

Zufall oder Design? Die Evolution der Augen

Intro

Das Auge gilt oft als Inbegriff komplexer Evolution – so raffiniert, dass es Charles Darwin selbst Kopfzerbrechen bereitete. Doch von den ersten lichtempfindlichen Zellen winziger Organismen bis zu den hochentwickelten Sehorganen von Tintenfischen, Insekten und Wirbeltieren führte kein Sprung, sondern eine Abfolge kleiner Schritte. In diesem Video reisen wir Milliarden Jahre zurück und folgen den evolutionären Spuren des Lichts.¹

Nicht reduzierbar komplex?

Das Auge gilt sprichwörtlich als das Fenster zur Außenwelt. Anders als ein Fenster ist das Wirbeltierauge aber deutlich komplizierter mit vielen einzelnen Komponenten, die miteinander interagieren. Solche Organe sind für Kreationisten ein beliebtes Thema, denn das Auge sei nicht-reduzierbar komplex. Alle Einzelteile stehen miteinander in einer engen Beziehung und entferne ich einzelne Komponenten, ist das System nicht mehr funktionsfähig. Gerne werden Vergleiche mit technischen Geräten gemacht, im Falle der Augen gerne mit Kameras. Laut Ansicht der Kreationisten kann solch ein perfektes Organ unmöglich entstanden sein, da die Wahrscheinlichkeit, dass zufällig alle Komponenten zusammenkommen, um ein funktionierendes Auge zu bilden, viel zu gering sei. Wir haben hier also das Beispiel der sogenannten nicht reduzierbaren Komplexität. An sich ist der Gedanke nicht ganz verkehrt: Entferne ich den Sehnerv, kann das Gehirn die Sinnesinformationen nicht verarbeiten. Entferne ich die Linse, habe ich ein unscharfes Bild und ohne Blutversorgung kann das Auge auch nicht mit Nährstoffen versorgt werden. Und tatsächlich hat so ein menschliches Auge sehr viele

¹ Eine Reihe von Büchern oder Buchkapiteln befasst sich speziell mit der Evolution des Auges. Hier soll eine Auswahl erfolgen:

- Dawkins, R. (1999): Gipfel des Unwahrscheinlichen. Reinbek: Rowohlt
- Ellis, J. (2010): How Science Works: Evolution. 2nd. Edition. Springer Verlag
- Fernald RD (2000). Evolution of eyes. Curr Opin Neurobiol. 10(4):444-50.
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10981612/>
- Lamb, TD (2011). Evolution of the Eye. Scientific American. 305 (1): 64–69.
<https://www.scientificamerican.com/article/evolution-of-the-eye/>
- Land, MF, Nilsson, DE (2012). Animal Eyes. Oxford University Press.
<https://www.softouch.on.ca/kb/data/Animal%20Eyes.pdf>
- Lane, N. (2013). Leben. Verblüffende Erfindungen der Evolution. Primus Verlag, Kapitel 7: „Sehen“.
- Oakley, TH; Speiser, DI (2015). How Complexity Originates: The Evolution of Animal Eyes. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 46: 237–260 <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135907>
- Schwab, MD (2012). Evolution's Witness. How Eyes Evolved. Oxford University Press
- Schwab, I (2017). The evolution of eyes: major steps. The Keeler lecture 2017: centenary of Keeler Ltd. Eye 32, 302–313 <https://doi.org/10.1038/eye.2017.226>
- Special Issue "The Evolution of Eyes" in Evolution: Education and Outreach, Volume 1, Number 4 / October 2008. 26 articles, free access. <https://link.springer.com/journal/12052/volumes-and-issues/1-4>

einzelne Komponenten, die miteinander agieren: Iris, Hornhaut, Linse, Glaskörper, Netzhaut und Sehnerv, um nur einige zu nennen, müssen tatsächlich gut miteinander agieren. Dennoch hat das Prinzip der nicht reduzierbaren Komplexität einige gravierende Denkfehler.

Erstens: Der Vergleich mit technischen Geräten hinkt alleine schon deswegen, weil technische Geräte keine Lebewesen sind, sie pflanzen sich also nicht fort, haben keinen Stoffwechsel etc. Zweitens: Auch mit der „Perfektion“ ist es so eine Sache. Wirbeltiere besitzen kameraähnliche Augen mit einer einzigen Linse. Kopffüßer wie Tintenfische, die mit uns nicht näher verwandt sind, sondern zu den Mollusken gehören, verfügen ebenfalls über ein kameraähnliches Linsenauge, dass bei genauer Betrachtung perfekter konstruiert ist, denn sie haben z. B. keinen blinden Fleck und die Sehzellen der Netzhaut richten sich nach der dem Licht zugewandten Seite, sodass Nervenbahnen hinter den Sehzellen als Sehnerv austreten. Da sich bei Kopffüßern die Netzhaut vom hinteren Teil einer von der Epidermis abgeschnürten Blase bildet, ist diese Anordnung so möglich. Anders hingegen beim Wirbeltierauge. Die Netzhaut entwickelt sich als becherförmige Vorstülpung des Zwischenhirns, sodass die Sehzellen dem Pigmentepithel zugekehrt und vom einfallenden Licht abgewandt sind. Die Nervenfasern verlaufen daher in Richtung Licht zugewandter Seite, machen einen Umweg durch das „Innere“ des Auges und treten durch den sogenannten „Blinden Fleck“ (bei dem sich keine Sehzellen befinden) als Sehnerv aus dem Auge Richtung Gehirn aus. Die umgekehrte Ausrichtung der Sehzellen, die Umwege der Nervenfasern und der blinde Fleck sind keineswegs ein Zeichen für intelligentes Design – es sei denn Gott ist ein Tintenfisch. Und drittens ist der Gedanke, dass alle Strukturen zur gleichen Zeit in einem Schritt entstanden sein müssten, eine weitere Fehlvorstellung.

Evolution ist ein additiver Prozess, der das Problem der Unwahrscheinlichkeit in viele kleine Teile zerlegt. Richard Dawkins hat dies in seinem Buch „Gipfel des Unwahrscheinlichen“ schön dargestellt.² Auf einer Seite des Berges ist eine Felswand, die man unmöglich besteigen kann, aber auf der anderen Seite führt eine sanfte Böschung zum Gipfel. Auf dem Gipfel steht ein komplexes Gebilde, beispielsweise ein Auge. Kreationisten haben die absurde Vorstellung, dass solche komplexen Gebilde wie das Auge in einem Schritt entstanden sind, ohne Zwischenstufen. Der Kreationismus symbolisiert also den Sprung vom Fuß der Felswand zum Gipfel. Die Evolution dagegen begibt sich auf die andere Seite des Berges und kriecht über die sanfte Steigung zum Gipfel. Solche Zwischenstufen finden sich auch bei lebenden Organismen. Besonders erwähnenswert sind die Mollusken, zu denen neben den Kopffüßern auch Schnecken und Muscheln dazugehören. Bei Mollusken gibt es die verschiedensten Augentypen: von einfachen Pigmentzellen, die zwischen dunkel und hell unterscheiden können, bis zu den komplexen Linsenaugen der Tintenfische.³ Zwischen diesen beiden Extremen finden sich verschiedene Übergangsformen. Ein

² Dawkins, R. (1999): Gipfel des Unwahrscheinlichen. Reinbek: Rowohlt

³ Sadat Hosseini Mazinani, F. et al. (2024). Squid as a Model Organism - Part 3: Ocular Morphology and its Implications in Biomimicry for Human Ophthalmology. West Kazakhstan Medical Journal. 66, 1 (Mar. 2024), 54–67. <https://doi.org/10.18502/wkmj.v66i1.15678>.

Auge, so komplex wie das Linsenauge, muss also nicht in einem Schritt entstanden sein, sondern über verschiedene Zwischenstufen. Tatsächlich ist die Entstehung komplexer Augentypen aus einfachen Pigmentzellen, die nur hell/dunkel unterscheiden können, gar nicht so kompliziert. Alle Augen bestehen aus lichtempfindlichen Zellen und Pigmentzellen, die den Winkel des einfallenden Lichts so beeinflussen, dass es die Lichtrezeptoren erreicht. Die primitivsten Augen bestehen also aus diesen zwei Zelltypen und man findet diese tatsächlich bei vielen Lebewesen, so auch bei den Larven bestimmter Tiere, wie beim Wurm *Platynereis dumerilii*.⁴ Einen Tag nach der Entwicklung aus einer befruchteten Eizelle verfügt die Larve über zwei Augen aus jeweils zwei Zellen. Die Entwicklung der größeren, becherförmigen Augen des heranwachsenden Wurms ist mit der Erhöhung der Anzahl der Lichtrezeptor- und Pigmentzellen verbunden. Die Augenzellen des gleichen Typs vermehren sich und ordnen sich dreidimensional an – gleiche Bausteine, andere Organisation.

Schon in den frühen 1990ern stellte sich eine Forschergruppe die Frage, wie lange die natürliche Selektion brauchen würde, um komplexe Strukturen wie Linsenaugen entstehen zu lassen und entwarfen ein mathematisches Modell.⁵ Sie erlaubten den Strukturen sich zufällig zu verändern und begrenzten die Veränderungen für jeden Schritt auf 1% (z. B. durfte die Größe der Augen nur um 1% zunehmen). Dabei konnten sich nur die veränderten Strukturen weiterentwickeln, die die Sehleistungen verbessern. Ihren – konservativen und pessimistischen – Berechnungen zufolge waren nur 1.829 Schritte notwendig, um aus einer einfachen Pigmentschicht ein Linsenauge entstehen zu lassen. Sie berechneten auch, wie lange solch eine Umwandlung dauern würde – dabei wurden nur eine moderate genetische Vielfalt und eine schwache Wirkung der natürlichen Selektion zugelassen. Aber selbst unter diesen konservativen Berechnungen würde es nur 400.000 Generationen dauern, bis solch eine Struktur entstehen kann. Gehen wir doch auf Basics zurück und betrachten, was Sinneszellen überhaupt sind und wie Lichtwahrnehmung funktioniert.

