

Neuro- und Sinnesphysiologie für Kognitionswissenschaftler

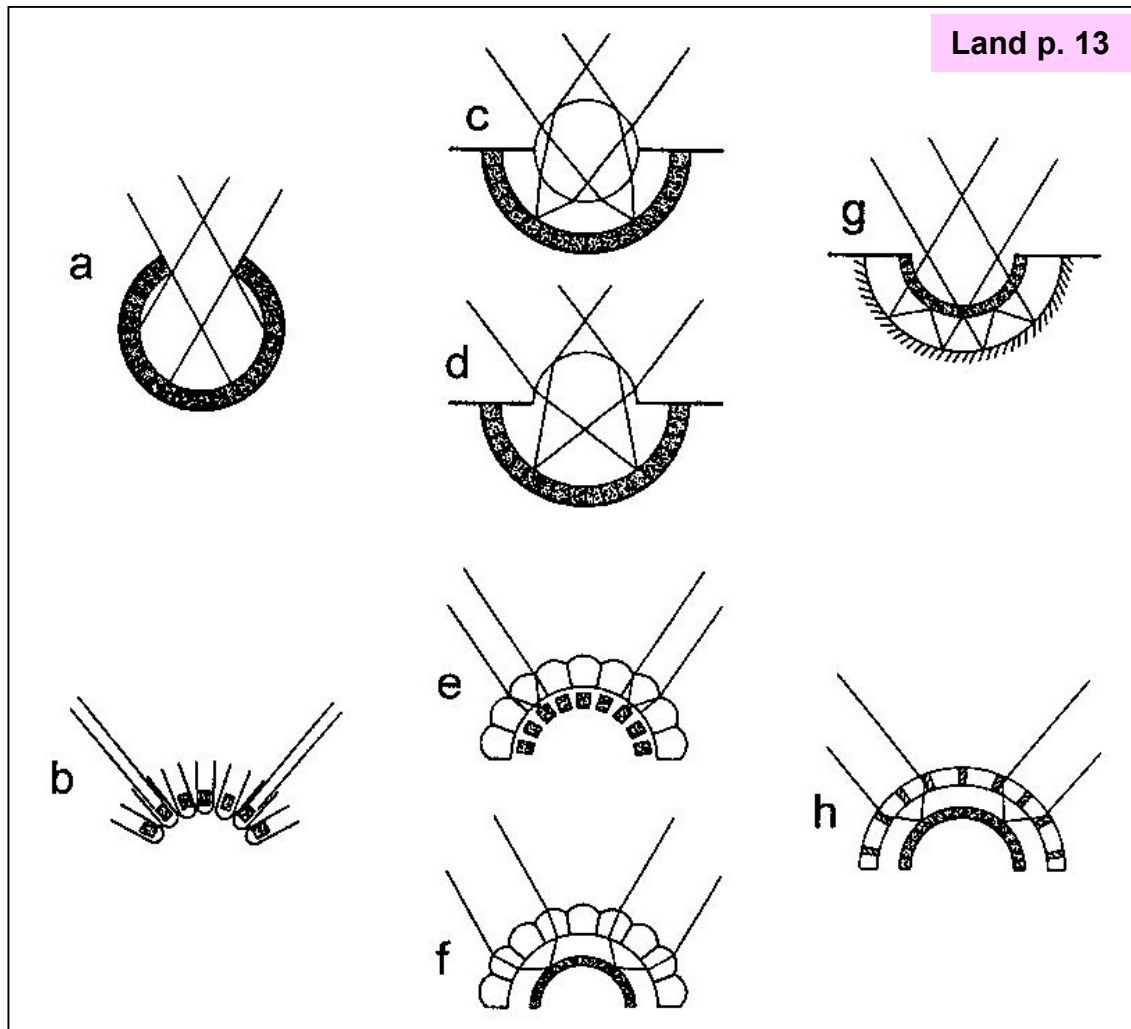
VI Sehen: Auge und periphere Verarbeitung



H. Mallot, Inst. Neurobiologie, FB Biologie, Univ. Tübingen, WS2021/22



Bilder sind räumliche Verteilungen von Lichtintensitäten



Abbildende Systeme

Blendenprinzip

- a. Grubenaugen, Lochkamera (Planarien, *Nautilus*)
- b. Kollimator (manche Muscheln)

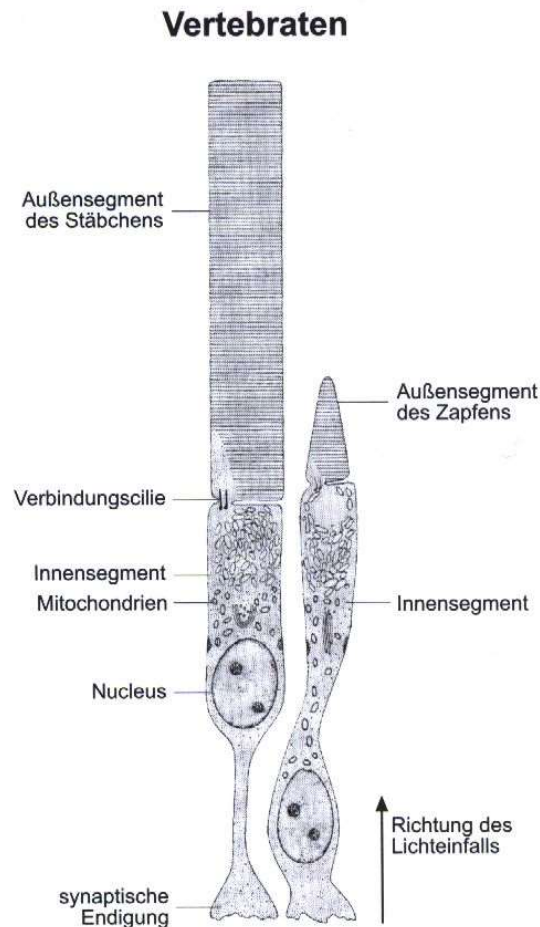
Brechende Medien

- c. Aquatische Linse (Fische, Robben, Tintenfische)
- d. Cornea-Linse (Landsäuger, Spinnen)
- e. Appositionsaugen (Honigbiene, Krabben)
- f. Superpositionsaugen (Nachtfalter, Krill)

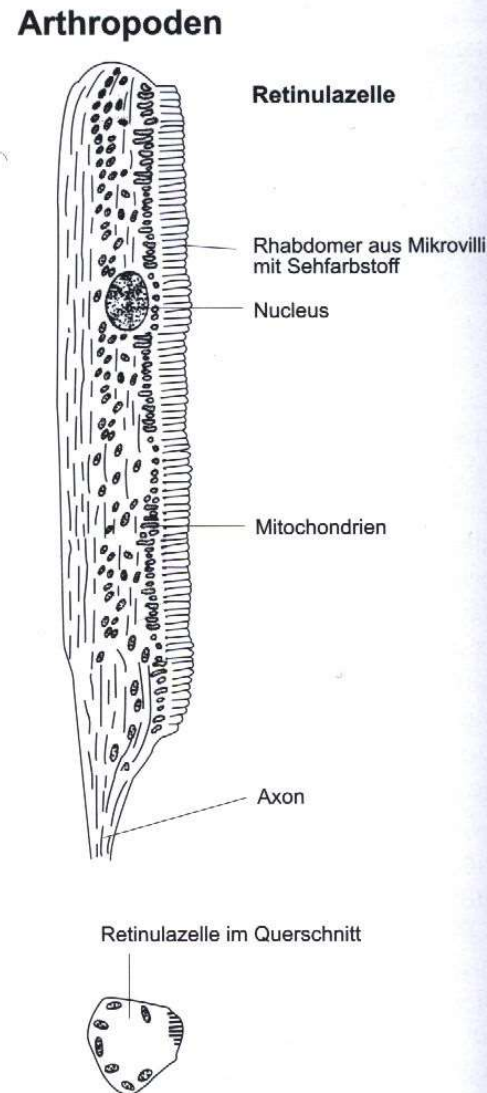
Spiegel

- g. Hohlspiegel (*Pecten*)
- h. Verspiegelte Röhren (Hummer)

Bilder sind räumliche Verteilungen von Lichtintensitäten



Heldmeier p. 336



Photorezeptoren

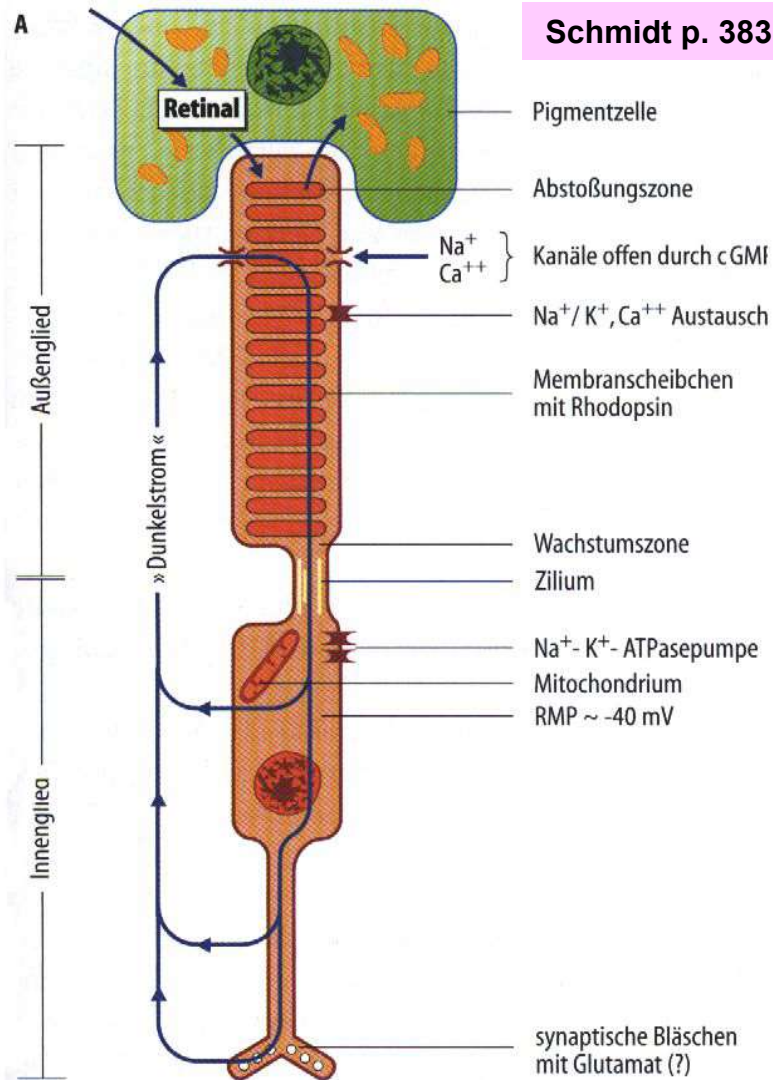
Vertebraten: ciliärer Typ

- Sekundäre Sinneszelle
- Außensegment mit Disks und membran-gebundenem Photopigment
- Innensegment mit Kern, Mitochondrien und Synapse
- Stäbchen (rods) und Zapfen (cones)

