

LEO PEICHL, Frankfurt am Main

Die Augen der Säugetiere: Anpassungen an unterschiedliche Lebensräume und Lebensweisen

Wie alle Wirbeltiere besitzen die Säugetiere Linsenaugen, deren grundsätzlicher Bauplan bei allen Spezies gleich ist. In einigen wesentlichen Details haben sich allerdings im Lauf der Evolution artspezifische Anpassungen an die jeweilige Lebensweise und die damit verbundenen Anforderungen an das Sehvermögen entwickelt. Tag- und nachtaktive Säuger, Jäger und Gejagte, Wald- und Steppenbewohner leben in unterschiedlichen visuellen Umgebungen. Für einige sind visuelle Informationen nur von eingeschränkter Bedeutung, für andere ist - wie für uns Primaten - das Sehen ein sehr wichtiger Sinn.

Im Idealfall gibt uns die Kombination von anatomischen, physiologischen und Verhaltens-Untersuchungen Auskunft über die Sehleistungen einer Spezies. So wissen wir über die Sehsysteme einiger Labortiere sehr gut Bescheid. Für viele Wildsäuger stehen jedoch nur eingeschränkte und manchmal anekdotische Befunde zur Verfügung. Anatomische Untersuchungen sind hier am ehesten möglich, und wegen der grundsätzlichen Ähnlichkeit der Baupläne lassen sich daraus einige funktionelle Eigenschaften ableiten. Die folgenden Beispiele zu artspezifischen Anpassungen an unterschiedliche Lichtverhältnisse und an unterschiedliche Erfordernisse der Raumerfassung zeigen, wie flexibel der Bauplan des Säugerauges ist.

Augenstellung und Gesichtsfeld

Der optische Apparat des Auges entwirft ein umgekehrtes, verkleinertes Bild der Umwelt

auf der Retina (Netzhaut), die den Augenhintergrund auskleidet. Bei Fixierung des Horizontes wird das Terrain unterhalb des Horizontes auf die obere Retinahälfte und der Himmel auf die untere Retinahälfte projiziert. In dieser kartographischen (visuotopen) Abbildung entspricht jedem Raumpunkt ein Bildpunkt auf der Retina. Eine retinale Nervenzelle gegebener Größe und Position „schaut“ durch die Augenoptik also auf ein definiertes, begrenztes Raumsegment, das als rezeptives Feld dieser Nervenzelle bezeichnet und meist in Raumwinkelgraden gemessen wird.

Die Position der Augen im Kopf bestimmt, welcher Ausschnitt der Umgebung insgesamt gesehen wird, d. h. welches Gesichtsfeld das Tier hat. Lateral stehende Augen liefern ein großes Gesamtgesichtsfeld, das auch Gebiete neben und manchmal sogar hinter dem Tier einschließt. Der Nachteil lateral stehender Augen ist, daß sich vor dem Tier die Gesichtsfelder der beiden Augen nur wenig überlappen und so nur ein kleines binoculares Gesichtsfeld existiert. Tiere mit frontal stehenden Augen haben ein wesentlich größeres binoculares Gesichtsfeld, erkaufen dies aber durch einen Verlust an Sicht auf die Regionen neben und hinter sich. Das binoculare Gesichtsfeld ist wichtig für die Tiefenwahrnehmung: Hier empfangen beide Augen Informationen über dasselbe Objekt, das sie jedoch wegen des Augenabstandes aus leicht unterschiedlichen Winkeln sehen. Aus der Verrechnung der Winkelunterschiede können höhere visuelle Zentren im Gehirn auf die Position des Objektes im Raum schließen.

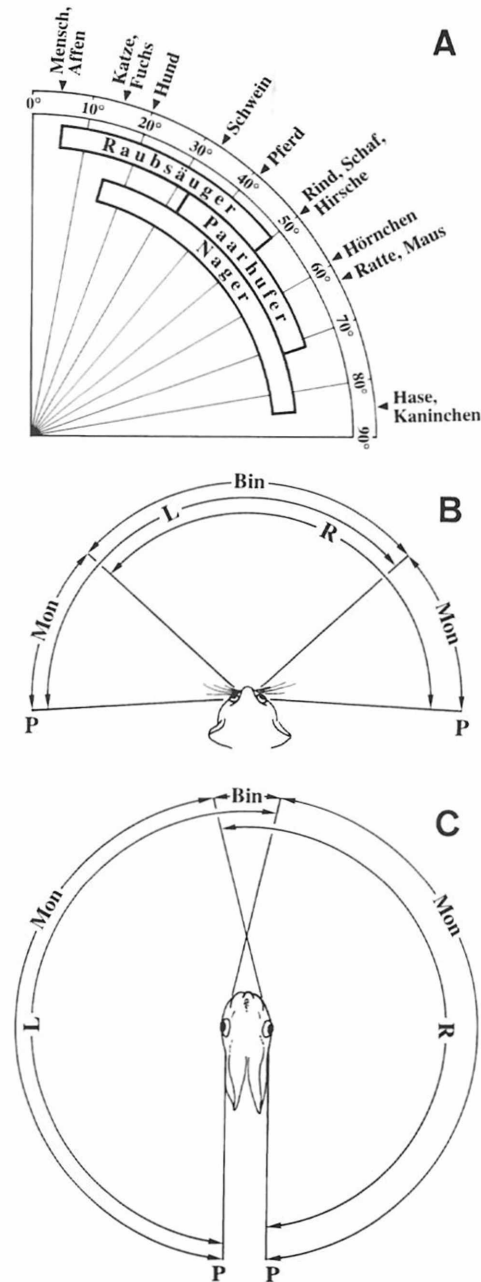


Abb. 1 (A) Augenstellungen. Horizontale Divergenz der optischen Achse des Auges von der Frontalrichtung für einige Säuger.
(B, C) Gesichtsfelder der Katze und des Kaninchens.
P - P: Periphere Grenzen des Gesamtgesichtsfeldes;
L, R: Gesichtsfelder des linken und rechten Auges;
Bin: Binocularer Gesichtsfeldbereich;
Mon: Monocularer Bereich. Verändert nach Hughes (1977).

Wie Abbildung 1A zeigt, finden sich relativ lateral stehende Augen bei praktisch allen Beutetieren (Hasen, Kaninchen, Huftieren, Nagern), deren primäres Interesse es offensichtlich ist, lebensbedrohende Gefahren über ein möglichst großes Gesichtsfeld zu erfassen, auch wenn dies mit schlechter binocularer Tiefenwahrnehmung einhergeht. Die Carnivoren hingegen haben eher frontal stehende Augen. Ihnen ist räumliche Zielgenauigkeit beim Aufspüren, Anspringen und Greifen der Beute wichtiger (binoculares Gesichtsfeld der Katze: 98°, des Hundes: 60°), das eingeschränkere Gesamtgesichtsfeld (Katze: 186°, Hund: 240°) ist für sie nicht existenzgefährdend (Abb. 1B). Auch die Affen und der Mensch haben frontal stehende Augen, obwohl sie phylogenetisch keine Jäger sind. Hier korrelieren zielgenaues Springen im Geäst und die Entwicklung manueller Geschicklichkeit mit der ausgeprägten binocularen Tiefenwahrnehmung. Bei Hasen und Kaninchen hingegen stehen die Augen so weit lateral, daß sie sogar hinter das Tier schauen können, das Gesamtgesichtsfeld umfaßt 360° (binocularer Bereich 30°, Abb. 1C). Abbildung 1A zeigt zusätzlich viele Zwischenformen. Auch Huftiere müssen beim Fliehen Bodenunebenheiten und Hindernisse sicher orten können. So umfaßt beim Schaf das Gesamtgesichtsfeld etwa 300°, der binoculare Teil des Gesichtsfeldes etwa 60°. Bei manchen Tieren sind die Augen zusätzlich etwas nach oben gerichtet; beim Kaninchen etwa erstreckt sich der binoculare Bereich nach oben über den gesamten Kopf, so daß es auch Objekte über sich orten kann. Bei jeder Tierart hat sich wohl in Wechselwirkung mit der Lebensweise die Augenstellung zu einem jeweils brauchbaren Kompromiß zwischen Gesichtsfeldgröße und ausreichender Tiefenwahrnehmung entwickelt, auch wenn wir diesen Zusammenhang in vielen Fällen nicht experimentell belegen können.

Retinale Bildverarbeitung

Für die visuelle Wahrnehmung der Umwelt ist nicht nur die Größe des Gesichtsfeldes maßgeblich. Mindestens genauso wichtig ist das Auflösungsvermögen, mit dem Objekte gesehen werden. Hier gehen drei Faktoren ein: (1)

die Größe des Auges, die die Abbildungsgröße bestimmt; (2) die Größe und Packungsdichte der Photorezeptoren, die bestimmen, wie feinkörnig das Raster ist, mit dem das optische Bild in ein neuronales Erregungsmuster übersetzt wird; (3) die räumlichen Summationseigenschaften nachgeschalteter Nervenzellen, die das feinkörnige Photorezeptorsignal unter Umständen wieder vergrößern.

