

Lang · Sehen

Rudolf E. Lang

Sehen

Wie sich das Gehirn ein Bild macht

Mit 68 Abbildungen

Reclam

Alle nicht anders gekennzeichneten Abbildungen und Tabellen stammen vom Autor.

Alle Rechte vorbehalten

© 2014 Philipp Reclam jun. GmbH & Co. KG, Stuttgart

Umschlaggestaltung: Stefan Schmid Design, Stuttgart

unter Verwendung eines Ausschnittes aus Leonardo da Vincis (1452–1519)

»La Gioconda« (Mona Lisa)

Gesamtherstellung: Reclam, Ditzingen

Printed in Germany 2014

RECLAM ist eine eingetragene Marke

der Philipp Reclam jun. GmbH & Co. KG, Stuttgart

ISBN 978-3-15-010991-5

Auch als E-Book erhältlich

www.reclam.de

Inhalt

Prolog	9
1. Pixelflug durch die Salle des États	12
2. Verkehrte Welt	13
3. Auf der Schwelle zum Gehirn	15
Die Kunst des Santiago Ramón y Cajal	16
Die Netzhaut ist wie eine Torte aufgebaut	18
4. Aus Licht wird Strom	21
Experiment unter römischem Himmel	21
Fotovoltaik in der Retina	23
Warum mit Zapfen die Welt bunt erscheint	26
5. Der Rechner im Auge	28
Vom grünen Rasen zum rezeptiven Feld	28
Die Fenster, durch die Ganglienzellen die Welt erblicken	30
Was zählt, sind Kontraste	32
Von Zwergen und Sonnenschirmen	33
6. Über die Opticuskreuzung zum seitlichen Kniehöcker	36
Zerrbild auf dem Knie	36
Checkpoint Thalamus	40
7. Ankunft auf der Sehrinde	42
8. Vom Punkt zur Linie zur Form	45
Meisterschüler	45
Ein lausiger Tag in Baltimore	46
Vom Punkt zur Linie	47
Signalverarbeitung auf sechs Stockwerken	51
Orientierungssäulen	53
Von der Linie zur Form	54

9. Blobs	56
10. Was ist wo?	58
11. Von der Form zum Objekt	62
Wink aus der Rauschgiftszene	62
Tanakas Flasche	64
12. Ein Gesicht! Ein Gesicht!	67
Nebel zwischen Hut und Kragen	68
Die zerebralen Sehhilfen zur Gesichtserkennung	69
Die Zelle, die Gesichter mit einer Bürste verwechselte	71
Gibt es eine Mona-Lisa-Zelle?	73
13. Gleiche Welle, gleiches Motiv	77
Oszillationen	79
Einstimmigkeit findet Gehör	82
14. Ein Porträt entsteht	84
Kufflers Urenkel	85
Nervenzellen nehmen Maß	87
Ein Netzwerk, das nach Gesichtern fischt	88
Picasso am Abgrund	89
Gesichter sind Karikaturen eines Normgesichts	91
Blond oder braun? Alt oder jung?	94
15. Das innere Auge	95
Aufmerksamkeit schärft die Wahrnehmung	96
Aufmerksamkeit ist ein Signalverstärker	98
Das neuronale Netz der Aufmerksamkeit	101
Egozentrische Karten weisen der Aufmerksamkeit den Weg	103
Blick nach drinnen, Blick nach draußen	105
Wohin blickt das innere Auge?	107
Wie Bilder festgehalten werden	110
Mona Lisa wird erkannt	113

16. Im Bildarchiv	116
Der Fall H. M.	116
Der Repetitor im Ammonshorn	118
Schlafwandlungen	120
Wo liegt der Langzeitspeicher?	122
Augenblicke hinterlassen Spuren	124
Das Ammonshorn, Tummelplatz der Prominenz	126
Ariadnefaden durch das Labyrinth der Erinnerungen	130
17. Ist Mona Lisa schön?	132
Wie funktioniert Schönheit?	133
Semir Zekis Schönheitsfleck	135
Blick in eine schöne Seele	137
18. Der Blick	138
Blicke gehen unter die Schläfen	139
Warum verfolgt uns Lisas Blick?	140
Blicke, die unter die Haut gehen	141
19. Das Lächeln	142
Lächeln ist Schokolade für das Gemüt	142
Gesichtsmimikri	144
Ist Mona Lisas Lächeln echt?	146
20. Auf der Suche nach dem Ich im Betrachter	149
Glossar	153
Literaturhinweise	159
Personenregister	171

Prolog

»NASA Beams Mona Lisa to Lunar Reconnaissance Orbiter at the Moon.« Mit dieser Schlagzeile setzte die amerikanische Luft- und Raumfahrtbehörde am 17. Januar 2013 die Öffentlichkeit davon in Kenntnis, dass es Wissenschaftlern am NASA Goddard Space Flight Center in Greenbelt, Maryland, gelungen sei, unserem nächsten Nachbarn, dem Mond, Bildmaterial per Laserlicht zu schicken. Als Beweis diene das Porträt einer Frau, das fast jeder Bewohner der zivilisierten Welt in seinem Kopf mit sich herumträgt: Leonardo da Vincis Mona Lisa. Die Forscher hatten ein Foto von ihr in 30 000 Bildschnipsel zerlegt, deren jeweilige Helligkeitswerte einem von viertausend Grautönen zugeordnet und dann zeitlich verschlüsselt in Form von Laserpulsen zur Raumsonde LRO geschossen. Diese umkreist seit 2009 im Abstand von 50 Kilometern den Erdtrabanten und funkt alles zur Erde, was ihre Sensoren auf ihm gesehen und gemessen haben. Dass die Dame, abgesehen von ein paar Kratzern, dort gut angekommen war, bestätigte ein Funkbild, das die Sonde nach ihrem Eintreffen aus den Lasersignalen rekonstruiert und dann, ganz konventionell, mittels Radiowellen wieder hinunter nach Maryland geschickt hatte.

