- und Komplexaugen: Grenzen ihrer Leistung.
Naturwissenschaftliche Rundschau, 9:352-362.

Zurück zur Titelseite [Komplexaugen und Linsenaugen](#)

Leistungsvergleich: Komplexauge und Linsenauge

START

Bewegungssehen

[HIGHRES 59 kbyte](#)


Wer guckt schneller?

Die Frage nach der zeitlichen Auflösung des Bewegungssehens kann durch Messungen der **optomotorischen Reaktion** eines Tieres untersucht werden. Dazu setzt man das Tier in einen feststehenden Glaszylinder, um den ein zweiter Zylinder mit einem Streifenmuster drehbar ist. Wird der Streifenzylinder bewegt, versucht das Tier dem Streifenmuster zu folgen und bewegt dazu die Augen (Nystagmus) oder nimmt eine charakteristische Körperhaltung ein, so wie der Frosch und die Fliege auf dem Bild. Die zeitliche Auflösung des Schwarz-Weiß-Musters auf der Streifentrommel wird durch die Reaktionsgeschwindigkeit der Photorezeptoren begrenzt. Wenn die Reaktion der Photorezeptoren länger dauert als das Auftreffen von zwei gleichfarbigen Streifen, dann verschmelzen die Lichtreize und es entsteht der Eindruck eines konstanten Grautons, eines stehendes Bildes.

Wenn man die Drehgeschwindigkeit der Streifentrommel erhöht bis das Tier durch Körper- oder Augenhaltung anzeigt, daß es keine Bewegung mehr wahrnimmt, kann man berechnen, wieviele Streifen pro Sekunde das Tier als bewegtes Bild erkennen kann. Diese **Flimmerverschmelzungsfrequenz (FVF)** ist ein Maß für die zeitliche Auflösung des

Bewegungssehens.

Typische FVF-Werte bei optimaler Belichtung sind:

Linsenaugen

- Frosch: 8 Hz
- Gecko: 25 Hz
- Schwertfisch: 42 Hz
- Schildkröte: 50 Hz
- Mensch: 60 Hz
- Octopus: 72 Hz

Komplexaugen

Nachtaktive, langsame Insekten:
Periplaneta, Carausius, etc. 8-10 Hz

Bienen, Wespen: ca. **220 Hz**.

Die Unterschiede bei den FVF-Werten sind vor allem in der Reaktionsgeschwindigkeit der Photorezeptoren begründet. Bei Stäbchen-Photorezeptoren, die auf höchste Lichtempfindlichkeit optimiert sind, vergeht eine relativ lange Latenzzeit (ca 50 ms) zwischen Lichtstimulation und Reaktion. Bei Zapfen beträgt die Latenzzeit nur ca 10 ms, und bei Wespen wurden Latenzzeiten um 2 ms gemessen. Ein Grund für die enorme Reaktionsgeschwindigkeit der Retinulazellen scheint zu sein, daß die an der Phototransduktion beteiligten Enzyme im Rhabdomer durch spezielle Proteine in einem Komplex zusammengebunden werden. Durch diese räumliche Zusammenlagerung auf kleinstem Raum (einer sogenannten Mikrodomäne) sind die Diffusionsstrecken für die beteiligten Komponenten kurz, und die Transduktionskaskade kann schneller ablaufen. (siehe: Tsunoda und Zucker, 1999).

Komplexaugen können also höhere Bewegungsgeschwindigkeiten auflösen aufgrund der schnelleren Lichtreaktion ihrer Photorezeptoren.

Aus: Penzlin, H. (1996) Lehrbuch der Tierphysiologie.
Gustav Fischer Verlag, Jena

Zurück zur Titelseite [Komplexaugen und Linsenaugen](#)

Leistungsvergleich: Komplexauge und Linsenauge



Farbensehen

Farbwahrnehmung der Biene

Die Fähigkeit der Unterscheidung von Farben beruht nicht auf der Konstruktion des dioptrischen (bildgebenden) Apparates sondern darauf, daß die Photorezeptoren Pigmente mit unterschiedlichen Absorptionseigenschaften enthalten.

Sowohl Linsen- als auch Komplexaugen enthalten Photorezeptoren, deren Pigmente (Rhodopsin) diskrete Absorptionmaxima aufweisen. Beim Farbsehen besteht also kein prinzipieller Unterschied zwischen den beiden Augentypen.

Die Fähigkeit der Farbenwahrnehmung wird meist durch Dressurversuche untersucht.

Gutes Farbsehen zeigen:

- Menschen
- Schimpansen, Rhesusaffen, Paviane,...
- Vögel
- Fische
- Sepia
- Krebse
- Bienen, Schmetterlinge

Das Farbsehen ist auf einen engeres Spektrum beschränkt bei:

- Katzen
- Mäuse
- Huftiere
- Reptilien
- Amphibien
- Fliegen

Farbenblind scheinen zu sein:

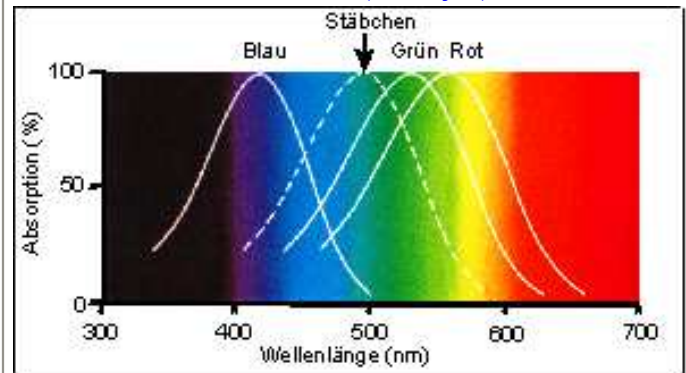
- Ratten
- Kaninchen
- Hunde
- Halbaffen
- Stabheuschrecken, verschiedene Käfer

Einige Beispiele für die Absorptionsspektren von Photorezeptoren:

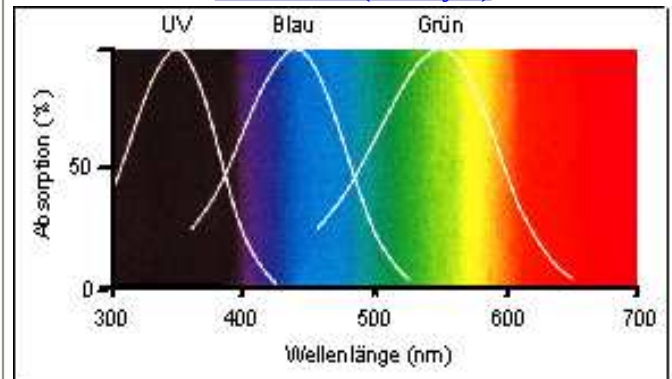
Mensch:

Das Auge des Menschen verfügt über drei Arten von Zapfen-Photorezeptoren mit jeweils einem charakteristischen Absorptionsmaximum: Blaurezeptoren (max. 419 nm), Grünrezeptoren (max. 531 nm) und Rotrezeptoren (max. 559 nm). Wenn alle drei Zapfentypen gleich stark stimuliert werden (wenn sie die gleiche Anzahl von Photonen pro Sekunde absorbieren), wird das Licht als unbunt (weiß) empfunden. Farbwahrnehmung entsteht bei **ungleicher** Lichtabsorption durch die drei Zapfenarten.

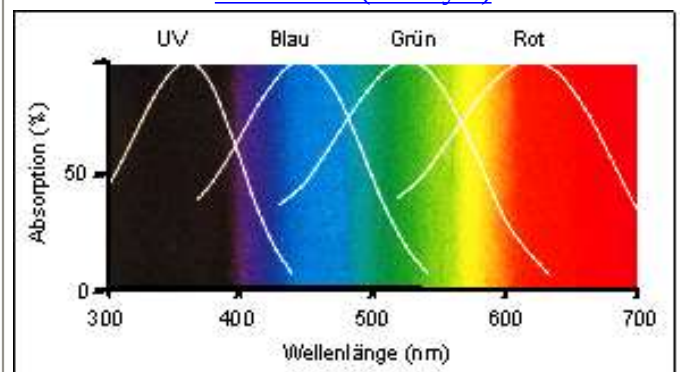
Das Absorptionsspektrum der hochempfindlichen, aber nicht am Farbsehen beteiligten Stäbchen ist gestrichelt dargestellt (max. 496 nm).

[HIGHRES \(24 kbyte\)](#)**Biene:**

Die Absorptionsspektren der drei Typen von Photorezeptoren der Biene sind gegenüber dem Menschen zum kurzwelligeren Licht hin verschoben: UV- Rezeptoren (max. 340 nm), Blaurezeptoren (440 nm) und Grünrezeptoren (540 nm). Die Biene ist also in der Lage, UV-Licht wahrzunehmen, zeigt aber nur eine geringe Empfindlichkeit für rotes Licht. Aus den drei Spektren kann man einen Eindruck der [Farbwahrnehmung der Biene](#) gewinnen. Die UV-Wahrnehmung bei Insekten ist auch die Voraussetzung für das [Polarisationssehen](#).

[HIGHRES \(23 kbyte\)](#)**Fisch:**

Viele Fische besitzen vier Photorezeptortypen, die einen weiten Wellenlängenbereich überspannen. Hier gezeigt sind die Absorptionsspektren der Plötze (*Rutilus rutilus*): UV-Rezeptoren (max. 360 nm), Blaurezeptoren (max. 450 nm), Grünrezeptoren (max. 530 nm) und Rotrezeptoren (max. 620 nm). Farbwahrnehmung mit vier Rezeptortypen (**tetrachromatisches Sehen**) ist auch bei vielen Tagvögeln nachgewiesen.

