





2 Linsenaugen oder Facettenaugen

Zwei grundsätzliche
Lösungen, die Welt zu sehen

Die Lichtsinneszellen aller noch so unterschiedlichen Augen sind entweder aus dem Nervensystem oder der Oberhaut entstanden. Aus beiden Zelltypen sind sowohl Linsen- als auch Facettenaugen hervorgegangen.

Linsenaugen oder Facettenaugen

Mindestens 500 Millionen Jahre alt:

Ein uraltes Erbe aller Tiere

Linsenaugen und Komplexaugen wurden im Tierreich mehrfach „erfunden“. Linsenaugen entwickelten sich im Erdaltertum bei Wirbeltieren und Tintenfischen. Allerdings gab es Linsenaugen bereits bei marinen Nesseltieren (Cnidaria) – vor Allem bei den für den Menschen hochgiftigen Würfelquallen. Die ältesten Fossilbelege für Würfelquallen stammen aus dem mittleren Kambrium (vor etwa 500 Millionen Jahren). Da auch andere Medusenformen innerhalb der Nesseltiere kleine Linsenaugen haben, darf man annehmen, dass solche Augen bereits vor dem Kambrium entstanden sind. Mit anderen Worten: Augen oder gar Linsenaugen sind ein uraltes Erbe aller Tiere.



Facettenaugen dagegen gehören in den Grundplan aller Gliederfüßer und sind heute bei Krebsen und Insekten weit verbreitet. Ihre marinen Vorläufer hatten ebenfalls bereits mindestens seit 600-555 Millionen Jahren Facettenaugen, wie etwa die ausgestorbenen Trilobiten. Ähnliche Augentypen finden sich vereinzelt auch bei marinen Vielborstern (Polychaeta). Die ganze Formenvielfalt der Augen entstand demnach vor mindestens 500 Millionen Jahren innerhalb relativ kurzer Zeit.

Konvergente Entwicklung von Linsenaugen

Augen oder augenartige Strukturen sind bei fast allen Tiergruppen verbreitet. Es handelt sich entweder um einfache, lichtempfindliche *Zellansammlungen* in der Epidermis (Regenwürmer), Becheraugen ohne Linsen (Strudelwürmer), ebenfalls ohne Linsen auskommende *Lochkammeraugen* (Nautilus) oder Linsenaugen mit einer *lichtbrechenden Linse*, die das Bild der Umwelt auf eine becherförmige Netzhaut (Retina) projiziert. In der Stammesgeschichte sind solche Augentypen mehrfach „konvergent“ – also unabhängig voneinander, aber mit vergleichbarem Ergebnis – entstanden, z. B. bei Ringelwürmern, Schnecken, Tintenfischen, Spinnentieren und vor Allem bei Wirbeltieren.

Kleine oder große Augen besser?

Nach den Gesetzen der Optik – wie sie auch in der Fotografie herrschen – haben Linsen mit kleinen Brennweiten eine größere Schärfentiefe, allerdings auch wenig Platz für den „Sensor“. Hochauflösende Augen von zum Teil beachtlicher Größe und mit großen Brennweiten benötigen verfeinerte Methoden der Fokussierung über Akkomodation.

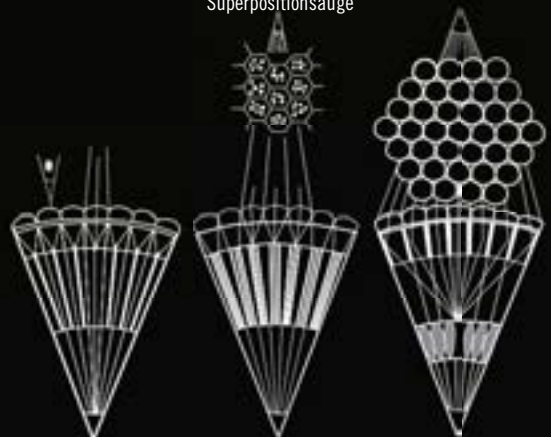
Scharfstellen mittels Korrekturlinse

Größere Tiere mit langbrennweitigen Linsen müssen demnach auf unterschiedliche Objektentfernungen neu scharfstellen, um entweder in der Nähe befindliche oder auch weit entfernte Objekte scharf zu sehen. So verschieben Knorpelfische, Amphibien und Schlangen eine starre Linse nach vorne, um den Nahbereich zu erfassen (die „Grundeinstellung“ zielt auf weiter entfernte Objekte). Knochenfische schieben umgekehrt die starre Linse

Appositionsaug

Neuronales
Superpositionsaug

Superpositionsaug



zurück, um auf die Ferne scharfzustellen (Grundeinstellung im Nahbereich). Bei höheren Wirbeltieren wird die Linse verformt, um die Brechkraft bzw. die Brennweite zu verändern. Bei Vögeln und Reptilien erfolgt dies durch direkten Druck des Ciliarmuskels. Säugetiere verformen ihre Linse indirekt, indem diese mit Hilfe von Zonulafasern in der Öffnung des hier ringförmigen Ciliarmuskels aufgehängt ist. Durch Zug dieser Fasern wird die Linse abgeflacht. Entsprechend muss sich der Ringmuskel bei einer Naheinstellung kontrahieren, damit sich die Zonulafasern entspannen können. Die Linse besitzt nämlich eine Eigenelastizität und wird dadurch automatisch kugelförmiger.

Spiegelaugen – eine interessante Variante der Linsenaugen

Nach einem anderen Abbildungsprinzip arbeiten sogenannte Spiegelaugen, wie sie z. B. bei der Kammuschel der Gattung *Pecten* (60-100 Augen entlang des Mantelrandes) auftreten.



Auch innerhalb der Knochenfische hat man erst kürzlich bei den sogenannten Gespensterfischen (Opisthoproctidae) der Tiefsee eine ähnliche Spiegeloptik gefunden. Spiegelaugen besitzen ebenfalls eine Linse, allerdings liegt deren Brennpunkt weit hinter der Ebene der Retina. Die Lichtstrahlen werden von hinten auf die Retina projiziert. Dies erfolgt über einen Hohlspiegel, der als eine reflektierende Spiegelschicht die Lichtstrahlen von hinten auf eine zweischichtige Retina bündelt.

