



Ein menschliches Auge unterscheidet sich vom Auge der Fische nur in Feinheiten. Seine Grundkonstruktion und Funktionsweise sind uralt.

EVOLUTION

Das Auge – Organ mit Vergangenheit

Die Geschichte des Wirbeltierauges beginnt bei den Vorfahren der Fische. Seine wesentlichen Strukturen entstanden bereits vor einer halben Milliarde Jahren. Auch manche Mängel erklären sich aus dieser Evolution.

Von Trevor D. Lamb

Die Augen gehören zu unseren kompliziertesten Organen. Ähnlich einer Kamera fangen sie Licht ein und fokussieren es auf ihren Hintergrund. Dort gewinnt eine hoch spezialisierte Netzhaut daraus elektrische Signale. Mit Dutzenden verschiedener Nervenzelltypen verarbeitet dieses Häutchen die Information gleich an Ort und Stelle weiter und schickt das Ergebnis dann mit dem Sehnerv ins Gehirn, das daraus Bilder erzeugt.

Lange war schwer vorstellbar, wie eine derart ausgeklügelte Konstruktion überhaupt durch normale Evolution entstehen konnte. Bereits Charles Darwin machte sich hierüber in seinem Hauptwerk »Über den Ursprung der Arten«, das 1859 erschien, ausführlich Gedanken. Die Antwort kannte er noch nicht. Kreationisten und Anhänger eines Intelligent Design halten das Auge sogar für ein Paradebeispiel des Schöpfungsakts. Darwin war allerdings davon überzeugt, dass es nach und nach aus irgendwelchen Vorstufen durch Selektionskräfte entstanden sein muss. Nur – welche Zwischenschritte mag es gegeben haben, über die sich allmählich die einzelnen Komponenten dieses Sehorgans herausbildeten und zusammenfanden, bis es schließlich seine heutigen Aufgaben erfüllte? Und vor allem mussten diese Zwischenstadien für ihre Besitzer schon nützlich gewesen sein.

Direkte Belege von der Evolution des Wirbeltierauges in Form von Fossilien lassen sich nach wie vor schwer beschaffen. Anders als Knochen versteinerten weiche Gewebe höchst selten – und falls doch, sind die Feinheiten meist so ungenügend erhalten, dass keine genauen Rückschlüsse auf die evolutionäre Herkunft möglich sind. Studien der Embryonalentwicklung, Artenvergleiche sowie morphologische und genetische Untersuchungen liefern neue Erkenntnisse. Diese Analysen erlauben jetzt tatsächlich einen Blick darauf, wie und wann sich die wichtigsten Strukturen unseres Auges in der Vorzeit wohl herausbildeten.

Demnach lief die Evolution des Wirbeltierauges in weniger als 100 Millionen Jahren ab. Die Ausgangsstruktur dürfte vor

rund 600 Millionen Jahren ein simpler Lichtsensor gewesen sein, mit dessen Hilfe sich frühe Tiere an Tag und Nacht und auch an den Jahreszeiten orientieren konnten. Vor etwa 500 Millionen Jahren sahen die frühen Wirbeltiere – äußerlich fischähnliche Wesen – die Welt schon mit richtigen Augen, deren optische und neuronale Feinheiten im Wesentlichen denen unserer eigenen Augen glichen. Aber die Evolution hinterließ, wie so oft, gewissermaßen Narben. Denn als Konstruktion ist dieses Auge keineswegs perfekt. Wie immer hat die Natur auch hier vorhandenes Material benutzt und für den neuen Zweck zurechtgeschustert.

Der Beginn des Lebens auf der Erde – und damit auch die Reihe unserer Vorfahren – reicht fast vier Milliarden Jahre zurück. Primitive mehrzellige Tiere teilten sich vor ungefähr einer Milliarde Jahren in zwei Gruppen auf: zum einen in die so genannten Hohltiere oder radialsymmetrischen Tiere (Radiata), zu denen etwa die Quallen gehören; zum anderen in die bilateralsymmetrischen Tiere (Bilateria), wozu das Gros der heutigen Tiere zählt, von den verschiedenen Würmern bis zu den Weich-, Glieder- und Wirbeltieren. Die Hohltiere

AUF EINEN BLICK

DIE EVOLUTION DES WIRBELTIERAUGES

1 An Fossilien lässt sich die Entstehung unseres Auges kaum ablesen. Aber **anatomische, physiologische, genetische und Entwicklungsvergleiche** verschiedener Organismen geben Aufschluss über die Anfänge und frühen Stadien dieser Evolution.

2 Das Wirbeltierauge – ein Kameraauge mit einer Linse – war im Prinzip schon **vor 500 Millionen Jahren** bei den frühen Wirbeltieren des Kambriums fertig entwickelt. Sein Ursprung muss folglich noch weiter zurückliegen.