⁴ Arendt, D. et al. (2002): Development of pigment-cup eyes in the polychaete *Platynereis dumerilii* and evolutionary conservation of larval eyes in Bilateria. *Development* 129: 1143-1154
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11874910/>

⁵ Siehe:

- Nilsson, D.-E., and S. Pelger. (1994): A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 256:53-58. <https://doi.org/10.1098/rspb.1994.0048>
- David Berlinski, ein Befürworter des Intelligent Design, stellte die Grundlage der Berechnungen in Frage, und der Autor des Originalartikels widerlegte Berlinskis Kritik.
<https://web.archive.org/web/20030915124605/http://www.talkreason.org/articles/blurred.cfm#lund>

Sinneszellen

Alle Tiere verfügen über Sinneszellen, also spezialisierte Zellen, die physikalische oder chemische Reize aufnehmen und in elektrische Signale umwandeln. Hierzu zählen u. a. Mechano-, Chemo-, Photo-, Thermo-, Magneto- und Elektrorezeptoren.⁶

Mit Ausnahme der Thermo- und Elektrorezeption können alle Sinne bereits bei anderen Organismen außerhalb der Tiere nachgewiesen werden. So wurden beispielsweise Magneto- und Chemorezeption bei Bakterien und Mechanorezeption bei Paramecium untersucht. Das bedeutet, dass die molekularen Signalwege für Sinnesstrukturen oft sehr alt sind. Der Hauptunterschied besteht darin, dass bei Einzellern die Signalübertragung direkt auf die Zielstruktur innerhalb derselben Zelle abzielt, während bei Tieren (oder besser Eumetazoen, da nur diese über Sinneszellen verfügen) die Signalübertragung (mit Ausnahme der Elektrorezeptoren) auf Ionenkanäle abzielt, die die zentrale Schnittstelle zwischen dem sensorischen und dem Nervensystem bilden. Im Grunde genommen haben wir also Parallelen zur Evolution des Nervensystems, wo einzelne Elemente sich auch außerhalb des Tierreiches wiederfinden. Aber wie funktioniert grundsätzlich die Reizübertragung?

Bei Sinneszellen führt je nach Spezialisierung ein physikalischer Reiz (Stimulus), zum Beispiel Licht- und Schallwellen, Berührung, Temperatur, oder Duftstoffmoleküle zunächst zu einer Änderung des Ruhemembranpotenzials. Diese Änderung wird Rezeptorpotenzial genannt. Die im Rezeptorpotenzial steckenden Informationen werden dann in neuronale Signale umgewandelt, genauer in Aktionspotentiale. Diese werden zur Verarbeitung, Integration und Interpretation in das Zentralnervensystem weitergeleitet. Der erste Schritt besteht in der Aktivierung eines Rezeptorproteins, das eine bestimmte Reizmodalität wie Licht als Reiz wahrnehmen kann. Das Rezeptorprotein öffnet oder schließt dann direkt oder indirekt Ionenkanäle in dieser Sinneszelle, was zu einer Änderung ihres Ruhemembranpotenzials führt, also zu einem Rezeptorpotenzial. Rezeptorpotenziale sind gradierte Membranpotenziale, die sich nur über kurze Entfernungen ausbreiten.

Diejenigen sensorischen Rezeptorproteine, die direkt auf das Membranpotenzial wirken, sind entweder selbst Ionenkanäle oder beeinflussen das Öffnen eines assoziierten Ionenkanals direkt. Beispiele hierfür sind Mechano- oder Thermorezeptoren. Sensorische Rezeptorproteine, die Ionenkanäle indirekt beeinflussen, tun dies gewöhnlich durch Aktivierung von G-Proteinen und sekundären

⁶ Zur allgemeinen Übersicht über Sinneszellen und ihre evolutionären Ursprünge, siehe:

- Baldwin MW, Ko MC (2020). Functional evolution of vertebrate sensory receptors. *Horm Behav.* 124:104771. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2020.104771>
- Oteiza P, Baldwin MW (2021). Evolution of sensory systems. *Curr Opin Neurobiol.* 71:52-59. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/34600187/>
- Schlosser, G (2018). A Short History of Nearly Every Sense-The Evolutionary History of Vertebrate Sensory Cell Types. *Integr Comp Biol.* 58(2):301-316. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29741623/>
- Schmidt-Rhaesa, A. (2007): The Evolution of Organ Systems. Oxford University Press, Kapitel 7: Sensory Organs

Zur allgemeinen Funktionsweise von Sinneszellen siehe:

- Sadava, D., et al. (2019): Purves Biologie. Berlin Heidelberg New York: Springer-Verlag. Kapitel 45 „Sensorische Systeme“, besonders 45.1: „Sinneszellen wandeln Reize in Rezeptorpotenziale um“

Botenstoffen, wie wir sie schon in einer anderen Episode beschrieben haben. Beispiele hierfür sind die meisten Chemo- und Photorezeptoren. Elektrorezeptoren weisen in der Regel überhaupt kein Rezeptorprotein auf, doch ihre Plasmamembran ist sensibel für Spannungsänderungen und reagiert auf Depolarisation durch Öffnen spannungsgesteuerter Calciumkanäle; das einströmende Ca^{2+} bewirkt dann eine Neurotransmitterausschüttung.

Um im Nervensystem weite Entfernungen zurückzulegen, müssen die in ihnen enthaltenen Informationen in Aktionspotenziale umcodiert werden. Dies kann auf zweierlei Weise geschehen: Erstens: Das Rezeptorpotenzial kann Aktionspotenziale in der Rezeptorzelle selbst generieren. So arbeiten primäre Sinneszellen; sie befinden sich direkt am Ort der Reizaufnahme und sind mit einem Axon ausgestattet, das zum Zentralnervensystem läuft. Zweitens: Das Rezeptorpotenzial kann die Ausschüttung eines Neurotransmitters auslösen, der ein postsynaptisches Neuron zum Generieren von Aktionspotenzialen anregt. So arbeiten sekundäre Sinneszellen; sie sitzen wiederum am Ort der Reizaufnahme, besitzen aber kein Axon.

Alle Sinnessysteme senden ihre Informationen in Form von Aktionspotenzialen zum zentralen Nervensystem. Aber die sensorischen Empfindungen, die wir wahrnehmen unterscheiden sich, weil die Aktionspotenziale von unterschiedlichen Sinneszelltypen an unterschiedlichen Stellen im Gehirn eintreffen und verarbeitet werden. Aktionspotenziale, die in der Sehrinde (im visuellen Cortex) des Gehirns eintreffen, werden als Licht interpretiert, im auditorischen Cortex als Töne, im Riechkolben (Bulbus olfactorius) als Gerüche usw. Obwohl die Aktionspotenziale, die von all diesen sensorischen Axonen weitergeleitet werden, gleich aussehen, ist die Verbindung eines jeden Axons mit einem bestimmten Bereich des Gehirns spezifisch für eine bestimmte Sinnesmodalität. Die Intensität einer gegebenen sensorischen Empfindung wird durch die Frequenz der Aktionspotenziale codiert.

Sinneszellen finden sich in allen Metazoen und zeichnen sich dadurch aus, dass sie bewimpert sind. In vielen Fällen sind einzelne Rezeptorzellen als integrierte Bestandteile der Epidermis vorhanden, und es ist anzunehmen, dass eine Spezialisierung bestimmter Epidermiszellen zur Aufnahme von Rezeptormolekülen und zur Weiterleitung dieser Informationen an das Nervensystem der erste Schritt in der Evolution der Sinneszellen war. Die Funktion der ersten Sinneszelle lässt sich nicht komplett rekonstruieren, aber es scheint wahrscheinlich, dass zumindest Mechanorezeption und Chemorezeption sehr früh vorhanden waren. Strukturell scheint es wahrscheinlich, dass die erste Sinneszelle als „Kragenrezeptor“ organisiert war, d. h. mit einem Zilium und einem Kragen aus Mikrovilli. Mikrovilli sind fadenförmige Zellfortsätze, die die Oberfläche von Zellen vergrößern und den Stoffaustausch verbessern. Dieser Rezeptorzelltyp ist sehr häufig und kommt in mehreren basalen Taxa vor. Es gibt Variationen in diesem Zilien-/Mikrovilli-System, vor allem in Form und Feindstruktur der Mikrovilli. Ausgehend von einzelnen ziliären Rezeptorzellen gibt es zahlreiche parallele Trends, Sinneszellen mit anderen Sinneszellen oder weiteren Zellen in komplexeren Sinnesstrukturen zu kombinieren. Photorezeptoren, also jene

Sinneszellen, die sich auf Lichtreize spezialisiert haben, scheinen zu den ersten komplexen Sinnesstrukturen zu gehören, die sich entwickelt haben.

Wie funktioniert die Lichtwahrnehmung?⁷

Lichtempfindlichkeit basiert auf der Fähigkeit von Opsinen Lichtquanten zu absorbieren und ein G-Protein zu aktivieren. Opsine sind Proteine, die selbst nicht lichtempfindlich sind, aber sie enthalten ein kovalent gebundenes organisches Molekül, ein Chromophor, das 11-cis-Retinal. 11-cis-Retinal absorbiert Lichtquanten, und die Farbe, in der dieses Licht empfangen wird, hängt von der Struktur des jeweiligen Opsins ab. Es gibt eine ganze Reihe verschiedener Opsine. Das häufigste, das Menschen selbst bei Dämmerlicht noch sehen lässt, wird als Rhodopsin bezeichnet.

Wenn das 11-cis-Retinal ein Photon absorbiert, kommt es zur Konformationsänderung und es bildet sich all-trans-Retinal. Diese Konformationsänderung setzt die Bindung zwischen Retinal und Opsin unter Spannung und verändert dadurch die Konformation des Opsins. Diese Veränderung wiederum signalisiert die Wahrnehmung von Licht. Im Wirbeltierauge trennen sich Retinal und Opsin schließlich voneinander, was dazu führt, dass das Molekül seine Lichtempfindlichkeit verliert. Anschließend ist eine Reihe enzymatischer Reaktionen erforderlich, um all-trans-Retinal wieder in das 11-cis-Isomer umzuwandeln, das sich dann erneut mit Opsin zum Sehfärbstoff verbindet.