Komplex- oder Facettenaugen der Krebse und Insekten

Viele kleine Einzelaugen (Ommatidien) bilden mit entsprechend kleinen Linsensystemen ihre Umwelt auf eine konvexe Retina ab. Jedes einzelne Ommatidium bildet mit seinen meist acht langgestreckten Sinneszellen einen Teil dieser Retina, eine sogenannte *Retinula*. Meist ist jede Retinula durch Schirm-pigmentzellen von ihren jeweiligen Nachbarn optisch isoliert. Außerdem besitzt jede Seheinheit einen eigenen dioptrischen Apparat in Form einer transparenten Chitin-Cornea und einem darunter liegenden vierteiligen Kristallkegel. Beide besitzen eine sehr kurze Brennweite. Damit sind Facettenaugen extreme Weitwinkelaugen, die ähnlich wie eine einfache Pocketkamera mit einer Fixfokus-Linse bereits nach wenigen Millimetern alles scharf sehen, nur dass in einem Facettenauge viele hundert oder tausend solcher winziger Minikameras in einem Halbkreis zusammengeschaltet sind.

Der Aufbau eines Ommatidiums

Am Eingang jeder einzelnen Facette bündelt eine chitine Hornhaut jeweils das parallel zur Längsachse des Auges einfallende Licht, welches im darunter befindlichen Kristallkegel durch dessen untere Öffnung auf die Spitzen der acht Sehzellen trifft. Jedes Linsensystem bildet also mit seiner darunter befindlichen Retinula eine Seheinheit, ein Ommatidium. Die Sehpigmente befinden sich in den Membranen jeder Retinulazelle. Zur Vergrößerung dieser Membranflächen haben diese Bündel fingerförmige Ausstülpungen über fast die gesamte Länge einer Sehzelle, das sogenannte *Rhabdomer*. Die Rhabdomere aller acht Sehzellen bilden einen zentralen Achsenstab, das *Rhabdom*. Rhabdomere und Rhabdom bilden einen Lichtleiter, der das durch die Kristallkegelspitze eintreffende Licht quasi gefangen hält und bis in die Region der abgehenden Axone jeder Sehzelle leitet. Streulicht





Die große Pseudopupille (s.S. 180) im Auge des Nachtfalters deutet auf ein Superpositionsauge hin.

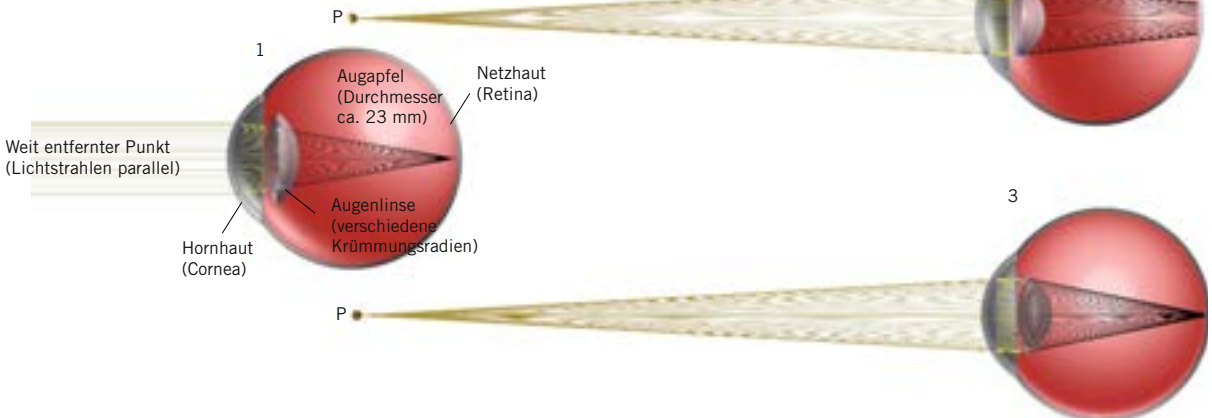
wird durch eine Hülle von kleinen Pigmentzellen um jedes Ommatidium absorbiert. Ein derart aufgebautes Facettenauge mit voneinander optisch isolierten Ommatidien wird *Appositionsauge* genannt.

Auflösung und Lichtstärke

Der Durchmesser einer Linse ist entscheidend für den Lichteinzugsbereich. Große Linsen sind daher zwar lichtstark, bei kurzen Brennweiten wie in den Facettenaugen bedeutet dies aber leider auch, dass diese dann ein nur geringes Auflösungsvermögen haben. Eine Bündelung des Lichtes durch kleine Linsen oder über eine Blende (im Fotoapparat) erhöht die Seh- oder Abbildungsschärfe auf Kosten der Helligkeit.

Simulation der Lichtbrechung beim menschlichen Auge (nach *Allvar Gullstrand*):

- 1 ... Das System fokussiert parallel einfallendes Licht auf der Netzhaut
- 2 ... Ein Punkt P in der Nähe bildet sich zunächst unscharf ab
- 3 ... Durch Änderung der Krümmungsradien der konvexen Linse bildet sich P scharf ab



Facettenaugen für Tag bzw. Nacht

Mit den beschriebenen Appositionsaugen (optisch isolierte Ommatidien) können tagaktive Insekten oder Krebse recht gut sehen. Nachtaktive Insekten haben sogenannte *Superpositionsaugen* entwickelt: Dabei werden die Pigmentzellen um jedes Ommatidium reduziert oder in Richtung Retinula zurückgezogen. Zusätzlich wird die Brennweite der Linsen etwas vergrößert, wodurch das Licht durch eine Reihe benachbarter Ommatidien gebündelt auf deren verkürzte Rhabdome fallen kann. Dadurch sind diese Augen zwar lichtstärker, dies aber auf Kosten der Sehschärfe. Solche Augen finden sich z. B. bei Nachtfaltern (linke Seite oben). Jedes Einzelauge sieht nur einen Ausschnitt der Umgebung. Erst alle Facetten zusammen liefern ein vollständiges, mehr oder weniger grob gerastertes Bild.

