

in b für beide Augen in Phase, in c und d für beide Augen in Gegenphase. Man sieht in c und d das Verschwinden der Reaktion mit der Grundwelle ($\nu = 0,5$ Hz) und das Auftreten der ersten Oberwelle mit geringer Amplitude. Gleichzeitig tritt eine starke mittlere Kontraktion der Pupille auf. Untersuchungen dieser Art werden zur Zeit durchgeführt, um Daten für eine quantitative Auswertung zu gewinnen.

Literatur. BARTLEY, S. HOWARD: A clarification of some of the procedures and concepts involved in dealing with the optic pathway. In: Neurophysiologie und Psychophysik des visuellen Systems. Symposium Freiburg i. Br. 28. 8.—3. 9. 1960. Hrsg. von RICHARD JUNG u. HANS KORNHUBER, S. 386—400. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1961. — BLEICHERT, A., u. R. WAGNER: Über den Frequenzgang der Pupillenreaktion auf Licht. Z. Biol. 109, 281—296 (1957). — BRÜCKE, E.: Über den Nutzeffekt intermittierender Netzhautreizung. S.-B. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 49 II, 128—153 (1864). Zit. nach RABELLO u. GRÜSSER 1961. — CÜPPERS, C.: Die fortlaufende Registrierung der direkten und der

konsensuellen Pupillenreaktion. Albrecht v. Graefes Arch. Ophthal. 155, 588—616 (1954). — GRÜSSER, O.-J., u. CH. REIDEMEISTER: Flimmerlichtuntersuchungen an der Katzenretina. II. Z. Biol. 111, 254—270 (1959). — LOEWENFELD, IRENE B.: Über die Aufzeichnung des Pupillenspiels und die nervöse Steuerung der Pupillenreflexe. Albrecht v. Graefes Arch. Ophthal. 157, 628—655 (1956). — LOWENSTEIN, OTTO: Clinical pupillary symptoms in lesion of the optic nerv, optic chiasm, and optic tract. Arch. Ophthal. 52, 385—403 (1954a); Alternating contraction anisocoria. Arch. Ophthal. 52, 742—757 (1954b). — LOWENSTEIN, OTTO, and IRENE E. LOEWENFELD: Electronic pupillography. Arch. Ophthal. 59, 352—363 (1958). — RABELLO, CARMEN, u. OTTO-JOACHIM GRÜSSER: Die Abhängigkeit der subjektiven Helligkeit intermittierender Lichtreize von der Flimmerfrequenz. Physiol. Forsch. 26, 299—312 (1961). — REIDEMEISTER, CH., u. O.-J. GRÜSSER: Flimmerlichtuntersuchungen an der Katzenretina. I. Z. Biol. 111, 241—253 (1959). — STARK, LAWRENCE: Stability, oscillation and noise in the human pupil servomechanism. Proc. I.R.E. 47, 1925—1939 (1957). — STEGEMANN, JÜRGEN: Über den Einfluß sinusförmiger Leuchtdichteänderungen auf die Pupillenweite. Pflügers Arch. ges. Physiol. 264, 113—122 (1957).

Die Verarbeitung stationärer optischer Nachrichten im Komplexauge von *Limulus* * (Ommatidien-Sehfeld und räumliche Verteilung der Inhibition)

Von KUNO KIRSCHFELD und WERNER REICHARDT

Aus dem Max-Planck-Institut für Biologie in Tübingen (Abteilung REICHARDT)

Mit 15 Textabbildungen

(Eingegangen am 20. August 1963)

Summary. The functional properties of the processing of visual information by the complex eye of *Limulus* was studied. The spatial distribution of activity that results in the optic nerve when the *Limulus* eye is exposed to a stationary optical pattern depends upon the transfer characteristics of two subsystems: the *dioptric apparatus* and the nervous interactions comprising the *lateral inhibition system*. — The transfer characteristic of the dioptric apparatus is determined by the sensitivity distribution function of single ommatidia. This distribution was measured and found to be approximately of Gauss-function type. The sensitivity falls off to $1/e$ at a distance of one ommatidium; thus the visual fields of adjacent ommatidia strongly overlap. As a consequence of the overlap, amplitudes of the spatial FOURIER components, of which the brightness distribution of the optical surround is made up, are more and more reduced with increasing frequency in the intensity distribution on the receptor mosaic. The amplitude of the spatial frequency $1/\lambda = 0,25$ (λ in units of interommatidial distance) is reduced to half of the maximum value, which is attained at zero frequency. It is shown that the amplitude frequency characteristic of the sensitivity distribution function has no zeros, which means that no loss of optical information results from overlap of visual fields. Thus the resolving power of the dioptric apparatus is limited only by the number of receptors per unit area. — The transfer characteristic of the lateral inhibition system in the *Limulus* eye depends on the distribution of the inhibitory coefficients around the individual receptors. This distribution function was determined from excitatory responses in the optic nerve elicited by a spatial light intensity step function on the receptor mosaic. It is found that this distribution is also Gaussian in form, but decays to $1/e$ at a distance of eight to nine ommatidia along the major axis of the eye. The average value of the inhibitory coefficients between adjacent ommatidia was found to be 0,025. The amplitude frequency response of the inhibitory system is constant for high spatial frequencies down to $1/\lambda = 0,1$ while amplitudes of lower frequency sinusoids are reduced down to nearly half of the maximum value at frequency zero. The amplitude frequency characteristic of the inhibitory system ensures a one to one correspondence between the intensity distribution on the receptor mosaic and the excitation distribution in the optic nerve. The overall transfer characteristic of the eye is derived

from the transfer characteristics of the dioptric apparatus and the inhibitory system. This characteristic is of bandpass type with a maximum amplitude response at a frequency of $1/\lambda = 0,07$. The overall transfer characteristic was independently confirmed in a separate experiment. The nature of the overall transfer characteristic shows that the inhibitory system does not exactly correct for the overlap of the visual fields of single ommatidia, which in principle the system could do if the distributions of inhibitory coefficients and ommatidia sensitivity were equal. The overall transfer characteristic of the *Limulus* eye guarantees a one to one correspondence between patterns in the optical surround and excitation distributions in the optic nerve. — The average values of the inhibitory coefficients derived from these experiments are at least a factor ten smaller than those determined directly by other investigators. Possible explanations of this discrepancy are discussed. — In a separate chapter the overall transfer characteristic for eyes submerged in water is described. It was found that this characteristic does not differ from that determined in air for the eye region which was investigated in the experiments. This result is explained by two properties of the eye which are dependent on the refractive index of the surround medium and whose influences cancel each other: the visual fields of ommatidia are reduced under water, while the divergence angles between the optical axes of adjacent ommatidia also diminish.

I. Einleitung und Problemstellung

Das Komplexauge von *Limulus* besteht aus etwa 1000 Ommatidien, die durch Pigment optisch voneinander isoliert sind (Appositionsauge). Der sinnesphysiologische Apparat eines Ommatidiums setzt sich aus 8—20 Retinulazellen zusammen, deren Rhabdomere den Fortsatz einer bipolaren Zelle (der exzentrischen Zelle) umschließen (DEMOLL 1914; MILLER 1957). Sowohl von den Retinulazellen als auch von der exzentrischen Zelle jedes Ommatidiums geht je ein Axon aus; die Axone bilden zusammen den optischen Nerv. In unmittelbarer Nähe der Ommatidien liegt ein Geflecht von Kollateralen, die Querverbindungen zwischen den Axonen herstellen und vermutlich über Synapsen auf die Impulsbildungsorte einwirken.

* This research was supported in part by the United States Air Force under Grant No. AF-EOAR-62-41 and monitored by the European Office, Office of Aerospace Research.

Bestrahlt man ein Ommatidium des Auges, so wird in seiner exzentrischen Zelle ein Generatorpotential erzeugt, dessen stationärer Anteil annähernd logarithmisch von der Lichtintensität abhängt. Alle bisherigen Untersuchungen deuten darauf hin, daß von der Lichtstrahlung Nervenimpulse (Spikes) nur im Axon der exzentrischen Zelle, dagegen nicht in den Axonen der Retinulazellen ausgelöst werden. Daher ist jedes Ommatidium dieses Komplexauges offenbar als funktionelle Einheit aufzufassen. Unter stationären Bedingungen besteht ein linearer Zusammenhang zwischen dem Generatorpotential einer exzentrischen Zelle und der durch dieses Potential ausgelösten Nervenimpulsfrequenz im entsprechenden Axon des optischen Nervis. Solange nur je ein Ommatidium des Komplexauges

wird. Für n Rezeptoren läßt sich dieser Wechselwirkungsprozeß durch nachstehende Gleichung beschreiben, von der Gl. (1A) ein Spezialfall für zwei Rezeptoren ist.

$$z_i = y_i - \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \beta_{ij}(z_j - z_{ij}^*) \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (1B)$$

Für Gl. (1B) gelten entsprechende Beschränkungen wie für Gl. (1A).

Erzeugt man auf dem Komplexauge eine „stufenförmige“ Helligkeits-Verteilung, wie z. B. mittels eines gleichmäßig beleuchteten — unmittelbar auf dem Auge liegenden — Films, dessen eine Hälfte weniger geschwärzt ist als die andere, zu erreichen ist, dann wird diese Lichtreiz-Verteilung auf Grund der teillinearen Wechselwirkungen zwischen den Rezeptoren des Auges nicht direkt auf die räumliche Impulsfrequenz-Verteilung im optischen Nerv übertragen. Übergänge von Hell nach Dunkel bzw. von Dunkel nach Hell erscheinen relativ verstärkt in der räumlichen Impulsfrequenz-Verteilung, da die Rezeptoren in der Umgebung der Stufenkante unterschiedlich stark wechselseitig gehemmt werden. Unter diesen Bedingungen treten als Folge des Stufenreizes sog. Mach-Bänder (RATLIFF and HARTLINE 1959) in der räumlichen Impulsfrequenz-Verteilung des optischen Nervis auf. Die Bedeutung der lateralen Hemmungsvorgänge könnte somit als funktioneller Mechanismus zur Kontrastverstärkung aufgefaßt werden.

Andere Verhältnisse ergeben sich, wenn der die Helligkeits-Verteilung erzeugende Film nicht direkt auf dem Auge liegt, sondern in einen bestimmten Abstand vom Auge gebracht wird. Unter diesen Umständen ist die Helligkeits-Verteilung auf dem Rezeptorenraster nicht mehr stufenförmig, falls die Sehfelder der Ommatidien des Komplexauges sich überlappen. Beschreibt man den Grad der Sehfeldüberlappung mit Koeffizienten α_{ij} (s. Abb. 1b), so läßt sich die „Abbildung“ der optischen Umwelt auf das Rezeptoren-raster mathematisch als lineare Transformation beschreiben. Die Überlappung hat zur Folge, daß der Übergang von Hell zu Dunkel, der auf dem „Stufenfilm“ sprunghaft erfolgt, auf dem Rezeptorenraster allmählich vor sich geht. Der Stufenverteilung in der optischen Umwelt entspricht also eine „verschmierte“ Helligkeitsstufe auf dem Rezeptorenraster.

In früheren Arbeiten (REICHARDT 1961; REICHARDT und MACGINNIE 1962) wurde unter anderem gezeigt, daß die laterale Inhibition die „Verschmierung“ einer Helligkeitsstufe rückgängig machen kann, wenn die Inhibitionskoeffizienten β_{ij} den Überlappungskoeffizienten α_{ij} entsprechen. (Dies ist prinzipiell immer dann möglich, wenn die Transformation der Umwelt-Leuchtdichte-Verteilung in die Lichtreiz- (= Helligkeits-)Verteilung auf dem Rezeptorenraster ohne Verlust optischer Information erfolgt.) Die funktionelle Bedeutung der lateralen Inhibition könnte somit auch in einer Korrektur der Sehfeldüberlappung benachbarter Ommatidien bestehen.

Auf der Basis von Literaturangaben wurde abgeschätzt (REICHARDT 1961), welche der beiden Alternativen im Komplexauge von *Limulus* verwirklicht ist. Diese Abschätzung mußte sehr roh bleiben, da die in der Literatur beschriebenen Experimente zur Sehfeldüberlappung und Stärke der Inhibition von

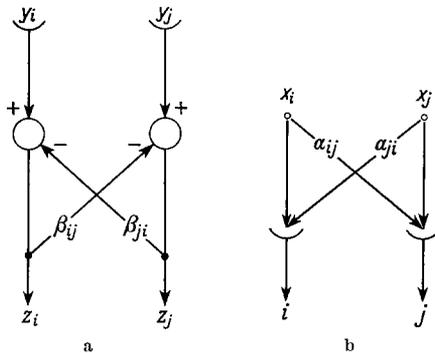


Abb. 1. a Funktionsstruktur der Inhibitions-Wechselwirkung zwischen zwei Rezeptoren i und j des *Limulus*-Komplexauges. Nähere Erläuterung im Text. b Zur Definition der Sehfeldkoeffizienten α_{ij} bei einem Ommatidien-zweiersystem. Die Lichtintensität x_i einer punktförmigen Lichtquelle, die sich in großer Entfernung vom Auge in der optischen Achse des i -ten Receptors befindet, wirkt bei einer Sehfeldüberlappung nicht nur auf den Receptor i , sondern auch auf den Receptor j ein. Die Größe dieses Einflusses wird durch den Koeffizienten α_{ij} beschrieben

gereizt wird, besteht dieser Zusammenhang für alle Axone; werden dagegen zwei oder mehr Ommatidien gereizt, so treten die Erregungen in den Axonen des optischen Nervis über das Kollateralengeflecht miteinander in Wechselwirkung. Diese Interaktion ist ein teillinearer Prozeß vom Typ der lateralen „Rückinhibition“ (HARTLINE, WAGNER und RATLIFF 1956; HARTLINE und RATLIFF 1957, 1958; RATLIFF, MILLER und HARTLINE 1958; RATLIFF und HARTLINE 1959). In Abb. 1a ist die Wechselwirkung zwischen zwei Ommatidien ij schematisch dargestellt. Sie läßt sich durch ein Paar simultaner teillinearer Gleichungen beschreiben:

$$\begin{aligned} z_i &= y_i - \beta_{ij}(z_j - z_{ij}^*) \\ z_j &= y_j - \beta_{ji}(z_i - z_{ji}^*). \end{aligned} \quad (1A)$$

In Gl. (1A) bedeuten z_i, z_j die Impulsfrequenzen, die von den aktiven Fasern der Ommatidien i, j bei Erregung gemessen werden können; y_i, y_j die Impulsfrequenzen, die in diesen Fasern erzeugt werden, wenn die hemmende Wechselwirkung ausgeschaltet wird; β_{ij}, β_{ji} Koeffizienten, die den Grad der wechselseitigen Inhibition angeben und z_{ij}^*, z_{ji}^* Impulsfrequenz-Schwellenwerte dieses Wechselwirkungsprozesses. Gl. (1A) gilt im Bereich $z_j \geq z_{ij}^*, z_i \geq z_{ji}^*, y_i \geq \beta_{ij}(z_j - z_{ij}^*)$ und $y_j \geq \beta_{ji}(z_i - z_{ji}^*)$, da negative Impulsfrequenzen nicht auftreten können (REICHARDT 1961). Im *Limulus*-Komplexauge erstreckt sich die teillineare Wechselwirkung zwischen den Rezeptoren auf große Augenbereiche und äußert sich darin, daß jeder Receptor von einer Gruppe umgebender Rezeptoren inhibiert

verschiedenen Autoren an verschiedenem Versuchsmaterial und außerdem nicht im Hinblick auf die hier aufgeworfene Fragestellung durchgeführt worden sind. Es erschien uns daher geraten, diese Fragestellung, die auf eine präzise Bestimmung der Inhibitions- und Überlappungskoeffizienten im *Limulus*-Auge hinausläuft, experimentell aufzuklären und die Konsequenzen der Ergebnisse zu diskutieren.