[HIGHRES \(25 kbyte\)](#)

Zurück zur Titelseite [Komplexaugen und Linsenaugen](#)

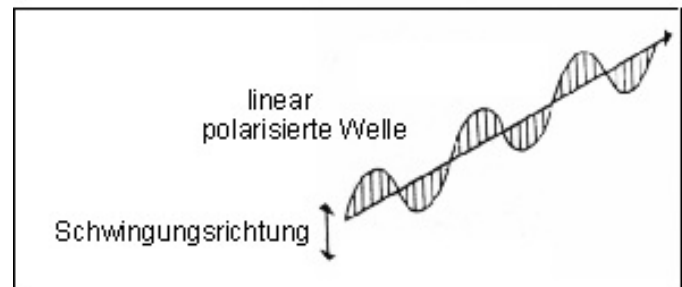
Leistungsvergleich: Komplexauge und Linsenauge

Polarisationssehen

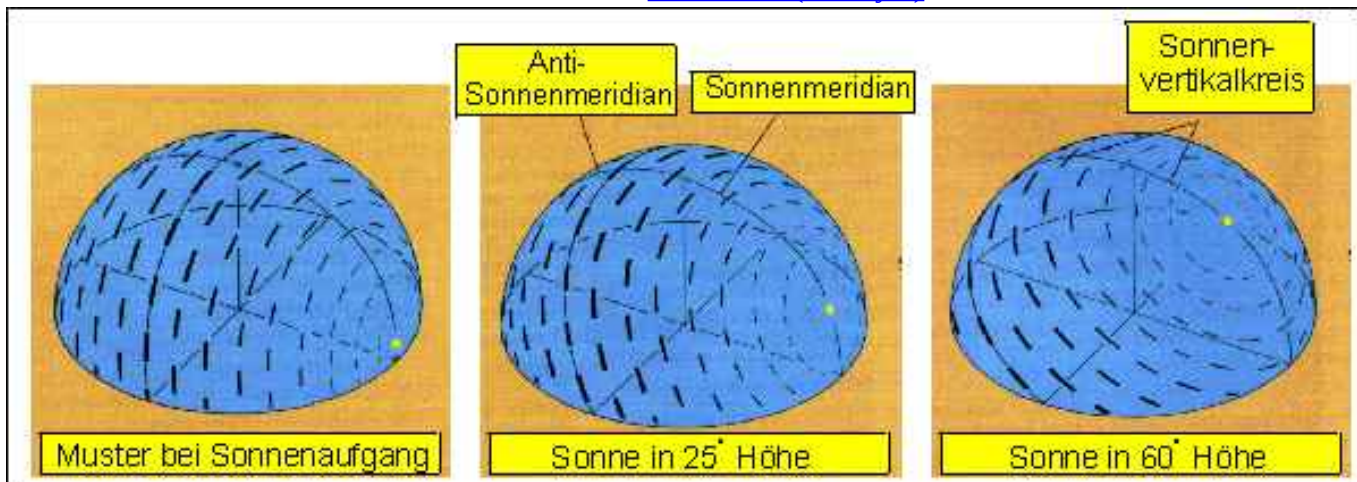
Polarisationssehen im Komplexauge

Polarisationssehen im Linsenauge

Jedes Photon hat eine definierte Schwingungsrichtung, den e-Vektor, der senkrecht zur Flugrichtung steht. Im Sonnenlicht sind Photonen aller Schwingungsrichtungen gleich häufig vertreten: Sonnenlicht ist daher unpolarisiert. Durch Wechselwirkung der Photonen mit Materie (Streuung) geht die Gleichverteilung aller Schwingungsrichtungen verloren - das Tageslicht wird polarisiert. Der Grad der Polarisierung kann sehr unterschiedlich sein.



[HIGHRES \(64 kbyte\)](#)

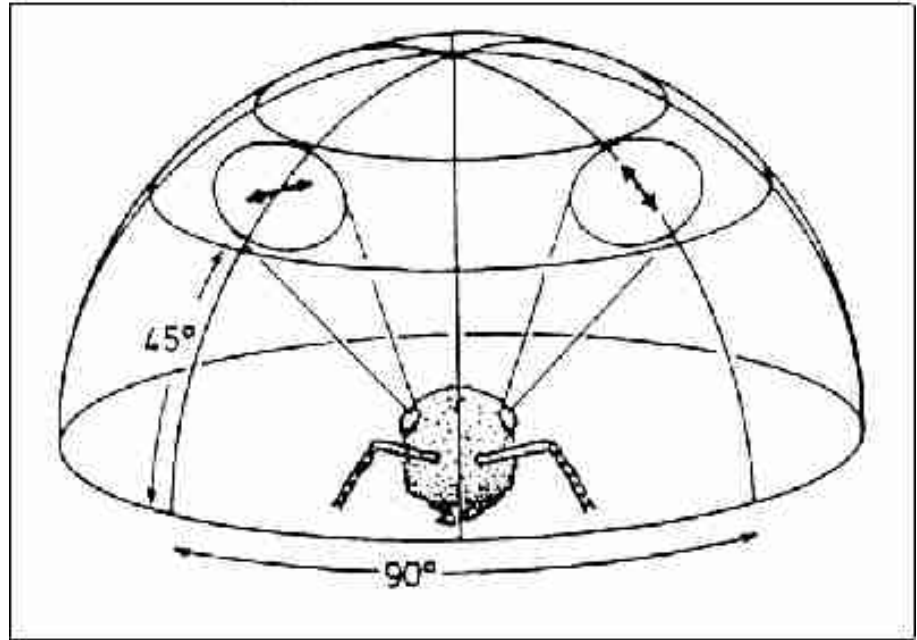


Das Tageslicht bei klarem Himmel hat ein definiertes Polarisationsmuster. Das Muster ändert sich im Verlauf des Tages entsprechend dem Sonnenstand. Die schwarzen Balken zeigen die bevorzugte Schwingungsrichtung des polarisierten Lichts; je größer die Balken desto stärker die Polarisation. Ein Beobachter, der am Kreuzungspunkt der beiden Linien auf der kreisförmigen Grundfläche steht, misst **bei Sonnenaufgang** die stärkste Polarisation im Zenith. Zur Sonne (gelber Punkt) hin nimmt der Grad der Polarisation ab. **Mittags** ist die Polarisation am Horizont am stärksten.

Aus: Rüdiger Wehner: Der Himmelskompaß der Wüstennameise.
Spektrum der Wissenschaft (November 1998), 56-67.

[HIGHRES \(31 kbyte\)](#)

Verschiedenen Insekten (z.B. Bienen und Ameisen) sind in der Lage, sich mithilfe des Polarisationsmusters zu orientieren. Auch bei verborgener Sonne gelingt es den Tieren, deren Position aus dem Polarisationsmuster zu berechnen. Dazu messen sie die Schwingungsrichtungen an zwei Orten des Himmels und vergleichen sie mit einer "Himmelskarte", einer neuronalen Repräsentation der e-Vektoren des polarisierten Tageslichts. Die Fähigkeit zur Wahrnehmung der Polarisation von Licht beruht offenbar auf speziellen [Strukturen des Komplexauges](#), die dem Linsenauge fehlen.



Zurück zur Titelseite [Komplexaugen und Linsenaugen](#)

Vorlesungsskripte Zoophysiologie

Leistungsvergleich: Komplexauge und Linsenauge

START

Zusammenfassung:

	Linsenauge	Komplexauge
Aufbau	Eine Linse entwirft das gesamte Bild	Eine Linse entwirft einen Bildpunkt
Räumliche Auflösung	Gut: begrenzt durch Photorezeptorabstand	Schlecht: begrenzt durch Ommatidienwinkel
Lichtempfindlichkeit	Gut für Punktstrahler und für Flächenstrahler	Schlecht für Punktstrahler; gut für Flächenstrahler
Bewegungssehen	Stäbchen schlecht; Zapfen gut	Sehr gut bei tagaktiven Insekten!
Farbsehen	2-4 Zapfentypen decken 300-700 nm ab. Viele Wirbeltiere sind farbenblind.	2-3 Typen von Rhabdomeren für 300-650 nm. Gute UV-Wahrnehmung
Polarisationssehen	Sehr selten.	Gutes Polarisationssehen mit UV-empfindlichen Rhabdomeren.

Vergleich Komplexauge und Linsenauge

START

Literatur und Internet-Links

Aufbau von Komplex- und Linsenaugen

Hubel, D.H. (1989)
Auge und Gehirn. Neurobiologie des Sehens.
Spektrum der Wissenschaft Verlagsgesellschaft, Heidelberg.

Land M.F. (1981)
Optics and vision in invertebrates
in: Handbook of Sensory Physiology.
Comparative Physiology and Evolution of Vision in Invertebrates B,
H. Autrum, ed.
Springer-Verlag, Berlin. pp. 471-592.

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

Lichtempfindlichkeit

Kirschfeld, K. (1984)
Linsen- und Komplexaugen: Grenzen ihrer Leistung
Naturwissenschaftliche Rundschau 9:352-362.

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

Räumliches Sehen

Wehner, R. (1981)
Spatial vision in arthropods.
in: Handbook of Sensory Physiology.
Comparative Physiology and Evolution of Vision in Invertebrates B,
H. Autrum, ed.

Springer-Verlag, Berlin. pp. 471-592.

Bewegungssehen

Penzlin, H. (1996)
Lehrbuch der Tierphysiologie
Gustav Fischer Verlag, Jena

Ritter, M. (1987)
Wahrnehmung und visuelles System.
Spektrum der Wissenschaft Verlagsgesellschaft, Heidelberg

Tsunoda, S., Zuker, C.S. (1999)
The organization of INAD-signaling complexes by a multivalent PDZ domain protein in *Drosophila* photoreceptor cells ensures sensitivity and speed of signaling.
Cell Calcium 26:165-171.

Farbensehen

Burkhardt, D. (1988)
Die Welt mit anderen Augen.
in: Aus Forschung und Medizin (Schering AG) 2/(88):49-62.

Frisch, K. von (1965)
Tanzsprache und Orientierung der Bienen
Springer Verlag, Berlin

Mollon, J.D., Sharpe, L.T. (1983)
Colour Vision
Academic Press, London

Polarisationssehen

Frisch, K. von (1949)
Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen.
Experientia, 5:142-148.

Wehner, R., (1986)
Polarization vision in bees.
Nature, 323:128-131

Wehner, R., (1989)
Neurobiology of polarization vision.

Trends in Neuroscience, 12:353-359.

Wehner, R., (1998)

Der Himmelskompaß der Wüstennameisen

Spektrum der Wissenschaft, November 1998: 56-67

Waterman, T.H. (1981)

Polarization sensitivity

in: Handbook of sensory physiology, Vol. VII/6B

Comparative physiology and evolution of vision in vertebrates

H. Autrum, ed., pp.281-469.

Internet-Links:

- Der [Antennal-Lobus der Honigbiene](#). 3-D-Rekonstruktion von Giovanni Galizia
 - Wie sieht eine Biene die Welt? [Bee-eye](#) von Andrew Giger
 - Viel wissenswertes über Libellen. [Digital Dragonflies](#) von Forrest Mitchell
 - Schöne Photos und detaillierte Beschreibungen einer Vielzahl von [Libellen-Arten](#)
 - [Das Fliegengehirn](#) vom Institut für Biologie III, Uni Freiburg
 - Internet Virtual Library: [Mikroskopie](#)
 - Ein Ommatidium der Fliege als [Filmsequenz](#)
-

Zurück zur Titelseite [Komplexaugen und Linsenaugen](#)