3 Es begann mit einem **reinen Lichtdetektor**, der eine Orientierung nach der Tages- und Jahreszeit verschaffte. Eine komplexe **Netzhaut und ein optischer Apparat**, die Bildersehen erlaubten, kamen erst später hinzu. Diese Entwicklungen erklären etliche Unzulänglichkeiten unseres Sehorgans.

weisen eine Ober- und Unterseite auf, die Bilateria zusätzlich eine Bauch- und Rückseite – und damit eine Rechts-links-Symmetrie mitsamt Kopf und Hinterende.

Vor rund 600 Millionen Jahren spalteten sich die Bilateria wiederum in zwei wichtige Gruppen auf. Der einen entsprang die Mehrheit der heutigen Wirbellosen, die zweite brachte unter anderem die Wirbeltiere hervor. Schon bald nach dieser Trennung hinterließ vor 490 bis 540 Millionen Jahren die so genannte kambrische Explosion im Fossilbericht deutliche Spuren: Denn damals, teils wohl auch schon vorher, entstanden erstaunlich viele neuartige Grundbaupläne (Hauptmuster) des Körperbaus und mit ihnen die meisten der heutigen Tierstämme. Der Evolutionsschub brachte auch die Voraussetzungen für das Wirbeltierauge.

An Fossilien aus jener Zeit ist zu erkennen, dass während der kambrischen Explosion im Tierreich zwei völlig unterschiedliche Typen von Augen auftraten. Einerseits entwickelte sich schon damals ein so genanntes Fassetten- oder Komplexauge, manchmal auch Netzauge genannt. Diesen Typ weisen insbesondere die Insekten und Krebse auf. Solch ein Sehorgan besteht aus vielen schlanken Einzelaugen mit jeweils eigener Linse und einer Hand voll Sehzellen. Es eignet sich gerade für kleine Tiere. Sie erfassen damit ein weites Blickfeld bei sehr guter zeitlicher, allerdings mäßiger räumlicher Auflösung. Sicherlich leistete das Komplexauge den frühen Gliederfüßern des Kambriums gute Dienste, etwa den ausgestorbenen Trilobiten, und brachte ihnen gegenüber blinden Zeitgenossen Vorteile.

Zwei Typen komplizierter Augen

Für größere Tiere erscheinen Fassettenaugen allerdings eher unpraktisch, denn für eine hinlängliche räumliche Auflösung müssen sie riesig groß sein. Zunehmende Körpergröße bevorteilte offensichtlich die Evolution des zweiten Augentyps: die des Linsenauges, auch Kameraauge genannt. Dieses besitzt nur eine einzige Linse, genauer einen für alle Sehzellen gemeinsam zuständigen Lichtbrechungsapparat. Die Sehzellen oder Fotorezeptoren liegen im Augenhintergrund in einer Netzhaut (Retina), die den Augapfel auskleidet. Und sie gehören im Fall der Wirbeltiere zu einem anderen Typ als etwa die von Insekten.

Nur oberflächlich betrachtet ähneln Tintenfischaugen den unseren. Denn bei genauerem Hinsehen unterscheiden sich beide in manchen wesentlichen Aspekten völlig, etwa im Feinbau der Netzhaut. Auch entsprechen die Fotorezeptoren der Tintenfische dem Insektentypus.

Es erscheint merkwürdig, dass die Wirbeltiere mit einer anderen Klasse von Fotorezeptoren sehen. Von diesem Typ finden sich bei den mit Kiefer ausgestatteten Wirbeltieren – den Kiefermäulern; dazu zählen neben den meisten heutigen Fischen auch alle höheren Wirbeltiere – zwei verschiedene Ausführungen: Dem Sehen am Tag dienen so genannte Zapfen, der Nachtsicht die viel lichtempfindlicheren Stäbchen. Weil wir die Evolution der unterschiedlichen Klassen und Varianten von Lichtsinneszellen verstehen wollten, be-

schlossen Edward N. Pugh jr., damals noch an der University of Pennsylvania in Philadelphia, Shaun P. Collin, der an der University of Queensland (Australien) arbeitete, und ich vor einigen Jahren, deren Herkunft und Werdegang gemeinsam zu erforschen. Dabei gewannen wir nicht nur in dieser Frage mehr Klarheit. Mindestens ebenso faszinierend ist das Szenario, das wir nun vom Ursprung und von der Evolution des Wirbeltierauges zeichnen können.

Wie so manche Forscher vor uns staunten auch wir bei unseren Studien darüber, wie stark sich die Augen völlig verschiedener kieferbewehrter Wirbeltiere gleichen – egal, ob es Fische oder Säugetiere sind. Viele der grundlegenden Merkmale stimmen bei ihnen allen letztlich überein. In so einem Fall dürften die betreffenden Strukturen von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen. Da die ersten Kiefermäuler vor etwa 420 Millionen Jahren lebten, muss also unser Augentyp schon damals existiert haben. Diese Tiere waren Meeresbewohner und ähnelten wahrscheinlich modernen Knorpelfischen. Vielleicht sahen sie ungefähr so aus wie Haie.