Letztendlich gar nicht so unterschiedlich

Trotz der unterschiedlichen Bildentstehungen im Linsenauge und im Facettenauge werden in beiden Fällen über die Axone ihrer Sehzellen elektrisch kodierte Signale an das Nervensystem weitergeleitet. Ein neuronales Bild entsteht immer erst durch die Verarbeitung im Gehirn. Man kann daher annehmen, dass Insekten und Wirbeltiere trotz ihrer sehr unterschiedlichen Sehsysteme im Prinzip gleiche Bild- und Formwahrnehmung haben können.

Wie gut sehen Gliedertiere?



Die Anzahl der Facetten (Omma-tidien) spielt eine ähnlich große Rolle für die Bildqualität wie die Anzahl der Pixel eines Raster- bild- schirms: Jede Facette des Auges dient der Aufnahme eines Bildpunktes. Eine Honig- biene hat 5 000 Ommatidien auf jeder Kopfseite, eine Stubenfliege 4 000, manche große Libellen bis zu 30 000, einige Ameisen dagegen nur 6. Linse und Sehzellen liegen jeweils dicht hintereinander auf einer meist konvexen (kugelartigen) Oberfläche. Fluginsekten können oft trotz limitierter Auflösung sehr exakte Manöver sehr schnell fliegen: Möglich ist das durch das Prinzip der Übersehschärfe (*Hyperacuity*): Durch das Überlap- pen der Gesichtsfelder benachbarter Facetten treten Zusatzinformationen auf, die den Seheindruck entscheidend verbessern.

Zum aktiven Jagen braucht man gute Augen

Die Bilder auf der Doppelseite zeigen beide das gleiche Opfer – eine vielleicht zwei Millimeter große Tanzfliege (Empididae). Die Jäger sind recht unterschiedlich: Links ist es eine Tigerfliege (*Coenosia tigrina*, Muscidae), eine entfernte Verwandte unserer Stubenfliege, rechts eine Zebra- oder Harlekinspringspinne (*Salticus scenicus*). Dass Fliegen andere kleinere Fluginsekten erbeuten, ist keine Seltenheit. Ihre Wendigkeit im Flug, aber auch ihre im Nahbereich ausgezeichnet funktionierenden Augen

ermöglichen dies. Wie bei allen Springspinnen sind die vorderen Augen besonders groß und – ebenso wie das angrenzende, kleinere Paar – nach vorne gerichtet. Mit den restlichen vier Augen können die Spinnen nach hinten sehen. Zebraspringspinnen können im Nahbereich besser sehen, als das mit dem menschlichen Auge möglich ist. Im Gegensatz zu anderen Spinnen, die auf das Ertasten von Erschütterungen oder Erkennen von Bewegungen angewiesen sind, erkennen Springspinnen auch regungslose Beute (also auch tote Tiere).



Zebraspringspinne (*Salticus scenicus*, Salticidae)

Bildhebung durch Brechnung

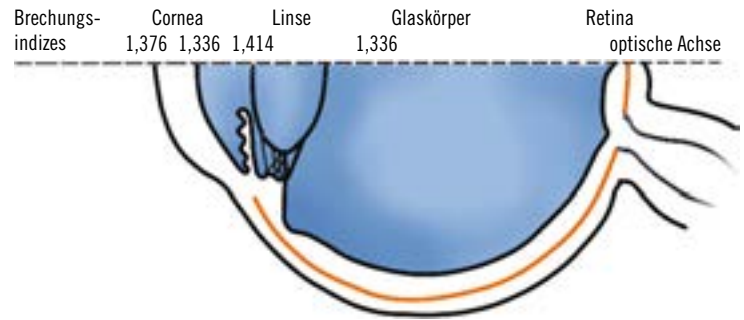
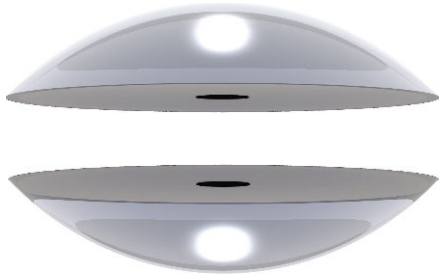
Durch die verschiedenen Brechungsindices in den einzelnen Schichten der Hornhaut, des Glaskörpers etc. kommt es zu massiven Brechungserscheinungen – eine Herausforderung für den Fotografen, aber auch für denjenigen, der das Foto eines Auges „beurteilen“ und daraus Schlüsse ziehen will.

Die Bilderserie rechts zeigt das Auge eines Menschen. Die Iris hat eigentlich die Form eines ebenen Kreistrings. Die Färbung der Iris wird jedoch, „von schräg vorn“ betrachtet, oft auf die

gesamte vordere Kugelkappe „übertragen“. Sind die optische Achse der Kamera und des Auges nahezu rechtwinklig, wird der Glaskörper durchsichtig und die äußere Hornhautschicht sichtbar. Dieselben Effekte entstehen natürlich auch bei realistischen *Computer-Renderings*. In diesem Buch finden Sie – weil fotografisch reizvoll – viele Beispiele für ungewöhnliche Ansichten, nicht zuletzt am Umschlag. Die Wasserperlen am Auge der hier abgebildeten Fliege illustrieren die Bildhebung bzw. Lupenwirkung noch einmal drastisch.




Stubenfliege (*Musca domestica*)




Zwei Lösungen, die Welt scharf zu sehen





Im rechten Bild hat diese Raubfliege aus der Familie der Asilidae ein anderes Insekt erbeutet und saugt es nun aus. Mit Hilfe der großen kugeligen Facettenaugen war sie in der Lage ein scharfes Bild mit Hilfe der tausenden Ommatidien zu erzeugen. Im linken Bild hat eine Springspinne aus der Familie der Salticidae ebenfalls Beute gemacht, hier eine kleine andere Spinne. Spinnen besitzen keine Facettenaugen, sondern insgesamt 8 Linsenaugen, von denen die beiden vorderen, Hauptaugen genannt, besonders große Sehorgane darstellen.