Die Inhibitionskoeffizienten zwischen je zwei Ommatidien können direkt bestimmt werden, indem man die jeweiligen Ommatidien getrennt reizt, von ihren aktiven Fasern ableitet und die stationären Reaktionen auf verschiedene Reizlichtkombinationen auswertet. Mit dieser Methode ist es HARTLINE und RATLIFF gelungen, einzelne Inhibitionskoeffizienten im *Limulus*-Komplexauge zu bestimmen. Sie stellten fest, daß die Größe der Inhibitionskoeffizienten im allgemeinen mit der Entfernung zwischen den Rezeptoren abnimmt; aber auch Ausnahmen von dieser Regel wurden gefunden. Darüber hinaus zeigte sich, daß die Koeffizienten β_{ij} , β_{ji} nicht stets einander gleich sind (Asymmetrie) und daß die Meßwerte erheblich streuen. Eine Funktion, die den Abfall der Inhibition mit zunehmendem Abstand der Rezeptoren beschreibt, kann daher, wenn überhaupt, nur als statistisches Mittel angegeben werden. Um die gesuchte Funktion durch Mittelung bestimmen zu können, müßten sehr viele Inhibitionskoeffizienten des Auges direkt gemessen werden. Dies war bisher wegen der erheblichen technischen Schwierigkeiten, die bei solchen Experimenten auftreten, nicht möglich.

Wir haben deshalb einen methodischen Weg eingeschlagen, der der Bestimmung der Inhibitionskoeffizienten eine große Receptorpopulation des Auges zugrunde legt. Dieses Verfahren besitzt gegenüber der direkten Messung den Vorzug, daß die notwendige Mittelung schon vom Auge selbst durchgeführt wird, so daß man die Inhibitionskoeffizienten im statistischen Mittel in einem Experiment bestimmen kann.

Als methodisch geeignetes Verfahren bietet sich die Messung der räumlichen Übergangsfunktion (spatial step response) für das Komplexauge an, da das Inhibitionssystem in weiten Grenzen ein lineares System ist. Dieses Verfahren hat im Gegensatz zur Messung des Frequenzganges den Vorteil, daß alle notwendigen Daten mit einer Messung gewonnen werden können. Gegenüber der üblichen Messung der Impulsantwort treten bei einer Lichtstufe als Reizverteilung (bei geeignet gewählten Kontrasten und Absoluthelligkeiten; s. Methodik) automatisch genügend Impulse pro Zeiteinheit in sämtlichen Rezeptoren auf, wodurch der durch die Schwellen bedingte nicht-lineare Bereich im Experiment gemieden werden kann.

II. Material und Methoden

Limulus polyphemus wurde von den Marine Biological Laboratories, Woodhole, Mass., USA, durch Luftfracht bezogen¹. Die Tiere wurden bis zum Versuchsbeginn in Seewassertanks bei etwa 16°C gehalten.

„Stufen“-Experimente

Komplexaugen mit 2–3 cm des zugehörigen optischen Nervs wurden in der von HARTLINE (1934)² beschriebenen

¹ Die Unterstützung dieser Arbeit durch das Office of Aerospace Research erstreckte sich auf die Übernahme der Kosten für die Versuchstiere und deren Transport durch Luftfracht.

² Wir möchten Herrn Professor HARTLINE (New York) für die Einführung in die experimentelle Technik an dieser Stelle sehr danken.

Weise präpariert und mit rußgeschwärztem Bienenwachs in eine feuchte Kammer eingekittet. Die Augen der Versuchstiere bildeten in dieser Kammer die „Frontwand“, ihre Augensachsachse war stets horizontal orientiert (Abb. 2c). Die feuchte Kammer wurde teilweise mit defibriniertem Blut der Tiere gefüllt. Die Nervenfasern eines Ommatidiums aus dem Augen-Zentralbereich wurde freipräpariert; die auf Belichtung in der Faser des zugehörigen Ommatidiums auftretenden Nervenimpulse wurden mittels Watte-Elektroden (wickel-electrodes) abgeleitet.

Augen, die sich für längere Zeit an der Luft befinden, trocknen oberflächlich und werden etwas matt, was eine Verfälschung des Ommatidiensehfeldes nach sich ziehen müßte. Um dies zu vermeiden, wurden die Augen vor Beginn der Versuche dünn mit Paraffinöl bestrichen. Sie blieben dann über viele Stunden unverändert klar.

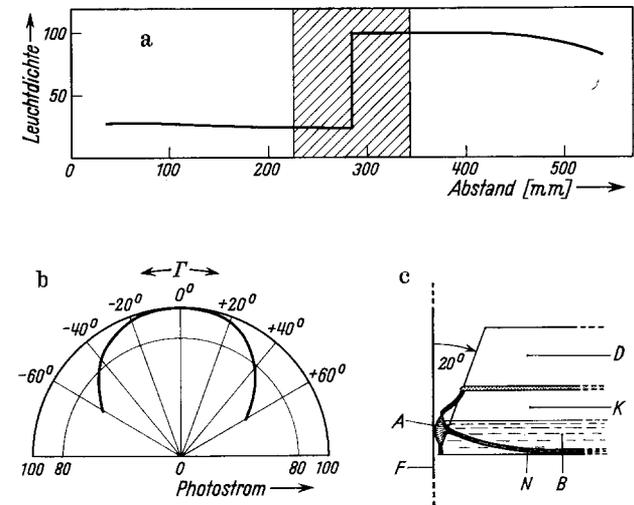


Abb. 2. a Die Leuchtdichte des „Stufenfilms“ als Funktion des Abstandes von der Filmbegrenzung, gemessen senkrecht zur Stufenkante. Die auf einen Schlitten montierten Augen wurden bei den Experimenten stets innerhalb des durch die Schraffierung gekennzeichneten Bereiches bewegt. b Zur Richtcharakteristik der Filmoberfläche: Der Photostrom einer Photozelle, die aus einem kleinen Raumwinkel Strahlung aufnimmt, als Funktion des „Aufblickswinkels“ Γ . Der Halbkreis um 0 mit $r = 100$ gibt den Zusammenhang zwischen Photostrom und Aufblickswinkel für einen idealen Lambertischen Strahler wieder. c Vertikaler, senkrecht zur Stufenfilmebene geführter Schnitt durch die Versuchsanordnung für den Fall unmittelbaren Kontaktes zwischen Auge und Stufenfilmoberfläche ($d = 0$). F Stufenfilm, A Auge, N optischer Nerv, K feuchte Kammer, D Deckel der feuchten Kammer, B defibriniertes Blut

Die Impulsfrequenz-Verteilung im optischen Nerv (s. Sukzessivmethode weiter unten), die man als Antwort auf ein Muster erhält, dessen Leuchtdichte-Verteilung sich stufenförmig ändert, wurde wie folgt bestimmt: Das Muster bildete ein Film (Abmessungen 59 × 42 cm), dessen eine Hälfte durch Belichtung so geschwärzt worden war, daß sich an der Stufenkante eine Leuchtdichteänderung 1:4 ergab.

Die Schwärzungsgrenze war senkrecht zur längeren Seite des Films orientiert. Der Kontrast 1:4 wurde gewählt, weil Vorversuche ergeben hatten, daß dann einerseits schon gut meßbare Unterschiede zwischen den Impulsfrequenzen auftreten, die bei Beleuchtung mit dem Hell- bzw. Dunkelanteil des Musters ausgelöst werden, andererseits aber auch im Dunkelbereich noch genügend Impulse pro Sekunde vorhanden sind, so daß der durch Schwellen begrenzte lineare Bereich nicht überschritten wird. Der Film wurde auf eine 100 × 70 cm große Opal-Plexiglasscheibe so aufgeklebt, daß die Stufenkante senkrecht verlief. Die nicht vom Film bedeckten Teile der Plexiglasscheibe wurden mit schwarzem Papier abgeblendet. Die Plexiglasscheibe bildete die senkrechte Vorderwand eines innen weiß ausgeschlagenen Lichtkastens von 53 cm Tiefe. Mit Hilfe des Lichtkastens wurden Plexiglasscheibe und Film von hinten durch vier mit stabilisiertem Gleichstrom betriebene Nilampanen (Firma Zeiss) indirekt so homogen wie möglich beleuchtet (Abb. 2a). Die mittlere Leuchtdichte des Films konnte durch Variation der Betriebsspannung geregelt werden. Diese Methode ist zulässig, da das *Limulus*-Auge farbenblind ist (GRAHAM und HARTLINE 1935).

Die Leuchtdichte des Films betrug im helleren Teil der Lichtstufe bei den Versuchen, deren Ergebnisse in den Abb. 3; 4; 8; 9a, b und 11 dargestellt sind, 34 Apostilb. Berücksichtigt

man die in Abb. 7 dargestellte Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion des Einzelommatidiums, den mittleren Durchmesser der Ommatidien-Eintrittsöffnung (200μ) und die Tatsache, daß Rhodopsin das Sehpigment des *Limulus*-Auges ist (HUBBARD und WALD 1960), so läßt sich zeigen (FERMI und REICHARDT 1963), daß bei einer Leuchtdichte der Umwelt von 34 Apostilb und Lambertscher-Strahlungsverteilung nicht mehr als $7 \cdot 10^{17}$ Quanten pro Sekunde von einem Ommatidium absorbiert werden können. Um die Zahl der unter diesen Bedingungen für den Sehprozeß wirksamen Quanten pro Zeiteinheit angeben zu können, wäre die Kenntnis der Lichtverluste innerhalb des Ommatidiums erforderlich.

Das Auge konnte, zur Lichtstufe blickend, 0–120 mm von ihr entfernt montiert werden. Um die Augenoberfläche in Kontakt mit dem Film bringen zu können, wurde der Augenrand unter 20° zur Vertikalen geneigt in die Frontwand der feuchten Kammer eingeklebt (Abb. 2c).

Die Impulsfrequenz-Verteilung im optischen Nerv müßte eigentlich so bestimmt werden, daß gleichzeitig von den Fasern einer Ommatidienkette, die sich senkrecht zur Stufenkante erstreckt, abgeleitet wird. Das war technisch nicht durchführbar. Deshalb wurde — wie schon von RATLIFF und HARTLINE (1959) angegeben — von einer einzigen Faser abgeleitet, das Auge parallel zur Filmoberfläche verschoben und die Impulsfrequenz für verschiedene Positionen des Ommatidiums zur Stufenkante gemessen. Mit dieser Methode wird das *Simultan* in ein *Sukzessiv* übergeführt. Bei den Messungen wurde der Lichtkasten jeweils für 10 sec erleuchtet. Die Impulse, die während der letzten 5 sec auftraten, wurden gezählt. Die Messungen beziehen sich somit auf den stationären Erregungszustand, der bereits nach 1–2 sec erreicht wird. Die Temperatur betrug bei den Versuchen 15–17°C.

Die exakte Bewegung des Auges — sowohl parallel als auch senkrecht zur Filmoberfläche — ermöglichte ein horizontal orientierter Kreuztisch. Die zur Filmoberfläche parallele Bewegung, die besonders genau erfolgen mußte, wurde durch eine Meßuhr kontrolliert (Skalenteile 0,01 mm). Die Spindel des Parallel-Schlittens trieb außerdem ein Schneckenpotentiometer an, von dem eine der Schlittenstellung proportionale Spannung abgegriffen und zur Kontrolle vom Oscillographen mitregistriert werden konnte.

Um die Stufenantwort im optischen Nerv als räumlich eindimensionale Übergangsfunktion auswerten zu können, muß sich die Stufe soweit über das Auge erstrecken, daß Randeffekte nicht mehr stören. Um dies zu erreichen, sollte die gezeigte Stufe das Gesichtsfeld des Auges soweit wie möglich erfassen. Die Größen der bei den verschiedenen Entfernungen ausgeleuchteten Gesichtsfelder sind in Tabelle 1 angegeben.

Die horizontale Ausdehnung des Gesichtsfeldes von *Limulus* beträgt etwa 200° , die vertikale Ausdehnung 115° . Auf der Basis dieser Werte wurden die in der Tabelle angegebenen Prozentsätze für den Anteil des ausgeleuchteten horizontalen Gesichtsfeldes errechnet. Der vertikale Anteil war bei den Versuchen immer vollständig ausgeleuchtet, da — wie man aus der Tabelle ersieht — stets Werte größer 115° auftraten. Bei Kenntnis der Morphologie des untersuchten Augenteils (Abb. 6) läßt sich außerdem die ungefähre Anzahl der Ommatidien angeben, die zu beiden Seiten des Zentral-Ommatidiums noch beleuchtet wurden.

Tabelle 1

Abstand mm	Horizontale Erstreckung des Stufen- films in Winkelgraden	Ausgeleuch- teter Anteil des horizontalen Gesichtsfel- des vom Komplexauge %	Vertikale Er- streckung des Stufenfilms (in Winkel- graden)	Ungefähre Anzahl der zu beiden Sei- ten des Zentral- Ommatidiums beleuchteten Ommatidien
0	180	90	180	21
10	176	88	174	20
30	168	84	164	18
100	144	72	129	14

Für die Versuche war es erforderlich, daß die Leuchtdichte der leuchtenden Fläche des Lichtkastens nicht von der Aufblickrichtung abhängt (Lambert-Strahler). Unter dieser Bedingung empfangen die Ommatidien — wegen der großen Ausdehnung der leuchtenden Fläche — denselben Lichtfluß, unabhängig davon, ob sie senkrecht oder schräg auf die Filmoberfläche blicken. Die Richtcharakteristik der Filmoberfläche wurde mit einer Photozelle, die nur aus einem kleinen Raumwinkel Strahlung aufnahm, gemessen. In Abb. 2b ist der

Photostrom als Funktion des Aufblickwinkels I' aufgetragen. Die Messung zeigt, daß Ommatidien, die unter 40° schräg gegen den Film gerichtet sind, noch 80% des Lichtflusses empfangen, den sie aufnehmen würden, wenn sie senkrecht zur Filmoberfläche orientiert wären. Innerhalb 0 bis $\pm 40^\circ$ liegen je 8–10 Ommatidien zu beiden Seiten des Zentralommatidiums.