Nachdem Retinal von der 11-cis-Form in die all-trans-Form überführt worden ist, durchläuft seine Wechselbeziehung mit Opsin mehrere instabile Zwischenstadien. Eines dieser Stadien ist als Metarhodopsin II (photoerregtes Rhodopsin) bekannt; es löst eine Kaskade von Reaktionen aus, die in einer Veränderung des Membranpotenzials resultieren. Normalerweise weisen die Photorezeptoren offene Natrium-Kanäle in ihren Membranen auf. Metarhodopsin II aktiviert das G-Protein Transduin und dieses eine Phosphodiesterase. Dieses wandelt zyklisches GMP in GMP um, was die Natriumkanäle veranlasst, sich zu schließen. Das verändert die Balance zwischen dem Natriumeinstrom in die Zelle und dem Kaliumausstrom aus der Zelle und bewirkt eine Hyperpolarisation der Zelle. Dadurch kommt es zu einer Signalverstärkung; es bildet sich jedoch kein Aktionspotential.

In der Netzhaut des Wirbeltierauges finden sich zwei Typen von Photorezeptoren: Stäbchen und Zapfen. Während Stäbchen höchst lichtempfindlich und daher für Sehen bei schwachem Licht geeignet sind, wenn auch ohne Farbwahrnehmung (Hell-Dunkel-Sehen), dienen die weitaus weniger lichtempfindlichen Zapfen dem Farbsehen und der Sehschärfe. Eine menschliche Netzhaut weist rund 5 Mio. Zapfen und etwa 100 Mio. Stäbchen auf.

⁷ Zur Funktionsweise und Aufbau von Photorezeptoren siehe:

- Sadava, D., et al. (2019): Purves Biologie. Berlin Heidelberg New York: Springer-Verlag. Kapitel 45 „Sensorische Systeme“, besonders 45.4 „Photorezeptoren reagieren auf einzelne Lichtquanten“

Neben den Stäbchen und Zapfen kommen in der Netzhaut weitere Neuronenschichten vor. Der Linse (und damit dem Lichtinput) am nächsten liegt eine Schicht Ganglienzellen; eine mittlere Schicht enthält drei Neuronentypen, Bipolarzellen, Horizontalzellen und Amakrinzellen, und die letzte Schicht der Netzhaut bilden schließlich die Photorezeptoren (Stäbchen und Zapfen). Man bezeichnet diese Anordnung, bei der die Photorezeptoren ganz hinten liegen, als inverse Retina, während, wie vorhin erwähnt, die Netzhaut der Kopffüßer eine everse Retina ist; dort trifft das Licht also zuerst auf die Photorezeptoren.

Nachdem die Photorezeptoren hyperpolarisiert sind, setzen diese Neurotransmitter über ihre Synapsen an die Bipolarzellen frei. Dadurch verändert sich das Membranpotential der Bipolarzellen; dies wiederum verändert die Rate, mit der die Bipolarzellen an ihren Synapsen mit den Ganglienzellen Neurotransmitter freisetzen. Die Rate der Neurotransmitterfreisetzung aus den Bipolarzellen bestimmt die Rate, mit der die Ganglienzellen Aktionspotenziale generieren. Die Ganglienzellen senden die Informationen durch den Sehnerv an das Gehirn.

Die Horizontalzellen kommunizieren seitlich (lateral) mit benachbarten Photorezeptoren. Daher kann Licht, das auf einen Photorezeptor fällt, die Lichtempfindlichkeit seiner Nachbarn beeinflussen. Dieser laterale Informationsfluss ermöglicht der Retina eine verbesserte Kontrastwahrnehmung zwischen hellen und dunklen Bereichen eines Musters. Amakrinzellen stellen lokale Verbindungen zwischen Bipolarzellen und Ganglienzellen her und reagieren empfindlich auf Beleuchtungsveränderungen.

Augen-Gene⁸

Spannend ist es auch sich die genetischen Komponenten der Augenentwicklung anzuschauen. Man geht davon aus, dass verschiedene Tiergruppen unabhängig voneinander die Fähigkeit evolvierten Augen zu entwickeln – bis zu 40-mal.⁹ Eine außergewöhnliche Entdeckung war aber, dass diese verschiedenen Tiergruppen auf dieselben genetischen Netzwerke zur Augenentwicklung zurückgreifen. Man entdeckte bei der Fruchtfliege *Drosophila* ein Gen, dass an der Entstehung für ihre Komplexaugen beteiligt ist. Wird dieses Gen durch eine Mutation funktionslos gemacht, bleibt die Augenentwicklung aus. Daher trägt das Gen den Namen „eyeless“. „Eyeless“ hat Ähnlichkeiten mit einem Gen der Maus, dass „small eye“ und des Menschen, dass „Aniridia“ genannt wird. „Small eye“ und „Aniridia“ sind wie „eyeless“ an der Entwicklung der Augen beteiligt – nur dass hier Linsenaugen entstehen. Es handelt sich also um dasselbe Gen, weshalb es heute den Namen Pax-6 trägt. Weitere Experimente bestätigten, dass die Pax-6-Gene von Maus und Fliege austauschbar sind. Das Pax-6-Gen von Mäusen wurde bei Fliegen eingesetzt und sorgte auch dort für die Ausbildung von Fliegen-Augengewebe.

Dieses Gen muss sehr früh in der Evolution der Tiere entstanden sein, da es offenbar Teil des frühen genetischen Werkzeugkastens ist. Obwohl Korallen und Quallen nicht dieselben Pax-Gene wie die Bilateria haben, besitzen sie ein PaxB-Gen, das ähnlich genug ist, um auf dessen Vorhandensein im letzten gemeinsamen Vorfahren der Triploblasten und Diploblasten zu schließen. Dieses wichtige Augengen mutierte im Laufe von einigen zehn Millionen Jahren oder weniger zum Pax6-Gen, das an der Bildung der Augen bei Bilateria beteiligt ist. Und die Suche nach Nahrung oder Fortpflanzungspartner würde eine Richtungsorientierung, also eine Cephalisation, erfordern. Obwohl das Sehen nicht der einzige Mechanismus zur Entdeckung der Richtungsorientierung war, war es doch einer der frühesten und vielleicht der wahrscheinlichste.

Der Geruchssinn war wahrscheinlich viel früher entstanden. Und es gibt Gene, die den Pax-Genen ähneln, die den Geruchssinn ebenso wie das Sehen organisieren.

⁸ Einige ausgewählte Spezialliteratur zu den genetischen Programmen der Augenentwicklung:

- Gehring WJ (2002). The genetic control of eye development and its implications for the evolution of the various eye-types. *Int J Dev Biol.*46(1):65-73. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11902689/>
- Gehring WJ (2004). Historical perspective on the development and evolution of eyes and photoreceptors. *Int J Dev Biol.*48(8-9):707-17 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15558463/>
- Gehring WJ (2005). New perspectives on eye development and the evolution of eyes and photoreceptors. *J Hered.*96(3):171-84. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15653558/>
- Gehring, W, Ikeo, K (1999). Pax 6: mastering eye morphogenesis and eye evolution. *Trends Genet.* 15 (9): 371-7 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10461206/>
- Halder, G et al. (1995). Induction of ectopic eyes by targeted expression of the eyeless gene in *Drosophila*. *Science* 267: 1788-1792 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/7892602/>
- Kozmik Z. (2005). Pax genes in eye development and evolution. *Curr Opin Genet Dev.*15(4):430-8. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15950457/>
- Piatigorsky J, Kozmik Z (2004). Cubozoan jellyfish: an Evo/Devo model for eyes and other sensory systems. *Int. J. Dev. Biol.* 48: 719-729. <https://doi.org/10.1387/ijdb.041851jp>
- Quiring, R et al. (1994). Homology of the eyeless gene of *Drosophila* to the Small eye gene in mice and Aniridia in humans. *Science* 265: 785-789 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/7914031/>

⁹ Salvini-Plawen, L. V. & Mayr, E. (1977): On the Evolution of Photoreceptors and Eyes. *Evol Biol.* 10: 207-263

Wahrscheinlich gab es also schon recht früh einfache lichtverarbeitende Sinne, z. B. in Form von Augenflecken, die mit lichtempfindlichen Zellen ausgekleidet waren, um Hell und Dunkel zu erkennen und die Richtungswahrnehmung zu fördern.

Weiterhin sind eine Reihe Transkriptionsfaktoren an der Differenzierung von Photorezeptoren beteiligt. Insbesondere Transkriptionsfaktoren der Basic Helix-Loop-Helix-Familie fungieren typischerweise als Determinations- und/oder Differenzierungsgene für neuronale oder sensorische Zelltypen. Transkriptionsfaktoren wie *Ascl1*, *Otx2*, *Crx*, *Rax* und *Neurog1* sind an der Differenzierung einzelner Zelltypen der Netzhaut beteiligt.¹⁰

Evolution der Lichtrezeptortypen und Opsine¹¹

Von den Rezeptorzellen, die für die Lichtwahrnehmung verantwortlich sind, gibt es zwei Zelltypen: den Rhabdomertyp, der sich u. a. bei Insekten und Mollusken findet und der Cilientyp, der sich bei Wirbeltieren wiederfindet. Der Unterschied der Zweizelltypen hat damit zu tun, wie die Membran der Zellen vergrößert wird, um mehr Opsine aufnehmen zu können. Diese morphologischen Unterschiede spiegeln sich auch im molekularen wider. Beide Photorezeptor-Typen verwenden unterschiedliche Opsine, c- und r-Opsine, verschiedene G-Proteine, Signaltransduktionsmechanismen und Ionenkanäle. Werden zwar beide Zelltypen von Pax-6 gesteuert, es spielen aber bei der weiteren und abschließenden Differenzierung der Zellen auch verschiedene Transkriptionsfaktoren eine Rolle. Das heißt der Cilientyp konnte nicht aus dem Rhabdomertyp hervorgehen oder andersrum. Ging man früher davon aus, dass die jeweiligen Tiergruppen jeweils entweder nur den Cilien- oder den Rhabdomertyp hatten, zeigten mehrere Untersuchungen, dass einige Organismen beide Zelltypen ausweisen.

