Farbensehen je nach Lebensumfeld

Von Tetrachromaten über Dichromaten hin zu Menschen und „Mantis Shrimps" – schließlich sogar zu biologisch inspirierten Farb-Polarisationsbildsensoren

Rolf Kickuth

Abbildung 1: Optische Kommunikation hat verschiedene Möglichkeiten. Eine spezielle Farbe kann entscheidend für das Überleben sein; dazu muss man sie aber erkennen... Wie für viele Falterfische typisch hat auch der Kupferstreifen-Pinzettfisch (*Chelmon rostratus*) (a) im hinteren Bereich der Rückenflosse einen auffälligen, weiß umsäumten, schwarzen Augenfleck. Dieser Augenfleck ist eine Anpassung an optisch orientierte Fressfeinde. Raubfische fokussieren sich bei der Verfolgung ihrer Beutefische häufig auf deren Augen und werden so in Hinblick auf deren Fluchtrichtung getäuscht. (Foto: BS Turner Hof). Der Schreckliche Pfeilgiftfrosch (*Phyllobates terribilis*) hingegen, auch als gelber Blattsteiger bezeichnet, signalisiert allein schon durch seine grellgelbe Farbe: „Besser, Du frisst mich nicht." Er gilt als eines der giftigsten Tiere und als die giftigste Froschart. Sie wurden von den Chocó-Indianern Kolumbiens als Pfeilgiftfrösche benutzt, wie von anderen indigenen Völkern Südamerikas besonders giftige Arten der Familie Baumsteigerfrösche (Dendrobatidae), um mit ihrem Hautgift Blasrohrpfeile zu imprägnieren (Foto: Micha L. Rieser).

Farbe verschafft einen evolutionären Vorteil, beispielsweise zum Auffinden geeigenter Nahrung, zur Warnung vor Gefahren (Abbildung 1) oder zur Wahrnehmung von Emotionen durch die Art der Hauttönung. Farbe ist zunächst einmal eine bestimmte Wellenlänge – oder eine Mischung mehrerer – aus dem Spektrum der elektromagnetischen Wellen, und zwar einem speziellen Teil davon: dem des sichtbaren Lichts. Damit nimmt man schon Bezug auf die Physiologie von Lebewesen, denn prinzipiell unterscheidet sich Licht nicht von Radiowellen oder von Röntgenstrahlung. Dass Menschen elektromagnetische Wellen gerade in einem Bereich von ca. 380 nm (tiefes Blau) und bis etwa 780 nm (dunkles Rot) wahrnehmen, hat mit der Strahlung der Sonne zu tun. Zwischen diesen Wellenlängen liegt das Maximum ihrer Strahlungsintensität (Abbildung 2). Etliche Anteile fallen auch noch ins Ultraviolette – und wen wundert es: Das Erkennen ultravioletten Lichtes ist in der belebten Natur durchaus verbreitet. Hingegen ist es in der Natur mit der Fähigkeit, Bilder im Infraroten zu erkennen, nicht weit gediehen. Wahrscheinlich ist einfach die Energie dieser elektromagnetischen Strahlung zu gering, um geeignete molekulare Veränderungen auszulösen und so eine Signalkaskade in den Organismen freizusetzen. Andererseits schaffen es einige Tiere sogar, die Polarisation des Lichtes zu erkennen und für ihr Verhalten auszuwerten. Die Evolution des Sehens und insbesondere des Farbsehens zeigt auch auf, wie sich Organismen ökologische Nischen erschließen.

Der Autor

Rolf Kickuth (66) ist Chemiker und Verleger der CLB. 1990 entwickelte der Autor mit der „AXON" eine Zeitung für künstliche Intelligenz, insbesondere künstliche neuronale Netze. In den späteren 1990er Jahren war er auch Chefredakteur des „Informatik-Spektrum", der Hauszeitschrift der Gesellschaft für Informatik. Ebenso war er seit 1985 zunächst beim Verlag Chemie, später in seinem Verlag „Rubikon" für die Schweizer Wochenzeitung „Chemische Rundschau" redaktionell tätig, von 1994-1999 als Leiter der Redaktion Deutschland.

Farbwahrnehmungsmechanismen hängen in hohem Maße von evolutionären Faktoren ab, von denen man annimmt, dass der wichtigste das Auffinden geeigneter Nahrungsquellen ist. Bei pflanzenfressenden Primaten ist die Farbwahrnehmung für das Auffinden der besten Blätter wesentlich. Bei Kolibris werden bestimmte Blumensorten oft auch an der Farbe erkannt. Raubtiere verwenden auch Farbsicht, um ihre Beute zu finden. Daher ist es verständlich, dass nachtaktive Säugetiere ein weniger entwickeltes Farbsehen haben, da in fortgeschrittener Dämmerung und in der Dunkelheit nicht ausreichend Licht für die korrekte Funktion der farbempfindlichen Zellen im Auge, den Zapfen, vorhanden ist. Für die reine Lichterkennung und Darstellung von Hell-Dunkel-Kontrasten sind Sinneszellen zuständig, die man Stäbchen nennt; dazu später mehr.

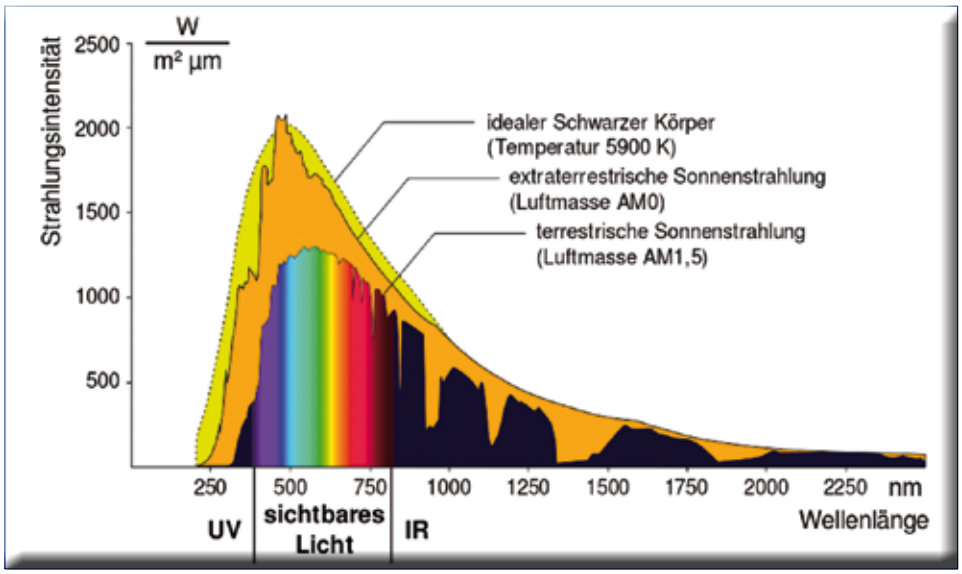


Abbildung 2: Die elektromagnetische Strahlung der Sonne hat ihr Maximum bei etwa 500 nm Wellenlänge (blau-grünes Licht), reicht aber von harter Röntgenstrahlung mit weniger als 0,1 nm bis zu langen Radiowellen. Die Abbildung zeigt die Intensität der Sonnenstrahlung bei Luftmasse (Air mass, AM) AM 0 (erdnaher Weltraum) und AM 1,5 (etwa zum Sonnenhöchststand in Karlsruhe) im Vergleich zur Emission eines idealen Schwarzen Körpers bei einer Temperatur von 5900 K.

Farbsehen früh entwickelt

Nach der noch heute verbreiteten Lehre des Evolutionstheoretikers Ernst Mayr (1904-2005) ist das Auge in der Evolution mehr als 40 mal völlig unabhängig, konvergent, entstanden. Neuere Studien gehen sogar von 50 bis 100 facher Evolution des bilderzeugenden Auges aus. Die Entwicklung des Auges insgesamt wurde bereits in CLB 9/10-2018 in dem Themenschwerpunkt „Biologische Evolution“ auf den Seiten 427-428 behandelt.

Das Farbsehen hat sich dann bemerkenswerter Weise recht schnell zu tetrachromatischem Sehen hin entwickelt. Zu diesen Tetrachromaten – Lebewesen, welche vier Arten von Farbrezeptoren zum Sehen benutzen – gehören Vögel, Reptilien und Teleostfische (Knochenfische; sie machen rund 96 % der Fische aus). Dies deutet darauf hin, dass die gemeinsamen Vorfahren dieser Landwirbeltiere (Tetrapoden) schon vor rund 360 Millionen Jahren tetrachromatisch sehen konnten.

Neben Wirbeltieren, die einzigen an Land lebenden Tiere mit Farbseh-Fähigkeiten, können auch Gliederfüßer (Arthropoden) Farben erkennen. Aquatische Arthropoden wie Krustentiere haben ebenfalls eine Farbwahrnehmung.

Farbensehen in Kürze

- Farbensehen ist evolutionär früh zu weit verbreitetem tetrachromatischen Sehen hin entstanden.
- Säugetiere, die den Meteoriteneinschlag vor über 60 Millionen Jahren überstanden, rückentwickelten das Sehen hin zu dichromatischem Farbsehen.
- Genverdopplung brachte u. a. den Menschen trichromatisches Sehen.
- Opsine bilden die molekularen Grundlagen des Sehprozesses, sind Bestandteil der Sehpigmente; Zapfen sind die zelluläre Basis.
- Farbwahrnehmung ist nicht gleich Farbspektrum. Man unterscheidet zwischen Farbreiz, Farbvalenz und Farbempfindung.
- Im Gehirn des Menschen findet eine sehr komplexe Farbverarbeitung statt, die bis hin zur Synästhesie führen kann.
- Andere Tiere haben teilweise eine große Vielzahl von Sehpigmenten, verfügen auch über Filterprozesse in den Augen, können UV- und wohl auch IR-Licht, teilweise auch polarisiertes Licht wahrnehmen. Fangschreckenkrebse führen die Liste komplexer Sehfähigkeiten an.
- Bio-inspirierte Farb-Polarisationsbildsensoren ahmen die Fähigkeiten der Augen dieser „Mantis-Shrimps“ nach.

Unterschiedliche Ausbildungen des Farbsehens

Woher weiß man das? Nun, man schaut auf molekulare Grundlagen und auf die Interaktion von Molekülen mit Licht. Wie bei den Wirbeltieren unterscheiden sich beispielsweise bei den Arthropoden die Details der Farbdetektion, aber die Moleküle, die die Erkennung leisten, sind sehr ähnlich. Man nennt sie Farbsehpigmente, einfach auch Sehpigmente, auch Opsine; dieser Begriff hat im Englischen und Deutschen unterschiedliche Bedeutung (s. u.).

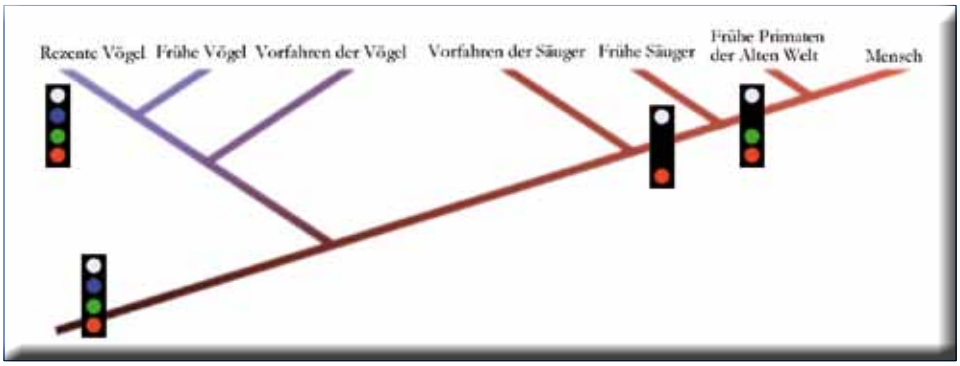


Abbildung 3: Schema zur Evolution der Zapfentypen bei Wirbeltieren.

Tetrachromaten

Wenn man die für Color-Vision-Pigmentproduktion verantwortlichen Opsin-Gene untersucht, findet man vier Sehpigment-Opsine in Vögeln, Reptilien und Knochenfischen. Sie konnten wie gesagt tetrachromatisch sehen (s. u.).

Dichromaten

Heutzutage besitzen die meisten Säugetiere eine dichromatische Sicht, die der Protanopie Rot-Grün-Blindheit entspricht. Sie können somit violettes, blaues, grünes und gelbes Licht sehen, nicht aber ultraviolettes und tiefrotes Licht. Offenbar verloren Säugetiere während ihrer langen Zeit im Mesozoikum, als sie als dunkelaktive Tiere lebten, einen Großteil ihrer Fähigkeit zum Farbsehen (Abbildung 3). Der Grund: Vor 66 Millionen Jahren schlug ein großer Meteorit auf der Erde ein; die Saurier fielen diesem Ereignis und seinen atmosphärischen und klimatischen Folgen zum Opfer. Die Fähigkeit zum Graben hat jedoch wohl dazu beigetragen, dass Säugetiere das große Artensterben überleben. Die Säugetierarten hatten zu dieser Zeit bereits begonnen, sich zu differenzieren, waren aber im Allgemeinen noch klein, in der Größe vergleichbar mit Spitzmäusen. Diese geringe Größe hätte ihnen geholfen, Schutz in unterirdischen Umgebungen zu finden.

Abbildung 4: Der Rote Brüllaffe ist der einzige trichromate Neuweltaffe. Untersuchungen haben ergeben, dass diese Sehfähigkeit auf die Unterscheidung von Früchten und Blättern optimiert ist (Foto: Petra Karstedt).

Dann vergrößerten sich die überlebenden Säugetiere und wanderten durch eine breite genetische Streuung von einem Untergrundleben wieder auf die Oberfläche der Erde, wobei die meisten Arten ihre relativ schlechte Farbwahrnehmung behielten. Ausnahmen gelten für einige Beuteltiere, die möglicherweise ihre ursprüngliche Farbwahrnehmung beibehielten – und einige Primaten einschließlich des Menschen.

Trichromaten

Seit jener Zeit haben Primaten durch den Mechanismus der Genduplikation das trichromatische Farbsehen neu entwickelt, wobei sie unter einem ungewöhnlich hohen Entwicklungsdruck standen , das Farbsehen besser zu erreichen als der Säugetierstandard. Trichromaten sind Lebewesen, die drei verschiedene Arten von Zapfen als Farbrezeptoren in der Netzhaut haben (Abbildung 5). Die Fähigkeit, Rot- und Orangetöne wahrzunehmen, ermöglicht es auf diese Weise Baumbewohnern, sie von Grün zu unterscheiden.

Dies ist besonders wichtig für Primaten beim Nachweis von roten und orangefarbenen Früchten sowie nährstoffreichen neuen Blättern, bei denen die roten und orangefarbenen Carotinoide noch nicht durch Chlorophyll überdeckt werden. Forschungen haben ergeben, dass die spektrale Trennung zwischen zwei Zapfen-Zellarten (L- bzw. M-Zapfen, s. u.) der optimalen Erkennung von Obst gegen Laub sehr proportional ist. Die Reflexionsspektren von Früchten und Blättern, die *Alouatta seniculus*, der Rote Brüllaffe (Abbildung 4), natürlich verzehrt hat, wurden dafür analysiert [1]. Auch der Geruchssinn könnte ein Faktor bei der Ausweitung des Farbsehens gewesen sein. Studien deuten darauf hin, dass der Verlust von Riechrezeptorgenen mit dem sich entwickelnden Merkmal des vollen trichromatischen Sehens zusammenfiel [2]. Eine andere Annahme ist, dass die Erkennung der Hautrötung und damit der Stimmung die Entwicklung des Primatentrichromats beeinflusst haben könnte.

Genetische Prozesse hin zum Trichromaten

Altweltaffen (Affen der Alten Welt: Eurasien und Afrika) und Menschenaffen sind normalerweise Trichromaten. Sowohl Männchen und Weibchen besitzen bei ihnen drei Sehpigmente, die empfindlich auf kurz-, mittel- und langwelliges Licht sind. Hingegen sind bei fast allen Affen der Neuen Welt (Neuweltaffen oder Breitnasenaffen (*Platyrrhini*): Primaten des amerikanischen

Kontinents) sind Männchen und homozygote Weibchen Dichromaten, während heterozygote (mischerbige) Weibchen Trichromate sind. Ausnahmen bei den Neuweltaffen sind als beständige Trichromate die Brüllaffen.

Das Pigment für längerwelliges Licht ist bei allen Säugetieren auf dem X-Chromosom kodiert. Daher wurde angenommen, dass die Trichromatie bei den Altweltaffen durch eine Genduplikation und anschließende Mutation eines der Gene erfolgte.

Jedoch tritt beispielsweise bei Totenkopfaffen (Neuweltaffen) das Gen für den langwelligen Rezeptor in drei Allelen (verschiedene Genformen an einer bestimmten Stelle des Chromosoms, verursacht durch Mutation) auf, deren Empfindlichkeit zwischen der der menschlichen M- und L-Zapfen liegt. Da die Kodierung ebenfalls auf dem X-Chromosom erfolgt, sind alle Männchen Dichromaten. Etwa zwei Drittel der Weibchen sind Trichromaten, denn durch ihre zwei X-Chromosomen besteht die Möglichkeit, zwei verschiedene Allele zu besitzen.

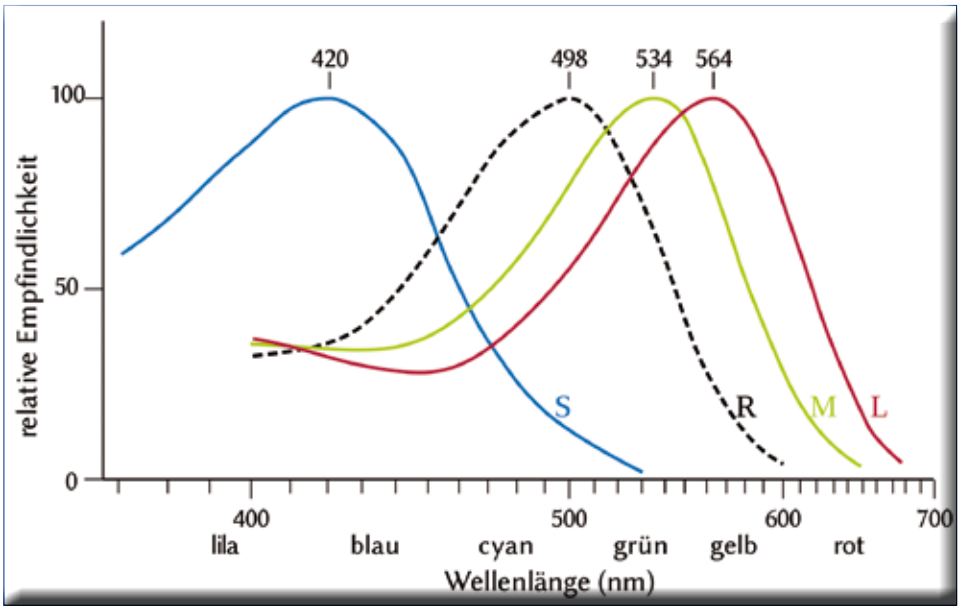


Abbildung 5: Normierte Pigmentabsorption bei Trichromaten, hier der menschlichen Fotorezeptoren in Stäbchen (schwarz gestrichelt) und den drei Zapfenarten (blau, grün, rot bzw. mit kurzer (S), mittlerer (M) und langer (L) Wellenlänge) [4].

Die erste Hypothese ist, dass das Zwei-Gen-System (M und L) der Altweltaffen (*Catarrhini*) aus einem Crossing-Over-Mechanismus hervorgegangen ist. Ungleiche Kreuzungen zwischen den Allelen tragenden Chromosomen für L- und M-Varianten könnten zu einem separaten L- und M-Gen auf einem einzelnen X-Chromosom geführt haben. Die alternative Hypothese ist, dass der Opsin-Polymorphismus in Neuweltaffen entstanden ist, nachdem sie von den Altweltaffen abgewichen waren. Nach dieser Hypothese wurde ein einzelnes X-Opsin-Allel in *Catarrhini* dupliziert, und die M- und L-Opsine divergierten später durch Mutationen, von denen ein Gen-Duplikat betroffen war, nicht jedoch das andere.

Da die Pigmente der Zapfen bei Neu- und Altweltaffen fast identisch sind, wird nun vermutet, dass zuerst die Mutation und Aufspaltung in mindestens zwei Allele erfolgte und erst nach Trennung der Kontinente bei den Altweltaffen die Genverdoppelung auftrat (Abbildung 6).

Da Neuweltaffen auf dem X-Chromosom nur ein einziges Sehpigment haben, muss die Verdopplung nach der Trennung der Genpools der Vorfahren der Alt- und Neuweltaffen durch das Auseinanderdriften von Afrika und Südamerika durch die Kontinentalverschiebung vor etwa 40 Millionen Jahren erfolgt sein.