Hervorragend dreidimensional sehen!

Gestreifte Habichtsflye (*Dioctria linearis*, Raubfliegen)

Schnellere Reaktionszeit des Facettenauges

Facettenaugen haben gegenüber Linsenaugen im Nahbereich einige klare Vorteile. Während für uns ein Film mit 20 Bildern pro Sekunde bereits die Illusion einer fließenden Bewegung erzeugt, können Insekten in jeder Sekunde bis zu 300 Bilder getrennt wahrnehmen, was zu einer extrem schnellen Reaktion führt. Bei einem Appositionsaugse liegt die zeitliche Auflösung bei etwa 80 Bildern pro Sekunde. Ferner verfügen Tiere mit Facettenaugen über ein deutlich größeres Blickfeld als jene mit Linsenaugen: Jede einzelne der über einen weiten Blickwinkel angeordneten Facetten erreicht im Prinzip (allerdings nur im Nahbereich) die

gleiche Auflösung, während beim Linsenauge eine scharfe Abbildung auf die Bildmitte beschränkt ist.

Starre Augen plus Kopfdrehung

Die etwa einen Zentimeter große gestreifte Habichtsflye links (*Dioctria linearis*) wendet der Kamera den Kopf zu, was darauf hinweist, dass die Fliege frontal besser Entfernungen abschätzen kann. Unten: Der nur 10 bis 11 cm große sulawesische Koboldmaki (*Tarsius tarsier*) bewegt seine Augen nicht wie sonst bei Säugetieren üblich sphärisch, sondern der Kopf, der auf einem kurzen, sehr beweglichen Hals sitzt, wird mitbewegt.



Koboldmaki (*Tarsius tarsier*, Tarsiiformes)





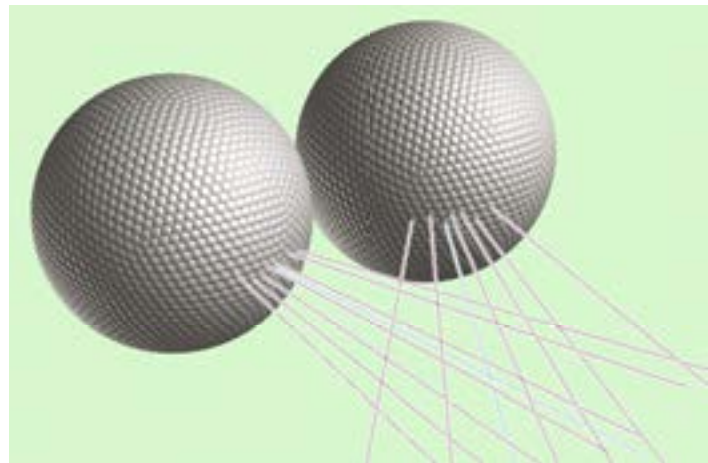


Japanische Habichtsflye
(*Dioctria nakanense*)

Heuschrecken (linke Seite) springen und fliegen über kurze Strecken. Es ist also anzunehmen, dass sie wie alle Fluginsekten gut sehen können. Als Pflanzenfresser liegen ihre Augen seitlich, haben also ein großes Gesichtsfeld rechts und links, um Räuber schnell erkennen zu können (die Raubfliege oben hingegen hat wesentliche Teile der Augen nach vorn gerichtet). Interessant ist die Zweifärbung des Auges, die der Tarnung gilt (Gestaltsauflösung).

Die Verteilung von Sechsecken auf einem (kugelförmigen) Insektenauge ist aus mathematischer Sicht kein triviales Problem. Man kann nämlich zeigen, dass es gar keine exakte Lösung gibt, sodass die auftretenden Sechsecke keineswegs alle gleich groß bzw. absolut regelmäßig sind. Im schematischen Bild sind exemplarisch die Achsen einiger Facetten eingezeichnet. Man sieht, dass gewisse Achsen einander im Raum schneiden und damit „Koordinaten“ einer Reihe von Fixpunkten eindeutig festlegen,

was das räumliche Sehen der Insekten unterstützt. Auf Großaufnahmen von Insektenaugen sieht man selten die Sechsecke, sondern nur, dass jede kegelförmige Facette von i. Allg. sechs Nachbarfacetten umgeben ist (Bild oben). Unsere Wahrnehmung macht daraus sofort Sechsecke, ganz ähnlich, wie wir bei Sonnenblumen Spiralen sehen¹. Unter dem Elektronenmikroskop sind dann doch in den meisten Fällen deutlich sechseckige Ränder zu sehen.



¹G. Glaeser **Wie aus der Zahl ein Zebra wird**
Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 2011

Krebs oder Insekt?

Die Maulwurfsgrillen (*Gryllotalpidae*) sind eine Familie der Langfühlerschrecken innerhalb der Klasse der Insekten (*Insecta*). Sie sind Verwandte unserer Feldgrillen. In Mitteleuropa ist lediglich die Europäische Maulwurfsgrille (*Gryllotalpa gryllotalpa*) heimisch.

Der Name „Maulwurfsgrille“ rührt von ihrem charakteristischen Aussehen her: Einerseits besitzen sie große Grabschaufeln und leben unterirdisch wie Maulwürfe, auf der anderen Seite haben sie (in etwa) die Körperform von großen Grillen und erzeugen ähnliche Laute.

Von ihrer Gestalt her könnte man sie für einen Krebs halten. Doch Krebse und Insekten besitzen einige gravierende Unterschiede. Insekten haben nur sechs Beine, höhere Krebse haben dagegen 10. Krebse haben gestielte und daher bewegliche, Insekten fest am Kopf sitzende Facettenaugen.



Gleich neben der Maulwurfsgrille – in einem kleinen Teich: Ein Europäischer Flusskrebs (gegen den reflektierten hellen Himmel fotografiert: Die Hand wurde über's Wasser gehalten, um lokal die Reflexion stark abzuschwächen). Rein optisch ist eine gewisse Ähnlichkeit nicht abzustreiten.



Rollende Augäpfel





Die Augen verdrehen ...

