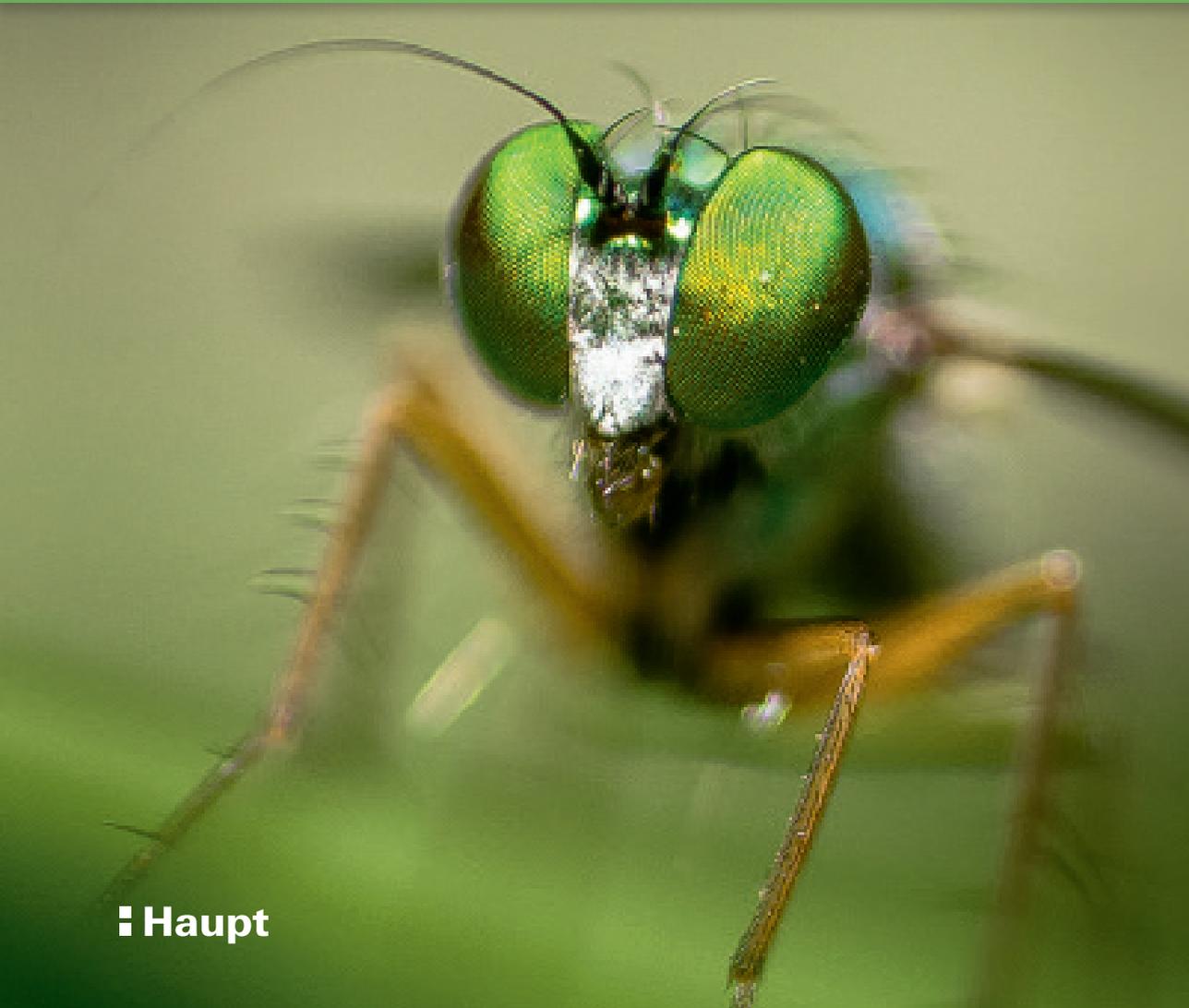




Esther Peterhans

Der Sehsinn der Tiere

Einführung in die neuronalen Grundlagen des Sehens



■ Haupt

Esther Peterhans

Der Sehsinn

der Tiere

Haupt
NATUR

Esther Peterhans

Der Sehsinn der Tiere



Einführung in die neuronalen Grundlagen des Sehens

Haupt Verlag

Dr. Esther Peterhans ist Neurobiologin. Tiermedizinstudium und Promotion in Veterinärphthalmologie. 1991 Habilitation in visueller Neurophysiologie und Alfred-Vogt-Preis der Schweizerischen Ophthalmologischen Gesellschaft. 1992–2000 Leiterin des visuellen Forschungslabors der Neurologischen Klinik des Universitätsspitals Zürich und Privatdozentin für visuelle Neurophysiologie an der Universität Bern.

Umschlagabbildungen

Vorne Tony Hisgett/Flickr/CC-BY-SA-2.0 (Bartkauzauge); Regine Balmer (Katzenauge); Joxerra Aihartza/Wikimedia Commons/CC-BY-SA-3.0 (Kreuzkrötenauge); virgonira/Depositphotos (Pferdeauge); Nure Alahi Sagor/Wikimedia Commons/CC-BY-SA-4.0 (Insektenauge)

Rücken kornienko/Bigstock (Katzenauge)

Hinten aaleksander/Bigstock (Hundeaugen)

1. Auflage: 2015

ISBN 978-3-258-07913-4 (Buch)

ISBN 978-3-258-47913-2 (E-Book)

Alle Rechte vorbehalten.

Copyright © 2015 Haupt Bern

Jede Art der Vervielfältigung ohne Genehmigung des Verlages ist unzulässig.