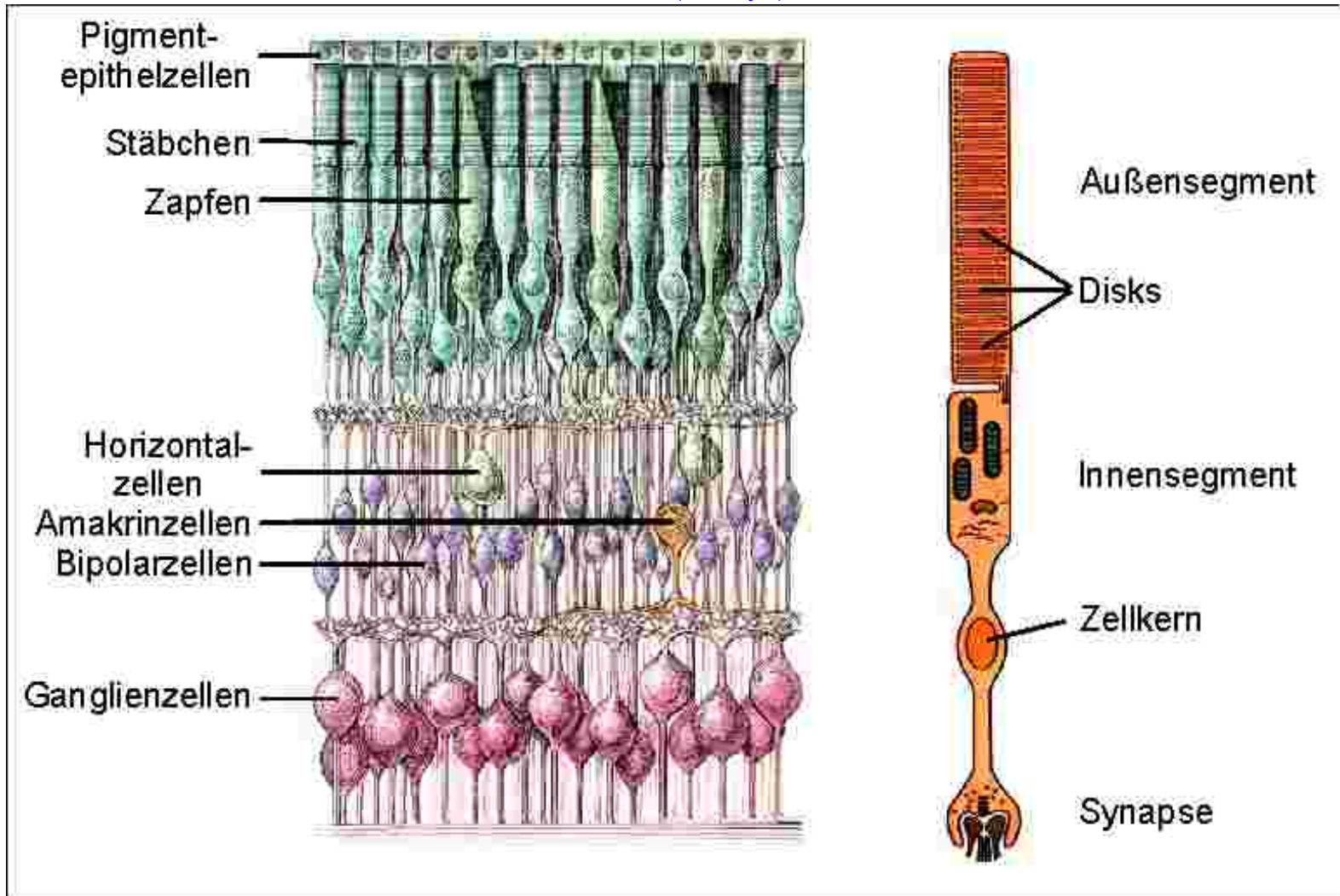
Leistungsvergleich: Komplexauge und Linsenauge

START

Struktur von Photorezeptoren

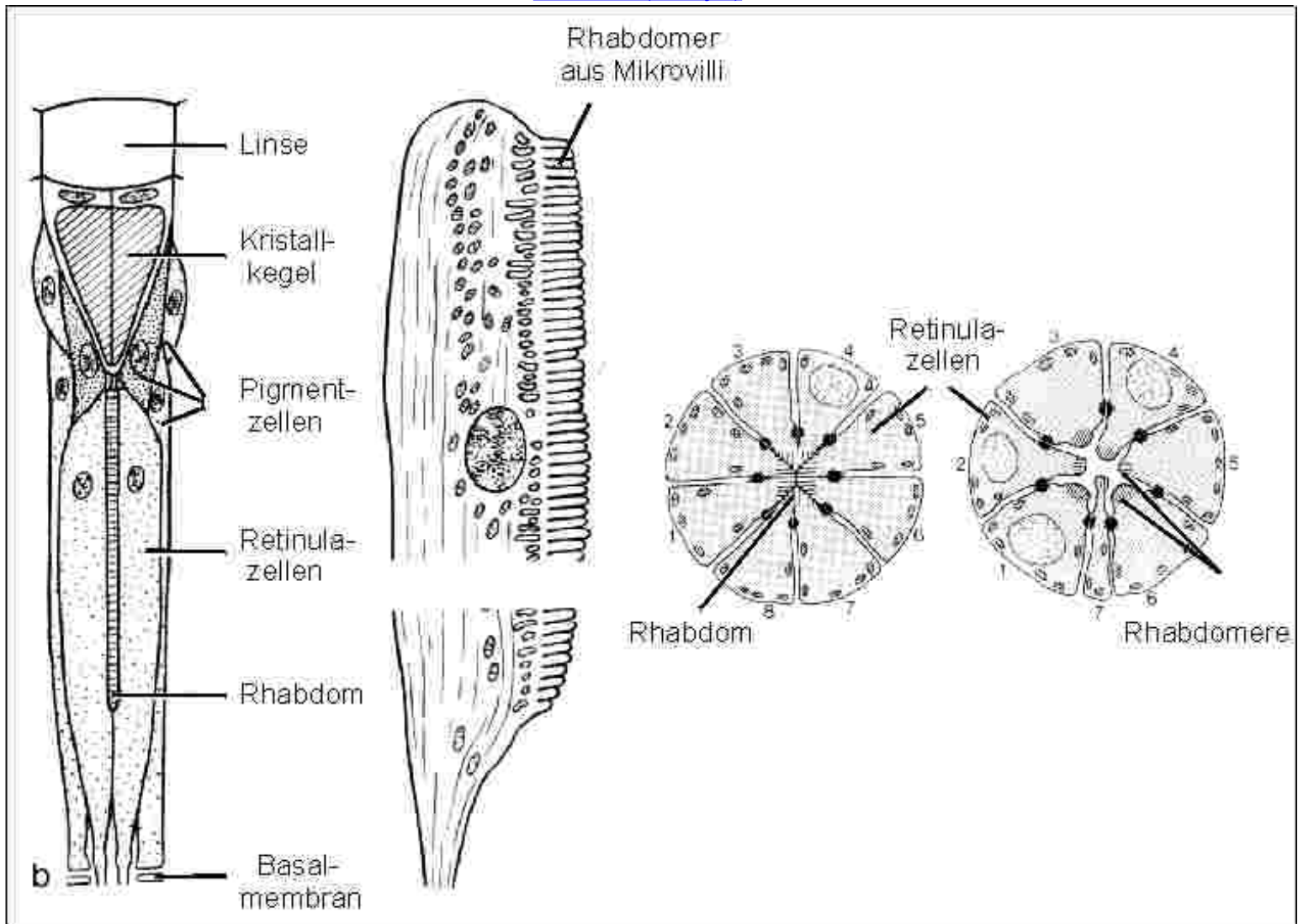
Aufbau von Komplex- und Linsenaugen

HIGHRES (104 kbyte)



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 Seh Wahrnehmung, findet man nur Zapfen, während außerhalb der Fovea die Stäbchen vorherrschen. **Rechts** die schematische Darstellung eines Stäbchen-Photorezeptors. Das lichtempfindliche Pigment Rhodopsin befindet sich in der Membran der Disks im Außensegment.

Aus: David H. Hubel (1989) Auge und Gehirn. Neurobiologie des Sehens. Spektrum der Wissenschaft Verlagsgesellschaft, Heidelberg.



Aufbau der Photorezeptoren (Retinulazellen) im Komplexauge. Licht wird durch die Linse auf das Rhabdom fokussiert, das aus den Rhabdomeren von 6-8 Photorezeptoren aufgebaut ist (**links**). Jedes Rhabdomer ist ein bürstenartiger Mikrovillisaum an einer Seite der Photorezeptorzelle (**Mitte**). Die Membran der Mikrovilli enthält das Rhodopsin. Bei vielen Insekten (z.B. Biene) sind die Rhabdomere zu einer kompakten Struktur verwachsen (**geschlossenes Rhabdom, rechts**) wobei die Mikrovilli nebeneinanderliegender Zellen oft rechtwinklig zueinander orientiert sind. Die symmetrische Struktur der Rhabdomere ist Grundlage für das [Polarisationssehen](#). Fliegen (Musca, Calliphora) haben offene Rhabdomere (**ganz rechts**).

Aus: Czihak, G., Langer, H., Ziegler, H. (1981) Biologie
Springer Verlag, Berlin

Zurück zur Titelseite [Komplexaugen und Linsenaugen](#)

Leistungsvergleich: Komplexauge und Linsenauge

START

Lichtempfindlichkeit: Fit für's Nachtleben

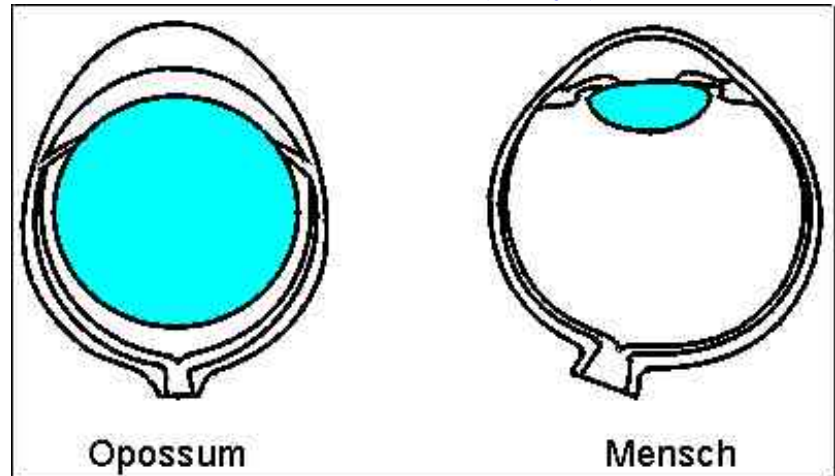
Linsengröße und Lichtempfindlichkeit

Empfindlichkeit von Photorezeptoren

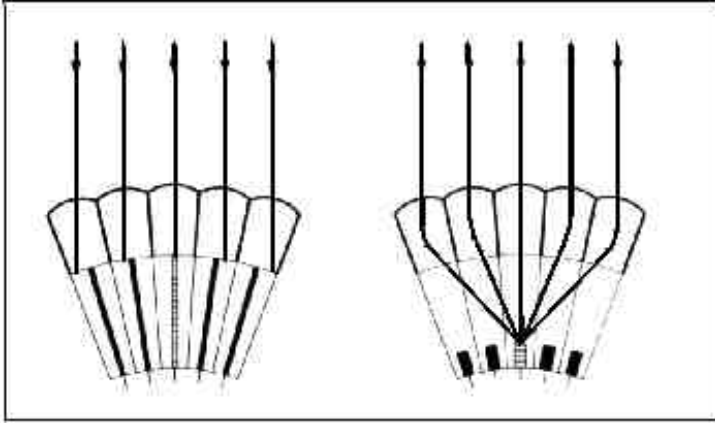
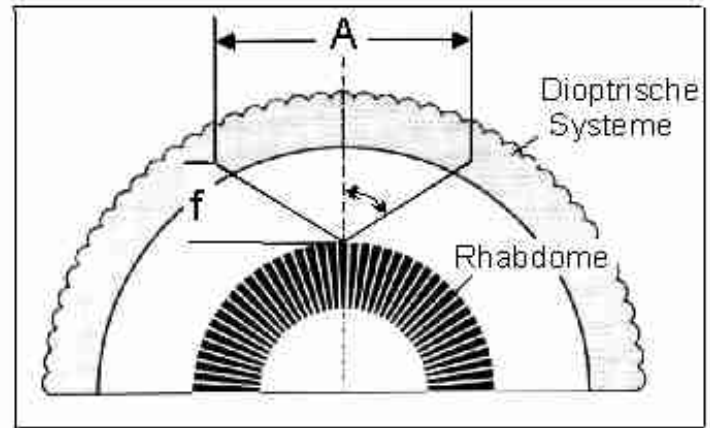
HIGHRES (61 kbyte)



HIGHRES (29 kbyte)



Die Augen nachtaktiver Tiere zeigen besondere Anpassungen an geringe Lichtintensität. Beim Opossum (*Didelphis marsupialis*) findet man eine besonders große relative Apertur, (**Linsendurchmesser/Brennweite**). Im rechten Bild ist die Linse blau dargestellt; sie reicht beim Opossum fast bis zur Netzhaut und hat eine sehr kurze Brennweite.