Ein Triumph der Technik: 400 000 Kilometer war die Ikone unbeschadet durchs All gereist, bevor sie der Schirm des LRO-Teleskops in die Arme geschlossen und Photodioden ihr Licht in elektrischen Strom umgewandelt hatten.

Das Raumfahrtprogramm, das das Original im Musée du Louvre zu Paris tagtäglich absolviert, sieht bescheidener aus. Von der Sicherheitszelle in der Salle des États, wo sich die Mona Lisa dem Publikum präsentiert, zum Auge des Betrachters ist es nur ein Katzensprung. Gerät ihr Luftbild dabei in die Fänge einer der Kameras, die sich ihr entgegenrecken, widerfährt ihr das gleiche Schicksal wie der Kopie am Mond: Ihr Licht erstickt in einem Stück Silizium, und der Ausflug ist zu Ende. Schafft sie es aber durch die Pupille bis ins Auge, beginnt eine Reise, der gegenüber sich die Fahrt zum Mond wie eine öde Spritztour ausnimmt. Sie steht auf der Schwelle zu dem bunten Kosmos aus Bildern, Gefühlen, Erinnerungen und Erwartungen, den Milliarden von Nervenzellen im

Kopf eingerichtet haben und der unser ganz persönliches Tun und Handeln bestimmt.

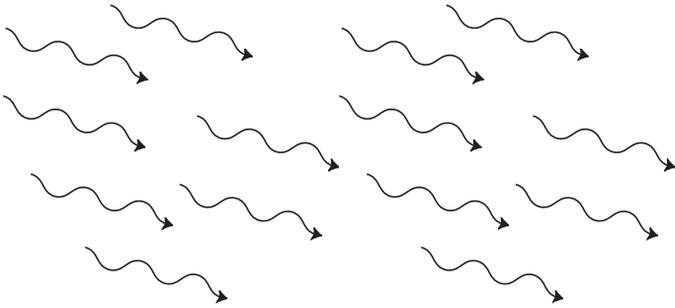
So wie sich die Weltraumforscher mit Hilfe von Riesenteleskopen und Raumfähren immer weiter ins All vortasten, versucht die Hirnforschung mit ihren Werkzeugen in das neuronale Dickicht unter unserer Schädeldecke einzudringen. Sie will verstehen, wie die virtuelle Welt dort entsteht. Das Instrumentarium, auf das sie sich bei ihren Expeditionen stützt, braucht sich nicht hinter den Geschützen, mit denen die Astronomie den Gestirnen zu Leibe rückt, zu verstecken. Es besteht aus Sonden, mit denen der Nachrichtenverkehr zwischen Nerven und Hirnregionen abgehört werden kann, Rechnern, die die neuronalen Signale in eine verständliche Sprache übersetzen, Gefährten, mit denen sich Nerven über Lichtblitze an- und abschalten lassen, und apparativen Monstern, die in den Schädel hineinschauen und registrieren, wo im Gehirn es gerade besonders hektisch zugeht.

Der Zuwachs an Wissen, den der Einsatz dieser Werkzeuge der Hirnforschung in den letzten Jahren beschert hat, ist spektakulär. Und auf keinem Gebiet hat sie dabei so viele neue Erkenntnisse zur Arbeitsweise unseres Denkkorgans gesammelt wie auf dem der visuellen Wahrnehmung. Sie versteht inzwischen nicht nur, wie das Auge Licht in Strom verwandelt, Konturen schärft und Farben mischt, sondern kennt auch die Wege, auf denen die Informationen an die Orte gelangen, wo sie in Wahrnehmung umgewandelt werden. Sie hat Karten mit dem Netz der Fertigungsstraßen angelegt, entlang derer Bildpunkte zu Linien, Linien zu Formen und Formen zu Gestalten zusammengesetzt werden. Sie weiß, an welchen Stätten die Montage von Gesichtern, Körpern oder Häusern erfolgt. Sie hat die Kontrollzentralen aufgespürt, die entscheiden, was aus der Flut der Informationen ausgewählt und was verworfen wird. Sie ist sogar bis zu den Archiven vorgestoßen, in denen das Gehirn vergangene Augenblicke aufbewahrt.