Lektorat: Claudia Huber, D-Erfurt

Gestaltung und Satz: Roman Bold & Black, D-Köln

www.haupt.ch

Inhalt

 7	1 Augen und Gesichtsfeld
 21	2 Optik
 35	3 Sehschärfe
 55	4 Verlauf der Sehbahn
 69	5 Funktionen der Sehbahn
 85	6 Farbsehen
 105	7 Grundlagen des Formsehens
 119	8 Bewegungssehen
 135	9 Höhere Funktionen
152	Dank
153	Literatur
168	Bild- und Quellennachweis
174	Register



Kapitel 1

Augen und Gesichtsfeld



Funktion

Der Sehsinn hat die Aufgabe, den Lebewesen Informationen über die nähere und weitere Umgebung zu liefern, sei es für die Futtermittelaufnahme oder zum Erkennen von Freunden und Feinden. Er nutzt einen bestimmten Bereich der elektromagnetischen Wellen, die in der Umwelt vorhanden sind, und wandelt diese mittels der Sinneszellen der Netzhaut des Auges in elektrische Signale um. Diese Signale werden über viele verschiedene Stufen verschaltet, angefangen von der Netzhaut über den Sehnerv bis zum Gehirn. Das Gehirn erzeugt aus diesen Signalen die visuelle Wahrnehmung der Umwelt.

Im Laufe der Evolution haben sich zwei verschiedene Augentypen entwickelt, die nachfolgend besprochen werden: die Becheraugen und die Facettenaugen. Becheraugen findet man vor allem bei Wirbeltieren und Mollusken, Facettenaugen vor allem bei Arthropoden.

Becheraugen

Entwicklung. **Abb. 1.1** zeigt vier Arten von Becheraugen (Land & Nilsson, 2006). Der ursprünglichste Typ (A) besteht aus einem einfachen Becher mit einer Öffnung für den Lichteinfall und im Kreis angeordneten Sinneszellen (als gepunktete Fläche dargestellt). Das Licht wird direkt aufgenommen, ohne dazwischengeschaltete Optik. Diesen Augentyp findet man bei aquatischen

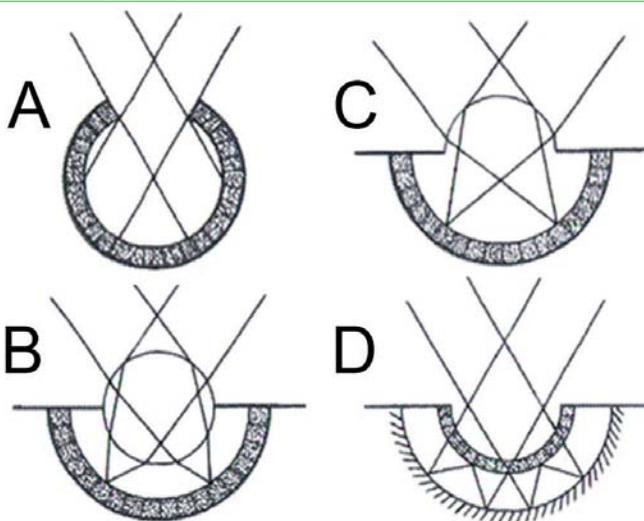


Abbildung 1.1

Becheraugen.

(A) Einfaches Becherauge mit einer Öffnung für den Lichteinfall und halbkreisförmig angeordneten Sinneszellen (gepunktete Fläche).

(B) Becherauge mit Linse.

(C) Becherauge mit Hornhaut.

(D) Becherauge mit einer hinter den Sinneszellen gelegenen Gewebeschicht (schraffierte Fläche), die das einfallende Licht reflektiert.

[Nach Land & Nilsson, 2006]

Wirbellosen, z. B. bei Strudelwürmern (Turbellaria), Kopffüßern (Nautilidae) oder Riesenschnecken (Tridacnidae). Diese Augen ermöglichen den Tieren das Erkennen von Hell und Dunkel in der Umgebung und informieren sie über Lichtquellen. Riesenschnecken haben mehrere dieser Augen und sehen damit auch andere Lebewesen wie z. B. Fische (Land, 2003). Das Zufügen einer Linse zum Becherauge (B) reduziert das Streulicht und verbessert die Bündelung des Lichts auf die Sinneszellen. Dieser Augentyp kommt bei Mollusken und frühen Wirbeltieren vor. Im Laufe der Evolution, beim Übergang zum Leben auf dem Land, sind Becheraugen mit einer Hornhaut entstanden (C), die einerseits das Auge schützt und andererseits als brechendes Medium dient. Die Augen der heutigen Säugetiere enthalten beides, Hornhaut und Linse, wobei je nach Lebensweise der größte Teil der Brechkraft auf die Hornhaut oder die Linse fällt (s. Kapitel 2). Den vierten, eher seltenen Typ Becherauge (D) findet man bei Jakobsmuscheln (*Pecten*). Diese Augen enthalten ein Gewebe (schraffierte Fläche in der Abbildung), vergleichbar mit einem Hohlspiegel, welches das einfallende Licht reflektiert und so die Lichtempfindlichkeit der Augen erhöht.

Augen der Säugetiere. Abb. 1.2 zeigt ein Schema des menschlichen Auges, eines der am besten untersuchten Augen in der Klasse der Säugetiere. Dieses Auge besteht aus einem optischen Apparat mit Hornhaut (1) und Linse (3).