Aus solchen Überlegungen folgte für unsere eigenen Studien: Das Kameraauge und seine Fotorezeptoren hatten wohl noch tiefere Wurzeln. Also wandten wir uns den ursprünglicher gebauten kieferlosen Wirbeltieren zu, von denen ein paar wenige noch heute vorkommen. Diese urtümlichen Fische und wir haben einen gemeinsamen Vorfahren, der vor rund 500 Millionen Jahren lebte.

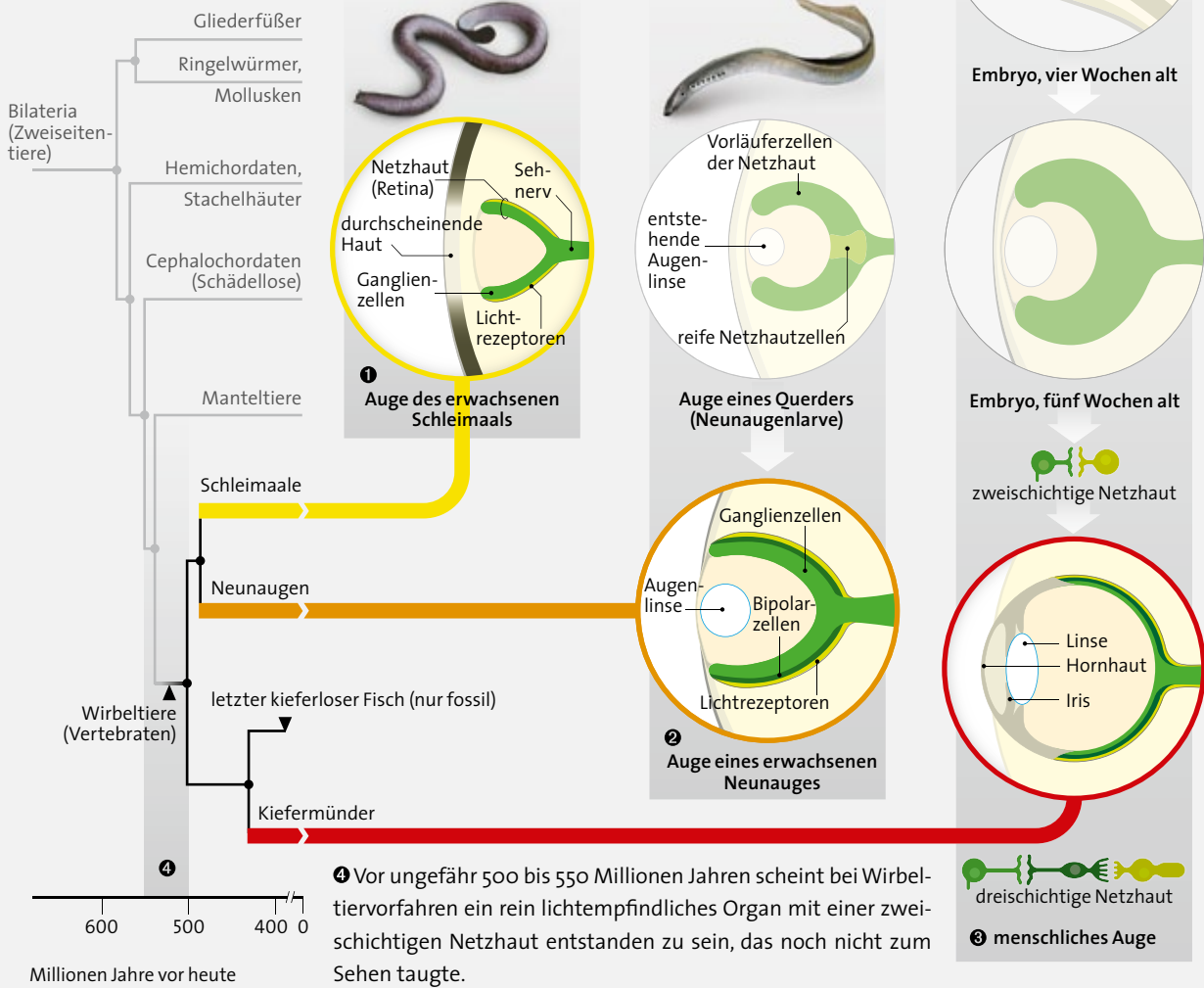
Für die erforderlichen detaillierten anatomischen Untersuchungen wählten wir Neunaugen. Die aalförmigen Geschöpfe mit einem kieferlosen Saugmund haben nur zwei Augen – ihrem Namen zum Trotz, welchen sie den beidseits hinter dem Auge aufgereihten je sieben Kiemenlöchern plus dem Nasenloch verdanken. Doch wir mussten erkennen: Auch Neunaugen besitzen schon ein komplettes, richtiges Kameraauge mitsamt Linse, Iris und sogar Muskeln, die in dem Fall von außen ansetzen und die Hornhautkrümmung verändern. Sogar die Netzhaut von Neunaugen weist Gemeinsamkeiten mit der unseren auf. Sie ist ebenfalls dreischichtig, da zwischen die Sinneszellen und die Neurone für den Sehnerv weitere Nervenzellen geschaltet sind, die eine Vorverarbeitung leisten. Und die Sehzellen ähneln stark unseren Zapfen. Allerdings haben Neunaugen anscheinend noch nicht die lichtempfindlicheren Stäbchen. Die Gene der uralten Fische belegen ebenfalls die Verwandtschaft: Ob es die Augenentwicklung beim einzelnen Tier betrifft, die Lichtperzeption oder die neuronale Verarbeitung – hinter vielen dieser Vorgänge und Strukturen stehen die gleichen Erbanlagen wie bei Kiefer tragenden Wirbeltieren.