Das vorliegende Buch ist das Protokoll einer Kunstreise. Es begleitet die Madonna Lisa auf ihrem Weg von der Salle des États in den Kopf des Betrachters bis hin zu dem Moment, in dem sie ins Bewusstsein eintaucht. Das Terrain, durch das die Reise führt, ist das visuelle Gehirn. Dies nimmt mehr als ein Drittel der gesamten Großhirnrinde ein. Keinem anderen der fünf Sinne hat die Natur so viel

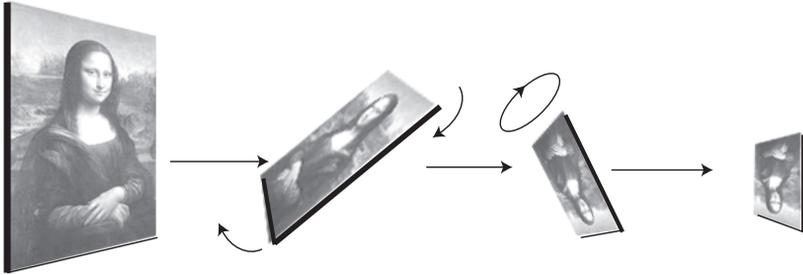
Arbeitsfläche eingeräumt. Obwohl die Wege in ihm verschlungen und voller Fallen sind, dauert die Reise nicht viel mehr als 200 bis 300 Tausendstel einer Sekunde, nur einen Augenblick also. Hat sich im Betrachter das Gefühl eingestellt, dass er es ist, dem Mona Lisas Lächeln gilt, ist das Ziel der Reise erreicht.

1. Pixelflug durch die Salle des États



Wie von magnetischen Kräften angezogen fliegt das Bild der Mona Lisa jedem Besucher, der in der Salle des États des Louvre seinen Blick ihr zuwendet, entgegen. Wie funktioniert das? Regnet das Bild, wie der Begründer der klassischen Mechanik, Sir Isaac Newton, vermutete, in Form winziger Lichtteilchen herab, deren Einschläge die Netzhaut in Vibrationen versetzen? Oder pflanzt es sich in Wellen fort ähnlich dem Schall, indem es ein Medium namens Äther in Schwingungen versetzt, wie Christiaan Huygens glaubte? Die Verfechter der Teilchen- und der Wellentheorie einigten sich Anfang des 20. Jahrhunderts auf einen Kompromiss: Was die einzelnen Punkte auf Lisas Porträt dem Betrachter entgegenschleudern, ist beides zugleich, Teilchen und Welle. Es sind winzige, vibrierende Energiepakete, Photonen genannt, deren elektromagnetische Schwingungen dem Auge jeweils die Farbe und Helligkeit desjenigen Bildelementes mitteilen, das sie abgesandt hat. Bildelemente sind in der knappen Sprache der Wissenschaft Pixel (picture elements). Mobilisiert vom Licht der LED-Leuchten in der Decke schießen ihre Botschaften kreuz und quer durch die Salle des États. Im Kopf des Betrachters angekommen, werden sie in Bruchteilen von Sekunden zu dem Bild zusammengefügt, von dem das Gehirn glaubt, dass es der Wirklichkeit am nächsten kommt.

2. Verkehrte Welt



Jeder Punkt auf Mona Lisas Oberfläche wird unter Beleuchtung zu einer eigenen Lichtquelle. Die Strahlen, die von ihm ausgehen, breiten sich wie der Schein einer Kerze geradlinig nach allen Seiten in den Raum aus. Ein kleiner Ausschnitt dieser Strahlen gelangt durch die Pupille ins Auge des Betrachters. Wie dort ein getreues Abbild der Außenwelt entsteht, hat den Naturforscher Leonardo ein halbes Leben lang beschäftigt. Als Modell für seine Studien diente ihm eine Einrichtung, die heute jedem Besucher des Louvre in modernerem Design und in Kleinformat vor der Brust baumelt: die *Camera obscura*. Wie sehr er sie als Hilfsmittel zur Erforschung des Sehvorgangs schätzte, geht aus seinen Skizzenbüchern hervor. Mehr als 270 Diagramme finden sich darin, auf denen er den Verlauf der Lichtstrahlen darstellt, die ein beleuchtetes Objekt in das Innere der Kammer wirft. Dass dort die Bilder auf dem Kopf stehen und ihre Seiten verkehrt sind, weil sich die Lichtstrahlen nach Durchtritt durch die Öffnung überkreuzen und auf den gegenüber außen jeweils entgegengesetzten Seiten auftreffen, war ihm wohlbekannt. Die Frage, die ihn quälte, war: Wie stellt es das Auge an, dass das umgekehrte Bild, das es von der Außenwelt empfängt, aufrecht zum Sehnerv gelangt?

Ein Jesuit brachte Licht ins Dunkel. Der Mönch Christoph Scheiner stellte runde hundert Jahre nach Leonardo in einem verblüffend einfachen Experiment fest, dass die Bilder im Auge genau wie in der *Camera obscura* auf dem Kopf stehen. Er entfernte vom hinteren Pol eines Schafsauges, vor das eine Lichtquelle postiert war, die Leder-

haut, so dass die Netzhaut durchschimmerte, und sah, dass dort die Lichtquelle auf dem Kopf stand. Das Auge schert sich also nicht um die Ausrichtung der Bilder in seinem Hintergrund. Es wirbelt die Bilder herum, vertauscht ihre Seiten und vertraut darauf, dass der Großrechner im Schädel, das Gehirn, mit der verkehrten Welt auf der Netzhaut schon zurechtkommen wird. Das Gehirn hat sich längst auf diese Form der Präsentation eingerichtet. Schließlich ist es ihr von Geburt an ausgesetzt.