Die Variationsbreite der Augengröße ist bei den Säugern beachtlich. Der Augapfeldurchmesser beträgt bei der Maus 3,5 mm, beim Menschen 24 mm, beim Damhirsch 36 mm und beim Finnwal 120 mm; entsprechend unterschiedlich sind auch die Abbildungsmaßstäbe auf der Retina. Die Größe der Photorezeptoren (Zapfen und Stäbchen) und ihre Packungsdichte variieren wesentlich weniger, so daß eigentlich größere Augen ein viel feinkörnigeres neuronales Bild, eine viel größere Sehschärfe haben sollten. Dem ist jedoch nicht so. Die Photorezeptoren sind untereinander gekoppelt und „verschenken“ so einen Teil des Auflösungsvermögens wieder, um eine bessere Signalisierung gegen ihre eigene, biochemisch bedingte Hintergrundaktivität (Rauschen) zu erreichen. Das eigentlich limitierende Element beim Auflösungsvermögen sind aber die retinalen Ganglienzellen, deren Eigenschaften im folgenden besprochen werden. Generell sind die Ganglienzellen in großen Augen größer als in kleinen Augen und haben dadurch, in Raumwinkelgraden ausgedrückt, keine signifikant kleineren rezeptiven Felder. Die Augengröße spielt also wider Erwarten keine signifikante Rolle für die Sehschärfe und stellt wohl hauptsächlich eine allometrische Korrelation mit der Körpergröße des Tieres dar.

Die etwa 150–200 µm dicke und je nach Spezies einige Quadratmillimeter bis Quadratzentimeter große Retina enthält mehrere Millionen Nervenzellen, die sich nach Gestalt und Funktion in einige Dutzend Klassen gruppieren lassen. Diese filtern und bearbeiten die visuelle Information beträchtlich, bevor sie im optischen Nerven aus dem Auge und zu den Sehzentren des Gehirns weitergeleitet wird. Der prinzipielle Aufbau und die Funktion der Säugerretina ist in neueren Übersichtsartikeln ausführlich beschrieben worden (WÄSSLE &

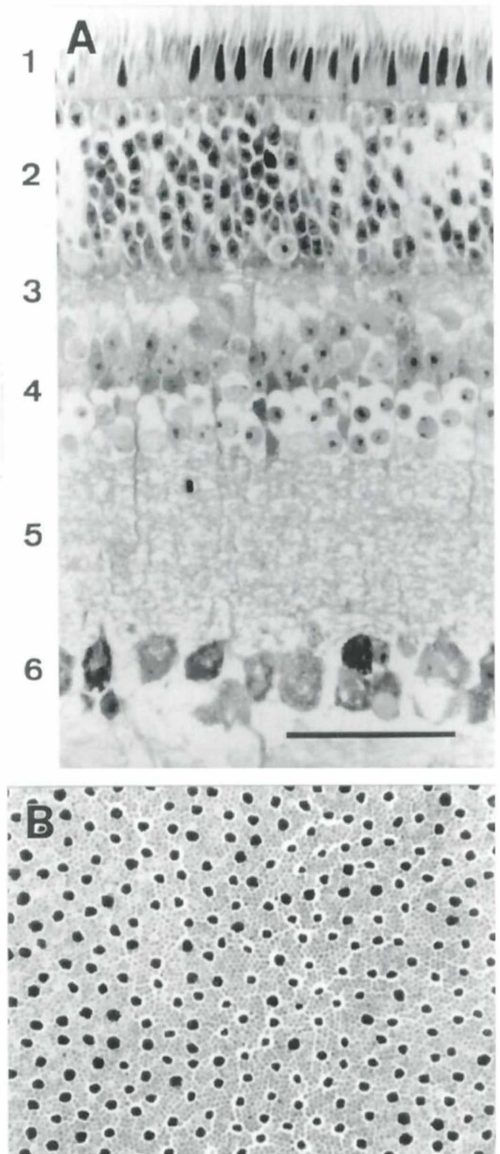


Abb. 2 Retina des Rindes.

(A) Querschnitt durch die retinalen Schichten.

1: Außen- und Innenglieder der Photorezeptoren (Zapfen dick, Stäbchen dünn); 2: Äußere Körnerschicht, Zellkörper der Photorezeptoren; 3, 5: Schichten der Zellfortsätze und synaptischen Verbindungen; 4: Innere Körnerschicht, Zellkörper der Interneurone; 6: Schicht der Ganglienzellkörper.

(B) Anordnung der Zapfen und Stäbchen.

Horizontalschnitt (parallel zur Retinafläche) auf Höhe der Innenglieder. Epon-Einbettung, Schnittstärke 1 µm, Toluidinblau-Färbung. Skala 50 µm für A & B.

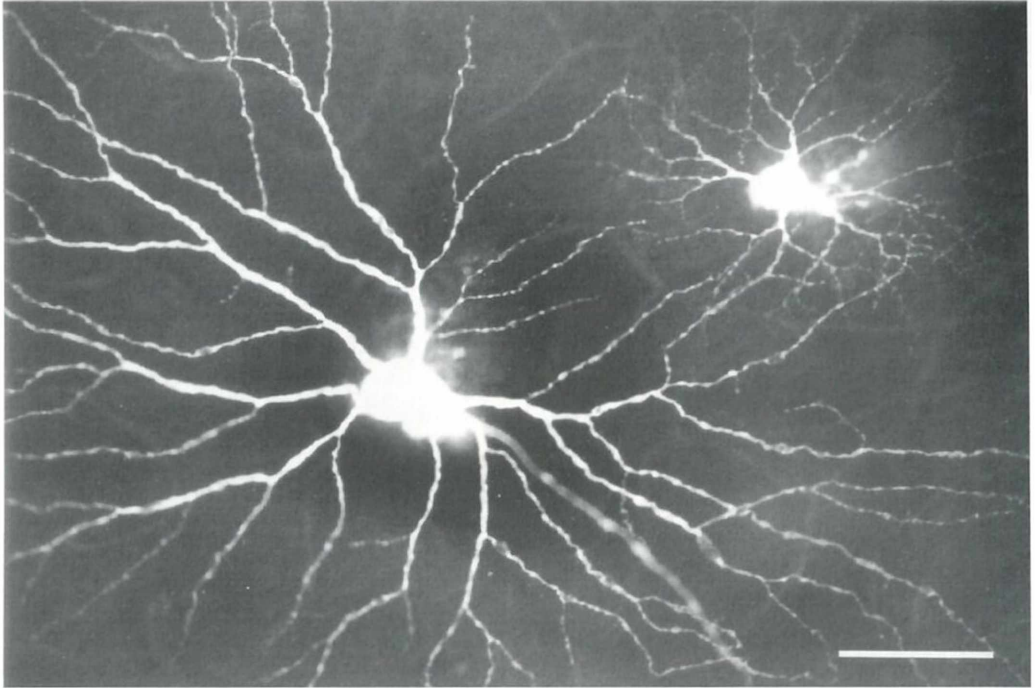


Abb. 3 Zwei Ganglienzelltypen mit unterschiedlich großen Dendritenbäumen aus der peripheren Retina des Fuchses. Darstellung durch intrazelluläre Injektion eines Fluoreszenzfarbstoffes in vitro. Skala 100 μm .

BOYCOTT, 1991; PEICHL, 1991, 1992a). Die Zapfen und Stäbchen bilden als Photorezeptoren die Eingangsstation für die retinale Bildverarbeitung, dort werden die Lichtsignale in elektrische, neuronale Signale umgewandelt. Nach mehreren Verarbeitungsstufen in zwischengeschalteten Nervenzellen wird die Information von den Ganglienzellen aufgenommen, die mit ihren Axonen den optischen Nerven bilden und damit die Ausgangsstufe der retinalen Bildverarbeitung darstellen (Abb. 2). Es gibt circa 20 verschiedene Ganglienzelltypen, die sich zum Beispiel in der Größe ihres rezeptiven Feldes, in ihrer Empfindlichkeit für stehende und bewegte Reize oder in ihrer Farbempfindlichkeit unterscheiden. Sie wirken als Filter, die eine visuelle Szene in viele Komponenten zerlegen und diese getrennt ans Gehirn übermitteln. Dort werden die Komponenten getrennt weiter aufbereitet und schließlich zu einem einheitlichen Wahrnehmungs-

eindruck rekonstituiert. Abbildung 3 zeigt als Beispiel zwei Ganglienzelltypen aus der Fuchsretina, die unterschiedlich große dendritische Verzweigungsbäume und damit unterschiedlich große rezeptive Felder haben. Der kleinere Zelltyp ist für die Sehschärfe maßgeblich, der größere Typ ist unter anderem an der Erkennung globaler Formen und an der Steuerung visueller Aufmerksamkeit beteiligt. Einige Ganglienzelltypen hat man bei allen Säugern gefunden, einige Typen fehlen bei bestimmten Spezies, und für die meisten Typen kennen wir die Verbreitung nicht (PEICHL, 1991).