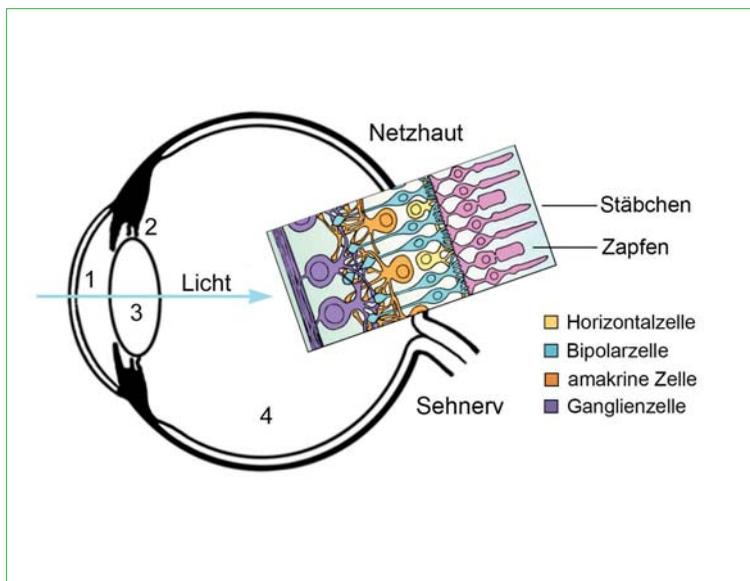


Abbildung 1.2

Schema des menschlichen Auges. Die Lichtbrechung geschieht hauptsächlich an der Hornhaut und weniger an der Linse. Die Linse wird durch den Ziliarkörper (Zonulafasern und Muskelring) in Position gehalten. Die Netzhaut (*Retina*) besteht aus Sinneszellen (Stäbchen, Zapfen), die das einfallende Licht in elektrische Signale umwandeln. Diese werden in einem Geflecht von Nervenzellen verschaltet bis zu den Ganglienzellen, deren Fasern die Signale über den Sehnerv ins Großhirn weiterleiten.

Legende: 1, Hornhaut; 2, Ziliarkörper; 3, Linse; 4, Glaskörper. Einschub: Netzhautausschnitt aus dem Original von Abb. 5.5.

Die Sinneszellen (*Fotorezeptoren*) liegen im Augenhintergrund, in der Netzhaut (*Retina*). Gewisse, vor allem nachtaktive Tierarten haben als äußerste Schicht der Netzhaut eine Struktur entwickelt, das *Tapetum lucidum* (in der Abbildung rechts der Sinneszellen zu denken), welches das einfallende Licht

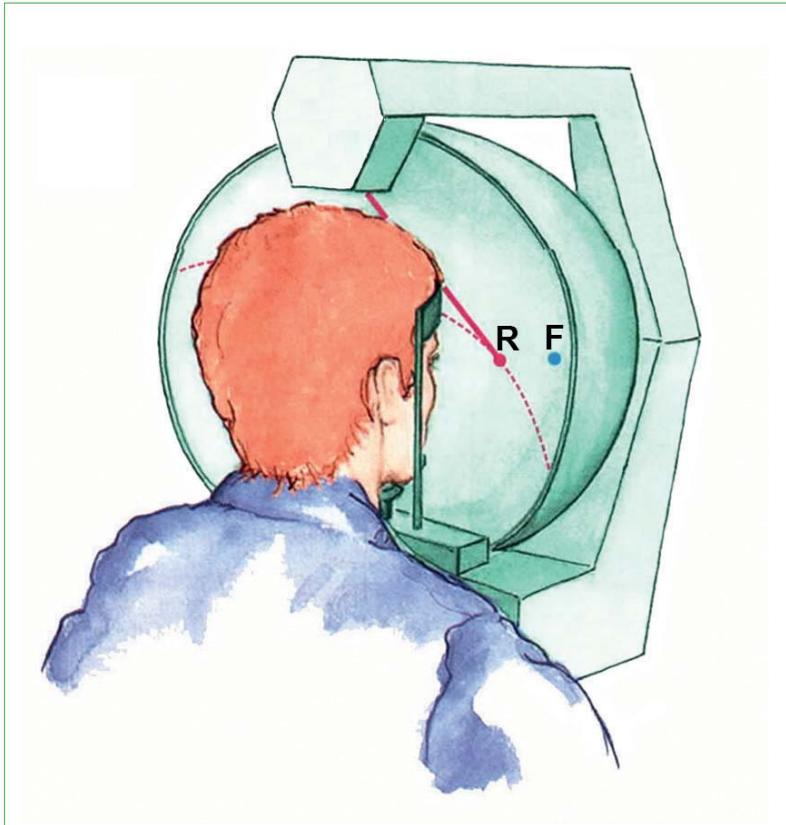
reflektiert. Dadurch passiert das Licht die Sinneszellen zweimal, einmal beim Eintritt ins Auge und ein zweites Mal beim Austritt. Diese Reflexion erhöht die Lichtempfindlichkeit des Auges und verbessert das Dämmerungs- und Nachtsehen, z. B. bei Katzen, Hunden oder Füchsen.

Der vergrößerte Netzhautausschnitt zeigt schematisch die verschiedenen Zellschichten, ausgehend von den Fotorezeptoren ganz rechts bis zu den wegführenden Fasern der Ganglienzellen links. Säugetiere haben zwei Arten von Fotorezeptoren, die beim Menschen aufgrund ihrer Form als Stäbchen und Zapfen bezeichnet werden. Die Stäbchen generieren das Schwarz-Weiß-Sehen. Sie sind hoch lichtempfindlich und reagieren auch in der Dämmerung und bei Nacht. Die Zapfen generieren das Tag- und Farbsehen und benötigen mehr Licht. Die Fotorezeptoren übertragen ihre Signale an das nachfolgende Nervenzellgeflecht (Horizontal- und Bipolarzellen, amakrine Zellen sowie Ganglienzellen), wo sie mehrfach verschaltet werden. Die Fasern der Ganglienzellen leiten die Signale über den Sehnerv weiter ins Gehirn.