Genverdopplung ist eine Art der Genmutation. Sie entsteht zum Beispiel durch ungleiches Crossing over entweder zwischen homologen Chromosomen oder zwischen Schwesterchromatiden. Man unterscheidet zwischen partieller und vollständiger Genduplikation. Das Chromosom wird dadurch größer, die DNA-Matrix länger. Diese Mutation kann in der Regel nicht durch eigene Reparaturmechanismen behoben werden und führt durch die schwerwiegende Veränderung der Gensequenz häufig zu angeborenen Defekten. Die Genduplikation gilt aber auch als ein wesentlicher Mechanismus der Evolution. Durch Mutationen der Gen-Kopie können funktionell neue Gene entstehen bzw. das Spektrum der ursprünglichen Genaktivität erweitert wer-

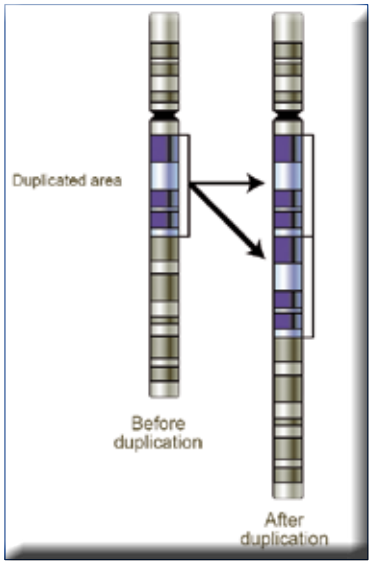


Abbildung 6: Schematische Darstellung einer Genduplikation (Abb.: US National Institutes of Health).

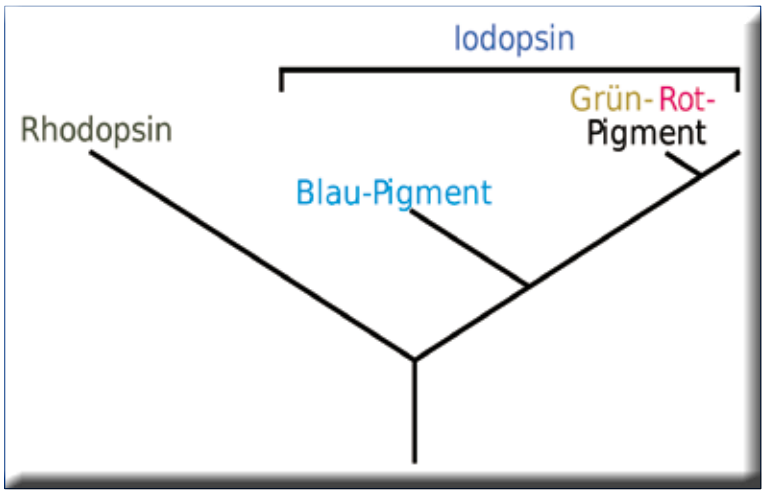


Abbildung 7: Hypothetischer Opsin-Stammbaum des Menschen auf Grund von Übereinstimmungen der Basensequenzen der Opsin-Gene.

den – so dass etwa aus einem Dichromaten ein Trichromat entsteht. Ein anderes Beispiel ist die Familie der Hämoglobine mit unterschiedlichen Affinitäten für Sauerstoff. Aus Genduplikationen können aber auch Pseudogene entstehen. Zahlreiche Genduplikationen etwa von olfaktorischen Rezeptorgenen liegen im Erbgut verschiedener Menschen in unterschiedlicher Form und Häufigkeit vor und bilden „Gene copy number variants“ (Kopienzahlvarianten).

Molekulare Familien und Mechanismen

Die Sehpigmente bezeichnet man wie schon erwähnt oft mit der Molekülklassenbezeichnung „Opsine“. Es sind eine Gruppe von Proteinen, die über das in den Photorezeptorzellen der Retina vorhandene Chromophor-Retinal lichtempfindlich gemacht werden. Fünf Opsingruppen sind am Sehen beteiligt und vermitteln die Umwandlung eines Lichtphotons in ein elektrochemisches Signal. Ein weiteres in der Säugetier-Retina gefundenes Opsin, Melanopsin, ist an zirkadianen Rhythmen und Pupillenreflexen beteiligt, jedoch nicht an der Bilderzeugung. Diese Bezeichnung „Opsin“ für ein komplettes Sehpigment findet man vorwiegend in der angloamerikanischen Beschreibung. Im Deutschen bezeichnet „Opsin“ den Proteinanteil eines Sehpigments, das insgesamt aus einem Protein sowie einem Chromophor besteht (Abbildung 7).

Opsine können auf verschiedene Weise klassifiziert werden, einschließlich Funktion (Sehen, Phototaxis, Photoperiodismus usw.), Art des Chromophors (Retinal, Flavin, Bilin), Molekülstruktur (Tertiär, Quaternär), Signalausgabe (Phosphorylierung, Reduktion, Oxidation) etc. Es gibt zwei Gruppen von Proteinen, die als Opsine bezeichnet werden: Typ I-Opsine werden von Prokaryoten (Einzeller ohne Zellkern) und von einigen Algen (als Bestandteil von Channelrhodopsinen) und Pilzen eingesetzt, während Tiere Typ II-Opsine verwenden. Außerhalb dieser Gruppen wurden keine Opsine gefunden, etwa in Pflanzen.

Zunächst wurde angenommen, dass Typ I und Typ II aufgrund struktureller und funktionaler Ähnlichkeiten miteinander verwandt sind. Mit dem Aufkommen der genetischen Sequenzierung wurde deutlich, dass die Sequenzidentität nicht größer war, als durch einen Zufallswert zu erklären war. Neuere Untersuchungen haben allerdings wieder eine phylogenetische Beziehung zwischen den beiden gefunden, also eine genetische Verwandschaft. Demnach gehören sowohl Typ-I- als auch Typ-II-Opsine zu der Transporter-Opsin-G-Protein-gekoppelten Rezeptor-Überfamilie, abgekürzt TOG. Das ist eine Protein-Superfamilie aus integralen Membranproteinen, üblicherweise aus 7 oder 8 Transmembran-α-Helix-Segmenten (TMS). Derzeit gibt es 12 anerkannte Familien innerhalb der TOG-Superfamilie [3]. Eine davon ist die Familie der G-Protein-gekoppelten Rezeptoren (GPCR).

Die Familie der G-Protein-gekoppelten Rezeptoren stellt mit mehr als 1000 verschiedenen Mitgliedern selbst eine riesige Proteinfamilie dar. G-Protein-gekoppelte Rezeptoren sind für die Verarbeitung von Licht-, Geruchs- und einer Vielzahl von Geschmacksreizen verantwortlich. Sie spielen eine entscheidende Rolle bei Entzündungsprozessen, der gezielten Zellbewegung (Taxis), dem Transport von Stoffen durch die Zellmembran (Endozytose und Exozytose) sowie beim Zellwachstum und bei der Zelldifferenzierung. Sie sind darüber hinaus als Zielstrukturen für die Wirkung von Hormonen, wie Adrenalin oder Glucagon, und Neurotransmittern, wie Serotonin und Acetylcholin, verantwortlich. Auch einige Viren nutzen G-Protein-gekoppelte Rezeptoren als Bindungsstellen für den Eintritt in die Zelle, beispielsweise das HIV. G-Protein-gekoppelte Rezeptoren hat man nur in Eukaryonten einschließlich der Hefe sowie in Tieren gefunden.

G-Protein-gekoppelte Rezeptoren kommen in fast allen Lebewesen vor. Besonders zahlreich sind sie bei Wirbeltieren zu finden. Beim Menschen konnten bisher etwa 800 G-Protein-gekoppelte Rezeptoren identifiziert werden. Diese werden durch etwa 3 % des menschlichen Genoms kodiert. Bei über 140 der ca. 800 G-Protein-gekoppelten Rezeptoren ist der endogene Ligand nicht bekannt, und sie werden deshalb als Orphan-GPCRs bezeichnet.

GPCR weisen also Moleküle außerhalb der Zelle nach und aktivieren interne Signaltransduktionswege und letztendlich Zellreaktionen. Als G-Protein-gekoppelte Rezeptoren im engeren Sinn werden alle heptahelikalen, das heißt mit 7 Helices in der Zellmembran verankerten Rezeptoren

bezeichnet, die zur Bindung und Aktivierung von G-Proteinen befähigt sind. Zusätzlich zur Bindung von G-Proteinen sind viele dieser Rezeptoren in der Lage, auch mit anderen signalweiterleitenden Proteinen zu interagieren. Sowohl Typ I- wie auch Typ II-Opsine gehören zur großen Familie der heptahelikalen GPCR (Abbildung 8).

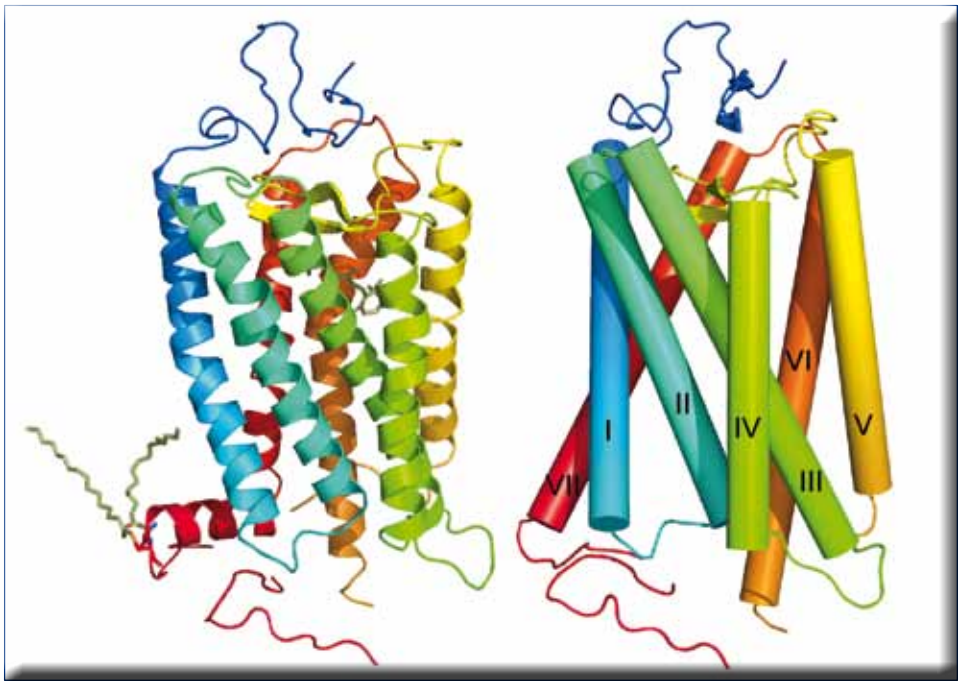


Abbildung 8: Schematische Darstellung der Struktur und Nummerierung der Helices eines GPCR, und zwar des Rhodopsins, ein heptahelikaler Rezeptor. Die dreidimensionale Strukturaufklärung eines G-Protein-gekoppelten Rezeptors bei Wirbeltieren, des Rhodopsins des Hausrinds, gelang im Jahr 2000 mit Hilfe der Röntgenstrukturanalyse [5].

Uneinheitliche Nomenklatur

Die Namen der unterschiedlichen Sehpigmente wurden zunächst häufig aus einem ihre eigene Farbe charakterisierenden Präfix, gefolgt vom Wort -opsin, gebildet. So war etwa Cyanopsin das blaue Sehpigment und Chloropsin das gelb-grüne Sehpigment. Nachdem erkannt wurde, dass die Farbabsorption des kompletten Sehpigments nur wenig seinem Chromophor, dafür umso mehr von der räumlichen Anordnung des Opsin-Proteins abhängt, wurden diese Bezeichnungen allmählich geändert. Nun bezeichnet man eher den Einsatzort oder die Sensitivität des Pigments, oft auch das gesamte Sehpigment und nicht nur seinen Proteinanteil als Opsin. Dementsprechend spricht man neuerdings beispielsweise nur noch vom rot-sensitiven oder LW-Opsin (langwelliges Opsin bzw. long wavelength opsin). Lediglich beim farbneutralen Sehpigment der Stäbchen dominiert weiterhin sein historischer Trivialname Rhodopsin (Sehpurpur).

Beim Menschen wird

- Rhodopsin nach seiner Eigenfarbe *Purpur* bezeichnet und absorbiert maximal bei etwa 500 nm Grün;
- Porphyropsin nach seiner Eigenfarbe *Purpur* bezeichnet und absorbiert maximal bei etwa 534 nm Grüngelb;
- Iodopsin nach seiner Eigenfarbe *Violett* bezeichnet und absorbiert maximal bei etwa 564 nm Gelbgrün; sowie
- Cyanopsin nach seiner Eigenfarbe *Türkis* bezeichnet; es hat sein Absorptionsmaximum bei etwa 420 nm.

In in der allgemeinen Biosensorik stellen sich die Opsine noch vielfältiger dar. Zudem ergeben schon kleine Variationen im Aufbau des Opsin-Proteins unterschiedliche Absorptionsspektren der jeweils verglichenen, individuellen Pigment-Varianten. Das Absorptionsmaximum kann einem spezifischen Opsin also nur bei gleichzeitiger Angabe wenigstens des gebundenen Retinals und der zoologischen Herkunft zugeordnet werden, und selbst dann ist dieser Wert nur als Standardwert der Vertreter dieser angegebenen Spezies zu verstehen.

Zwei Sehprozess-funktionale Gruppen

Funktional für den Sehprozess gibt es zwei verschiedene Gruppen von Opsinen, die Skotopsine oder Stäbchen-Opsine, die in den Stäbchen für das Sehen in der Dämmerung und Dunkelheit verantwortlich sind, sowie die Photopsine oder Zapfen-Opsine, die in den Zapfen das Farbsehen ermöglichen. 11-cis-Retinal bildet dabei zusammen mit dem Stäbchen-Opsin das lichtempfindliche Pigment-Molekül Rhodopsin, das den Prozess der visuellen Signaltransduktion in den Stäbchen auslöst, und zusammen mit den verschiedenen Zapfen-Opsinen die bei verschiedenen Farben absorbierenden Iodopsine, die dasselbe in den Zapfen besorgen.

Iodopsin auch als Sammelbezeichnung

Iodopsin ist die Sammelbezeichnung für die Farbsehpigmente der Zapfen von Tieren einschließlich des Menschen. Es handelt sich um Photopsine in kovalenter Bindung mit jeweils einem farbgebenden Stoff (Chromophor) des Typs 1 (Neoretinin (11-cis-Retinol) oder Retinal (11-cis-Retinal)). Pigmente, deren Eiweißbestandteil Photopsin ein Chromophor des Typs 2 bindet (3,4-Dehydro-11-cis-Retinal), werden nicht als Iodopsin bezeichnet, sondern als Porphyropsin.

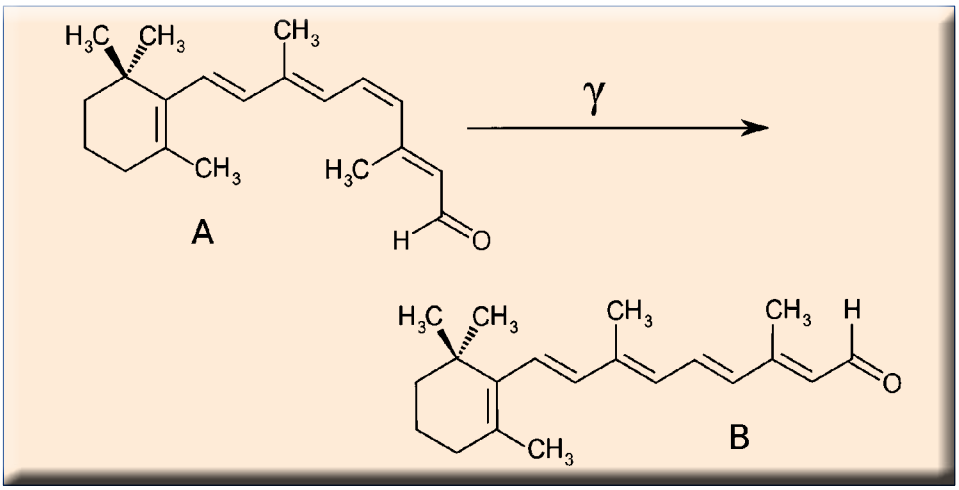


Abbildung 9: Der primäre Prozess des Sehens wird durch die Interaktion von Photonen mit Molekülen angestoßen. 11-*cis*-Retinal (A) nimmt dabei ein Lichtquant auf und lagert sich zum all-*trans*-Isomer um (B).

Die Absorptionsmaxima und Photopsine der drei Iodopsine des Menschen sind:

- 564 nm: rot-sensitives L-Iodopsin mit L-Photopsin,
- 534 nm: grün-sensitives M-Iodopsin mit M-Photopsin (Porphyropsin)
- 420 nm: blau-sensitives S-Iodopsin mit S-Photopsin (Cyanopsin)

Im Tierreich kommen neben diesen Sehpigmenten mit Retinal 1 als Chromophor auch

- 340 nm: ultraviolett-sensitives UV-Iodopsin mit UV-Photopsin und
- 620 nm: infrarot-sensitives XL-Iodopsin mit XL-Photopsin vor.

Iodopsine enthalten 350 bis 360 Aminosäuren und sind Membranproteine, die natürlich auch zu den GPCR zählen.

Die Basensequenzen der Rot- und Grün-Gene stimmen zu 98 Prozent überein. Sie sind durch Duplikation aus einem einzigen Vorläufergen entstanden. Da Neuweltaffen auf dem X-Chromosom nur ein einziges Sehpigment haben, muss die Verdopplung nach der Trennung der Genpools der Vorfahren der Alt- und Neuweltaffen durch das Auseinanderdriften von Afrika und Südamerika durch die Kontinentalverschiebung vor etwa 40 Millionen Jahren erfolgt sein (s. o.).

Die Aminosäuresequenz des Rot-Photopsins unterscheidet sich nur in 15 der 364 Aminosäuren vom M-Photopsin, zum S-Photopsin und zum Skotopsin des Rhodopsins bestehen wesentlich mehr Unterschiede.

Besonderheiten des Sehprozesses bei Männern und Frauen

Die Gene für das L- und M-Photopsin des Rot- und des Grün-Pigments liegen auf dem X-Chromosom, das Gen für das S-Photopsin des Blau-Pigments auf dem Chromosom Nr. 7.

Das Gen für das rotempfindliche L-Photopsin liegt bei jedem Menschen nur einmal vor, das Gen für das grünempfindliche M-Photopsin dagegen kann, individuell verschieden, in ein bis drei Kopien als Tandem vorliegen. Damit ist es möglich, dass bei der Zellteilung (Meiose) auch ungleiche homologe Rekombinationen auftreten können. Da sich die beiden Gene sehr ähnlich sind, kommt es während der Meiose auch zu Paarungen zwischen den homologen Chromosomen, bei welchen sich die sehr ähnlichen Basen-Sequenzen der Gene für L-Opsin und für M-Opsin gegenüberliegen. Je nach Lage des Überkreuzungspunktes kommt es zu unterschiedlichen Ergebnissen des Crossing over. Ob nun eine der Farbfehlsichtigkeiten auftritt, hängt davon ab, ob nach der Befruchtung das zweite Geschlechtschromosom einen Defekt kompensieren kann. Bei Frauen verhindert ein zweites, unverändertes X-Chromosom eine Fehlsichtigkeit. Zeigt aber das zweite X-Chromosom die gleichen Abweichungen, können auch Frauen rot- oder grünblind oder -schwach sein. Da bei Männern das Y-Chromosom keine zu den Photopsin-Genen homologen Gene aufweist, tritt bei ihnen ein Defekt mit hundertprozentiger Wahrscheinlichkeit auf.

Da Frauen eben über zwei X-Chromosomen verfügen, kann bei ihnen – vor allem wenn sie einen deuteranomalen (grünsehschwachen) oder protanomalen (rotsehschwachen) Elternteil haben – ein zusätzlicher veränderter Farbrezeptor auftreten, dessen Empfindlichkeitsmaximum in der Regel zwischen denen des Rot- und des Grünrezeptors liegt und der somit als Gelb- oder Orangerezeptor zu qualifizieren ist. Dieser Vier-Farbpigment-Genotyp tritt bei zwölf Prozent aller Frauen auf. Der Genotyp führt jedoch nur selten zu einer Tetrachromasie, da in der Regel keine getrennte neuronale Verarbeitung der Signale des vierten Farbrezeptors erfolgt. Einzelne Fälle experimentell verifizierter tetrachromatischer, also differenzierterer, Farbwahrnehmung wurden jedoch schon beschrieben.

Photon-Molekül-Interaktion

Zwei isomere Formen des Retinals sind beim Sehvorgang wichtig: das 11-*cis*-Retinal sowie das all-*trans*-Retinal. 11-*cis*-Retinal ist der lichtempfindliche Bestandteil des Rhodopsin-Moleküls,

das in den Stäbchen des Auges der für das farbneutrale Sehen entscheidende lichtempfindliche Chromophor ist. Durch Absorption von Licht wird das 11-*cis*-Retinal in die all-*trans*-Konfiguration überführt (Abbildung 9), in der es sich von der Proteinkomponente des Rhodopsins, dem Skotopsin, trennt. Diese Strukturveränderung wird als primäre photochemische Reaktion bezeichnet. Sie dauert etwa $2 \cdot 10-8\ \mu s$ und löst mehrere nachgeordnete Prozesse in der Sinneszelle aus.

Durch eine Signaltransduktionskaskade wird das Lichtsignal auf dem Umweg über die Aufnahme durch das Retinal und den Zerfall des Rhodopsins in ein elektrochemisches Signal umgewandelt, das Rezeptorpotential der Stäbchenzelle. Das Signal selbst wird in der Signaltransduktionskaskade erheblich verstärkt und mündet schließlich in einer Veränderung ihres Membranpotentials, welches dann eine nervliche Signalkette auslöst.