Ganglienzell-Verteilungen zur Erfassung des Gesichtsfeldes

Alle Retinae besitzen viel weniger Ganglienzellen als Photorezeptoren (Abb. 2A). In der menschlichen Retina etwa konvergieren circa

130 Millionen Photorezeptoren auf circa 1,2 Millionen Ganglienzellen. Selbst die Ganglienzellen mit den kleinsten rezeptiven Feldern summieren die Signale mehrerer Photorezeptoren, damit sind die retinalen Ausgangssignale größer gerastert als die Eingangssignale.

Die rezeptiven Feldgrößen und die Packungsdichte der Ganglienzellen sind also die limitierenden Faktoren für die Sehschärfe einer Spezies. Dies gilt für fast alle Säuger; nur die Retinae des Menschen und einiger anderer Primaten haben im kleinen Bereich der Fovea

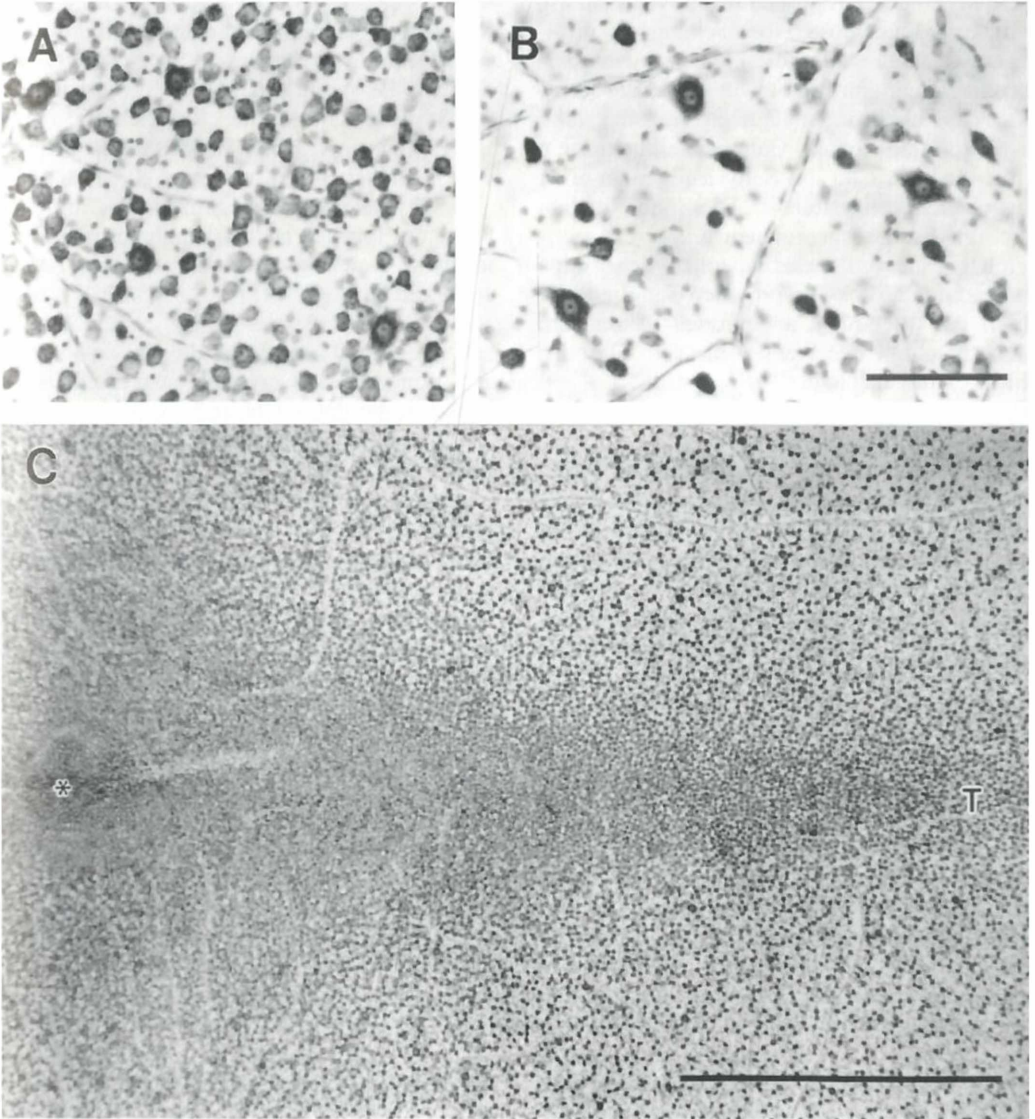


Abb. 4 Ganglienzellverteilung in der Wolfsretina. (A) Zentrale Retina, hohe Zelldichte; (B) Periphere Retina, geringe Zelldichte; (C) Übersichtsaufnahme mit der Area centralis (Stern) und dem temporalen Teil (T) der streifenförmigen Area hoher Zelldichte aus dem Flachpräparat einer linken Retina (vgl. auch Abb. 5). Die Kresylviolett-Färbung stellt die Zellkörper, jedoch nicht die dendritischen und axonalen Fortsätze dar. Skala in (A) 100 μm für A & B, in (C) 1 mm.

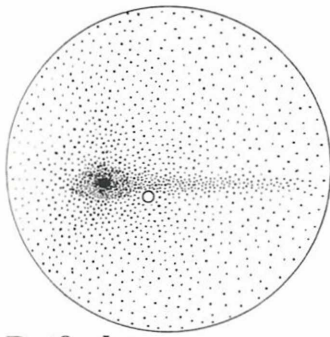
eine 1:1-Verschaltung zwischen Photorezeptoren und Ganglienzellen und können damit das hohe Auflösungsvermögen der Photorezeptoren bewahren.

Jeder Ganglienzelltyp ist an jedem Retinaort vertreten, um seinen Anteil an der Bildverarbeitung zu leisten. Ganglienzellen mit kleinen rezeptiven Feldern müssen dichter angeordnet sein als solche mit großen rezeptiven Feldern, um eine lückenlose Überdeckung zu erreichen. Deshalb stellen die kleinen, hochauflösenden Ganglienzellen einen großen Prozentsatz der Zellkörper in der Ganglienzellschicht, wodurch die lokale Ganglienzelldichte ein guter Indikator für das Sehvermögen an einer gegebenen Retinastelle ist. Die Zelldichte läßt sich an flach ausgebreiteten und mit Kresylviolett gefärbten Ganzpräparaten der Retina bestimmen (Abb. 4). Von jeder Ganglienzelle läuft ein (hier nicht angefärbtes) Axon zum Austrittspunkt des Sehnerven (dem „blinden Fleck“) und ins Gehirn.

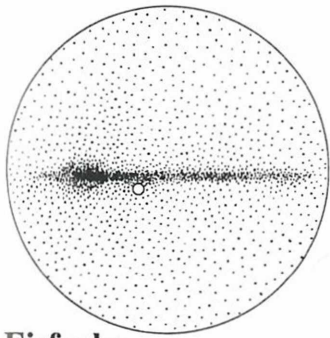
In allen Säugetierarten nimmt die Ganglienzelldichte vom Zentrum zur Peripherie der Retina hin ab (Abb. 4A, B). Aus Einzelzelluntersuchungen ist bekannt, daß umgekehrt proportional dazu die Größe der rezeptiven Felder für die meisten Ganglienzelltypen zunimmt. Auch in der peripheren Retina erreicht damit jeder Zelltyp eine lückenlose Überdeckung, aber die Verarbeitung wird insgesamt „grobkörniger“. Hiervon ist besonders die Sehschärfe betroffen, die im peripheren Gesichtsfeld sehr schlecht ist, während zum Beispiel die Bewegungswahrnehmung weniger von der Größe der rezeptiven Felder abhängt. Die höchste Ganglienzelldichte und die kleinsten rezeptiven Felder sind auf einen kleinen Bereich der zentralen Retina beschränkt, die „Area centralis“ (siehe auch Abb. 5), die somit die Sehschärfe eines Tieres bestimmt. In diesem Bereich befindet sich beim Menschen und vielen anderen Primaten die Fovea, die zum Fixieren von Objekten verwendet wird. Die anderen Säugetiere, die keine Fovea besitzen, bringen durch Augen- oder Kopfbewegungen ein Objekt, das sie fixieren wollen, so ins Gesichtsfeld, daß sein Bild in beiden Augen auf die Area centralis fällt (vgl. auch BRÜCKNER et al., 1961a; allerdings wird in dieser Arbeit auch bei einigen Carnivoren eine „Fovea“ beschrie-

ben, was der heutigen Definition nicht mehr entspricht). Bei Spezies mit frontal stehenden Augen befindet sich die Area centralis etwa in der Retinamitte, bei Spezies mit lateral stehenden Augen liegt sie weiter peripher im temporalen (schläfenseitigen) Retinateil. Die Area centralis „schaut“ dadurch in jedem Fall nach vorne in den frontalen binocularen Bereich des Gesichtsfeldes. Die höchsten Zelldichten in der Area centralis, und damit auch die Sehschärfe, sind von Spezies zu Spezies verschieden. Als Beispiele seien einige in Verhaltensexperimenten bestimmte Sehschärfen angeführt: Mensch 1', Hund 5', Katze 7-10', Ziege 10', Rothirsch 11', Kaninchen 20', Ratte 40' (in Sehwinkelminuten gemessene Streifenbreite des feinsten noch erkennbaren Streifenmusters; Daten größtenteils aus BACKHAUS, 1959 und HUGHES, 1977).