Dermaßen zahlreiche Parallelen konnten nicht unabhängig voneinander entstanden sein. Der Ursprung des Wirbeltierauges musste darum sogar noch einiges weiter zurückliegen. Allem Anschein nach war er also schon vor über 500 Millionen Jahren bei gemeinsamen Vorfahren der kieferlosen und Kiefer tragenden Wirbeltiere zu suchen. Plausibel erschienen die vorangegangenen 50 Millionen Jahre.

Nachklänge der Entwicklungsgeschichte

Sehr urtümliche Wirbeltiere, einerseits die Schleimaale (Inger), andererseits die Neunaugen, lassen darauf rückschließen, wie das Wirbeltierauge entstand und wie seine Vorläufer aussahen.

- ❶ Schleimaale können mit ihrem sehr viel einfacheren Lichtorgan nicht sehen, aber vermutlich ihren Tagesrhythmus auf die Lichtverhältnisse abstimmen.
- ❷ Die Larven von Neunaugen besitzen noch ähnliche primitive »Augen« wie Schleimaale. Die Augen von erwachsenen Neunaugen gleichen aber in den wesentlichen Strukturen schon den unseren.
- ❸ In einigen Aspekten entwickelt sich das menschliche Auge beim Kind über ähnliche Stadien, wie sie wohl auch in der Evolution aufeinander folgten. So besteht die zukünftige Netzhaut zunächst aus nur zwei neuronalen Schichten – wie die von Schleimaalen. Erst später tritt eine dritte Schicht dazwischen, wie sie auch bei erwachsenen Neunaugen existiert.



Allerdings fragten wir uns nun, ob wir den Anfängen unseres Auges und seiner Sehzellen jemals auf die Schliche kommen würden. Eigentlich, so überlegten wir, müssten wir heutige Tiere untersuchen, deren Vorfahren sich im fraglichen Zeitraum von unseren Vorfahren abgespalten hatten. Doch es gibt keine lebenden Vertreter solcher Linien. Wir fanden dann aber andere primitive Fische, die uns weiterhalfen:

die Schleimaale oder Inger, die mit den Neunaugen verwandt sind. Sie leben am Meeresgrund, auch in großer Tiefe, und ernähren sich von Krebsen, toten Fischen bis zu Walkadavern (siehe »Oasen der Tiefsee«, SdW 3/2011, S. 74). Bei Bedrohung sondern sie einen besonders zähen Schleim ab.

Zwar werden Inger den Wirbeltieren zugerechnet, aber sie besitzen nur ganz einfache Augen, falls man diese Organe

überhaupt so bezeichnen sollte. Hornhaut, Iris, Linse und Augenmuskeln sind nicht vorhanden. Die Netzhaut besteht nicht aus drei, sondern nur aus zwei Schichten. Obendrein liegen diese Augen tief eingebettet unter durchscheinender, unpigmentierter Haut. Nach Verhaltensbeobachtungen sind Schleimaale wohl praktisch blind. Nahrung spüren sie offenbar mit ihrem vorzüglichen Geruchssinn auf.

Nach Ansicht einiger Forscher könnte ein gemeinsamer Vorfahr von Inger und Neunaugen ein komplizierteres Auge mitsamt Linse ähnlich dem von Neunaugen besessen haben. Dann würde das Auge der Schleimaale eine Rückbildung darstellen, ein Rudiment. Doch bezeichnenderweise ging dieses Organ nicht völlig verloren wie bei manchen – längst nicht allen – Höhlenfischen. Bei denen vollzog sich die Degeneration manchmal in nur 10000 Jahren. Aber die Inger behielten ihr primitives Auge über mehrere hundert Jahrmillionen. Für irgendetwas scheinen sie es demnach zu benötigen, wenn auch wohl nicht fürs Sehen.