Untersuchungen am Wurm *Platynereis dumerilii* haben gezeigt, dass sich im Gehirn dieser Würmer während der Embryonalentwicklung cilienbesetzte Zellen befinden, die

¹⁰ Siehe:

- Grigoryan EN (2022). Self-Organization of the Retina during Eye Development, Retinal Regeneration In Vivo, and in Retinal 3D Organoids In Vitro. *Biomedicines* 10(6):1458. <https://doi.org/10.3390/biomedicines10061458>
- Schlosser, G (2018). A Short History of Nearly Every Sense-The Evolutionary History of Vertebrate Sensory Cell Types. *Integr Comp Biol.* 58(2):301-316. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29741623/>

¹¹ Eine Reihe an Literatur befasst sich konkret mit der Evolution der Lichtrezeptoren (Cilien-Rhabdomer-Typ, Stäbchen, Zapfen).

- Fernald DR (2006). Casting a Genetic Light on the Evolution of Eyes. *Science* 313,1914-1918. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1127889>
- Lamb TD (2015): Evolution of Phototransduction, Vertebrate Photoreceptors and Retina <https://webvision.org.es/part-vi-evolution-of-the-vertebrate-eye/6-1-evolution-of-phototransduction-vertebrate-photoreceptors-and-retina-by-trevor-d-lamb/>
- Lamb TD. (2022). Photoreceptor physiology and evolution: cellular and molecular basis of rod and cone phototransduction. *J Physiol.* 600(21):4585-4601. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/35412676/>
- Lamb TD et al. (2007). Evolution of the vertebrate eye: opsins, photoreceptors, retina and eye cup. *Nat Rev Neurosci.* 8(12):960-76. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC3143066/>
- Oteiza P, Baldwin MW (2021). Evolution of sensory systems. *Curr Opin Neurobiol.* 71:52-59. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/34600187/>
- Schlosser, G (2018). A Short History of Nearly Every Sense-The Evolutionary History of Vertebrate Sensory Cell Types. *Integr Comp Biol.* 58(2):301-316. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29741623/>

den Photorezeptoren der Wirbeltiere ähneln.¹² Diese Zellen produzieren auch ein Opsin, welches eine größere Ähnlichkeit mit den Opsinen der Wirbeltiere hat als mit den Opsinen der Lichtrezeptorzellen im Auge der Würmer. Dieses „cililäre Opsin“ wirkt nicht am Sehvorgang mit, sondern bei der Steuerung der biologischen Uhr. Damit besitzt der Wurm beide Typen von Lichtrezeptoren und Opsinen. Beide Zelltypen finden sich auch beim Lanzettfischchen.

Diese Entdeckungen lassen darauf schließen, dass die Vorfahren der Bilateria ebenfalls beide Versionen von Lichtrezeptorzellen und Opsinen besaßen. Ins Sehzentrum der Mollusken, Anneliden und Arthropoden wurde dann der Rhabdomerentyp aufgenommen, während der Cilientyp bei den Wirbeltieren als Lichtrezeptortyp fungierte.

Der Cilientyp der Wirbeltiere differenzierte sich dann in die Stäbchen und Zapfen, bei denen die Zapfen der ursprünglichere Zelltyp sind.¹³ Molekulare Untersuchungen eigen, dass die Opsine der Zapfen evolutionär ursprünglicher sind. Stäbchen entwickelten sich wahrscheinlich als Folge, dass freischwimmende Wirbeltiere auch die Suche nach Nahrung in tieferen Gewässern ermöglichten. Auch der Feinbau der beiden Zelltypen bei Neunaugen zeigt, dass diese eher den Zapfen der anderen Wirbeltiere ähneln.

Auch die anderen Zelltypen der Netzhaut gehen auf einen gemeinsamen Vorfahren zurück: Stäbchen und Zapfen weisen z. B. viele strukturelle und molekulare Ähnlichkeiten mit Bipolarzellen auf. Die Amakirin – und Horizontalzellen zeigen hingegen Ähnlichkeiten mit den Photorezeptorzellen des Rhabdomertyps auf.¹⁴

Stäbchen und Zapfen verwenden unterschiedliche Isoformen der Opsine in der Phototransduktionskaskade und stellen damit ein einzigartiges evolutionäres System dar, bei dem derselbe Prozess (die Wahrnehmung von Licht) einen unterschiedlichen Satz von Genen in zwei Zellklassen verwendet. Die meisten Unterschiede zwischen Stäbchen und Zapfen entstanden vor mehr als 500 Millionen Jahren als Folge von Genomduplikationen. Beim gemeinsamen Vorfahren der Wirbeltiere, vor etwa 500 bis 600 Mio. Jahren, kam es zu zwei aufeinanderfolgenden Runden der Duplikation des Gesamtgenoms: die erste Duplikation erfolgte beim gemeinsamen Vorfahren der kieferlosen Wirbeltiere (Agnatha) und den kiefertragenden Gnathostomata. Eine

¹² Arendt D et al. (2004). Ciliary Photoreceptors with a Vertebrate-Type Opsin in an Invertebrate Brain. Science 306:869-871 <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1127889>

¹³ Siehe:

- Frederiksen R, et al. (2025). Evolution of rod bipolar cells and rod vision. J Physiol. 603(21):6503-6515. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/39775947/>
- Tommasini D et al. (2025). Comparative transcriptomic insights into the evolutionary origin of the tetrapod double cone. Curr Biol. 35(10):2228-2239.e4. [https://www.cell.com/current-biology/fulltext/S0960-9822\(25\)00376-8](https://www.cell.com/current-biology/fulltext/S0960-9822(25)00376-8)

¹⁴ Siehe:

- Arendt D (2003). Evolution of eyes and photoreceptor cell types. Int J Dev Biol. 47(7-8):563-71. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/14756332/>
- Arendt, D et al. (2009). The 'division of labour' model of eye evolution. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci 364 (1531): 2809–2817. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0104>
- Frederiksen R, et al. (2025). Evolution of rod bipolar cells and rod vision. J Physiol. 603(21):6503-6515. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/39775947/>

zweite Duplikation erfolgte beim gemeinsamen Vorfahren der Gnathostomata, zu denen auch wir gehören. Damit waren bestimmte Gene vier Mal vorhanden, man spricht dann von Paralogen. Die schon in einer anderen Episode vorgestellten Hox-Gene sind ein Beispiel für diese Duplikationsereignisse. Nach jeder dieser Genomverdopplungen kam es zu einem umfangreichen Verlust von Paralogen, sodass von vielen der ursprünglichen Gene nur eine einzige Kopie erhalten blieb. In zahlreichen anderen Fällen überlebten jedoch entweder zwei oder drei oder sogar alle vier Paraloge. Heute umfasst das menschliche Genom über 200 Genfamilien, die alle vier Paraloge enthalten, die während der beiden Duplikationen entstanden sind. Diese Duplikationen betrafen auch Gene die an der Lichtwahrnehmung beteiligt sind. Solche Duplikationen erlauben es, dass sich die einzelnen Genkopien unterschiedlich entwickeln können. Während eine Genkopie die ursprüngliche Funktion beibehalten kann, können die anderen durch Mutationen entweder funktionslos werden oder neue Funktionen bekommen, die dann im Fall der Stäbchen und Zapfen zu leicht abgewandelten Signalkaskaden oder Lichtempfindlichkeiten führen.

Opsine sind zwar die einzige Genfamilie, die Lichtreize bei Tieren wahrnehmen, sie gehören aber zu der Superfamilie der Rhodopsin-ähnlichen G-Protein-gekoppelten Rezeptoren, zu denen neben Opsinen auch Hormon-, Neuropeptid-, Neurotransmitter- und Geruchsrezeptoren gehören.¹⁵

Dennoch sind Opsine unter den G-Protein-gekoppelten Rezeptoren einzigartig, da sie eine inaktive Form ihres spezifischen Liganden, des vorhin beschriebenen Retinals, binden und so eine Reaktion auf Lichtstimulation hervorrufen. Das freie Retinal absorbiert eigentlich im ultravioletten Bereich, aber seine Empfindlichkeit ändert sich, wenn er an ein Opsin gebunden ist, um die Absorption auf bestimmte Wellenlängen vom UV- bis zum roten Bereich des sichtbaren Spektrums abzustimmen. Opsine entstanden früh in der Evolution der Tiere und duplizierten sich, wodurch c- und r-Opsine als wichtigste Sehpigmente der Wirbeltiere bzw. Wirbellosen entstanden sind. Darüber hinaus gibt es weitere, weniger gut untersuchte Opsin-Gruppen, darunter die RGR/Go-Opsine und früh divergierende Opsine in Nesseltieren, Rippenquallen und Placozoa. Bemerkenswert ist, dass Opsine neben dem Sehen auch an der Synchronisation des Tag-Nacht-Rhythmus, der Temperaturunterscheidung und dem Gehör beteiligt sind. Angesichts dieser unkonventionellen Funktionen und

¹⁵ Zur grundsätzlichen Evolution der Opsine, siehe die in den vorherigen Fußnoten erwähnten Arbeiten, hinzu sind weitere Detailstudien interessant:

- Deiniger, W et al. (2000). Opsin evolution: out of wild green yonder? Trends in Genetics 16(4):158-159 [https://www.cell.com/trends/genetics/abstract/S0168-9525\(99\)01959-9](https://www.cell.com/trends/genetics/abstract/S0168-9525(99)01959-9)
- Feuda, R et al. (2012). Metazoan opsin evolution reveals a simple route to animal vision. Proc Natl Acad Sci U S A, 109(46): p. 18868-72. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23112152/>
- Krishnan, A et al. (2012). The origin of GPCRs: identification of mammalian like Rhodopsin, Adhesion, Glutamate and Frizzled GPCRs in fungi. PLoS One 7(1):p.e29817 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22238661/>
- Plachetzki, DC et al. (2007). The origins of novel protein interactions during animal opsin evolution. PLoS One, 2(10): p. e1054. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17940617/>
- Plachetzki, DC et al. (2010). The evolution of phototransduction from an ancestral cyclic nucleotide gated pathway. Proc R Soc Lond [Biol], 277:1963-9. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20219739/>
- Porter, ML et al. (2012). Shedding new light on opsin evolution. Proc R Soc Lond [Biol], 279:3-14. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22012981/>
- Terakita, A (2005). The opsins. Genome Biol 6(3):213. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15774036/>

Expressionsmuster könnte die große Variation in der Größe des Opsin-Repertoires bei Tieren also auf lichtunabhängige Funktionen hindeuten, die über die visuelle Spezialisierung hinausgehen.