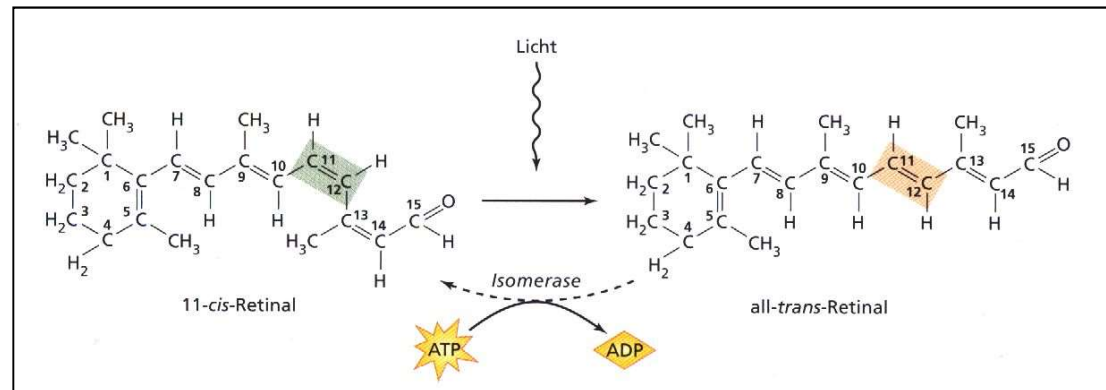
Arthropoden: mikrovillärer Typ

- Rhabdomer aus Mikrovilli mit membrangebundenem Photopigment
- Ableitendes Axon

Phototransduktion I: Retinal und Dunkelstrom



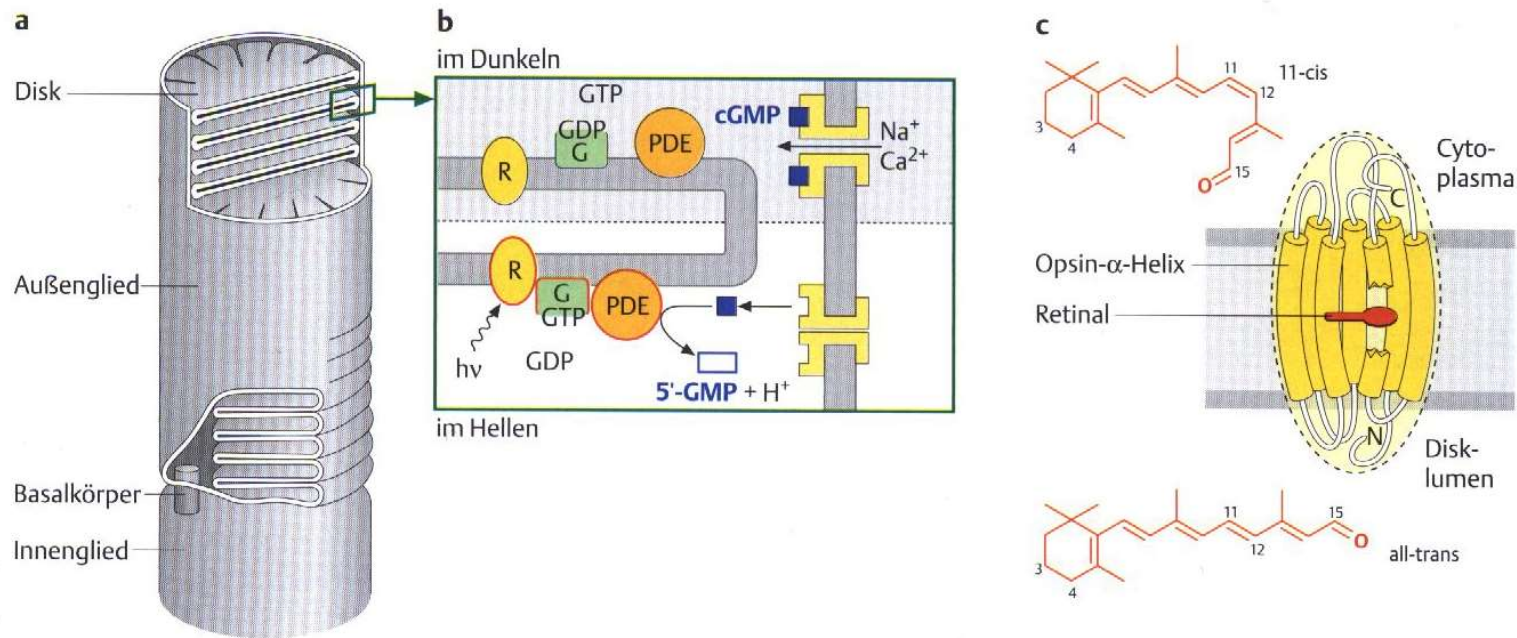
Moyes p. 312



Primärprozess der Phototransduktion ist die **lichtabhängige Isomerisierung** von 11-cis-Retinal zu all-trans-Retinal.

In den ciliären Photorezeptoren der Vertebraten fließt ein Na^+ -vermittelter **Dunkelstrom** vom Außen- ins Innensegment, der bei Belichtung unterdrückt wird (**Hyperpolarisation**).

Phototransduktion II: Signalketten bei Vertebraten



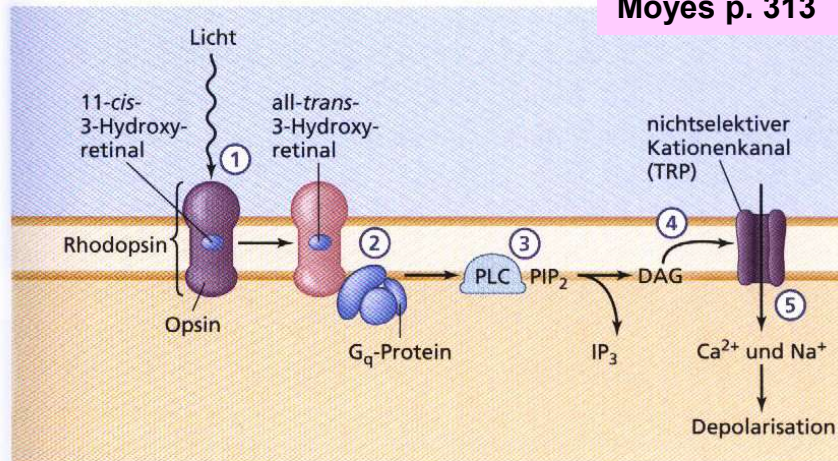
Wehner p. 451

Abb. 7.17 Phototransduktion. **a** Wirbeltierstäbchen. **b** Enzymkaskade. **c** Rhodopsinmolekül und Strukturformeln der 11-cis- und all-trans-Form des Retinals (zum Opsin vgl. Abb. 7.27 S. 459). **d** Enzymkaskade mit Verstärkungsfaktoren (katalytisch aktive Formen sind mit * gekennzeichnet). **e** Rezeptorpotential auf Lichtreiz. cGMP = zyklisches Guanosin-monophosphat, GDP = Guanosin-diphosphat, GMP = Guanosin-monophosphat, GTP = Guanosin-triphosphat, hv = Lichtquant, PDE = Phosphodiesterase, R = Rhodopsin.

Signalkaskade erzeugt Verstärkung etwa um Faktor 1:1.000.000

Phototransduktion III: Vergleich ciliärer und mikrovillärer Rezeptoren

Moyes p. 313



(a) Phototransduktion bei mikrovillären Photorezeptorzellen.

- 1 11-*cis* 3-Hydroxyretinal absorbiert Licht und isomerisiert zu all-*trans* 3-Hydroxyretinal.
- 2 Aktiviertes Opsin aktiviert ein G_q -Protein.
- 3 Aktiviertes G_q aktiviert PLC und wandelt PIP_2 in DAG und IP_3 um.
- 4 DAG aktiviert direkt oder indirekt einen TRP-Kationenkanal.
- 5 Ca^{2+} und Na^+ strömen in die Zelle und depolarisieren sie.

Licht

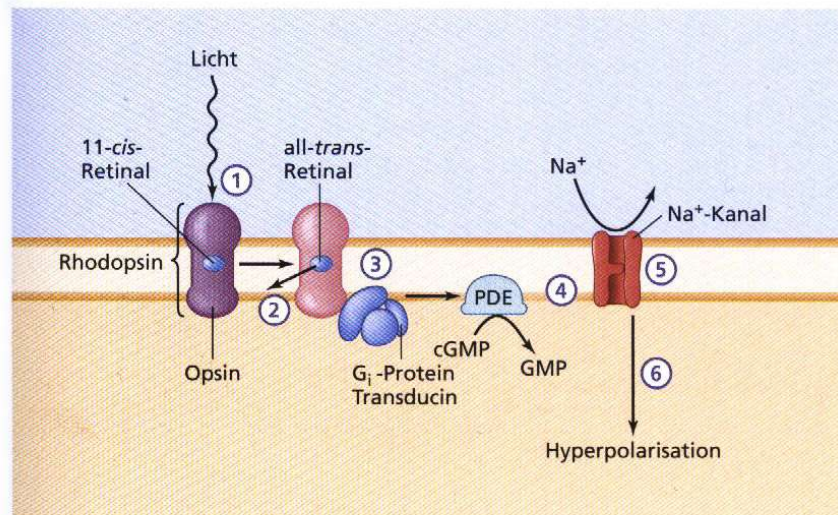
→ Isomerisierung von Retinal

→ Aktivierung von G-Protein

→ weitere Kaskadenschritte (z.B. Phosphodiesterase PDE)

→ (microvillär): Kanalöffnung, Depolarisation

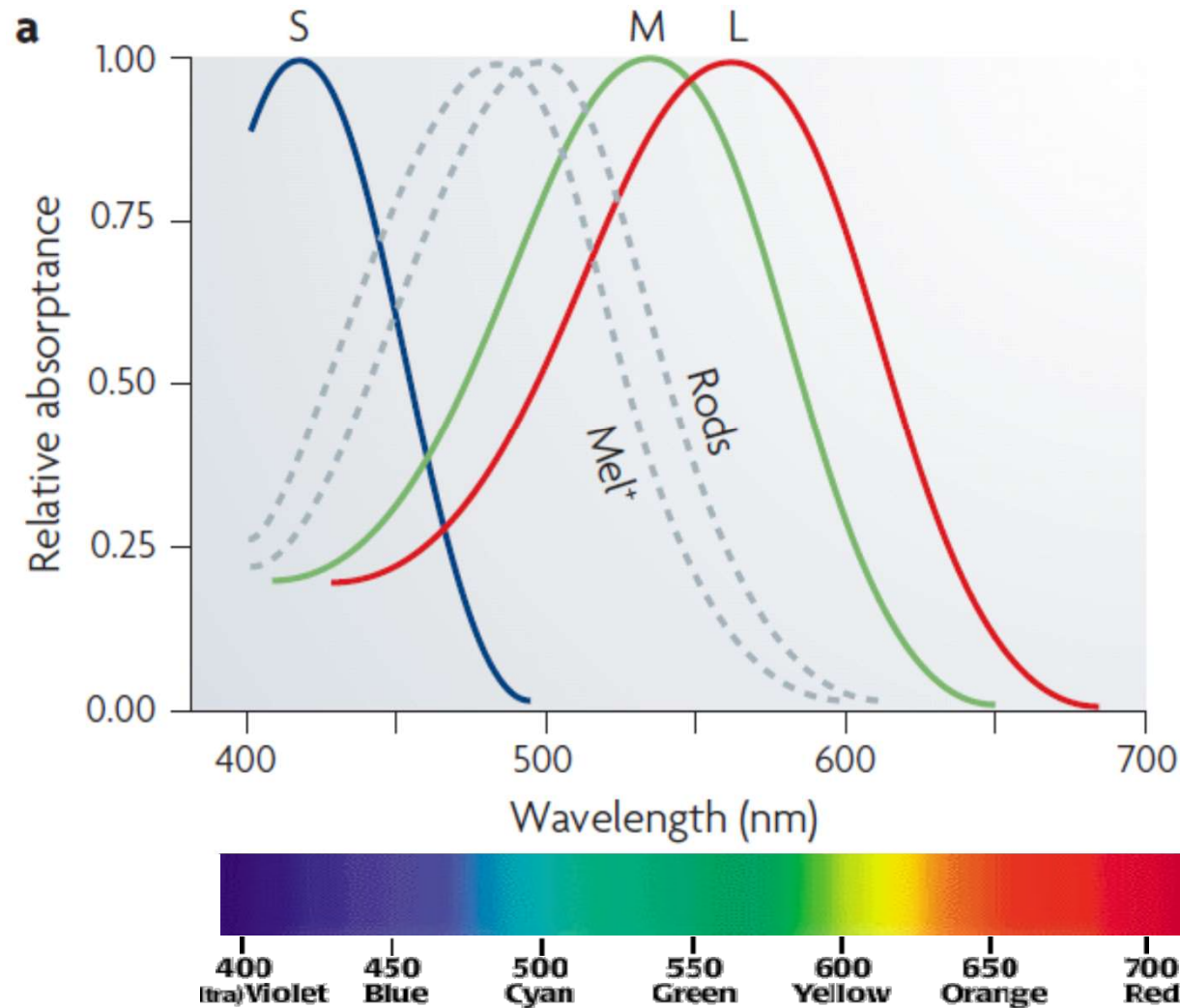
→ (ciliär): Kanalschließung, Hyperpolarisation



(b) Phototransduktion bei Wirbeltier-Photorezeptoren.

- 1 11-*cis*-Retinal absorbiert Licht und isomerisiert zu all-*trans*-Retinal.
- 2 All-*trans*-Retinal trennt sich vom Opsin.
- 3 Aktiviertes Opsin aktiviert das G-Protein Transducin.
- 4 Transducin aktiviert PDE, das cGMP in GMP umwandelt.
- 5 Der verringerte cGMP-Spiegel führt zur Schließung eines Na^+ -Kanals.
- 6 Der Na^+ -Einwärtsstrom (Dunkelstrom) nimmt ab, und die Zelle wird hyperpolarisiert.

Empfindlichkeit der Photorezeptoren



Spektrale Empfindlichkeit

- bestimmt durch Opsin

Photopisches Sehen

(Tageslicht)

- vermittelt durch Zapfen
- Farbsehen durch drei Zapfenmechanismen (kurzwellig, ca 437 nm, mittelwellig, ca 533 nm; langwellig, ca 564 nm)

Skotopisches Sehen

(Schwaches Sternenlicht)

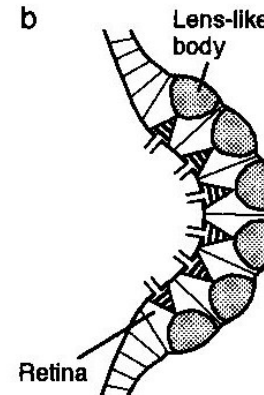
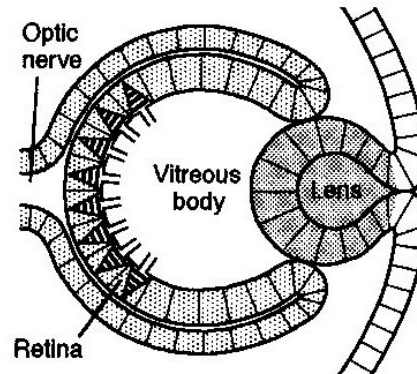
- vermittelt durch Stäbchen
- nur Hell-Dunkel-Sehen, max. Empfindlichkeit bei 498 nm)

Salomon & Lennie, Nature Reviews Neuroscience 2007

Augentypen

a. Vertebraten:

inverses Linsenauge.
Cornea und Linse aus Epidermiszellen.
Augenbecher neuronal.
Ciliäre Rezeptoren.
Ableitende Fasern vor Rezeptor.