Gesichtsfeld

Das Gesichtsfeld entspricht dem Teil der Umwelt, der von einem (*monokular*) oder von beiden Augen (*binokular*) gesehen wird. Seine Lage und Größe ist abhängig von der Stellung der Augen und der Verteilung der Sinneszellen in der Netzhaut. Diese beiden Eigenschaften stehen im Zusammenhang mit der Lebensweise der Tiere. Bei Primaten, Katzenartigen und Greifvögeln z. B. sind die Augen eher nach vorne gerichtet, während Huftiere, Nager und Singvögel mehr seitlich gerichtete Augen haben. Die Stellung der Augen kann über den Winkel zwischen der optischen Achse der Augen und der Sehachse definiert werden (s. Kapitel 3, Abb. 3.2). Je größer dieser Winkel, desto seitlicher die Augenstellung. Nachfolgend werden die Methoden zur Bestimmung des Gesichtsfelds von Mensch und Tieren besprochen.

Primaten. Beim Menschen und bei Tieren, die für Verhaltensaufgaben trainiert werden können (z. B. Affen), kann das Gesichtsfeld mittels *Perimetrie* vermessen werden. Dabei werden die Probanden (Testpersonen, Versuchstiere) angewiesen oder im Fall von Tieren trainiert, ihren Blick auf einen Punkt zu fixieren und das Aufblitzen eines zweiten Lichts in der Peripherie durch Knopfdruck oder Ziehen eines Hebels anzuzeigen. Beim Menschen wird die Perimetrie im Rahmen der augenärztlichen Untersuchung durchgeführt (s. [Abb. 1.3](#)). Der Patient legt sein Kinn in eine Kopfstütze und hält damit den Kopf in einer fixen Position und den Blick auf einen Fixationspunkt (F) im Zentrum einer Hohlkugel gerichtet. Nun werden Testreize (R) unterschiedlicher Größe und Helligkeit an verschiedenen Stellen der Halbkugel präsentiert. Die Positionen der Reize werden zufällig gewählt, damit der Patient nie weiß, wo der nächste erscheint. Sobald er den Testreiz bemerkt, muss er dies durch Knopfdruck anzeigen. Heute sind Perimeter hocheffiziente, digital gesteuerte Geräte, welche die optischen Reize automatisch präsentieren und die Reaktionen der Patienten

**Abbildung 1.3**

Schema des Hohlkugelperimeters zur Bestimmung des Gesichtsfeldes des Menschen. Der Proband fixiert seinen Blick auf den Punkt (F); der Testpunkt (R) wird zufällig, an verschiedenen Stellen über den Schirm verteilt, präsentiert. [Nach Eysel, 1996]

digital speichern. Die Resultate werden ausgewertet und in der Form einer Grafik präsentiert. Die Wellenlänge der Lichtreize liegt oft im mittleren, «grün-gelben» Bereich, damit möglichst viele Sinneszellen (Stäbchen und Zapfen) aktiviert werden. Werden Testreize unterschiedlicher Wellenlängen benutzt, so ergibt sich für jede Wellenlänge ein etwas anderes Gesichtsfeld, entsprechend der Verteilung der relevanten Fotorezeptoren (s. Kapitel 5). Bei Tieren, die nur schwer trainierbar sind, erfolgt die exakte Messung des Gesichtsfeldes meistens an toten Tieren. Dabei wird die Verteilung der Fotorezeptoren oder der Ganglienzellen in der Netzhaut herangezogen sowie die Augenstellung und die natürliche Kopfhaltung des Tieres (Píša, 1939).

Abb. 1.4A zeigt das Gesichtsfeld des Menschen (Hughes, 1977). Der vordere Sektor (schraffiert) entspricht dem binokularen Feld, die seitlichen Sektoren (gepunktet) den monokularen Feldern. In **Abb. 1.4B** ist das Resultat der Perimetrie (Durchführung wie oben beschrieben) dargestellt. Die violette Linie gibt die Grenze des linken monokularen Felds an, die blaue Linie die Grenze des rechten monokularen Felds. Der Überlappungsbereich entspricht dem binokularen Feld. Bei Primaten mit nach vorne gerichteten Augen ist dieses Feld groß und dient u. a. der Kontrolle der vielseitig beweglichen Hände.