[HIGHRES \(18 kbyte\)](#)[HIGHRES \(30 kbyte\)](#)

Manche nachtaktive Insekten erzielen eine hohe Lichtstärke ihrer Komplexaugen, indem das Licht mehrerer Linsen auf ein Rhabdom gebündelt wird. Während bei der tagaktiven Biene nur das Licht einer Linse auf ein Rhabdom fällt (**Appositionsauge, linkes Bild, links**), wird bei der nachtaktive Mehlmotte das Licht von etwa 100 Linsen auf einem Rhabdom vereinigt (**optisches Superpositionsauge, linkes Bild, rechts**). Maßgebend für die Lichtstärke ist nun nicht mehr die Größe der Einzellinse sondern der Gesamtdurchmesser aller Linsen (**A**), die auf ein Rhabdom projizieren (**rechtes Bild**).

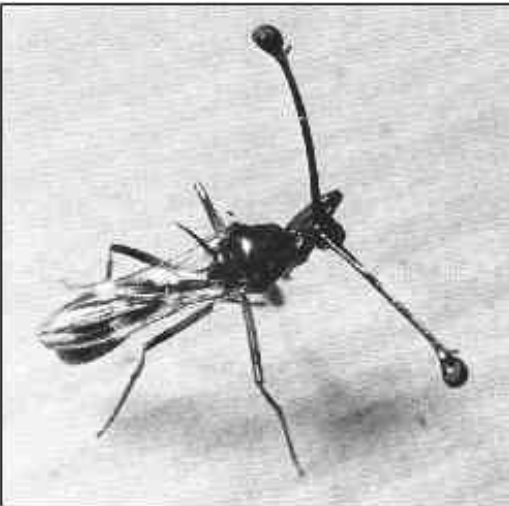
Aus: Kuno Kirschfeld (1984) Linsen- und Komplexaugen: Grenzen ihrer Leistung.
Naturwissenschaftliche Rundschau 9:352-362

[HIGHRES \(78 kbyte\)](#)

Mancher übertreibt ...

(Garnele aus Puerto Rico)

Aus: Kjell B. Sandved (1997) Wonders on the wing.
in: Encyclopaedia Britannica, Yearbook of Science and the Future 1998

[HIGHRES \(24 kbyte\)](#)

Zurück zur Titelseite [Komplexaugen und Linsenaugen](#)

Leistungsvergleich: Komplexauge und Linsenauge

Die Lichtempfindlichkeit der Photorezeptoren

Linsengröße und Lichtempfindlichkeit

Fit für's Nachtleben

Der pro Photorezeptor absorbierte Lichtstrom ϕ_{abs} wird durch folgende Faktoren bestimmt:

(siehe auch: [Retinale Beleuchtungsstärke](#))

L: Leuchtdichte des betrachteten Objekts (Photonen/s m⁻²)

a: Durchmesser der Linse (m)

f: Brennweite der Linse (m)

d: Durchmesser des Photorezeptors (m)

k: Absorption pro μm Photorezeptorlänge (m⁻¹)

l: Länge des Rhabdoms/Außensegments (m)

$$\phi_{\text{abs}} = L (\pi/4)^2 (a/f)^2 d^2 (1-e^{-kl}) \quad (\text{Photonen/s})$$

Linsendurchmesser **a** und -brennweite **f** sind Parameter des dioptrischen Apparats, deren Optimierung zu einer großen [relativen Apertur](#) und damit zu hoher Lichtstärke des Auges führt.

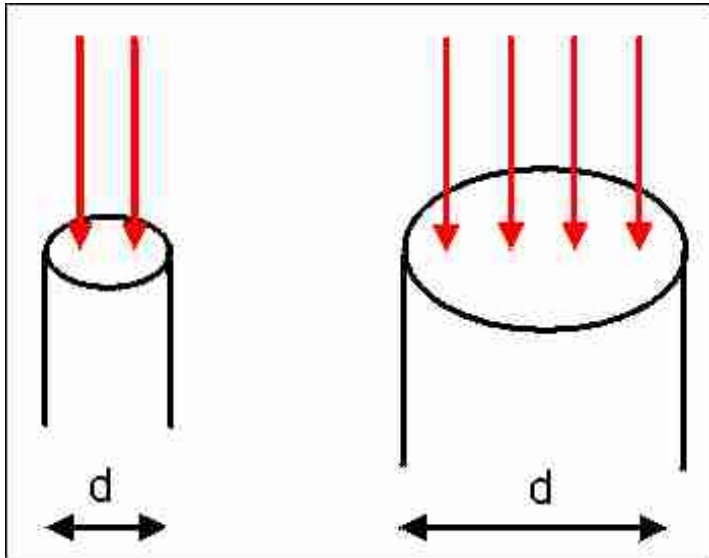
Die Photorezeptoren in Komplex- wie Linsenaugen sind vor allem bei nachtaktiven Tieren für das Einsammeln möglich vieler Photonen optimiert.

1. Durchmesser der Photorezeptoren d: Während **d** bei tagaktiven Tieren ca 1-2 μm beträgt, können nachtaktive Tiere 8 μm (Mehlmotte) bis 20 μm (Kescherspinne) erreichen. Manche Insekten können den Durchmesser der Rhabdome ihrer Komplexaugen verändern: bei schwachem Licht werden die Rhabdome weit gestellt, absorbierte Lichtstrom steigt.

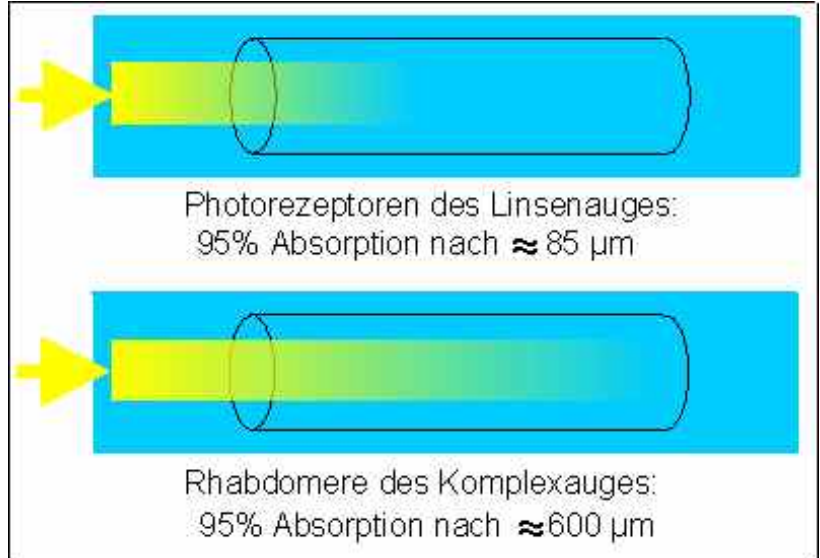
2. Absorptionseffizienz k: Die Außensegmente der Photorezeptoren von Wirbeltieren zeigen hohe Absorptionseffizienz. Bei Menschen wird ein **k**-Wert von 0.035 μm^{-1} gemessen. Das bedeutet, daß 95% des in einen Photorezeptor einfallendes Licht nach nur 85 μm absorbiert ist. Bei Komplexaugen findet man **k**-Werte um 0.0067 μm^{-1} ; für eine 95%ige Absorption ist eine Rhabdomlänge von 600 μm erforderlich. Dieser Unterschied in der Absorptionseffizienz entsteht vor allem durch Unterschiede in der Packungsdichte der lichtempfindlichen Membranen: Die Disks der Außensegmente sind wesentlich dichter gepackt als die Mikrovilli in den Rhabdomen.

3. Länge des Photorezeptors l: Während die Außensegmente der Photorezeptoren eine Länge von ca 30 μm haben, erreichen die Rhabdome in Komplexaugen 200 (Bienen) bis 500 μm (Libellen). Dadurch wird die geringere Absorptionseffizienz der Rhabdomere ausgeglichen.

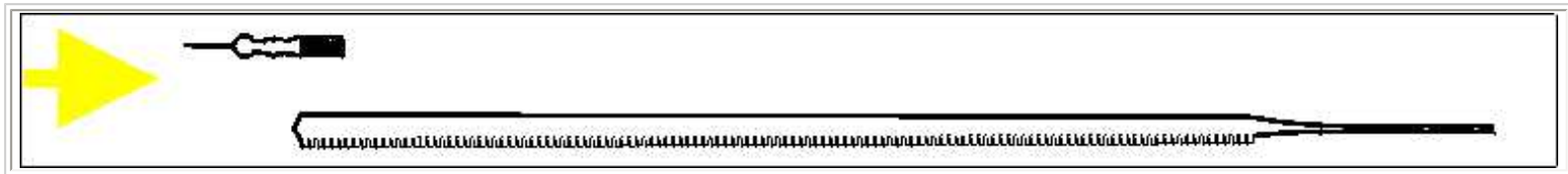
[HIGHRES \(16 kbyte\)](#)



[HIGHRES \(30 kbyte\)](#)



Je größer der Durchmesser eines Photorezeptors, desto mehr Photonen werden eingefangen (**oben links**). Die Absorptionseffizienz von Wirbeltierphotorezeptoren ist größer als bei den Rhabdomeren der Komplexaugen (**oben rechts**). Dafür sind Rhabdomere länger (**unten**).