Messung des Öffnungswinkels

Nach Abschluß der Stufenexperimente wurden die Augen-Präparate in der feuchten Kammer jeweils über dem Zentrum eines horizontalen Drehtisches montiert. Eine Nililampe wurde in 45 cm Abstand vom Auge so befestigt, daß ihre Wendel etwa im Empfindlichkeitsmaximum (sowohl in horizontaler als auch in vertikaler Richtung) des betreffenden Ommatidiums lag. Die Wendel erschien dem Auge dabei unter einer Winkelausdehnung von 18×10 Winkelminuten. Durch Drehen des Drehtisches um den Winkel φ konnte die Leuchtwendel um bestimmte Winkel φ vom Empfindlichkeitsmaximum entfernt werden. Zur Bestimmung der Empfindlichkeit als Funktion des Winkels φ waren vor der Leuchtwendel ein Photoverschluß, ein Halter für Graufilter sowie ein geeichter Graukeil angebracht. Für verschiedene Winkelstellungen wurde mittels Graufiltern und Keil eine solche Lichtintensität eingestellt, daß die aktive Nervenfasern des gemessenen Ommatidiums am Ende eines 15 sec andauernden Lichtreizes mit 2,5 Impulsen pro Sekunde feuerte. (Von der Messung einer Schwellenreaktion wurde abgesehen, um u. a. den Einfluß des Lichtquantenrauschens auszuschalten.) Zwischen den Lichtreizen lag jeweils eine Pause von 60 sec, um konstante Adaptationsbedingungen aufrechtzuerhalten. Die Frequenz der Impulse wurde mit Hilfe eines Impulsfrequenzwandlers nach WENKING gemessen. Der Impulsfrequenzwandler arbeitet nach demselben Prinzip wie das von MACNICHOL und JACOBS (1955) angegebene Gerät.

Der Drehwinkel φ entspricht nur dann dem Winkel φ gegen die optische Achse des Ommatidiums, wenn diese parallel zur Drehtischebene verläuft. Im Experiment, dessen Ergebnis in Abb. 7 dargestellt ist, war dies nicht der Fall. Die optische Achse des betreffenden Ommatidiums war um $\vartheta = 20^\circ$ nach oben gegen die Tischebene geneigt. φ läßt sich jedoch in φ umrechnen, wenn Rotations-Symmetrie der Empfindlichkeits-Verteilung um die optische Achse angenommen wird (s. Anhang 1). Die Rotationssymmetrie der Empfindlichkeits-Verteilung eines Ommatidiums des *Limulus*-Komplexauges wurde bereits von WATERMAN (1954) nachgewiesen. Für $\vartheta = 20^\circ$ unterscheiden sich φ und φ um maximal 6,6%.

Um die Empfindlichkeits-Verteilung der Ommatidien ohne Einfluß der lateralen Hemmung bestimmen zu können, wurde die von MACNICHOL und BENOLKEN (1956) angegebene blockierende Wirkung von Äthylalkohol auf die inhibitorisch wirkenden Synapsen im *Limulus*-Auge ausgenutzt. Das Auge wurde, um lange Diffusionszeiten zu umgehen, mit etwa 2 cm^3 2,5% igem Äthylalkohol durchspült. Der Alkohol wurde durch das Bindegewebe und eine Öffnung des Chitimpanzers, der das Auge proximal abschließt, mittels einer feinen Injektionskanüle in das Auge gespritzt. Dabei mußten hohe Drucke im Inneren des Auges vermieden werden, weil sonst die gesamte Aktivität im optischen Nerv erlosch. Die Inhibition war 15–30 min nach der Injektion ausgeschaltet: Denn bei plötzlichem Beleuchten des ganzen Auges trat keine „silent period“, mehr auf; durch Beleuchten umliegender Bezirke des betrachteten Receptors war keine Hemmung auf diesen Receptor mehr zu erzielen; bei Beleuchten mit einer „Stufe“ traten keine Mach-Bänder auf.

Messung des Brechungsindex

Der Brechungsindex des Mediums, das die Kristallkegel bildet, wurde folgendermaßen bestimmt: Mit der Rasierklänge senkrecht zur Augenoberfläche aufgeschnittene Augen (wie in Abb. 5b) wurden so unter dem Mikroskop montiert (Vergrößerung 80fach), daß jeweils ein *schräg* aus der Oberfläche des Auges ausmündendes Ommatidium im Zentrum des Mikroskopgesichtsfeldes lag und seine optische Achse senkrecht zur optischen Mikroskopachse verlief. In einer zur Mikroskopachse senkrechten Ebene konnte eine Glühlampe (6 V; 2,4 W) auf einem Kreis mit dem Radius $R = 15 \text{ cm}$ meßbar um die optische Achse des Mikroskops gedreht werden. Die Glühwendel war für die Kristallkegel unter 18×18 Winkelminuten sichtbar. Sie wurde zunächst in die Verlängerung der *morphologischen* Achse des Ommatidiums gebracht, die durch die

Verbindungsline zwischen dem Mittelpunkt der Kristallkegeloberfläche und der proximalen Kristallkegelspitze gekennzeichnet ist. Dazu war ein drehbares Fadenkreuz im Okular mit dem Zeiger des Teilkreises, der die Glühlampenstellung angab, gekoppelt. Da das Ommatidium schräg ausmündet und keine konvexe Oberfläche aufweist, trat bei dieser Einstellung das Licht nicht durch das Zentrum des sich proximal verjüngenden Kristallkegels aus. Anschließend wurde die Lampe soweit gedreht, daß dies der Fall war. Damit war der Winkel ϱ , um den die optische Achse des Ommatidiums gegen dessen morphologische Achse geneigt ist, bestimmt (s. Abb. 7, Einschaltfigur a). Mit Hilfe des Fadenkreuzes wurde außerdem der Winkel δ , der die Neigung der Austrittsebene gegen die Normalebene zur morphologischen Kristallkegelachse bezeichnet, gemessen. Der Brechungsindex n_x des Kristallkegelmediums ergibt sich dann zu

$$n_x = \sin(\varrho + \delta) / \sin \delta.$$

Sollte der Brechungsindex des Kristallkegelmediums nicht an allen Orten des Kristallkegels derselbe sein, was nach den Beobachtungen von EXNER (1891) zu erwarten ist, so würde das beschriebene Verfahren nur den effektiven Brechungsindex liefern. Mehr als die Kenntnis des effektiven Brechungsindex wird im folgenden nicht benötigt.

Langsame Empfindlichkeitsabnahmen mit der Zeit

Die Durchführung eines Versuchsprogramms erstreckte sich notwendigerweise über mehrere Stunden. Im Verlauf so langer Zeiträume tritt eine Empfindlichkeitsabnahme des Präparates auf, die auch durch längere Dunkelpausen nicht kompensiert werden kann. Um die von diesem „Zeitgang“ bedingten systematischen Fehler zu umgehen, wurden bei allen Kurven die Punkte in unregelmäßiger Reihenfolge gemessen. Der Zeitgang war bei den ausgewerteten Stufenexperimenten so klein, daß keine weitere Korrektur innerhalb der einzelnen Kurven notwendig war. Er wurde aber merklich, wenn verschiedene nacheinander aufgenommene Kurven verglichen werden sollten. Um die Kurven der Abb. 9 mit dem auf theoretischem Wege ermittelten Kurvenverlauf vergleichen zu können, wurden die Ordinatenwerte (bezogen auf den Nullpunkt der Ordinate „Imp./5 sec.“) der Kurve in Abb. 9a mit dem Faktor 0,9605, die der Abb. 9b mit dem Faktor 1,0429 multipliziert. Die Faktoren wurden so gewählt, daß die Flächen unter den normierten Kurven der Fläche unter der Mittelwertskurve entsprachen. Der Zeitgang bei der Messung eines Öffnungswinkels (Abb. 7) mußte korrigiert werden, weil er die Streuung der Messung zu stark vergrößerte. Der Meßpunkt beim Empfindlichkeits-Maximum war sechsmal über die Meß-Serie verteilt gemessen worden. Die Abnahme der Empfindlichkeit als Funktion der Zeit war somit bekannt und konnte zur Korrektur der Lage der anderen Punkte verwandt werden (kleinster und größter Korrektur-Faktor 0,7 bzw. 1,4).

Nach Abschluß jeder elektrophysiologischen Experimentserie wurden die *morphologischen Daten* der Augen photographisch registriert. Zur Bestimmung der Ommatidienachsen wurden keine Dünnschnitte angefertigt, um eine Verformung des Auges zu verhindern; statt dessen wurde das Auge mit einer Rasierklinge etwa in der Ebene, in der der untersuchte Receptor lag, horizontal gespalten und die Spalt-ebene photographiert (s. Abb. 5).

III. Experimentelle Ergebnisse

Wurde auf dem Rezeptorenrastrer des *Limulus*-Komplexauges eine stufenförmige Helligkeits-Verteilung erzeugt, so ergab sich als Antwort im optischen Nerv stets eine räumliche Impulsfrequenz-Verteilung (gemessen mit der Sukzessiv-Methode, vgl. Material und Methodik), in der der Übergang von Hell zu Dunkel relativ verstärkt in Erscheinung trat. Der Einfluß der lateralen Inhibition äußert sich bei dieser speziellen Reizverteilung im Auftreten Machscher Bänder, was deutlich in den Abb. 3 ($d=0$) und 8 zu erkennen ist. In Abb. 3 ist als Abszisse die jeweilige Stellung des Schlittens, auf dem das Auge montiert war, angegeben. Die Ordinate bezeichnet die Zahl der Impulse, die während der letzten 5 sec einer 10 sec andauernden

Belichtung für verschiedene Stellungen des Schlittens zur Stufenkante gemessen wurde. Bei $d=0$ erfolgte der Übergang von minimaler zu maximaler Impulsfrequenz bei einer Schlittenverschiebung von weniger als 0,5 mm. Das Mach-Band erstreckt sich von der Stufenkante etwa gleich weit in den tiefen wie in den hohen Frequenzbereich; die Antwort auf die Helligkeitsstufe ist daher angenähert antisymmetrisch.

Die stufenförmige Helligkeits-Verteilung auf dem Rezeptorenrastrer wurde in dem beschriebenen Experiment erzeugt, indem das Auge so dicht wie möglich an einen Film (Abstand $d=0$) gebracht wurde, dessen

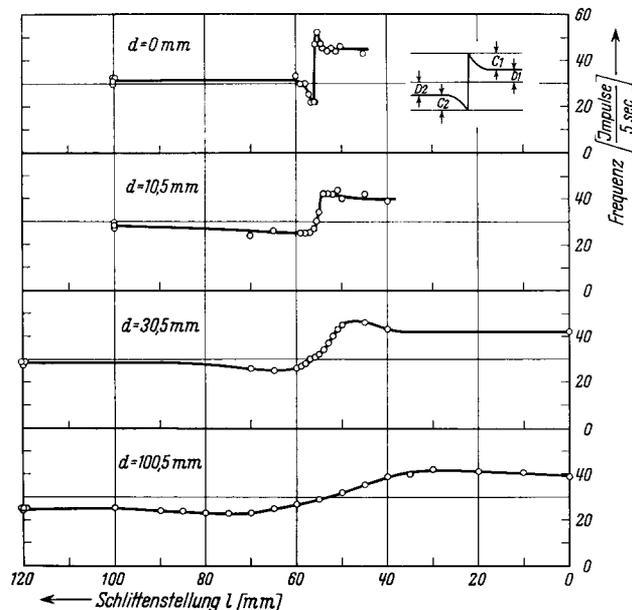


Abb. 3. Impulsfrequenz (im stationären Zustand) in der Faser eines einzelnen Ommatidiums als Antwort auf eine stufenförmige Umwelt-Leuchtdichte-Verteilung. Die Umwelt-Leuchtdichte-Verteilung wurde von einem stufenförmig geschwärzten Film, der von hinten homogen beleuchtet wurde, erzeugt. Das auf einem Schlitten montierte Auge wurde durch Verschieben des Schlittens parallel zur Stufenfilmoberfläche in verschiedenen Positionen relativ zur Stufenkante gebracht und die stationäre Impulsfrequenz für verschiedene Stellungen des Schlittens bestimmt. Die einzelnen Kurven wurden bei verschiedenen Abständen d der Augenoberfläche vom Stufenfilm gemessen. Einschaltfigur s. Text

Leuchtdichte-Verteilung sich stufenförmig änderte. Wurde das Auge weiter vom Film entfernt ($d=10,5; 30,5; 100,5$ mm) und wurden bei den verschiedenen Abständen entsprechende Messungen durchgeführt, so unterschieden sich die gemessenen Impulsfrequenz-Verteilungen von der oben besprochenen in zweierlei Hinsicht. 1. ist das Mach-Band dann weniger ausgeprägt. Für die Ausprägung ist der Ausdruck $\bar{C} \cdot 100 / (\bar{D} + \bar{C}) [\%]$ charakteristisch, der den prozentualen Anteil des Mach-Bandes an der Differenz zwischen kleinster und größter gemessener Frequenz angibt ($\bar{D} = (D_1 + D_2)/2$; $\bar{C} = (C_1 + C_2)/2$, s. Einschaltfigur Abb. 3). In Tabelle 2 sind die bei den verschiedenen Messungen aufgefundenen Werte angegeben.

Tabelle 2. Relative Mach-Band-Ausprägung $\frac{\bar{C} \cdot 100}{\bar{D} + \bar{C}} [\%]$

Meßserie	Abstand d mm		
	0	10,5	30,5
Abb. 3; 4	54	32	36
Abb. 8; 9	47	—	39 ¹
Nicht dargestellte Meßserie	58	49	—

¹ Mittelwert aus Abb. 9a und b.