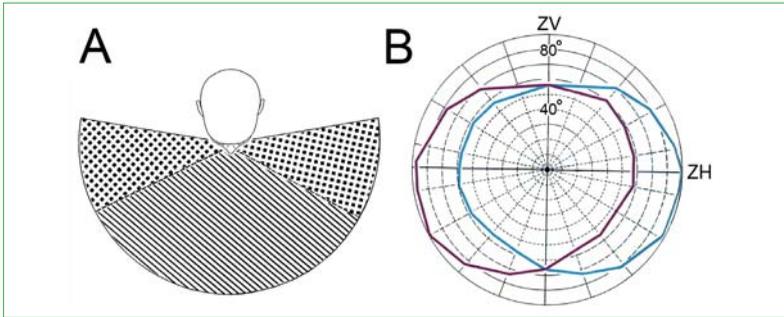


Abbildung 1.4

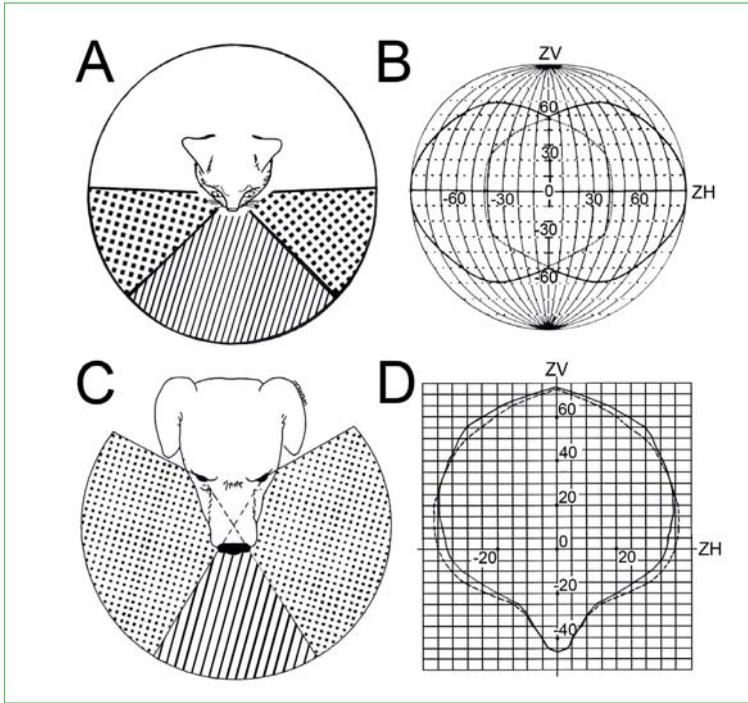
Gesichtsfeld des Menschen. (A) Die schraffierte Fläche entspricht dem binokularen Feld. Es ist nach vorne gerichtet und über beide Augen einsehbar. Die gepunkteten Flächen entsprechen den monokularen Feldern. (B) Resultat der in Abb. 1.3 dargestellten Methode der Perimetrie. Das Zentrum des Felds entspricht dem Fixationspunkt. Die blaue Linie umrandet das monokulare Feld des rechten Auges, die violette dasjenige des linken Auges. Die Überlappung der beiden entspricht dem binokularen Feld. Die Hauptachsen ZH (zero horizontal, engl.) und ZV (zero vertical, engl.) kreuzen im Fixationspunkt. [A: Hughes, 1977; B: Eysel, 1996]

Raubtiere. Katzen haben ebenfalls ein breites binokulares Feld (Abb. 1.5A, schraffierte Fläche), das allerdings etwas schmaler ist als dasjenige des Menschen. Abb. 1.5B zeigt die Grenzen der beiden monokularen Felder der Katze (Tusa et al., 1978). Die Überlappung dieser Felder entspricht dem binokularen Feld.

Bei Hunden ist die Größe des Gesichtsfelds abhängig von der Rasse eines Tieres. Hunde mit länglicher Kopfform wie z. B. Renn- und Jagdhunde haben ein schmaleres binokulares Feld als kurzköpfige Tiere. Abb. 1.5C zeigt das Gesichtsfeld eines Vorstehhundes, schraffiert den binokularen Bereich, gepunktet die monokularen Felder. In Abb. 1.5D sind die Grenzen des gemessenen binokularen Felds eines Vorstehhundes (durchgezogene Linie) und eines Greyhounds (gestrichelte Linie) dargestellt.

Huftiere. Bei Pferden ist das Gesichtsfeld aufgrund ihrer Lebensweise und Nahrungsaufnahme anders organisiert. Abb. 1.6A zeigt das Gesichtsfeld des Pferdes beim Blick nach vorne. Es wurde, wie oben beschrieben, an toten Tieren bestimmt. Der schraffiert dargestellte Bereich entspricht dem binokularen Feld. Es dehnt sich nach unten aus und ist wichtig für die Futteraufnahme und die Wahrnehmung von Hindernissen. Abb. 1.6B zeigt die Grenzen des binokularen Gesichtsfelds für ein englisches Halbblutpferd (durchgezogene Linie) und für ein Fohlen einer Kaltblutrasse (gepunktete Linie). Bei Renn- und Wagenpferden werden die seitlichen, monokularen Felder bisweilen mit Scheuklappen abgedeckt, da die Tiere in diesem Bereich auf Bewegung besonders empfindlich sind. Vorbeifahrende Autos oder andere bewegte Objekte können Fluchtreaktionen auslösen, deren Auftreten durch Scheuklappen minimiert werden kann.

Rüsseltiere. Bei Elefanten ist das binokulare Feld schmaler als beim Pferd. Abb. 1.7 zeigt den Kopf eines erwachsenen indischen Elefanten in frontaler (A) und seitlicher Ansicht (B). Das Gesichtsfeld wurde unter Berücksichtigung der Verteilung der Zellen in der Netzhaut, der Stellung der Augen und der Kopfhaltung ermittelt. Das schmale binokulare Feld liegt im unteren Aktionsfeld des Rüssels (C, schraffierte Fläche). Dieser Bereich dient der Kontrolle der Rüsselbewegungen während der Futteraufnahme und bei sozialen Kontakten.

**Abbildung 1.5**

Gesichtsfeld der Raubtiere. (A) Die gepunkteten Flächen zeigen die monokularen Felder, die schraffierte Fläche das binokulare Gesichtsfeld der Katze.

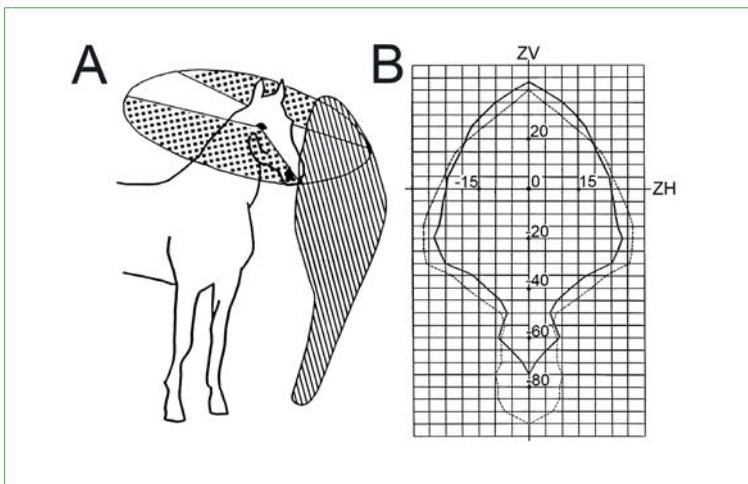
(B) Die Grenzen der monokularen Felder der Katze. Die Überlappung der beiden monokularen Felder entspricht dem binokularen Feld.