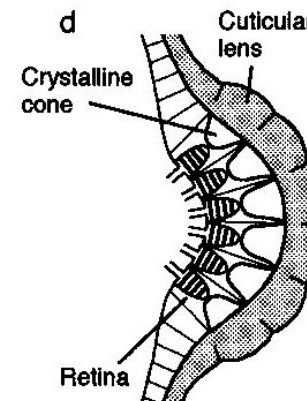
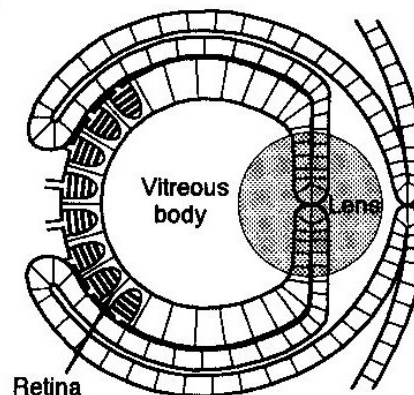


b. Röhrenwurm (Polychaet):

Komplexauge auf Tentakel. Ciliärer Rezeptor

c. Octopus:

everses Linsenauge.
Auge epidermal, Linse sezerniert.
Mikrovillärer Rezeptor.
Ableitende Fasern hinter Rezeptor.



d. Arthropoden:

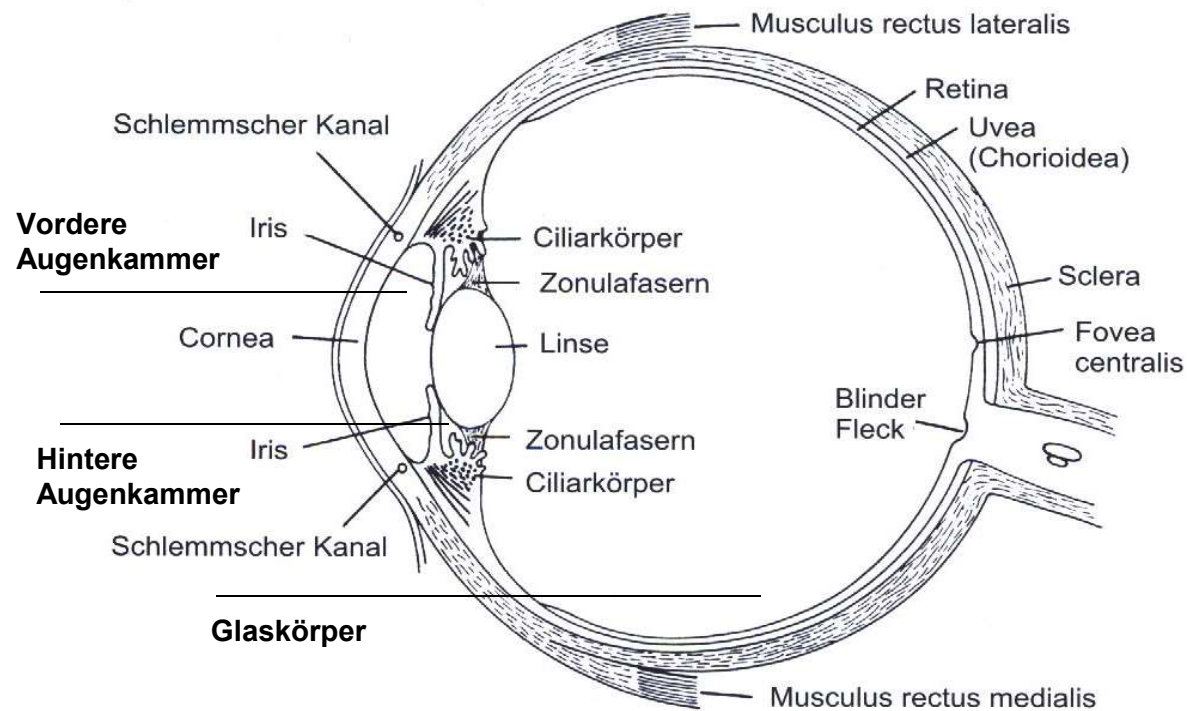
Komplexauge auf erstem Kopfsegment.
Kristallkörper plus cuticuläre Linse.
Mikrovillärer Rezeptor

 Ciliary photoreceptor cell

 Microvillar photoreceptor cell

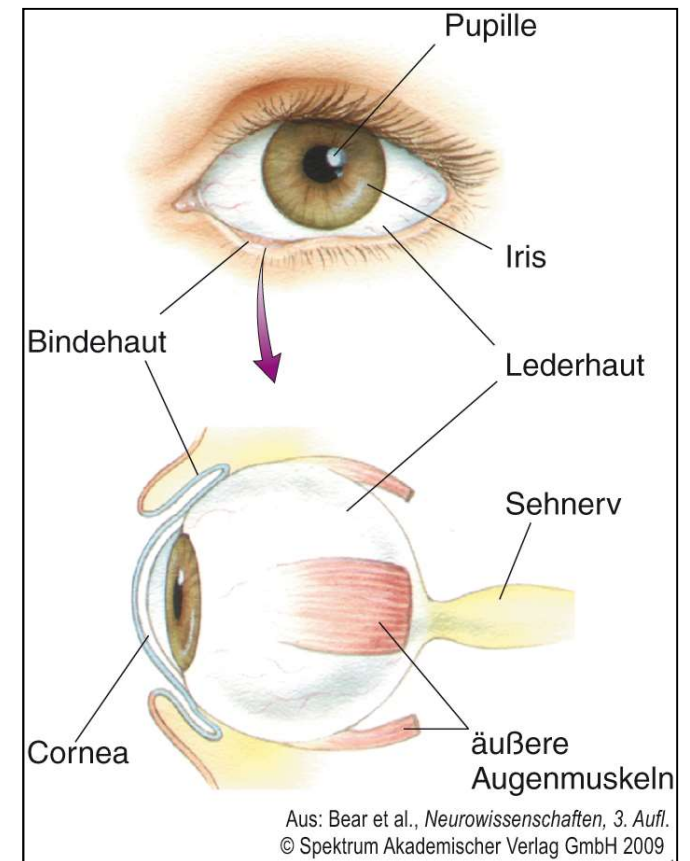
Säugetierge (Mensch): Horizontalschnitt

Horizontalschnitt



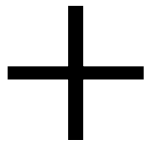
Penzlin p. 668

Ansicht



Baer p. 307

Blinder Fleck



Linkes Auge schließen

Mit rechtem Auge
Kreuz fixieren

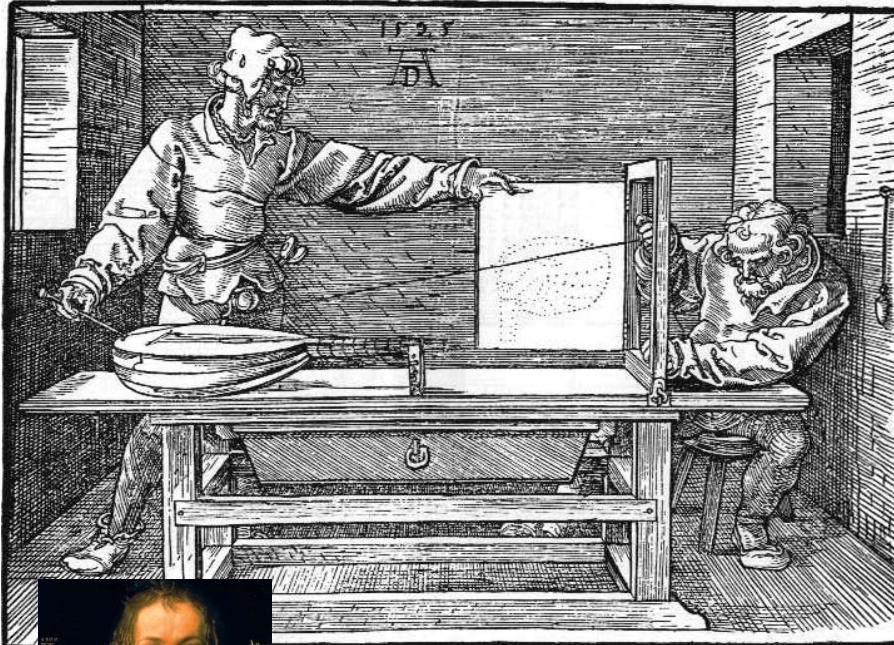
DIN A4 Ausdruck: von ca
15cm Abstand betrachten

oder:

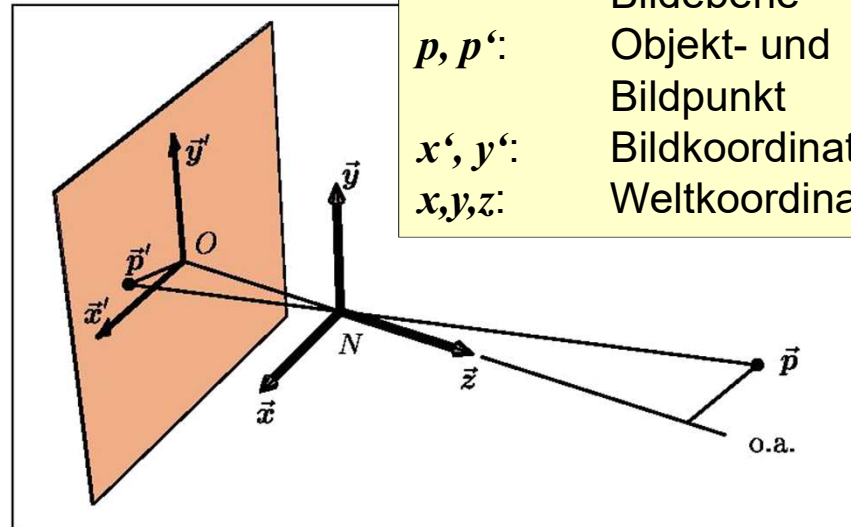
Rechtes Auge schließen

Mit linkem Auge Smiley
verfolgen

Bildentstehung durch Zentralperspektive



A. Dürer, Unterweisung der Messung, Nürnberg 1525

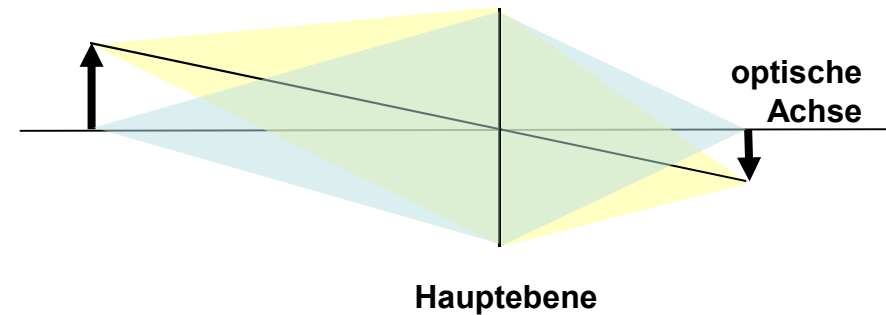
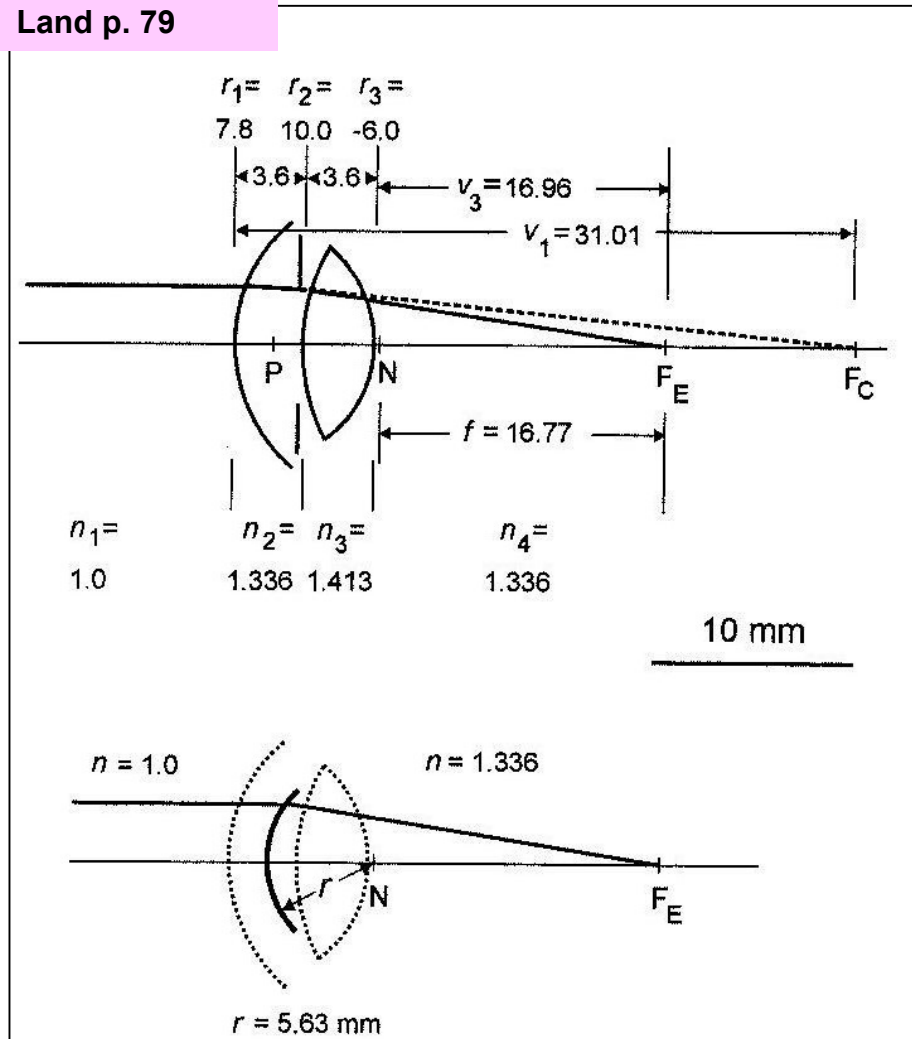