2. wird der Abszissenabstand zwischen Maximum und Minimum der Impulsfrequenz-Verteilung mit wachsendem d immer größer. Die Kurven erscheinen in Abszissenrichtung mehr und mehr gestreckt. — Diese Veränderung der Kurvenform hat zwei verschiedene Ursachen: Einerseits kommen auf Grund des Abstandes des Auges vom Stufenfilm die im ersten Experi-

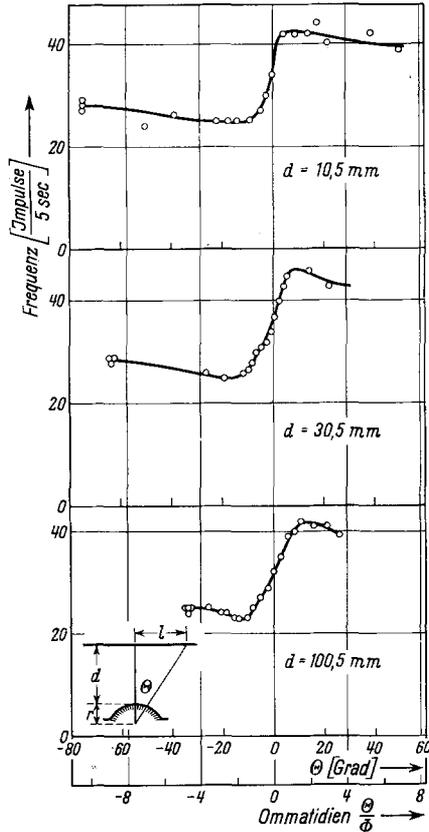


Abb. 4. Die Meßpunkte aus Abb. 3, $d = 10,5$ mm bis $d = 100,5$ mm über einer Winkel- und einer Ommatidien-Abszisse aufgetragen. Näheres im Text

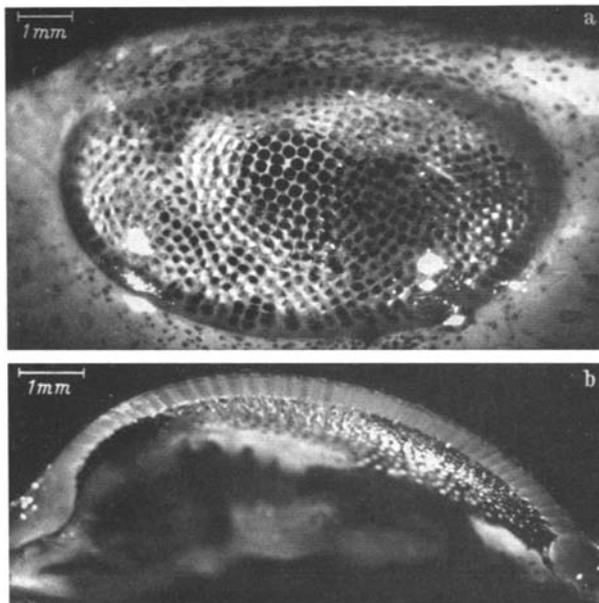


Abb. 5. a Komplexauge, an dem die in Abb. 3 und 4 wiedergegebenen Messungen durchgeführt wurden, in Aufsicht. Das Ommatidium, von dem abgeleitet wurde, befand sich im Zentralbereich der „Pseudopupille“. b Längsschnitt durch das Auge von a. Der Schnitt wurde senkrecht zur Cornea-Oberfläche durch die Region geführt, in der im elektrophysiologischen Experiment abgeleitet worden war. Die Ommatidien wurden für die Aufnahme bis auf die Kristallkegel entfernt

ment ausgeschalteten Öffnungswinkel der Ommatidien ins Spiel, so daß sich die Transformations-Verteilung der Umweltdichte über die Öffnungswinkel auf die Helligkeits-Verteilung in der Ommatidienenebene auswirkt. Andererseits bewirkt die Krümmung des Auges eine Divergenz der Ommatidienachsen. Mit größer werdendem Abstand rücken die Schnittpunkte der Ommatidienachsen mit dem Stufenfilm immer weiter auseinander. Entsprechend muß das Auge um immer größere Strecken verschoben werden, wenn die Stufenkante von der optischen Achse eines Ommatidiums zu der des nächsten gebracht werden soll. Beide Einflüsse lassen sich voneinander trennen, indem die Abszissen-mm-Skala in eine Winkelskala umgerechnet wird. Hierzu dient die Beziehung $\text{tg } \Theta = \frac{l}{d+r}$. Θ bezeichnet den Winkel, um den sich die Stufenkante aus dem Empfindlichkeitsmaximum des Zentralommatidiums (auf Grund der Schlittenbewegung) verschiebt, d den Abstand des Auges vom Film und r den Radius des Auges (Einschaltfigur Abb. 4). Bei der in Abb. 3 wiedergegebenen Messung betrug r etwa 2 mm.

Der Augenradius r kann aus der Morphologie des Auges bestimmt werden. Abb. 5b zeigt einen Horizontalschnitt durch die Region des Auges, in der das Ommatidium lag, von dem im elektrophysiologischen Experiment abgeleitet wurde. Mit Hilfe solcher Schnittphotographien lassen sich die morphologischen Achsen in die Umrisse der Augen einzeichnen (Abb. 6, ausgezogene Linien). Wegen des meist schrägen Ausmündens der Kristallkegel aus der Oberfläche des Auges decken sich die optischen Achsen im allgemeinen nicht mit den morphologischen. Die optischen Achsen sind um den Winkel ϱ (Abb. 7, Einschaltfigur a) gegen die morphologischen Achsen geneigt. Befindet sich das Auge in Luft, so erhält man für ϱ

$$\varrho = \text{arc sin} \left(\frac{n_x \sin \delta}{n_L} \right) - \delta.$$

Hierin bezeichnen δ den Winkel zwischen der morphologischen Achse eines Ommatidiums und der Normalen zur Augenoberfläche an der Austrittsstelle des Ommatidiums (δ läßt sich graphisch aus Abb. 6 bestimmen); n_x den Brechungsindex des Kristallkegelmediums und n_L den Brechungsindex von Luft. n_x wurde an 10 schräg ausmündenden Ommatidien bestimmt (s. Kapitel II). Es ergab sich $n_x = 1,48 \pm 0,12 \approx 1,5^1$. Die Schnittpunkte der optischen Achsen (Abb. 6a) verdeutlichen, daß es keinen einheitlichen Radius für das gesamte Auge gibt. Deshalb mußte in den elektrophysiologischen Experimenten die Blickrichtung des jeweiligen Ommatidiums, von dem abgeleitet wurde, gegen die $\zeta - \zeta$ Ebene bestimmt werden. Daraufhin konnte in der Umrißzeichnung der Augenbezirk aufgefunden werden, dem das betreffende Ommatidium angehörte (großer Pfeil). Der Radius r , der zu diesem Bereich konstruiert wurde, ließ sich für die Berechnung von Θ heranziehen.

Die Meßpunkte von Abb. 3 ($d = 10,5$ bis $d = 100,5$ mm) sind in Abb. 4 über Θ aufgetragen. Eine Verkleinerung des Mach-Bandes erfolgt — soweit das aus Abb. 4 zu entnehmen ist — nur bis zum Abstand $d = 10,5$ mm. Eine weitere Vergrößerung von d besitzt bei dieser Abszissenskala praktisch keinen Einfluß mehr auf die Form der räumlichen Impulsfrequenz-Verteilung. Der große Unterschied zwischen den Verläufen in Abb. 3 ($d = 10,5$ bis $100,5$ mm) ist somit nur auf die Krümmung der Augenoberfläche zurückzuführen. Die Änderung der Stufenantwort von $d = 0$ bis zu $d = 10,5$ mm, die sich in einer Verkleinerung des Mach-Bandes äußert, beruht allein auf der Über-

¹ EXNER (1891) bestimmte mit dem Mikrorefraktometer den Brechungsindex eines Stückchens aus der vordersten Schicht des Auges zu 1,53.

lappung der Ommatidien-Sehfelder. Dies ist unmittelbar einzusehen, da sich der Einfluß der Augenkrümmung durch eine reine Abszissen-Transformation korrigieren läßt, was zu keiner Veränderung der Mach-Bandgröße (wie sie in Tabelle 2 angegeben wurde) führen kann. Damit ist gezeigt, daß das „Fernfeld“ des *Limulus*-Auges — d.h., der Bereich, in dem die Überlappung der Ommatidien-Sehfelder voll wirksam wird — beim Abstand von etwa 10 mm erreicht ist. Eine Abschätzung der Erstreckung des Fernfeldes auf der Basis der Geometrie des Auges führt zum selben Ergebnis (REICHARDT 1961).

In Abb. 6 sind durch kleine Pfeile die Zentren benachbarter Ommatidien markiert (Abstand aus Aufnahmen wie Abb. 5a bestimmt). Bei zusätzlicher Kenntnis von r läßt sich der mittlere Winkelabstand Φ zwischen den optischen Achsen benachbarter Ommatidien angeben. Mit Hilfe von Φ läßt sich eine Ommatidien-skala für die Abszisse der Abb. 4 einführen. Aus der Abbildung erkennt man, daß der Abszissenabstand zwischen Minimum und Maximum des Mach-Bandes etwa 4 Ommatidien beträgt.

Die Umrechnung der mm-Abszisse in eine Θ -Abszisse läßt sich für die Impulsfrequenz-Verteilung bei $d=0$ nur ungenau durchführen, weil r nicht genügend exakt bestimmt werden kann, ein Fehler in r sich hier aber sehr stark auf die Bestimmung von Θ auswirkt. Wir haben daher in diesem Fall als Abszisse eine Skala gewählt, die die Zahl der Ommatidien l/Ω angibt. Hierin ist Ω der mittlere Abstand der Zentren benachbarter Ommatidien auf der Augenoberfläche und l die Schlittenstellung (s. später Abb. 8).

Bei Kenntnis der Impulsfrequenz-Verteilungen für verschiedene Abstände der Augenoberfläche vom Stufenfilm ist es im Prinzip möglich, sowohl die Verteilung der Inhibitions-koeffizienten als auch die Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion des Einzelommatidiums zu bestimmen. Im theoretischen Teil dieser Arbeit wird dies näher erörtert. Damit würde die Auswertung der bisher besprochenen Versuchsdaten die Antwort auf die eingangs gestellten Fragen ermöglichen. Es erschien uns jedoch wünschenswert, die Ommatidien-Sehfelder (Empfindlichkeits-Verteilungsfunktionen) auch direkt elektrophysiologisch zu bestimmen. Auf diese Weise erhält man für die Theorie eine zusätzliche unabhängige Kontrolle.

Das Ergebnis der Messung der Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion in Luft für das Ommatidium, von dem die Impulsfrequenz-Verteilungen der Abb. 8 und 9 abgeleitet wurden, zeigt Abb. 7. In der oberen Abszisse ist der Winkel φ angegeben, um den eine punktförmige Lichtquelle aus der optischen Achse des betreffenden Ommatidiums bewegt wurde. Die Ordinate enthält die bei φ gemessene relative Empfindlichkeit des Ommatidiums, bezogen auf seine maximale Empfindlichkeit. Die Kreise mit Punkten stellen die Meßpunkte dar; die ausgezogene Kurve wurde diesen Meßpunkten angepaßt. Der Winkelabstand, bei dem die Empfindlichkeit auf 50% abgesunken ist, liegt bei etwa $\pm 6^\circ$. Dieser Wert stimmt gut mit der mittleren Halbwertsbreite von $\pm 8^\circ$ überein, die von WATERMAN (1954) gemessen wurde. Die Empfindlichkeits-Verteilung läßt sich in roher Näherung mit einer Gauß-Funktion beschreiben (schwarze Punkte). Allerdings fällt die Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion mit wachsendem φ bei größeren φ -Werten weniger stark als die Gauß-Funktion. — Die zweite Abszisse enthält eine Ommatidien-skala, die sich auf den Divergenz-

winkel Φ zwischen benachbarten Ommatidienachsen des betreffenden Augenteils stützt. Empfängt ein Ommatidium von einer punktförmigen Lichtquelle,

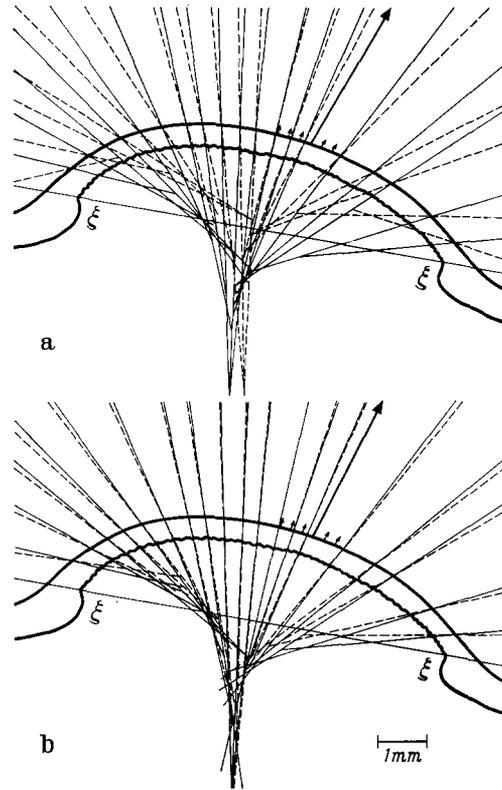


Abb. 6. In die Umrisse eines Augen-Längsschnittes wurden die morphologischen Ommatidien-Achsen (ausgezogene Linien) nach Längsschnittphotographien (wie in Abb. 5b) eingezeichnet. Mit Hilfe des Snelliusschen Brechungsgesetzes konnten außerdem die optischen Achsen für den Fall, daß sich das Auge in Luft (a) und in Wasser (b) befindet, eingezeichnet werden. Die großen Pfeile kennzeichnen die optischen Achsen des Ommatidiums, von dem abgeleitet wurde. Die kleinen Pfeile markieren die Zentren benachbarter Ommatidien. Die Abbildung zeigt das Auge, an dem die in Abb. 8; 9 u.a. wiedergegebenen Messungen durchgeführt wurden

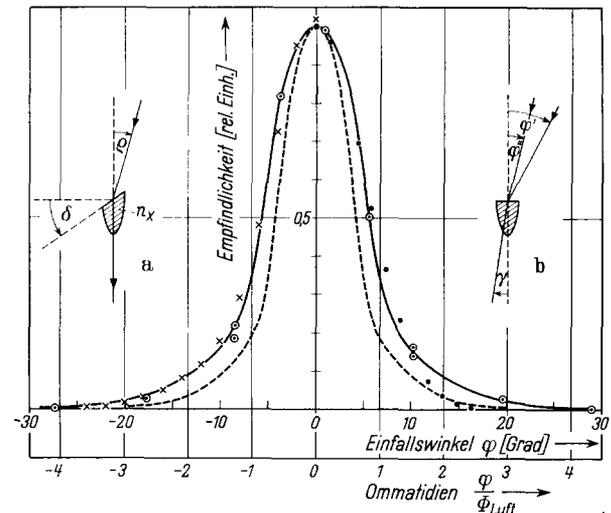


Abb. 7. Die Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion eines Ommatidiums in Luft (Kreise mit schwarzen Punkten und ausgezogene Kurve). Aufgetragen sind als Empfindlichkeit die normierten reziproken Werte der Lichtintensität, die im stationären Zustand 2,5 Impulse pro Sekunde in der Faser des untersuchten Receptors hervorrief. Variiert wurde der Einfallswinkel φ des Lichtes zur optischen Ommatidien-Achse. Bei den Messungen war der Einfluß der Inhibition durch Äthylalkohol ausgeschaltet. — Die schwarzen Punkte (rechte Hälfte der Abbildung) bezeichnen den Verlauf einer Gauß-Funktion. Die Kreuze (linke Hälfte der Abbildung) zeigen den Verlauf einer Funktion, die sich additiv aus zwei Gauß-Funktionen zusammensetzt. — Die Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion, die man unter Wasser messen würde, ist durch die gestrichelte Kurve wiedergegeben. Für sie gilt nur die Winkelabszisse. Einschaltfiguren s. Text

die sich in großem Abstand in seiner optischen Achse befindet, eine bestimmte Helligkeit (100%), so werden von den Nachbarommatidien etwa 32% und von den übernächsten etwa 9% dieser Helligkeit aufgenommen. Die Sehfelder benachbarter Ommatidien überlappen sich also beträchtlich. Auch dieses Ergebnis stimmt mit den Angaben von WATERMAN (1954) überein.

Mit Hilfe der gemessenen Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion des Einzelommatidiums läßt sich die Helligkeits-Verteilung in der Ommatidienenebene für beliebige Abstände des Auges von der Stufenfilmoberfläche bestimmen. Die Berechnung eines speziellen Falles wird später durchgeführt.