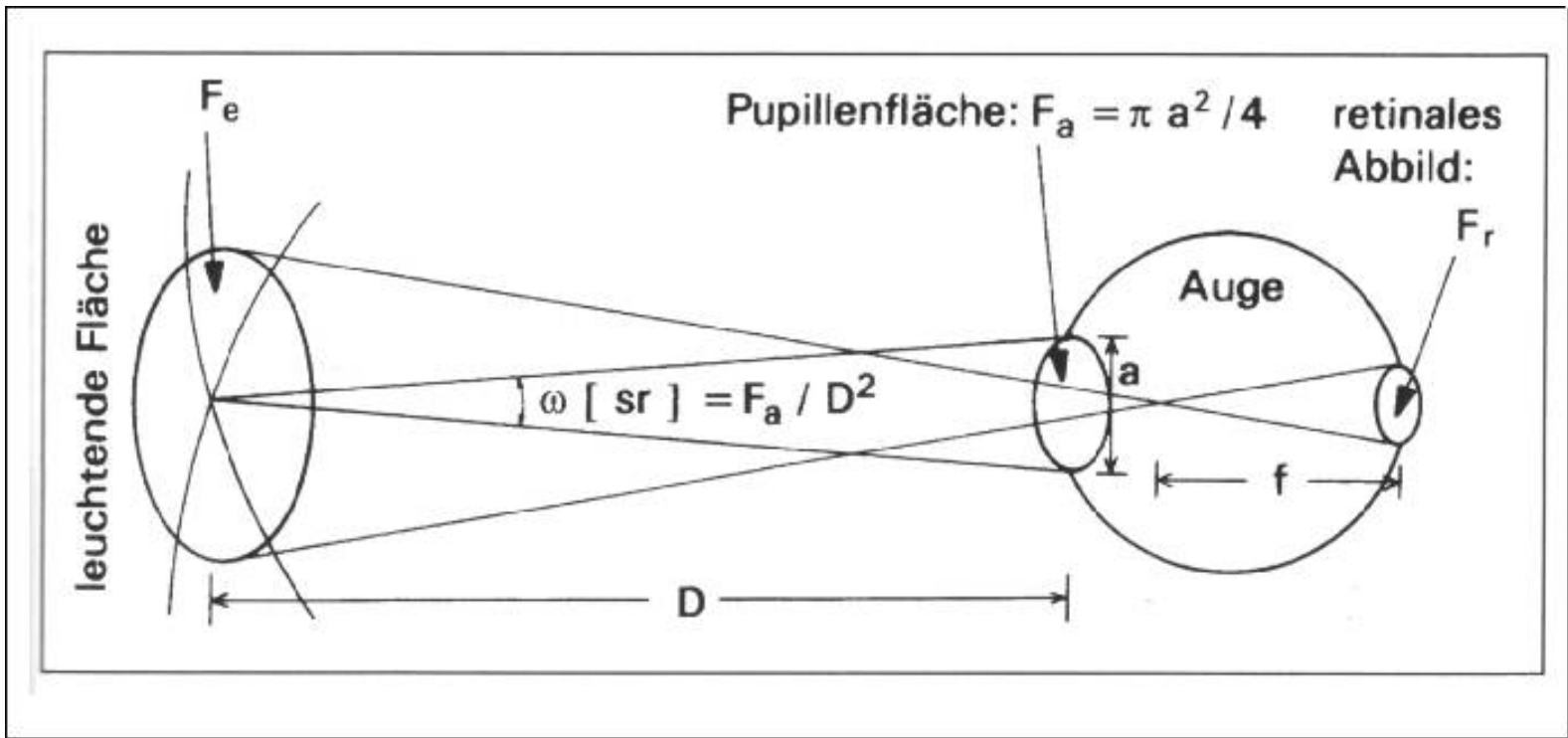
Eine Beschreibung der biochemischen Signalverstärkung in Photorezeptoren finden Sie im Skript "Signalverarbeitung in Photorezeptoren" auf meiner Homepage.

Zurück zur Titelseite [Komplexaugen und Linsenaugen](#)

Leistungsvergleich: Komplexauge und Linsenauge

START

Lichtempfindlichkeit: Die relative Apertur



Abschätzung der Retinalen Beleuchtungsstärke

Aus: Penzlin, H. (1996) Lehrbuch der Tierphysiologie

Ein leuchtender Gegenstand mit der Fläche F_e erzeugt auf der Retina ein Bild der Fläche F_r . Der Gegenstand leuchtet mit einer Leuchtdichte L .

Die Pupille des Auges befindet sich im Abstand D vom Gegenstand. Ihr Durchmesser ist a und ihre Fläche:

$$F_a = \pi a^2 / 4 \quad (\text{m}^2)$$

Jeder Punkt auf dem Gegenstand beleuchtet die Pupille mit dem Raumwinkel:

$$\omega = F_a / D^2 = \pi a^2 / 4 D^2 \quad (\text{steradian})$$

Durch die Pupille fließt ein Lichtstrom von:

$$\phi_a = L F_e \pi a^2 / 4 D^2 \quad (\text{lumen})$$

Daraus ergibt sich die retinale Beleuchtungsstärke:

$$E_r = \phi_a / F_r \quad (\text{lux})$$

Weil $F_e / D^2 = F_r / f^2$ (f = Brennweite des Auges), gilt:

$$E_r = \phi_a D^2 / F_e f^2 \quad (\text{lux})$$

und:

$$E_r = L \pi a^2 / 4 f^2 \quad (\text{lux})$$

Die retinale Beleuchtungsstärke ist also abhängig vom Verhältnis des Linsendurchmessers zur Brennweite des Auges (**a/f**), der relativen Apertur des Auges.

Trotz kleiner Linsendurchmesser (25 µm bei der Biene) erreichen die Ommatidien der Komplexaugen eine hohe retinale Beleuchtungsstärke durch Linsen mit kleiner Brennweite (60 µm bei der Biene).

Bei Entfernung des Gegenstands vom Auge ändert sich die retinale Beleuchtungsstärke *nicht*. Gegenstände gleicher Lichtstärke erscheinen gleich hell, auch wenn sie unterschiedlichen Abstand (**D**) vom Betrachter haben.

Zurück zur Seite [Lichtempfindlichkeit](#)

Zurück zur Titelseite [Komplexaugen und Linsenaugen](#)

Leistungsvergleich: Komplexauge und Linsenauge

START

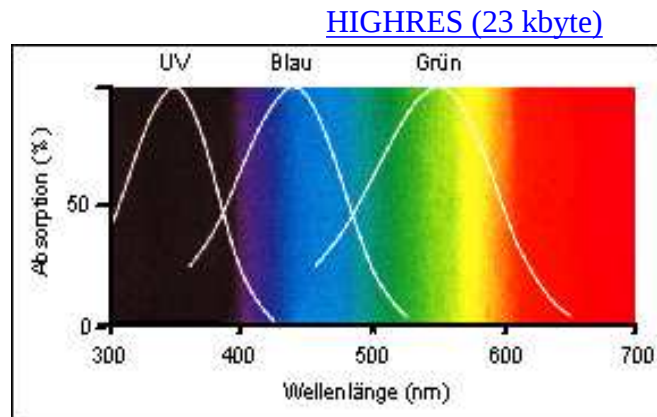
Farbsehen: Die Farbwahrnehmung der Biene

Farbsehen: Allgemeines

In welchen Farben sieht die Biene ihre Umwelt?

Anhand der Absorptionsspektren der drei Photorezeptortypen in den Ommatidien kann man ein Experiment durchführen, das uns ahnen läßt, wie Bienen die Farbe einer Blüte sehen:

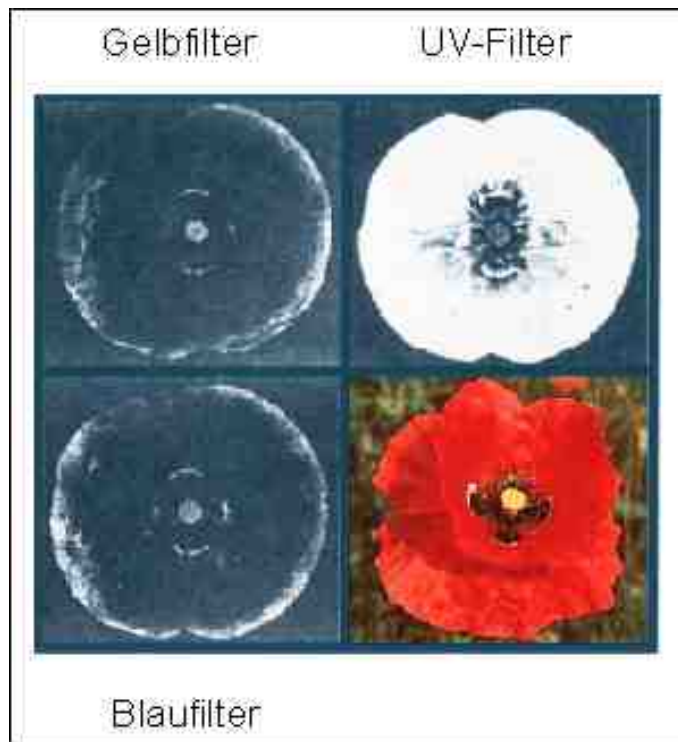
Der Versuch: Man photographiert eine Blüte zunächst durch ein Filter, dessen **Durchlässigkeit** dem Absorptionsspektrum der UV-Rezeptoren von Bienen entspricht. Die Kamera "sieht" die Blüte dabei genau so, wie es die UV-Rezeptoren der Biene tun. Den gleichen Versuch wiederholt man dann nacheinander mit einem Blaufilter und einem Grün/Gelbfilter.



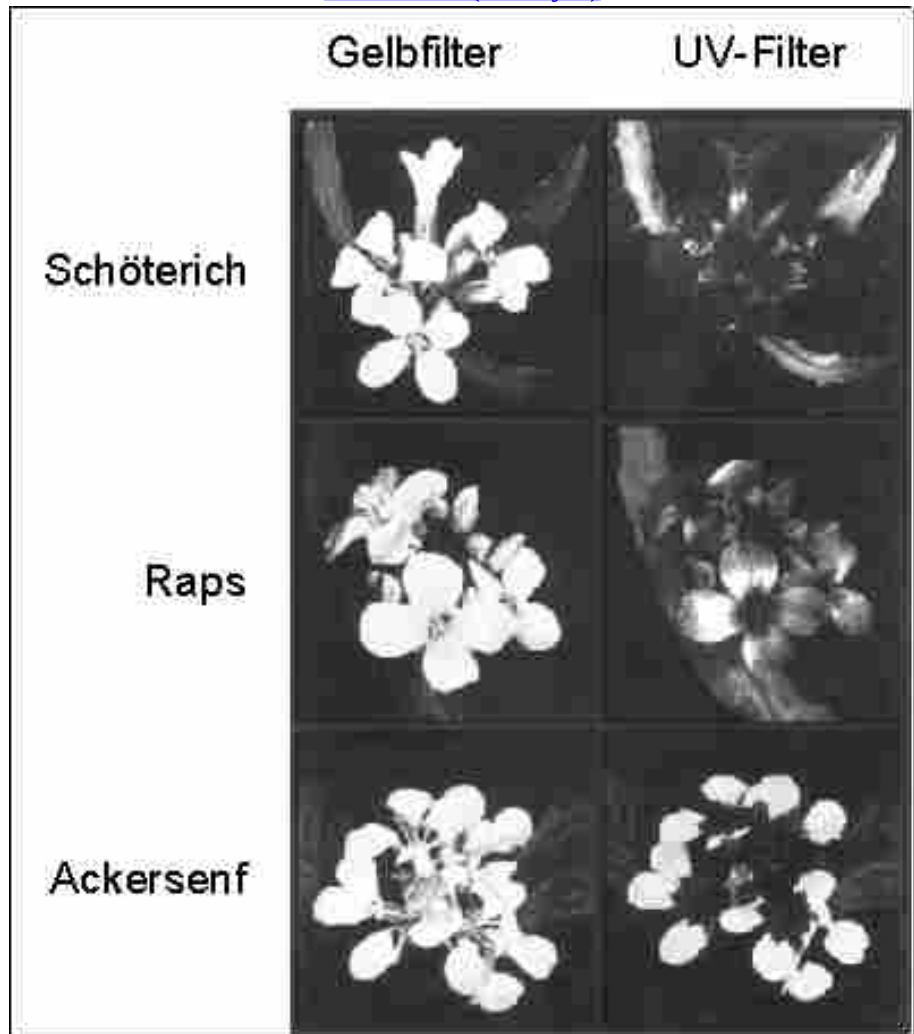
[HIGHRES \(33 kbyte\)](#)