N : Knotenpunkt
 $o.a.$: Optische Achse
 O : Koordinatenursprung der Bildebene
 p, p' : Objekt- und Bildpunkt
 x', y' : Bildkoordinaten
 x, y, z : Weltkoordinaten

Geometrische Konstruktion: Für Objektpunkt p (Griffel), zeichne Gerade durch p und N (Schnur vom Griffel zur Öse an der Wand). Der Schnittpunkt dieser Geraden mit der Bildebene (Klapprahmen mit Fadenkreuz) ist der Bildpunkt p' .

Schematisches Auge (Gullstrand)

Land p. 79

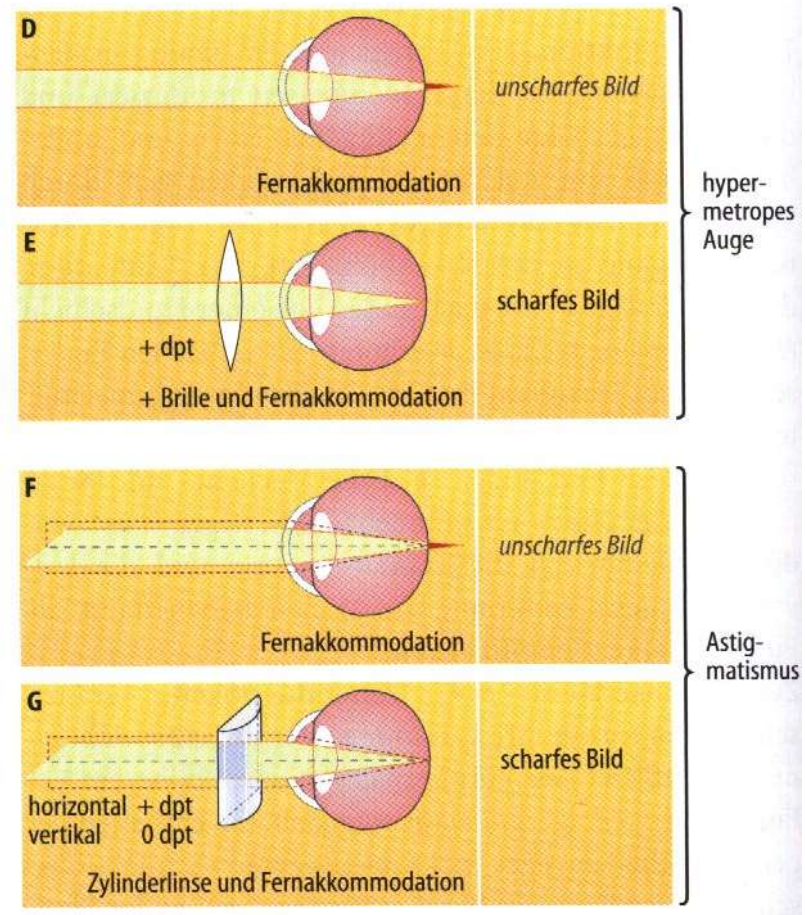
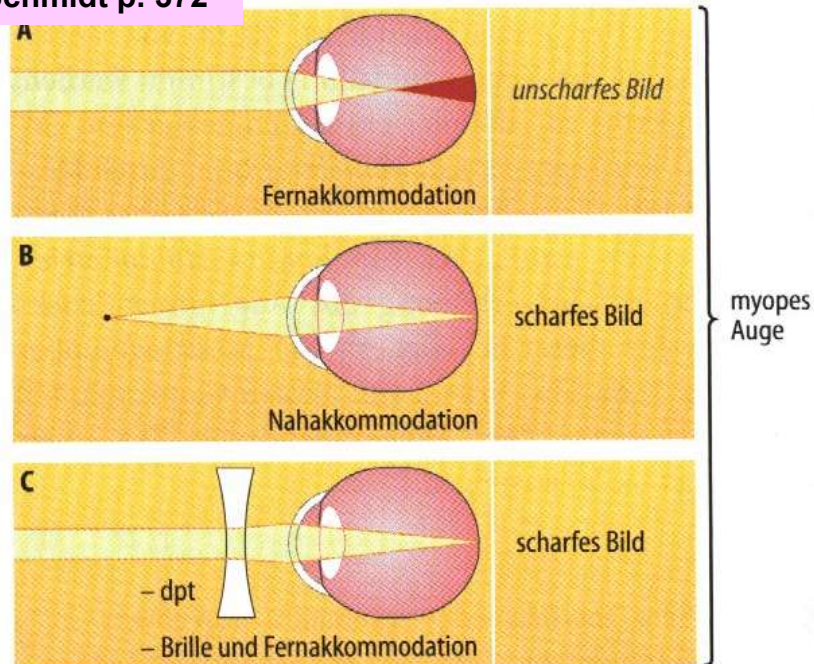


links oben: **schematisches Auge** ("dicke Linse") mit drei brechenden Flächen, Hauptpunkt P, Knotenpunkt N, Brennpunkt bei Fernakkommodation F_E , Brennpunkt bei entfernter Linse F_C

links unten: **reduziertes Auge** mit nur einer brechenden Fläche

Fehlsichtigkeit

Schmidt p. 372



Kurzsichtigkeit (Myopie):

Brechkraft zu groß; Bulbus zu lang

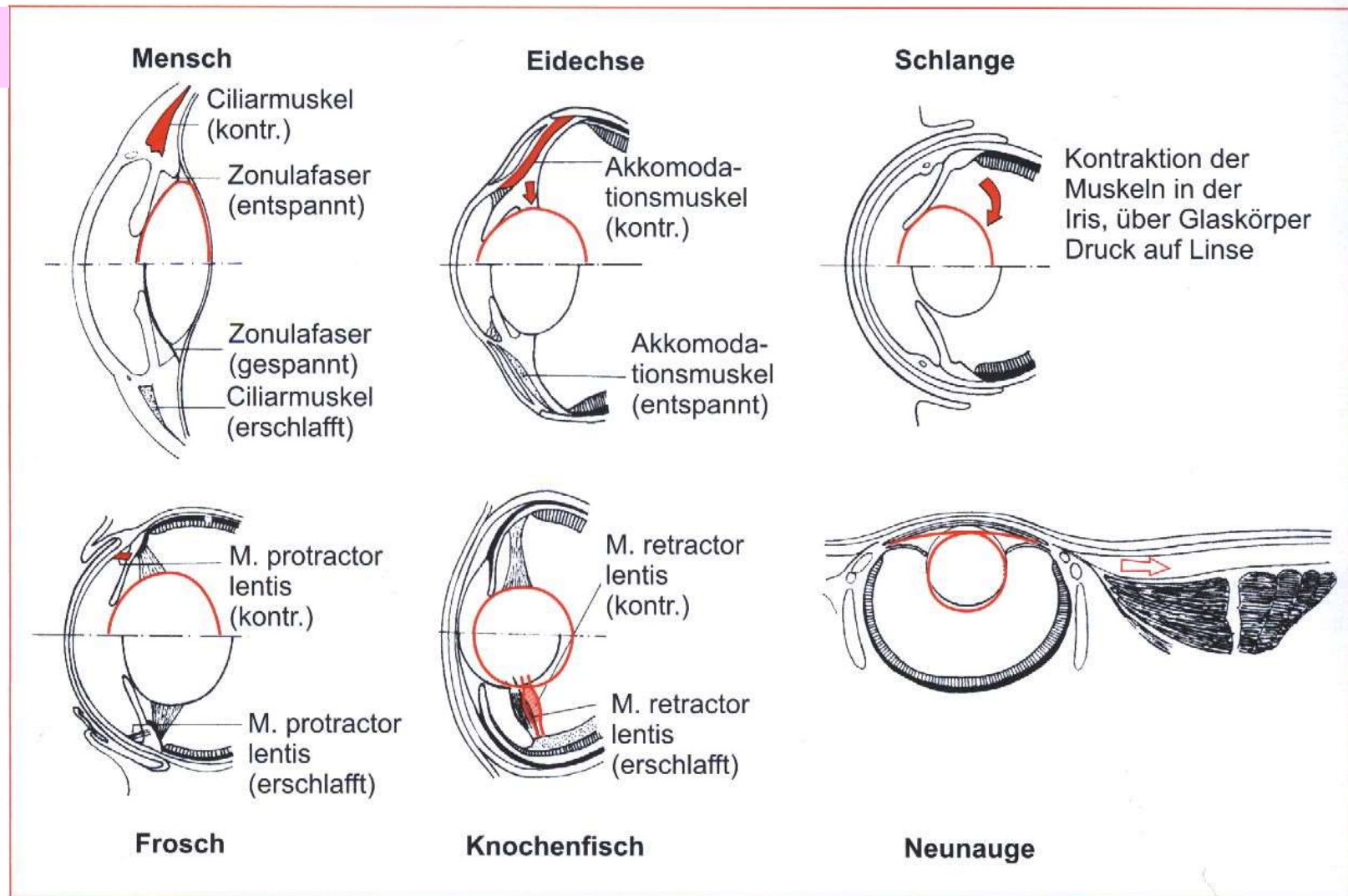
Weitsichtigkeit (Hypermetropie = Hyperoptie): Brechkraft zu klein

Astigmatismus:

Brechkraft orientierungsabhängig

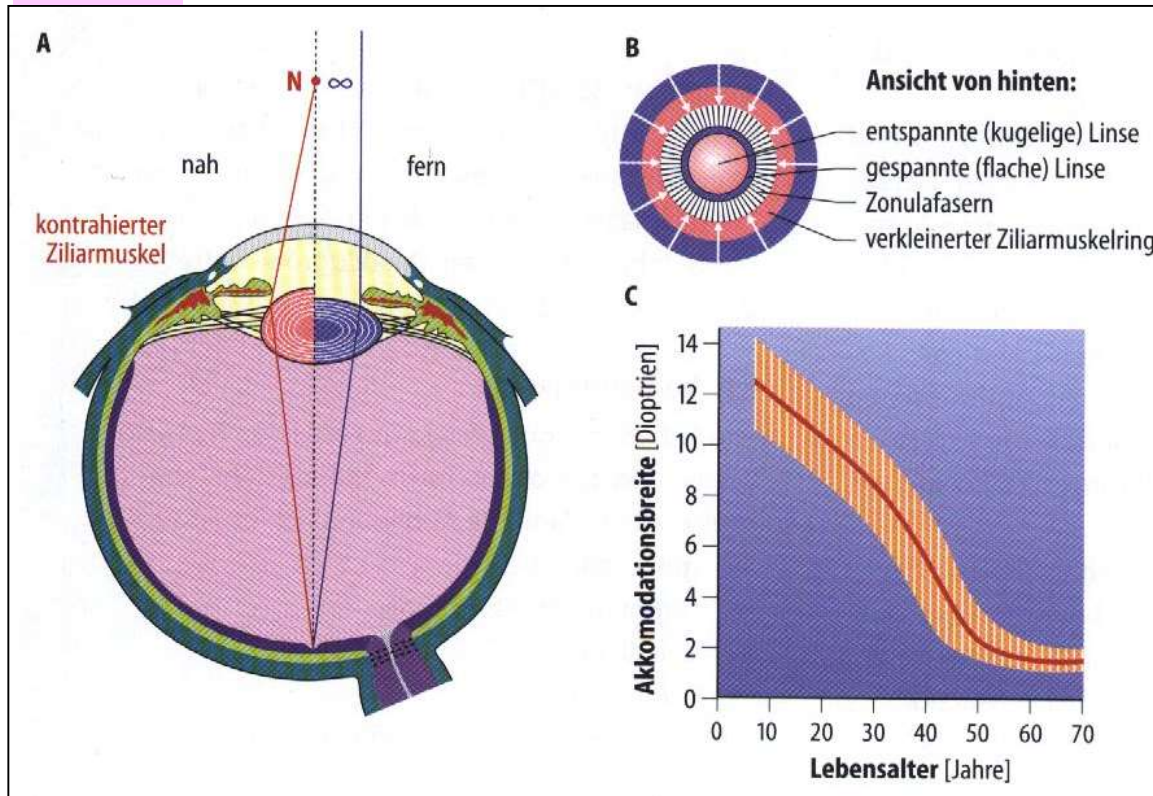
Akkommodation

Penzlin
p. 675



Akkommodation: Mensch

Schmidt
p. 374



Ruhezustand

- fernakkommodiert
- Ciliarmuskel entspannt (weiter Ring)
- Zonulafasern durch Augendruck gespannt
- Linse gespannt = abgeplattet