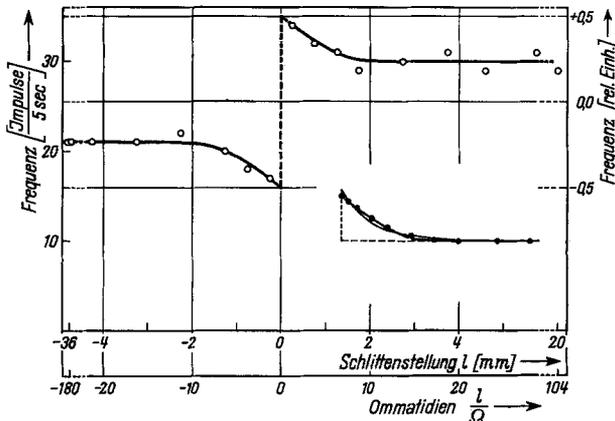


Abb. 8. Die Impulsfrequenz in der Faser eines einzelnen Ommatidiums als Antwort auf eine stufenförmige Umwelt-Leuchtdichte-Verteilung. Das Auge befand sich bei dieser Messung in unmittelbarem Kontakt mit dem Stufenfilm ($d = 0$ mm). (Gleiche Messung wie in Abb. 3, $d = 0$, jedoch am Auge eines anderen Tieres durchgeführt.) Ω betrug bei diesem Auge 200μ

IV. Anwendung der Systemtheorie auf die Meßergebnisse

Im experimentellen Teil dieser Arbeit wurde die Impulsfrequenz-Verteilung im optischen Nerv von *Limulus* bestimmt, die man als Antwort auf einen stufenförmigen Helligkeitsreiz in der Receptorebene erhält. Das Ergebnis dieser Messungen ermöglicht, die Verteilungsfunktion der Inhibitionscoeffizienten mit Hilfe von Gl. (1B) zu ermitteln. Sind die Spikefrequenz-Schwellenwerte z_{ij}^* hinreichend klein gegen die Frequenzen z_j , so vereinfacht sich Gl. (1B) zu

$$y_i = z_i + \sum_{j=i}^n \beta_{ij} z_j \quad (i = 1, 2, \dots, n). \quad (1C)$$

n ist die Zahl der Receptoren des Auges. Gleichungssystem (1C) kann auf die vorliegenden Probleme angewendet werden, wenn man, was im folgenden geschehen soll, unter y bzw. z die Abweichung der Impulsfrequenz von ihrem Mittelwert versteht. Eine genauere Begründung wird an späterer Stelle gegeben werden.

Im Verlauf unserer Untersuchungen hat sich gezeigt, daß man eine sehr gute Approximation an die im *Limulus*-Auge vorliegenden Verhältnisse erhält, wenn Gl. (1C) ins Kontinuum überführt wird. Das heißt, man rechnet bei der theoretischen Behandlung des Problems nicht mit einer endlichen Anzahl von Receptoren pro Flächeneinheit, sondern tut so, als ob diese Zahl unendlich wäre. Dieses Verfahren besitzt den Vorteil, daß die Berechnungen mit einfachen analytischen Mitteln durchgeführt werden können. Unter dieser Annahme läßt sich Gl. (1C) überführen in

$$y(s, r) = z(s, r) + \iint_{\text{Augenfläche}} H(s, r, u, v) z(u, v) du dv. \quad (2A)$$

Hierin sind s, r orthogonale Koordinaten in der Receptorebene, u, v Integrationsvariable und $H(s, r)$ die zweidimensionale Inhibitionsdichte-Verteilung. — In unseren Versuchen wurde stets nur von einem Receptor abgeleitet und die Lichtreiz-Verteilung sukzessiv über das Auge verschoben. Diese Messungen beschränkten sich jedoch nicht auf ein Auge und einen Receptor, sondern wurden an mehreren Augen und Receptoren des Augenzentralbereichs vorgenommen. Die Ergebnisse der verschiedenen Messungen unterscheiden sich nicht merklich voneinander, woraus wir schließen, daß die Verteilung der Inhibitionscoeffizienten zumindest in dem von uns untersuchten Augenzentralbereich räumlich isotrop ist. Das heißt, die Inhibitionsdichte innerhalb des untersuchten Augenbereichs hängt — soweit dies aus einem Vergleich der Messungen von Abb. 8 (s. unten) und Abb. 3 ($d = 0$) hervorgeht — vom Abstand der Receptoren voneinander und nicht von ihrer Lage im Auge ab. Unter dieser Voraussetzung läßt sich Gl. (2A) überführen in

$$y(s, r) = z(s, r) + \iint_{\text{Augenfläche}} H(s - u; r - v) z(u, v) du dv. \quad (2B)$$

In Abb. 8 ist die Impulsfrequenz-Verteilung im optischen Nerv aufgetragen, die man als Antwort auf eine stufenförmige Helligkeits-Verteilung auf dem Receptorenrastrer mißt. Sie entspricht der in Abb. 3 ($d = 0$) wiedergegebenen Messung, ist jedoch einer Versuchsserie entnommen, die am Auge eines anderen Tieres durchgeführt wurde. Aus dem in Abb. 8 wiedergegebenen Verlauf erkennt man, daß Änderungen der Impulsfrequenz mit der Position des Auges nur in der Umgebung der Stufenkante erfolgen. Wird der Schlitten um mehr als 2 mm aus der Nullposition zu größeren Werten verschoben, so bleibt die gemessene Impulsfrequenz konstant. Das bedeutet aber, daß die Berandung des Auges im ausgemessenen Bereich keinen Einfluß auf den Verlauf der Impulsfrequenz-Verteilung besitzt. Wir können den theoretischen Ansatz nach Gl. (2B) daher so formulieren, als wäre das *Limulus*-Auge unendlich ausgedehnt. Dann ist es erlaubt, die Integralgrenzen in Gl. (2B) von $-\infty$ nach $+\infty$ zu erstrecken. Trägt man dem Rechnung und substituiert $s - u$ und $r - v$ in H , so geht Gl. (2B) nach einfacher Zwischenrechnung über in

$$y(s, r) = z(s, r) + \int_{-\infty}^{+\infty} \int_{-\infty}^{+\infty} H(u, v) z(s - u, r - v) du dv. \quad (2C)$$

Legt man jetzt noch die Koordinate s senkrecht zur Stufenkante, so hängen y und z ausschließlich von s ab und damit vereinfacht sich Gl. (2C) für das hier behandelte Problem auf

$$y(s) = z(s) + \int_{-\infty}^{+\infty} \int_{-\infty}^{+\infty} H(u, v) z(s - u) du dv. \quad (2D)$$

Setzen wir noch

$$\tilde{h}(s) = \int_{-\infty}^{+\infty} H(s, v) dv, \quad (3A)$$

so geht Gl. (2D) in das eindimensionale Problem

$$y(s) = z(s) + \int_{-\infty}^{+\infty} \tilde{h}(u) z(s - u) du \quad (2E)$$

über. \tilde{h} ist der Kern der Integralgleichung (2E), der die Bedeutung einer Inhibitions-Liniendichte besitzt. Für die nachfolgenden Überlegungen ist es zweck-

mäßig, die in Gl. (2E) angeschriebene Integralgleichung zweiter Art in eine solche erster Art zu überführen. Dies wird erreicht, indem $z(s)$ unter das Integral gezogen wird.

$$y(s) = \int_{-\infty}^{+\infty} h(u) z(s-u) du \quad \text{mit} \quad h(s) = \delta(s) + \tilde{h}(s). \quad (2F)$$

Hierin ist $\delta(s)$ die nach DIRAC benannte Impulsfunktion.

Aus dem in Abb. 8 dargestellten Stufenexperiment sind $y(s)$ und $z(s)$ bekannt. Beide Funktionen verlaufen antisymmetrisch (s. rechte Ordinate in Abb. 8), daher muß der Kern $h(s)$ in Gl. (2F) eine symmetrische Funktion sein, also $h(s) = h(-s)$; (der Beweis wird im Anhang 2 erbracht). Die weitere Aufgabe besteht jetzt darin, den symmetrischen Kern $h(s)$ zu bestimmen, was im Prinzip möglich ist, da $y(s)$ und $z(s)$ experimentell gegeben sind. — HARTLINE und RATLIFF hatten festgestellt, daß die Inhibitionskoeffizienten mit zunehmendem Abstand zwischen den Rezeptoren im allgemeinen abnehmen. Für den Kern $h(s)$, der wegen der Meßmethode ein Mittel darstellt, in dem die wenigen gefundenen Ausnahmen nicht ins Gewicht fallen (s. Einleitung), ist deshalb anzunehmen, daß er monoton mit wachsendem s abfällt. Es lag daher auf der Hand, für $h(s)$ verschiedene analytische Ansätze mit dieser Eigenschaft zu versuchen. Wir prüften zunächst, ob der Ansatz $\tilde{h}(s) = c B e^{-cs}$, worin c und B zu bestimmende Konstanten sind, zu einer guten Approximation der gemessenen Impulsfrequenz-Verteilung führt. Die Einschaltfigur in Abb. 8 zeigt separat den Abfall des Impulsfrequenz-Verlaufs vom Maximum bis zum räumlich stationären Wert (stark ausgezogene Linie). Die dünn ausgezogene Linie gibt den Verlauf wieder, den man bei optimaler Wahl der Parameter c und B erhalten kann, wenn man $\tilde{h}(s)$ die angenommene Form gibt. Es läßt sich leicht zeigen, daß der Impulsfrequenz-Verlauf dann ebenfalls exponentiell vom Maximum zum stationären Wert abfällt. Wie die Einschaltfigur zeigt, erfolgt der Abfall des gemessenen Verlaufs aber eher linear als exponentiell, so daß beide Kurven nicht zur Deckung gebracht werden können. Als nächstes prüften wir für den Kern \tilde{h} den Ansatz

$$\tilde{h}(s) = c B e^{-c^2 s^2}. \quad (3B)$$

Man erhält als Ergebnis — mit geeignet bestimmten Parametern c und B — die in der Einschaltfigur der Abb. 8 enthaltenen Punkte. Sie stellen eine gute Approximation an den gemessenen Impulsfrequenz-Verlauf dar. Wir können daher für den Kern in Gl. (2F) schreiben

$$h(s) = \delta(s) + c B e^{-c^2 s^2}. \quad (4)$$

Es bleibt jetzt noch näher zu begründen, wie die Parameter c und B aus den in Abb. 8 wiedergegebenen Meßdaten ermittelt wurden: Hierzu nehmen wir an, daß $y(s)$ eine δ -Funktion sei und berechnen aus Gl. (2F), mit dem in Gl. (4) angegebenen Kern, die räumliche Impulsfrequenz-Verteilung, die man als Antwort auf diesen speziellen (hypothetischen) Reiz erhält. Aus Gl. (2F) ergibt sich dann unter Anwendung des Faltungssatzes für die Fourier-Transformierte von $z(s)$

$$\mathfrak{F}\{z(s)\}_{y=\delta(s)} = \frac{\mathfrak{F}\{y(s)\}}{\mathfrak{F}\{h(s)\}} = 1 - \sqrt{\pi} B \frac{e^{-k^2/4c^2}}{1 + \sqrt{\pi} B e^{-k^2/4c^2}}. \quad (5)$$

In Gl. (5) bedeuten $k = 2\pi/\lambda$, $1/\lambda$ die Wellenzahl. $z(s)$ ergibt sich aus vorstehender Gleichung durch Fourier-Rücktransformation zu

$$z(s)_{y=\delta(s)} = \delta(s) - \frac{B}{\sqrt{\pi}} g(s) \quad \text{mit} \quad (6)$$

$$g(s) = \int_0^{+\infty} \frac{e^{-k^2/4c^2} \cos ks}{1 + \sqrt{\pi} B e^{-k^2/4c^2}} dk.$$

$\sqrt{\pi} B$ läßt sich direkt aus den Meßdaten bestimmen (s. Anhang 3 und nächsten Abschnitt) und ergab sich

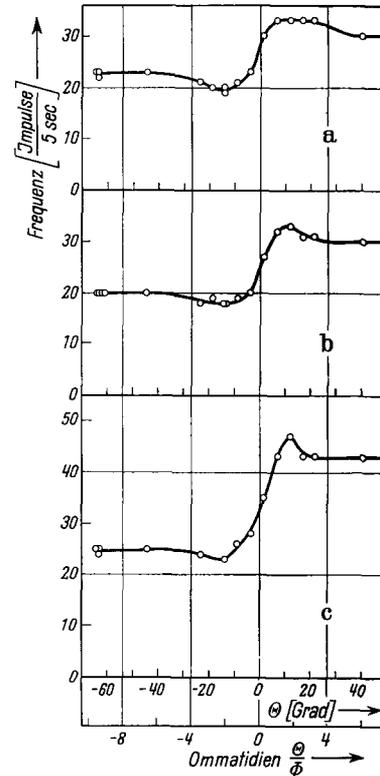


Abb. 9. Antwort auf eine stufenförmige Umwelt-Leuchtdichte-Verteilung; Abstand stets $d = 30,5$ mm. Die Messungen wurden am selben Auge wie die, deren Ergebnis in Abb. 8 dargestellt ist, durchgeführt, und zwar in der Reihenfolge: 9a, 8, 9b (alle bei derselben mittleren Leuchtdichte), 9c (hier wurde die mittlere Leuchtdichte um den Faktor 2 erhöht). Abszisse wie in Abb. 4. — Die Messungen entsprechen der Messung von Abb. 3, $d = 30,5$ mm

zu 1,111¹. Mit diesem Wert und einem willkürlich gewählten Wert für c wurde $g(s)$ mit Hilfe eines Analogrechners (Beckman EASE 1100) bestimmt. $g(s)$ an der Stelle $s=0$ beträgt 0,1138. Aus der Integralkurve $g(s)$ konnte dann der richtige Wert von c durch Abszissentransformation von $g(s)$ ermittelt werden (s. Anhang 4); wir fanden für $c=0,1157$, wobei c die Dimension [Länge]⁻¹ bzw. [Winkel]⁻¹ besitzt. Als Längeneinheit der s -Achse verwandten wir den mittleren Abstand Ω zweier benachbarter Ommatidien auf der Augenoberfläche bzw. den Divergenzwinkel Φ zwischen ihren optischen Achsen. Damit sind die Parameter der Transformationsgleichung, von der wir erwarten, daß sie die Vorgänge der lateralen Inhibition im *Limulus*-Auge vollständig beschreibt, festgelegt.

¹ Die hier und weiter unten angegebenen Zahlenwerte sind natürlich keine Größen, die bis in die angeschriebene Dezimale gesichert sind. Sie wurden jedoch in den numerischen Rechnungen verwendet und sind hier, um genaue Kontrollen zu ermöglichen, vollständig wiedergegeben.