(C) Gesichtsfeld des Hundes.

(D) Die Grenzen des binokularen Gesichtsfelds des Hundes (durchgezogene Linie: Vorstehhund; gestrichelte Linie: Greyhound). [A: Hughes, 1977; B: Tusa et al., 1978; C: Miller & Murphy, 1995; D: Piša, 1939]

Die gepunkteten Flächen zeigen die horizontale Ausdehnung der monokularen Felder im Bereich des schärfsten Sehens (s. Kapitel 3).

Vögel. Der Kuhreiher (*Bubulcus ibis*) lebt in Afrika, Südamerika und Südeuropa, meistens in der Nähe von Gewässern und auf Weiden. Er ernährt sich haupt-

**Abbildung 1.6**

Gesichtsfeld des Pferdes. (A) Bereiche der seitlichen, monokularen Felder (punktiert) und des nach vorne gerichteten, binokularen Felds (schraffiert). Für die monokularen Felder ist nur die horizontale Ausdehnung gezeigt, nicht die vertikale. (B) Grenzen des binokularen Gesichtsfelds eines englischen Halbbluts (durchgezogene Linie) und eines Kaltblutfohlens (gepunktete Linie). [B: nach Piša, 1939]

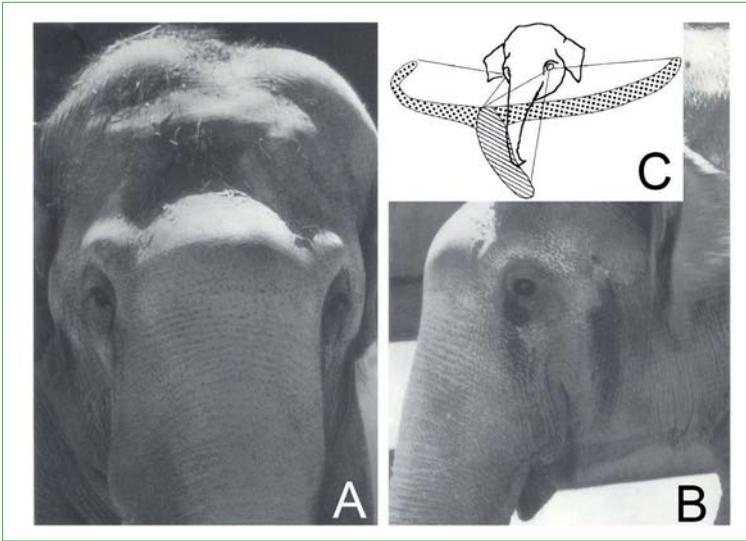


Abbildung 1.7
Gesichtsfeld des Elefanten.
(A) Frontale,
(B) seitliche Ansicht der
Kopfhaltung und der
Augenstellung eines
erwachsenen, männlichen
Tieres.
(C) Horizontale Ausdeh-
nung der monokularen
Felder (gepunktet) und im
Zentrum das binokulare
Feld (schraffiert).
[Nach Stone & Halasz,
1989]

sächlich von Insekten und anderen wirbellosen Tieren, die durch die Weidetiere aufgeschreckt werden. Im letzten Jahrhundert ist er auch in die Schweiz eingewandert und wurde seither vor allem im Mittelland beobachtet (Maumary et al., 2007). **Abb. 1.8A** zeigt ein Männchen im Prachtkleid, **Abb. 1.8B** die Körperhaltung beim Jagen (oben) und Beobachten der Umgebung (unten). Die graue Fläche entspricht dem binokularen Feld in der Medianebene (Martin, 2007). In **Abb. 1.9** ist das sphärische Gesichtsfeld des Kuhreiher dargestellt.

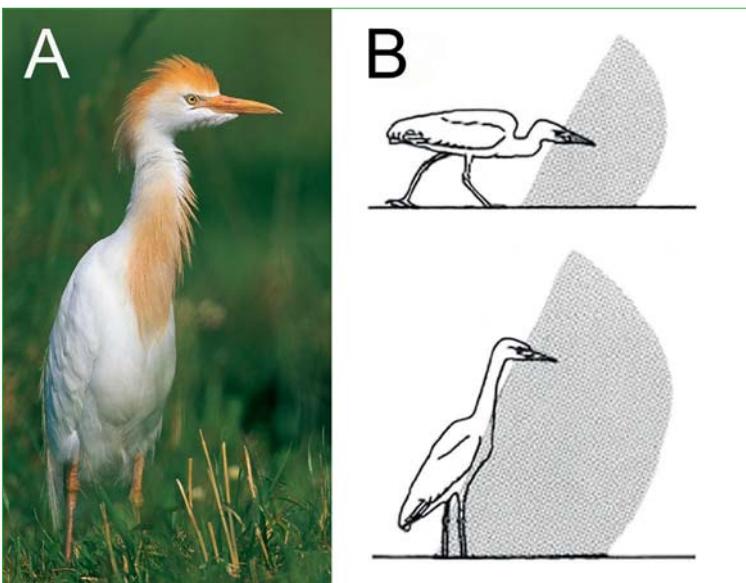


Abbildung 1.8
Gesichtsfeld des
Kuhreiher (1).
(A) Männlicher Reiher im
Prachtkleid.
(B) Binokulares Feld in der
Medianebene, oben beim
Jagen und unten beim
Beobachten des Geländes.
[B: nach Martin, 2007]