3. Auf der Schwelle zum Gehirn

Der einzige Ort, an dem ein Stückchen Gehirn besichtigt werden kann, ohne den Schädel zu eröffnen, ist das Auge. Sieht man mit Hilfe einer Lichtquelle und einer Lupe durch die Pupille, so fällt der Blick auf die purpurrote Auskleidung des hinteren Augenabschnittes, die Netzhaut oder Retina. Sie bildet den äußersten Vorposten des Gehirns. Nasal zur Mitte steht darauf wie ein blasser Mond die *papilla nervi optici*, kurz »Papille« genannt, eine gelblich weiße Scheibe, die den Abgang des Sehnervs vom Augapfel markiert. Nur wenige Millimeter schläfenwärts davon entfernt liegt ein dunklerer Fleck, die *macula lutea*. In ihrem Zentrum befindet sich ein etwa einen halben Millimeter breites Grübchen, »Fovea« genannt. Der dichte Filz miteinander verkabelter Nervenzellen, der den Augenhintergrund wie eine Tapete auskleidet, weicht hier bis auf eine letzte, unterste Lage auseinander und gibt den Blick frei auf das Herzstück des Sehorgans, nämlich auf die Sinneszellen, die das Scharf- und Farbsehen vermitteln. Von oben besehen nehmen sich die dicht an dicht gereihten Leiber aus wie ein aus gleichförmigen Kacheln zusammengesetztes Bodenmosaik. Bei seitlicher Betrachtung entpuppen sie sich als langer Zylinder mit einer konusförmigen Ausziehung am oberen Ende, was ihnen die Bezeichnung »Zapfen« eingetragen hat.

Das Muster des Bodenmosaiks wandelt sich mit steigendem Abstand von der Fovea. Der Querdurchmesser der Zapfen nimmt zu, während sich ihre Zahl verringert zu Gunsten eines zweiten, erheblich schlankeren Zelltyps, der entsprechend seiner Form als »Stäbchen« bezeichnet wird. Im Gegensatz zur Gruppe der Zapfen vermitteln die Stäbchen keine Farbeindrücke, sondern dienen lediglich der Unterscheidung von Helligkeitswerten. Was sie vor den Zapfen auszeichnet, ist ihre phänomenale Lichtempfindlichkeit. Bereits einige wenige Photonen reichen aus, um sie zu aktivieren. Das ermöglicht es, sich noch bei Lichtstärken zurechtzufinden, die um mehrere Millionen unter denen eines hellen Sonnentages liegen. Die Zapfen benötigen dagegen einige Hundert Photonen, um in Erregung zu geraten. Begegnete man der Mona Lisa im Mondenschein, so wäre sie zwar schnell als Leonardos Meisterwerk erkannt. Der Kunstgenuss hielte sich jedoch in Grenzen, denn der Schönen fehlten die Farben.

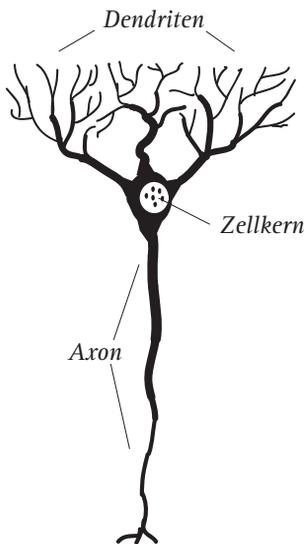
Die Kunst des Santiago Ramón y Cajal

Um zu verstehen, was die Netzhaut mit den auf sie einprasselnden Lichtsignalen treibt, muss man ihren feingeweblichen Aufbau kennen. Das Skizzenbuch des großen spanischen Neuroanatomen Santiago Ramón y Cajal bietet sich als künstlerischer Einstieg an. Da Ausgangs des 19. Jahrhunderts die Mikrofotografie noch nicht entwickelt war, sah sich Cajal gezwungen, alles das, was er unter dem Mikroskop entdeckte, ähnlich wie Leonardo, mit Stift und Pinsel zu Papier zu bringen. Die Meisterschaft, mit der er dabei zu Werke ging, verrät in ihm den Künstler, der zu werden ihm in jungen Jahren der Vater ausredete.

»Bereits im Alter von acht oder neun Jahren war ich von dem unwiderstehlichen Drang besessen, Papier zu bemalen, im Dorf frische Wände, Türen und Fassaden mit allen möglichen Männchen, Militärszenen und Rinderherden zu beschmieren [...] aber ich konnte nicht zu Hause zeichnen, da meine Eltern Malen für einen verachtenswerten Zeitvertreib hielten. [...] Ich ging aufs Land [...] und kopierte Fuhrwerke, Pferde, Dorfbewohner und Landschaften, die ich interessant fand [...] und bewahrte sie auf wie einen Goldschatz.« (Ramón y Cajal, *Recollections of my Life*, MIT Press 1996, S. 36. Übersetzung des Zitats aus dem Englischen vom Autor.)

Ob aus Cajal, hätte er seinen Jugendtraum verwirklicht, ein großer Künstler geworden wäre, wissen wir nicht. Sicher ist, dass so aber der Welt ein genialer Forscher entgangen wäre. Sein Verdienst ist es, erstmals und unzweifelhaft nachgewiesen zu haben, dass die Nervenzellen im Gehirn nicht integraler Bestandteil eines kontinuierlichen Netzwerks sind, sondern selbständige Elemente darstellen, die äußerst gezielt mit anderen Nervenzellen über ihre Fortsätze in Kontakt treten. »Sie halten sich gegenseitig an den Händen«, wie er es ausdrückte. Die technischen Voraussetzungen zu seinen Arbeiten hatte ironischerweise Cajals wissenschaftlicher Gegenspieler, der Pathologe und erbitterte Verfechter der Synzytium-Theorie, Camillo Golgi, mit der Entdeckung geliefert, dass sich Nervenzellen samt Fasern mit Silbersalzen anfärben lassen. »Alles scharf, als handele es sich um eine chinesische Tuschezeichnung«, stellt Cajal enthusiastisch fest, als er zum ersten Mal das Verfahren in Madrid kennenlernt.