Ob dieses einfache Auge der Inger nun rudimentär ist oder nie komplizierter war – es könnte einiges über die Augenevolution erzählen. Denn auch falls es nur auf einer Rückbildung beruht, wäre denkbar, dass die Organentwicklung einst an irgendeiner Stelle anhielt, dass also manche embryonalen Entwicklungsschritte jetzt nicht mehr stattfinden. Mit der nötigen Vorsicht ließe sich dann aus dem Überbleibsel unter Umständen auf frühere Evolutionsstadien unseres Auges schließen. Solche Studien können somit Aufschluss darüber geben, wozu das unbekannte Augenvorläuferorgan diente und was es leistete.

Erste Hinweise hierauf lieferte uns die zweischichtige Netzhaut des Ingerauges. In der sonst für Wirbeltiere üblichen dreischichtigen Retina liegen in der mittleren Schicht unter anderem so genannte Bipolarzellen. Diese Neurone bearbeiten die Information, die von den Sehzellen kommt. Das Ergebnis reichen sie an Nervenzellen (so genannte retinale Ganglienzellen) weiter, die ihre Signale über den Sehnerv ins Gehirn schicken, den ihre langen Ausläufer bilden. Diese zwischengeschalteten Bipolarzellen sind bei Inger nicht vorhanden. Stattdessen beliefern die Sinneszellen direkt die ins Gehirn führenden Neurone.

Diesbezüglich ähnelt das Verschaltungsmuster dem der Epiphyse oder Zirbeldrüse, auch Pinealorgan genannt. Die kleine Hormondrüse im Gehirn reguliert den inneren Tagesrhythmus. Bei allen Wirbeltieren enthält sie lichtempfindliche Zellen, mit Ausnahme der Säuger, bei denen die Eigenschaft verloren ging. Die Sinneszellen geben ihre Signale direkt – ohne Umschaltstation – an die weiterleitenden Neurone.

Wegen dieser Ähnlichkeiten äußerten meine Mitarbeiter und ich 2007 folgende Idee: Das Auge der Inger hat mit Sehen vielleicht gar nichts zu tun. Möglicherweise informiert es stattdessen spezifische Hirngebiete über die Tages- oder auch Jahreszeit, so dass die Tiere beispielsweise wissen, wann sie am besten fressen oder sich paaren sollen. Wir stellen uns

vor, dass Urwirbeltiere vor 500 bis 550 Millionen Jahren mit ihren »Augen« noch gar nichts wirklich sahen, sondern nur Helligkeit registrierten. Erst später entstanden wirkliche Augen zum räumlichen Sehen mit allem, was dazu gehört – optischer Apparat, Augenmuskeln und neuronale Verarbeitung.

Für solch einen Ablauf der Evolution spricht in manchem auch die embryonale Entwicklung des Wirbeltierauges. Beziehungen zwischen der Evolutionsgeschichte und Abfolgen in der Individualentwicklung sollte man, wie wir heute wissen, zwar vorsichtig und erst nach genauen Analysen herstellen, doch sie können mitunter aufschlussreich sein.

Um mit den Neunaugen anzufangen: Sie leben jahrelang als blinde Larven, Querder genannt, bevor sie sich in geschlechtsreife Tiere verwandeln. Die Larven besitzen ganz ähnliche primitive, von Haut verdeckte »Augen« wie Schleimaale. Erst während der Metamorphose zum erwachsenen Tier bilden sich eine dreischichtige Netzhaut, Linse, Hornhaut und Augenmuskeln. Das Auge wird nun deutlich größer und tritt als das typische Kameraauge der Wirbeltiere an die Oberfläche. Unseres Erachtens könnten sich in dieser Abfolge bestimmte Evolutionsstadien spiegeln.

Ebenso aufschlussreich erscheint die Embryonalentwicklung eines Säugerauges. Wie Benjamin E. Reese und seine Mitarbeiter von der University of California in Santa Barbara herausfanden, gleichen die neuronalen Verschaltungen in der Netzhaut eines jungen Säugetiers zunächst ziemlich denen bei Schleimaalen: Die lichtempfindlichen Sinneszellen haben direkten Kontakt mit den ableitenden Neuronen. Erst später reifen Bipolarzellen heran und drängen sich dazwischen. Diese Reihenfolge würde man sich auch für die Evolution vorstellen, sofern die komplexe Netzhaut der Wirbeltiere aus einer zweischichtigen Struktur zum Erfassen des Tagesrhythmus entstand. Somit könnte das »Auge« der Schleimaale wirklich eine frühere Evolutionsstufe darstellen, bevor sich der optische Apparat mit einer Linse entwickelte.