Angespannter Zustand

- nahakkommodiert
- Ciliarmuskel gespannt (enger Ring)
- Zonulafasern entspannt (Muskel fängt Zug des Augendrucks ab)
- Linse entspannt = abgekugelt

Darwin: *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, 6. Aufl. 1872



Charles R. Darwin
(1809-1882) im Alter
von 31 Jahren

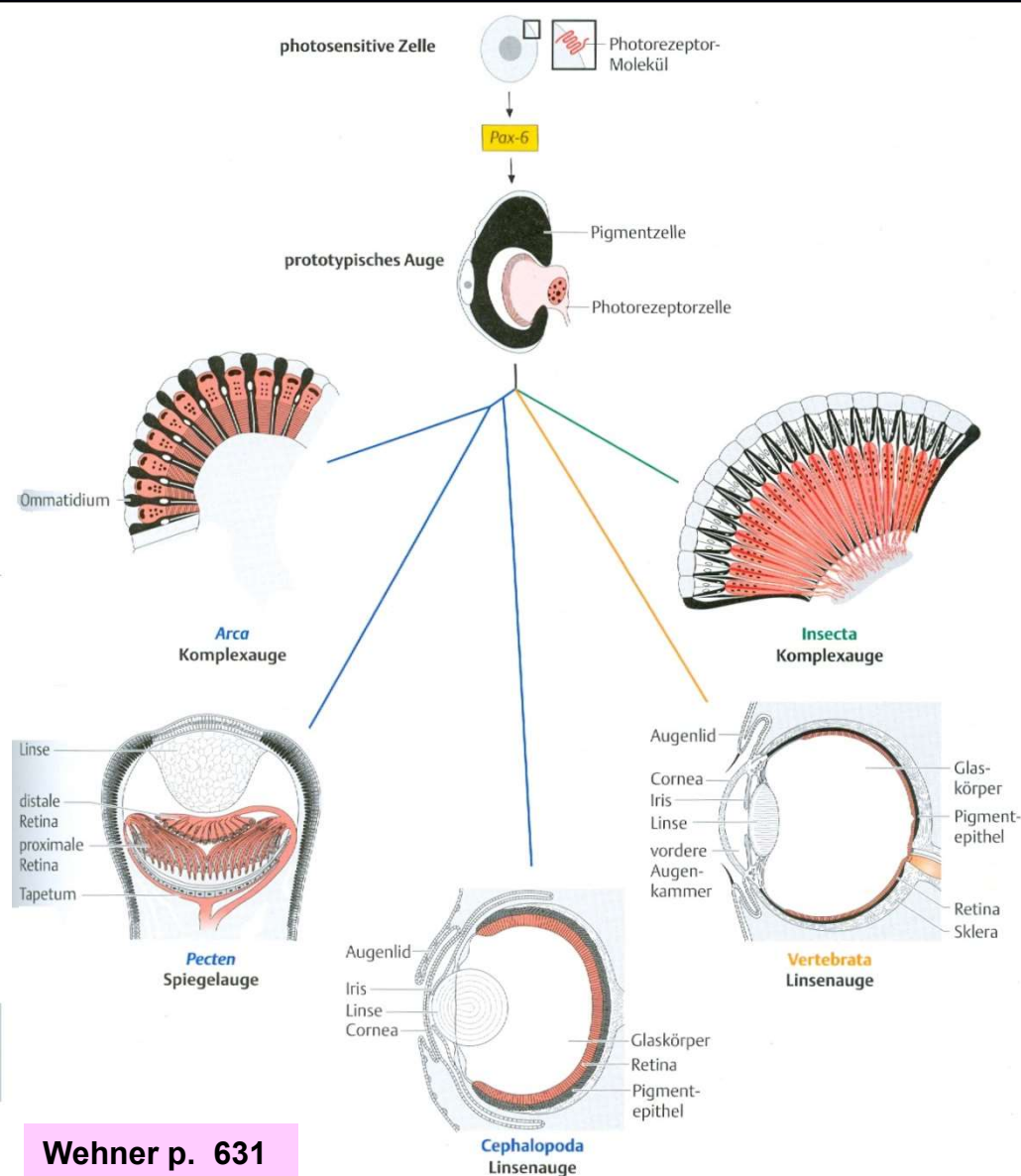
Organs of Extreme Perfection and Complication

To suppose that the eye with all its inimitable contrivances for adjusting the focus to different distances, for admitting different amounts of light, and for the correction of spherical and chromatic aberration, could have been formed by natural selection, seems, I freely confess, absurd in the highest degree. ... Reason tells me, that if numerous gradations from a simple and imperfect eye to one complex and perfect can be shown to exist, each grade being useful to its possessor, as is certainly the case; if further, the eye ever varies and the variations be inherited, as is likewise certainly the case; and if such variations should be useful to any animal under changing conditions of life, then the difficulty of believing that a perfect and complex eye could be formed by natural selection, though insuperable by our imagination, should not be considered as subversive of the theory.

...

The simplest organ which can be called an eye consists of an optic nerve, surrounded by pigment-cells and covered by translucent skin, but without any lens or other refractive body. ... Eyes of the above simple nature are not capable of distinct vision, and serve only to distinguish light from darkness.

Augen gehen auf einen gemeinsamen evolutionären Ursprung zurück



- Der Photorezeptor Retinal und die Primärprozesse der Phototransduktion sind im Tierreich weitgehend gleich.
- Durch das Kontrollgen Pax-6 wird in ganz verschiedenen Tieren die Augenentwicklung angestoßen. Dabei kann man mit Pax6 aus der Maus die Bildung von Komplexaugen in der Fliege induzieren.

Fruchtfliege mit zusätzlichem Pax6-induziertem Auge auf der Antenne.
© Biocentrum Basel



Komplexauge

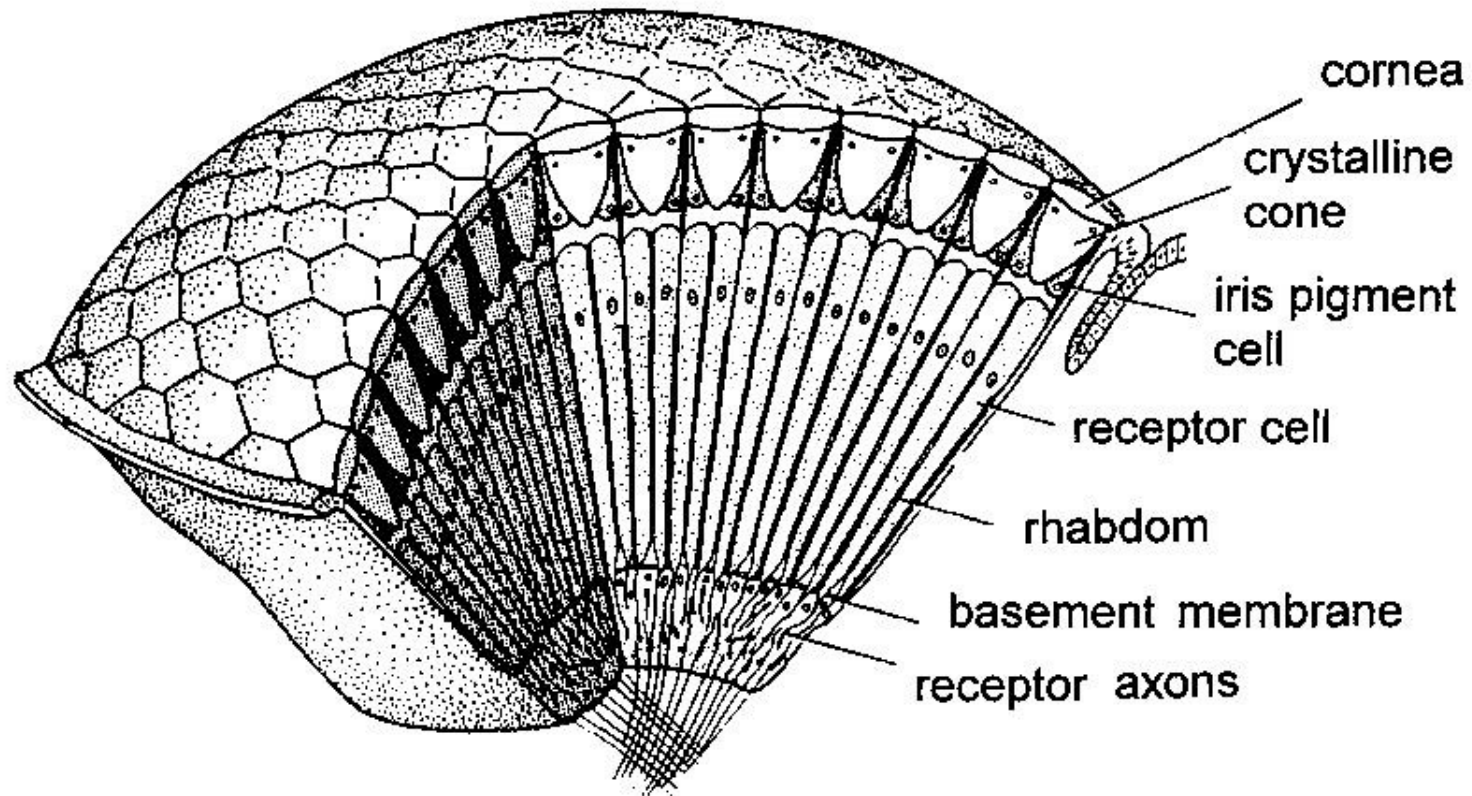
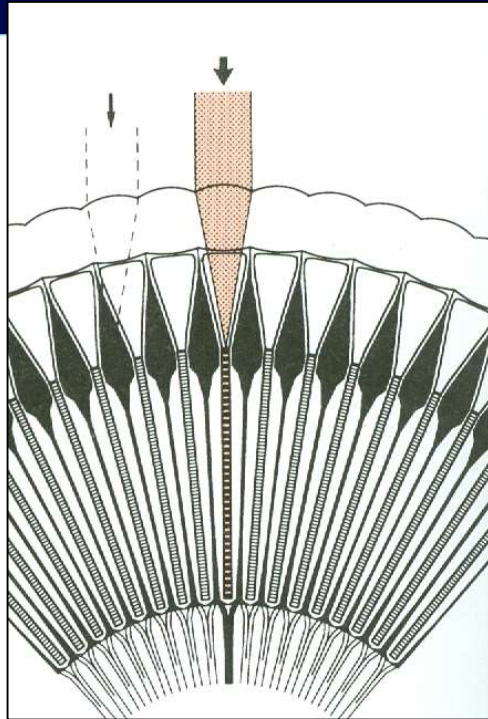


Fig. 7.3 Basic structure of an apposition eye, showing its construction from ommatidial elements. Modified from Duke-Elder (1958; Fig. 134)

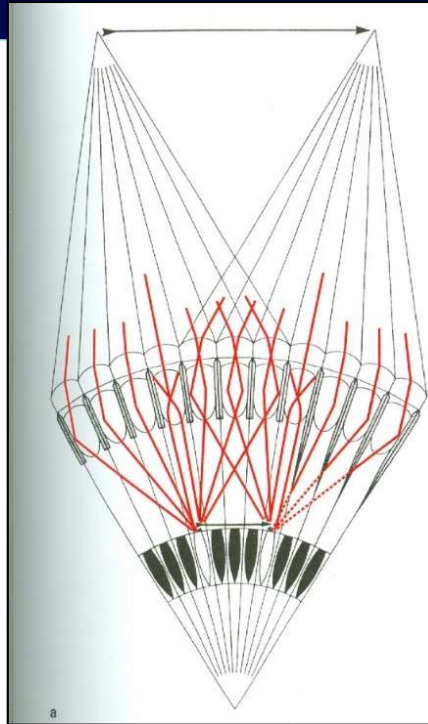
Strahlengang im Komplexauge



Appositionsauge:

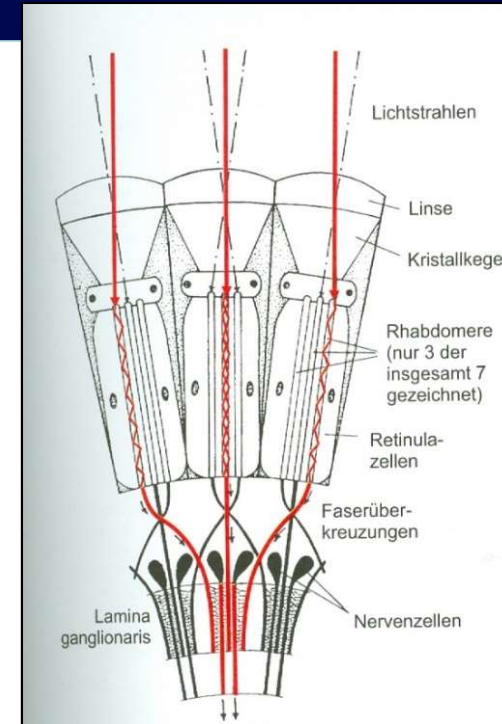
Jedes Rhabdom erhält nur das Licht aus dem Öffnungskegel seines Ommatidiums.