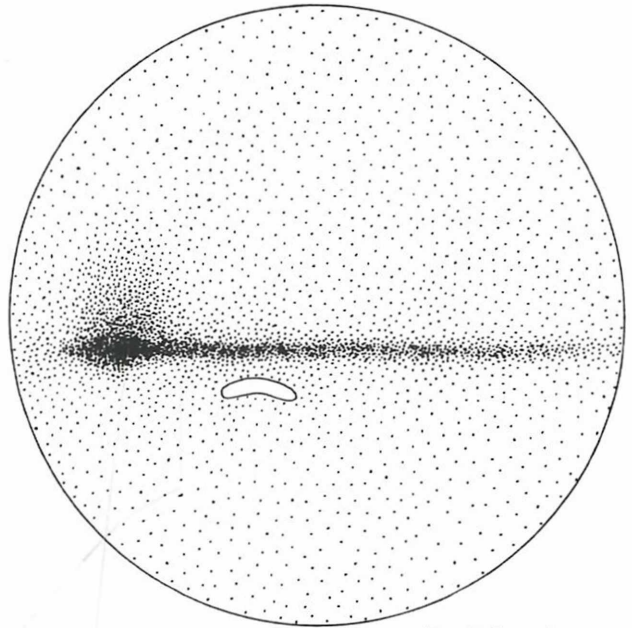
Viele Säuger besitzen zusätzlich ein relativ schmales Band hoher Ganglienzelldichte, das sich von der Area centralis ausgehend horizontal in die temporale und nasale Retina erstreckt und eine erweiterte Region guten Sehvermögens darstellt (Abb. 4C). Dies ist die Zone, auf die die Horizontlinie des Gesichtsfeldes abgebildet wird. Das Zellband wird seit CHIEVITZ (1891) „streifenförmige Area“ genannt. Seither ist das Vorkommen von streifenförmigen Areae bei den Säugetieren vielfach untersucht worden, stellvertretend sei hier auf die Arbeiten von BRÜCKNER et al. (1961b) und HEBEL (1976) hingewiesen. Bereits CHIEVITZ (1891) hatte bemerkt, daß die Ausprägung der streifenförmigen Area bei nahe verwandten Spezies sehr unterschiedlich sein kann. HUGHES (1977) hat viele weitere Beispiele analysiert und zusammengetragen und folgert in seiner „Terrain-Hypothese“, daß die streifenförmige Area eine Anpassung an den Lebensraum (präziser gesagt: an die Lebensweise) ist und bei Spezies vorkommt, in deren Terrain der Horizont ein sichtbares und wichtiges Element des Sehraumes darstellt. In offenem Terrain tauchen neu im Gesichtsfeld erscheinende Objekte (Feinde und Gefahren, aber auch Beute) generell am Horizont auf, wenn es sich nicht gerade um Raubvögel handelt. Es ist deshalb vorteilhaft für das Überleben, wenn man diese Region besonders gut sieht. Für die Bewohner stark bewachsenen



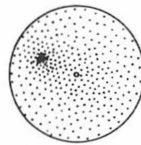
Rotfuchs
Vulpes vulpes



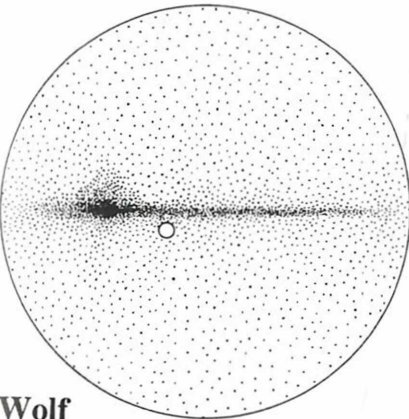
Eisfuchs
Alopex lagopus



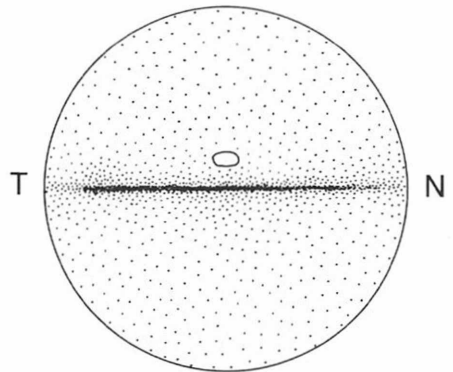
Rothirsch
Cervus elaphus



Ratte
Rattus norvegicus



Wolf
Canis lupus



Kaninchen
Oryctolagus cuniculus

10 mm

Abb. 5 Schematische Karten der Ganglienzellverteilung für einige Säuger. Die Area centralis (durch die hohe Zelldichte schwarz erscheinend) liegt in der temporalen Retina, die streifenförmige Area verläuft horizontal. Der kreisförmige bis längliche blinde Fleck (Umrisslinie) liegt meist in der unteren Retinahälfte, nur beim Kaninchen oben. Alle Retinae sind von rechten Augen; sie sind in natürlicher Orientierung und bei gleicher Vergrößerung dargestellt; die Markierungen T (temporal) und N (nasal) gelten für alle Karten.

Terrains oder für sehr kleine Tiere ist der Horizont meist nicht relevant. Gefahr und Beute können überall im Gesichtsfeld auftauchen, und eine streifenförmige Area bietet keinen besonderen Vorteil. Andererseits kann auch für einen Waldbewohner eine streifenförmige Area vorteilhaft sein, wenn er Teile des Tages in einem Terrain zubringt, in dem der Horizont relevante Informationen enthält.

Unsere eigenen Untersuchungen der Ganglienzellverteilungen bei verschiedenen Säugern sprechen ebenfalls für die Terrain-Hypothese. Einige Beispiele sind in Abb. 5 dargestellt. Kaninchen und Hasen besitzen als gefährdete Nutzer offenen Geländes eine extrem ausgeprägte streifenförmige Area, in der sich die Area centralis nicht als zusätzlicher Dichtegipfel heraushebt. In ihrem 360° großen Gesichtsfeld haben sie damit eine „Rundumsicht“ des Horizontes mit guter Auflösung. Als besondere Anpassung an Flugfeinde liegt bei ihnen der blinde Fleck in der oberen Retina (Abb. 5) und ist damit auf den Boden gerichtet, so daß die untere Retina einen uneingeschränkten Blick auf den Himmel hat. Bei den meisten anderen Säugern liegt der blinde Fleck in der unteren Retina.

Rotfüchse haben eine nur schwach ausgebildete streifenförmige Area, Eisfüchse hingegen einen sehr deutlichen Streifen; bei beiden Spezies ist zusätzlich eine Area centralis mit noch größerer Zelldichte vorhanden. Trotz der nahen Verwandtschaft der beiden Fuchsarten haben die unterschiedlichen Terrainbedingungen (Wald gegenüber Tundra) zu unterschiedlichen Ganglienzellverteilungen geführt. Wölfe besitzen neben der Area centralis ebenfalls eine deutliche streifenförmige Area (siehe auch Abb. 4C). Caniden können also relativ hochauflösend fixieren, Eisfüchse und Wölfe haben innerhalb ihres begrenzten Gesamtgesichtsfeldes zusätzlich einen guten Blick auf den Horizont. Bei einigen Hunde-Rassen und -Individuen hat sich der Streifen erhalten, bei anderen ist er (vermutlich als unbeabsichtigter Nebeneffekt züchterischen Einflusses) verlorengegangen (PEICHL, 1992b). Unter den Feliden hat die Katze eine gut ausgebildete Area centralis ohne streifenförmige Area, der größere und in der Steppe jagende Gepard hingegen einen ausgeprägten Streifen (HUGHES, 1977).