Das Ergebnis:

Durch die Blau- und Grün/Gelbfilter erscheint die Blüte des Klatschmohns dunkel - Blaurezeptoren und Grün/Gelbrezeptoren der Biene werden also nur wenig stimuliert. Durch das UV-Filter allerdings erscheint die Blüte sehr hell. Das bedeutet, daß die Mohnblüte sehr effizient UV-Licht reflektiert, und das dieses UV-Licht von der Biene wahrgenommen wird. Die uns vertraute Rotfärbung der Mohnblüte (rechts unten) ist für die Biene nicht sichtbar.



[HIGHRES \(63 kbyte\)](#)



Ein weiteres Beispiel für die Unterschiedliche Farbwarnehmung bei Mensch und Biene. Die drei Kreuzblütler Schweizer Schöterich, Raps und Ackersenf haben eine für uns kaum unterscheidbare, gelbe Blütenfarbe. Durch ein Gelbfilter photographiert (linke Spalte) erscheinen sie deshalb sehr hell. Die UV-Reflektion unterscheidet sich aber sehr stark zwischen den drei Blüten, wie man an Photos durch ein UV-Filter sehen kann (rechte Spalte). Die Biene, die sowohl gelbes als auch UV-Licht sieht, nimmt die Blütenfarbe des Ackersenfs also nicht als gelb wahr, sondern sie sieht eine Mischfarbe aus gelb und UV - den sogenannten Bienenpurpur.

Aus: Dietrich Burkhardt (1988) Die Welt mit anderen Augen
in: Aus Forschung und Medizin 2/88:49-62

Zurück zur Seite [Farbensehen](#)

Zurück zur Titelseite [Komplexaugen und Linsenaugen](#)

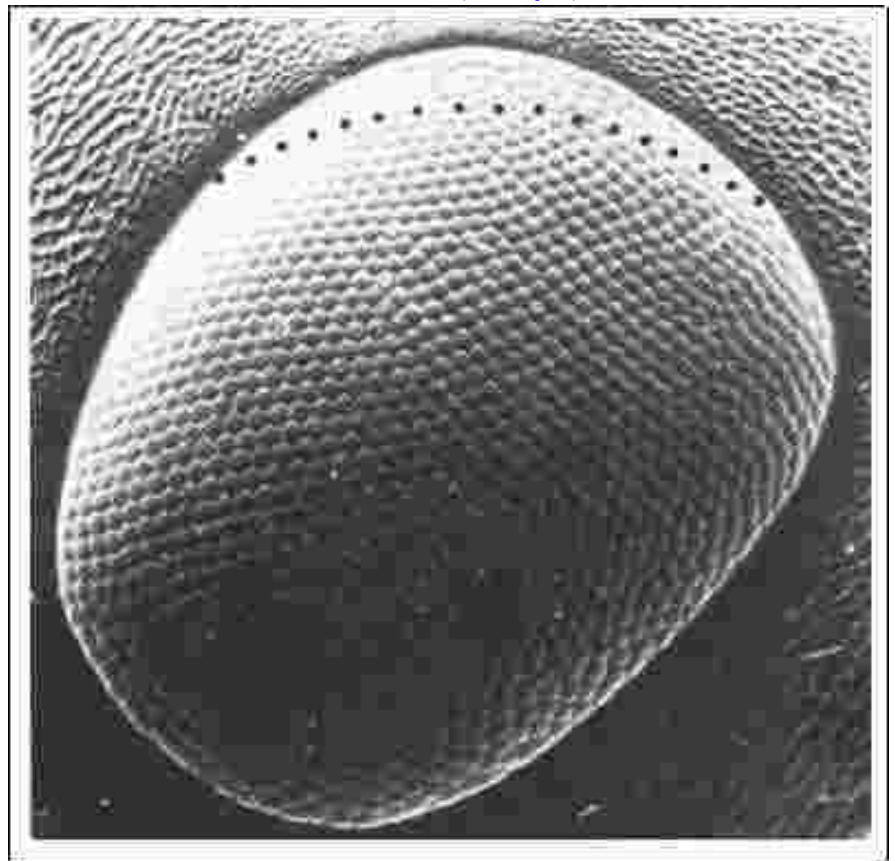
Leistungsvergleich: Komplexauge und Linsenauge

START

Polarisationssehen: Neuronale Grundlagen

Polarisationssehen im Linsenauge

Polarisationssehen: Allgemeines

[HIGHRES \(47 kbyte\)](#)


Elektronenmikroskopische Aufnahme eines Komplexauges der Wüstenameise *Cataglyphis bicolor*. Nur der obere Teil des Auges (oberhalb der gepunkteten Linie) enthält die Ommatidien, deren Photorezeptoren für die Wahrnehmung der Polarisation des Tageslichts spezialisiert sind. Wird diese sogenannte POL-Region abgedeckt, kann das Tier sich nicht mehr am Polarisationsmuster des Himmels orientieren. Die Ommatidien der POL-Region sind bei normaler Körperhaltung in einem Winkel von ca 45° zum Himmel gerichtet.

Aus: Rüdiger Wehner (1989) Neurobiology of polarization vision.
Trends in Neuroscience, 12:353-359.

[HIGHRES \(51 kbyte\)](#)

Die Ommatidien der POL-Region zeigen einige spezielle Struktureigenschaften, die für das Polarisationssehen wichtig sind. Nur UV-Licht wird für die Messung der Polarisation verwendet.

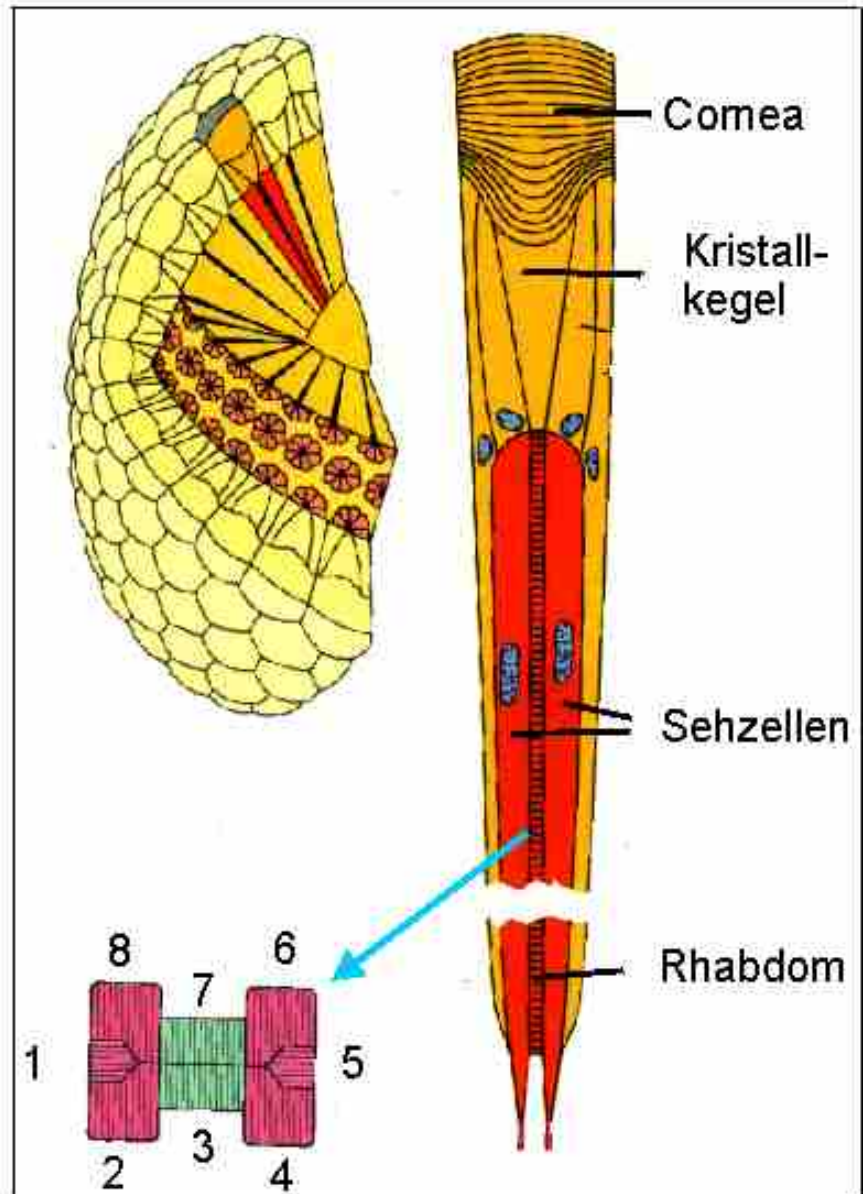
1. Jedes Ommatidium enthält neben 2 Grünrezeptoren 6 UV-Rezeptoren. Die Ommatidien außerhalb der POL-Region haben 2 UV-Rezeptoren und 6 Grünrezeptoren.

2. Über die ganze Länge des Rhabdoms sind die Mikrovilli der Rezeptoren 2,4,6 und 8 exakt parallel zueinander angeordnet (Querschnitt unten links). Rhabdome außerhalb der POL-Region zeigen ein Drehen um ihre Längsachse, so daß die Mikrovilli in verschiedenen Ebenen nicht parallel verlaufen.

3. Zwei UV-Rezeptoren (Nr. 1 und 5) haben Mikrovilli, die genau rechtwinklig zu den Mikrovilli der anderen 4 UV-Rezeptoren angeordnet sind. Im Gehirn der Ameise sind die beiden Gruppen von Rezeptoren antagonistisch auf ein Folgeuron verschaltet. Infolge dieser Verschaltung wird die Detektionsempfindlichkeit verstärkt und wird unabhängig von Schwankungen der Lichtintensität.