... gibt es beim Menschen nicht nur als lustigen Zeitvertreib für Kinder, sondern sogar im übertragenen Sinn. Chamäleons und einige Fische können ebenfalls gut ihre Augen in verschiedene Richtungen „verdrehen“. Insekten können ihre beiden Facettenaugen nicht einzeln und getrennt bewegen, im Gegensatz zu den höheren Krebsen mit ihren beweglichen gestielten Facettenaugen (ob Letztere diese aber auch getrennt zum Sehen einsetzen, ist nicht hundertprozentig geklärt). Beide Augen gleichzeitig verdrehen können Insekten durch Drehung des gesamten Kopfes, wie die Schwebfliege auf der linken Seite zeigt, wo die Fliege den Kopf – und damit automatisch die Augen – um 180° verdreht!

Schielen – eine Augenmuskulgleichgewichtsstörung

Wenn man nicht absichtlich schielt, weicht beim Schielen die Richtung der Gesichtslinien beim Betrachten eines Objektes zeitweise oder dauerhaft voneinander ab. Ausmaß und Form dieser Fehlstellung können sehr unterschiedlich sein, sind mit verschiedenen Methoden relativ genau messbar und ergeben als Resultat einen oder mehrere „Schielwinkel“. Manche Formen von Schielen sind lediglich eine physiologische Abweichung von einer Idealform. Viele Schielformen sind jedoch nicht nur ein kosmetisches Problem, sondern eine ernsthafte Erkrankung mit schweren funktionellen Sehbehinderungen. Augen und ihre Stellung zueinander sind für uns Menschen ein wichtiges Signal. Schielen wird als unangenehm empfunden, weil man die Blickrichtung des Gegenübers schwer einschätzen kann.




Spinne oder Krebs?

Pfeilschwanzkrebse sind marine Vertreter der Familie Limulidae, die trotz ihres Namens aber zu den ursprünglichen Spinnentieren gehören. Spinnentiere zeichnen sich durch ein besonderes Mundwerkzeugpaar aus, die sogenannten Cheliceren. Diese haben der gesamten Gruppe auch den Namen Chelicerata gegeben.

Aus den marinen Vertretern gingen in der fernen Vergangenheit Vorfahren der heutigen Skorpione ans Land und waren dabei zunächst ausschließlich nachtaktiv. Dabei haben sie ihre ursprünglichen Facettenaugen so stark modifiziert, dass von ihnen nur noch spärliche Reste, nämlich 3-5 Linsen seitlich am Vorderteil ihres Körpers übrig geblieben sind.

An Land entwickelten sich weitere Gruppen von terrestrischen Spinnentieren, darunter Weberknechte, Milben oder die Webspinnen. Pfeilschwanzkrebse sind daher quasi lebende Fossilien, da sie als einzige Vertreter der primär marinen Spinnentiere bis heute überlebt haben und uns zeigen, dass auch Spinnentiere von Vorfahren abstammen, die Facettenaugen besaßen.



Facettenauge eines *Pfeilschwanzkrebses*. Die Ommatidien sind eher unregelmäßig angeordnet und haben unter ihrer stark plankonvexen Cornea keinen Kristallkegel, aber jeweils sehr viele Retinulazellen.



Der Pfeilschwanzkreb, ein Vertreter der ursprünglichen und noch marinen Spinnentiere. Wie alle Vertreter dieser Klasse ist der Körper in zwei große Abschnitte geteilt, einen Vorderkörper (Prosoma) und einen Hinterkörper (Opisthosoma). Hinzu kommt der lange Stachel („Pfeilschwanz“), aus dem der Giftstachel der Skorpione hervorgegangen ist.



Echte Krebse haben wie dieser kleine bunte Einsiedlerkrebs (*Dardanus callidus*) stark bewegliche Stielaugen, die damit den primären Nachteil festsitzender Augen der Gliederfüßer ausgleichen. Sie können durch entsprechende Bewegungen dieser Facettenaugen in jede Richtung schauen.

Skurrile Augen



Klippenkrabbe (*Grapsus tenuicrustatus*)



Rote Klippenkrabbe (*Grapsus grapsus*)

Amphibische Krabben, wie die Strandkrabben der Gattung *Pachygrapsus*, haben einen breiten Vorderkörper, wodurch die gestielten und beweglichen Facettenaugen sowohl einen großen Rundumblick als auch einen breiten binokularen Sehraum haben. Während der Flut oder einfach zum Verstecken ziehen sie sich in selbstgegrabene Löcher zurück.

Besonders skurrile Augen finden sich bei Fangschreckenkrebsen (Stomatopoda). Ihre gestielten Augen sind entweder kugelig oder queroval. Stets besitzen sie in der Mitte ein Querband aus etwa sechs Ommatidienreihen, welches das Facettenauge unterteilt. Dieses Band ist einer der kompliziertesten Sensoren im Tierreich, der nicht nur über 100 000 Farben, sondern auch ultraviolett und polarisiertes Licht analysiert. Die Tiere kommunizieren nämlich über farbige Lichtsignale. Während die obere und untere Hälfte zur Erkennung von Formen und Bewegung dient, ist der

hochkomplexe Sensor mit seinen sechs Ommatidienreihen für die Farbwahrnehmung und Erkennung von Polarisation verantwortlich. Das Sichtfeld dieses Sensors beträgt etwa 10-15 Grad. Durch die unabhängig voneinander bewegbaren Augen kann der Krebs mit einem Auge die Form abtasten und mit dem anderen Auge die Farberkennung und Polarisation darüber legen.

Die ersten vier Reihen sind auf die Farbwahrnehmung spezialisiert. Jede Reihe hat acht andere Arten von visuellen Pigmenten, die sich von 400 nm (Violett) bis 550 nm (Grün) erstrecken. Mit den beiden folgenden Reihen kann das Tier linear polarisiertes Licht erkennen. Das wird unter anderem dadurch erreicht, dass die visuellen Pigmente in den Einzelaugen eine andere Ausrichtung haben. Damit wird die Kontrasterkennung stark verbessert, die in der kontrastarmen Unterwasser-Umgebung wichtig ist.