Seine Darstellung der Retina erscheint wie die Vorwegnahme der burlesken Malerei seines Landsmannes Joan Miró, der ein halbes Jahrhundert später die Kunstszene in Aufregung versetzen sollte. Man erkennt Zellen unterschiedlichster Gestalt und Größe, die mit langen achsen-zylindrischen Ausläufern den Körper anderer Zellen berühren oder über bäumchenartige Auswüchse anderen Fasern die Hand reichen. Was der Künstler und Forscher in seinem Werk zunächst noch als »nervöse Elemente« bezeichnete, nennt man heute Neuronen.

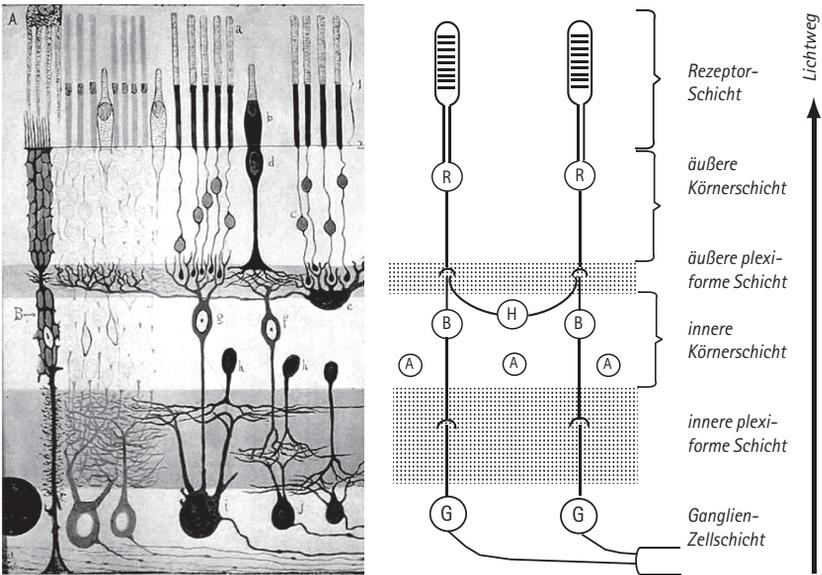


Neuron mit Dendritenbaum und Axon

Ein Neuron besteht aus einem Körper mit Zellkern sowie Fortsätzen, die Information aufnehmen, und solchen Fortsätzen, die sie abgeben können. Die Fasern zur Entgegennahme von Information werden »Dendriten«, die, über die Nachrichten an andere Zellen weitergeleitet werden, »Axone« genannt. Die Kontaktpunkte, an denen sich die Neurone dabei »anfassen«, werden auf Vorschlag des Physiologen Charles Scott Sherrington als »Synapsen« bezeichnet.

Die Netzhaut ist wie eine Torte aufgebaut

Auf Cajals die wahren Verhältnisse stark vereinfachender Darstellung ist gut zu erkennen, dass die Netzhaut kein einförmiges Gewebe darstellt, sondern sich ähnlich wie eine Torte aus mehreren Schichten zusammensetzt. Drei Lagen von Neuronen sind auf ihr im Querschnitt auszumachen. Deren Verkabelung erfolgt auf den beiden dazwischenliegenden Ebenen, die der Künstler jeweils durch einen dunklen Hintergrund hervorgehoben hat.



Links: Santiago Ramón y Cajal: Querschnitt durch die Netzhaut. Rechts: ein auf die Vernetzung der Foto-Rezeptor-Zellen (R), Bipolar-Zellen (B), Horizontal-Zellen (H) und Ganglienzellen (G) reduziertes Schaltbild. A = Amakrin-Zellen. Das Augeninnere befindet sich am unteren Bildrand. Das Licht muss, um zu den Fotorezeptoren zu gelangen, die verschiedenen Netzhautschichten passieren.

Zuoberst, also auf der dem Augeninneren abgewandten Seite, zeigt das Blatt ein Spalier aus teils flaschenförmigen, teils stabförmigen Zellen, die schon zu Cajals Zeiten der Wissenschaft unter der Be-

zeichnung »Zapfen« und »Stäbchen« bekannt waren. In ihrem oberen Segment werden, wie wir heute wissen, die Lichtquanten in Empfang genommen. Es stellt funktionell den eigentlichen Photorezeptor dar. Ihr unter einem inneren Segment gelegener Zellkörper enthält den Zellkern, der dem Verband der Zapfen und Stäbchen in der mikroskopischen Übersicht ein gekörntes Aussehen verleiht. Die Region bezieht daraus ihren Namen als äußere »Körnerschicht«.

Aus dem unteren Ende der Zapfen oder Stäbchen geht jeweils ein langes Axon hervor, das in der darunter befindlichen, dunkel hinterlegten Zone mit den nach oben gereckten Dendriten tiefer gelegener Zellen Verbindung aufnimmt. Dem komplexen Geflecht einander kontaktierender Nervenfasern entsprechend wird die Zone »äußere plexiforme Schicht« genannt.