Penzlin Abb 18.28, 18.29, 18.30



Superpositionsauge:

Jedes Rhabdom sammelt Licht aus mehreren benachbarten Ommatidien

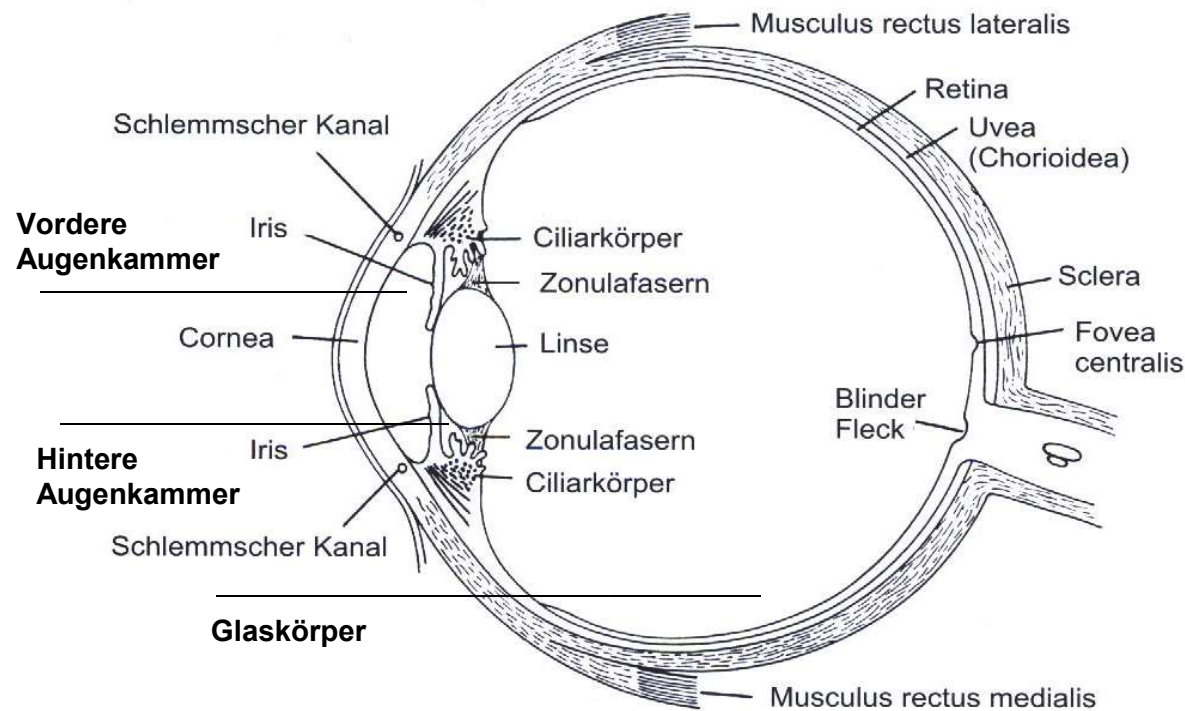


Neuronales Super-

positionsauge mit offenem Rhabdom:
Jedes Ommatidium erzeugt mehrere Bildpunkte, die neuronal fusioniert werden.

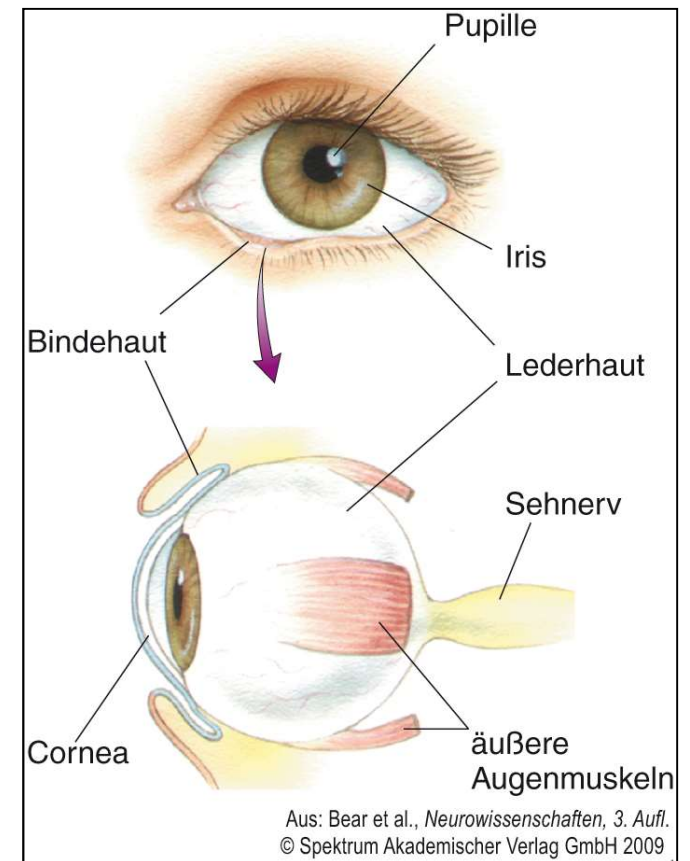
Säugetierge (Mensch): Horizontalschnitt

Horizontalschnitt



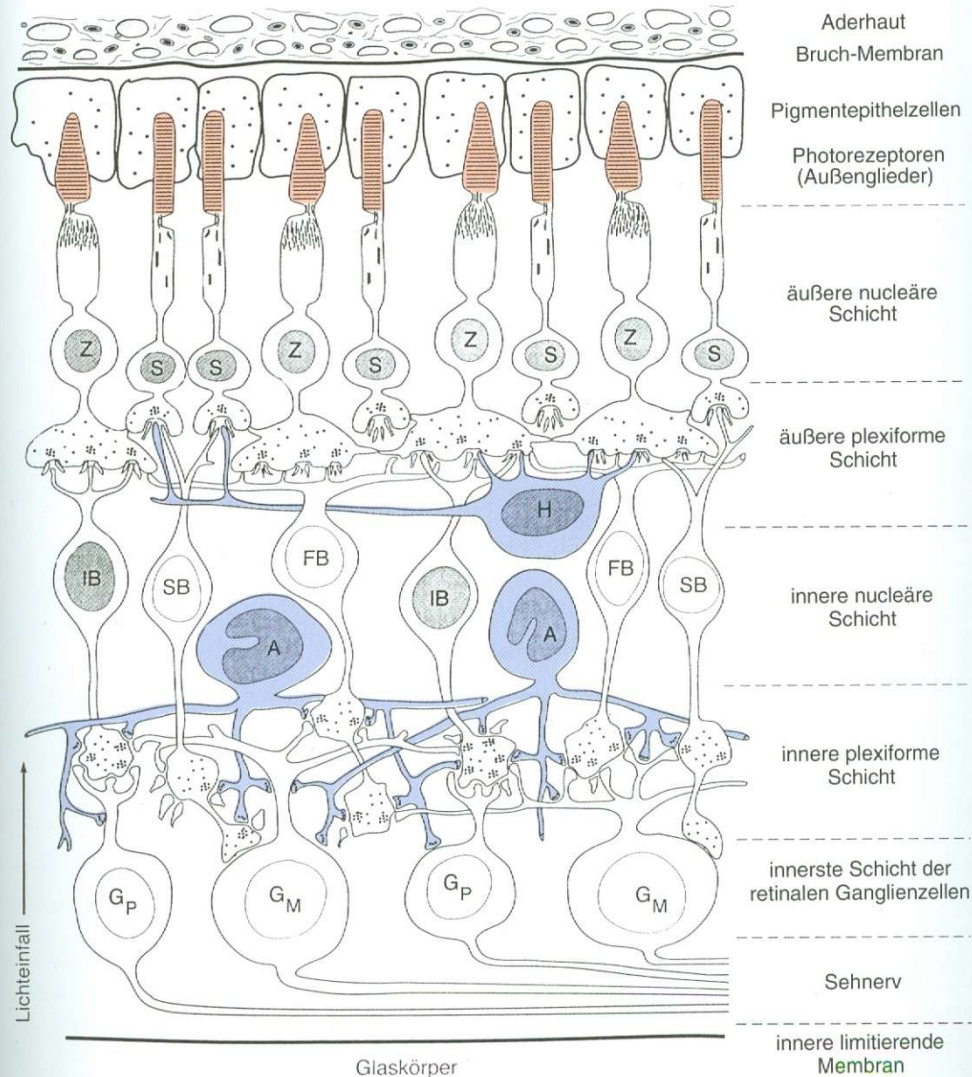
Penzlin p. 743

Ansicht



Baer p. 307

Retina des Säugetierauges

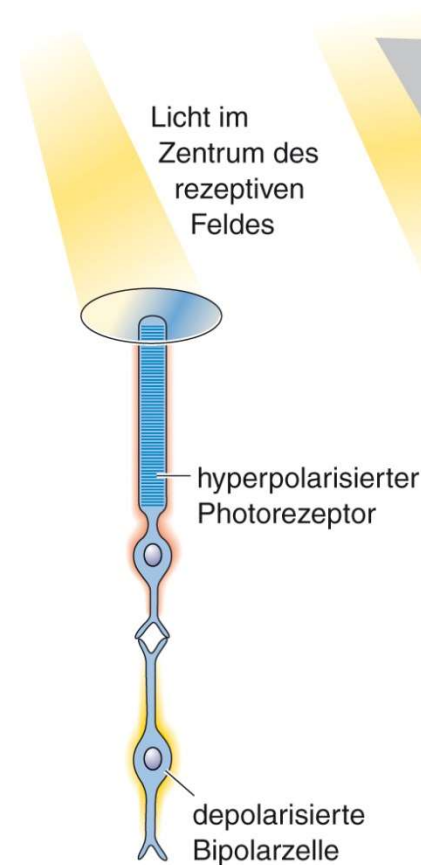
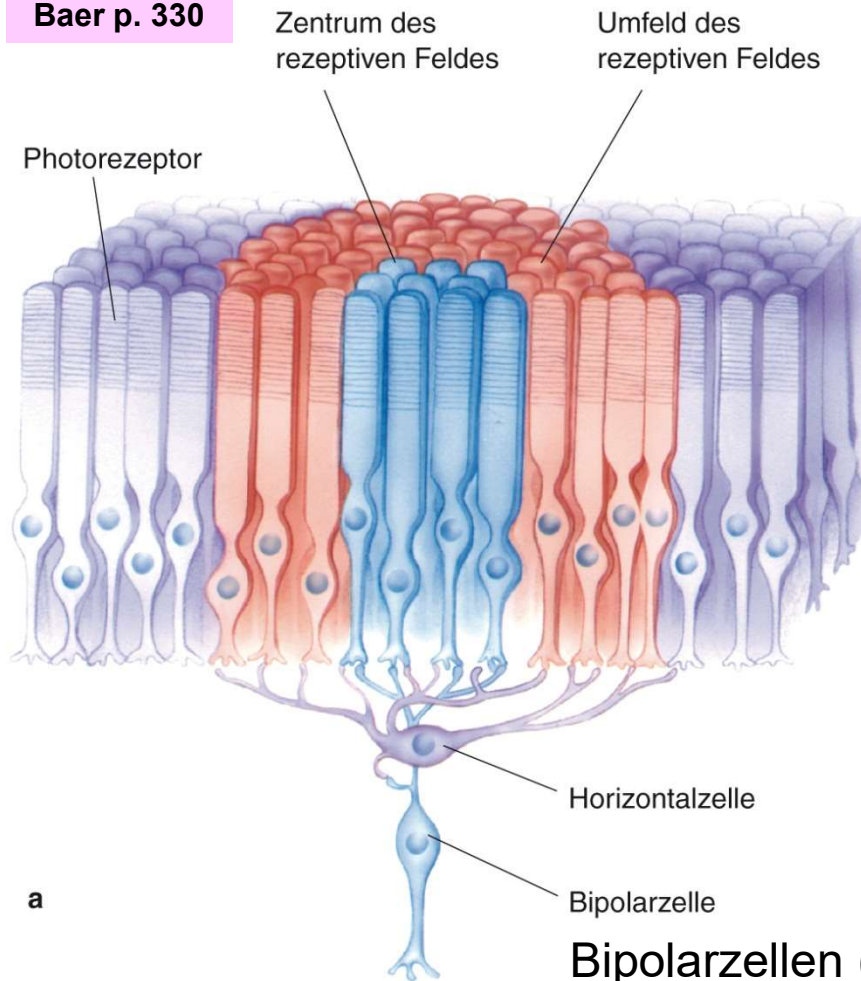