Fangschreckenkrebs
(Stomatopoda)

Facettenaugen unter Wasser

Da die Vorfahren der heutigen Gliederfüßer im Meer lebten, wurden ihre Facettenaugen dort erfunden. Viele ihrer Vorfahren sind am Ende des Perms ausgestorben, darunter die damals häufigen Trilobiten. Von den Vorfahren der heutigen Spinnentiere überlebten nur die Pfeilschwanzkrebse (Limulidae). Sie haben einfach gebaute Facettenaugen, deren Ommatidien keine Kristallkegel besitzen. Bei den Vorfahren von Krebsen und Insekten entwickelte sich der vierteilige Kristallkegel und eine Retinula aus acht Sinneszellen in einem Ommatidium. Während die Krebse bis auf einige Ausnahmen im Meer blieben, haben Insekten das Land erobert. Ursprünglich hatten wohl alle Vertreter Appositionsagen, die zur Verbesserung der Lichtausbeute auf Kosten der Auflösung in einigen Fällen zu Superpositionsagen abgewandelt wurden. Höhere Krebse haben dazu noch raffinierte Methoden entwickelt. Sie besitzen statt ihrer Kristallkegellinsen eine viereckige Spiegeloptik, in der an den Multilayer-Innen-

flächen das einfallende Licht zur Spitze des Rhabdoms geleitet wird. Diese Spiegel stehen exakt senkrecht zueinander. Die darüber liegende Cornealinse ist ebenfalls quadratisch und nicht hexagonal wie in normalen Facettenaugen. Mit diesem Spiegellinsensystem können die Tiere auch mit ruhig gehaltenem Auge ihre Umwelt mit hoher Lichtstärke und punktgenau analysieren. Die Bildentstehung ist außerordentlich komplex. Durch ein raffiniert erscheinendes Prinzip, das sich am besten durch sich gegenseitig durchdringende virtuelle Spiegelflächen verdeutlichen lässt, die Kegelmantelflächen um ein Zentralommatidium bilden, entsteht ein sogenanntes omnidirektionales Spiegelsystem. „Um jede Raumrichtung besteht eine konzentrische Schar virtueller Spiegelmantelflächen. Da sie virtuell sind, können sich die Scharen beliebig durchdringen, so dass gute räumliche Auflösung und hohe Apertur gleichzeitig möglich sind“, schreibt der Entdecker dieses Linsensystems *Klaus Vogt* (1980).

Flusskrebse (Astacidae) gehören zu den höheren Krebsen, die Spiegel-Superpositionsagen haben. Ihre Corneae und Kristallkegel sind in der Aufsicht quadratisch. Daher ist auch ihre Pseudopupille viereckig.

Orange Zwergflusskrebs (*Cambarellus patzcuarensis* sp. orange)





Marmorgarnele
(*Saron marmoratus*, Hippidae)

Diese bunte Garnele des tropischen Indopazifiks aus der Familie der Putzergarnelen hat zwar gestielte Augen, die aber in der Gestaltauflösenden Färbung nicht zu sehen sind.

Molche und Salamander



Junges Teichmolchweibchen (*Triturus vulgaris*)

Molche und Salamander gehören zu den Schwanzlurchen innerhalb der Amphibien. Meist machen sie als Larve ihre Entwicklung im Wasser durch. Wenn sie im Verlauf einer Metamorphose vom Larvenstadium zum Erwachsenen an Land gehen, sind eine Reihe von Anpassungen notwendig. Kiemen werden zu Lungen und auch das Sehsystem ist betroffen. Larven (Kaulquappen)

nehmen in ihrer Netzhaut wie Süßwasserfische Licht mit dem Sehfärbstoff Porphyropsin auf, erwachsene Tiere verwenden wie die anderen Landwirbeltiere Rhodopsin. Da Porphyropsin vor Allem bei langwelligem Licht absorbiert, dürfte dies eine spezielle Anpassung an das Sehen unter Wasser sein.

Der Axolotl (*Ambystoma mexicanum*) ist ein permanent im Wasser lebender mexikanischer Schwanzlurch aus der Familie der Querschnitzmolche (*Ambystomatidae*), der allerdings nur als Larvenform auftritt, aber dennoch geschlechtsreif ist. Die Art wird ohne die übliche Metamorphose, also ohne wesentliche Änderung seiner Gestalt, erwachsen und behält zeitlebens seine Kiemen.

Die Bezeichnung Axolotl stammt aus der aztekischen Sprache Nahuatl und bedeutet etwa Wassermönch oder nach anderer Deutung Wasserpuppe. Die Tiere kommen natürlicher Weise nur in einigen Seen nahe Mexiko-Stadt vor. Sie wurden aber vor Allem berühmt, weil sie in Biologielabors für Regenerationsexperimente eingesetzt wurden. Dabei wurden geradezu erstaunliche Fähigkeiten entdeckt, nämlich dass Extremitäten, Kiemen, ja sogar das Gehirn und Herz komplett erneuert werden können.

Grottenolm (*Proteus anguinus*)



Feuersalamander (*Salamandra salamandra*)

Feuersalamander sind vor Allem dämmerungsaktiv und können mit ihren Augen sehr gut sehen. Man konnte zeigen, dass sie noch bei Lichtstärken von wenigen Lux Beutetiere erkennen können. Außerdem haben sie ein ausgezeichnetes Heimfindevermögen, da Individuen jahrelang am selben Ort gefunden werden können. Hier dürfte eine Interaktion von Sehen und Duftwahrnehmung eine Rolle spielen.





Ringelnatter (*Natrix natrix*) frisst einen Wasserfrosch





Eine Ringelnatter in einem Froschteich geht auf Jagd. Als Reptil braucht sie vergleichsweise selten Nahrung. Sie riecht ihre Beute mit der Zunge. Man sieht auf dieser Doppelseite, wie sie ihre Beute verschlingt. Das Ausrenken des Kiefers erinnert an die Muräne (s. S. 48), wobei die beiden Tiere nicht viel miteinander zu tun haben. Evolutionsmäßig gesehen haben sich die Reptilien aus den Amphibien und diese wieder aus den Knochenfischen – zu denen die Muräne gehört – entwickelt.