Die nächste Schicht wird von Neuronen beherrscht, deren Dendriten und Axone den Zellkörper in streng vertikaler Ausrichtung von seinem nördlichen bzw. südlichen Pol verlassen. Diesem Bilde entsprechend wurden die Zellen von den Anatomen »bipolare Zellen« getauft.

Die bipolaren Zellen bilden die Brücke zwischen dem Ort der Rezeption des Lichtes, den Zapfen und Stäbchen, und der letzten neuronalen Station auf der Netzhaut, den »Ganglienzellen«. Diese stellt Cajal als größere oder kleinere runde Zellen dar, aus deren oberem Pol Bäumchen mit filigran verästelten Kronen hervorstechen. Seitlich tritt aus ihrem Körper jeweils ein peitschenförmig geschwungenes, langes Axon hervor, das dem rechten Rand des Bildes zustrebt, um sich mit anderen zum Sehnerv zu vereinigen.

Wie man auf der Abbildung erkennt, erfolgt die Verschaltung von Zapfen, Stäbchen, bipolaren Zellen und Ganglienzellen nicht ausschließlich in vertikaler, d. h. in zum Lichteinfall paralleler Richtung. Unmittelbar unter der äußeren plexiformen Schicht ist ein krakenhaftes Wesen zu sehen, das seine Fangarme quer zum Weg des Lichtes ausstreckt. Solche Zellen werden entsprechend der Ausrichtung ihrer Kontakte als »horizontale Zellen« bezeichnet.

Knapp oberhalb der inneren plexiformen Schicht befinden sich weitere, auffallend kleine Zellkörper, deren Axone sich ebenfalls horizontal ausbreiten. Die Anatomen nennen sie »amakrine Zellen«, da sie nicht *makros* (für griechisch groß) sind.

Liest man das Blatt, wie wir es soeben getan haben, von oben nach unten, so entspricht dies dem Ablauf der Verarbeitung des Lichtes mit den Photorezeptoren als erste und den Ganglienzellen als letzte Station vor dem Datentransfer an den Großrechner Gehirn. Dass das Licht in der Netzhaut genau den entgegengesetzten Weg nimmt, also auf dem Bild von unten kommend erst nach Passage der Ganglienzell-, Körner- und plexiformen Schichten auf die Photorezeptoren trifft, erscheint auf den ersten Blick paradox. Die Anlage der Zapfen und Stäbchen nicht an der dem Auginnenren und damit dem Lichteinfall zu-, sondern der abgewandten Seite der Netzhaut hat mit der Funktion der sogenannten Pigmentzellen zu tun, die hinter der Reihe der Zapfen und Stäbchen eine lichtundurchlässige schwarze Barriere bilden. Eine dieser Zellen hat Cajal am linken oberen Rand des Bildes dargestellt. Ihre dunkle Färbung rührt von einem Pigment her, dem Melanin. Es verhindert die Entstehung von Streulicht, indem es die Lichtquanten schluckt, die die Rezeptoren der Zapfen und Stäbchen verfehlt haben. Darüber hinaus haben Pigmentzellen die wichtige Aufgabe, die Photorezeptoren mit dem Material zu versorgen, das für die Transformation der Lichtenergie in elektrische Energie benötigt wird, dem Sehsfarbstoff.

Dass Cajals Darstellung noch einige Ungereimtheiten enthält, muss man dem »Vater der modernen Neurowissenschaften« nachsehen. Wie schwer es für ihn gewesen sein muss, sich mit seinen begrenzten technischen Mitteln in dem »dichten Wald« von Fasern innerhalb der beiden plexiformen Schichten zurechtzufinden, kann man erahnen, wenn man den Querschnitt einer realen Netzhaut unter dem Mikroskop betrachtet.

4. Aus Licht wird Strom

Experiment unter römischem Himmel

Die Entdeckung des Stoffes im Auge, auf dem Bilder wie das Siegel auf dem Wachs ihren Abdruck hinterlassen, ist dem klaren römischen Himmel in der zweiten Januarhälfte des Jahres 1876 und der Genialität eines 27-jährigen jungen Mannes zuzuschreiben, der diese lichten Tage für seine Forschungen zu nutzen verstand. Franz Christian Boll war gebürtiger Mecklenburger. Die Leitung des Laboratoriums für vergleichende Anatomie und Physiologie in Rom hatte er deshalb übernommen, weil er sich vom milden Klima Italiens eine Stärkung seiner durch eine Tuberkulose angeschlagenen Gesundheit erhoffte. Eines seiner ehrgeizigen wissenschaftlichen Ziele während dieses Aufenthaltes war es, die Funktion der Stäbchen bei der Aufnahme des Lichtes abzuklären.

Die Zellforscher bzw. Histologen hatten zu dieser Zeit unter ihren Mikroskopen bereits entdeckt, dass das Außensegment der Stäbchen plättchenartige Elemente enthält, die wie Geldrollen übereinandergeschichtet sind. Boll selbst hatte erkannt, dass die rote Farbe, die die Außensegmente der Stäbchen auszeichnet, ein Charakteristikum dieser Plättchen ist. Das samtene Rot, in dem bei Betrachtung des Augenhintergrundes die Netzhaut aufscheint, war nach seiner Überzeugung nicht auf den Blutfarbstoff in den Netzhautgefäßen zurückzuführen, sondern durch ebendiese Färbung der Stäbchenaußenglieder bedingt.