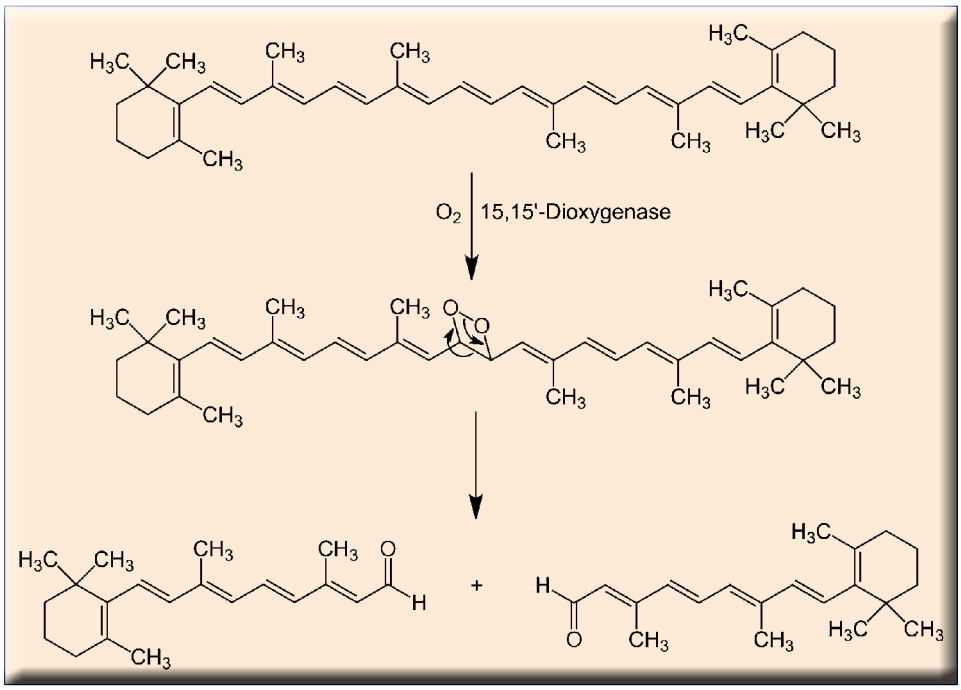


Abbildung 10: Oxidativer Abbau von β-Carotin (oben) unter Einwirkung von 15,15′-Dioxygenase führt über ein Dioxetan (Mitte) zu zwei Äquivalenten all-*trans*-Retinal (unten).

Das entstandene all-*trans*-Retinal dagegen wird anschließend, sofern kein weiteres Licht einfällt, durch ein Enzym, die Retinal-Isomerase, wieder in die *cis*-Form überführt, in der es sich mit der verbliebenen Proteinkomponente zu einem neuen, „empfangsbereiten" Rhodopsin-Molekül vereinigen kann – der Kreislauf wird geschlossen.

Die Bedeutung des Retinals für das Sehvermögen legt nahe, Karotten seien gut für die Augen – und da ist was Wahres dran. Das β-Carotin in vielen gelb und rötlich gefärbten Gemüsearten wird für die Bildung von Retinal benötigt. all-*trans*-Retinal ist der Aldehyd des Vitamin A1 (Retinol) und steht somit mit ihm in enger struktureller Beziehung. Vitamin A bezeichnet allgemein mehrere chemische Verbindungen, die in allen Tieren biologische Funktionen haben. Sie werden teilweise direkt mit der Nahrung aufgenommen oder aus Carotinen (Provitamin A) gebildet, wozu nicht alle Tiere in der Lage sind; Hauskatzen gehören nicht dazu.

Beim Menschen zählt man Retinal, Retinol, Retinsäuren und Retinylpalmitat als Vitamin A sowie 3-Dehydroretinol einschließlich des Aldehyds. Sie können durch enzymatisch katalysierte Reaktionen ineinander überführt werden. Beta-Carotin-15,15′-Monooxygenase (BCO) beispielsweise ist das Enzym, das β-Carotin in zwei Moleküle Retinal zerlegt und so als Vitamin A aktiviert (Abbildung 10). Dieser Vorgang findet beim Menschen vor allem im Darm, aber auch in Epithelzellen der Netzhaut, Leber und Nieren statt. BCO gehört zu den Carotinoid-Oxygenasen und hat sich mit den mehrzelligen Tieren entwickelt.

Es gibt noch andere isomere Formen des Retinals. Sie besitzen aber weder in der Natur noch in der Technik nennenswerte Bedeutung.

Die Überführung von 11-*cis*-Retinal in die all-*trans*-Konfiguration ist nur der erste Schritt der Signalkette; dann kommen die G-Protein-gekoppelten Rezeptoren ins Spiel. Ihre Hauptfunktion besteht in der Weiterleitung von Signalen in das Zellinnere. Diese Signalweiterleitung (Signaltransduktion) geschieht insbesondere über die Aktivierung von G-Proteinen. Einige G-Protein-gekoppelte Rezeptoren sind auch zu einer G-Protein-unabhängigen Signaltransduktion, beispielsweise über Arrestine, befähigt.

Der Rezeptor-Aktivierungskreislauf

Nahezu alle G-Protein-gekoppelten Rezeptoren sind zu einer direkten Aktivierung eines aus drei Untereinheiten (α, β und γ) bestehenden (heterotrimeren) G-Proteins befähigt. Die Aktivierung eines G-Proteins ist ein mehrstufiger Prozess, der die Bindung eines Liganden an den Rezeptor, die Konformationsänderung des Rezeptors sowie die Bindung und Aktivierung eines G-Proteins einschließt und dabei den Gesetzen der Thermodynamik unterliegt. Für die Funktion von G-Protein-gekoppelten Rezeptoren ist deren Lokalisation an der Zelloberfläche Voraussetzung.

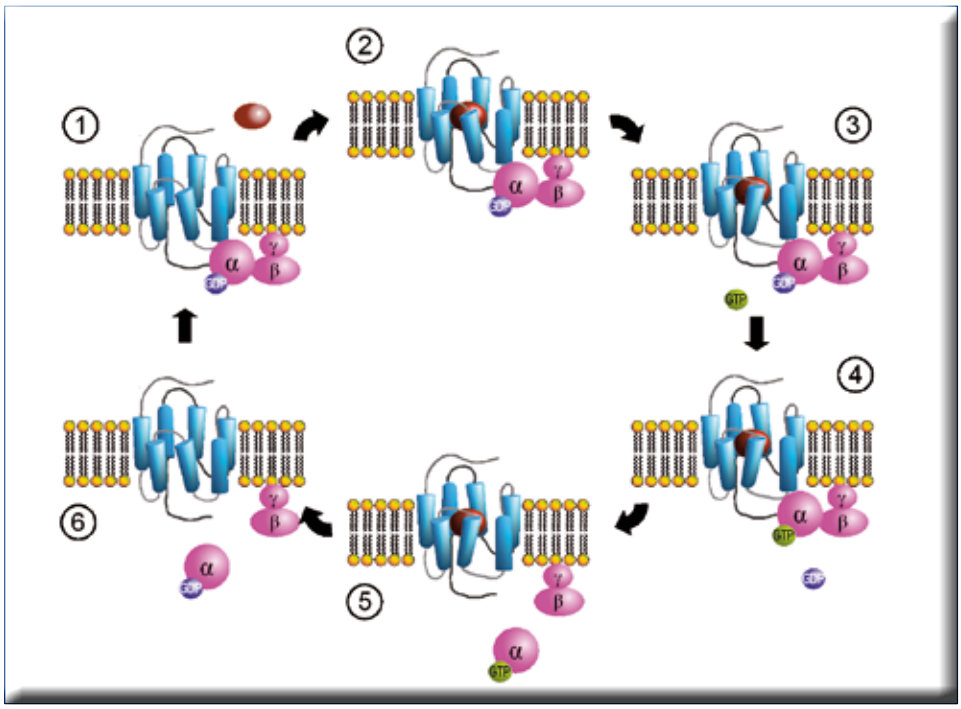


Abbildung 11: Aktivierungszyklus von G-Proteinen durch G-Protein-gekoppelte Rezeptoren: (1) Bindung des G-Proteins; (2) Ligandenbindung; (3) Aktivierung des Rezeptors; (4) Aktivierung des G-Proteins; (5) Dissoziation des G-Proteins und Signaltransduktion; (6) Inaktivierung des G-Proteins.

Aktivierte Rezeptoren interagieren in **Schritt 1** mit heterotrimeren G-Proteinen, die dadurch selbst aktiviert werden (Abbildung 11).

Abhängig von der Art des Liganden erfolgt als **Schritt 2** die Bindung an den Rezeptor an seine extrazellulären, transmembranären oder intrazellulären Domänen. Beim Sehprozess ist der als prosthetische Gruppe fungierende, kovalent gebunde Ligand 11-*cis*-Retinal fester Bestandteil des Lichtrezeptors Rhodopsin, und zwar an dessen transmembranären Domänen.

Bindet an einen Rezeptor ein Ligand und wird dieser durch den Liganden aktiviert, so führt diese Anlagerung meist zu einer Sprengung der Salzbrücke zwischen der 3. und der 7. transmembranären Domäne des G-Protein-gekoppelten Rezeptors. Dieser so in **Schritt 3** aktivierte Rezeptor erhält mehr Flexibilität und ändert seine dreidimensionale Struktur.

Heterotrimere G-Proteine können GTP und GDP binden, die GDP-bindende Form ist inaktiv. Die Aktivierung des Rezeptors sorgt für den Austausch von GDP gegen GTP an der α-Untereinheit des G-Proteins. Der G-Protein-Komplex wird durch die Bindung des GTP instabil. Als Folge und **4. Schritt** ändert sich die Konformation des heterotrimeren G-Proteins und es kann in die α- und die βγ-Untereinheit dissoziieren. Die aktivierten G-Proteine können nun die exogenen, durch den Liganden übertragenen Signale in das Zellinnere weiterleiten (Signaltransduktion).

Die aktivierten Untereinheiten des G-Proteins sind für die weitere Signaltransduktion verantwortlich. Je nach Untereinheit werden weitere zell- oder membranständige Proteine aktiviert oder deaktiviert **(Schritt 5)**. Diese Enzyme sind dann an der Bildung eines sekundären Botenstoffs beteiligt.

Die intrinsische GTPase-Aktivität (ihr Vermögen, die Zellfunktion zu ändern) der α-Untereinheit des G-Proteins spaltet in **Schritt 6** nach einer Zeit und unter Mithilfe von Proteinen, die die GTPase-Aktivität erhöhen (GTPase aktivierendes Protein, GAP), das gebundene GTP in GDP + P_i. Die α-Untereinheit des G-Proteins kann somit wieder mit der βγ-Untereinheit reassoziieren und erneut an einen Rezeptor binden (siehe Schritt 1). Es findet also eine Selbstregulierung statt.

Strukturen und Funktionen ab der Zellebene

Es wurde schon mehrfach angesprochen, dass auf zellulärer Ebene lichtempfindliche Sensoren existieren, die man Stäbchen (Abbildung 12) und Zapfen (Abbildung 13) nennt. Die Stäbchen sind zwar empfindlicher, aber es gibt davon nur einen Typ. Allein mit diesen Rezeptoren können folglich keine Farben unterschieden werden. Das zweite System besteht aus den Zapfen, den Rezeptoren des Farbsehens. Davon gibt es beim Menschen drei Typen mit unterschiedlicher spektraler Empfindlichkeit, die oben bereits aufgeführt wurde. Sie sind für das Tagessehen (photopisches Sehen) verantwortlich. Ihre Reizantwort braucht eine Leuchtdichte von mindestens 0,1 cd/cm^2. Unterhalb dieser Schwelle sind ausschließlich Hell-Dunkel-Unterschiede durch die Stäbchen-Rezeptoren wahrnehmbar (skotopisches Sehen oder Nachtsehen).

Die Sehpigmente der Stäbchen werden wie vorangehend schon erläutert Rhodopsin genannt und bestehen aus Skotopsin und Retinal. Die Sehpigmente der drei Zapfenarten sind Iodopsine und bestehen jeweils aus einer der drei Arten von Photopsin und Retinal.

Die Auswertung allein der Signale von Rezeptorzellen mit Stäbchen ermöglicht ein Hell-Dunkel-Sehen; da die Rezeptoren dieses einen Typs alle auf Licht desselben bestimmten Wellenlängenbereichs reagieren, spricht man hier auch von monochromatischem Sehen. Man hat festgestellt, dass Stäbchenzellen ein einzelnes Photon

detektieren können [7]. Bereits ein einzelnes absorbiertes Photon führt nach einer Reihe von intrazellulären Prozessen zu einer Membranspannungsänderung von etwa 1 mV. Zapfen benötigen hingegen eine wesentlich größere Photonenanzahl (mindestens etwa 200), um eine Erregung an die nachgeschalteten Zellen weiterzuleiten.

Aufbau von Stäbchen und Zapfen

Im Aufbau sind Stäbchen und Zapfen ähnlich organisiert und bestehen aus einem Zellkörper, einer Synapse sowie einer Zellspezialisierung: dem Innen- und Außensegment. Im Außensegment („Outer segment", OS) findet die visuelle Signaltransduktion durch die Sehfarbstoffmoleküle statt. Diese setzen sich aus einer chromophoren Gruppe (Retinal) und einem Glykoprotein (Opsin) zusammen. Diese Moleküle sind in vielen (>1000) membranösen Scheiben (shelves oder disks) eingelagert.

Die größere Lichtempfindlichkeit der Stäbchen gegenüber den Zapfen hat hauptsächlich zwei Ursachen: Zum einen sind die lichtempfindlichen Pigmentscheiben im oberen Teil der Stäbchen lichtempfindlicher und können wie gesagt schon ein einzelnes Photon detektieren. Der zweite Grund liegt in der neuronalen Verschaltung der Rezeptoren mit nachgeschalteten Zellen. Viele Stäbchen ihr Signal an eine einzige Ganglionzelle (über Bipolarzellen etc.) weiter, während ein Zapfen in vielen Fällen auch nur auf jeweils eine Ganglionzelle ableitet. Darin liegt auch der Grund für die schlechte räumliche Auflösung des Stäbchensehens.

Jede Zapfenart hat einen spezifischen spektralen Empfindlichkeitsbereich. Die Absorptionskurven aller drei Zapfenarten sind verhältnismäßig breit und überlappen stark (Abbildung 5).

Zapfen sind etwas kürzer als Stäbchen, aber breiter und verjüngt, und sie sind in den meisten Teilen der Netzhaut viel weniger zahlreich als Stäbchen, übersteigen jedoch die Stäbchen im Gelben Fleck deutlich. Im menschlichen Auge befinden sich etwa 120 Millionen Stäbchen und etwa 6 Millionen Zapfen, jedoch nicht gleichmäßig verteilt. Der Anteil der blauempfindlichen Zapfen beträgt bei allen Menschen nahezu konstant zwölf Prozent. Das Verhältnis der Rot- und Grünzapfen auf der Retina variiert innerhalb einer Familie sehr stark. Die Dichte der Zapfen variiert zwischen den Spezies. Im Zentrum des Gelben Flecks (Macula lutea) liegt in der Sehgrube (Fovea centralis) der Bereich des schärfsten Sehens; hier sind die Zapfenzellen beim Menschen mit etwa 150 000/mm^2 besonders dicht gepackt, während Stäbchenzellen fehlen. Diese erreichen jedoch eine ähnlich hohe Dichte in einem ringförmigen Areal am Makularand; zur Netzhautperipherie hin nimmt ihre Anzahl ab bis auf etwa 35 000/mm^2. Zapfen kommen dort noch rund zehnmal seltener vor.

Abbildung 12: Schematischer Aufbau einer Stäbchenzelle. Über 1000 Scheiben oben machen Stäbchen so lichtempfindlich, dass sie ein einzelnes Photon detektieren können.

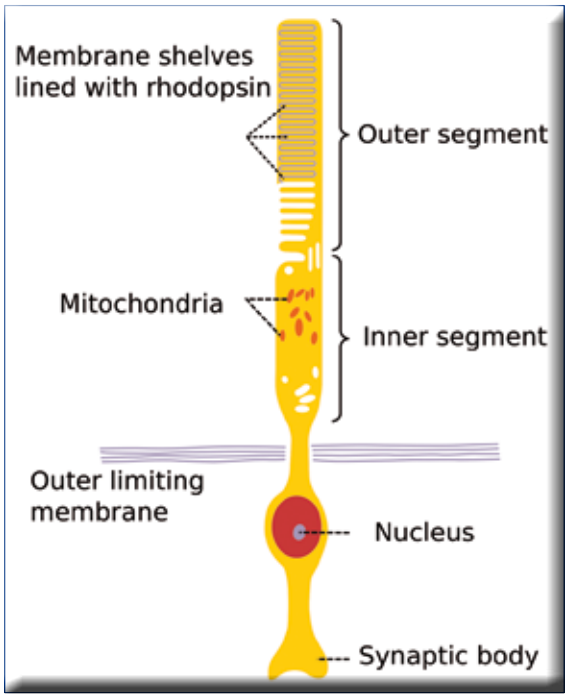
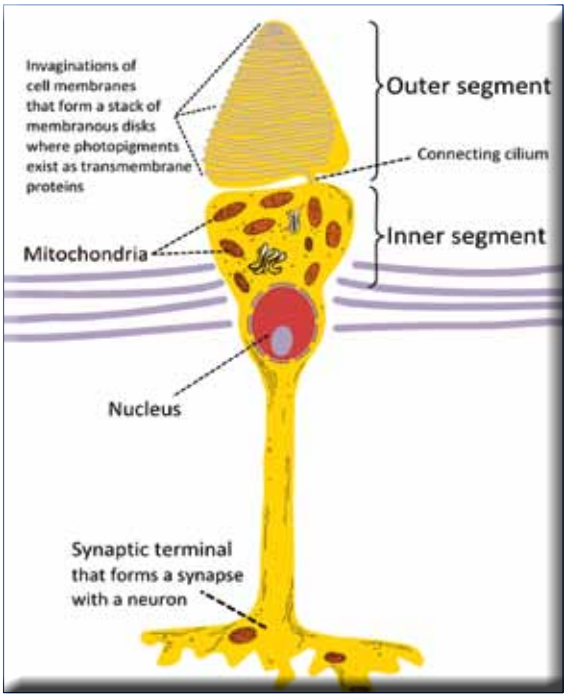


Abbildung 13: Schematischer Aufbau einer Zapfenzelle. Die Darstellung macht auch die anatomische (wie auch englische) Bezeichnung deutlich: *Conus retinae*; dabei steht „conus" für „Kegel".



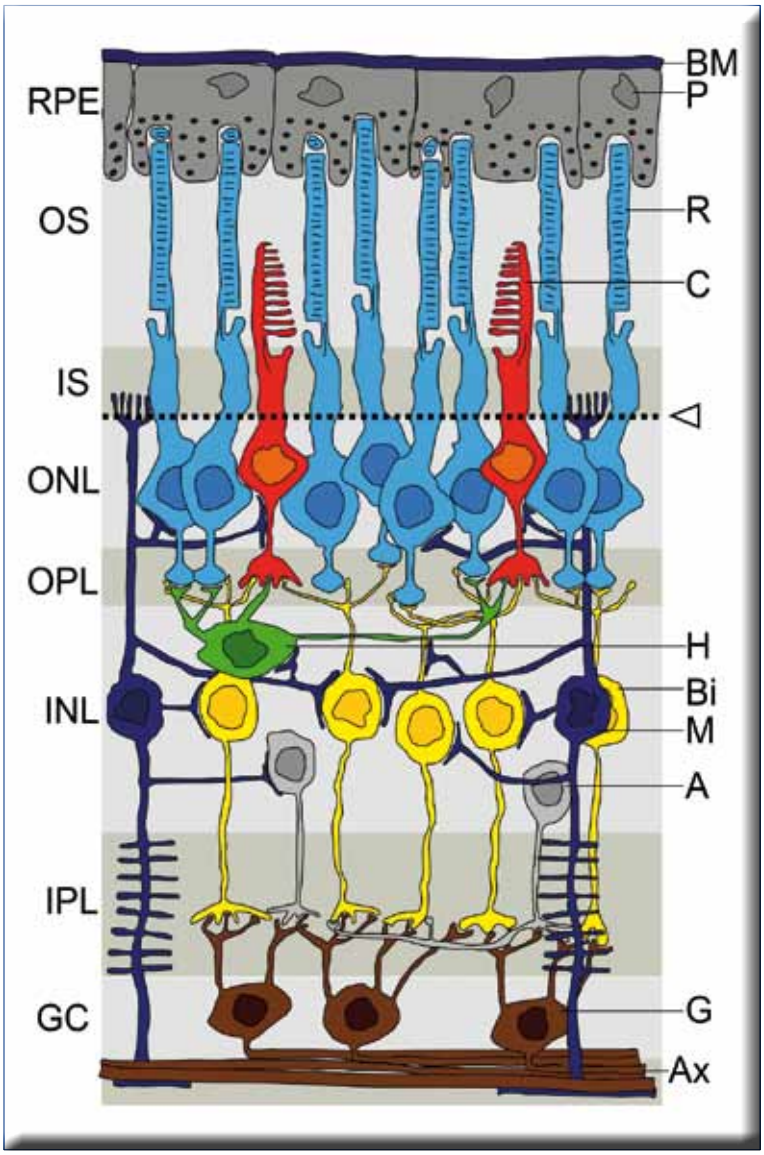


Abbildung 14: Schichten und Zelltypen der Säugetier-Retina. Links: RPE retinales Pigmentepithel; OS Außensegmente der Photorezeptorzellen; IS Innensegmente der Photorezeptorzellen; ONL äußere nukleäre Schicht; OPL äußere plexiforme Schicht; INL innere nukleäre Schicht; IPL innere plexiforme Schicht; GC Ganglienzellschicht. Rechts: BM Bruch-Membran; P Pigmentepithelzelle; R Stäbchen; C Zapfen; gestrichelte Linie: Membrana limitans externa; H Horizontalzelle, Bi Bipolarzelle; M Müllerzelle; A Amakrinzelle; G Ganglienzelle, Ax Axone (Abb.: Peter Hartmann, Marc Gabriel Schmid).