Untersuchungen an 17 Wirbeltierarten (Mensch, zwei nicht-menschliche Primaten, vier Nagetiere, drei Huftiere, ein Opossum, ein Frettchen, ein Spitzhörnchen, ein Vogel, ein Reptil, ein Fisch und ein Neunauge) zeigen, dass die verschiedenen Zellen der Netzhaut (Photorezeptoren, Horizontal-, Bipolar- und Amakrinzellen, Ganglienzellen und Müller-Zellen) molekular hochgradig konserviert waren, also schon beim gemeinsamen Vorfahren der Wirbeltiere vorhanden waren, wobei je näher die Arten evolutionär miteinander verwandt waren, desto höher war der Grad der Konservierung.¹⁶ Anders ausgedrückt: Neunaugen als basalste Wirbeltiere teilen in der Netzhaut viele Gemeinsamkeiten mit der Netzhaut des Menschen, doch zwischen Menschen und z. B. den anderen Primaten gibt es noch mehr Gemeinsamkeiten. Der Grad der Variation zwischen den Zelltypen nahm von der äußeren Netzhaut (Photorezeptoren) zur inneren Netzhaut (Ganglienzellen) zu, was darauf hindeutet, dass die Evolution bevorzugt die Netzhautleistung beeinflusst. Interessanterweise zeigen sich aber auch einige besondere Anpassungen: während sich bei Menschen bis zu 70 verschiedene Zelltypen in der Netzhaut befinden, sind dies bei Mäusen 130. Warum haben sich bei Menschen, genauer bei Primaten trotz genetisch sehr ähnlicher Expressionsmuster, die Zahl der verschiedenen Zellen in der Netzhaut halbiert? Eine Möglichkeit liegt darin, dass die Gehirne der Primaten komplexer wurden, die die visuelle Verarbeitung vor allem dort stattfindet und so weniger auf die Signalverarbeitung im Auge angewiesen ist.¹⁷ Die Signalverarbeitung im Auge ist für Reflexhandlungen wie die Reaktion auf einen sich nähernden Raubtier entscheidend. Diese Verarbeitung findet bei Primaten eher im visuellen Cortex statt, was zu einer Reduktion verschiedener Zelltypen führen kann.

Eine wichtige Gruppe von Ionenkanälen sind TRP-Kanäle.¹⁸ Das sind Ionenkanäle, die Kationen wie Natrium, Kalium oder Calcium passieren lassen und in 9 Familien unterteilt werden. Diese 9 Familien werden wiederum in zwei Gruppen geteilt, die zu unterschiedlichen Zeitpunkten divergieren. 7 Familien (TRPA, TRPM, TRPN, TRPC, TRPS, TRPV und TRPVL) entstanden vor der Trennung der Tiere von den anderen Eukaryoten, da sich einige Familien auch bei Choanoflagellaten finden. 2 weitere Familien (TRPP und TRPML) entstanden wahrscheinlich viel früher, da auch andere Eukaryotengruppen diese Ionenkanäle haben. Die uralte Natur der TRP-Kanäle, ihre

¹⁶ Hahn, J et al. (2023). Evolution of neuronal cell classes and types in the vertebrate retina. *Nature* 624, 415–424. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06638-9>

¹⁷ Peng, YR et al. (2019). Molecular Classification and Comparative Taxonomics of Foveal and Peripheral Cells in Primate Retina. *Cell* 176(5):1222-1237.e22
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0092867419300376>

¹⁸ Siehe:

- Baldwin MW, Ko MC (2020). Functional evolution of vertebrate sensory receptors. *Horm Behav.* 124:104771. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2020.104771>
- Lezama-García K et al. (2022). Transient Receptor Potential (TRP) and Thermoregulation in Animals: Structural Biology and Neurophysiological Aspects. *Animals* 12(1):106. <https://doi.org/10.3390/ani12010106>
- Valencia-Montoya WA et al. (2024). Evolution of Sensory Receptors. *Annu Rev Cell Dev Biol.* 40(1):353-379. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC11526382/>

unzähligen sensorischen Funktionen und ihre konservierten Merkmale in der gesamten Tierwelt liefern Hinweise darauf, dass diese Rezeptorfamilie möglicherweise als sensorisches Werkzeugset der Vorfahren der Tiere fungierte, insbesondere bei mechanischen und chemischen Sinnen. Ihre sensorische Funktion ist älter als das Nervensystem oder gar die Sinnesorgane. Durch Genduplikationen und Neofunktionalisierung, als auch durch springende Gene, konnten sich die TRP-Ionenkanäle weiter diversifizieren und die vielfältigen Funktionen im Tierreich übernehmen.

In der Netzhaut der Wirbeltiere wurden zudem weitere Zelltypen entdeckt, die sogenannten Müller-Zellen. Sie leiten das ins Auge einfallende Licht an den streuenden Zellschichten vorbei auf die Netzhaut und optimieren den Sehvorgang insofern, als sie wie Lichtleiter wirken. Was erstmal wie eine „intelligent designte Lösung“ aussieht, entpuppt sich aber als eine Behelfslösung, eine nachträgliche Bastelei, welche die offensichtlich unvorteilhafte Gesamtsituation optimiert. Das heißt, es wurde ein Workaround geschaffen, der die schwerwiegenden Konsequenzen des konstruktiven Mangels abmildert, ohne den Mangel selbst zu beseitigen. Zielorientierte Lösungen offenbaren sich nicht in einer nachträglichen, behelfsmäßigen Fehlerkorrektur, sondern in vorausschauender Fehlervermeidung. Eine weitreichende Kompensation der optischen Verzerrungen und Sehschärfe-Einbußen ermöglichen auch die Müller-Zellen nicht. Die Müller-Zellen haben zudem einen erheblichen Nachteil: Sie neigen, ausgelöst durch UV-Licht, oxidativen Stress, Traumata, Infektionen usw., zur Hypertrophie, zur Bildung von Verdickungen und vermehrten Fortsätzen. Diese sogenannte "Gliose" schädigt zunehmend Neurone bzw. Fotorezeptoren und führt unbehandelt zur Degeneration der Netzhaut bis zum völligen Sehverlust. Weshalb hat der "geniale" Konstrukteur nicht die Vaskularisation samt Nährstoffversorgung und ableitenden Nerven hinter die Sehzellen verlagert und auf hypertrophierende Müllerzellen und "blinde Flecke" verzichtet? Dass es bessergeht, belegen die Kopffüßer, die dieses Problem eleganter gelöst haben.¹⁹

¹⁹ AG Evolutionsbiologie (2021). Das Argument der Designfehler (unintelligentes Design). <https://www.ag-evolutionsbiologie.de/html/2021/evolution-designfehler-unintelligentes-design.html>

Evolution des Wirbeltierauges

In der Evolution des Wirbeltierauges lassen sich grob sechs Phasen unterscheiden.²⁰ In der ersten Phase hatten vor etwa 600 Mio. Jahren einfache bilateralsymmetrische Tiere rhabdomerartige und ziliare Fotorezeptoren mit entsprechenden Opsinen und den lichtempfindlichen Farbstoffen.

In Phase zwei, vor etwa 550 Mio. Jahren hatten die Vorfahren der Wirbeltiere fortgeschrittene ziliare Fotorezeptoren mit entsprechendem Opsin-Protein entwickelt. Wir haben hier das Konstruktionsniveau, wie wir sie bei Lanzettfischchen und Manteltier-Larven finden.²¹ Photorezeptoren gehen aus dem Neuralrohr hervor. Durch Einrollen ins Körperinnere entsteht aus der Neuralplatte das Neuralrohr als erste embryonale Entwicklungsstufe des zentralen Nervensystems höherer Tiere. Dies bewirkt ein "Umkrempeln" des Gewebes, sodass die lichtempfindlichen Sinneszellen im Innern des Neuralrohrs liegen. Das Neuralrohr tritt bereits bei augenlosen Chordaten auf, den Vorfahren der Wirbeltiere. Bei den Wirbeltieren bilden sich aus

²⁰ Als Überblick seien vor allem folgende Literaturquellen zu nennen:

- Lamb TD (2015): Evolution of Phototransduction, Vertebrate Photoreceptors and Retina <https://webvision.org/es/part-vi-evolution-of-the-vertebrate-eye/6-1-evolution-of-phototransduction-vertebrate-photoreceptors-and-retina-by-trevor-d-lamb/>
- Lamb TD. (2022). Photoreceptor physiology and evolution: cellular and molecular basis of rod and cone phototransduction. J Physiol. 600(21):4585-4601. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/35412676/>
- Lamb TD et al. (2007). Evolution of the vertebrate eye: opsins, photoreceptors, retina and eye cup. Nat Rev Neurosci. 8(12):960-76. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC3143066/>
- Lamb, TD et al. (2008). The Origin of the Vertebrate Eye. Evo Edu Outreach 1, 415–426. <https://doi.org/10.1007/s12052-008-0091-2>

²¹ Spezialliteratur zur Anatomie der Augen beim Lanzettfischchen:

- Angueyra, JM et al. (2012). Melanopsin-expressing amphioxus photoreceptors transduce light via a phospholipase C signaling cascade. PLoS One, 7(1):e29813 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22235344/>
- Ferrer, C et al. (2012). Dissecting the determinants of light sensitivity in amphioxus microvillar photoreceptors: possible evolutionary implications for melanopsin signaling. J Neurosci, 32(50):17977-87. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23238714/>
- Gomez, MP et al. (2009). Light-transduction in melanopsin-expressing photoreceptors of Amphioxus. Proc Natl Acad Sci U S A, 106(22): 9081-6. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19451628/>
- Koyanagi, M et al. (2005). Cephalochordate melanopsin: evolutionary linkage between invertebrate visual cells and vertebrate photosensitive retinal ganglion cells. Curr Biol, 15(11):1065-9. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15936279/>
- Lacalli, TC (1996). Frontal eye circuitry, rostral sensory pathways and brain organization in amphioxus larvae: Evidence from 3D reconstructions. Philos Trans R Soc London 351:243-263.
- Lacalli, TC (2004). Sensory systems in amphioxus: a window on the ancestral chordate condition. Brain Behav Evol 64(3):148-62. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15353907/>
- Vopalensky, P et al. (2012). Molecular analysis of the amphioxus frontal eye unravels the evolutionary origin of the retina and pigment cells of the vertebrate eye. Proc Natl Acad Sci U S A, 109(38):15383-8. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22949670/>