Der Gedanke, die rote Färbung könnte etwas mit der Aufnahme des Lichtes zu tun haben, kam Boll bei der Präparation der Retina aus einem Froschauge. Er stellte fest, dass diese, unmittelbar nachdem er sie bei Tageslicht als feines Häutchen mit der Pinzette aus einem halbierten Auge abgezogen hatte, noch rot war, dann aber binnen Sekunden abblasste, bis schließlich nur noch ein gelblicher Hauch zu sehen war. Nach seinen eigenen Worten war es nicht schwer, »das hier wirksame physiologische Moment zu errathen« und »auf das Licht als bestimmende Ursache zu verfallen«. Um diese Hypothese zu erhärten, beförderte er zwölf Frösche aus der Dunkelheit des Labors

an die Januarsonne, tötete sie in fünfminütigen Abständen und entnahm ihnen ihre Augen. Im Gegensatz zu einem ähnlichen Versuch im finsternen November des Vorjahres war schon nach den ersten 5 Minuten eine deutliche Abblassung des »Sehroths« zu verzeichnen, nach 10 Minuten Exposition bestand davon allenfalls noch ein schwacher Schimmer, nach 15 Minuten hatte das Licht das gesamte Sehrot »aufgezehrt«. Zum endgültigen Beweis einer lichtinduzierten Transformation des Stäbchenfarbstoffes setzte er Froschaugen einer partiellen Beleuchtung aus, indem er mit dem Pfeilgift Curare gelähmte Tiere in den schmalen Lichtstreifen setzte, den die Sonne durch einen Spalt des geschlossenen Fensterladens warf. Seine Theorie wurde auf das schönste bestätigt. Das Rot der Netzhaut war genau an der Stelle, an der der Lichtstrahl auf sie traf, von einem hellen Streifen unterbrochen. In weiterführenden Versuchen stellte sich heraus, dass die bleichende Wirkung des Lichtes nicht gleichförmig über das Farbspektrum verteilt ist. Das Sehrot erwies sich als äußerst widerstandsfähig gegenüber Rot, war empfindlich gegenüber Gelb und schmolz binnen kürzester Zeit dahin, wenn es mit Licht aus dem Grünbereich bestrahlt wurde.

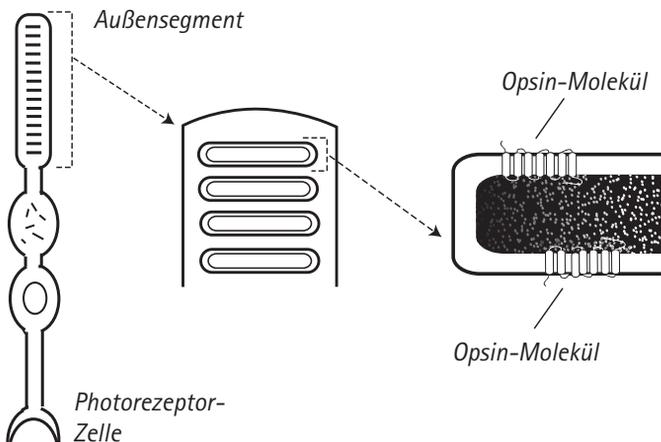
Nach mehreren erfolglosen Versuchen, das »Erythroopsin«, wie er das Sehrot nannte, aus der Netzhaut herauszulösen, entschied sich Boll in aller Bescheidenheit, derartige Experimente denjenigen Forschern zu überlassen, die »in diesen Dingen besser zu Hause sind als ich«. Zu diesen Experten zählte zweifellos der Heidelberger Professor für Physiologie und Physiologische Chemie Friedrich Wilhelm Kühne. Ihm gelang es erstmals, den von ihm in »Rhodopsin« umbenannten Stäbchenfarbstoff mittels Gallensäuren aus der Netzhaut freizusetzen. Seine Lichtempfindlichkeit blieb auch im Reagenzglas erhalten, was Kühne die genauere Charakterisierung seiner chemischen Natur ermöglichte. Boll konnte den Fortgang dieser Untersuchungen nur noch wenige Jahre verfolgen, denn im Alter von nur 30 Jahren erlag er in Rom seinem Lungenleiden.

Auf Kühne geht nicht nur die Bezeichnung »Rhodopsin« für den Stäbchenfarbstoff zurück. Von ihm wurde auch der Begriff »Optogramm« in die Welt gesetzt. Er hatte beobachtet, dass sich auf der Retina von Kaninchen, nachdem sie wenigstens drei Minuten auf ein Fenster gestarrt hatten, die Sprossen des Fensters abzeichneten. Fan-

tasiebegabte Kriminalisten schlugen anlässlich dieser Meldung vor, zukünftig auch die Retina von Mordopfern in die Indizienkette zur Überführung der Täter einzubeziehen. Vermutlich hatten sie dabei die sprichwörtliche Szene von dem Kaninchen im Kopf, das die letzten Minuten vor seiner Tötung damit verbringt, bewegungslos auf die Schlange zu starren.