Ungewöhnliche Erregungsweiterleitung

Stäbchen und Zapfen haben eine bemerkenswerte Erregungsweiterleitung. Es handelt sich bei ihnen zwar um Nervenzellen. Während bei normalen Neuronen die Information nicht durch die Stärke eines Aktionspotentials (der bewirkten Spannungsänderung) kodiert wird, sondern durch die Häufigkeit der Aktionspotentiale in einer bestimmten Zeitspanne, passiert dies bei Stäbchen und Zapfen über das Ausmaß ihrer transmembranären Spannungsänderung.

Normale Neurone verändern bei einem Reiz ihr Potenzial von etwa –65 mV auf kurzzeitig bis zu +30 mV; diese Depolarisation wird also zu einem Aktionspotenzial mit der Ausschüttung sehr vieler Botenstoffe. Bei den Fotorezeptor-Neuronen läuft es umgekehrt ab: Trifft ein Lichtreiz auf Stäbchen oder Zapfen in Ruhelage (etwa –40 mV) ein, werden sie noch negativer (hyperpolarisiert, bis zu –65 mV) und schütten weniger Botenstoffe als in Ruhelage aus. Die Intensität des Lichtreizes wird den nachgeschalteten Zellen (Bipolarzellen) durch das Ausmaß der Botenstoffreduzierung mitgeteilt – je weniger Botenstoffe, desto stärker war der Lichtreiz.

Millionen von Farben

Forschungen zeigen: Jeder der drei Standard-Farbdetektoren in der Netzhaut von Trichromaten kann etwa 100 verschiedene Farbabstufungen aufnehmen. Wenn jeder Detektor unabhängig von den anderen ist, ergibt eine einfache Rechnung die Anzahl von einer Million Farben, die von einem durchschnittlichen Menschen erkannt werden sollten. Dennoch haben andere Forscher die Zahl auf über 2,3 Millionen geschätzt [8]; neuere Abschätzungen nehmen sogar 7 Millionen Farben an [9]. Eine rein rechnerische Abschätzung weist dementsprechend aus, dass ein Dichromat (wie etwa auch ein Mensch mit Rot-Grün-Blindheit) in der Lage ist, etwa 10 000 verschiedene Farben zu unterscheiden; eine solche Berechnung wurde bislang jedoch nicht durch Tests überprüft [10].

Zellorientierter Aufbau der Retina

Ein Zapfentyp alleine liefert keine hinreichende Information für Farbensehen. Dies wird erst möglich durch die neuronale Weiterverarbeitung der Erregungsmuster von mindestens zwei verschiedenen Zapfentypen. Die Farbwahrnehmung wird also durch einen komplexen Prozess erreicht, der mit der differenzierten Ausgabe dieser Zellen in der Netzhaut (Retina; Abbildung 14) beginnt und im visuellen Kortex und assoziativen Bereichen des Gehirns abgeschlossen wird.

Die Netzhaut lässt sich makroskopisch in mehreren Schichten darstellen. Das durch die Pupille einfallende Licht durchdringt Linse und Glaskörper als transparente Medien und passiert dann mehrere Schichten der Netzhaut, bevor es von den Photorezeptorzellen des Neuroepithels detektiert wird, die dem außen anliegenden Pigmentepithel zugewandt sind. Vom Glaskörper her zur Aderhaut hin, also bezogen auf das Auge von innen nach außen, zeigt die lichtempfindliche Netzhaut einen schichtartigen Aufbau aus Zellkörpern im Wechsel mit Zellfortsätzen. Hierbei lassen sich meist zehn Schichten unterscheiden, im Bereich der Sehgrube des Gelben Flecks sind einige seitwärts verlagert.

Signalverrechnung in der Netzhaut

Schon in der Netzhaut werden die Signale aus den Sehzellen verrechnet. Das entsprechende Nervensystem kombiniert die Signale der drei Zapfenarten, um Licht einer bestimmten Spektralverteilung eine Farbe zuzuordnen (Abbildung 15). Zwei unterschiedliche Typen von Horizontalzellen verschalten die Fotorezeptoren untereinander. Sie stehen selbst mit Nachbarzellen über Gap-Junction in Kontakt. Horizontalzellen dienen u. a. zur Kontrastverstärkung durch Inhibition benachbarter Fotorezeptoren.

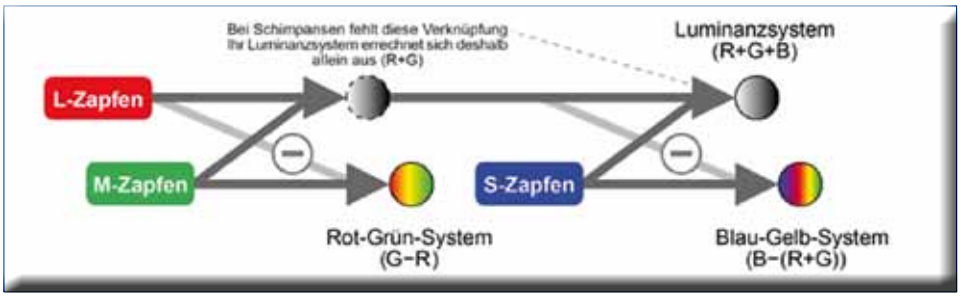


Abbildung 15: Schematische Darstellung der Verschaltung der Zapfen in der Netzhaut des menschlichen Auges (Abb.: M. Felden).

Zudem gibt es in der Netzhaut Bipolarzellen, sie werden durch die Fotorezeptoren innerviert. In der Säugetierretina unterscheidet man je nach Tierart acht bis zwölf Typen von Bipolarzellen, die Zapfen kontaktieren (Zapfen-Bipolarzellen), und einen Bipolarzelltyp, der Stäbchen kontaktiert (Stäbchen-Bipolarzellen). Die Bipolarzellen innervieren die Amakrinzellen. Amakrinzellen sorgen – ähnlich wie zuvor die Horizontalzellen – für eine sowohl laterale als auch vertikale Verschaltung des neuronalen Netzwerks in dieser Schicht der Netzhaut und tragen ebenfalls zur Modulation der Signalverarbeitung bei. Insgesamt gibt es über 30 verschiedene Amakrinzelltypen.

Den Bipolar- und Amakrinzellen nachgeschaltet sind die Ganglienzellen. Sie sind die Ausgangsneurone der Netzhaut und leiten die visuelle Information über den Sehnerv (Nervus opticus) weiter zur nächsten Schaltstation im Gehirn, dem Corpus geniculatum laterale. Insgesamt lassen sich etwa 20 Ganglienzelltypen unterscheiden.

Signalreduktion für schnelle Verarbeitung, höhere Empfindlichkeit und Kontraststeigerung

Die Netzhaut ist embryologisch gesehen ein Teil des Hirns. Es verwundert daher nicht, dass hier erste Schritte der Informationsverarbeitung stattfinden. Je eine Gruppe von Sinneszellen (Zapfen oder Stäbchen) konvergiert über zwischengeschaltete Nervenzellen (bipolare Zellen, Horizontalzellen, und Amakrinzellen) auf jeweils eine retinale Ganglienzelle. Eine solche Gruppe von Sinneszellen bildet ein rezeptives Feld. Viele Photorezeptoren konvergieren hier auf wenige Ganglienzellen. Insgesamt konvergieren rund 126 Millionen Rezeptoren auf eine Million retinale Ganglienzellen. Dadurch wird die Flut an eingehender Information für eine schnellere Verarbeitung reduziert. Die rezeptiven Felder für Zapfen sind zudem viel kleiner und damit die Sehschärfe bei ihnen größer. Die etwa 60 000 Zapfen in der Fovea nehmen allerdings eine Sonderrolle ein, da sie nicht konvergieren, sondern direkt auf eigene Ganglienzellen projizieren. Konvergenz mehrerer Sinneszellen auf ein Neuron verbessert auch die Empfindlichkeit. Bei den größeren rezeptiven Feldern in der Peripherie nimmt daher auch die Fähigkeit zu, Bewegungen wahrzunehmen.

Viele rezeptive Felder lassen sich in ein Zentrum und ein Umfeld einteilen: „On-Zentrum-Neurone“ haben ein erregendes Zentrum und ein hemmendes Umfeld, „Off-Zentrum-Neurone“ haben ein hemmendes Zentrum und ein erregendes Umfeld. Der Sinn solcher Verschaltungen liegt in der höheren Kontrastfähigkeit des Auges. Horizontalzellen wirken bei der Ausbildung der rezeptiven Felder mit, und Amakrinzellen modulieren den Signalfluss zu den Ganglienzellen.

Neben der Differenzierung der Kontraste und Farbqualitäten durch o. g. Mechanismen sind weitere Aufarbeitungsprozesse bekannt. Das schnell arbeitende Rot-Grün-System der stammesgeschichtlich gemeinsam entwickelten M- und L-Zapfen dient auch der Hervorhebung von Kanten im Bildmuster. Dabei wird die Differenz von L-(Rot) und M-(Grün)Signalen mit der Summe beider verglichen. Wenn unter Laborbedingungen beide Zapfentypen mit rotem und grünem Licht gleicher Stärke gereizt werden, nimmt das Wahrnehmungsvermögen für scharfe Kanten stark ab. Das weniger rasch arbeitende Blau-Gelb-System ist darüber hinaus noch für die Farbkonstanz zuständig. Das Signal des Rotzapfens alleine wird vermutlich zur Bewegungsdetektion insbesondere bei langsamen Abläufen verwendet.

Nach der retinalen Verarbeitung werden visuelle Informationen über die Sehnerven zum optischen Chiasma an das Gehirn gesendet. Das ist der Punkt, an dem sich die Sehbahnen kreuzen. Das Ausmaß der kreuzenden Fasern retinaler Ganglienzellen ist bei den einzelnen Wirbeltieren unterschiedlich und beträgt bei Primaten ca. 50 %. Bei Amphibien kreuzen in der Regel 100 % der Fasern. Bei den meisten Vögeln kreuzen

Abbildung 16: Die Gemälde der Serie „Kathedrale von Rouen" (1892–1894) von Claude Monet stellen seine Eindrücke der Wirkung des nach Tageszeit und Witterung wechselnden natürlichen Lichts dar, das von der Fassadenoberfläche reflektiert wird, und zeigen ein Spiel von Licht und Schatten am gleichen Objekt in verschiedenen Farben. Der Mensch sieht das Bauwerk an sich in einer einheitlichen Farbe, erzeugt Farbkonstanz über das Objekt; der Künstler setzte den Eindruck aufgrund seines Lernprozesses in verschiedene Farben um (Abb.: Sammlung Musée Marmottan Monet, Werkverzeichnis W1327 Wildenstein (1974) Claude Monet).

fast alle Fasern, bei Eulen sind es jedoch nur 60–70 %. Seit mehr als einem Jahrhundert gibt es Theorieansätze, die versuchen, eine plausible Erklärung dafür zu geben, dass allein Wirbeltiere – und zwar alle von diesen- ein kontralateral organisiertes Vorderhirn besitzen (es kreuzen außer den Sehnerven auch noch andere). Am besten belegt ist derzeit die axiale Verdrehungstheorie [11], die sich auf die Entwicklung in der frühen Embryogenese bezieht. Sie erklärt beispielsweise auch die Schieflage des Herzens. Spezielle Funktionen für den Sehprozess waren nicht der Grund für das Entstehen des optischen Chiasmas. Allerdings: Die aus den beiden unterschiedlichen Retinahälften erhaltenen Signale können in der gleichen Hirnregion empfangen und verglichen werden, wenn sie dort zusammengeführt werden. Nach dem optischen Chiasma werden die Sehbahnen als optische Bahnen bezeichnet , die in den Thalamus eintreten.

Die subjektive Farbwahrnehmung

Allein diese Grundinformationen über die Signal- und Farbverarbeitung, die schon im Auge stattfindet, zeigen auf, dass Farbe bei unterschiedlichen Individuen, auch zwischen denen einer Art, unterschiedlich wahrgenommen werden kann – und wird.

In diesem Sinne ist Farbe keine Eigenschaft elektromagnetischer Strahlung, sondern ein Merkmal der visuellen Wahrnehmung durch einen Betrachter. Man muss also unterscheiden: Der **Farbreiz** ist die spektrale Verteilung jener Strahlungsleistung, für die die Zapfen der Netzhaut des Auges empfindlich sind, und die auf sie eintreffen. Die **Farbvalenz** ist die spektralspezifische physiologische Wirkung einer Strahlung. Sie ist charakterisiert durch die jeweiligen Erregungszustände der drei Zapfenarten des menschlichen Auges. Farbreize werden durch Kombinationen verschiedener Wellenlängen des elektromagnetischen Spektrums erzeugt. Derselbe Farbreiz kann durch unterschiedliche Wellenlängen-Kombinationen erzeugt werden. Dieser Effekt der Farbvalenz wird Metamerie genannt. Zwei Farbproben können daher (unter gleicher Beleuchtung) völlig identisch aussehen, obwohl sie unterschiedlich spektrale Anteile des Lichtes absorbieren. Dies ist ein Problem bei der Herstellung von Dingen und Gegenständen aus unterschiedlichen Materialien, welche auch unter unterschiedlichen Beleuchtungsverhältnissen gleichfarbig aussehen sollen.

Die **Farbempfindung** entsteht durch ein Zusammenwirken der eintreffenden Gesamthelligkeit und von abgleichenden Farbkonstanzleistungen des Gehirns.

Automatische Veränderungen der Farbempfindung

Als Farbkonstanz bezeichnet man die Eigenschaft des Sehsinns, die Körperfarbe von Gegenständen als nahezu unabhängig von Veränderungen der Farbspektra natürlicher Beleuchtung wahrzunehmen.

Farbkonstanz – der biologische Weißabgleich

Farbkonstanz wurde auch bei Fischen und Bienen nachgewiesen. Hier wird der Vorteil der Fähigkeit besonders anschaulich, da die Farbe der Beleuchtung unter Wasser und im Bereich von Blüten schnell und intensiv wechseln kann. Die Nahrungssuche wird so wesentlich vereinfacht

bzw. überhaupt erst ermöglicht. Wer Videofilme editiert oder digitale Fotos bearbeitet, kennt das Phänomen der Farbkonstanz vom Weißabgleich her. Eine Schlüsselrolle für den Mechanismus der Farbkonstanz spielt das visuelle Cortexareal V4. Doch sind auch Anpassungsprozesse auf tieferen Ebenen beteiligt, so schon innerhalb der Netzhaut. Die Sichtweisen von Malern, beispielsweise impressionistischer wie Claude Monet bei seiner berühmten Bilder-Reihe mit Ansichten der Kathedrale von Rouen, verdeutlichen, dass hierbei zudem sowohl Aufmerksamkeits- als auch Lernprozesse eine Rolle spielen [12] (Abbildung 16).

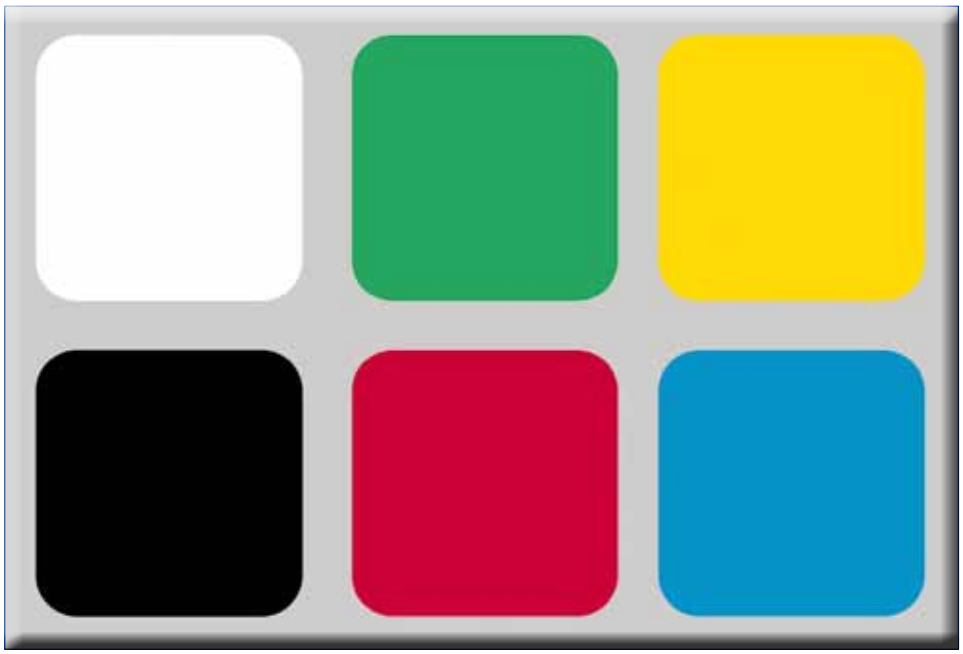


Abbildung 17: Darstellung der Gegenfarben.

Die rezeptorbezogene trichromatische Reaktion – als unmittelbare Reizantwort der drei Zapfenarten – erreicht noch nicht das Bewusstsein. Entlang der Stationen der Signalverarbeitung von den Sinneszellen zum Großhirn werden die Parameterpaare Schwarz/Weiß (Hellwert), sowie Rot/Grün, Blau/Gelb (zwei konträre Buntpaare) erst noch geformt.

Das Bilden von „Gegenfarben“

Die vier Farben Rot, Grün, Gelb und Blau erscheinen den meisten Menschen als „rein“; andere empfindet man als Mischung. Bemerkenswert: Beim längeren Betrachten einer Farbfläche und anschließender Betrachtung einer neutralen hellen Fläche entstehen Nachbilder in der jeweiligen „Gegenfarbe“. Die Theorie der Gegenfarben wurde bereits 1874 von dem deutschen Physiologe, Hirn- und Wahrnehmungsforscher Ewald Hering (1834–1918) veröffentlicht. Hering ging von der Beobachtung aus, dass man sich Farbeindrücke wie „gelbliches Blau“ oder „rötliches Grün“ nicht vorstellen kann (gegenseitiger Ausschluss von Gelb und Blau bzw. Grün und Rot). Darum vermutete er drei getrennte chemische Prozesse in der Netzhaut mit je zwei Gegenfarben, mit je einem hemmenden und einem erregenden Anteil, die nach einem Gleichgewicht streben. Die Gegenfarbpaare sind Blau–Gelb, Rot–Grün und Schwarz–Weiß (Abbildung 17).

Diesen Gegenfarben-Prozess nennt man heutzutage Sukzessivkontrast. Es ist das Phänomen, dass das Auge bei der Betrachtung einer Farbe allmählich (sukzessiv) von dieser ein Nachbild in der Komplementärfarbe auf der Netzhaut erzeugt, das entweder nach einem Bildwechsel auf einem äußeren Hintergrund oder nach dem Schließen der Augen in Erscheinung tritt. Eine Erklärung dieses Nacheffekts besteht darin, dass bei längerer Reizung der Sehzellen die funktionellen Substanzen verbrauchen also ermüden, ein rein physiologischer Vorgang.

Farbige Flächen beeinflussen auch das Aussehen angrenzender Flächen in Richtung der eigenen Gegenfarbe (Simultankontrast). Der Simultankontrast (simultan = zeitgleich) entsteht nach Hering folgendermaßen: Ein Reiz regt nicht nur das Areal an, das er betrifft, sondern auch die Nachbarregionen, jedoch in entgegengesetzter Richtung. So kann z. B. eine sehr helle oder weiße Umgebung ein Objekt in deren Mitte schwarz erscheinen lassen. Betrachtet man andererseits eine Zeitlang einen roten Kreis und schaut anschließend auf eine weiße Fläche, so entsteht dort der Eindruck eines schwach grünen Kreises, der sich auf der Hintergrundfläche zu befinden scheint.

Für die Gegenfarb-Theorie spricht auch: Man kann sich keine Mischfarben „gelbliches Blau“ oder „rötliches Grün“ vorstellen. Zudem äußern sich Störungen des Farbsehens oft in einem Verlust der Unterscheidungsfähigkeit zwischen blau-gelb bzw. rot-grün.