Bevor die Transformationsgleichung für die *Voraussage* einer *meßbaren Impulsfrequenz-Verteilung* herangezogen wird, soll geprüft werden, wie gut der „Gauß-Ansatz“ und die Parameter c und $\sqrt{\pi}B$ die experimentellen Befunde wiedergeben. Dieser Nachprüfung liegt folgender Gedankengang zugrunde: Setzt man in Gl. (2F) den experimentell bestimmten Verlauf $z(s)$ ein und „faltet“ ihn mit dem Kern

$$h(s) = \delta(s) + \frac{1}{\sqrt{\pi}} 0,1157 \cdot 1,111 e^{-(0,1157 \cdot s)^2},$$

dann sollte sich im Idealfall für $y(s)$ eine Stufenfunktion ergeben. Das Ergebnis dieser Kontrolle enthält Abb. 10, in der jeweils die Hälften der antisymmetrischen Funktionen ein-

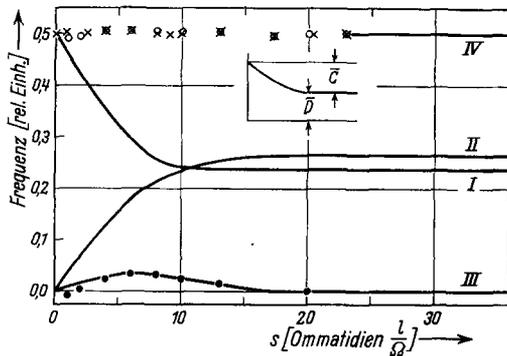


Abb. 10. Kontrolle der aus den Nahfeld-Experimenten ($d=0$) bestimmten Inhibitionsverteilung. Näheres im Text

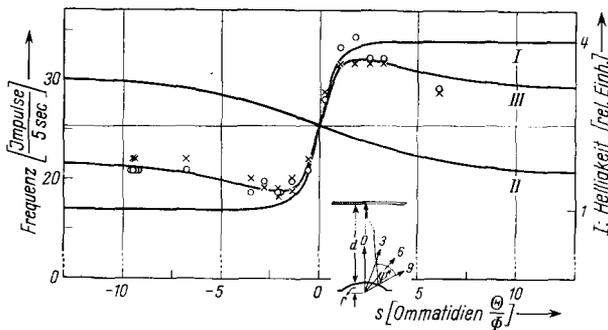


Abb. 11. Kurve I: Die Helligkeits-Verteilung auf dem Receptorenraster des Auges beim Abstand $d=30,5$ mm vom Stufenfilm (rechte Ordinate) (zu den Versuchen Abb. 7—9). Außerdem stellt die Kurve das „Faltungsergebnis“ der Helligkeits-Verteilung auf dem Receptorenraster mit dem Dirac-Funktionsanteil des Kerns von Gl. (7) dar. Kurve II: Ergebnis der Faltung der Helligkeits-Verteilung auf dem Receptorenraster (Kurve I) mit dem Anteil $\frac{B}{\sqrt{\pi}} g(s)$ in Gl. (7). Kurve III: Summe der Kurven I und II. Kurve III ist die für den Abstand $d=30,5$ mm vorhergesagte Impulsfrequenzverteilung im optischen Nerv. $\times \times \times$ Meßpunkte aus Abb. 9a. $\circ \circ \circ$ Meßpunkte aus Abb. 9b. Die Meßpunkte stellen die für den Abstand $d=30,5$ mm gemessene Impulsfrequenz-Verteilung dar

gezeichnet sind. Kurve I ergibt sich durch Faltung des gemessenen $z(s)$ Verlaufs mit dem δ -Teil des h -Kerns. Sie besitzt denselben Verlauf wie $z(s)$. Bevor man den gemessenen $z(s)$ -Verlauf mit dem „Gauß-Teil“, des h -Kerns faltet, ist es zweckmäßig, $z(s)$ in eine Stufenfunktion und eine Funktion $\tilde{z}(s) = [z(s) - \text{Stufe}]$ zu zerlegen. Die Faltung der Stufenfunktion mit dem Gauß-Teil des h -Kerns läßt sich aus Tabellen entnehmen und ist in Kurve II, Abb. 10 wiedergegeben. Die Faltung der $\tilde{z}(s)$ -Funktion mit dem Gauß-Teil des h -Kerns wurde planimetrisch ausgeführt und ergab Kurve III (ausgezogen). Die Summe der Kurven I bis III ergibt die Kreuze von Kurve IV. Die Abweichung vom idealen Stufenverlauf beträgt, wie man sieht, nur 0,5—1% der Gesamtstufenhöhe.

Die in Gl. (6) wiedergegebene Antwort auf einen δ -funktionsförmigen Lichtreiz erlaubt es, die Impulsfrequenz-Verteilung im optischen Nerv bei einer beliebig vorgegebenen Helligkeits-Verteilung auf dem Receptorenraster zu berechnen, sofern keine negativen Impulsfrequenzwerte in der Rechnung auftreten. Man

erhält dann $z(s)$ in bekannter Weise aus einem Faltungsintegral:

$$z(s) = \int_{-\infty}^{+\infty} \left[\delta(u) - \frac{B}{\sqrt{\pi}} g(u) \right] y(s-u) du. \quad (7)$$

Nachdem die Gültigkeit von Gl. (2F) mit dem Kern nach Gl. (4) und den bestimmten Parametern c und B geprüft ist, wollen wir untersuchen, ob mittels dieser mathematischen Beschreibung der Inhibitionsvorgänge im *Limulus*-Auge eine *Voraussage* auf die Impulsfrequenz-Verteilung im optischen Nerv unter geänderten experimentellen Bedingungen möglich ist. Ein geeignetes Testexperiment besteht darin, die Lichtstufe in eine gewisse Entfernung vom Komplexauge zu bringen und die im Querschnitt des optischen Nervis unter diesen Bedingungen ausgelöste Impulsfrequenz-Verteilung zu messen (wie in Abb. 3, $d \neq 0$ und Abb. 4 gezeigt). Wenn die mathematische Beschreibung des Inhibitionssystems volle Gültigkeit besitzt, dann müßte sich die gemessene Impulsfrequenz-Verteilung vorausberechnen lassen, da aus der gemessenen Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion des Einzelommatidiums (Abb. 7) und der Geometrie des Auges die Helligkeits-Verteilung auf dem Receptorenraster bestimmt werden kann. Die Berechnung dieser Helligkeits-Verteilung wurde wie folgt vorgenommen: Zunächst wurde der Winkel φ^* graphisch bestimmt (s. Einschaltfigur in Abb. 11). Er wird von den optischen Achsen der einzelnen Ommatidien und den Verbindungslinien zwischen dem Austrittspunkt dieser Achsen aus der Augenoberfläche und der Stufenkante gebildet. In diese Berechnung gehen die Form der Augenoberfläche und die Parameter d, r und Φ ein, die in dem hier betrachteten Fall die Werte $d=30,5$ mm, $r=2$ mm und $\Phi=6,7^\circ$ besaßen; (die numerischen Werte von r und Φ wurden Abb. 6a entnommen). Bei Kenntnis von φ^* läßt sich die Stufenfunktion mit der Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion des Einzelommatidiums (Abb. 7) falten. Die Berechnung läßt sich in einer Dimension durchführen (s -Richtung), da sich der Einfluß der zweiten Dimension (r -Richtung) nur in einem Faktor äußert, was später im Zusammenhang mit der Inhibitionsverteilung gezeigt wird. Als Ergebnis dieser Rechnung erhält man die von der Stufe auf dem Receptorenraster erzeugte Helligkeits-Verteilung, die in Kurve I, Abb. 11 (rechter Ordinatenmaßstab) wiedergegeben ist. Man ersieht aus dem Verlauf, daß die Stufe wegen der Überlappung der Ommatidien-Sehfelder „verschmiert“ auf das Receptorenraster „abgebildet“ wird. Der Übergang von Hell nach Dunkel erstreckt sich über 4—5 Ommatidien und nicht wie im Nahfeld über zwei Ommatidien.

An dieser Stelle war es notwendig, zu überprüfen, ob die in der angegebenen Weise bestimmte Helligkeits-Verteilung mit der Helligkeits-Verteilung übereinstimmt, die man erhält, wenn der Rechnung eine sukzessive Verschiebung des Auges zugrunde gelegt wird. Es zeigt sich, daß Unterschiede im Verlauf beider Kurven von höchstens 2% auftreten. Daß überhaupt Unterschiede auftreten liegt daran, daß die Filmoberfläche eben, die Augenoberfläche jedoch gekrümmt ist. Größere Differenzen wären zu erwarten, wenn sich die Sehfeldüberlappung über viele Ommatidien erstrecken würde.

Nehmen wir jetzt zunächst an, daß $y(s)$ — die Abweichung der Impulsfrequenz-Verteilung im optischen Nerv von ihrem Mittelwert bei Fehlen des Inhibitionseinflusses — proportional zur (normierten) Abweichung $\tilde{x}(s)$ der Helligkeits-Verteilung in der Re-

ceptorebene von ihrem Mittelwert ist (Verlauf wie Kurve I in Abb. 11), dann läßt sich die bei Anwesenheit der Inhibition im optischen Nerv auftretende Impulsfrequenz-Verteilung $z(s)$ mittels Gl. (7) voraussagen. Das Ergebnis dieser Voraussage ist die durch die ausgezogene Kurve III in Abb. 11 wiedergegebene Impulsfrequenz-Verteilung. Kurve III setzt sich additiv aus den Kurven I und II zusammen, wobei I das Faltungsergebnis der Helligkeits-Verteilung mit dem Dirac-Funktionsanteil des Kerns in Gl. (7) und II das mit dem Anteil $\frac{B}{\sqrt{\pi}} g(s)$ darstellt. In Abb. 11

sind die Meßpunkte aus Abb. 9a und 9b eingetragen, die unter den hier diskutierten Bedingungen gewonnen wurden. Man ersieht aus der Abbildung, daß die experimentellen Daten in den wesentlichen Merkmalen mit dem auf theoretischem Wege vorausgesagten Verlauf übereinstimmen. In Experiment und Theorie liegen die maximalen und minimalen Frequenzwerte an den gleichen Abszissenorten. Darüber hinaus findet man, daß die Stärke des Mach-Bandes — verglichen mit dem Resultat bei Nahfeldbeleuchtung (Abb. 8, $d=0$) — in beiden Fällen um etwa denselben Betrag reduziert ist.

Aus dem Ergebnis dieses Versuchs läßt sich entnehmen, daß die Vorgänge, die bei der Transformation optischer Nachrichten durch das *Limulus*-Auge auftreten, zumindest unter den von uns gewählten experimentellen Bedingungen, mit einer linearen Theorie zu beschreiben sind. Daraus kann zunächst geschlossen werden, daß die logarithmische Übersetzung, die zwischen Lichtintensität und Erregung des einzelnen beleuchteten Receptors auftritt, bei den in unseren Experimenten vorkommenden relativ kleinen räumlichen Intensitätsänderungen noch nicht berücksichtigt zu werden braucht, da wir hier nur die *Abweichung* der Impulsfrequenzen im optischen Nerv vom räumlichen Mittelwert betrachten (s. hierzu REICHARDT 1961). Die logarithmische Übersetzung käme jedoch zur Wirkung, wenn die Abhängigkeit der mittleren Impulsfrequenz im optischen Nerv von der mittleren Helligkeit auf dem Receptorenraster betrachtet würde. Weitere Komplikationen wären auch denkbar, wenn sich die Wirksamkeit des aus verschiedenen Richtungen in ein Ommatidium fallenden Lichtes nicht additiv verhalten würde.

In Abb. 12 sind noch einmal die Transformationsschritte, die im *Limulus*-Auge bei der Abbildung einer Umweltleuchtdichte-Verteilung auf den Querschnitt des optischen Nerven vollzogen werden, zusammenfassend dargestellt. — Besteht die Helligkeits-Verteilung auf dem Receptorenraster aus einer räumlich konstanten Verteilung, der eine in r -Richtung verlaufende Linie größerer Helligkeit überlagert ist, so ist die Abweichung $\tilde{x}(s) = y(s)$ vom Mittelwert eine δ -Funktion in s -Richtung (Teilabb. a). Diese Helligkeits-Verteilung ruft im Querschnitt des optischen Nerven eine Erregungs-Verteilung hervor, die — wenn wir bei der Darstellung wieder vom Mittelwert der Erregung absehen — durch den in Teilabb. b wiedergegebenen Verlauf beschrieben wird: Die Nervenfasern der sich in r -Richtung erstreckenden, zusätzlich beleuchteten, Ommatidienkette zeigen erhöhte Erregung, während die sie in s -Richtung umgebenden Receptoren gehemmt werden. Jenseits dieses gehemmten Bereichs liegt ein Gebiet, dessen Receptoren wieder etwas vermehrt erregt sind: Die Pfeile in Teilabb. b markieren Nulldurchgänge, die Kreuze Maxima erhöhter Erregung. Die in Teilabb. b dargestellte Impulsant-

wort ist der in Gl. 7 enthaltene Integralkern $\delta(s) - \frac{B}{\sqrt{\pi}} g(s)$. — Liegt die oben beschriebene Helligkeits-Verteilung nicht auf

dem Receptorenraster, sondern befindet sie sich, vom Auge entfernt, als Leuchtdichte-Verteilung in der Umwelt (Teilabb. c), so wird wegen der Überlappung der Ommatidien-Schfelder auf dem Receptorenraster eine Verteilung $\tilde{x}(s)$ erzeugt, die in Teilabb. d wiedergegeben ist. Sie erstreckt sich über etwa 8 Ommatidien und stellt die Abweichung der Hellig-

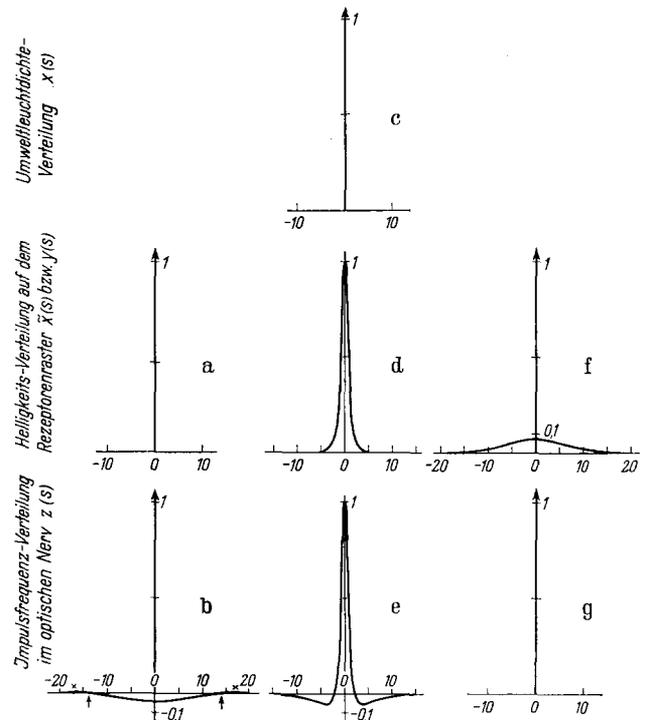


Abb. 12. Die Transformationsschritte, die im *Limulus*-Auge bei der Abbildung einer Umwelt-Leuchtdichte-Verteilung auf den Querschnitt des optischen Nerven vollzogen werden, als Impulsantworten dargestellt. Ordinate maßstabsgerecht, Abszissen in Ommatidien-Abstands-Einheiten, Einzelheiten im Text

keit von ihrem Mittelwert dar. Diese Verteilung ruft im Querschnitt des optischen Nerven eine Erregungs-Verteilung $z(s)$ hervor (Teilabb. e). Der erregte Bereich erstreckt sich über etwa 4 Ommatidien und ist von einem Hemmfeld umgeben, dessen Ausdehnung über je 11–12 Ommatidien reicht. Die in Teilabb. e wiedergegebene Erregungs-Verteilung ermöglicht auf einfache Weise die Berechnung von Erregungs-Verteilungen $z(s)$, die von vorgegebenen Umweltleuchtdichte-Verteilungen $x(s)$ hervorgerufen werden. — Schließlich erhebt sich die Frage nach der anschaulichen Bedeutung des Integralkerns $\delta(s) + \tilde{h}(s)$. Aus Gl. 2F läßt sich entnehmen, daß $y(s) = \delta(s) + \tilde{h}(s)$ ist, wenn wir für $z(s)$ eine δ -Funktion wählen. Experimentell könnte man zwar die $z(s) = \delta(s)$ -Verteilung durch antidrome Reizung herstellen; wegen der nicht möglichen Umkehrung der Kausalkette läßt sich die entsprechende $y(s)$ -Verteilung auf diese Weise aber natürlich nicht sichtbar machen. Experimentell erfüllen läßt sich Gl. 2F für $z(s) = \delta(s)$ jedoch auf folgende Weise: Man wählt als Helligkeits-Verteilung $\tilde{x}(s)$