Ungewöhnliche Sehzellen für Säugtiere

Zur Entstehungsgeschichte der verschiedenen Augen im Tierreich gehört auch die Evolution ihrer unterschiedlichen Fotorezeptoren. Biologen unterscheiden zwei Klassen dieser Sinneszellen: einen rhabdomeren und einen ziliären Typ. Die beiden Typen unterscheiden sich im Aufbau und in den physiologischen Prozessen. Noch vor Kurzem glaubten viele Forscher, die wirbellosen Tiere würden rhabdomere Rezeptoren benutzen und die Wirbeltiere ziliäre Zellen. Doch die Sachlage erweist sich als wesentlich komplizierter.

Denn bei den allermeisten Organismen, auch bei wirbellosen Tieren, sind für die reine, nichtvisuelle Lichtwahrnehmung – etwa für den Tag-Nacht-Rhythmus – ziliäre Fotorezeptoren zuständig. Dagegen dienen rhabdomere Sinneszellen dort, wo sie vorkommen, allein dem richtigen, abbildhaften Sehen. Sie bestücken beispielsweise die Fassettenaugen von Insekten und anderen Gliederfüßern – und

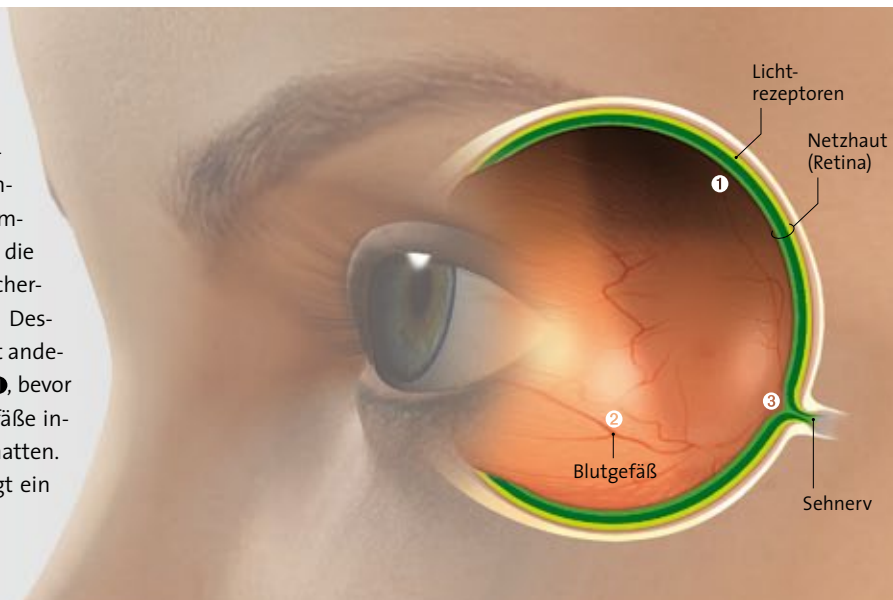
Querder haben noch ähnlich primitive Augen wie Schleimaale

Narben der Evolution

Konstruktionsfehler unseres Auges

gehen auf seine Evolutionsgeschichte zurück und auf die damit in mancher Hinsicht zusammenhängende Embryogenese. Beim Embryo entsteht die Netzhaut aus einem sich später becherförmig einstülpenden Hirnbläschen. Deswegen muss einfallendes Licht zuerst andere Netzhautschichten durchqueren ❶, bevor es auf die Sinneszellen trifft. Blutgefäße innen auf der Netzhaut ❷ werfen Schatten. Dort, wo der Sehnerv anfängt ❸, liegt ein »blinder Fleck«.

DOV/FOLEY



stellen die Sehzellen im Kameraauge der Tintenfische, das unserem Auge oberflächlich ähnelt. Die Wirbeltiere aber benutzen zum Sehen ziliäre Rezeptoren.

Allerdings lieferte Detlev Arendt vom European Molecular Biology Laboratory in Heidelberg 2003 Hinweise darauf, dass auch unser Auge in der Netzhaut anscheinend noch Abkömmlinge von rhabdomeren Fotorezeptoren aufweist. Sie haben sich jedoch offenbar stark abgewandelt und sind zu den Neuronen (retinalen Ganglienzellen) geworden, deren lange Ausläufer den Sehnerv bilden. Somit blieben die ziliären Zellen Lichtrezeptoren, haben jedoch ihre Funktion erweitert – während die ursprünglich rhabdomeren Sinneszellen bei den Wirbeltieren eine neue Aufgabe übernommen haben. Dergleichen kommt in der Evolution öfter vor. Diese Prozesse beim Auge genauer zu ergründen, kann helfen, die Konstruktion unseres durchaus nicht perfekten Sehorgans besser zu verstehen. Also fragten wir uns, welche Umweltzwänge einst jene gravierenden funktionellen Veränderungen bewirkt haben mögen.