Obwohl Herings Vorstellungen stark vereinfachend waren, konnten diese drei Prozesse tatsächlich nachgewiesen werden. Zudem konnte er mit seiner Gegenfarbentheorie zeigen, dass man beim menschlichen Sehen – neben Schwarz und Weiß – von vier physiologischen Grundfarben ausgehen kann: Rot, Blau, Gelb und Grün, die eben in drei antagonistischen Paaren: Schwarz/Weiß, Blau/Gelb und Rot/Grün auftreten. Dass es tatsächlich vier und nicht drei grundlegende Farbempfindungen gibt, ließ sich in den 1960er Jahren anhand von neurophysiologischen Untersuchungen nachgewiesen.

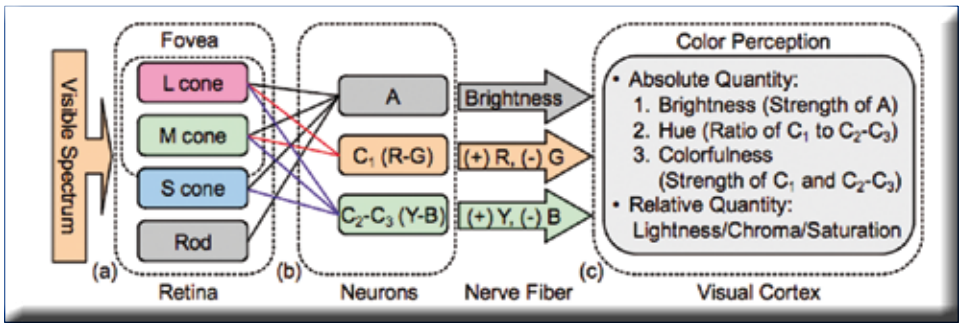


Abbildung 18: Verrechnung der Signale aus den Zapfen und Stäbchen, aufgeschlüsselt auf die jeweiligen Orte der Verrechnung. Die Abbildung ist eine erweiterte Darstellung der Verschaltung der Zapfen von Abbildung 15. „Cone" sind die Zapfen, „Rod" Stäbchen, „C" ist die Abkürzung für „Color" (Farbe), „Brightness" ist die Helligkeit „Hue" bezeichnet den Farbton, „Colorfulness" die Farbintensität; „Lightness", „Chroma" und „Saturation" bezeichnen als Helligkeit, Farbintensität und Sättigung die relativen Eindrücke. Anhand des Diagramms lassen sich auch das Wahrnehmen der Gegenfarben erläutern.

Drei verschiedene Zapfentypen im Auge, die jeweils für kurz (blau)-, mittel (grün)- und langwellige (rot) Lichtstrahlen empfindlich sind, liefern Impulse an die nachgeschalteten neuronalen Farbkanäle. Auf der neuronalen Ebene werden die Farbreize „verschaltet": Rot und Grün werden subtrahiert, die Differenz wird im Rot-Grün-Kanal weitergeleitet; die Addition von Rot und Grün dagegen ergibt die Empfindung von Gelb; diese Impulse werden vom Blau subtrahiert und im Gelb-Blau-Kanal weitergeleitet (Abbildung 18). Alle Farben werden außerdem gegeneinander abgewogen und in einem Signal im Schwarz-Weiß-Kanal zusammengefasst. So entstehen, wie auch Hering gemeint hat, drei Empfindungsdimensionen: 1. Helligkeit, 2. Gelb-Blau-Komponente, 3. Rot-Grün-Komponente, aus denen dann mehrere tausend Farbarten unterschieden werden können.

Farbseh-Abweichungen beim Menschen

Die komplexe Prozesskette der Farbwahrnehmung lässt erahnen, dass ein- und dieselbe spektrale Zusammensetzung einer Lichtstrahlung unterschiedlich wahrgenommen werden kann – und dass dabei Fehler auftreten können.

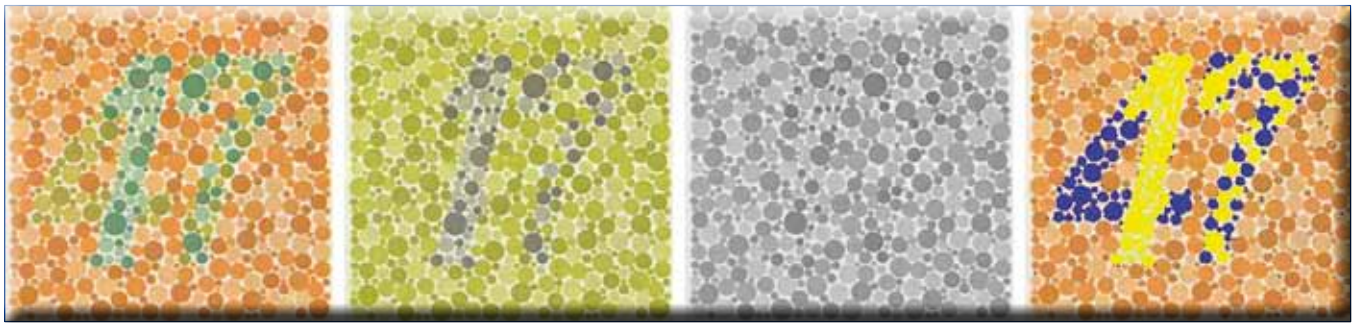
Farbfehlsichtigkeiten

Farbfehlsichtigkeit tritt in verschiedenen Formen auf. Es gibt Rotblinde, Grünblinde und auch Zwischenformen, die sich in einer Farbsehschwäche zeigen. Es fehlen jeweils bestimmte Zapfen oder sind degeneriert. Protanopie ist der Fachausdruck für Rot-Blindheit (Rot-Zapfen fehlt), Protanomalie für Rotsehschwäche (Rot-Zapfen degeneriert), Deuteranopie für Grün-Blindheit (Grün-Zapfen fehlt), Deuteranomalie für Grünschwäche, die häufigste Art der umgangssprachlich genannten Farbenblindheit. Blauzapfenmonochromasie stellt einen Sonderfall der Rot-Grün-Blindheit dar, hier fehlen Rot- und Grünzapfen völlig, nur der Blauzapfen ist vorhanden.

Rot-Grün-Sehschwäche oder -Blindheit ist immer angeboren und verstärkt oder vermindert sich nicht im Laufe der Zeit. Von ihr sind etwa 9 % aller Männer und etwa 0,8 % der Frauen betroffen, sie ist damit deutlich häufiger als eine Gelb-Blau-Sehschwäche (Tritanopie) oder die vollständige Farbenblindheit. Hervorgerufen wird die X-chromosomal rezessiv bedingte Sehschwäche durch Veränderungen der Aminosäuresequenz in den Sehpigment-Proteinen (Opsin) der entsprechenden Zapfen der Netzhaut, die aus der Veränderung der Gensequenz des entsprechenden Opsins resultiert.

Es existieren bei jedem Menschen jeweils ein Gen für das rotempfindliche Opsin und drei identische Gene für das grünempfindliche Opsin. Alle liegen nahe beieinander auf dem X-Chromosom. Durch Fehler beim Crossing-over kommt es zu falschen Genkombinationen, vor allem zu Kombinationen, die sich phänotypisch durch verscho-

Abbildung 19: Ishihara-Farbtafel: Rot-Grün-Sehschwache sehen links ausschließlich eine 17, Normalsichtige erkennen auch eine 47. Die Auflösung für Betroffene zeigt das Bild rechts: Rot-Grün-Sehschwache sehen die dort blau markierten Felder im Originalbild in derselben Farbe wie den Hintergrund, Normalsichtige können hingegen den Farbunterschied erkennen. Das zweite Bild von links hingegen simuliert bei dergleichen Farbtafel die Rot-Grün-Sehschwäche, indem der rote und grüne Farbkanal eines digitalen Bildes zu einem gelben Kanal zusammengefasst werden, bei dem Rot und Grün die gleiche Helligkeit aufweisen. Das dritte Bild von links simuliert die Achromasie, bei der gar keine Farben erkannt werden können.



bene Absorptions-Empfindlichkeitsmaxima in den entsprechenden Zapfen-Typen äußern, meist bei den Grün-Rezeptoren, da ihre Gene direkt an einer Crossing-over-Stelle des X-Chromosoms sitzen.

Es gibt unterschiedliche Möglichkeiten Defekte zu erkennen. Dazu zählt das Erkennen von Zahlen in Ishihara-Farbtafeln (Abbildung 19). Dies war der erste Test zur Diagnose von Farbfehlsichtigkeiten. Entwickelt und später benannt wurden die Farbtafeln nach dem japanischen Augenarzt Shinobu Ishihara (1879-1963), der diesen Test 1917 erstmals beschrieb. Aufschluss auf richtiges Farbensehen gibt auch das nach einer bestimmten Reihenfolge geforderte Legen von Farbtafeln (Farnsworth-Test). Ob jemand für einen bestimmten Beruf, etwa den eines Piloten, geeignet ist, lässt sich mit anderen speziellen Tests ermitteln. Der Beyne-Lanterntest etwa kommt für Personen zum Einsatz, bei denen bereits eine Farbsehstörung vorliegt bzw. bei denen eine vermeintliche Farbsehstörung unter Verwendung der Ishihara-Farbtafel diagnostiziert wurde. Deshalb steht für sie oft auf dem Spiel, ob sie beispielsweise den Beruf des Piloten ausüben können. Die Idee hinter dem Test ist es, eine möglichst realitätsnahe Situation zu schaffen, indem der Testperson in einem abgedunkelten Raum einzelne kleine Lichtpunkte in den Farben Rot, Grün, Blau, Weiß und Gelb in zufälliger Reihenfolge und für kurze Momente gezeigt werden. Hierbei muss die Testperson diese ohne Fehler benennen können.

Kognitive Prozesse der Farbwahrnehmung

Die Rezeptorzellen in den Augen empfangen die Farbreize. Schon in der Netzhaut und in der Weiterleitung zum Sehzentrum im Gehirn werden diese vorverarbeitet; sie werden komprimiert, auf Kontrastverstärkung getrimmt etc. Im Gehirn selbst gibt es weiter Stufen der Farbwahrnehmung, die schließlich zur Bewusstwerdung führen.

Farbwahrnehmung und -benennung

Wie sehr kognitive Prozesse mit der Farbwahrnehmung verbunden sind, zeigen der Umgang in der Sprache mit ihnen.

zuzu, vapa, buru: Farbschema der Himba

Untersuchungen bei den Himba (Plural in ihrer eigenen Sprache: OvaHimba), ein ausschließlich kulturell von den Herero unterscheidbares Volk im Norden Namibias und im Süden Angolas sind in dieser Hinsicht bemerkenswert. Die Himba gehören zur Sprachfamilie der Bantu. Etwa 16 000 Menschen soll dieses Hirtenvolk im Jahre 2002 umfasst haben, doch ist die Zugehörigkeit zu den Himba vielfach eine persönliche Entscheidung, die äußerlich unmittelbar erkennbar ist. So gibt es andere Schätzungen, die sich auf 50 000 Ova-Himba belaufen.

Man hat herausgefunden, dass die Himba-Leute Farben anders als die meisten Euro-Amerikaner kategorisieren und in der Lage sind, nahe beieinander liegende grüne Abstufungen, die für die meisten Menschen kaum wahrnehmbar sind, leicht zu unterscheiden [13]. Die Himba haben ein ganz anderes Farbschema geschaffen. Für dunkle Nuancen (dunkle Blautöne, Rot, Grün und Purpur) steht „zuzu“, sehr hell heißt „vapa“ (Weiß und einige Schattierungen von Gelb), „buru“ steht für lebhaftes Blau und Grün, und „dambu sind einige andere grüne, rote und braune Nuancen.

Kaum ein Unterschied zwischen blau und grün bei den „Blün-Kulturen“

In ähnlicher Weise wie bei den Himba vermischen sich Farbbenennungen und Farbwahrnehmungsfähigkeiten bei den „Blün-Kulturen“. Das ist ein Kunstwort aus blau und grün; es deutet schon an, dass in den Kulturen bei diesen Farben deren Unterschiede keinen großen Wert haben.

Die meisten indogermanischen Sprachen unterscheiden klar zwischen Grün und Blau. Andere Sprachen dagegen kennen oft nur ein Wort für beide Farben. Manche Sprachen führen die Bezeichnungen auf die Grunderfahrung der üblichen Helligkeit zurück, es werden also gerne Hellgrün und Hellblau als Farbbegriff vereinfachend zusammengefasst. So etwas findet sich bereits in antiken Sprachen. Frühe Texte des Altgriechischen unterscheiden zum Beispiel sprachlich nicht zwischen der Farbe von Honig und von Gras. Im Altchinesischen hatte man einen Oberbegriff für grün, blau, dunkelviolett und auch schwarz. Vermutlich war das Gras im eher trockenen und heißen Mittelmeerklima Griechenlands nicht lange genug grün, sondern zumeist gelb, wie eben der Honig. Und nach Auffassung der damaligen Chinesen war die Farbe des Wassers also eher dunkel, jedoch kein lichtes Blau oder Grün. Wie im Chinesischen gibt es im Japanischen Vermischungen von Blau und Grün, obwohl in beiden modernen Sprachen deutliche Unterschiede gemacht werden (Abbildung 20). Das gleiche alte Kanji-Zeichen wie das chinesische Qīng kann sich im Japanischen je nach Situation entweder auf Blau oder Grün beziehen. Das Vietname-

Abbildung 20: Eine Werbetafel in Japan, die Ampeln mit einem blauen und nicht einem grünen „Go“-Signal zeigt. Die Unterscheidung von Blau und Grün im Japanischen ist fließend genug, um diese Abweichungen in der Farbdarstellung zu ermöglichen.

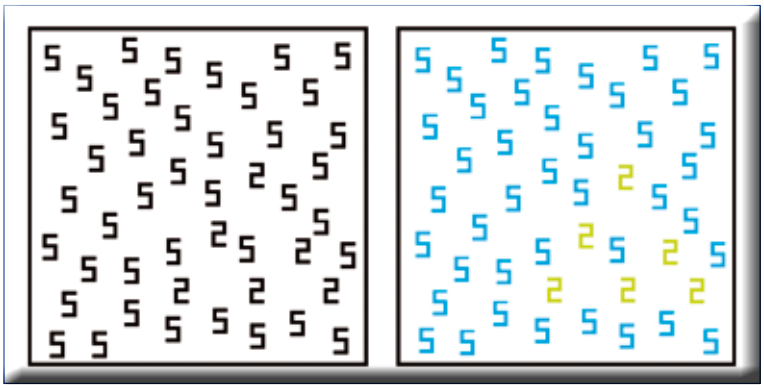


Abbildung 21: Ein Synästhetiker kann das linke Feld verschiedener Zahlen gleicher Farbe wie das rechte Feld sehen und die verschiedenen Zahlen durch verschiedene Farben trennen [15].

sische hat Wörter für Braun, Rosa, Lila und Grau, aber nicht für Blau.

Das mag man alles noch durch die Sichtweise auf Dinge deuten, auch auf Vereinfachung in der Ausdrucksweise. Manche Forscher nehmen an, dass diese Sprecher die Farben Blau und Grün auch optisch nicht unterscheiden könnten. Das ist jedoch fragwürdig, da etwa Vietnamesen problemlos und ohne sich zu wundern neue Wörter für „grün“ oder „blau“ in Englisch oder einer anderen Sprache erlernen können, die sie – wenn die Theorie richtig wäre – sonst nicht unterscheiden könnten.

Zumindest für stark von der Sonne beschienene Länder gibt es aber auch eine Erklärung, die physiologische Gründe aufführt. Demnach wird argumentiert, dass die UV-Strahlung der tropischen Sonne das Sehorgan schädigt, sodass Blaues nicht mehr klar erkannt wird. Dieser auch in nicht-tropischen Ländern stattfindende Prozess, läuft unter tropischer Sonne schneller ab. In manchen Sprachen wird daher für die Farbe „Blau“ das Wort „dunkel“ verwendet. Die Forscher nehmen jedoch an, nicht alle Benutzer einer Sprache mit einer „blün“-Vokabel hätten getrübte Linsen. Sobald allerdings nur ein Teil der Bevölkerung betroffen ist, ergibt es für die anderen keinen Sinn mehr, ein unterscheidendes Wort wie „blau“ zu verwenden, um verstanden zu werden [14].

Töne oder Temperaturen als Farben

Wie sehr die Farbwahrnehmung mit kognitiven Prozessen verwoben ist, zeigen auch Effekte der Synästhesie („zugleich wahrnehmen“) bzw. der Ideasthesia (andere Schreibweise: Ideaesthesia), eingedeutscht Ideästhesie. Der Begriff stammt wie Synästhesie aus dem Griechischen, setzt sich zusammen aus „idea“ und „aisthesis“, und bedeutet „Ideen spüren“ oder auch „Konzepte wahrnehmen“. Mit beiden Bezeichnungen wird u. a. das Erleben mancher Menschen benannt, beispielsweise Töne als Farben zu erleben, Geschmack kann Formen bekommen, auch Temperaturen eine Farbe (ein „warmes Grün“).

Synästhesie: Irgendwie vererbt

Synästhesie tritt familiär gehäuft auf. In einer Studie gaben 43 % der befragten Synästheten an, dass mindestens ein weiterer Synästhet unter den Verwandten ersten Grades sei. Auch Drogen oder Krankheiten können Auslöser solcher Effekte sein. Es sind über 60 Varianten der Synästhesie bekannt. Viele Synästheten nehmen Zahlen farbig wahr, und bei manchen reicht die gedankliche Visualisierung der Zahl, um die Farbgebung auszulösen [15] (Abbildung 21).

Die Synästhesien lassen sich klar von Halluzinationen unterscheiden: Wenn einem Synästheten zum Beispiel ein bestimmter Ton wie eine leuchtend orange Kugel vorkommt, dann ist ihm klar, dass in der Realität keine orange Kugel da ist, die er mit den Augen sehen könnte. Ebenso sieht ein solcher Mensch, der synästhetische Farben auf gedruckte Buchstaben projiziert, in welcher Farbe die Buchstaben geschrieben sind, und weiß, dass die synästhetischen Farbschattierungen vom Gehirn produziert sind [16].

Als Ursache für die angeborene Synästhesie wird eine Mischung aus genetischen Gründen, Zufall und Erfahrung angenommen. Allerdings ist der Aspekt der angeborenen Synästhesie in der Wissenschaft umstritten. Da die Synästhesien erst auftreten, wenn die Person die jeweiligen Sinnesreize, die eine Synästhesie auslösen, erfahren und gelernt hat (beispielsweise Intervalle, Klänge hören), gehen Wissenschaftler zur Zeit davon aus, dass Synästhesien zum Teil nachgeburtlich entwickelt werden. Die Rolle der Erfahrung ist insbesondere offensichtlich, wenn gelernte Inhalte wie das Alphabet, Monate oder Wochentage eine Synästhesie auslösen.

Zusätzlich zur häufig angeborenen Synästhesie gibt es auch die sehr seltene erworbene Synästhesie, die nach der Beeinträchtigung eines Sinnes (etwa bei Erblindung) oder einer Gehirnschädigung entsteht. Ein Beispiel dafür ist Jason Padgett, der durch eine Gehirnschädigung außergewöhnliche, sehr spezielle Fähigkeiten erwarb und seither plötzlich Mathematik als fraktale Bilder visualisierte [17]. Auch Derek Amato fällt in diese Kategorie. Er entwickelte durch eine starke Gehirnerschütterung eine Inselbegabung und nimmt permanent Töne als Quadrate wahr, die er am Klavier in Kompositionen realisiert, obwohl er vor seinem Unfall noch nie Klavier gespielt hat [18].

Wissenschaftler nehmen mittlerweile an, dass einige Menschen über bestimmte Gene verfügen, die helfen, diese Verbindungen und somit die Synästhesie beizubehalten [19] (s. u.). Jedoch

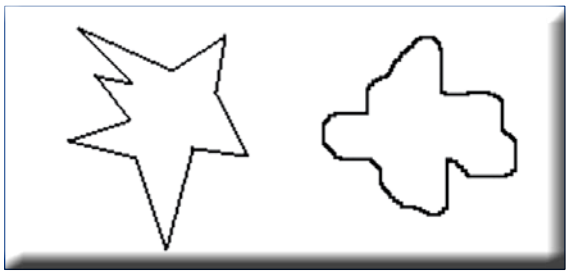


Abbildung 22: Welche der beiden Formen heißt „Buba" und welche „Kiki"? Darüber sind sich die allermeisten Leute sofort einig. Dies ist ein Beispiel für Ideasthesie, da die Konzeptualisierung des Stimulus eine zentrale Rolle spielt.

weisen Fallstudien bei monozygoten Zwillingen auf einen epigenetischen Bestandteil hin.

Ideästhesie: Eine Frage des Bewusstseins

Jüngere Forschungen weisen aber auch aus, dass die meisten „synästhetischen" Wahrnehmungen an semantische Repräsentationen, also die Bedeutung des auslösenden Konzeptes, gebunden sind. Demgegenüber spielen die sensorischen Eigenschaften eines Auslösers (z. B. die Aussprache eines Buchstabens) eine nachrangige Rolle. Daher wurde in jüngerer Zeit vorgeschlagen, die Unterscheidung in sensorische und kognitive Synästhesie zugunsten der Vorstellung der Ideasthesie aufzugeben [20]. Dieser Begriff bezeichnet die Auffassung, dass synästhetisches Erleben immer einen kognitiven, also semantischen und einen sensorischen Aspekt besitzt. Der Auslöser oder Trigger der synästhetischen Empfindung ist demnach ein Konzept (beispielsweise die Bedeutung der Zahl „5") und die synästhetische Wahrnehmung selbst ein sensorisches Attribut (im Ergebnis beispielsweise „blau"). Durch die Erforschung der Ideästhesie würde die Wissenschaft einen wichtigen Beitrag zur Lösung von Fragen um das menschliche Bewusstsein leisten, das der Ideästhesie zufolge auf Aktivierung von Konzepten beruht (Abbildung 22).