Spezialliteratur zu den Augen bei Manteltierlarven:

- Barnes, SN (1971). Fine structure of the photoreceptor and cerebral ganglion of the tadpole larva of *Amaroucium constellatum* (Verrill) (subphylum: Urochordata; class: Ascidiacea). Z Zellforsch Mikrosk Anat 117(1):1-16. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/5559422/>
- Eakin, RM, Kuda, A (1971). Ultrastructure of sensory receptors in Ascidian tadpoles. Z Zellforsch Mikrosk Anat 112(3):287-312. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/5542324/>
- Gorman, AL et al. (1971). Photoreceptors in primitive chordates: fine structure, hyperpolarizing receptor potentials, and evolution. Science 172:1052-4. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/5573956/>
- Sorrentino, M (2000). Evolution of cerebral vesicles and their sensory organs in an ascidian larva. Acta Zool-Stockholm 81(3):243.

dem Neuralrohr später Gehirn, Rückenmark und Augen. Unter der Herrschaft des Pax-6-Mastergens quellen aus dem hinteren Bereich des Vorderhirns Wülste hervor, die sich zum Augenbecher umformen. Aufgrund dieses Entwicklungszwangs kommt es zur Inversion der Netzhaut. Jene embryogenetische Weichenstellung, die die Inversion der Netzhaut herbeiführt, trafen also schon die Vorfahren der Chordatiere. Sie geht auf eine Zeit zurück, bevor sich die Entstehung von Wirbeltieraugen abzeichnete. Diese "Vorentscheidungen" ließen später keine Alternativen mehr zu. Denn ihr genetisches Erbe zu modifizieren, bis die Sehzellen "richtig" im Augenbecher liegen, würde es erfordern, die embryonale Anlage des Nervensystems von Grund auf umzugestalten. Für Prozesse, die keinen Plan kennen, ist das nicht leistbar, also blieb die Differenzierung von Stammzellen des Neuralrohrs in ihrer besonderen topographischen Lage zu den Sinneszellen, wie sie war.

In Phase drei, vor ca. 550- 530 Mio. Jahren gab es bereits einen Fotorezeptortyp mit Außenmembran und einem für eine abgestufte Signalübertragung an der Synapse geeigneten Ausgang. Es entstanden an der Kopfregion erste Ausstülpungen des Gehirns, die Augenbläschen. Diese begannen sich becherförmig einzustülpen, wobei die Innenseite des Bechers die Netzhaut darstellt. Zudem entstand die Linsenplakode, homolog der gleichnamigen embryonalen Linsenanlage höherer Wirbeltiere. Die Linsenplakode verhinderte aber zunächst nur die Pigmentierung der über dem Augenesikel liegenden Außenhaut des Kopfes, sodass die Außenhaut an diesen Stellen lichtdurchlässig blieb. Dieses frühe Auge hatte noch keine bilderzeugenden Fähigkeiten der Netzhaut und ist vergleichbar mit dem Konstruktionsniveau der Schleimaale, den ursprünglichsten rezenten Wirbeltieren²².

In Phase vier, vor etwa 530–500 Millionen Jahren, entstanden fünf verschiedene Fotorezeptoren, die Zapfen, jede mit ihrem eigenen Opsin²³, sowie Bipolarzellen und Ganglionzellen als Voraussetzung für die anspruchsvollere Signalweiterleitung zum Sehnerv. Bipolarzellen und Ganglionzellen sind hierbei in einer drei-lagigen

²² Spezialliteratur zu den Augen bei Schleimaalen:

- Fernholm, B, Holmberg, K (1975). The eyes in three genera of hagfish (Eptatretus, Paramyxine and Myxine) – a case of degenerative evolution. *Vision Res* 15(2):253-9. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/1129982/>
- Holmberg, K (1971). The hagfish retina: electron microscopic study comparing receptor and epithelial cells in the Pacific hagfish, *Polistotrema stouti*, with those in the Atlantic hagfish, *Myxine glutinosa*. *Z Zellforsch Mikrosk Anat* 121(2):249-69. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/4330182/>
- Kobayashi, H (1964). On the photo-perceptive function in the eye of the hagfish, *Myxine garmani* Jordan et Snyder. *Journal of National Fisheries University* 13:67-83. <http://www.fish-u.ac.jp/kenkyu/sangakukou/kenkyuhoukoku/13/13-2-9.pdf>
- Kusunoki, T, Amemiya, F (1983). Retinal projections in the hagfish, *Eptatretus burgeri*. *Brain Res* 262(2):295-8. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/6839158/>

²³ Siehe:

- Collin, SP et al. (2003). Ancient colour vision: multiple opsin genes in the ancestral vertebrates. *Curr Biol* 13(22):R864-5. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/14614838/>
- Davies, WL et al. (2010). Vertebrate ancient opsin and melanopsin: divergent irradiance detectors. *Photochem Photobiol Sci* 9(11):1444-57. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20922256/>
- Ebrey, T, Koutalos, Y (2006). Vertebrate photoreceptors. *Prog Retin Eye Res* 20(1):49-94.
- Pisani, D et al. (2006). Molecular evidence for dim-light vision in the last common ancestor of the vertebrates. *Curr Biol* 16(9):R318-9; author reply R320. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16682336/>
- Sato, K et al. (2011). Vertebrate ancient-long opsin has molecular properties intermediate between those of vertebrate and invertebrate visual pigments. *Biochemistry* 50(48):10484-90. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22066464/>

Nervenstruktur innerhalb der Netzhaut organisiert. Durch Einstülpung der Linsenplakode in den Augenbecher und anschließende Abschnürung entsteht die Linse. Akkommodation und Iris (und damit die Möglichkeit einer Größenveränderung der Pupille) kamen später hinzu, sowie, für die Augenbewegung, extra-okulare Muskeln mit Nervenansbindung. In diesem Zeitraum, vor etwa 500 Millionen Jahren, existierte somit bereits ein Auge, das dem fast aller heutigen Wirbeltiere in Grundzügen vergleichbar war. Es hatte die Bauweise einer einfachen Kamera, konnte daher Bilder sehen und war dem Auge der heutigen Neunaugen am ähnlichsten²⁴.

Alle Bewegungen der Augen werden vom Gehirn so gesteuert, dass beide Augen gleichzeitig koordiniert arbeiten. Die Augenmuskulatur diente ursprünglich während der Fortbewegung und bei Kopfwendungen vor allem der Ruhigstellung des Netzhautbildes ohne Bildverschiebungen. Mit der Entstehung von bestimmten Arealen des Augenhintergrundes, insbesondere der Fovea centralis, also dem Ort des schärfsten Sehens, änderte sich auch die Funktion der Augenmuskeln, und die Augen wurden mit zunehmender Beweglichkeit zur Veränderung der Blickrichtung genutzt. Die äußeren Augenmuskeln sind mesodermalen Ursprungs und entstammen wie die Kiemenbogenmuskulatur dem präsomitischen, paraaxialen Mesoderm (quergestreifte Muskulatur). Der dritte, vierte und sechste Hirnnerv versorgen die einzelnen Augenmuskeln. Die Anordnung der 4 geraden und 2 schrägen äußeren Augenmuskeln findet sich bei den Gnathostomata, während Neunaugen eine leicht abgewandelte Anordnung der äußeren Augenmuskeln zeigen.²⁵

²⁴ Spezialliteratur zu den Augen bei Neunaugen:

- Collin, SP et al. (2003). Morphology and spectral absorption characteristics of retinal photoreceptors in the southern hemisphere lamprey (*Geotria australis*). *Vis Neurosci* 20(2):119-30. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12916734/>
- Davies, WL et al. (2007). Functional characterization, tuning, and regulation of visual pigment gene expression in an anadromous lamprey. *FASEB J* 21(11):2713-24. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17463225/>
- Dickson, DH, Collard, TR (1979). Retinal development in the lamprey (*Petromyzon marinus* L.): premetamorphic ammocoete eye. *Am J Anat* 154(3):321-36. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/433786/>
- Govardovskii, V, Lychakov, D (1984). Visual cells and visual pigments of the lamprey, *Lampetra fluviatilis*. *J Comp Physiol* 154(2):279-286.
- Muradov, H et al. (2007). PDE6 in lamprey *Petromyzon marinus*: implications for the evolution of the visual effector in vertebrates. *Biochemistry* 46(35):9992-10000. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17685558/>
- Muradov, H et al. (2008). Unique transducins expressed in long and short photoreceptors of lamprey *Petromyzon marinus*. *Vision Res* 48(21):2302-8. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18687354/>
- Nivison-Smith, L et al. (2013). Retinal amino acid neurochemistry of the southern hemisphere lamprey, *Geotria australis*. *PLoS One* 8(3):e58406. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23516473/>
- Pu, GA, Dowling, JE (1981). Anatomical and physiological characteristics of pineal photoreceptor cell in the larval lamprey, *Petromyzon marinus*. *J Neurophysiol* 46(5):1018-38. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/7299444/>

²⁵ Siehe auch:

- Young, GC (2007). Number and arrangement of extraocular muscles in primitive gnathostomes: evidence from extinct placoderm fishes. *Biology Letters* 4:110-114. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18077236/>
- Young GC (2008). Early evolution of the vertebrate eye: fossil evidence. *Evolution: Education and Outreach* 1, 427-438. <https://link.springer.com/article/10.1007/s12052-008-0087-y#page-1>

In Phase fünf, vor 500–430 Millionen Jahren, evolvierte Myelin²⁶, das für eine schnellere Signalweiterleitung im gesamten Nervensystem sorgt. Dazu kommt ein weiterer neuer Fotorezeptor-Typ, die Stäbchen, die das Sehen bei schwachem Licht ermöglichen. Die Stäbchen nutzten das für Wirbeltiere charakteristische Sehpigment Rhodopsin. Die Iris wurde kontraktile und konnte die Pupillengröße nunmehr optimal an die Lichtverhältnisse anpassen. An der Innenseite des Augapfels entstanden Muskeln für die Linse, die eine verbesserte Akkommodation ermöglichten. Dieser Augentyp fand sich wohl schon bei den gepanzerten kieferlosen Fischen, aber mit Sicherheit bei allen Gnathostomata.