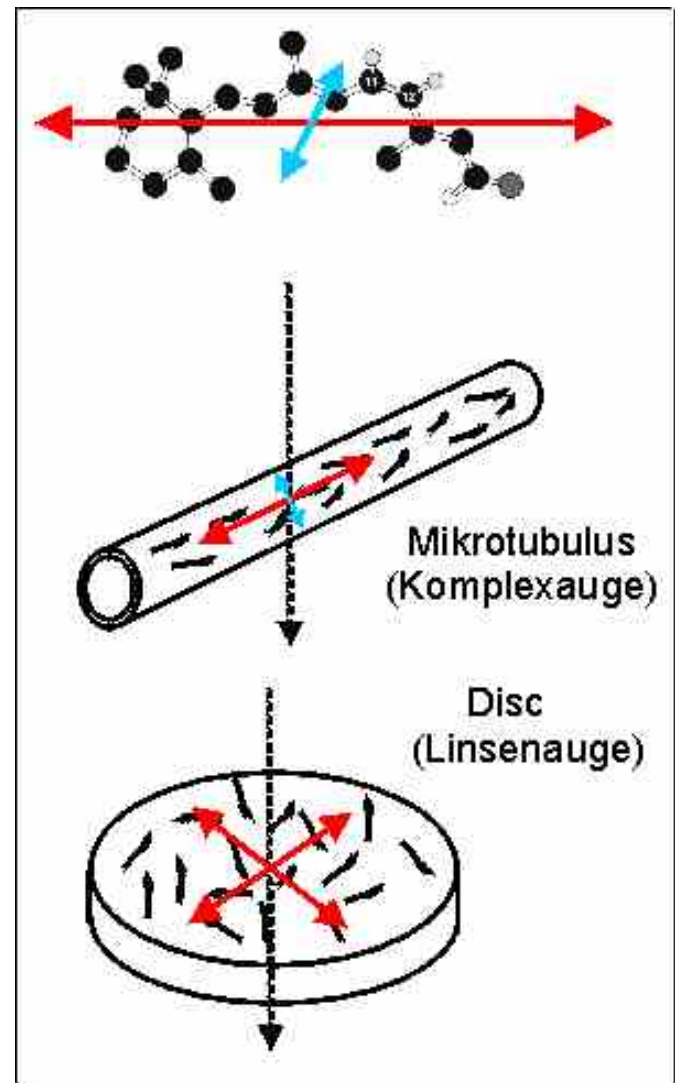
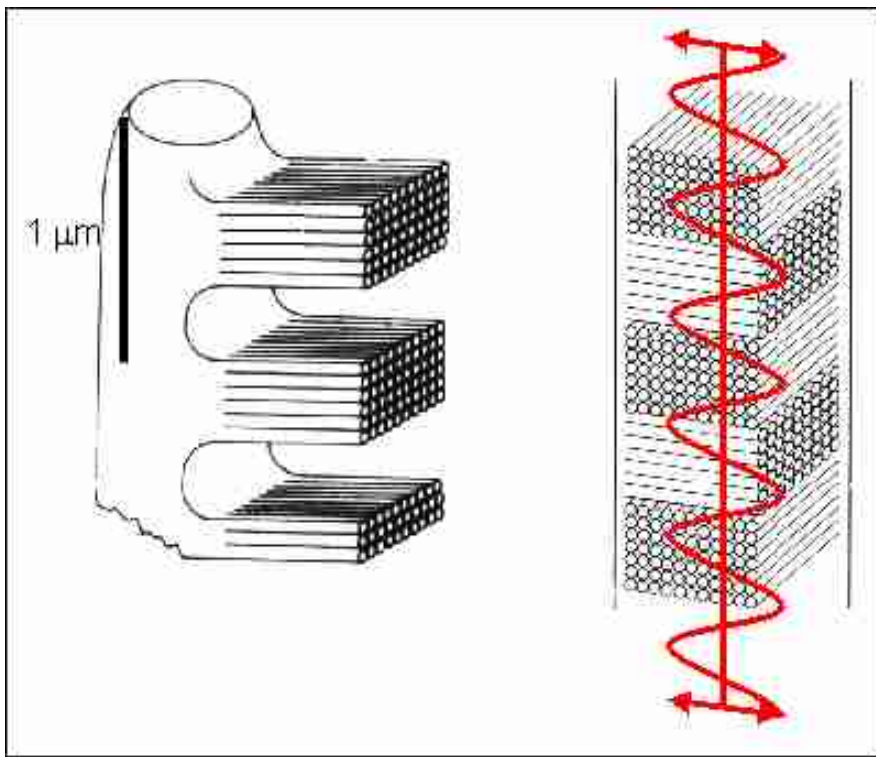
Aus: Rüdiger Wehner: Der Himmelskompaß der Wüstenameisen.

Spektrum der Wissenschaft, November 1998, 56-67.



[HIGHRES \(33 kbyte\)](#)

[HIGHRES \(40 kbyte\)](#)



Wie kann eine Sinneszelle die Polarisation des Lichtes messen?

Die molekulare Grundlage ist die Eigenschaft des Retinals, das als Chromophor im Rhodopsin eingebunden ist, polarisiertes Licht besser zu absorbieren, wenn die Schwingungsrichtung parallel zur Längsachse des Retinals liegt (**rechts oben**). Die stärkere Absorption von parallel polarisiertem Licht ist durch die Länge des **roten Pfeils**, die schwächere von senkrecht polarisiertem Licht durch den **blauen Pfeil** symbolisiert.

Im Rhabdom der Komplexaugen ist die rhodopsinhaltige, lichtempfindliche Membran in viele Mikrovilli organisiert, winzige Röhrrchen von nur 30-70 nm Durchmesser (**links**). In der Membran dieser Mikrovilli sind die Rhodopsinmoleküle dicht gepackt und ihre Drehbewegung ist behindert. Offensichtlich kann dadurch eine bevorzugte Ausrichtung der Rhodopsin- (und damit der Retinal-) moleküle aufrechterhalten werden, und zwar so, daß die Längsachse des Retinals parallel zur Längsachse der Mikrovilli liegt. Wegen dieser Ausrichtung des Retinals reagieren die Mikrovilli am stärksten auf Licht, das entlang ihrer Längsachse polarisiert ist (**rechts Mitte**); sie zeigen einen ausgeprägten Dichroismus.

Bei den Photorezeptoren der Linsaugen-Retina ist das anders! In der Membran der Disks hat das Rhodopsin eine hohe Diffusionsbeweglichkeit und auch eine schnelle Drehbeweglichkeit um die Längsachse des Außensegments, die Achse des einfallendes Lichtes. Demzufolge gibt es keine Vorzugsrichtung des Retinals in der Ebene der Diskoberfläche (**rechts unten**). Licht aller Schwingungsebenen wird gleich gut absorbiert - das Linsenaugen ist polarisationsblind.

Leistungsvergleich: Komplexauge und Linsenauge

Polarisationssehen im Linsenauge

Polarisationssehen im Komplexauge

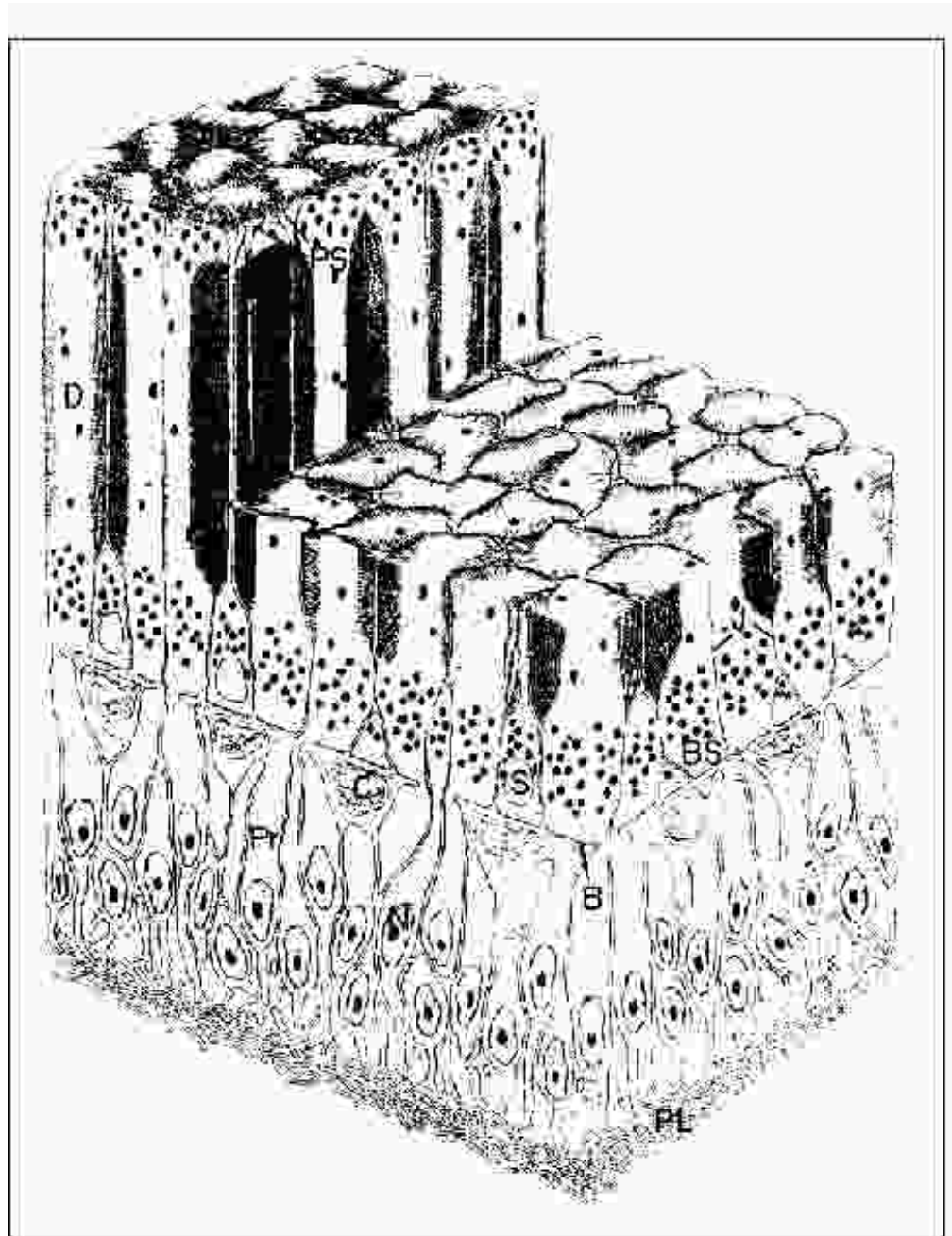
Polarisationssehen: Allgemeines

[HIGHRES \(95 kbyte\)](#)

Polarisationssehen ist vor allem an Komplexaugen nachgewiesen worden. Es gibt jedoch auch Tiere mit Linsenaugen, die die Polarisation des Lichtes zur Orientierung nutzen können. Der Cephalopode Octopus besitzt in seinen Linsenauge eine Netzhaut mit Rhabdomeren (**rechts**). Die lichtempfindliche Membran der Außensegmente ist nicht in Disks organisiert, sondern sie liegt in mikrovillären Ausstülpungen der Plasmamembran vor, die zusammen ein Rhabdom (**R**) bilden. (Details weiter unten)

B: Basalmembrane; **C:** Blutkapillaren; **D:** distale Segmente der Photorezeptoren; **J:** Membranverbindungen (gap junctions); **Pr:** proximale Segmente; **PS:** Pigmentepithelzellen.