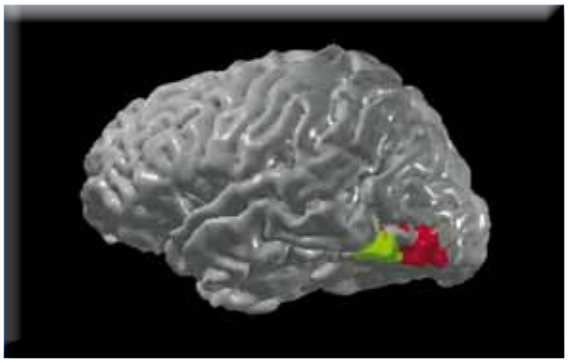
Synästhesie ist auch mit Kreativität verwandt, da es bei ja auch darum geht, neue Verbindungen aufzudecken. Synästheten des visuell-spatialen Typus haben durch Vergegenständlichung die Möglichkeit, konventionellen Wegen des Denkens zu entfliehen. Sie können Objekte imaginieren und manipulieren und dadurch andere Wege zu einer Lösung finden, vor allem, wenn es sich dabei um Aufgaben im visuellen Bereich handelt. Als Beispiel für solch synästhetisches Denken wurde in den Naturwissenschaften Richard Feynman genannt, Nobelpreisträger und Physiker, der seine Konzepte zuerst visuell imaginiert und sie erst darauf hin in mathematische Formeln übersetzt. Auch aus dem Bereich der Literatur und Musik gibt es Beispiele, die nahelegen, dass Synästheten durch ihre spezielle Begabung zu besonders kreativen Leistungen fähig sind; dazu zählen Kandinsky, Baudelaire und Rembrandt [21].

Neuronale Ursachen der Synästhesie

Durch neurophysiologische Untersuchungsmethoden wie die funktionale Kernspintomographie (fMRT) oder das EEG konnten die Wissenschaftler das Geschehen im Gehirn nachvollziehen und erkennen, wann welcher Teil des Gehirns aktiv ist.

Aufgrund entsprechender Neuroimaging-Daten hat man zwei Haupttheorien bezüglich der neuronalen Grundlage der Synästhesie vorgeschlagen. Beide Theorien gehen von der Beobachtung aus, dass es bestimmte Bereiche des Gehirns gibt, die auf bestimmte Funktionen spezialisiert sind. Beispielsweise kann der Teil des menschlichen Gehirns, der an der Verarbeitung visueller Eingaben beteiligt ist, der visuelle Cortex, weiter in Bereiche unterteilt werden, die vorzugsweise an der Farbverarbeitung beteiligt sind (visueller Bereich 4 bzw. 8, V4/V8). Da Regionen, die an der Identifizierung von Buchstaben und Zahlen beteiligt sind, benachbart zu einer Region liegen, die an der Farbverarbeitung beteiligt ist, könnte die zusätzliche Erfahrung, Farben bei der Betrachtung von Graphemen zu sehen, auf eine „Kreuzaktivierung" von V4/V8 zurückzuführen sein [22][23] (Abbildung 23)(Grapheme sind kleinste Einheiten eines Schriftsystems: Buchstaben, Ligaturen, Ziffern). In jeder Gehirnhälfte gibt es eine V4/V8-Region. Bei Wort-Farb-Synästheten springt das linke V4/V8-Areal lediglich auf Wörter, jedoch nicht auf Farben an. Eine Lateralisierung weist auch die Sprache auf: Bei den meisten Personen befinden sich die wichtigsten Sprachzentren eher in der linken als in der rechten Gehirnhälfte. Die Forscher vermuteten bei den untersuchten Wort-Farb-Synästheten eine Verknüpfung von Spracharealen in der linken Gehirnhälfte mit der linken V4/V8-Region.

Abbildung 23: Regionen im Gehirn, von denen angenommen wird, dass sie bei der Graphem-Farb-Synästhesie kreuzaktiviert werden (grün = Graphemerkennungsbereich, rot = V4- Farbbereich) [15].



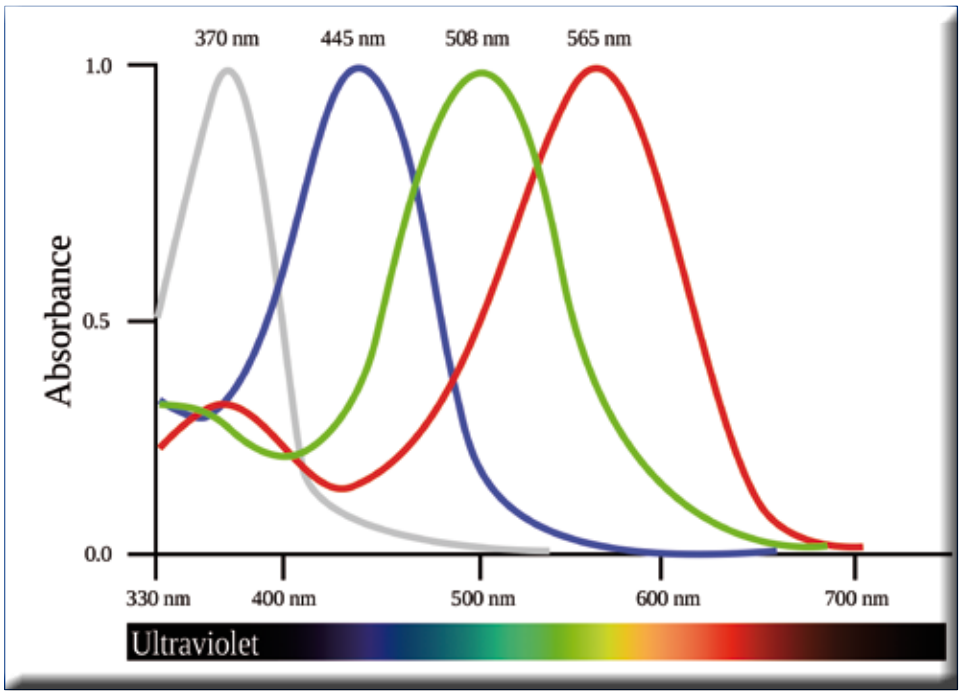


Abbildung 24: Die vier Pigmente in den Kegelzellen eines Vogels (in diesem Beispiel Prachtfinken (*Estrildidae*)) erweitern den Bereich des Farbsehens in das Ultraviolett [24].

Extreme Farbwahrnehmungen

Die vorangegangenen Abschnitte haben von den molekularen Grundlagen über zelluläre Strukturen bis hin zu neuronalen Verschaltungen von der Netzhaut bis ins Gehirn gezeigt, wie vielfältig die Farbwahrnehmung ist, und welche bemerkenswerten Variationen es dabei gibt, bis hin zu kreativen Leistungen in der Synästhesie. Dabei wurde in den Kapiteln bisher vorwiegend auf den Menschen Bezug genommen, dessen wichtigste Farbseh-Grundlage die Trichromasie ist. Schon angesprochen wurde das Farbsehen der Dichromaten (die meisten Säugetiere) und der Tetrachromaten.

Diese Kreuzaktivierung kann auf einen Ausfall des normalen Entwicklungsprozesses des Zurückbildens neuronaler Verbindungen zurückzuführen sein, ein Schlüsselmechanismus der synaptischen Plastizität, der nach der Geburt in großem Maße auftritt.

Neurowissenschaftler vermuten daher, dass jeder Mensch von Geburt an über Nervenverbindungen zwischen dem sensorischen System, das den auslösenden Reiz verarbeitet, und demjenigen, in dem ein zusätzlicher Sinneseindruck entsteht, verfügt. Die Fähigkeit zur Synästhesie sei demnach angeboren und nicht erlernbar.

Man fand bei Untersuchungen der Gehirne von Neugeborenen heraus, dass diese Nervenverbindungen nach circa drei Monaten anfangen zu verkümmern oder ganz zu verschwinden [19]. Die Tatsachen, dass die Synästhesie eher bei Kindern als bei Erwachsenen vorkommt, und dass Synästheten den Beginn ihrer Synästhesie in ihrer Kindheit ansetzen („seitdem ich denken kann"), belegen die Erkenntnisse der Wissenschaftler.

Eine alternative Möglichkeit zur Ausbildung von Synästhesie ist die Enthemmung von Rückkopplungen oder eine Verringerung des Ausmaßes der Hemmung entlang normalerweise vorhandener Rückkopplungswege im Gehirn. Normalerweise sind Anregung und Hemmung ausgeglichen. Wenn die normale Rückkopplung jedoch nicht wie üblich unterbunden wird, können Signale, die von späten Stufen der multisensorischen Verarbeitung zurückgeführt werden, frühere Stufen beeinflussen, so dass Töne das Sehen aktivieren können.

UV-Sehen durch Tetrachromie

Viele Wirbeltiere – Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel, aber auch Arthropoden wie Springspinnen und Insekten sind Tetrachromaten. Zum Beispiel besitzt der Goldfisch zusätzlich zu den rot-, grün- und blauempfindlichen Zapfen einen UV-Zapfen, der sehr kurzwelliges, ultraviolettes Licht absorbieren und diese Information verarbeiten kann. Tetrachromasie dürfte somit eine weitverbreitete Eigenschaft des Wirbeltierauges sein. Auch Vögel nutzen die vierte Grundfarbe (Abbildung 24), etwa durch spezielle UV-Reflexionsmuster im Gefieder. Sir John Lubbock, ein Freund und Nachbar von Charles Darwin, stellte schon vor 1882 fest, dass Ameisen unter Ultraviolett (UV) ihre Puppen aufnehmen und aus dem Strahlungsbereich tragen. Der deutsche Zoologe und Verhaltensforscher Karl von Frisch (1886-1982; Nobelpreis für Physiologie oder Medizin 1973) erkannte in den 1950er Jahren, dass Bienen und Ameisen UV-Licht als Farbe wahrnehmen.

Auf Grund des vierten Zapfentyps, der im Ultraviolett (UV) oder Violett (V) sein Absorptionsmaximum hat, können solche Tiere mehr Farben unterscheiden als der Mensch. Untersuchungen am Wellensittich ergaben, dass der Vogel nicht nur die Farben, die auch der Mensch unterscheidet, wahrnehmen kann, sondern darüber hinaus auch Mischungen mit unterschiedlichem UV-Anteil. So unterscheidet ein Vogel je nach UV-Anteil zum Beispiel bei einem bestimmten Blau verschiedene Farben, wo der Mensch nur eine einzige wahrnehmen kann.

Aus der Anzahl der Zapfentypen kann jedoch keineswegs geschlossen werden, welche Fähigkeiten der Farbunterscheidung ein Tier hat. Dies hängt sehr stark von der Weiterverarbeitung der Zapfenreaktionen in Netzhaut und Gehirn ab und kann erst durch Verhaltensexperimente untersucht werden.

Partner und Nahrung im ultravioletten Licht

Die Fähigkeit, Ultraviolett wahrzunehmen, spielt für einige Vögel bei der Balz eine Rolle. Messungen der UV-Reflexion ergaben, dass von 139 Arten, bei denen sich Männchen und Weibchen für das menschliche Auge nicht unterscheiden lassen, sich bei mehr als 90 % der Arten die Geschlechter im UV-Muster unterscheiden. Bei der Blaumeise (*Parus caeruleus*) wählen die Weibchen bevorzugt diejenigen Männchen, die am stärksten im Ultraviolett-Bereich leuchten. Da die UV-Reflexion von der Mikrostruktur der Federn abhängt, kann sie Auskunft über die Gesundheit der Männchen geben.

Aber auch beim Nahrungserwerb spielt die Wahrnehmung von Ultraviolett oder dessen jeweilige Ausprägung eine Rolle. Die Oberfläche von vielen Früchten reflektiert Ultraviolett. Dadurch ist es für Tiere mit UV-Wahrnehmung leichter, solche Früchte zufinden oder ihre jeweilige Qualität abzuschätzen. Reife gelbe Bananen fluoreszieren in ultraviolettem Licht blau, im Gegensatz zu den Blättern dieser oder anderer Pflanzen. Das ist ein Hinweis darauf, dass manche Bananen fressenden Tiere diese Eigenschaft mit Hilfe ihrer UV-Wahrnehmung nutzen könnten, um die Reife der Früchte abzuschätzen. Turmfalken wiederum entdecken die Spur ihrer Beute (z. B. von Erdmäusen) anhand deren Markierungen, da Urin und Kot Ultraviolett reflektieren.

Interessant: Die Gene für L- und für M-Opsin liegen beim Menschen auf dem X-Chromosom. Da Frauen über zwei X-Chromosomen verfügen, kann bei ihnen – vor allem wenn sie einen deuteranomalen oder protanomalen Elternteil haben – ein zusätzlicher veränderter Farbrezeptor auftreten, dessen Empfindlichkeitsmaximum in der Regel zwischen denen des Rot- und des Grünrezeptors liegt und der somit als Gelb- oder Orangerezeptor zu qualifizieren ist. Dieser Vier-Farbpigment-Genotyp tritt bei zwölf Prozent aller Frauen auf. Der Genotyp führt jedoch nur selten zu einer Tetrachromasie, da in der Regel keine getrennte neuronale Verarbeitung der Signale des vierten Farbrezeptors erfolgt. Einzelne Fälle experimentell verifizierter tetrachromatischer, also differenzierterer, Farbwahrnehmung wurden jedoch schon beschrieben [25][26].

Menschen können aber schon deshalb UV-Licht praktisch nicht wahrnehmen, weil die Augenlinse diesen Teil des Lichtspektrums absorbiert. Dabei ist der Übergang von Violett zu Ultraviolett individuell bedingt fließend. Patienten, die nach Unfällen oder chirurgischen Eingriffen ihre Linsen verloren hatten, beschrieben UV-Licht als weißliches, „milchiges“ Blau-Violett. Die absorbierende Linse schützt wahrscheinlich die Netzhaut vor Schäden, da andernfalls der relativ lang lebende Mensch erblinden könnte.

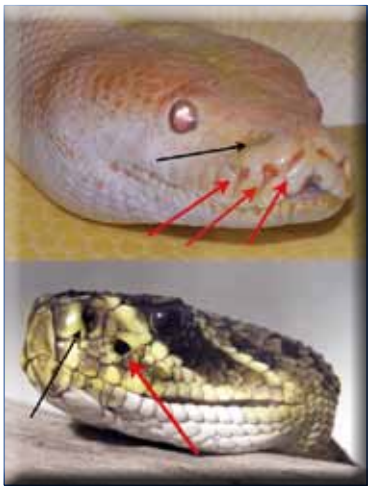


Abbildung 25: Ein Python (oben) und eine Klapperschlange, eine Gattung innerhalb der Grubenottern. Die Bilder zeigen die Positionen der Grubenorgane (rote Pfeile). Die schwarzen Pfeile zeigen auf das jeweilige Nasenloch.

Jüngere Forschungen haben jetzt gezeigt, dass es jedoch etliche andere Säugetiere gibt, deren Augenlinsen UV-Licht durchlassen. Dazu gehören neben Hausratte und Hausmaus der Igel, der Haushund, die Katze sowie der Flughund *Pteropus livingstonii*, das Frettchen, die Wanderratte und das Okapi. Es ist anzunehmen, dass auch diese Säuger – ähnlich wie Menschen mit entfernten Linsen – ultraviolettes Licht wahrnehmen, denn auch Opsine in Zapfen, die auf langwelligeres Licht reagieren, haben Empfindlichkeiten für sehr kurzwelliges Licht. Dafür ist die Sehschärfe dabei wohl geringer. Der Vergleich von UV-gängigen und UV-absorbierenden Säugetieraugen zeigte auch: Bei letzteren liegen Netzhäute vor, die eine hohe räumliche Auflösung ermögichen. Offenbar führt das Herausfiltern des UV-Lichtes zu schärferem Sehen [27].

Sehen von infrarotem Licht

Das für uns sichtbare Spektrum des Lichts setzt sich an beiden Grenzen unserer Sehfähigkeit mit anderen Wellenlängen fort. Ultraviolettes Licht ist durchaus von etlichen Lebewesen zu erkennen, wie die Ausführungen hier zeigen. Auf der Suche nach Lebewesen, die infrarotes Licht sehen, bissen sich die Forscher jedoch lange Zeit die Zähne aus. Zwar können auch Schlangen infrarote Strahlung wahrnehmen. Das passiert jedoch nicht mit den Augen, und das hat einen einfachen Grund: Opsin-basierte Sehpigmente können bestenfalls einen Spektralbereich zwischen 300-725 nm erfassen.

Schlangen erreichen ihre Fähigkeit, IR zu detektieren, über das Grubenorgan. Dieser Sinn ermöglicht es den Schlangen, auch bei völliger Dunkelheit auf die Jagd zu gehen. Das Grubenorgan der Schlangen liegt links und rechts am vorderen Oberkiefer zwischen Nasenlöchern und Augen in einer Vertiefung, in der sich eine dünne Membran befindet (Abbildung 25). Sie ist mit zahlreichen sensorischen Nervenfasern ver-

Abbildung 26: Buntbarschmännchen beim Jagen eines Bachflohkrebses (Foto: Denis Meuthen/Uni Bonn). Bei Buntbarschen hat man kürzlich Infrarotsehfähigkeiten entdeckt. Ebenso stellte man fest, dass sie über 7 Farbseh-Opsine verfügen.

bunden, durch die Wärmestrahlungs-Signale vom Grubenorgan zum Mittelhirn weitergeleitet und dort verarbeitet werden. Die Infrarotrezeptoren auf der Membran sind Teil der TRP-Rezeptorfamilie. Diese Rezeptoren sind Ionenkanäle und im Nervensystem der Wirbeltiere als Thermorezeptor weit verbreitet. TRP-Kanäle sind entwicklungsgeschichtlich sehr alt; sie finden sich bereits in Hefezellen. Beim Menschen spielen sie bei der Temperatur-, Geschmacks- und Schmerzwahrnehmung eine Rolle.

Das Grubenorgan, das Temperaturdifferenzen von 0,003 K wahrnehmen kann, ist für die Grubenottern namensgebend. Die grubenförmige Anordnung der Rezeptoren ermöglicht es den Grubenottern, ein sehr exaktes räumliches Infrarotbild zu sehen. Zudem haben die Grubenottern die Fähigkeit, dieses Infrarotbild mit dem visuellen Bild zu verknüpfen. Die von den Schlangen wahrzunehmende Infratorstrahlung ist mit rund 2000 nm äußerst langwellig, weit vom sichtbaren Lichtspektrum entfernt.

Infrarot mit den Augen sehen?

Vor Kurzem haben Biologen allerdings entdeckt, dass Buntbarsche (*Cichlidae*) auch im nahen Infrarotbereich sehen können – und zwar wahrscheinlich mit den Augen. Das Infrarotsehen hilft den Smaragdprachtbarschen (*Pelvicachromis taeniatus*) offenbar, in flachen afrikanischen Flüssen zu jagen.

Die Sehfähigkeiten des Fisches im Infrarotbereich wurden von den Wissenschaftlern mit einem klassischen Futterwahlexperiment festgestellt. Die Buntbarsche ernähren sich auch von kleinen Krebsen wie Bachflohkrebsen. Diese Beutetiere reflektieren Strahlung im nahen Infrarotbereich. Diesen Umstand nutzten die Forscher, um die Infrarotwahrnehmung der Fische zu erkunden. In einem lichtdichten Raum wurde unter Infrarotlampen ein Wahlversuch aufgebaut. Vor einem Wasserbecken, in dem sich die Fische aufhielten, wurden den Buntbarschen in zwei getrennten Kammern Bachflohkrebse angeboten. Eine der Kammern mit der Beute war mit einer Filterfolie beklebt, die keine Infrarotstrahlung durchließ. Auf die andere Kammer war hingegen eine Folie aufgebracht, die ausschließlich von Infrarotlicht vorwiegend zwischen 800-900 nm durchdrungen werden konnte.

Im Experiment zeigte sich, dass sich die Buntbarsche viel häufiger und länger vor der Kammer mit den Bachflohkrebsen aufhielten, die die nahe Infrarotstrahlung durchließ. Physiologen hielten bislang das Rauschen im nahen Infrarotbereich für zu groß, um mit den Augen der Tiere ein Bild zu erzeugen. Wie das Experiment zeigt, können die Buntbarsche Reize im Wellenlängenbereich oberhalb von 780 Nanometern wahrnehmen. Das Problem bislang ist nur: Man ist noch auf der Suche nach Rezeptoren und Sehpigmenten, die diese Sehfähigkeit ermöglichen.

Der Vorteil des Infrarotsehens der Buntbarsche wird offensichtlich, wenn man das natürliche Umfeld betrachtet. Die flachen Flüsse Westafrikas weisen relativ viel Infrarotstrahlung auf. Zudem könnte diese spezielle Sehfähigkeit eine Rolle bei der Partnerwahl spielen. Bei Farbmessungen an den Buntbarschen stellten die Forscher fest, dass die Tiere an bestimmten Stellen ihres Körpers das Licht im nahen Infrarotbereich reflektierten, die Weibchen am Bauch und die Männchen an den Flossen. Die Bauchfärbung ist für die Fortpflanzung und die Flossen sind für das Imponierverhalten in Kampfsituationen dieser Fische wichtig.