Lichtsinnzellen besitzen Sehfärbstoffe, mit denen sie Licht einfangen. Als Proteinanteil enthalten die hier interessierenden Fotopigmente ein Opsin, weshalb einige wichtige von ihnen Rhodopsine genannt werden. Laut einer Arbeit von Yoshinori Shichida von der Universität Kioto und seinen Kollegen von 2004 scheint sich ein solches Pigment bei frühen Wirbeltieren derart verändert zu haben, dass es nach Anregung durch Licht in einer stabileren Form vorlag als vorher, was zugleich seiner Aktivität – und somit der Sinnesreaktion – zugutekam. Ich vermutete damals, wegen dieser neuen Form könnte die Rückführung des Pigments in den inaktiven Ausgangszustand blockiert sein, in dem der Rezeptor erst neuerlich einsatzbereit ist. Sehfärbstoffe von rhabdomeren Zellen absorbieren zu dem Zweck einfach nochmals Licht. Doch die Fotozellen der Wirbeltiere benötigten wohl eine andere biochemische Lösung – über die heutige Organismen tatsächlich verfügen.

Nachdem so die ziliären Sehzellen wieder zurückschalten konnten, erwiesen sie sich den rhabdomeren Rezeptoren in lichtarmer Umwelt überlegen. Damit ausgestattete Tiere mögen etwa in der Tiefsee besser zurechtgekommen sein. Vielleicht konnten Vorfahren der Wirbeltiere deswegen manche Lebensräume besiedeln, die damals Tieren mit rhabdomeren Lichtrezeptoren verwehrt blieben. Das betraf allerdings zu der Zeit nicht wirkliches Sehen, denn Kameraaugen besaßen diese Tiere noch keineswegs. Aber sie vermochten sich nun bei sehr wenig Licht auf Tages- und Jahreszeiten einzustellen.

Embryonalentwicklung liefert Indizien

Gleichzeitig verloren die weniger lichtempfindlichen, in diesen Augen auch noch vorhandenen rhabdomeren Zellen in der neuen schummerigen Umwelt ihre Funktion als Fotorezeptoren, denn damit konnten jene frühen Tiere dort praktisch nichts mehr wahrnehmen. So wurden diese Zellen zu Neuronen umfunktioniert, die dem Gehirn die visuellen Signale überbringen. Dabei verloren sie den Sehfärbstoff – zumindest die meisten von ihnen (siehe »Das zweite Auge«, SdW 12/2011, S. 26).

Wie aber wurde vor rund 500 Millionen Jahren aus solch einem schlichten Lichtorgan das zum Sehen befähigte Wirbeltierauge mit all seinen Feinheiten? Nachdem wir uns vorstellen konnten, woher die Bestandteile der Netzhaut kamen, wollten wir auch diesen Prozess genauer ergründen. Wiederrum liefert die Embryonalentwicklung Hinweise (siehe Kasten S. 25, rechte Spalte).

Beim Wirbeltierembryo wachsen seitlich aus dem späteren Zwischenhirn schon früh zwei neuronale Augenbläschen, die sich dann becherförmig einstülpfen und eine zunächst zweischichtige Retina hervorbringen, die das werdende Auge innen auskleidet. Es erscheint gut möglich, dass in der Evolution ähnliche Schritte abliefen. Bei Wirbeltiervorfahren könnte so vor 500 bis 550 Millionen Jahren ein Organ

mit zweischichtiger Netzhaut entstanden sein, wobei die Lichtrezeptoren auf der Außenseite des Auges, also nach hinten, lagen und die ableitenden Ganglienzellen dem Augeninneren zu, also vorn. Somit erklärt sich die »verkehrte« Anordnung der Netzhautschichten in unserem Auge aus diesem Werdegang, das heißt aus der Herkunft von einer Gehirnausstülpung, die sich dann nachträglich nach innen stülpte.

Die Ganglienzellen jenes urtümlichen Auges, die den Sehnerv hervorbrachten, stammten wie gesagt von rhabdomerer Sinneszellen ab und die Rezeptoren für Licht von ziliären Zellen. Dieses Organ diente anfangs wohl immer noch hauptsächlich zur Abstimmung der inneren Uhr auf Hell-dunkel-Wechsel. Vielleicht nahmen Tiere damit aber auch schon schattenhafte Konturen wahr, an denen sie sich orientierten.

Im Evolutionsmaß ein Augenblick

Wenn sich beim Embryo die spätere Netzhaut zum Augenbecher einstülpt, entsteht an dessen »Öffnung« die Linse – und zwar aus der darüberliegenden Haut: Die Stelle vor dem Augenbläschen verdickt sich, diese Struktur wandert etwas nach innen, schnürt sich schließlich von der Haut ab und bildet die quasi frei schwimmende Linse. Eine in manchem ähnliche Abfolge könnte es in der Evolution gegeben haben. Beim Embryo greifen allerdings Einstülpung des Augenbechers und Linsenbildung zeitlich ineinander. In der Evolution mag beides nacheinander geschehen sein – vielleicht ein Beispiel dafür, dass die Individualentwicklung die Stammesgeschichte nicht zwangsläufig und in allen Einzelheiten spiegelt.