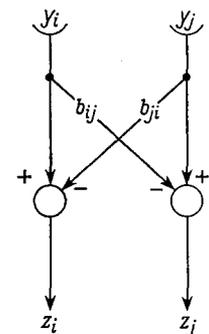


Abb. 13. Schematische Darstellung eines Zwei-ommatidien-„Vorwärts“-Inhibitionssystems, wie es im *Limulus*-Auge nicht verwirklicht ist

den in Teilabb. f dargestellten Verlauf $\delta(s) + \tilde{h}(s)$, der dann im Querschnitt des optischen Nerven einen Erregungsverlauf $\tilde{x}(s) = \delta(s)$ hervorruft (Teilabb. g). $\tilde{h}(s)$ aus Teilabb. f gibt die Verteilungsfunktion der Inhibitionskoeffizienten wieder, da im *Limulus*-Auge ein „Rückwärts“-Inhibitionssystem (s. Abb. 1a) verwirklicht ist. Läge im *Limulus*-Auge ein „Vorwärts“-Inhibitionssystem (s. Abb. 13 und VARJÚ 1962) vor, so ließe sich die Verteilungsfunktion der Koeffizienten aus Teilabb. b ableiten. — In der theoretischen Behandlung

sind wir von der Verteilungsfunktion der Inhibitionskoeffizienten $\tilde{h}(s)$ ausgegangen und haben den Integralkern $\delta(s) - \frac{B}{\sqrt{\pi}} g(s)$ von Gl. 7 (Teilabb. b) berechnet. Dieses Vorgehen war notwendig, weil für $\tilde{h}(s)$, nicht aber für $g(s)$ aus früheren Experimenten bekannt war: Im *Limulus*-Auge treten nur inhibitorische jedoch keine exzitatorischen Wechselwirkungen auf, und die Größe der Inhibitionskoeffizienten nimmt mit wachsendem Abstand zwischen den Rezeptoren ab.

Wir möchten noch einmal darauf zurückkommen, daß in der hier vorgelegten Theorie der Einfluß der von HARTLINE und RATLIFF nachgewiesenen Impulsfrequenz-Schwellenwerte z_{ij}^* (Gl. 1B) vernachlässigt wurde (Gl. 1C). Sollten diese Schwellen auf unsere experimentellen Ergebnisse einen wesentlichen Einfluß besitzen, so müßte sich die Impulsfrequenz-Verteilung im optischen Nerv in Abhängigkeit von der mittleren Reizlichtintensität in ihrem Verlauf ändern. Um dies nachzuprüfen, wurde die mittlere Reizlichtintensität um den Faktor 2 erhöht. Das Ergebnis der Messung zeigt Abb. 9c. Die mittlere Impulsfrequenz ist deutlich angehoben, während der Verlauf gegenüber den Kurven der Abb. 9a und 9b keine signifikanten Änderungen zeigt. Die in Abb. 9c sichtbare Abweichung der Impulsfrequenz-Verteilung von der Antisymmetrie kann wegen der Streuung der Meßdaten nicht als gesichert angesehen werden. Würden die Schwellen in unseren Experimenten eine wesentliche Rolle spielen, so hätte man erwarten müssen, daß sich der Übergang von der maximalen bzw. minimalen Impulsfrequenz auf einen räumlich stationären Wert in Abb. 9c — verglichen mit den entsprechenden Verläufen in Abb. 9a und b — über eine größere Zahl von Ommatidien erstreckt, als dies tatsächlich der Fall ist. Denn wegen der erhöhten mittleren Frequenz müßte eine Vergrößerung des die einzelnen Ommatidien umgebenden Inhibitionsfeldes eintreten, da dann ja auch Schwellen zu weiter voneinander entfernt liegenden Ommatidien überwunden werden könnten, was zur besprochenen Konsequenz führen müßte.

Die nächste Aufgabe bestand darin, die Verteilungsfunktion für die Inhibitionsdichte zu bestimmen, die wir in Gl. (2C) mit $H(s, r)$ bezeichnet haben. Denn die in der eindimensionalen Theorie eingeführte Verteilung $\tilde{h}(s) = cBe^{-c^2s^2}$ nach Gl. (3B) ist nicht notwendig identisch mit der Inhibitionsdichte-Verteilung im *Limulus*-Auge, wie sich unmittelbar aus dem in Gl. (3A) formulierten Zusammenhang zwischen $\tilde{h}(s)$ und $H(s, r)$ entnehmen läßt. $\tilde{h}(s)$ wäre mit der gesuchten Verteilungsfunktion $H(s, r)$ identisch, wenn im Experiment nicht das ganze Auge, sondern nur eine sich senkrecht zur Stufenkante erstreckende Ommatidienkette beleuchtet worden wäre. — Die Inhibitionsdichte im *Limulus*-Auge ist, wie schon ausführlich besprochen, eine Funktion des Abstandes zwischen den Rezeptoren. Darüber hinaus ist bekannt, daß die Abnahme der Inhibitionsdichte nicht nach allen Richtungen der Augenoberfläche gleich stark zu erfolgen braucht (HARTLINE, WAGNER und RATLIFF 1956). Dem tragen wir dadurch Rechnung, daß H die Form $H\left\{s^2 + \frac{r^2}{b^2}\right\}$ gegeben wird, wobei durch den Parameter b eine veränderte Abnahme der Inhibition in r -Richtung gegenüber der Abnahme in s -Richtung berücksichtigt ist. Damit lautet die Aufgabe, H aus Gl. (3A) zu bestimmen, die nun die speziellere Form annimmt:

$$cBe^{-c^2s^2} = \int_{-\infty}^{+\infty} H\left\{s^2 + \frac{v^2}{b^2}\right\} dv. \quad (8)$$

Aus Gl. (8) folgt, daß

$$H = \frac{c^2B}{\sqrt{\pi}b} e^{-c^2[s^2 + r^2/b^2]} \quad (9)$$

ist, was im Anhang 5 ausführlich gezeigt wird. Dieses Ergebnis besagt, daß die im *Limulus*-Auge vorliegende

Inhibitionsdichte H sowohl in s - als auch in r -Richtung gaußisch abfällt, und zwar, da $c = 0,1157$ (s. S. 51), in s -Richtung auf $1/e$ bei einer Distanz von 8–9 Ommatidien. Damit ist gezeigt, daß die Inhibitionsdichte-Verteilung in s -Richtung — wenn man von einem Faktor $c/\sqrt{\pi}b$ absieht — von demselben Verlauf wie der $\tilde{h}(s)$ -Anteil der Kernfunktion ist, was z. B. nicht der Fall wäre, wenn wir für $\tilde{h}(s)$ einen exponentiellen Abfall gefunden hätten.

Die in den bisherigen Betrachtungen vorgenommene kontinuierliche Behandlung der Transformations-Eigenschaften des *Limulus*-Auges führte konsequent auf eine Inhibitionsdichte-Verteilung. Da das *Limulus*-Auge jedoch aus einzelnen Rezeptoren aufgebaut ist und dementsprechend die Inhibitionsstärke nicht als Dichtefunktion, sondern in Form von Koeffizienten vorliegt, muß zunächst, bevor diese Koeffizienten aus Gl. (9) bestimmt werden können, gezeigt werden, daß die kontinuierliche Behandlung eine hinreichend gute Approximation an den im *Limulus*-Auge verwirklichten diskreten Fall darstellt. Der Übergang vom Kontinuum zum Diskontinuum läßt sich vornehmen, indem die Integration in Gl. (2F) mit dem Kern nach Gl. (4) und den bestimmten Parametern c und B stückweise über Intervalle je einer Ommatidienbreite erstreckt wird. Dieses Verfahren führt von der kontinuierlichen Beschreibung (Gl. 2A) zurück zu Gl. (1C). Wir haben mit den in dieser Weise ermittelten Koeffizienten β_{ij} geprüft, inwieweit die aus der Kontinuumstheorie ermittelten Parameter c und B auf den diskontinuierlichen Fall anwendbar sind. Hierzu wurde unter Anwendung von Gl. (1C) — nach dem im Zusammenhang mit Abb. 10 ausführlich besprochenen Verfahren — aus der Impulsfrequenz-Verteilung im optischen Nerv die auslösende Helligkeits-Verteilung berechnet. In diese Rechnung gehen die bestimmten Parameter c und B sowie die aus den Teilintegrationen ermittelten Koeffizienten β_{ij} ein. Als Ergebnis erhält man die in Abb. 10 eingetragenen Punkte und Kreise. Aus der Lage der Kreise ersieht man, daß der Fehler — bezogen auf die gesamte Stufenhöhe — nur bis zu $\pm 1\%$ beträgt. Hieraus ist zu schließen, daß die Behandlung des Inhibitionssystems im *Limulus*-Auge mittels einer Kontinuumstheorie eine gute Approximation an die in Wirklichkeit vorliegenden Verhältnisse darstellt. Dies ist der Fall, weil sich die Inhibition über große Augenbereiche erstreckt und somit die auf Grund des Ommatidienrasters gebildete Treppenfunktion genügend viele „Stufen“ besitzt, um mittels einer monoton fallenden Gauß-Funktion befriedigend approximierbar zu sein. Es ist noch zu erwähnen, daß der Parameter B beim Übergang vom Kontinuum zum Diskontinuum mit einem Faktor 1,0709 multipliziert werden mußte, um eine optimale Approximation zu gewährleisten. Die Ursache dieser Korrektur ist leicht einzusehen, da ein Teil der

Fläche unter dem Kernfunktionsanteil, und zwar $\int_{-0,5}^{+0,5} \tilde{h}(u) du$ bei der Rasterung verlorengeht.

Damit sind wir in der Lage, die Größe der Inhibitionskoeffizienten durch Integration über Teilbereiche der Inhibitionsdichtefunktion H (unter Berücksichtigung des Faktors 1,0709) abzuschätzen. Es ist zur Zeit nicht genau bekannt, nach wie vielen Ommatidienabständen die Inhibitionsstärke in r -Richtung auf den e -ten Teil gefallen ist. Immerhin geht aus Messungen von HARTLINE, WAGNER und RATLIFF (1956) hervor, daß der Abfall der Inhibitionsstärke in r -Richtung wahrscheinlich rascher als der Abfall in s -Richtung erfolgt. Um trotzdem eine angenäherte Vorstellung von der Größenordnung des Inhibitionskoeffizienten zwischen benachbarten Ommatidien in s -Richtung zu erhalten, betrachten wir zwei Fälle: 1. Wir nehmen an, daß die Inhibitionsstärke in s - und r -Richtung gleich rasch abfällt [Fall $b = 1$ in Gl. (9)]. Dann erhält man für den Nachbarkoeffizienten aus Gl. (9) den Wert $\beta_{i, i \pm 1} = 0,00507$. 2. Wir nehmen an, daß die Inhibitionsstärke in r -Richtung fünfmal rascher abfällt als in s -Richtung [Fall $b = 1/5$ in Gl. (9)]. Unter

diesen Umständen ergibt sich für den Nachbarkoeffizienten $\beta_{i,i\pm 1} = 0,0254$.

V. Die Übertragungseigenschaften der Sehfeldüberlappung und des Inhibitionssystems im Fourier-Bereich

In einer früher veröffentlichten Arbeit (REICHARDT 1961) wurde diskutiert, welchen Bedingungen die Sehfeldüberlappung benachbarter Ommatidien genügen muß, um sicherzustellen, daß die in der Leuchtdichte-Verteilung der Umwelt enthaltene optische Information auch noch in der von ihr erzeugten Helligkeits-Verteilung auf dem Rezeptorenraster vorhanden ist. Es ließ sich zeigen, daß die hierfür notwendige und hinreichende Bedingung das Nichtverschwinden der Determinante der Koeffizienten ist, die den Grad der Sehfeldüberlappung beschreiben. Dem entspricht bei einer Behandlung des Problems im Kontinuum das Nichtauftreten von Nullstellen in der Fourier-Transformierten der Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion des Einzelommatidiums. Denn besäße diese Fourier-Transformierte Nullstellen, so würden die entsprechenden räumlichen Frequenzen unterdrückt werden, und die von ihnen getragene Information erschiene dann nicht mehr auf dem Rezeptorenraster. Die in Abb. 7 aufgetragene Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion des Einzelommatidiums (ausgezogene Kurve) läßt sich mit einer Gauß-Funktion nur roh (schwarze Punkte), dagegen mit einer Linearkombination aus zwei Gauß-Funktionen (Kreuze) gut approximieren. Bezeichnet man mit $x(s)$ die Abweichung einer beliebigen Umweltleuchtdichte-Verteilung von ihrem Mittelwert in s -Richtung, so sind wir in der Lage zu berechnen, wie diese auf das Rezeptoren-, „Kontinuum“ abgebildet wird. Dieser Zusammenhang wird durch ein Faltungsintegral beschrieben

$$\tilde{x}(s) = \int_{-\infty}^{+\infty} \{a_1 e^{-b_1^2 u^2} + a_2 e^{-b_2^2 u^2}\} x(s-u) du, \quad (10)$$

wenn man mit $\tilde{x}(s)$ die Abweichung der Helligkeits-Verteilung auf dem Rezeptorenraster von ihrem Mittelwert bezeichnet. In dem von uns untersuchten Augenbereich beträgt der Wert des Verhältnisses $\frac{a_1}{a_2} = 2,399$, während $b_1 = \frac{1}{5,7}$ und $b_2 = \frac{1}{11,9}$ ist. Aus Gl. (10) ergibt sich unmittelbar die räumliche Übertragungseigenschaft der Sehfeldüberlappung, indem man beide Seiten fouriertransformiert und für $x(s)$ eine punktförmige Quelle endlicher Stärke (δ -Funktion) annimmt. So erhält man

$$\mathfrak{F}\{\tilde{x}(s)\}_{x(s)=\delta(s)} = \frac{\sqrt{\pi}}{b_1} a_1 e^{-k^2/4b_1^2} + \frac{\sqrt{\pi}}{b_2} a_2 e^{-k^2/4b_2^2}. \quad (11)$$

Hierin bedeuten: $k = \frac{2\pi}{\lambda}$; λ die Wellenlänge einer räumlichen Schwingung in Einheiten des Abstandes zweier benachbarter Ommatidien. Der Verlauf von $\mathfrak{F}\{\tilde{x}(s)\}_{x(s)=\delta(s)}$ ist in Abb. 14 aufgetragen (gestrichelte Kurve). Man ersieht aus der Abbildung, daß die Amplituden der räumlichen Schwingungen mit wachsender Frequenz $1/\lambda$ mehr und mehr abnehmen, aber nur für $\lambda \rightarrow 0$ verschwinden. Daraus folgt: Die in einem Muster der optischen Umwelt enthaltene Information ist auf dem Rezeptorenraster prinzipiell noch vorhanden. Zu einer Helligkeits-Verteilung auf dem Rezeptorenraster gehört also eine und nur eine erzeugende Umweltleucht-

dichte-Verteilung. Wegen der endlichen Rasterkonstante des Rezeptorenrasters können natürlich nicht beliebig hohe, räumliche Frequenzen übertragen werden. Die obere Frequenzgrenze ist, sofern nicht das Auge relativ zur Umwelt bewegt wird, durch den Abstand benachbarter Ommatidien bestimmt und beträgt $1/\lambda_{\min} = 1/2 \Phi = 0,5$, da Φ die Einheit ist. Kurve I in Abb. 14 fällt dann also bei diesem Abszissenwert auf Null und bleibt für alle Frequenzen größer $1/\lambda_{\min}$ Null (s. Pfeil in Einschaltfigur der Abb. 14). Das Auflösungsvermögen des Limulusauges ist in diesem Fall durch die Rasterkonstante des Rezeptorenrasters begrenzt.