Alle von uns untersuchten Paarhufer (Rind, Schaf, Wild- und Hausschwein, Rot-, Dam- und Sikawild) haben eine Area centralis und einen deutlichen Streifen. Bei den in offenem Terrain lebenden Spezies verwundert dies nicht. Aber auch die Hirscharten, das Wildschwein und der Wolf, die zwischen Waldzonen und offenem Gelände wechseln, profitieren offensichtlich von der streifenförmigen Area. Bei den Boviden und Cerviden findet sich zusätzlich oberhalb der Area centralis eine leicht erhöhte Ganglienzelldichte (HUGHES, 1977). Auf diesem Retinagebiet wird der Boden vor dem Tier abgebildet und so vermutlich die Wahrnehmung von Hindernissen beim Laufen verbessert. Viele nachtaktive Nager haben keinen Streifen und eine nur schwach ausgeprägte Area centralis. Dem Sehsystem dieser Tiere wird im Vergleich zu ihren anderen Sinnesorganen (Tastsinn, Gehör, Geruch) nur geringe Bedeutung für das Verhalten zugesprochen.

Leider gibt uns die Ganglienzellverteilung nur einen Teil der Information, die wir zur Beurteilung der Leistungsfähigkeit eines Sehsystems brauchen. Neben der Sehschärfe sind weitere Faktoren der Bildanalyse wichtig für die Wahrnehmung, zum Beispiel die rezeptiven Feldeigenschaften der einzelnen Zellklassen sowie die Weiterverarbeitung der Signale im Gehirn. Hier sind wir bislang auf die Extrapolation von Befunden an wenigen Spezies angewiesen. Bei den meisten Spezies können wir nur vermuten, welche Reizkonfigurationen (Farben, Muster, Bewegungen) besonders gut oder schlecht wahrgenommen werden; das wissen wahrscheinlich erfahrene Freilandbeobachter besser als die Retinaspezialisten. Allerdings weckt zum Beispiel die Tatsache, daß die Retinae von Schwein und Schaf sehr ähnlich strukturiert sind, erhebliche Zweifel an der etwa in Grzimeks Enzyklopädie (1988) geäußerten Ansicht, daß Schweine ein schlechtes und Schafe ein hervorragendes Sehvermögen besitzen.

Photorezeptoren und Lichtverhältnisse

Bei der Anpassung einer Spezies an die Lichtverhältnisse ihrer ökologischen Nische spielen die Photorezeptoren eine Schlüsselrolle. Je-

dem Wirbeltier stehen im retinalen Grundbauplan zwei prinzipielle Photorezeptortypen zur Verfügung (Abb. 2). Die schlanken Stäbchen enthalten Rhodopsin (Sehpurpur) als lichtempfindliches Pigment und besitzen eine morphologisch und biochemisch bedingte hohe Empfindlichkeit für schwache Lichtreize, dafür aber auch eine recht niedrige Sättigungsgrenze bei mittleren Helligkeiten. Die stämmigeren Zapfen enthalten ein Zapfen-Opisin als Sehpigment, werden erst durch stärkere Lichtreize aktiviert und befinden sich auch noch bei hohen Lichtintensitäten im linearen Arbeitsbereich der Rezeptor-Kennlinie.

Durch elektronenmikroskopische, spektrometrische, immunhistochemische und molekularbiologische Analysen wissen wir heute, daß die Retinae aller untersuchten Säugerspezies sowohl Stäbchen als auch Zapfen enthalten. Die bis vor wenigen Jahrzehnten vorherrschende Ansicht, daß es zapfenlose Retinae (zum Beispiel Maus) und stäbchenlose Retinae (zum Beispiel Erdhörnchen) als extreme Anpassungen an Nacht- oder Tagaktivität gebe, basierte auf einem unzureichenden Methodenarsenal (vgl. JACOBS, 1993). Tages-, Dämmerungs- oder Nachtaktivität spiegelt sich aber bis zu einem gewissen Grad in den Dichteproportionen der beiden Rezeptortypen wider. Bei den nachtaktiven Ratten und Mäusen sind nur 1% bzw. 3% der Photorezeptoren Zapfen, während die tagaktiven Meerschweinchen circa 15% Zapfen besitzen. Katzen haben 2% Zapfen und Kaninchen 4% Zapfen unter ihren Photorezeptoren. Auch der Mensch hat im größten Teil seiner Retina nur etwa 5% Zapfen, nur der foveale Bereich ist ausschließlich mit Zapfen besetzt und enthält keine Stäbchen. Selbst bei den tagaktiven Spezies sind also die Stäbchen wesentlich zahlreicher als die Zapfen. Eine Ausnahme bilden die tagaktiven Hörnchen, bei denen die Stäbchen eine Minderheit darstellen. Die amerikanischen Grauhörnchen haben einen Zapfenanteil von 60%, die Erdhörnchen sogar mehr als 90%.

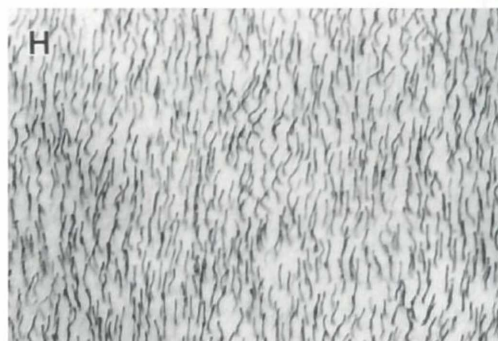
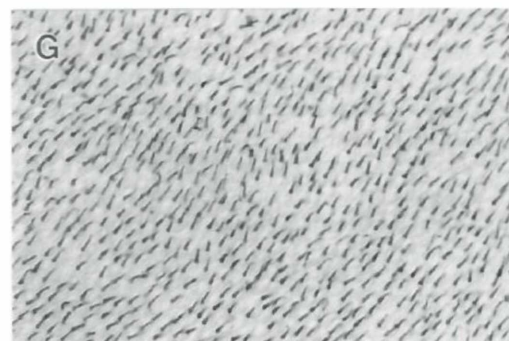
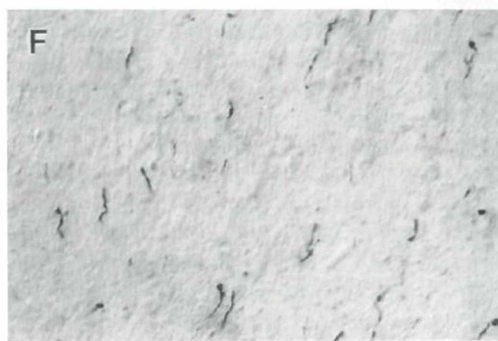
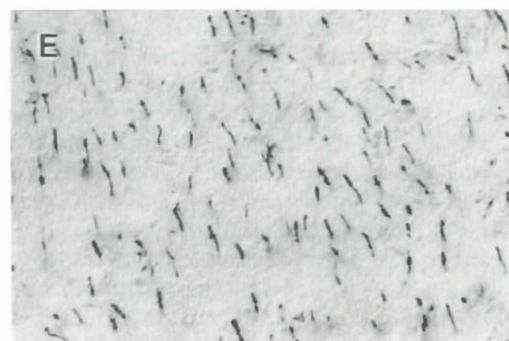
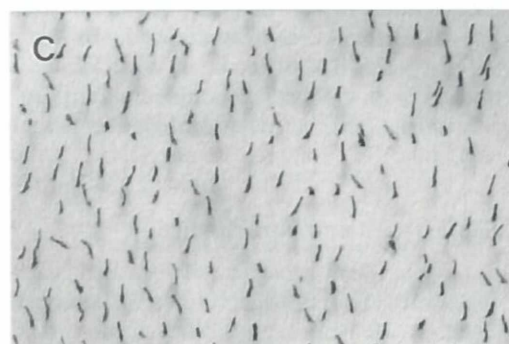
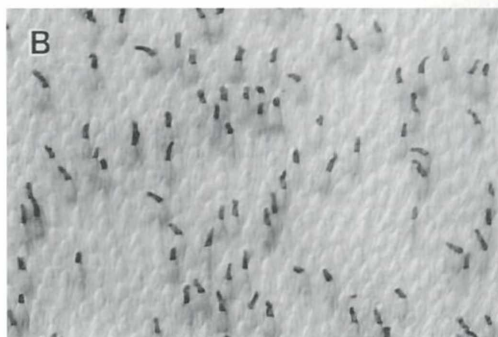
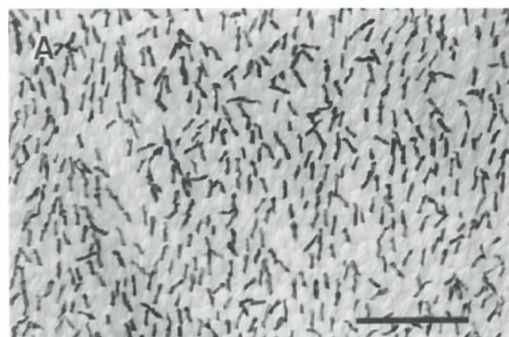
Aus Literaturdaten und eigenen Befunden wissen wir, daß in der peripheren Retina bei den dämmerungs- bis tagaktiven Paarhufern die Zapfenanteile mit 5% bis 10% generell höher sind als bei den dämmerungs- bis

nachtaktiven Carnivoren (1% bis 4%; Zahlenwerte jeweils speziesabhängig). Dies ist in Abb. 6A-D zu erkennen. Die Schweine haben mit 10% einen besonders hohen Zapfenanteil in der peripheren Retina, was zu ihrer ursprünglich tagaktiven Lebensweise paßt. In allen Retinae gibt es, wie bei den Ganglienzellen, eine Dichtezunahme der Zapfen von der Peripherie zur Area centralis und streifenförmigen Area; auch auf der Zapfenebene ist also zentral das Raster zur Informationsverarbeitung feinkörniger (Abb. 6G, H). Interessanterweise ist der Zapfendichtegradient bei den Carnivoren wesentlich steiler, sie erreichen je nach Spezies in der Area centralis mit 8% bis 13% ähnlich hohe Zapfenanteile wie die Paarhufer (9% bis 13%). In dieser wichtigen Retinaregion sind offensichtlich beide Tiergruppen an die gleichen Lichtverhältnisse angepaßt.