In der letzten Phase, vor etwa 430 Millionen Jahren wurde die Linsenoberfläche transparent und nahm später, mit der Entwicklung der Landwirbeltiere eine im Querschnitt elliptische Form an. Dies war nötig, da das Licht in Luft in die Hornhaut stärker gebrochen wird, als beim Wasser. Zum Schutz der Augen vor Austrocknung an der Luft entstand das Augenlid. Das Auge entwickelte nach und nach eine immer bessere Sehschärfe und Akkommodationsfähigkeit.

Wie entstand die Augenlinse?

Obwohl die Linse augenscheinlich ein spezialisiertes Gewebe darstellt, ist ihre Konstruktion auffallend opportunistisch. Ihre Grundbausteine wurden von jeder griffbereiten Quelle in der Nähe verwendet, von Mineralien und Kristallen bis hin zu Enzymen. Die Augen der Trilobiten verwendeten z. B. das Mineral Calcit, die bei langsamem Wachstum würfelförmige klare Kristalle bilden, die man als Rhomben bezeichnet. Sie beugen Licht von allen Seiten, ausgenommen der Achse, als c-Achse bezeichnet, die geradewegs durch die Mitte verläuft. Durch diese Achse strahlt das Licht ungehindert direkt hindurch. Diese Eigenschaft verschaffte den Trilobiten einen Vorteil. Jeder der vielen Einzelaugen richtet seine einzige Calcitlinse entlang dieser bevorzugten Achse aus. Durch jede Linse kann Licht aus nur einer Richtung zu der darunterliegenden Netzhaut hindurchdringen.²⁷

Tatsächlich bildet sich solch eine Calcit-Linse auch bei einer Art des Schlangensterms, *Ophiocoma wendtii*, aus. An ihren Armen sitzen Calcitnoppen, die den Linsen von Trilobiten ähneln. Diese Linsen bilden sich wie andere mineralisierte Strukturen wie die

²⁶ Siehe unseren Beitrag zur Evolution der Hirnnerven und Myelin: „Wie Kiemenbögen Hirnnerven (chaotisch) ordnen (Von LUCA bis Eva #12)“ <https://internet-evoluzzer.de/wie-kiemenboegen-hirnnerven-chaotisch-ordnen-von-luca-bis-eva-12/> als Video: <https://www.youtube.com/watch?v=sv2FBsIDx40>

²⁷ Zu den Komplexaugen der Trilobiten siehe:

- Clarkson, ENK (1979). The Visual System of Trilobites. *Palaeontology*, 22:1–22
- Clarkson, E et al. (2006). The eyes of trilobites: The oldest preserved visual system. *Arthropod Structure & Development*. 3 (4):247–259. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2006.08.002>
- Lindgren, J et al. (2019). Fossil insect eyes shed light on trilobite optics and the arthropod pigment screen. *Nature* 573:122–125 <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1473-z>
- Schoenemann, B (2007). Trilobite Eyes and a New Type of Neural Superposition Eye in an Ancient System, *Palaeontographica Abteilung A*, 281(1–3):63–91 https://www.schweizerbart.de/papers/pala/detail/281/87794/Trilobite_Eyes_and_a_New_Type_of_Neural_Superposit?af=crossref
- einen Überblick online findet man auf: <https://www.trilobites.info/eyes.htm>

Stacheln der Seeigel.²⁸ Die Entwicklung beginnt in Zellen, wo hohe Konzentrationen von Calciumionen mit Proteinen wechselwirken, welche sie in festgelegte Positionen einbinden. Andere Lebewesen nutzen andere Kristalle, z. B. Guanin, welches in Schichten kristallisiert, die das Licht bündeln können. Die Facettenaugen vieler Krebstiere verlassen sich bei der Bündelung des Lichts ebenfalls auf Spiegel, welche sich wiederum natürlicher Kristalle entlang der Guaninreihen bedienen.

Tatsächlich ist die Auswahl der Proteine zur Linsenbildung opportunistisch. Werden die Proteine, die mit den Calcit-Kristallen beteiligt sind, auf ein Blatt Papier geschmiert und anschließend in eine konzentrierte Lösung aus Calciumkarbonat gegeben, wachsen auf dem Papier perfekte Kristalle, die Rhomben ausbilden, genau wie die Linse der Trilobiten. Die genaue Auswahl der Proteins ist hierbei unerheblich. Es ist nur wichtig, dass das Protein viele Seitenketten hat. Im Grunde genommen verläuft der gesamte Prozess spontan, wenn sich einfache Proteine mit einfachen Mineralien vermischen.²⁹

Nicht anders war es mit der Linse der Wirbeltiere.³⁰ Ihre Proteine entstanden nämlich nicht im Zusammenhang mit der Linse. Wir haben hier also ein Merkmal, dass vorher eine andere Funktion hatte und für den Lichtsinn „kooptiert“ wurde. Linsenproteine, sogenannte Kristalline, sind opportunistische Proteine; sie stammen von existierenden Proteinen mit anderen Funktionen in anderen Teilen des Organismus ab, so etwa in Gehirn, Leber, Lunge und Herz. Im Verlauf der Evolution spezialisierten sie sich in der Linse und nahmen neue Aufgaben an. Entscheidender als ihre molekulare Veränderung ist ihre neuartige Anordnung in der Linse in Form zwiebelartiger Verschalung, die begleitet ist vom Abbau des Zellkerns und der Organellen der Linsenfasern, wodurch erst eine lebenslange Überdauerung des Linsenkerns gewährleistet wird. Die Schwierigkeit, das Entstehen der Linse als von der Netzhaut unabhängige Augenkomponente evolutionär erklären zu können, kann als überwunden gelten, seit das Vorhandensein von Kristallinen in Organismen ohne Augen sowie der Induktionsmechanismus für die Induktion der Linsenplakode bekannt sind, die die schrittweise embryonale Entwicklung des Wirbeltierauges steuern. War eine erste, primitive, plane Linse vorhanden, war ihre evolutionäre Weiterentwicklung ein wiederholter Prozess von Variation und natürlicher Selektion, in dessen Verlauf sich eine verbesserte ovale, transparente und eigenelastische und damit

²⁸ zu den Augen von *Ophiocoma wendtii* siehe:

- Aizenberg J et al. (2001). Calcitic microlenses as part of the photoreceptor system in brittlestars. *Nature* 412(6849):819-22. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11518966/>
- Sumner-Rooney L et al. (2020). Extraocular Vision in a Brittle Star Is Mediated by Chromatophore Movement in Response to Ambient Light. *Curr Biol.* 30(2):319-327.e4. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/31902727/>

²⁹ Addadi, L, Weiner, S (1992). Control and Design Principles in Biological Mineralization. *Angewandte Chemie* 31(2): 153-169 <https://doi.org/10.1002/anie.199201531>

³⁰ Zur Evolution der Linse des Wirbeltierauges siehe:

- Mathias RT et al. (2010). Lens gap junctions in growth, differentiation, and homeostasis. *Physiol Rev.* 90(1):179-206. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20086076/>
- Nilsson DE (2013). Eye evolution and its functional basis. *Vis Neurosci.* 30(1-2):5-20. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC3632888/>
- Slingsby C et al. (2013). Evolution of crystallins for a role in the vertebrate eye lens. *Protein Sci.* 22(4):367-80. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC3610043/>
- Wistow G (2012). The human crystallin gene families. *Hum Genomics* 6(1):26. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC3554465/>

akkommodationsfähige Linse nach und nach entwickeln konnte. Heute ist anerkannt, dass selbst eine primitive Linse, die noch keine Unterstützung durch eine Hornhaut besitzt und nicht akkommodieren kann, evolutionär eine bessere Sehfähigkeit besitzt als ein Auge ohne Linse. Es verfügt bereits über eine gewisse Bildauflösungsfähigkeit.

Die Akkommodation, also der Vorgang der Fokussierung zwischen entfernten und nahen Objekten, wird durch verschiedene Mechanismen in unterschiedlichen Gruppen erreicht.

So werden beispielsweise bei Neunaugen zur Einstellung auf weitere Sichtdistanzen die Hornhaut und die Linse durch die Kontraktion eines Corneamuskels der Netzhaut angenähert. Bei Fischen, Amphibien und Schlangen hingegen erfolgt eine Verschiebung der in einem Aufhängeapparat befindlichen starren Linse durch unterschiedliche innere Muskelstrukturen. Dabei wird bei Fischen die Linse durch den *Musculus retractor lentis* nach hinten gezogen, bei Amphibien durch den *Musculus protractor lentis* nach vorn. Schlangen besitzen keine Ligamente und entsprechende Muskulatur. Bei ihnen wird die Linse durch eine Muskelkontraktion an der Basis der Iris und den dadurch entstehenden höheren Druck im Glaskörper nach vorn geschoben. Die innere Augenmuskulatur der Säugetiere besteht aus glatten Muskeln. Der Ziliarmuskel dient der Akkommodation, der *Musculus sphincter pupillae* steuert die Pupillenverengung und der *Musculus dilatator pupillae* die Pupillenerweiterung. Im Gegensatz zu den inneren, glatten Augenmuskeln der Säugetiere bestehen diese bei Vögeln und sonstigen Reptilien (Echsen, Schildkröten und Krokodile) aus quergestreifter Muskulatur.³¹

³¹ Siehe:

- Ott, M (2006). Visual accommodation in vertebrates: mechanisms, physiological response and stimuli. *J Comp Physiol A* 192, 97–111 <https://doi.org/10.1007/s00359-005-0049-6>
- W. Westheide, W R. Rieger, R (Hrsg. 1997/2004): *Spezielle Zoologie. Teil 1: Einzeller und Wirbellose Tiere*. Gustav Fischer, S. 85–86.