Können Menschen infrarotes Licht sehen?

US-Wissenschaftler fanden heraus, dass Menschen unter bestimmten Umständen tatsächlich in der Lage sind, nahes Infrarot (780-1000 nm) zu sehen – allerdings unter sehr speziellen Bedingungen. Die Forscher arbeiteten mit schnell gepulsten Infrarot-Lasern. Durch Zufall bemerkten sie, dass bei ihren Experimenten mit diesen Lasern sichtbare Lichtblitze auftraten. Weitere Experimente ergaben, dass bei besonders kurzen Lichtpulsen die Wahrscheinlichkeit stieg, das Licht des Infrarot-Lasers wahrzunehmen. Eine Erklärung dafür: Durch den kurzen Abstands der Pulse schaffen es ab und an zwei statt nur ein Photon gleichzeitig, die Retina zu treffen. Man vermutet: Die Energie von zwei Photonen mit einer Wellenlänge von 1000 nm addiert sich, sodass der Sehsinn eine Wellenlänge von 500 nm wahrnimmt.

Farbsehen als Optimierungsaufgabe

Dass Farbsehen keine einfache Angelegenheit ist, ließen schon die anfänglichen Erläuterungen über die evolutionäre Entwicklung vermuten: Erst kamen vorwiegend Tetrachromaten, dann gab es eine Rückentwicklung – aus Anpassung an vorwiegend unterirdischem Leben nach dem Meteoriteneinschlag vor 60 Millionen Jahren – hin zu Dichromaten, dann entstanden die Trichromaten einschließlich des Menschen, die zusammen mit Tetrachromaten leben, teils entfernte Nachfahren der Saurier wie etwa die Vögel.

Immer wieder zeigt sich bei der Untersuchung der Farbsehmöglichkeiten der verschiedenen Arten, wie sehr es dabei nicht auf ein einzelnes Element, ein Pigment, eine Sehzelle, sondern auf das Gesamtsystem ankommt, sich für das Leben und Überleben in einer spezifischen Umgebung fit zu machen. Das gerade geschilderte Infrarotsehen von Buntbarschen mag ein weiterer Stein im Mosaik der Erkenntnis über solche Optimierungen sein. Tatsächlich hat man noch etliche andere erstaunliche Farbseh-Mechanismen gefunden, auch bereits bei den schon für ihre Infrarotseh-Fähigkeit „berühmten“ Buntbarschen.

Opsinzahl ist nicht immer gleich Farbkanalzahl

Ein besonderes Indiz für die Notwendigkeit, das Farbsehen als Gesamtsystem zu betrachten, ist die Tatsache, dass es keinen vorhersagbaren Zusammenhang gibt zwischen der Diversität von Sehpigmenten einerseits und der Anzahl der Farbsehkanäle (unterschiedlichen spektralen Empfindlichkeiten) in den einzelnen Tierarten andererseits. Zwar hängt die spektrale Vielfalt in einem mehrkanaligen visuellen System zu einem großen Teil von der Anzahl der verschiedenen Opsine ab. Bei vielen Tieren werden die Sehpigmente jedoch in verschiedenen Kombinationen in verschiedenen Rezeptorzellen koexprimiert, so dass die Gesamtzahl der Rezeptorenklassen oder Spektralkanäle oft geringer ist als die Anzahl der vorliegenden Pigmente. Ein Beispiel dafür sind Fangschreckenkrebse. Es gibt aber auch den umgekehrten Fall: Wenige Sehpigmente erzeugen viele Farbkanäle, die zur Wahrnehmung dienen. Schmetterlinge liefern für diesen Fall ein Beispiel. Gründe für diese Differenzen zwischen Opsin- und Farbkanalzahlen sind sowohl neuronale Verschaltungen als auch Farbfilter, die in Zapfen eingebaut sein können. Eine Übersicht über die Anzahl von Opsinen sowie die realisierten Farbkanäle in bislang untersuchten Lebewesen liefert Abbildung 27 (Tabelle).

Filter sind eine Möglichkeit, Farben genauer zu unterscheiden; die andere ist eine Mehrzahl von Sehpigmenten. Typischerweise haben Sehpigmente jedoch ein breites Absorptionsspektrum, um eine gute Empfindlichkeit zu erzielen. Darunter leidet die Farbspezifität. Ohne Filtermaßnahmen wird das Farbspektrum so mit drei oder vier Opsinen und ebensovielen Farbkanälen abgedeckt. Spezielle Rezeptoren, die das beinhaltende Sehpigment (ggf. auch mehrere) mit Filterelementen kombinieren, erlauben hingegen die Ausweitung der Farbkänäle. Der Nachteil von Filtern, die beispielsweise aus speziellen Ölschichten oder -kompartimenten in den Zapfen bestehen können (abgeleitet von Carotinoiden), setzen andererseits die Empfindlichkeit herab. Ebenso wird durch mehr Farbkanäle, also mehr spezielle Zapfen, die räumliche Auflösung der Netzhaut vermindert, da sich ja mehr Rezeptoren die verfügbare Fläche teilen müssen.

Bei tagaktiven Tieren wie Vögeln ist der Empfindlichkeitsverlust nicht von Bedeutung. Dafür gewinnen sie eine erheblich bessere Farbunterscheidungs-Fähigkeit, die feinste Reflexionen zu erkennen hilft, auch etwa vom Gefieder möglicher Sexualpartner.

Pentachromaten – und noch mehr

Die Vielfalt der Farbseh-Mechanismen geht allein bei der Betrachtung von Farbrezeptoren mit Pentachromaten weiter. Bei Neunaugen der Art *Geotria australis* wurden fünf unterschiedliche Farbrezeptoren und die dazugehörenden Sehpigmente nachgewiesen [30]. Das ist insofern besonders bemerkenswert, weil Neunaugen bereits sehr früh in der Evolution auftauchten (Abbildung 28). Neunaugen sind eine Ordnung fischähnlicher, stammesgeschichtlich basaler Wirbeltiere (Vertebraten), lebende Fossilien, die sich seit 500 Millionen Jahren kaum verändert haben. Sie haben einen aalartigen, langgestreckten Kör-

Abbildung 27: Die Anzahl von exprimierten Opsinen in Lebewesen stimmt nicht zwingend mit den Farbkanälen überein, die fürs Farbsehen genutzt werden. Bei Wirbeltieren gibt es einen Zusammenhang von Opsinen und Zapfenarten (Quelle: [29]).

Lebewesen	Opsine fürs Farbsehen	Farbkanäle in der Netzhaut
Wirbeltiere		
Neunaugen	5	5 ?
Buntbarsche (Cichliden)	7	3-6
Vögel	4	4
Säugetiere	0-3	0-3
Wirbellose		
Fruchtfliegen (Drosophila)	5	5
Kolibrifalter (Graphium sarpedon)	5	15
Libellen	11-30	?
Fangschreckenkrebse	14-33	16

Abbildung 28: Grafische Darstellung von Meerneunauge (oben), Flussneunauge (Mitte) und Bachneunaugen (unten). Sie zählen zu den evolutionär ältesten Wirbeltieren. Der Name „Neunauge" geht auf die als Augen gedeuteten sieben seitlichen Kiemenspalten und die Nasenöffnung zurück. Neunaugen sind Pentachromaten.

per, der mit einem flossenartigen Rücken- und Schwanzsaum besetzt ist.

Einige Vögel, zum Beispiel Tauben [31] und Stockenten sowie Schmetterlinge sind wahrscheinlich Pentachromaten. Sogar die kleinen Fruchtfliegen verfügen über fünf Sehpigmente.

Aus wenig mach viele – Farbkanäle

Noch erstaunlicher ist, wie Schmetterlinge Sehpigmente nutzen. Der Kolibrifalter (*Graphium sarpedon*) verfügt über fünf Opsine in der Netzhaut: ein UV-Typ, ein Blau-Typ und drei für mittlere bzw. lange Wellenlängen [32]. Diese vermischen sich zudem untereinander und ergeben Rezeptoren mit 15 unterschiedlichen spektralen Empfindlichkeiten (Farbsehkanälen) ([29]).

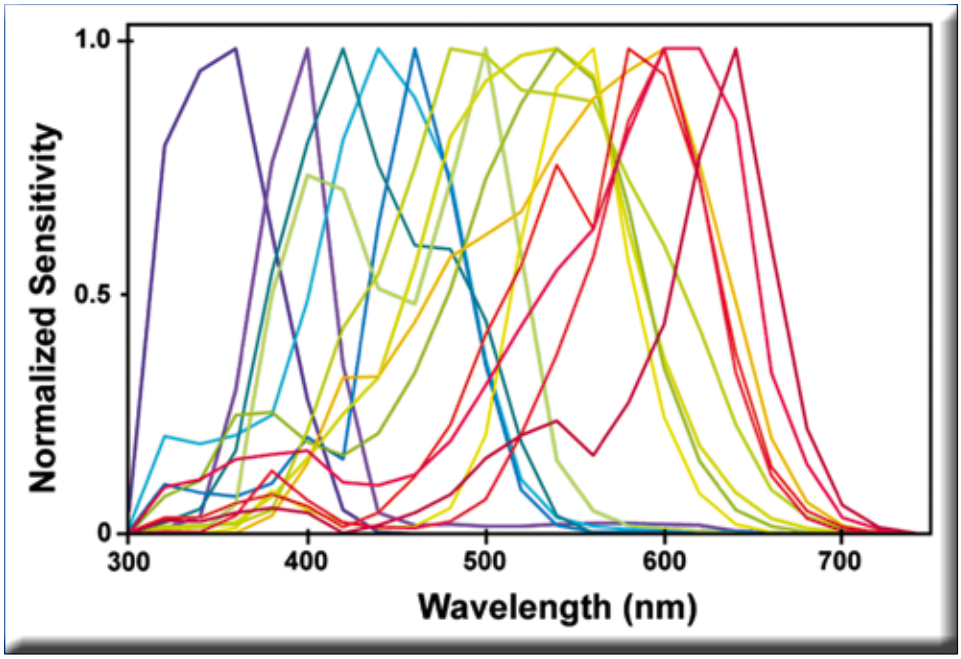
In den Facettenaugen der Tiere lassen sich drei unterschiedliche Klassen identifizieren. Die größte spektrale Variabilität tritt dabei in den Bereichen auf, die nach unten schauen. Die Richtung Himmel weisenden Augenteile verfügen immerhin noch über 7 verschiedene Rezeptoren. Opsine exprimiert der Schmetterling bis zu drei in einem spezifischen Rezeptortyp. Zusammen mit den Filtereigenschaften einiger Einzelaugen (Ommatidien) ergibt sich so die große Anzahl von 15 Farbkanälen. Man nimmt an, das 4 davon für ein „normales" Farbsehen (incl. UV) genutzt werden, wohingegen sich die anderen später entwickelt haben, um spezielle Verhaltensmöglichkeiten für evolutionäre Vorteile zu nutzen [33].

Libellen: Mehr als genug Opsine – offenbar nicht zuviel

Gänzlich unerwartet ist, dass Libellen über die meisten Opsine verfügen, die man bislang bei Insekten gefunden hat. Japanische Forscher untersuchten 12 Arten und fanden 11 bis 30 verschiedenen Opsine. Eins davon war auf UV-Licht ausgerichtet, bis zu 9 auf kurzwelliges sowie 8-21 auf mittleres bzw. langwelliges Licht [34]; die Zahlen wurden mittlerweile etwas nach oben korrigiert (Abbildung 27). Die verschiedenen Opsine wurde zwischen den nach oben und nach unten gewandten Augenhälften aufgeteilt, wobei die obere Hälfte mehr für kurzwellige Wellenlängen empfindliche Typen aufwies, und die untere entsprechend eher langwellige Rezeptoren (Abbildung 30). Das macht Sinn, da das obere Auge den blauen und den ultravioletten Himmel betrachtet, während die untere Hälfte Vegetation, Boden und Teichflächen sieht. In welcher Art und Weise diese große Anzahl von Opsinen auf wieviel verschiedene Rezeptorzellen verteilt sind, ist noch unerforscht.

Das ist aber alles nichts gegen Fangschreckenkrebse, bezieht man noch deren gesamte Augenkonstruktion mit ein. Allein mit einer Anzahl von 16 Farbkanälen in der Netzhaut halten die Fangschreckenkrebse einen Rekord im Tierreich. Erstaunlich ist dabei noch mehr.

Abbildung 29: Spektrale Empfindlichkeiten einzelner Photorezeptorzellen in den Augen von Kolibrifaltern. Nur 5 Opsine erzeugen durch Co-Expression und zusätzliche Filter 15 Farbkanäle (Quellen: [29][32]).



Der extreme Konstruktionsaufwand bei den Augen der Fangschreckenkrebse

Ihren Namen verdanken Fangschreckenkrebse (*Stomatopoda*) (Abbildung 31) ihren Fangwerkzeugen, die äußerlich

denen von Fangschrecken (Gottesanbeterinnen, *Mantodea*, oft auch als „Mantiden“ bezeichnet) (Abbildung 32) ähneln; daher nennt man sie im Englischen auch einfach „Mantis Shrimps“. *Stomatopoda* sind eine Ordnung der Gliederfüßer (Arthropoden) mit etwa 400 Arten. In einigen davon hat man wie gesagt 16 Spektralrezeptor-Typen gefunden! Zudem können die Tiere polarisiertes Licht, auch zirkular polarisiertes, erkennen und unterscheiden. Ihre Umgebung wird im überlappenden Sehbereich von jedem Auge auf mehreren Kanälen parallel wahrgenommen: räumlich, farblich, im UV sowie durch die Polarisation. Wie verarbeiten die Tiere eine solche Fülle von Informationen?

Kurz gesagt – mit kleinem Wortspiel: Erschreckend einfach. Ein hoher Aufwand bei der Konstruktion ihrer Augen steht ein geringer Aufwand bei der Nachbearbeitung der Sehreize entgegen, anders als beim Menschen, doch der Reihe nach.

Fangschreckenkrebse kommen in einer Vielzahl von

Abbildung 30: Libellen verfügen über eine Vielzahl von Opsinen in ihren Facettenaugen, bis zu 30! Diejenige davon, die nach oben gerichtet sind, sehen Ultraviolettes und blaues Licht besser, die nach untern gerichteten sind besser für Grün-, Gelb- und Rottöne geeignet (Foto: Takashi Hososhima).

Abbildung 31: Fangschreckenkrebse sind oft farbig schillernd. Auf diesem Foto sieht man deutlich drei Ommatidien (Augensegmente) in jedem Facettenauge, davon eins als 6-reihiges horizontales Querband ausgebildet. Dieses Querband ist unabhängig vom Gesamtauge bewegbar, sodass der Krebs gleichzeitig einerseits Objekte erkennen, andererseits mit dem Ommatidenband Farbe und Polarisation abtasten kann (Foto: Peter Bublitz (siehe auch das Titelbild)).

Abbildung 32: Gottesanbeterin (*Mantis religiosa*) bei der Paarung (Foto: Oliver Koemmerling).

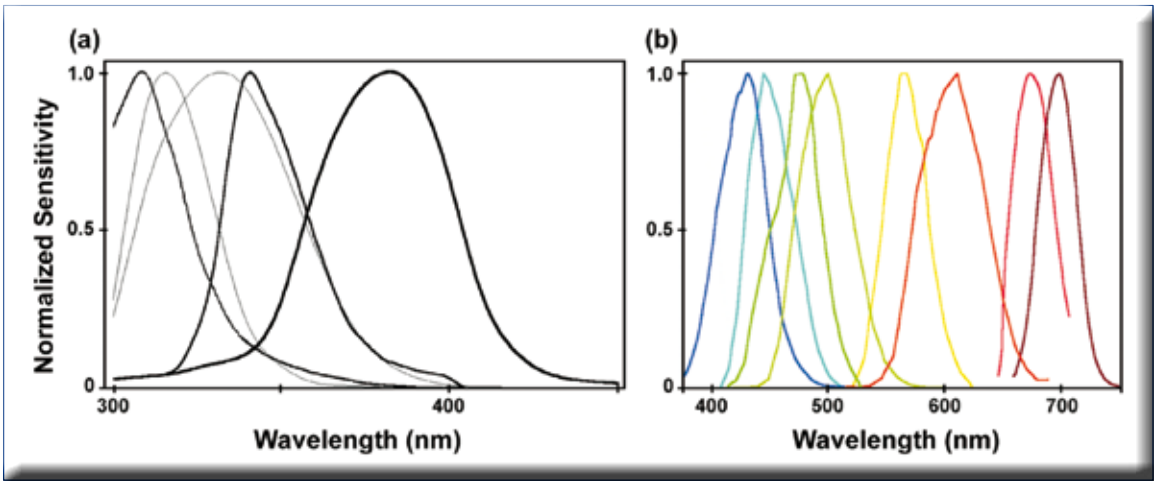


Abbildung 33: Spektrale Empfindlichkeiten von Fangschreckenaugen der Art Neogondodactylus oerstedii. Abbildung a) zeigt die Spektren von 5 der 6 UV-Rezeptoren; zu dem 6. fehlen noch Daten. Abbildung b) zeigt die spektralen Empfindlichkeiten der Photorezeptoren für sichtbares Licht. Deutlich wird hier die Schmalbandigkeit der einzelnen Kanäle (Abb.: [29]).

Farben vor, von unauffälligem Braun bis zu leuchtenden Neonfarben. Schillernde Muster auf der Körperoberfläche dienen bei einigen Arten zum Signalaustausch untereinander; da mag schon ein Grund für ihre Farberkennungsfähigkeiten liegen ([35]). Die hohe Farbsichtfähigkeit wird mit sexueller Selektion erklärt. Fangschreckenkrebse regeln ihre Beziehungen zu Artgenossen durch Imponiergehabe und Tänze. Zudem fluoreszieren die Weibchen in der Paarungszeit.

Komplexe Augen

Ihre auf Stielen sitzenden Augen sind unabhängig voneinander beweglich und hoch entwickelt. Aufgrund des relativ kleinen Gesichtsfelds halten Fangschreckenkrebse ihre Augen permanent in Bewegung, um ihre Umgebung zu beobachten. Ihre Facettenaugen sind dreigeteilt: Sie bestehen aus einem oberen Abschnitt, einem Mittelteil, ausgebildet als 6-reihiges horizontales Querband, und einem unteren Abschnitt. Durch die Form der Augen bedingt überlappen sich die Sehfelder des oberen und des unteren Abschnitts. Dies ermöglicht separates räumliches Sehvermögen mit jedem Komplexauge. Die beiden jeweiligen oberen und unteren Halbkugeln der Komplexaugen erkennen außerdem Formen und Bewegungen.

Das Querband ist von dem Tier unabhängig vom Gesamtauge steuerbar, sodass der Krebs gleichzeitig einerseits Objekte erkennen, andererseits mit dem Ommatidenband Farbe und Polarisation abtasten kann; auch die Halbkugel-Ommatiden haben UV-Rezeptoren. Die Photorezeptoren des Querbandes sind für das Farbsehen hoch spezialisiert.

Sogar zirkular polarisiertes Licht erkennen

Polarisationen erkennen die Krebse durch drei verschiedene Rezeptoren. Es gibt sie sowohl in den Hemisphären der Komplexaugen wie auch in dem Mittelband. Nur diejenigen des Mittelbandes jedoch können zirkular polarisiertes Licht erkennen. *Stomatopoda* sind damit die einzige Tierart, die das kann. Die Wahrnehmung des Himmels-Polarisationsmusters können Fangschreckenkrebse nutzen, um sich in ihrem Lebensraum zu orientieren [35]. Fangschreckenkrebse besitzen ein komplexes Sozialverhalten, welches sich besonders bei Territorialstreitigkeiten zeigt: Sie reagieren prompt auf Eindringlinge, kommunizieren aber überwiegend mit wimpelartigen Fortsätzen am Kopf, sodass tödliche Revierkämpfe ausbleiben. Diese vehement bewegten Fortsätze reflektieren wiederum besonders gut polarisiertes Licht...

Bewegungen schnell wie Pistolenkugeln

Fangschreckenkrebse leben räuberisch und sind meist territoriale Einzelgänger, die überwiegend versteckt in der Bodenzone tropischer Meere zwischen Felsen und Steinen oder in komplexen Gangsystemen im Sand des Meeresbodens auf Beute lauern.

Wenn sie Beute erspähen, können die Tiere extrem schnell reagieren – und auch dafür benötigen sie herausragende Sehfähigkeiten. Die Krebse verhaken zum Beutefang Teile ihres Exoskeletts, spannen die starken Muskeln an und lassen sodann die Fangarme in einer explosionsartigen Bewegung vorschnellen. Das Schlagbein der Fangschreckenkrebse entwickelt dabei eine Geschwindigkeit von 23 m/s (83 km/h); die dabei auftretenden Beschleunigungen betragen bis zum 8000fachen der Erdbeschleunigung. Ein menschlicher Lidschlag dauert etwa 40 mal so lange wie dieser Beinschlag. Dieser Schlag ist eine der schnellsten von einem Tier ausgeführten Bewegungen. Die Aufprallwucht ähnelt der einer Pistolenkugel [36]. Dazu kommen Kavitationseffekte durch winzige Gasbläschen. Dies erzeugt einen Knall und manchmal sogar einen Lichtblitz; das Opfer wird durch den Schlag unmittelbar betäubt.