Das binokulare Feld (dunkelgrau) reicht von der Kopfmittle ca. $\pm 11^\circ$ zur Seite. In der Vertikalen erstreckt es sich von der Stirn bis senkrecht unter den Schnabel (roter Rhombus). Nach der Optik wären auch die hellgrauen Zonen über beide Augen zugänglich. Da der Netzhaut aber in den entsprechenden Bereichen

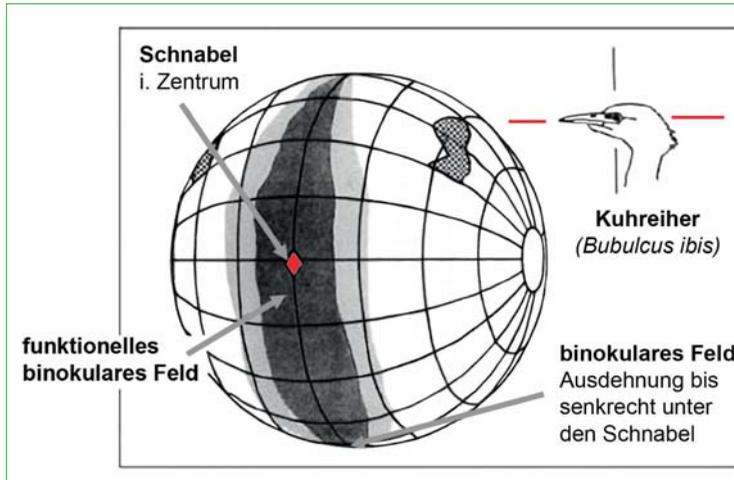


Abbildung 1.9

Gesichtsfeld des Kuhreiher (2). Sphärische Darstellung, in welcher der Äquator der Medianebene entspricht. Der Rhombus (rot) markiert die Lage des Schnabels und die rote Linie im eingeschobenen Bild die horizontale Ebene.

Die dunkelgraue Fläche stellt das binokulare Feld dar, die hellgrauen Zonen den optisch möglichen, aber funktionell blinden Teil des binokularen Felds. Die gepunkteten Flächen zeigen die Lage des Pecten, einer für Vögel typischen Struktur, die mit der Austrittsstelle des Sehnervs verbunden ist.

[Nach Martin, 2007]

die Rezeptoren fehlen, sind sie binokular funktionslos. Als gepunktete Flächen dargestellt ist die Lage des *Pecten*, einer für Vögel typischen Struktur, die ausgehend von der Austrittsstelle des Sehnervs ins Augeninnere zieht. Diese Stelle entspricht dem blinden Fleck. Das Gesichtsfeld wurde mittels Perimetrie bei von Menschen aufgezogenen und trainierten Vögeln ermittelt. Dabei wurde anstelle der beim Menschen verwendeten Halbkugel ein sphärisches Drahtgloch mit Führungen zur Positionierung des Augenspiegels benutzt (Martin & Katzir, 1994).

Abb. 1.10 zeigt die horizontale Ausdehnung des Gesichtsfeldes des Kuhreiher, (A) beim Blick nach vorne (*Konvergenz*) und (B) beim Blick zur Seite (*Divergenz*). Das binokulare Feld in (A) entspricht dem der sphärischen Darstellung von Abb. 1.9. Zusätzlich dargestellt ist das breite blinde Feld am Hinterkopf des Tieres. Beide Felder verändern sich, sobald der Vogel die Augen zur Seite dreht (B). Dabei entsteht sowohl vorne im Bereich des Schnabels wie am Hinterkopf des Tieres ein blindes Feld (hellgrau), wobei dasjenige am Hinterkopf schmäler ist als beim Blick nach vorne (A). Das Sehsystem ist der Lebensweise des Vogels optimal angepasst: Beim Blick nach vorne (A) hat er ideale Sehbedingungen zur Futtersuche, zum Aufheben von Nistmaterial oder zum Füttern der Jungtiere. Beim Blick zur Seite (B) ermöglicht eine Rundschau von fast 360° die Erkennung von Gefahren (Martin, 2007).

In **Abb. 1.11A** ist das sphärische Gesichtsfeld eines Greifvogels, und zwar des Schlangennadlers (*Circaetus gallicus*), dargestellt. Seine Augen sind mehr nach vorne gerichtet als die des Kuhreiher. Die dunkelgraue, zentrale Zone

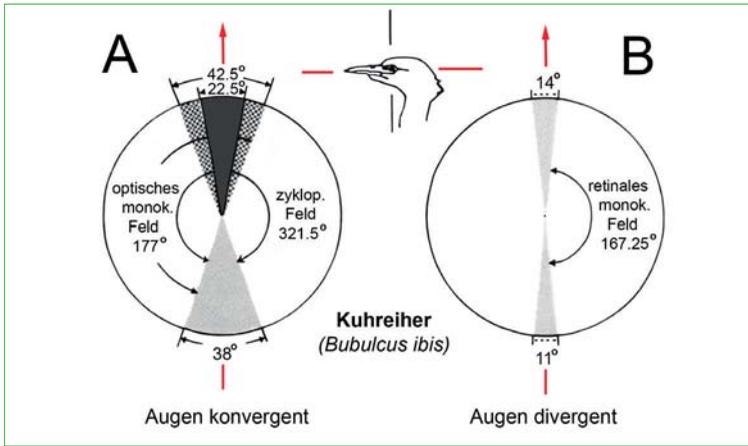


Abbildung 1.10
Gesichtsfeld des Kuhreiher (3). Schnitt durch die horizontale Ebene (rote Linie im eingeschobenen Bild). (A) Gesichtsfeld bei der Blickfixation nach vorne (Konvergenz), (B) Gesichtsfeld beim seitlichen Blick (Divergenz). [Nach Martin, 2007]