Fotovoltaik in der Retina

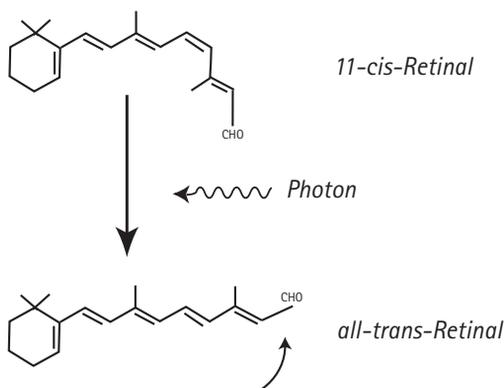
Betrachtet man das äußere Segment eines Zapfens oder Stäbchens bei starker Vergrößerung unter dem Mikroskop, so fallen darin jene von Boll und Kühne als »Plättchen« bezeichneten Strukturen auf, die in den Zapfen infolge ihres Rhodopsingehaltes rot gefärbt erscheinen. Bei näherer Betrachtung erkennt man, dass es sich um zu Scheibchen zusammengepresste Säckchen handelt, die wie die Münzen einer Geldrolle die Außenglieder längs durchsetzen. Sie sind der Ort, an dem Lichtenergie in innerzelluläre Signale und schließlich



Die Außensegmente der Zapfen und Stäbchen enthalten als Disks bezeichnete flache Säckchen, in deren Wand mit Hilfe des Opsins die Umwandlung von Licht in Strom eingeleitet wird.

Strom umgewandelt wird. Das Instrument dazu, der Sehsfarbstoff, sitzt in tausendfacher Ausführung in ihrer Wand. Er setzt sich aus zwei Komponenten zusammen, nämlich aus einem großen Eiweißkörper und einem winzigen Molekül, das zwischen seinen Schlingen verankert ist und die Photonen einfängt. Das Eiweiß wird in Anlehnung an das griechische Wort »Opsin« für Sehen *Opsis* genannt. Der Photonenfänger in seinem Inneren trägt die Bezeichnung »11-cis-Retinal«, was ihn als Abkömmling des Retinols, besser bekannt unter dem Namen »Vitamin A1«, kennzeichnet.

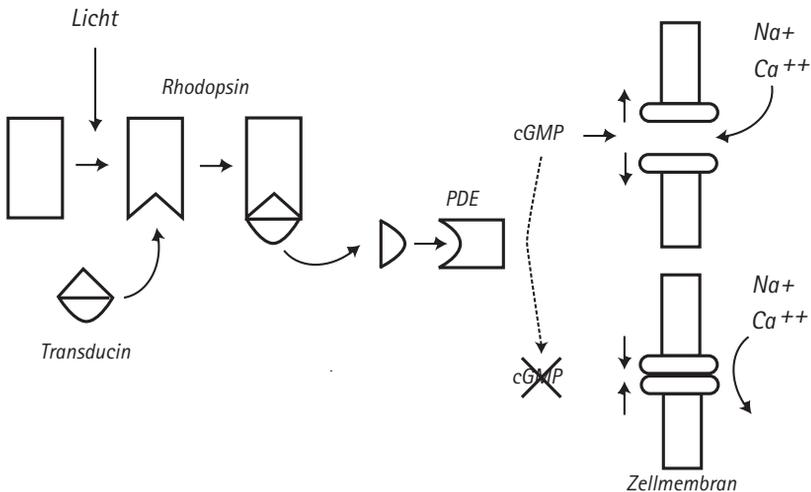
Die Opsinmoleküle stecken nicht wie Antennen in der Wand der Scheibchen, sondern winden sich insgesamt sieben Mal durch sie hindurch. Das im Vergleich zum Opsinmolekül winzige 11-cis-Retinal ist zwischen der dritten und siebten Windung des Opsins eingeklemt und stabilisiert dieses in Abwesenheit von Licht in seiner inaktiven Form. Am Ende des 11-cis-Retinals sitzt im stumpfen Winkel zu seiner Körperachse ein Ärmchen. Verfährt sich ein Photon im Retinal-Molekül, so schnell das Ärmchen wie ein Signal nach oben. Aus 11-cis-Retinal ist dann all-trans-Retinal geworden. Die Energie des Photons war gerade groß genug, um das Ärmchen wie eine Tür aus den beiden Angeln, die eigentlich Elektronenorbitale darstellen, zu heben und umgekehrt einzusetzen.



Verformung des Retinalmoleküls nach Aufnahme eines Photons.

Die Bewegung des Retinal-Ärmchens überträgt sich auf das Opsin-Molekül. Dessen Schlingen verändern ihre Position und bilden eine Tasche, in die nun ein passend geformter Eiweißkomplex, das Transducin, einrastet. Das Transducin ist der Zündschlüssel in dem als »Phototransduktion« bezeichneten Prozess der Lichtübertragung. Seine Verbindung mit dem Sehfärbstoff startet in der Zelle eine Enzymkaskade, an deren Ende die Inaktivierung eines in großen Mengen vorhandenen intrazellulären Botenstoffes, des zyklischen GMP, steht. Dieses ringförmige Molekül hält spezielle Kanälchen in der Zellmembran von Zapfen und Stäbchen offen, durch die positive Ladungsträger (Ionen) aus der Umgebung der Zelle ins Zellinnere strömen können.

Je heftiger der Photonenregen auf den Sehfärbstoff einprasselt, desto mehr zyklisches GMP wird in der Zelle abgebaut. Dementsprechend verringern sich die Zahl der offenen Kanälchen und somit auch der Ionenstrom, der über sie die Zellmembran passiert. Die daraus resultierende Ladungsumverteilung wird über einen neuronalen



Die Stationen im Außensegment der Photorezeptoren, entlang derer die Umwandlung von Lichtenergie in einen von Ionen getragenen elektrischen Strom erfolgt. PDE = Phosphodiesterase