Aus: Yamamoto, T. et al., (1965) Fine structure of the Octopus retina
Journal of Cell Biology, 25:345-359.

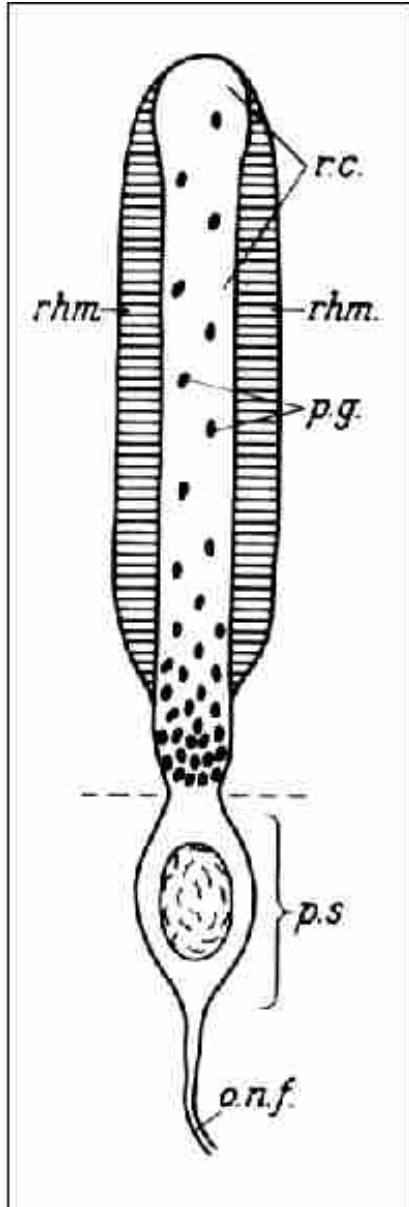


Unten links: Schematische Darstellung eines Photorezeptors der Octopus-Netzhaut. An der rechten und linken Seite des Außensegmentes der Retinula-Zelle **r.c.** sind die beiden Rhabdomere des Photorezeptors **rh.m** dargestellt. Das Außensegment enthält Pigmentgranula **p.g.**.

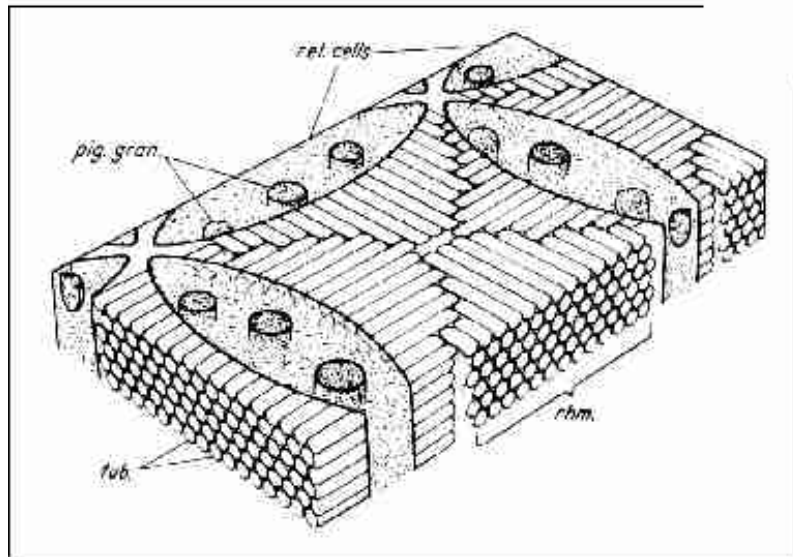
p.s: Innensegment; **o.n.f.:** optische Nervenfasern

Aus: Moody, M.F., Parriss, J.R. (1961) The discrimination of polarized light by Octopus: a behavioural and morphological study. Zeitschrift für Vergleichende Physiologie 44:268-291.

[HIGHRES \(37 kbyte\)](#)

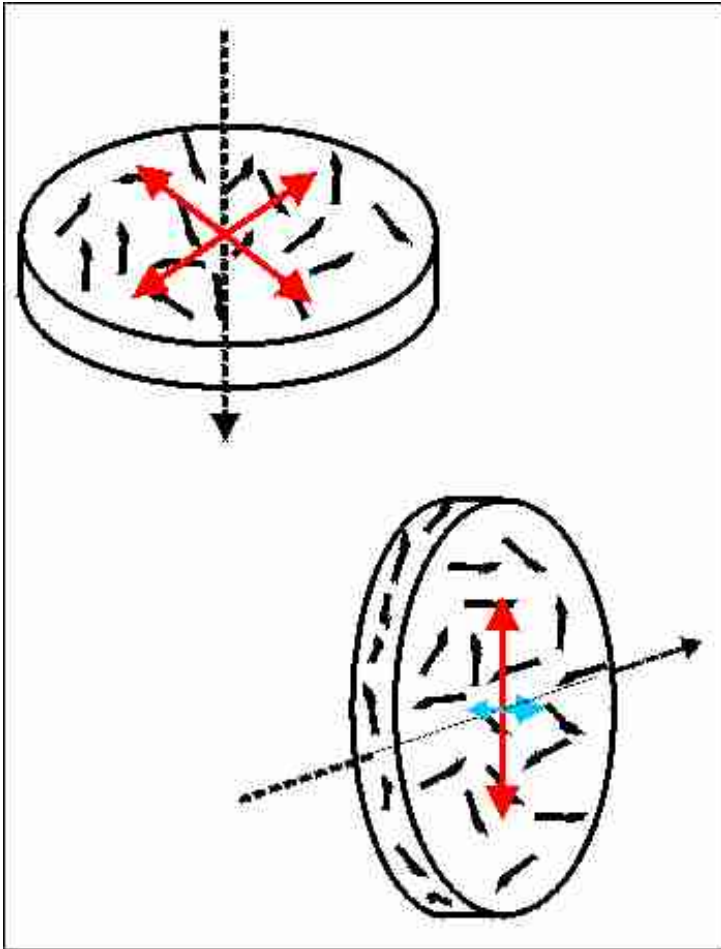
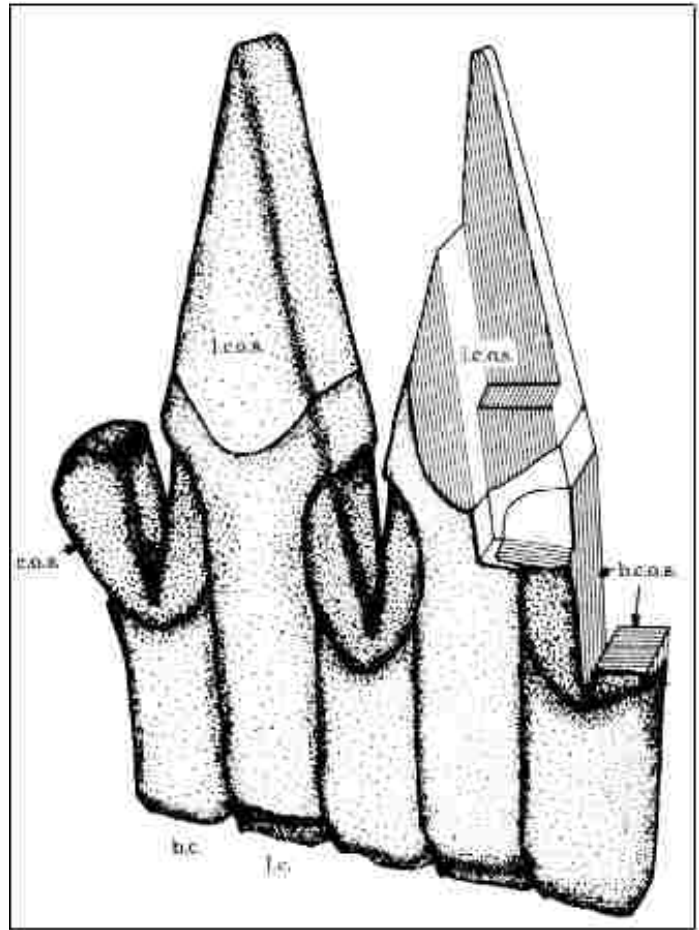


[HIGHRES \(45 kbyte\)](#)



Oben: Je vier Rhabdomere bilden zusammen die Rhabdome der Octopus-Netzhaut. Alle Mikrovilli sind rechtwinklig zur Achse des einfallenden Lichts orientiert. Die zwei Rhabdomer-Paare des Rhabdoms sind rechtwinklig zueinander ausgerichtet. Dies ermöglicht eine optimale Diskriminierung der Schwingungsrichtungen des polarisierten Lichts.

Aus: Moody, M.F., Parriss, J.R. (1961) The discrimination of polarized light by Octopus: a behavioural and morphological study. Zeitschrift für Vergleichende Physiologie 44:268-291.

[HIGHRES \(66 kbyte\)](#)[HIGHRES \(80 kbyte\)](#)

Auch die Disks der Außensegmente von Photorezeptoren in der Wirbeltiernetzhaute sind im Prinzip dazu geeignet, polarisiertes Licht zu analysieren. Allerdings zeigen sie dichroisches Absorptionsverhalten (die Absorption ändert sich mit der Schwingungsrichtung von polarisiertem Licht) nur, wenn das polarisierte Licht **von der Seite** einfällt. Das liegt daran, daß die Retinalmoleküle nahezu parallel zur Membranoberfläche der Disks ausgerichtet sind (**links unten**). Licht, das parallel zur Membranoberfläche schwingt, wird deshalb stärker absorbiert (**roter Pfeil**) als Licht, das senkrecht dazu polarisiert ist (**blauer Pfeil**).

Fische der Gattung *Anchoa* (Sardellen) besitzen Zapfen-Photorezeptoren, deren Disks parallel zum einfallenden Licht ausgerichtet sind (**rechts**). Zudem gibt es zwei Arten von Zapfen (l.c. = long cones und b.c. = bifid cones) deren Disks rechtwinklig zueinander ausgerichtet sind. Dieser besondere Aufbau der Außensegmente ist als Analysator für polarisiertes Licht ähnlich gut geeignet wie die Rhabdome der Komplexaugen.

Aus: Fineran, B.A., Nicol, J.A.C. (1978) Studies on the photoreceptors of *Anchoa mitchilli* and *A. hepsetus* (Engraulidae) with particular reference to the cones.

Philosophical transactions of the Royal Society, London 283:25-60.

Zurück zur Titelseite [Komplexaugen und Linsenaugen](#)