Zapfentypen und Farbsehen

Die Zapfen sind nicht nur für das Sehen bei Tageslicht, sondern auch für das Farbsehen wichtig. Menschen und Altweltaffen sind Trichromaten; sie besitzen drei Zapfentypen, die unterschiedliche Zapfen-Opisine enthalten und dadurch auf unterschiedliche Lichtwellenlängen (Farben) reagieren. Dies sind die Blau-, Grün- und Rot-Zapfen mit ihren spektralen Empfindlichkeitsmaxima bei den Wellenlängen 430 nm (blau), 530 nm (grün) und 560 nm (gelb; der Name Rot-Zapfen ist ein historisches Relikt). Ihre unterschiedlich starke Erregung durch einen gegebenen Farbreiz wird von den nachgeschalteten Nervenzellen in der Retina und im Gehirn verrechnet und zur Farbwahrnehmung verarbeitet.

Andere Säuger galten lange Zeit als generell nicht farbtüchtig. Mit den neuen Analysemethoden (siehe oben) erwiesen sich jedoch praktisch alle untersuchten Säuger als Dichromaten. Sie besitzen Blau-Zapfen und einen weiteren Zapfentyp, der auf längerwellige Farben reagiert (L-Zapfen). Je nach Spezies variiert das Empfindlichkeitsmaximum der L-Zapfen im grünen bis gelben Bereich etwas (536 nm bis 555 nm), und auch die Blau-Zapfen variieren bei einigen Nagern bis ins ultraviolette (JACOBS, 1993). Molekulare Analysen



ergaben, daß die Opsine der menschlichen Rot- und Grün-Zapfen in ihrer Struktur zu 98% übereinstimmen und daß beide phylogenetisch aus dem einen L-Zapfen-Op sin der Säuger hervorgegangen sind (NATHANS, 1989). So entspricht die Zapfenausstattung der dichromatischen Säuger ziemlich genau derjenigen rot-grün-blinder Menschen, die ja auch nur das blaue und ein langwelliges (rotes oder grünes) Zapfepigment besitzen. Daraus läßt sich vermuten, daß die mit zwei Zapfepigmenten ausgestatteten Säuger nicht farbenblind sind, sondern ein (wenn auch eingeschränktes) Farbsehvermögen haben können. Dies wurde durch Verhaltensversuche bestätigt (siehe unten).

Inzwischen gelang es mehreren Forschergruppen, spezifische Antikörper gegen das Opsin der Blau-Zapfen und der L-Zapfen herzustellen, die nun zur immunocytochemischen Analyse der Zapfenpopulationen in verschiedenen Säugern verwendet werden können. Mit von Jeremy Nathans erhaltenen Antikörpern haben wir bei vielen weiteren Spezies der Ordnungen Artiodactyla, Perissodactyla, Carnivora und Rodentia die Existenz der zwei Zapfentypen nachgewiesen. Wie bei den bereits bekannten Säugern ist die große Mehrheit der Zapfen vom L-Typ, die Blau-Zapfen bilden eine Minderheit. Abbildung 6 zeigt dies für drei Spezies. Die Antikörper färben die Opsine in den Außengliedern der Zapfen, die ungefärbten Innenglieder (die den Zapfen ihren Namen geben) sind aber beim Wildschwein als dickere eiförmige Strukturen zu erkennen.

Abb. 6 Zapfentypen und ihre Verteilung bei einigen Säugern. Immunocytochemische Anfärbung der L-Zapfen und Blau-Zapfen mit pigment-spezifischen Antikörpern in retinalen Flächenpräparaten, nur die das Opsin enthaltenden Außenglieder sind intensiv gefärbt. (A - F): Periphere Retina.

Wildschwein: (A) L-Zapfen, (B) Blau-Zapfen;

Wolf: (C) L-Zapfen, (D) Blau-Zapfen;

Ratte: (E) L-Zapfen, (F) Blau-Zapfen.

(G, H): Höhere L-Zapfendichten in der zentralen Retina beim Wildschwein (G) und Wolf (H). Details siehe Text.

Alle Aufnahmen bei gleicher Vergrößerung, Skala 50 µm.

Das Wildschwein mit seiner hohen peripheren Zapfendichte ($18.000/\text{mm}^2$) besitzt einen dichten Rasen regelmäßig angeordneter L-Zapfen (87%; Abb. 6A), die Blau-Zapfen (13%; Abb. 6B) stehen teils in Gruppen, teils vereinzelt. Beim Wolf ist die periphere Zapfendichte geringer ($6000/\text{mm}^2$), aber wieder ist das Mosaik der L-Zapfen (90%; Abb. 6C) regelmäßiger als das der Blau-Zapfen (10%; Abb. 6D). Auch die Ratte mit ihrer noch niedrigeren Zapfendichte ($3200/\text{mm}^2$) zeigt das gleiche Bild (84% L-Zapfen, 16% Blau-Zapfen; Abb. 6E, F).

Die Abbildungen 6A-F stammen aus peripheren Retinagebieten; zum Vergleich ist in Abb. 6G, H die deutlich höhere Populationsdichte der L-Zapfen in der zentralen Retina von Wildschwein ($21.000/\text{mm}^2$) und Wolf ($23.000/\text{mm}^2$) dargestellt; die Dichte der Blau-Zapfen nimmt zentral ebenfalls zu. Die angeführten Zahlen belegen eine gewisse Variationsbreite im Anteil der Blauzapfen, beim Pferd kann er bis zu 25% betragen. Bei den Primaten beträgt der Anteil an Blau-Zapfen 10%, trotzdem nehmen wir die Farbe Blau genauso stark wahr wie andere Farben. Es muß also auf nachgeschalteten Ebenen eine kompensierende Verstärkung des Blausignals stattfinden, deren Mechanismus noch ungeklärt ist.

Unsere Befunde stärken die Schlußfolgerung, daß die Säuger im allgemeinen Dichromaten sind. Auffällig ist in Abbildung 6, daß in der Reihe Wildschwein - Wolf - Ratte parallel zur Abnahme der Zapfendichte die das Opsin enthaltenden lichtempfindlichen Außenglieder der Zapfen dünner und länger werden. Bei den nachtaktiven Tieren ist die Gestalt der Zapfen insgesamt stäbchenähnlicher als bei den tagaktiven Tieren, weshalb sie bei den ersteren lange Zeit unentdeckt blieben. Vielleicht gibt ihnen das auch funktionell eine den Stäbchen ähnliche höhere Lichtempfindlichkeit.

Die Existenz von zwei Zapfentypen ist zwar eine notwendige Voraussetzung, aber noch nicht der hinreichende Beweis für die Farbtüchtigkeit einer Spezies. Die Farbsignale der Zapfen müssen auch in den nachgeschalteten Verarbeitungsstufen bewahrt werden und dürfen sich nicht unspezifisch mit anderen Signalanteilen mischen. Bei den Primaten sind farbspezifische Neurone in der Retina und in

der Sehrinde des Großhirns durch ausführliche Untersuchungen belegt worden, bei den meisten anderen Säugern weiß man wenig darüber. Der direkteste und definitive Beweis für die Farbtüchtigkeit einer Spezies ist der (in der Praxis schwierige und mit vielen experimentellen Fallstricken behaftete) Verhaltensversuch. Dieser Beweis konnte bei verschiedenen Säugern (etwa Hund, Katze, Schaf, Hörnchen, Kaninchen) erbracht werden; bei weiteren Arten (etwa Wolf, Musteliden, Schwein, Rind, Ziege, Rothirsch) gibt es gute Hinweise auf Farbtüchtigkeit. Die meisten Angaben sind dem Übersichtsartikel von JACOBS (1993) entnommen, der die Befunde kritisch diskutiert; weitere Angaben finden sich zum Beispiel bei BACKHAUS (1959), GEWALT (1959) und EISFELD (1966). Die verbreitete Auffassung, daß die meisten Säuger farbenblind sind, muß nach heutigem Stand der Forschung revidiert werden. JACOBS (1993) vermutet ein Kontinuum

der Farbtüchtigkeit vom exzellenten Farbensinn der trichromatischen Primaten über ein robustes dichromatisches Farbsehen der Säugerarten mit mittleren Zapfendichten bis hin zu einem bescheidenen Farbunterscheidungsvermögen der nachtaktiven zapfenarmen Dichromaten.