- | | | |
|--------------------------------------------------------|---|-------------------------------|
| S: Stäbchen | } | Rezeptor-
zelle |
| Z: Zapfen | | |
| SB: Stäbchen-
bipolarzelle | } | Bipolar
zelle |
| FB: Flache
Bipolarzelle | | |
| IB: Invaginierte
Bipolarzelle | | |
| H: Horizontalzelle | } | Laterale
Verschal-
tung |
| A: Amakrinzelle | | |
| G_p: Ganglienzelle
(parvozellulär) | } | Ganglien-
zelle |
| G_m: Ganglienzelle
(magnozellular) | | |

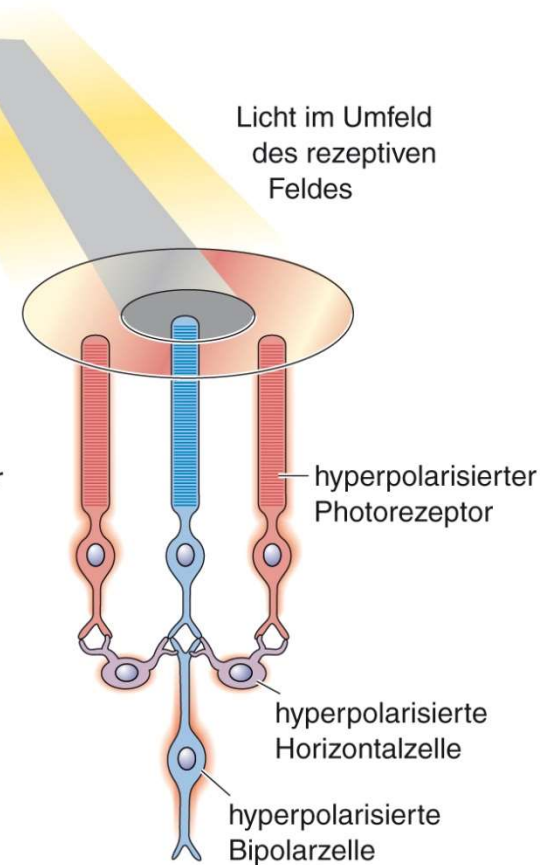
Penzlin p 669

Rezeptive Felder der Bipolarzellen

Baer p. 330



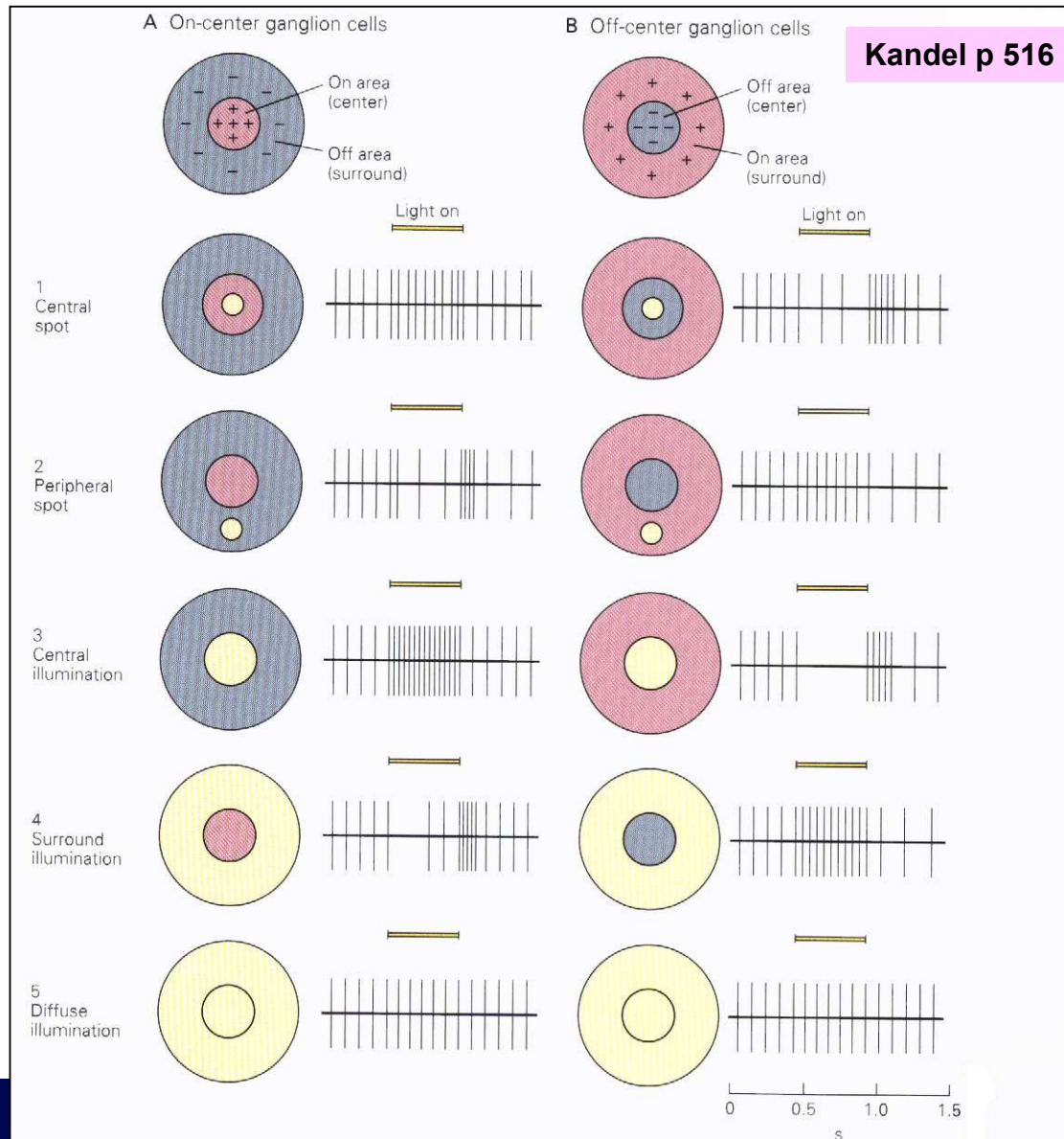
b direkter Weg



c indirekter Weg

Bipolarzellen (wie auch Horizontal- und Amakrinzellen) generieren keine Aktionspotentiale sondern nur graduierte Potentiale.

Rezeptive Felder der retinalen Ganglienzellen: on- und off-Zellen

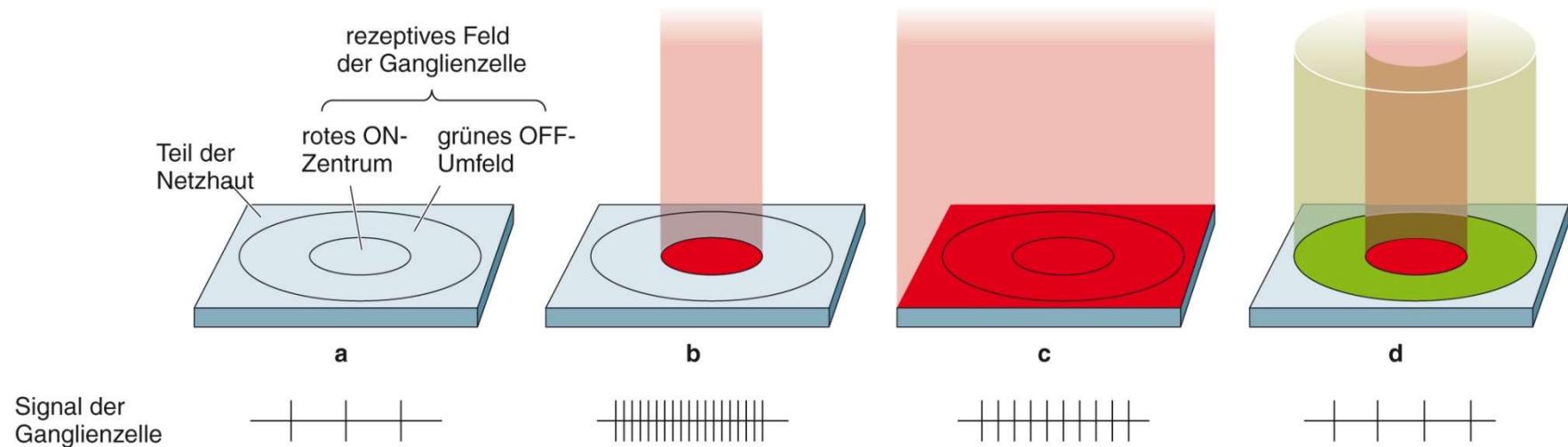


Ganglienzellen reagieren nicht auf diffuse Beleuchtung (5: nur Spontanaktivität).

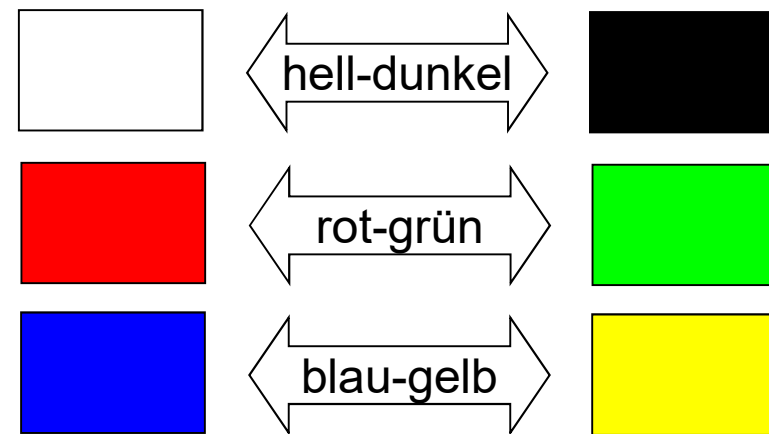
on-center-Zellen reagieren auf Beleuchtung des RF-Zentrums (1,3) und auf das Ausschalten einer Beleuchtung in der Peripherie (4). Durch anhaltende Beleuchtung der Peripherie werden sie gehemmt

off-center-Zellen reagieren auf Beleuchtung der Peripherie und auf das Ausschalten einer Beleuchtung im Zentrum. Durch anhaltende Beleuchtung des Zentrums werden sie gehemmt.

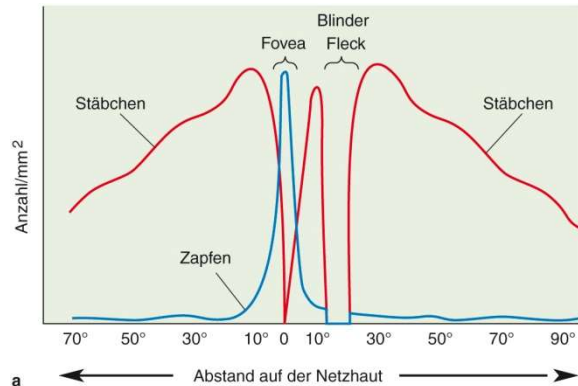
Gegenfarbzellen (color opponency)



Analog zu den on-off-Zellen gibt es weitere Ganglienzelltypen, die die Zapfensignale verrechnen. Gezeigt ist der Typ L-M (langminus mittelwellig). Daneben gibt es M-L, S-(M+L) und (M+L)-S. Die L-M und M-L Typen sind die Grundlage der Rotwahrnehmung.