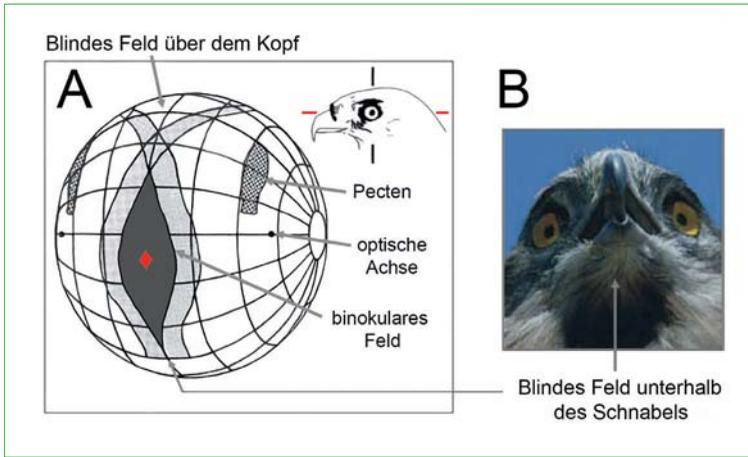
entspricht dem binokularen Feld, die hellgrauen Ränder den optisch möglichen, aber binokular blinden Zonen (s. oben, Abb. 1.9). **Abb. 1.11 B** zeigt die Augenstellung. Unterhalb des Schnabels liegt ein nicht einsehbares blindes Feld. Wenn er ein Beutetier unter Sichtkontrolle ergreifen will, muss der Vogel daher seine Fänge vorne etwas hochziehen (Martin, 2007).

Tab. 1 gibt eine Übersicht über die Dimension der binokularen Gesichtsfelder verschiedener Tierarten und des Menschen.

Tabelle 1 Binokulares Gesichtsfeld

Tierart	Weite in Grad	Tierart	Weite in Grad
Stockente ¹	< 10	Ziege ²	63
Reiher ¹	20–30	Vorstehhund ²	78
Eulen ¹	> 50	Foxterrier ²	90
Kaninchen ^{2,3}	24–32	Hauskatze ³	98
Rind ²	51	Rhesusaffe ⁴	120
Pferd ²	57–62	Mensch ⁵	120

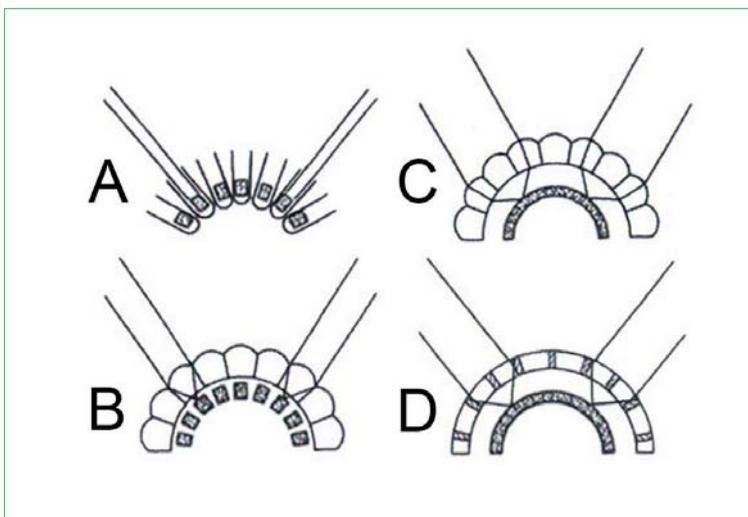
Die Zahlen repräsentieren Richtwerte. (Quellen: 1, Martin, 2007; 2, Piša, 1939; 3, Hughes, 1977; 4, Bishop, 1984; 5, Eysel, 1996.)

**Abbildung 1.11**

Gesichtsfeld eines Adlers. (A) Sphärische Darstellung mit binokularem Feld (dunkelgrau) und dessen funktionell blinden Rändern (hellgrau). Der Rhombus (rot) entspricht der Lage des Schnabels und die gepunkteten Flächen der Lage des Pecten, einer für Vögel typischen Struktur, die mit der Austrittsstelle des Sehnervs verbunden ist. (B) Das Foto zeigt die Lage des vorderen blinden Felds, unterhalb des Schnabels. [Nach Martin, 2007]

Facettenaugen

Entwicklung. Im Laufe der Evolution haben sich vier verschiedene Typen von Facettenaugen entwickelt, die in **Abb. 1.12** dargestellt sind (Land & Nilsson, 2006). Den Augentyp (A) findet man bei Archenmuscheln (Arcidae). Diese Augen bestehen aus Trichtern, die im Halbkreis angeordnet sind und an deren Grund die Sinneszellen liegen. Facettenaugen mit Linsen (B) findet man bei Arthropoden wie tagaktiven Insekten und Krebsen. Diese Augen sind aus Grundelementen zusammengesetzt, die aus einem optischen Apparat und Sinneszellen bestehen. Facettenaugen, die das einfallende Licht über mehrere Linsen auf die Sinneszellen fokussieren (C, D), findet man bei nachtaktiven Insekten, z. B. bei Motten.

**Abbildung 1.12**

Facettenaugen. (A) Facettenaugen aus Trichtern, die im Halbkreis angeordnet sind und am Grund lichtempfindliche Sinneszellen enthalten. Im Laufe der Evolution kamen optische Linsen dazu (B), welche das Streulicht vermindern und den Fokus des Lichts auf die Sinneszellen verbessern. Bei gewissen Augentypen (C, D) geschieht dies über mehr als eine Linse. [Nach Land & Nilsson, 2006]