Extreme Farbfilter-Anordnungen

Das Sehsystem trägt dieser Schnelligkeit Rechnung. Eine herausragende Eigenschaft als Grundlage dafür ist die Schmalbandigkeit der Farbkanäle, die die Augen erkennen. Die Krebse erreichen dies durch ausgefeilte Filtertechniken. So haben sie Filter direkt in die Membranen der Photorezeptoren integriert. Die Hauptphotorezeptoren sind in zwei Stufen unterteilt, so dass die obere Stufe das Licht filtert, das die tiefere Stufe erreicht. Die Anordnung ermöglicht es, Sehpigmente selbst als Spektralfilter zu verwenden. Darüber hinaus kommen in einigen Zapfen Carotinoide oder Carotino-Proteine als Filter zum Einsatz. Sie arbeiten in Reihe mit den Farbpigmenten und führen so zu sehr schmalbandigen Kanälen (Abbildung 33).

Ganz bemerkenswert ist die ausgefeilte UV-Wahrnehmung. Stehen für sichtbares Licht eine Vielzahl von Sehpigmenten zur Verfügung, haben *Stomatopoda* für die UV-Wahrnehmung nur zwei Opsine; deren Empfindlichkeits-Maxima liegen bei 334 und 383 nm, und diese Spektren werden fein abgestimmt durch Filtersubstanzen, die man in den Zapfen der Ommatidien gefunden hat. Einzigartig ist dabei, dass es sich bei den Filtermolekülen nicht um Carotinoide, sondern um Mykosporin-Aminosäuren (MAA) handelt. Einige Algenarten bilden MAA. Diese Substanzen absorbieren UV-Strahlen und dienen normalerweise als natürliche Sonnenschutzfilter [37].

Insgesamt hat man in den Augen der Fangschreckenkrebse 4 Filter für sichtbares sowie 5 Filter für UV-Licht (diese auf Basis der MAA) entdeckt. Dies ist der rigoroseste Lichtfilterungsprozess, der im Tierbereich bekannt ist [29]. Das führt auch dazu, dass die Zahl der Rezeptor-Typen bei den Krebsen – 16 – gleich der Zahl der spektralen Empfindlichkeitskanäle ist, ebenfalls 16, und das, obwohl man 33 verschiedene Opsine bei ihnen gefunden hat, 2 davon für die UV-Empfindung. 6 Kanäle sind für das UV-Sehen zuständig, 8 schmalbandige für das auch für Menschen sichtbare Licht.

Auf schnelles, einfaches Sehen getrimmt

Wie der große Fluss der Informationen, die von den verschiedensten Photorezeptoren der Krebsaugen aufgefangen werden, aufbereitet werden, ist noch unklar. Bei Wirbeltieren und beim Menschen ist es ja so, dass schon in der Netzhaut Informationsverarbeitungsprozesse stattfinden, die dann in den Nervenbahnen des Gehirns und dort selbst fortgeführt werden; man erinnere sich nur an die Berechnung der Rot-Grün- bzw. Blau-Gelb-Kanäle beim Menschen (siehe Abschnitt „Signalreduktion für schnelle Verarbeitung“). Es gibt beim Menschen auch Helligkeitsinformationen, die aus den Rot-Grün-Rezeptoren extrahiert werden. Dadurch wird die räumliche Auflösung fast verdoppelt; beides Beispiele für die frühe Signal-Verrechnung.

Jetzt kommt eine bemerkenswerte Annahme zu dem Farbsehen bei Fangschreckenkrebsen. Man hat herausgefunden, dass die spektrale Unterscheidung der empfangenen Signale trotzdem – auch trotz der großen Zahl von aufgenommenen Farbkanälen – im Gehirn als Ganzes sehr schlecht ist, schlechter als beim Menschen. Es kann vielmehr wohl so sein, dass die Informationen aus den Farbkanälen in spektrale „Kategorie-Behältnisse“ sortiert werden und diese Anregungsmuster erzeugen. Selbige können dann unmittelbar im Gehirn der Tiere Entscheidungen zu bestimmten Handlungen hervorrufen [38].

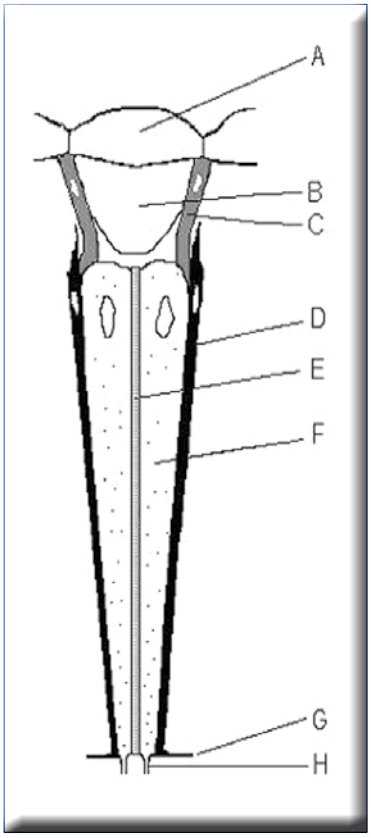
Anders ausgedrückt bedeutet das: Spezielle Neuronen sind hochgenau abgestimmt, um auf spezielle Farbklassen zu antworten. Diese Antworten erfolgen dann nach der „der Gewinner bekommt alles“-Strategie (winner takes all). Solche Mechanismen gibt es auch in Primaten einschließlich des Menschen. Der große Unterschied: Bei den Fangschreckenkrebsen passiert diese Klassenzuordnung und die dann folgende Antwort im oder kurz nach dem neuronalen Level der Photorezeptoren. Farbreize sind so außerordentlich schnell zu erkennen, und zwar mit einem ziemlich einfachen Nervensystem. Bei Primaten hingegen hat man breite Farbkanal-Spektren, die von den Rezeptoren kommen, und die dann in einer umfangreichen neuronalen Kaskade aufwändig für detaillierte Unterscheidungen aufbereitet werden. So erhält man zwar hochqualitative Informationen, aber es dauert. Fangschreckenkrebs-Sehen passiert hingegen nach der Devise: Schnell und einfach.

Vorbild für technische Systeme

Die Kombination von gleichzeitigem Registrieren von Polarisationen und Farbinformationen ist bemerkenswert bei etlichen Tieren. Einzigartig bei Fangschreckenkrebsen ist zudem die Fähigkeit, zirkular polarisiertes Licht erkennen zu können.

Als eine Grundlage dafür dient der spezielle Aufbau von Ommatiden (Einzelaugen) in Facettenaugen. Der lichtbrechende Teil eines solchen Einzelauges wird aus einer Chitinlinse und einem darunter liegenden „Kristallkegel“ gebildet. Die Chitinhülle des Ommatidiums bildet die Chitinlinse (Cornea) (A) aus,

Abbildung 34: Schematischer Aufbau eines Ommatidium. A Hornhaut (Cornea), B kristalliner Kegel, C/D – Pigmentzellen, E Rhabdom, F retinulare Zellen, G Membrana fenestrata, H Nervus opticus.



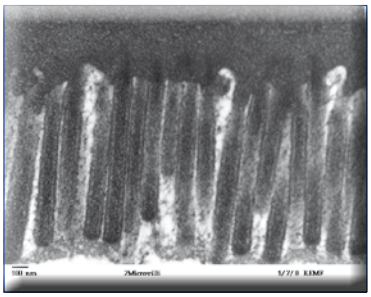


Abbildung 35: TEM-Aufnahme von Mikrovilli (hier des Dünndarms), jedes ca. 1000 nm lang und 100 nm breit (Abb.: L. Howard/K.Connollly).

durch die das Licht ins Auge fällt. Danach fällt es durch den „Kristallkegel“ (B). Bei manchen Arten besteht der Kristallkegel aus Zellen, bei anderen ist es eine durch einige Zellen abgeschiedene extrazelluläre Masse. Dieser Kristallkegel leitet das Licht zu den Sehstäbchen (Rhabdom) (E). Das Rhabdom besteht aus Rhabdomeren (Mikrovilli-Säume, Ränder mit fadenförmigen Zellfortsätzen) der acht bis neun Sehzellen besitzen (F). Die Rhabdomere bilden den lichtempfindlichen Teil der Sehzellen und enthalten Sehpigmente.

Basis für hyperspektrales Sehen

Die vertikale Struktur eines Ommatidium und insbesondere des Rhabdoms ist – zusammen mit den ausgezeichneten Filterfähigkeiten der Augen bei den Mantis Shrimps – Basis für eine hyperspektrale Empfindlichkeit; die Ausrichtung der feinen Rhabdomere (Mikrovilli; Abbildung 35) ist für die Wahrnehmung der Polarisation von Licht maßgeblich [39]. Als hyperspektral bezeichnet man ein Sensorsystem, das Bilder von sehr vielen, eng beieinanderliegenden Wellenlängen aufzeichnen kann (Abbildung 36), und das trifft ja für das *Stomatopoda*-Auge mit seinen 16 Kanälen zu. Technische hyperspektrale Systeme zeichnen Daten bis zu 250 unterschiedlichen Kanälen auf, die von Wellenlängen im ultravioletten Bereich bis zum langwelligen Infrarot reichen. Scannt man mit diesen aus Flugzeugen die Landschaft, lassen sich beispielsweise aus den Reflexionseigenschaften von Vegetation Aussagen über den Gesundheitsstatus der Pflanzen ableiten.

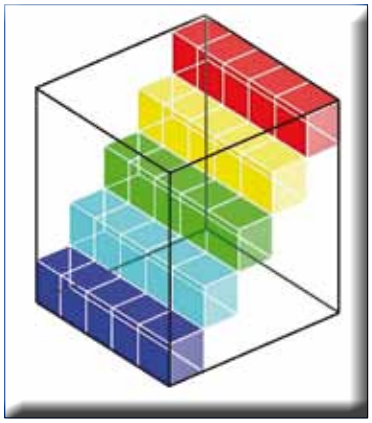


Abbildung 36: Prinzip einer hyperspektralen Bildgebung. Eine Oberfläche wird in einer eng begrenzten Farbe gescannt, und dann folgen Scans in anderen engen Farbbereichen (oder die Technik ist in der Lage, verschiedene Farbbereiche gleichzeitig zu scannen).

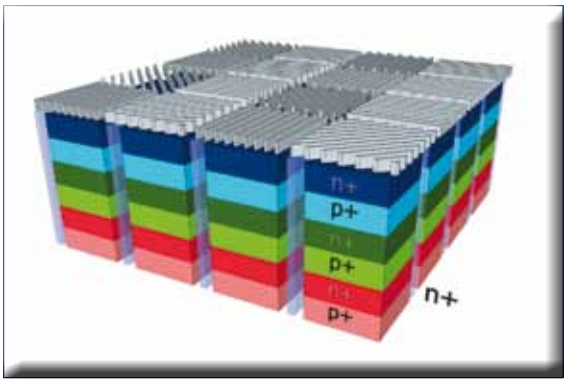


Abbildung 37: Prinzipieller Aufbau des Mantis-Shrimp-inspirierten Farb-Polarisationsbildsensors; oben die Polarisatoren, unten die drei Detektorschichten (Abb.: [29]).

Wissenschaftler nahmen diese besonderen Merkmale der Fangschreckenaugen zum Vorbild, um neuartige bildgebende Sensoren aufzubauen, die gleichzeitig spektrale wie auch Polarisationsbezogene Informationen liefern. Solche Sensoren gibt es zwar schon in verschiedenen Konstruktionsprinzipien. Die Auflösung blieb jedoch bei allen Geräten noch hinter den Erwartungen zurück.

Bio-inspirierter Silicium-Sensor

US-Forscher der Universitäten Maryland und Illinois haben durch Nachahmung des visuellen Systems der Fangschreckenkrebse ein radikal anderes Design für einen Farb-Polarisationsbildsensor entworfen und gebaut [29]. Er kombiniert vertikal gestapelte Fotodiodentechnologie mit pixelgesteuerten Aluminium-Nanodraht-Polarisationsfiltern. Der Sensor zeichnet sich durch hohe Empfindlichkeit aus, weil er ohne zusätzliche Filter auskommt. Die Absorption der Photonen in dem Silicium ist abhängig von deren Wellenlänge und von der Eindringtiefe in die Strukturen des Chips. Kurzwellige (blaue) Photonen werden eher oberflächennah absorbiert, längerwellige (rot) dringen tiefer ein. Die Forscher haben dafür drei übereinanderliegende Photodetektor-Schichten auf der Stelle eines jeden Pixels erzeugt, die ohne jedes Filter auskommen; dennoch entsteht ein Farbbild (Abbildung 37). Das ähnelt den vertikalen Rhabdomen in den Ommatiden.

Oben auf den Photon-absorbierenden Schichten ist zusätzlich ein Polarisationsfilter aufgebracht – auch in neuartiger Konstruktion. Er besteht aus einem schachbrettartigen Muster zweier verschiedener, orthogonal stehender linearer Polarisatoren. Ihr Aufbau ähnelt im biologischen Vergleich der Aufbau und die Struktur der Mikrovilli-Säume, die man in den peripheren Teilen der halbkugelförmigen Augen von Fangschreckenkrebsen identifiziert hat. Technisch besteht jeder Polarisationsfilter auf jedem Sensorpixel aus Aluminium-Nanodrähten mit 75 nm Breite und 250 nm Höhe. Messungen ergaben, dass der so aufgebaute Sensor allen bisherigen Farb-Polarisationsbildsensoren in Empfindlichkeit, Signal-/Rausch-Verhältnis und Auflösung überlegen ist.

Solche Farb-Polarisationsbildsensoren lassen sich gewinnbringend einsetzen, wenn es darum geht, Kontraste zu verstärken, Materialien zu charakterisieren, Spannungen und Kräfte beispielsweise in Sehnen zu visualisieren, krebsartiges Gewebe in frühen Stadien zu identifizieren oder auch neuronale Verarbeitungsmechanismen zu verfolgen. Hier schließt sich ein Kreis: Die Untersuchung der Farbsehfähigkeiten von Organismen führt zu technischen Sensoren, die u. a. wiederum biologische Prozesse aufklären helfen können. ***CLB***

Quellenangaben

[1] Regan, B. (1998): „Frugivory and colour vision in Alouatta seniculus, a trichromatic platyrrhine monkey"; Vision Research 38: 3321–3327; doi:10.1016/S0042-6989(97)00462-8

[2] Gilad, Y. (2004): „Loss of olfactory receptor genes coincides with the acquisition of full trichromatic vision in primates"; PLoS Biology. 2: e5; doi:10.1371/journal.pbio.0020005

[3] http://www.tcdb.org/superfamily.php?id=58 (Stand 9. 12. 2018)

[4] Nach: J. K. Bowmaker, H. J. A. Dartnall: Visual pigments of rods and cones. In: The Journal of Physiology, vol. 280. 1. Januar 1980, S. 505

[5] K. Palczewski et al.: Crystal structure of rhodopsin: A G protein-coupled receptor. In: Science. Band 289, Nummer 5480, August 2000, S. 739–745

[6] F. J. Schweigert et al.: Cats absorb beta-carotene, but it is not converted to vitamin A; J. Nutr.. 132, Nr. 6 Suppl 2, Juni 2002, S. 1610S–2S

[7] Okawa, Haruhisa; Alapakkam P. Sampath: Optimization of Single-Photon Response Transmission at the Rod-to-Rod Bipolar Synapse; Physiology. Int. Union Physiol. Sci./Am. Physiol. Soc. 22 (4) 2007: 279–286. doi:10.1152/physiol.00007.2007

[8] Jacobs, G. H. (2009): Evolution of colour vision in mammals; Philosophical Transactions of the Royal Society B. 364 (1531): 2957–67. doi:10.1098/rstb.2009.0039

[9] Leong, Jennifer: „Number of Colors Distinguishable by the Human Eye". hypertextbook. Retrieved 21 February 2013

[10] J. Neitz et al.: Color Vision:Almost Reason for Having Eyes: Optics & Photonics News January 2001: Optical Society of America

[11] M. H. de Lussanet, J. W. Osse: Decussation as an axial twist: A comment on Kinsbourne (2013); Neuropsychology. Band 29, Nummer 5, September 2015, S. 713–714, doi:10.1037/neu0000163

[12] Anya Hurlbert: Colour vision: Is colour constancy real? Curr Biol. 9(15): 1999: R558–561

[13] D. Roberson et al.: Colour Categories and Category Acquisition in Himba and English; The Department of Psychology. University of Essex (2011)

[14] J. Paulus: Der blüne Ozean: Viele Völker in den Tropen haben für „blau" und „grün" nur ein Wort; Die Zeit, 27. Februar 2003

[15] VS Ramachandran, EM Hubbard: Synaesthesia: A window into perception, thought and language. In: Journal of Consciousness Studies. 8, Nr. 12, 2001, S. 3–34

[16] Richard E Cytowic, David M Eagleman: Wednesday is Indigo Blue: Discovering the Brain of Synesthesia (with an afterword by Dmitri Nabokov); MIT Press, Cambridge 2009, ISBN 0-262-01279-0

[17] B. Brogaard: The mad Neuroscience of Inception; Botz-Bornstein, Th. (Hrsg.): Inception and Philosophy: Ideas to Die For. Open Court, Chicago 2011, S. 31.

[18] D Nikolinakos et al.: A case of color–taste synesthesia; Neurocase. 19, Nr. 3, 2012, S. 282-294.

[19] Cytowic, Richard E; Eagleman, David M (2009). Wednesday is Indigo Blue: Discovering the Brain of Synesthesia (with an afterword by Dmitri Nabokov). Cambridge: MIT Press. ISBN 0-262-01279-0

[20] Nikolić, D.: Is synaesthesia actually ideaesthesia? An inquiry into the nature of the phenomenon. Proceedings of the Third International Congress on Synaesthesia, Science & Art; Granada, Spain, April 26–29, 2009.

[21] Chakravarty A.: The creative brain – revisiting concepts; Med Hypotheses. 2010 Mar;74(3):606-12.

[22] Ramachandran VS, Hubbard EM (2001): Synaesthesia: A window into perception, thought and language; Journal of Consciousness Studies. pp. 3–34

[23] L. Jäncke et al.: The neuroanatomy of grapheme–color synesthesia; European Journal Of Neuroscience, 29(6), 2009, S. 1287–1293

[24] Figure data, uncorrected absorbance curve fits, from Hart, NS; Partridge, JC; Bennett, ATD; Cuthill, IC (2000): Visual pigments, cone oil droplets and ocular media in four species of estrildid finch; Journal of Comparative Physiology A. 186 (7–8): 681–694

[25] K. A. Jameson et al.: Richer color experience in observers with multiple photopigment opsin genes; Psychon Bull Rev. 8(2), Jun 2001, S. 244–261.

[26] Gabriele Jordan et al.: The dimensionality of color vision in carriers of anomalous trichromacy; Journal of Vision. 10, Nr. 8, 2010, S. 1–19

[27] R. H. Douglas, G. Jeffery : The spectral transmission of ocular media suggests ultraviolet sensitivity is widespread among mammals; Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, doi:10.1098/rspb.2013.2995

[28] D. Meuthen et al.: Visual prey detection by near-infrared cues in a fish; Naturwissenschaften, doi: 10.1007/s00114-012-0980-7 (2012)

[29] T. W. Cronin, M. Garcia, V. Gruev: Multichannel spectrometers in animals; Bioinspir. Biomim. 13 (2018) 021001; doi 10.1088/1748-3190/aaa61b

[30] L. Wayne et al.: Functional characterization, tuning, and regulation of visual pigment gene expression in an anadromous lamprey; FASEB Journal 2007

[31] J. Emmerton, J. D. Delius: Wavelength Discrimination in the ‚Visible' and Ultraviolet Spectrum by Pigeons; Journal of Comparative Physiology 1980

[32] P. J. Chen, K. Arikawa et al.: Extreme spectral richness in the eye of the Common Bluebottle butter y Graphium Sarpedon; Front. Ecol. Evol. 4 18, 2016

[33] Marshall J and Arikawa K: Unconventional colour vision; Curr. Biol. 24 R1150–4 (2014)

[34] R. Futahashi et al.: Extraordinary diversity of visual opsin genes in dragon ies Proc. Natl Acad. Sci. 112 E 1247–56 (2015)

[35] J. Marshall et al.: Behavioural evidence for polarisation vision in stomatopods reveals a potential channel for communication; Current Biology. 9, Nr. 14, 15. Juli 1999, S. 755–758

[36] S. N. Patek, R. L. Caldwell: Extreme impact and cavitation forces of a biological hammer: strike forces of the peacock mantis shrimp Odontodactylus scyllarus; Journal of experimental biology. 208, Nr. 19, 2005, S. 3655–3664

[37] M. J. Bok, M. L. Porter, A. R. Place, T. W. Cronin: Biological sunscreens tune polychromatic ultraviolet vision in mantis shrimp; Curr. Biol. 24 1636–42 (2014)

[38] H. H. Thoen et al.: A different form of color vision in mantis shrimp; Science 343 411–3 (2014)

[39] T. W. Cronin, N. J. Marshall: A retina with at least ten spectral types of photoreceptors in a mantis shrimp; Nature 339 137–40 (1989)