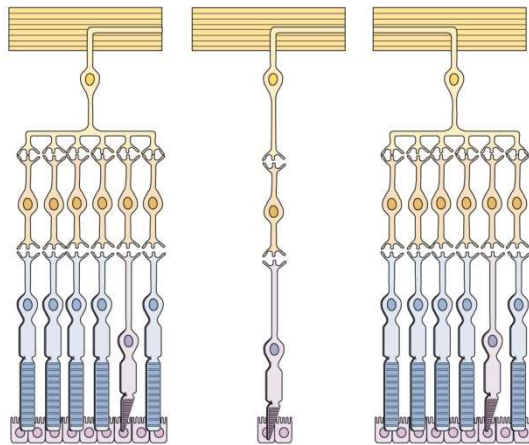
Zentrale und periphere Retina



a

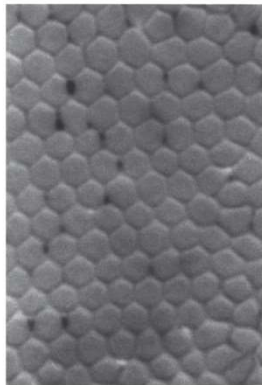
← Abstand auf der Netzhaut →

temporale Peripherie zentrale Netzhaut nasale Peripherie

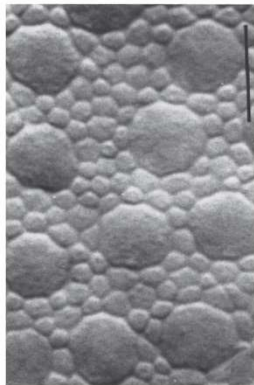


b

temporale Peripherie zentrale Netzhaut nasale Peripherie



c



d

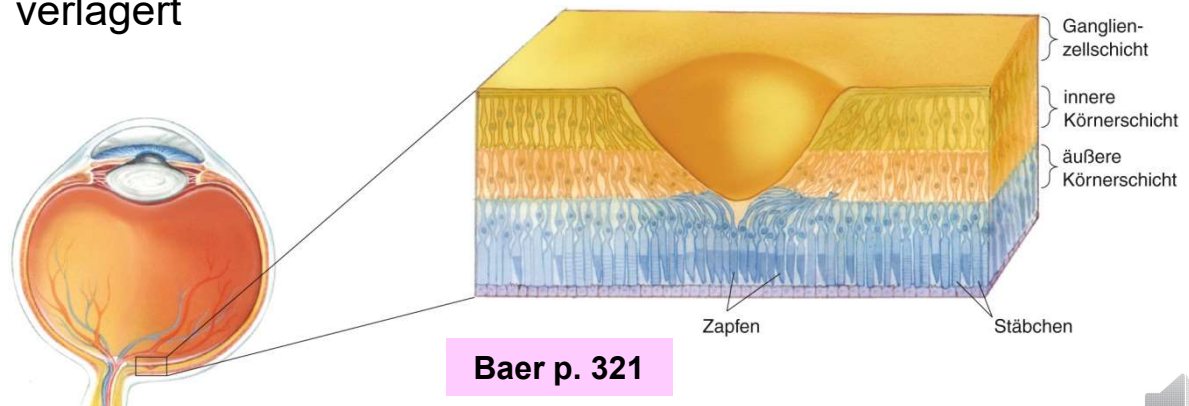
Baer p. 320

Links oben: Dichte von Stäbchen und Zapfen entlang eines Schnittes durch Fovea und blinden Fleck.

Links mitte: Verschaltung von Rezeptoren auf Ganglienzellen in der Fovea und in der Peripherie

Links unten: Aufsicht auf die zentrale (links) und periphere Retina (rechts). Im Zentrum sieht man nur Zapfen, außen wenige (große) Zapfen zwischen (kleineren) Stäbchen

Unten: Im Bereich des schärfsten Sehens (Fovea centralis = Sehgrube; Macula lutea = Gelber Fleck) sind die ableitenden Zellen vor den Rezeptoren zur Seite verlagert



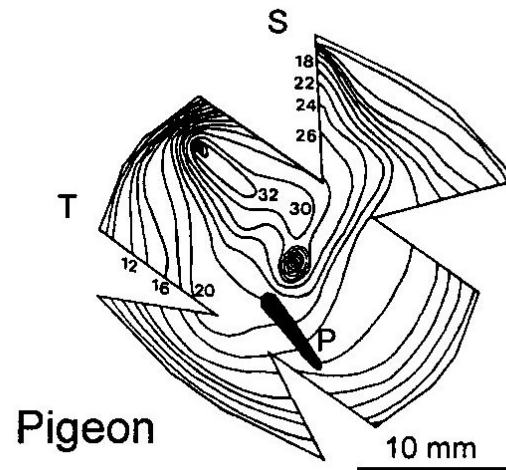
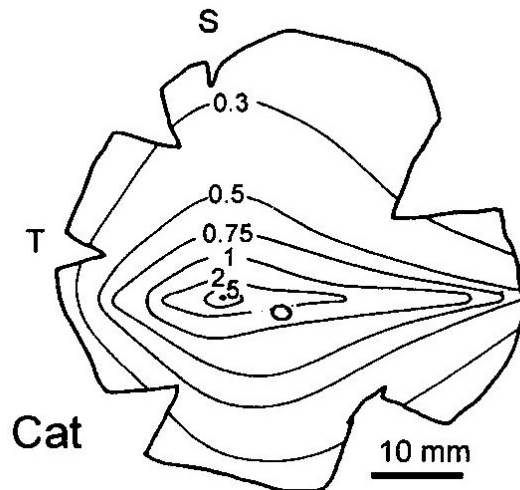
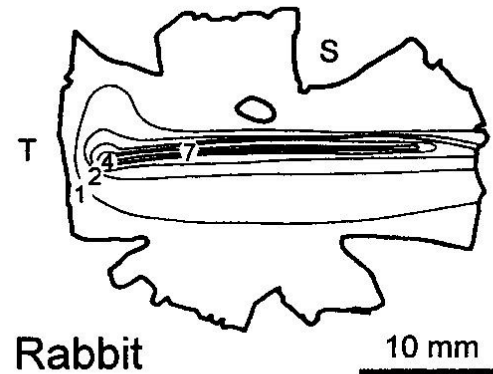
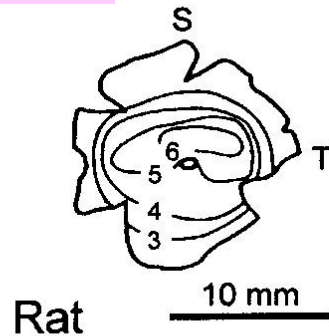
Baer p. 321

I: Auge

H. Mallot, Inst. Neurobiologie, WS 2021/22

Ganglienzelldichte (Höhenlinien auf ausgebreiteter Retina)

Land p 92



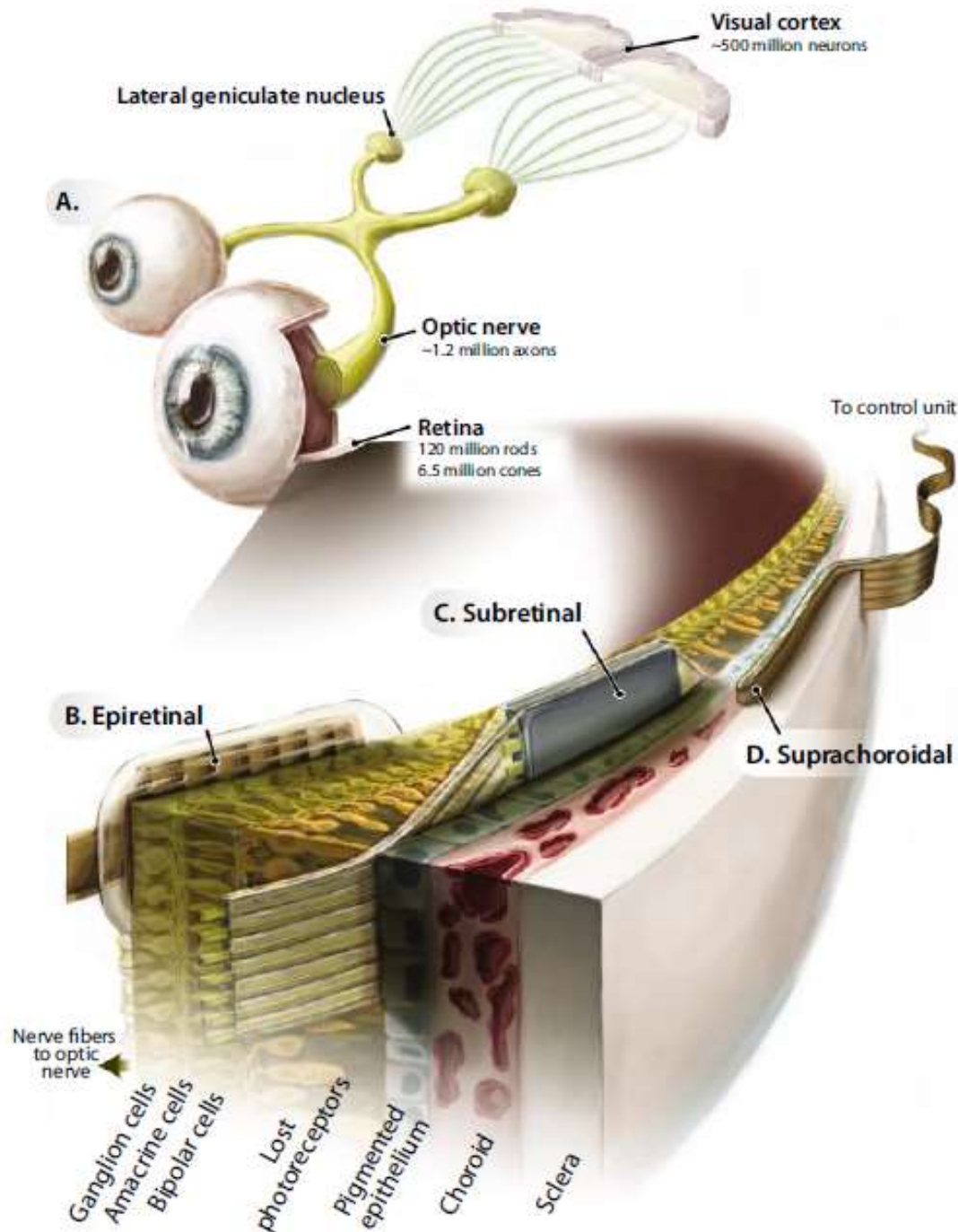
Ratte: gleichmäßiger Abfall zur Peripherie

Katze (und andere Raubtiere): Area centralis

Kaninchen (und andere Weidetiere): Visual streak

Taube: zwei Foveae

Retina Implantat



Epiretinal: Stimulation der Ganglienzellen, Bildaufnahme durch externe Kamera

Subretinal: Kombiniertes Array aus Photodioden und Elektroden, Stimulation von Bipolarzellen

Suprachoroidal: kein direkter Kontakt mit Nervenzellen. Bisher nur Tests mit Einzelelektroden

Zrenner, E: Fighting Blindness with Microelectronics. *Science Translational Medicine*, 2013

Zusammenfassung

- Augen bestehen aus **Photorezeptoren** und **bildgebendem (dioptrischem) Apparat**, der entweder nach dem Kamera- oder dem Kollimatorprinzip arbeitet.
- Es gibt zwei Haupttypen von Photorezeptoren. **Ciliäre Rezeptoren** (z.B. Wirbeltiere) sind sekundäre Sinneszellen, die bei Belichtung **hyperpolarisieren**. **Mikrovilläre Rezeptoren** (Insekten, Octopus) sind primäre Sinneszellen, die bei Belichtung **depolarisieren**.
- Die Transduktion beginnt mit der Isomerisierung von **11-cis-Retinal**, die durch eine Signalkaskade auf Ionenkanäle wirkt.
- In den Rezeptoren der Vertebraten fließt ein **Dunkelstrom** (Na^+ vom Außen- ins Innen-glied), der durch Belichtung reduziert wird.
- Bildgebende Apparate sind mehrfach unabhängig in der Evolution entstanden (**inverse und everses Auge**, Kamera- und Komplex-auge).
- Das **Linsenauge des Menschen** besitzt drei brechende Flächen (Cornea außen, Linse vorn, Linse hinten) an denen sich der Brechungsindex der Medien ändert.
- Die Linse ist über die **Zonulafasern** am **Ciliarmuskel** aufgehängt, der die Akkommodation der Linse bewirkt.
- Die **Retina** der Säugetiere enthält vertikale (**Bipolarzelle**) und horizontale (**Horizontalzellen, Amakrinzellen**) Verschaltungen. Ausgangszellen sind die **Ganglienzellen**
- Die Ganglienzellen haben rezeptive Felder vom "**center-surround**"-Typ (laterale Inhibition)

lesen Sie zu diesem Kapitel...



MF Bear, BW Connors, MA Paradiso.
*Neurowissenschaften. Ein grundlegendes Lehrbuch für
Biologie, Medizin und Psychologie.*
Spektrum Verlag, 3. Auflage 2009

Kapitel 9: Sehen: Peripherie

Weitere verwendete Literatur

- Heldmaier G, Neuweiler G, *Vergleichende Tierphysiologie. Band 1 Neuro- und Sinnesphysiologie.* Berlin etc.: Springer 2003
- Kandel ER, Schwartz JH, Jesell TM. *Principles of neural science.* 4. Auflage. McGraw-Hill 2000
- Land MF, Nilsson D-E, *Animal Eyes* Oxford: Oxford University Press 2002
- Moyes CD, Schulte PM, *Tierphysiologie.* München etc: Pearson Education 2008
- Penzlin H, *Lehrbuch der Tierphysiologie.* Springer, 8. Auflage, 2015.
- Wehner R, Gehring W, *Zoologie.* 27. Auflage, Stuttgart: Thieme, 2007