Netzaugen³²

Es gibt natürlich noch weitere Augentypen und werfen wir hier erneut einen Blick auf die Arthropoden, sie verfügen über sogenannte Netzaugen, auch Facettenaugen genannt. Es ist wie das Auge der Wirbeltiere oder Kopffüßer eine Abwandlung des Linsenauges. Beiden gemeinsam ist das Mastergen Pax6 für die Augeninduktion. Facettenaugen bestehen aus vielen Einzelaugen, den Ommatidien, bei der Biene sind es etwa 5.000, bei Libellen etwa 30.000. sie erzeugen zusammen ein scharfes Bild, ein hohes zeitliches Auflösungsvermögen von bis zu 300 getrennte Bildern pro Sekunde (beim Menschen sind es nur 30 Bilder pro Sekunde) und die kugelförmige Anordnung ermöglicht einen Rundumblick. Netzaugen sind nur im Nahbereich zu Scharfsicht fähig; für Scharfsehen auf weitere Distanz fehlt den einzelnen Ommatidien optisch die erforderliche Größe und für gutes räumliches Sehen die bessere Überlappung der Einzelbilder. Jedoch, ist einmal ein Evolutionsweg von Augentypen eingeschlagen, kann dieser nicht einfach so geändert werden, die Entwicklung ist kanalisiert. Arthropoden sind also bei Netzaugen geblieben, haben hier aber eine große Variation in der Anzahl der einzelnen Ommatidien, der Abstand (und Material) der Linsen zu den Photorezeptoren und der Fähigkeit Farben zu erkennen. Fossil treten Netzaugen schon früh auf, so bei den Trilobiten, bei denen viele Formen schon im Kambrium relativ komplexe Netzaugen haben. Das bedeutet aber nicht, dass es bei ihnen keine Variation gibt. Vor 530 Millionen Jahren lebte die Trilobitenart *Schmidtiellus reetae*.³³ Ihre Facettenaugen hatten nur 100 Ommatidien, die relativ weit auseinanderlagen und keine Linse hatten. Grundsätzlich können lichtsensorische Zellen in einem Augenfleck statt einen Becher auch eine konvexe Vorwölbung der Zellschicht bilden, wodurch ebenfalls räumliche Informationen und somit ein Auge entstehen. Solch eine Vorwölbung kann eine Vorstufe eines Ommatidiums sein und mehrere Ommatidien können dann zu größeren Facettenaugen werden. Dass die Ausbildung von Augen theoretisch relativ schnell gehen kann, etwa 400.000 Generationen, haben die Simulationsexperimente für das Wirbeltierauge gezeigt, die recht am Anfang des Videos vorgestellt wurden.

³² Literatur zum Aufbau und Evolution der Netzaugen, siehe:

- Buschbeck, EK, Friedrich, M (2008). Evolution of Insect Eyes: Tales of Ancient Heritage, Deconstruction, Reconstruction, Remodeling, and Recycling. *Evo Edu Outreach* 1:448–462. <https://doi.org/10.1007/s12052-008-0086-z>
- Kittelmann M, McGregor AP (2024). Looking across the gap: Understanding the evolution of eyes and vision among insects. *Bioessays*. 46(5):e2300240. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/38593308/>
- Lee, M et al. (2011). Modern optics in exceptionally preserved eyes of Early Cambrian arthropods from Australia. *Nature* 474, 631–634. <https://doi.org/10.1038/nature10097>
- Nilsson DE, Kelber A (2007). A functional analysis of compound eye evolution. *Arthropod Struct Dev.* 36(4):373-85. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18089116/>
- Schwab, I (2018). The evolution of eyes: major steps. The Keeler lecture 2017: centenary of Keeler Ltd. *Eye* 32, 302–313 <https://doi.org/10.1038/eye.2017.226>

³³ Schoenemann B et al. (2017). Structure and function of a compound eye, more than half a billion years old, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 114 (51) 13489-13494, <https://doi.org/10.1073/pnas.1716824114>.

Augenverlust bei Fischen

In Texas, New Mexiko und Mexiko gibt es eine interessante Fischart: *Astyanax mexicanus*.³⁴ Von dieser Fischart gibt es zwei Formen: eine an der Wasseroberfläche lebende Form mit Augen und Pigmenten und eine Höhlenbewohnende Form ohne Augen und Pigmente, auch bekannt als Höhlenfische.

Mindestens 30 verschiedene Populationen von Höhlenfischen kommen in Kalksteinhöhlen in Mexiko vor, von denen allgemein angenommen wird, dass sie seit mehreren Millionen Jahren von ihren Verwandten an der Oberfläche isoliert sind. Obwohl diesen erwachsenen Höhlenfischen funktionstüchtige Augen fehlen, beginnen die Embryonen mit der Entwicklung kleiner Augenprimordien, die aus einem Augenbecher und einer Linse bestehen, die anschließend degenerieren. Die Hauptursache für die Augendegeneration ist die Apoptose, also der programmierte Zelltod, der sich entwickelnden Linsenzellen, die dann das Wachstum anderer optischer Gewebe, einschließlich der Netzhaut, verhindert. Die Linsenapoptose wird durch eine erhöhte Aktivität des Sonic-Hedgehog-Signalsystems entlang der embryonalen Mittellinie der Höhlenfische im Vergleich zu den Embryonen der an der Oberfläche lebenden Art induziert. Die genetische Grundlage für diese erhöhte Aktivität ist jedoch unbekannt. Jüngste Arbeiten deuten darauf hin, dass bei Höhlenfischen die natürliche Selektion auf bereits vorhandene Variationen in der Population eingewirkt hat. Bei oberirdisch lebenden Formen von Höhlenfischen scheinen Variationen in der Augengröße durch das Hitzeschockprotein HSP60 gepuffert zu werden. Es wird vermutet, dass die Umgebung in Höhlen dieses System stört und dadurch Variationen in der Augengröße offenbart, auf die die natürliche Selektion einwirken kann.

Bei allen blinden, in Höhlen lebenden Wirbeltieren werden die Augen zunächst gebildet und dann während der Larven- oder Erwachsenenentwicklung abgebaut. Es ist überraschend, dass sich die Augen überhaupt zu entwickeln beginnen. Dies könnte daran liegen, dass die frühen Schritte der Augenentwicklung für andere wesentliche Entwicklungsschritte erforderlich sind und die Eliminierung dieser Schritte fatal wäre.

³⁴ Zum Augenverlust bei *Astyanax mexicanus* siehe:

- Jeffery, WR (2009). Evolution and development in the cavefish *Astyanax*. *Curr. Top. Dev. Biol.* 86:191–221. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19361694/>
- Krishnan, J, Rohner, N (2017). Cavefish and the basis for eye loss. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 372:20150487 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/27994128/>
- Ornelas-García, CP et al. (2008). Evolutionary history of the fish genus *Astyanax* Baird Girard (1854) (Actinopterygii, Characidae) in Mesoamerica reveals multiple morphological homoplasies. *BMC Evol. Biol.* 8: 340 <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC2657800/>
- Rohner, N et al. (2013). Cryptic variation in morphological evolution: HSP90 as a capacitor for loss of eyes in cavefish. *Science* 342:1372–1375. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24337296/>
- Strecker, UB et al. (2011). Parallel speciation in *Astyanax* cave fish (Teleostei) in Northern Mexico. *Molecular phylogenetics and evolution*, <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.09.005>
- Yamamoto, Y, Jeffery, WR (2000). Central Role for the Lens in Cave Fish Eye Degeneration. *Science*, 289 (5479): 631-633. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10915628/>
- Yamamoto, Y, et al. (2004). Hedgehog signaling controls eye degeneration in blind cavefish. *Nature* 431: 844–847. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15483612/>
- Yoshizawa, M et al. (2012). Evolution of an adaptive behavior and its sensory receptors promotes eye regression in blind cavefish. *BMC Biol.* 10:108. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC3565949/>

Aufgrund dieser starken Entwicklungsbeschränkung ist es daher unwahrscheinlich, dass Höhlenwirbeltiere ohne embryonale Augen entdeckt werden. Die Evolution des Augenverlusts könnte zur Energieeinsparung stattgefunden haben, da die Aufrechterhaltung der Netzhaut und der visuellen Teile des Gehirns sehr energieaufwendig ist und in den dunklen Höhlen keinen Selektionsvorteil bietet.

Outro

Die (nahezu) perfekte Konstruktion bestimmter Augen verleitet manche Menschen zu der Annahme, dass ein intelligentes Wesen diese Augen geschaffen haben müsse, natürliche Evolution könne sie nicht hervorgebracht haben. Zunehmendes Wissen um Homologie auf molekularem Niveau, um Zwischenstufen in der Konstruktion wie auch um suboptimale Lösungen (z. B. inverses Auge der Wirbeltiere) machen Annahmen über 'intelligentes Design' aber keineswegs zwingend. Im Gegenteil unterstützen die Daten die Sicht, dass bekannte Mechanismen der Evolution letztlich eine Vielfalt brauchbarer Lösungen hervorbrachten. Wir sehen (im wahrsten Sinne des Wortes), dass unsere Augen ein Prozess der natürlichen Selektion waren und nicht auf einmal entstanden sind.

Die ersten Wirbeltiere entwickelten Schädel, Sinnesorgane, Kiefer – und wurden zu den dominanten Akteuren in den Meeren des Erdaltertums. Doch ihre Geschichte endet nicht im Wasser. Denn irgendwann – viele Millionen Jahre später – wagten einige von ihnen das Udenkbare: Sie verließen das Meer. Im nächsten Video geht es um einen der bedeutendsten Schritte der Evolution: den Landgang der Wirbeltiere. Wie kam es dazu? Welche Anpassungen waren nötig? Und warum musste man dafür Lungen, Beine und trockene Haut entwickeln – aber auf Kiemen, Flossen und ewiges Nass verzichten? Also: Bleib dran, abonniere den Kanal – und begleite uns auf die Reise von der Flosse zum Fuß.