Auf der rechten Seite sieht man gut, dass sich das Auge des Froschs und jenes der Natter optisch kaum unterscheiden. Bemerkenswert ist die Nickhaut, die der Frosch von unten über sein Auge zieht.



Indonesischer Ruderfrosch (*Polypedates spec.*, Rhacophoridae)

Frösche können ihre Augen nicht bewegen, um etwa eine Beute zu fixieren. Wenn sie etwas anvisieren wollen, drehen sie den ganzen Körper in Richtung des Objektes. Ihre ziemlich kugelige Linse ist in Ruhe auf unendlich eingestellt. In der Akommodation wird sie nach vorne verschoben. In ihrer Retina befinden sich lediglich zwei Typen von Lichtsinneszellen, die vor Allem für Hell-Dunkel-Sehen konzipiert sind. Ähnlich wie bei Kröten haben sie ein Fangschema, das lediglich daraus besteht, dass ein bewegtes Objekt über die Retina wandern muss, um überhaupt wahrgenommen zu werden. Ein Frosch würde verhungern, selbst wenn viel Beute um ihn herum liegt, diese sich aber nicht bewegt. Erdkröten benötigen sehr einfache Gestaltsinformationen eines bewegten Objektes oder Musters: Ein liegender schwarzer Balken wird von ihr z. B. als Beute interpretiert wenn er sich in seine Längsrichtung bewegt. Bewegt sich das Objekt quer zu seiner Längsachse, stellt es für sie einen Feind dar.

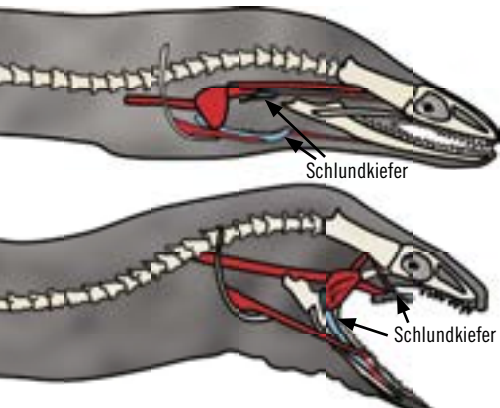
J.-P. Ewert **Motion perception shapes the visual world of amphibians** (2004): In: Prete F.R. (Ed.) *Complex Worlds from Simpler Nervous Systems*. Cambridge, MA, MIT Press, pp. 117–160





Muränen und Schlangenaale

Die aalartigen Muränen sind eine Familie von Knochenfischen (Muraenidae) und leben in flachen tropischen und subtropischen Meeren (etwa 200 Arten sind bisher bekannt). Sie haben vier Nasenlöcher, von denen zwei an der Schnauzenspitze, die beiden anderen über den Vorderrändern der Augen sitzen. Die Nasenlöcher sind durch ein faltiges Kanalsystem miteinander verbunden, was eine große innere Oberfläche ergibt und den Fischen einen ausgezeichneten Geruchssinn verleiht. Sowohl die vorderen als auch die hinteren Nasenlöcher können röhrenartig verlängert sein. Die vorderen ragen dann über die Schnauzenspitze, die hinteren wirken wie Hörner zwischen den Augen.



modifiziert nach
Z. Deretsky, R. Wilson (pbroks13)



Sternmuräne (*Echidna nebulosa*)

Wie gut die Tiere sehen, ist nicht untersucht. Sie haben immerhin große Augen und eine mehrreihige Retina, was durchaus für sehr gutes Sehen spricht. Andererseits sollen sie recht kurzsichtig sein und sich eher auf ihre ausgezeichneten Geruchsorgane verlassen.

Noch ein schlangenförmiger Fisch

Schlängenaale sind Fische, die mit den Muränen verwandt sind und eine vergleichbar schlangenähnliche Gestalt haben. Manche Arten können sich sehr schnell rückwärts in den Sand bohren und vollständig auf ihre Tarnung vertrauen. Das Maul der Schlängenaale ist ähnlich wie bei Muränen stark unterständig. Im Unterschied zu den Muränen, deren Nasenlöcher in Augenhöhe sitzen, befinden sich die Nasenlöcher der Schlängenaale weit vorn über der Schnauzenspitze und enden in nach unten gebogenen Röhrchen. Über ihre Augen weiß man nicht viel. Im Bild unten sieht man, dass sie ihre Augen zu einer extrem schlitzförmigen Iris verengen können, was für mindestens zwei getrennte Foveae in der Retina spricht.



Sterngucker-Schlängenaal
(*Brachysomophis cirrocheilos*, Ophichthidae)





Straußenfamilie am Kap der guten Hoffnung (Südafrika)



Der Emu (*Dromaius novaehollandiae*), ein australischer Verwandter des Afrikanischen Straußes, hat etwas kleinere Augen

Afrikanische Strauße gehören zu den flugunfähigen Laufvögeln und sind mit über 2,50 m Kopfhöhe die größten Vögel. Da sie in Steppenlandschaften leben, in denen es in der Trockenzeit sehr staubig sein kann, haben sie lange Wimpern und vor Allem eine prominente Nickhaut, die beide vor Schmutzpartikeln schützen. Sie haben mit 5 cm Durchmesser die größten Augen aller Vögel, zusammen mit Pferden und Giraffen sogar die größten Augen aller Landtiere überhaupt. Auf S. 156 finden sie mehr über die Augengröße bei Wassertieren: Dort sind die Riesentintenfische mit ihren „eversten Linsenaugen“ die absoluten Rekordhalter. Generell finden sich große Augen unter den Säugern bei Fluchttieren wie z. B. den meisten Huftieren.




Farbenblind?



Katzenthai (Scyliorhinidae)




Hornhai (*Heterodontus francisci*)



Haiaugen besitzen nur einen einzigen Zapfenzellentyp für langwelliges Licht, sind also vermutlich farbenblind. Viele Meeressäuger – Wale, Delfine und Robben – besitzen ebenfalls nur einen einzigen, grün-empfindlichen Zapfentyp. Es scheint, dass sowohl Haie als auch Meeressäuger durch konvergente Evolution dasselbe visuelle Prinzip entwickelt haben.