Die „leuchtenden Augen der Tiere“

Neben der Stäbchen-Dominanz in der Retina und einer weit expandierbaren Pupille gibt es bei einigen Säugergruppen eine weitere Anpassung der Augen an niedrige Lichtintensitäten. Dies ist das Tapetum lucidum, eine hinter der Retina liegende reflektierende Schicht (Abb. 7), die das durch die Retina gefallene Licht noch einmal zurückwirft und dadurch die Lichtausbeute der Photorezeptoren erhöht. Bereits seit Mitte des vorigen Jahrhunderts wurden die „leuchtenden Augen der Wirbel-

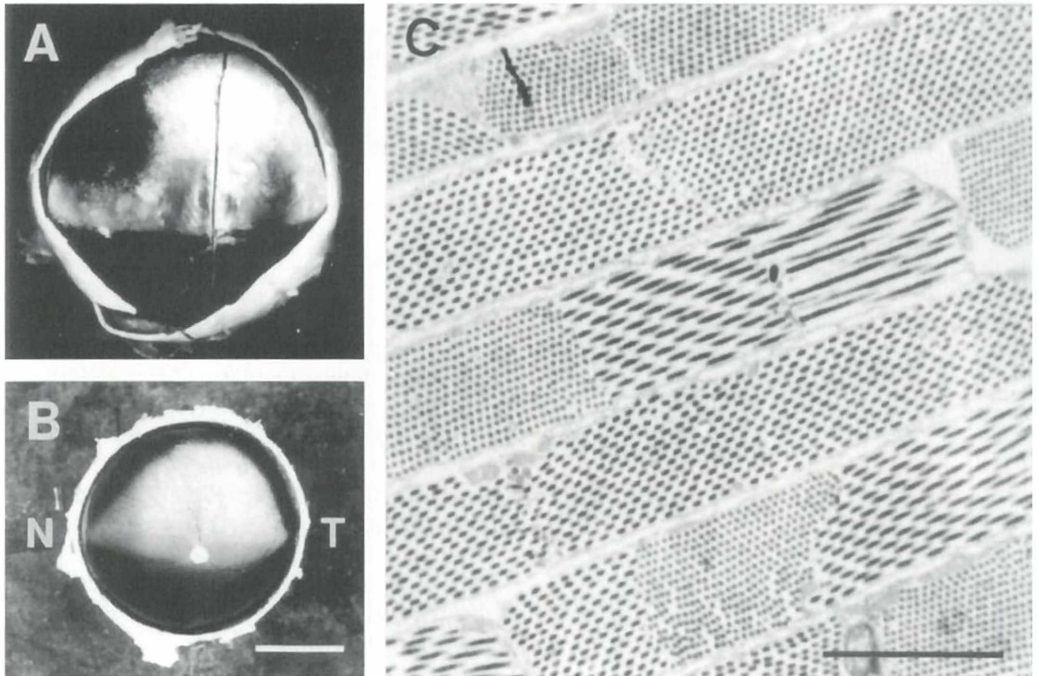


Abb. 7 Tapetum lucidum. Der Augenhintergrund von Damhirsch (A) und Wolf (B) zeigt ein reflektierendes Tapetum, das auf die obere Augenhälfte beschränkt und unterschiedlich geformt ist. Zur Aufnahme wurde der vordere Teil des Auges mit Linse und Glaskörper entfernt. Beides sind linke Augen (T: temporal, N: nasal), die Vergrößerung ist gleich; Skala 1 cm. (C) Elektronenmikroskopische Aufnahme des Tapetum cellulosum einer Katze im Querschnitt; Skala 5 μ m. Details siehe Text.

thiere“, also das Tapetum lucidum, histologisch und chemisch untersucht. BRÜCKE (1845) beschrieb in seiner auch heute noch leistungswerten Arbeit systematisch das Vorkommen des Tapetum lucidum und definierte bei den Säugern anhand histologischer Unterschiede zwei Typen, das Tapetum fibrosum und das Tapetum cellulosum.

Das Tapetum fibrosum ist eine extrazelluläre Matrix von Fibrillen, die dicht und regelmäßig gepackt sind und an ihren Grenzflächen das Licht durch Interferenz diffus reflektieren. Es kommt bei den Huftieren vor (Abb. 7A) und besteht, zumindest beim Rind, aus Kollagen. Je nach Packungsstruktur zeigt die Interferenz ein ganzes Spektrum von Reflexionsfarben. Die Carnivoren (Abb. 7B) besitzen ein Tapetum cellulosum, eine mehrlagige Schicht von pflastersteinartig angeordneten Zellen, die als reflektierende Einlagerungen regelmäßig und parallel angeordnete Stäbchen oder Fibrillen enthalten (Abb. 7C); dadurch findet ebenfalls Interferenz statt. Die Stäbchen erscheinen in der elektronenmikroskopischen Aufnahme dunkel, weil sie einen hohen Anteil an Zink enthalten. Die Orientierung der Stäbchen ändert sich von Zelle zu Zelle, wodurch insgesamt eine diffuse Reflexion erzeugt wird. Das Tapetum cellulosum der Carnivoren reflektiert in leuchtendem Gelb bis Grün.

Unter den Säugern kommt das Tapetum bei allen Huftieren und Carnivoren vor, die einzige mir bekannte Ausnahme ist das Schwein (CHIEVITZ, 1891; BRÜCKNER et al., 1961a, b; JOHNSON, 1968; eigene Beobachtungen). Bei den anderen landlebenden Ordnungen besitzen nur ganz wenige Spezies ein Tapetum; verbreitet ist es wieder bei den aquatischen Robben und Walen (eine ausführliche Übersicht gibt LAUBER, 1936). Das Tapetum fast aller terrestrischen Säuger ist auf den oberen Teil des Fundus (Augenhintergrundes) beschränkt, sein unterer Abschluß ist meist eine scharfe horizontal verlaufende Grenze etwa auf Höhe des blinden Flecks. Bei den Paarhufern bedeckt das Tapetum temporal die obere Fundushälfte, nasal läuft es in einen breiten Streifen aus, der die streifenförmige Area hinterlegt (Abb. 7A). Bei den Carnivoren bedeckt es die ganze obere Fundushälfte halbkreisförmig, nur die Peripherie ist ausgespart (Abb.

7B; BRÜCKNER et al., 1961a, beschreiben allerdings bei einigen Großkatzen ein in die untere Fundushälfte reichendes Tapetum). Die obere Fundushälfte empfängt das Bild der unteren Gesichtsfeldhälfte. Es wurde deshalb gefolgert, daß das Tapetum ein Kompensationsmechanismus ist, der die geringeren Lichtintensitäten auf dem Boden unter der Horizontlinie und die höheren Lichtintensitäten des Himmels ausgleicht. Bei den aquatischen Säugern bedeckt das Tapetum den ganzen Fundus, dort wäre es ein Lichtverstärker im gesamten Gesichtsfeld, das ja unter Wasser keinen Horizont enthält.