Wann das erste richtige – sehende – Auge dieser Art entstand, wissen die Biologen nicht. Nach Berechnungen von Dan-Eric Nilsson und Susanne Pelger von der Universität Lund (Schweden) von 1994 könnten alle optischen Komponenten des Wirbeltierauges in nicht einmal einer Million Jahren zusammengekommen sein. Falls diese Entwicklung tatsächlich so schnell erfolgte, wäre aus dem praktisch blinden Vorläuferorgan in nur einem evolutionären Augenblick das Auge fürs Bildsehen entstanden.

Die lichtbrechende Linse – genauer gesagt der gesamte lichtbrechende Apparat – fokussierte nun Abbilder der Außenwelt auf die Netzhaut und ermöglichte dem Auge dadurch eine viel bessere Informationsaufnahme. Sicherlich erzeugte diese Situation wiederum neue Selektionsdrücke für eine leistungsfähigere Signalverarbeitung schon in der Netzhaut. Bisher hatten die Fotorezeptoren ihre Signale direkt den Sehnervenzellen geliefert. Nun aber entwickelten sich einige aus ihrer Fraktion nicht mehr zu ziliären Rezeptoren wie ihre Schwestern, sondern wurden Bipolarzellen und schoben sich – als dritte Retinaschicht – zwischen die Sinneszellen und die Sehnervneurone. Ihre Herkunft erklärt, wieso die Bipolarzellen den Stäbchen und Zapfen so sehr ähneln – nur dass sie kein Rhodopsin besitzen und selbst nicht auf Licht ansprechen, vielmehr chemische Signale von den Lichtsinneszellen empfangen.

Im Prinzip würde solch ein Kameraauge ein Sichtfeld von ungefähr 180 Grad erlauben. Aber davon nehmen wir nur einen kleinen Ausschnitt auf einmal wahr, denn so viel Information kann der Sehnerv wegen seiner begrenzten Anzahl an Nervenfasern nicht gleichzeitig ins Gehirn schicken. Bestimmt waren die ersten Linsenaugen noch stärker eingeschränkt. In dieser Situation dürften kräftige Selektionsdrücke für eine äußere Augenmuskulatur, mit der die Augäpfel bewegt werden konnten, aufgetreten sein. Offenbar existierten solche Muskeln bereits vor 500 Millionen Jahren. Sie sind schon bei den Neunaugen fast genauso angeordnet wie bei den Kiefer tragenden Wirbeltieren.

Bei aller Leistungsfähigkeit ist unser in vielem so genial erscheinendes Auge keineswegs perfekt. Als Konstruktion wirken einige Details sogar stümperhaft. Die Netzhaut etwa liegt wie gesagt verkehrt herum: Bis das Licht die Sinneszellen erreicht, muss es erst die anderen neuronalen Zellschichten mitsamt all den lichtstreuenden Zellkörpern und Nervenfasern passieren, was die Bildqualität verschlechtert, gar nicht zu reden von Blutgefäßen, die ihre Schatten auf die Sinneszellen werfen. Und an der Stelle, wo sich Nervenfasern bündeln, die Netzhaut durchqueren und dann hinter der Retina als Sehnerv erscheinen, sehen wir gar nichts.

Dass ein linsenbewehrtes Kameraauge nicht zwangsläufig so ungeschickt aufgebaut sein muss wie unseres, beweist das Tintenfischauge, das diese Unzulänglichkeiten nicht aufweist. Erst von der Evolution her lässt sich verstehen, wieso unser Auge bestimmte Mängel hat. Jeder einzelne Evolutionsschritt bedeutete für frühe Wirbeltiere oder deren Vorläufer eine vorteilhafte Anpassung. Darum trägt unser Auge heute noch Merkmale von seinen Vorgängern aus Urzeiten, mit denen Tiere überhaupt nicht sehen konnten. ~

DER AUTOR



Trevor D. Lamb forscht an der Australian National University in Canberra. Der Sinnesphysiologe und ausgebildete Elektroingenieur arbeitet dort an der John Curtin School of Medical Research im Institut für Neurowissenschaften und am ARC Center of Excellence in Vision Science.

QUELLEN

Lamb, T.D. et al.: Evolution of the Vertebrate Eye: Opsins, Photoreceptors, Retina and Eye-Cup. In: Nature Reviews Neuroscience 8, S. 960–975, 2007

Lamb, T.D. et al.: The Evolution of Phototransduction and Eyes. In: Philosophical Transactions of the Royal Society B 364, S. 2789–2967, 2009

The Evolution of Eyes. Verschiedene Aufsätze. Sonderband von: Evolution: Education and Outreach 1, S. 351–516, 2008

WEBLINK

Diesen Artikel sowie weiterführende Informationen finden Sie im Internet: www.spektrum.de/artikel/1135748