Schwarzspitzen-Riffhai (*Carcharhinus melanopterus*)



Weißspitzen-Riffhai (*Triaenodon obesus*)

Knorpelfische

Der Aufbau der Augen von Rochen und Haien ist recht ähnlich. Beide gehören zu den Knorpelfischen, die mit den eigentlichen (Knochen-) Fischen recht wenig zu tun haben. Linke Seite: Oben Indopazifischer Stechrochen, darunter Atlantischer Kuhnhasenrochen. Rechte Seite: Oben Auge und Kiemenöffnung eines Blaupunktrochen, unten Vergleichbares beim Gitarrenhai.



Indopazifischer Stechrochen (*Neotrygon kuhlii*)




Atlantischer Kuhnhasenrochen (*Rhinoptera bonasus*)

Blaupunktrochen (*Taeniura lymma*)Auge eines Gitarrenhais (*Rhinobatos spec.*)Gitarrenhai (*Rhinobatos spec.*)

Rochen gehören mit den Haien zu den Knorpelfischen, da ihr Skelett aus Knorpel- und nicht aus Knochensubstanz besteht. Als primär frei schwimmende Fische verleiht ihnen der Knorpel ein deutlich leichteres Gewicht und somit einen besseren Auftrieb. Während Haie als schnelle Schwimmer eine mehr oder weniger kegelförmige Gestalt haben, sind Rochen abgeflacht. Die bei den Haien seitlich liegenden Kiemenspalten sind dadurch bei Rochen auf die Bauchseite verlagert. Außerdem sind die Brustflossen stark vergrößert und flügelähnlich. Trotzdem können auch Rochen schnell starten, indem sie Wasser aus dem Mundraum sehr schnell durch die Kiemenspalten nach außen pressen. Rochen fressen mehr am Boden sich aufhaltende Krebse, Muscheln, Schnecken oder kleine Fische und haben dafür auch gänzlich andere Zähne. Diese sind nicht wie bei Haien nadelspitz, sondern eher abgerundete Kegel, die zum Zermahlen geeignet sind.

Die meisten Rochen sind eher harmlos. Lediglich die Gruppe der Stachelrochen hat einen schlanken, oftmals peitschenförmigen Schwanz, der mit Giftdornen versehen ist und vor Allem zur Verteidigung eingesetzt wird. Gefährlich werden können auch die Zitterrochen, die die Fähigkeit besitzen, Stromstöße auszuteilen. Hierzu haben sich Muskelpartien an den Seiten des scheibenförmigen Körpers zu elektrischen Organen umgewandelt. Meist liegt die Spannung bei etwa 75-80 Volt, einige Arten erreichen nur 25 Volt. Das Maximum liegt bei 230 Volt und das bei einer Stromstärke von 3-7, selten sogar über 30 Ampere. Neben der Verteidigung gegenüber Fressfeinden setzen Zitterrochen ihre Stromschläge auch zum Lähmen von Fischen als Nahrung ein.

Rochen haben wie alle Knorpelfische ein Linsenauge, dessen Linse in der Ruhe auf die Ferne eingestellt ist. Es akommo-diert durch Verschieben der Linse auf die Nähe. Bei den Knochen-fischen ist es umgekehrt. Viele Rochen haben darüber hinaus eine schräg gestellte Retina, wodurch sie so etwas wie eine Ver-laufsbrille haben. Die dorsale, zum Boden schauende Retina hat einen größeren Abstand zur Linse und ist damit nah eingestellt. Die ventrale Retina dagegen, die nach oben schaut, sieht durch ihren kürzeren Abstand zur Linse entfernt liegende Objekte scharf.



Vögel sind gefiederte Reptilien, sagen manche Evolutionsforscher. Tatsächlich haben sich die Vögel aus den Reptilien, insbesondere den Sauriern entwickelt. Beim krähenden Gockelhahn wie auch bei der fressenden Agame auf der rechten Seite ist die Nickhaut in Aktion zu sehen.



Die Nickhaut (*Plica semilunaris conjunctivae*, *Membrana nictans*) oder „drittes Augenlid“ (*Palpebra tertia*) ist eine zusätzliche Bindehautfalte im nasenseitigen Augenwinkel. Beim Menschen und den meisten Primaten – eine Ausnahme ist der Gewöhnliche Bärenmaki – ist sie nur rudimentär. Bei vielen anderen Wirbeltieren ist sie transparent und kann wie eine Schutzbrille vor das Auge geklappt werden.



An der empfindlichsten Stelle

Unten und rechte Seite: Eine Ameise überwältigt eine Hornisse (bei Kyoto, Japan). Die Strategie: Die Hornisse wird an einem Fühler gepackt, nicht mehr losgelassen und über eine halbe Stunde (sowie über viele Meter) gezerzt, bis sie völlig ermüdet. Schlussendlich wird sie von mehreren hinzugeeilten Ameisen überwältigt und getötet. Die Situation erinnert daran, dass Menschen großen Rindern einen Nasenring verpassen und diese dadurch gefügig machen.

Es ist eine generelle Strategie von Ameisen, durch gemeinsames Jagen auch viel größere Beute zu erlegen als sie es je allein

könnten. Ameisen gehen in der Regel allein auf die Jagd. Wenn eine kleine Beute gefunden wurde, dann wird sie direkt ins Nest transportiert. Eine so große Beute wie jene Hornisse kann nur erlegt werden, indem durch Alarmpheromone andere Nestmitglieder angelockt werden, um schließlich gemeinsam die Beute wegzuschaffen.

Da Ameisen primär über differenzierte Düfte kommunizieren, der optische Sinn aber nur eine untergeordnete Rolle spielt, sind ihre Facettenaugen auch eher klein. Sie bestehen aus nur einigen 100 Ommatidien.



Schuppenameise (Formicinae) packt Faltenwespe am Fühler



Wasserbüffel (*Bubalus arnee*)



Die Evolution des Auges - Ein Fotoshooting

Glaeser, G.; Paulus, H.F.

2014, XVI, 214 S., Hardcover

ISBN: 978-3-642-37775-4