Die völlig unterschiedliche Morphologie des Tapetum cellulosum der Carnivoren und des Tapetum fibrosum der Huftiere legt nahe, daß es sich dabei um phylogenetisch unabhängige, konvergente Entwicklungen des Reflektors handelt; das Tapetum muß also wesentliche Vorteile bieten. Warum kommt es dann nicht häufiger vor? Helligkeitsunterschiede zwischen oberem und unterem Gesichtsfeld sind auch bei Tageslicht vorhanden, und dennoch haben die meisten tagaktiven Säuger (etwa Primaten und Erdhörnchen) kein Tapetum. Hier kommt vielleicht ein Nachteil des Tapetums ins Spiel. Seine diffuse Reflexion streut das Licht und vermindert die Schärfe der Abbildung. Da bei Tageslicht die Zapfen optimal funktionieren und keine Lichtverstärkung brauchen, mag dieser Nachteil gegen die Entwicklung eines Tapetums gewirkt haben. Vielleicht haben deshalb die tagaktiven Schweine mit ihrer hohen Zapfendichte als einzige Paarhufer kein Tapetum. Aber auch die meisten nachtaktiven Säuger (etwa Nager), die ja von einer höheren Lichtausbeute am meisten profitieren würden, besitzen kein Tapetum. Vielleicht sind ihre Retinae durch den hohen Stäbchenanteil so gut an die Dunkelheit angepaßt, daß ein Tapetum nicht nötig ist. Jedenfalls findet sich ein Tapetum hauptsächlich bei dämmerungsaktiven Tieren oder solchen, die arrhythmisch tags und nachts aktiv sind. Sie haben einen verhältnismäßig hohen Zapfenanteil als Anpassung an die Tageshelligkeit und müssen dennoch auch bei geringen Helligkeiten gut sehen können. Bei dieser Balance mag das Tapetum einen signifikanten Vorteil bieten. Warum haben dann die dämmerungsakti-

ven Hasen und Kaninchen kein Tapetum, obwohl ihre Zapfenanteile denen der Carnivoren gleichen? Vielleicht haben sie die Anpassung an wechselnde Helligkeiten und die Kompensation zwischen oberem und unterem Gesichtsfeld nicht auf der optischen, sondern auf der neuronalen Ebene erreicht und spezielle retinale Verschaltungen entwickelt. Das Tapetum ist möglicherweise nur einer von mehreren Wegen, die der Evolution offenstanden. Gegenwärtig läßt sich über die genaue Funktion und den adaptiven Vorteil des Tapetum lucidum nur spekulieren.

Der Beitrag hat an Beispielen dargestellt, daß es einen allgemeinen Grundbauplan des Säugetierauges gibt, der allerdings sehr flexibel ist. Die Nützlichkeit einiger Spezialisierungen können wir bei heutigem Kenntnisstand aber nur behaupten oder vermuten. Das Material für weitere vergleichende Untersuchungen ist oft schwierig zu beschaffen; hier sind wir auf die Mithilfe von Wildbiologen, Hegern und Zoos und auf internationale Kooperation angewiesen.

Literatur

- BACKHAUS, D. (1959): Experimentelle Untersuchungen über die Sehschärfe und das Farbsehen einiger Huftiere. - *Z. Tierpsychol.* 16: 445-467.
- BRÜCKE, E. (1845): Anatomische Untersuchungen über die sogenannten leuchtenden Augen bei den Wirbeltieren. - Müller's Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med. 1845: 387-406.
- BRÜCKNER, R.; SUTTER, E.; HURTER, G.; SCHENKEL, R. (1961a): Beiträge zur Biologie des Auges. 1. Mitteilung: Über die Netzhaut von Feliden und Caniden. - *Biol. Zentralbl.* 80: 37-66.
- BRÜCKNER, R.; SUTTER, E.; HURTER, G. (1961b): Beiträge zur Biologie des Auges. 2. Mitteilung: Über die Netzhaut von Huftieren. - *Biol. Zentralbl.* 80: 129-138.
- CHEVITZ, J. H. (1891): Ueber das Vorkommen der Area centralis retinae in den vier höheren Wirbelthierklassen. - *Arch. Anat. u. Physiol., Suppl.* 15: 311-334.
- EISFELD, D. (1966): Untersuchungen über das Farbsehvermögen einiger Wildcaniden. - *Z. f. wiss. Zool.* 174: 177-225.
- GEWALT, W. (1959): Beiträge zur Kenntnis des optischen Differenzierungsvermögens einiger Musteliden mit besonderer Berücksichtigung des Farbsehens. - *Zool. Beitr.* 5: 117-175.
- GRZIMEKS Enzyklopädie Säugetiere (1988), Band 5, Kinder Verlag, München.
- HEBEL, R. (1976): Distribution of retinal ganglion cells in five mammalian species (pig, sheep, ox, horse, dog). - *Anat. Embryol.* 150: 45-51.
- HUGHES, A. (1977): The topography of vision in mammals of contrasting life style: Comparative optics and retinal organization. In: *Handbook of Sensory Physiology*, Vol. VII/5: The Visual System in Vertebrates (F. Cresciniti, Hrsg.), pp. 613-756, Springer Verlag, Berlin.
- JACOBS, G. H. (1993): The distribution of colour vision among the mammals. - *Biol. Rev.* 68: 413-471.
- JOHNSON, G. L. (1968): Ophthalmoscopic studies on the eyes of mammals. - *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* 254: 207-220 & Plates 1-26.
- LAUBER, H. (1936): Die Aderhaut (Chorioidea). In: *Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen* (W. v. Möllendorff, Hrsg.), 3. Band: Haut und Sinnesorgane, 2. Teil: Auge, pp. 91-134, Springer Verlag, Berlin.
- NATHANS, J. (1989): Die Gene für das Farbsehen. - *Spektr. d. Wiss.*, April 1989: 68-75.
- PEICHL, L. (1991): Alpha ganglion cells in mammalian retinae: Common properties, species differences, and some comments on other ganglion cells. - *Vis. Neurosci.* 7: 155-169.
- PEICHL, L. (1992a): Prinzipien der Bildverarbeitung in der Retina der Säugetiere. - *Biol. i. u. Zeit* 22: 45-53.
- PEICHL, L. (1992b): Topography of ganglion cells in the dog and wolf retina. - *J. Comp. Neurol.* 324: 603-620.
- WÄSSLE, H.; BOYCOTT, B. B. (1991): Functional architecture of the mammalian retina. - *Physiol. Rev.* 71: 447-480.

Viele aus der Literatur entnommenen Einzeldaten wurden nicht mit Zitaten belegt. Diese Quellen und weitere Literatur können beim Verfasser erfragt werden.

Zusammenfassung

Der Übersichtsartikel beschreibt einige spezies-spezifische Unterschiede im Bau der Säugetieraugen und interpretiert sie als Anpassungen an verschiedene Lebensweisen. Die Augenstellung bestimmt die Gesichtsfeldgröße und den Bereich der binokularen Tiefenwahrnehmung. Die Dichteverteilung der Nervenzellen über die Netzhaut bestimmt das visuelle Auflösungsvermögen beim fixierenden Beobachten und bei der Wahrnehmung des Horizontes. Augenstellung und Zellverteilung unterscheiden sich bei Beutetieren einerseits und Raubsäugetieren andererseits. Auf der Photorezeptorebene korreliert das Mischungsverhältnis zwischen Zapfen und Stäbchen mit den Lichtverhältnissen, unter denen eine Spezies aktiv ist. Als weitere Anpassung an das Leben bei wechselnden Lichtverhältnissen besitzen einige Arten ein reflektierendes Tapetum lucidum, dessen genaue Funktion allerdings ungeklärt ist. Fast alle Säuger sind Dichromaten, sie besitzen zwei Zapfentypen mit unter-

schiedlicher spektraler Empfindlichkeit (Blau-Zapfen und L-Zapfen) und sollten daher Farben wahrnehmen können. Für mehrere Spezies wurde dies auch durch Verhaltensexperimente bestätigt. Der Grundbauplan des Säugetauges zeigt insgesamt eine beachtliche adaptive Flexibilität.

Summary

Title of the paper: Eyes of mammals: Adaptations to different habitats and life styles.

The review describes some species-specific differences in the construction of mammalian eyes and discusses them as adaptations to contrasting life styles. The position of the eyes defines the field of view and the region in which binocular depth perception is possible. The density of specific neuronal populations across the retina defines the visual acuity with which the point of fixation and the horizon can be resolved. Both eye position and neuron density differ between mammals that are predators and those that are prey. At the level of the photoreceptors, the proportion of rods to

cones correlates with the light levels at which the species are active. Some species have a Tapetum lucidum as a further adaptation to changing light levels; its detailed role, however, is poorly understood. Nearly all non-primate mammals are dichromats with two types of cones (blue cones and long wavelength sensitive L-cones) and should thus perceive colours. For some species this has been confirmed by behavioural experiments. These differences demonstrate an adaptive flexibility of the basic blueprint of the mammalian eye.

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt K. Burow, Hanau, Prof. Dr. D. Kruska, Kiel, und Dr. U. Wenzel, Leipzig, für die Beschaffung der Augen verschiedener Wildsäuger. Prof. Dr. J. Nathans, Baltimore, danke ich für die großzügige Bereitstellung der Antiseren gegen die Zapfepigmente. D. Sandmann hat einige der Photorezeptordaten erhoben und das Manuskript kritisch durchgesehen. H. Ahmed danke ich für ihre exzellente technische Hilfe bei der Histologie, der Datenauswertung und den Illustrationen.

Anschrift des Verfassers:

Priv.-Doz. Dr. LEO PEICHL
Max-Planck-Institut für Hirnforschung
Neuroanatomische Abteilung
Deutschordenstr. 46
D-60528 Frankfurt am Main

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Jagd- und Wildforschung](#)

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [21](#)

Autor(en)/Author(s): Peichl Leo

Artikel/Article: [Die Augen der Säugetiere: Anpassungen an unterschiedliche Lebensräume und Lebensweisen 261-275](#)