Die Aussage, daß höhere Frequenzen als $1/\lambda_{\min}$ nicht mehr vom Facettenraster übertragen werden können, besagt nicht, daß sie ohne Einfluß auf die räumliche Helligkeits-Verteilung auf dem Rezeptorenraster bleiben (Götz 1963). Diese Einflüsse lassen sich stets als Summe von Fourier-Komponenten

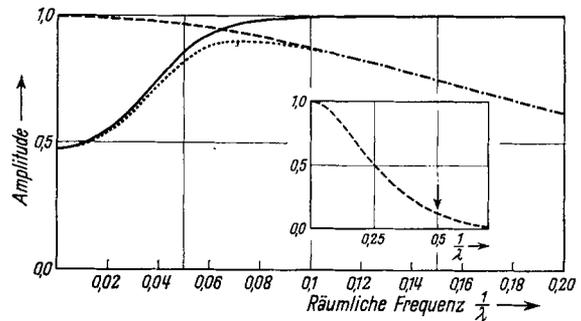


Abb. 14. Die Amplitudenfrequenzgänge (AFG) für räumliche Frequenzen der Umwelt-Leuchtdichte-Verteilung bzw. der Helligkeits-Verteilung auf dem Rezeptorenraster. --- Der AFG, der auf Grund der Überlappung der Ommatidiensfelder entsteht. — Der AFG, den das Inhibitionssystem bewirkt. ····· Der AFG, der sich aus der Hintereinanderschaltung von Sehfeldüberlappung und Inhibitionssystem ergibt. Die Einschaltfigur zeigt den Amplitudenfrequenzgang der Sehfeldüberlappung im gesamten Bereich. Der Pfeil indiziert die auf Grund des endlichen Ommatidienrasters durchgelassene höchste räumliche Frequenz. Einheit von λ = mittlerer Ommatidienabstand

im Frequenzintervall 0 bis $1/\lambda_{\min}$ darstellen. Daraus folgt, daß die linearen Übertragungseigenschaften der Dioptrik des Limulus-Auges für Frequenzen oberhalb $1/\lambda_{\min}$ verlorengehen. Im speziellen Fall des Limulus-Auges dürften diese Erscheinungen eine untergeordnete Rolle spielen, da — wie man aus der Einschaltfigur in Abb. 12 ersieht — räumliche Frequenzen größer $1/\lambda_{\min}$ mit Amplituden übertragen werden, die auf weniger als 12% ihrer ursprünglichen Amplitude reduziert werden.

Als nächstes wollen wir die Übertragungseigenschaften des Inhibitionssystems für räumliche Frequenzen betrachten. In Gl. (2F) ist der mathematische Zusammenhang zwischen $y(s)$ und $z(s)$ ausgedrückt, wobei h der in Gl. (4) explizit angegebene Kern ist. Auch in diesem Fall erhält man die Übertragungseigenschaften, wenn Gl. (2F) auf beiden Seiten fouriertransformiert und $y(s) = \delta(s)$ gesetzt wird. Damit ergibt sich aus Gl. (2F)

$$\mathfrak{F}\{z(s)\}_{y(s)=\delta(s)} = \frac{1}{1 + \sqrt{\pi} B e^{-k^2/4c^2}} \quad \text{mit} \quad k = \frac{2\pi}{\lambda}. \quad (12)$$

$\mathfrak{F}\{z(s)\}_{y(s)=\delta(s)}$ ist in Abb. 14 (ausgezogene Kurve) dargestellt. Aus dem Kurvenverlauf erkennt man, daß die Amplituden mit wachsender räumlicher Frequenz ansteigen, sich einem Grenzwert nähern und bei dem Frequenzwert $1/\lambda_{\min}$ — auf Grund der Rasterkonstanten des Rezeptorenrasters — zu Null abfallen. Auch hier treten im Übertragungsbereich keine Nullstellen auf, womit die Eindeutigkeit der durch das Inhibitionssystem bewirkten Transformation gesichert ist

Der in Abb. 14 wiedergegebene Amplituden-Frequenzgang für das Inhibitionssystem verdeutlicht, warum eine Helligkeitsstufe auf der Ebene des Rezeptoren-rasters relativ verstärkt auf den Querschnitt des optischen Nervs abgebildet wird.

Wir sind jetzt in der Lage, die gesamte Übertragungsfunktion des *Limulus*-Auges angeben zu können. Sie besteht aus drei hintereinander geschalteten Transformationen, die von der Sehfeldüberlappung, dem Zusammenhang zwischen $\tilde{x}(s)$ und $y(s)$ und dem Inhibitionssystem vollzogen werden. Zwischen $\tilde{x}(s)$ und $y(s)$ besteht ein proportionaler Zusammenhang, da sich die logarithmische Abhängigkeit des Generatorpotentials von der Beleuchtungsstärke im Einzelommatidium unter unseren Versuchsbedingungen noch nicht auswirkt (s. S. 53). Für die nachstehend gegebenen Überlegungen setzen wir den Proportionalitätsfaktor zwischen $\tilde{x}(s)$ und $y(s)$ gleich eins. Die Übertragungsfunktion des *Limulus*-Auges für räumliche Frequenzen ist dann durch das Produkt der Übertragungsfunktionen von Gl. (11) und Gl. (12) gegeben. Man erhält

$$\mathfrak{F}\{z(s)\}_{x(s)=\delta(s)} = \frac{\sqrt{\pi} \left[\frac{a_1}{b_1} e^{-k^2/4b_1^2} + \frac{a_2}{b_2} e^{-k^2/4b_2^2} \right]}{1 + \sqrt{\pi} B e^{-k^2/4c^2}} \quad (13)$$

$\mathfrak{F}\{z(s)\}_{x(s)=\delta(s)}$ ist in Abb. 14 (punktiert) dargestellt. Man ersieht, daß der Einfluß der Sehfeldüberlappung benachbarter Ommatidien sich erst bei räumlichen Frequenzen von mehr als $\frac{1}{\lambda} = 0,05$ ($\lambda = 20$ Ommatidienabstände) auswirkt. Der starke Anstieg der Übertragungsfunktion im Frequenzbereich $0,01 < \frac{1}{\lambda} < 0,06$, der für die Ausprägung des Mach-Bandes verantwortlich ist, bleibt trotz Sehfeldüberlappung weitgehend erhalten. Die Reduktion des Mach-Bandes im Fernfeld-Experiment wird durch die Beschneidung der Amplituden bei höheren räumlichen Frequenzen bewirkt.

VI. Die Abbildungseigenschaften des *Limulus*-Komplexauges unter Wasser

In den weiter oben beschriebenen Experimenten grenzte die Oberfläche der Komplexaugen an Luft. Da *Limulus* normalerweise im Wasser lebt, soll untersucht werden, welche Veränderungen für das Sehen unter Wasser zu erwarten sind.

Beim Eintauchen eines Auges in Wasser werden sämtliche Größen, die durch die Struktur des Auges festgelegt sind, unverändert bleiben. Vermutlich werden sich auch die Koeffizienten des Inhibitionssystems nicht ändern, jedenfalls ist bisher nichts Gegenteiliges bekannt. Ändern werden sich dagegen die optischen Eigenschaften des Komplexauges, da in sie der Brechungsindex des an die Augenoberfläche angrenzenden Mediums eingeht. So müssen sich für die Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion des Einzelommatidiums in Wasser andere Verhältnisse ergeben als in Luft. Aus der experimentell ermittelten Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion in Luft (Abb. 7, ausgezogene Kurve) läßt sich die Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion des Einzelommatidiums unter Wasser berechnen: Es sei φ' der Einfallswinkel eines aus Luft in einen Kristallkegel eintretenden Lichtstrahls, γ sein Brechungswinkel¹ (Abb. 7, Einschaltfigur b). Taucht

man den Kristallkegel in Wasser ein, so muß der Einfallswinkel φ' geändert werden, wenn der Lichtstrahl unter dem Brechungswinkel γ im Kristallkegel verlaufen soll: φ' geht in φ'' über. Licht, das in Wasser unter dem Winkel φ'' in den Kristallkegel einfällt, wird, wegen der Erhaltung des Winkels γ , durch die Rezeptoren des Ommatidiums genau so bewertet werden wie Licht, das in Luft unter dem Winkel φ' einfällt. Berechnet man φ'' als Funktion von φ' , wofür sich bei Anwendung des Snelliusschen Brechungsgesetzes

$$\varphi'' = \arcsin \left[\frac{1}{n_s} \sin \varphi' \right],$$

mit $n_s = 1,34 =$ Brechungsindex von Seewasser ergibt, so läßt sich die Unterwasser-Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion aus der in Luft gemessenen Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion berechnen.

Das Ergebnis dieser Berechnung ist in Abb. 7 (gestrichelte Kurve) über dem Einfallswinkel aufgetragen. Aus dem Kurvenverlauf ersieht man, daß das Gesichtsfeld des Ommatidiums unter Wasser gegenüber dem Gesichtsfeld in Luft eingengt wird. Die Halbwertsbreite wird von $\pm 6^\circ$ (in Luft) auf $\pm 4,2^\circ$ (in Wasser) reduziert. Bemerkenswert an diesem Befund ist, daß die Einengung des Gesichtsfeldes — wie man dem Zusammenhang zwischen φ' und φ'' entnehmen kann — unabhängig vom Brechungsindex des Kristallkegelm mediums ist.

Beim Eintauchen eines Auges in Wasser ändert sich außer der Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion des Einzelommatidiums auch die Lage der optischen Ommatidienachsen. Der Winkel ϱ , um den die optischen Achsen der Ommatidien in Wasser gegen die morphologischen Achsen geneigt sind, ergibt sich aus der Beziehung zwischen ϱ , δ und den Brechungsindizes (s. Kapitel III), wenn anstelle des Brechungsindex n_L von Luft der Brechungsindex von Seewasser $n_s = 1,34$ eingesetzt wird. In Abb. 6b wurden die in dieser Weise bestimmten optischen Achsen für den Unterwasserfall (gestrichelt) neben den morphologischen Achsen eingezeichnet. Ein Vergleich mit Abb. 6a zeigt, daß die optischen Achsen eines Auges unter Wasser näher gegen die morphologischen Achsen rücken. Hierdurch kommt eine Einengung des Gesichtsfeldes des ganzen Auges zustande, was schon EXNER (1891) feststellte. Außerdem zeigt sich, daß die „Radien“ r der Augenbezirke, in denen die morphologischen Achsen nicht senkrecht aus der Augenoberfläche austreten, größer werden, was einer Verkleinerung der Winkelabstände Φ zwischen den optischen Ommatidienachsen gleichkommt. Das heißt aber, daß die Überlappung der Sehfelder benachbarter Ommatidien vergrößert würde, wenn die Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion des Einzelommatidiums unter Wasser unverändert bliebe.

Die Veränderungen in den optischen Eigenschaften des *Limulus*-Komplexauges, die beim Eintauchen in Wasser auftreten (Einengung des Ommatidien-Sehfeldes und Verkleinerung des Winkelabstandes zwischen den optischen Achsen benachbarter Ommatidien), wirken in entgegengesetzter Richtung. Es hängt vom betrachteten Augenbezirk ab, welcher der beiden Einflüsse überwiegt oder ob sie sich sogar gegenseitig auslöschen. In einem Spezialfall, der den Versuchen entspricht, deren Ergebnis in den Abb. 9 und 11 aufgetragen ist, haben wir den Unterwasserfall quantitativ

¹ Die im folgenden angestellten Überlegungen gelten auch, wenn der Brechungsindex der Kristallkegelsubstanz sich als Funktion des Abstandes von der Achse ändert (s. Kapitel II).

durchgerechnet: Wird dem Auge eine stufenförmige Helligkeits-Verteilung in Luft im Abstand von 30,5 mm dargeboten, so ergibt sich die in Abb. 11 (Kurve I) aufgetragene Helligkeits-Verteilung auf dem Rezeptorenraster. Werden dagegen Auge und Helligkeitsstufe unter Wasser betrachtet, so verkleinert sich der Winkelabstand Φ zwischen den optischen Achsen benachbarter Ommatidien von 6,7 auf 4,3° (Daten aus Abb. 6a und b). Außerdem ändert sich die Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion des Einzelommatidiums, wie bereits in Abb. 7 gezeigt wurde. Berechnet man unter Berücksichtigung dieser Veränderungen die Helligkeits-Verteilung auf dem Rezeptorenraster für den Unterwasserfall, so ergibt sich, daß sie sich von der entsprechenden Helligkeits-Verteilung in Luft nur um höchstens 2% im gesamten Verlauf unterscheidet. Daraus folgt, daß man unter Wasser innerhalb des betrachteten Augenbereichs praktisch dieselbe Impulsfrequenz-Verteilung messen würde wie in Luft.

Wir können diesen Befund dahingehend zusammenfassen, daß Komplexaugen über und unter Wasser dann dieselben optischen Eigenschaften besitzen können, wenn die morphologischen Ommatidienachsen die Augenoberfläche unter gewissen Winkeln zur Normalenrichtung der Oberfläche durchsetzen. Die erforderliche Größe dieser Winkel hängt von der Geometrie des Auges, dem (effektiven) Brechungsindex des Kristallkegelmediums und der Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion des Einzelommatidiums ab.

Das Komplexauge von *Limulus* verhält sich beim Eintauchen in Wasser nicht einheitlich. Im Augenzentralbereich (Bereich kleinster Krümmung und dementsprechend größtem „Radius“) wird mit Sicherheit der Einfluß der Einengung des Sehfeldes des einzelnen Ommatidiums größer sein als der Einfluß der Verkleinerung des Winkelabstandes Φ zwischen den optischen Achsen benachbarter Ommatidien. In diesem Bereich bleibt Φ beim Eintauchen in Wasser wegen der nahezu senkrecht ($\delta = 0$) auf der Augenoberfläche stehenden morphologischen Achsen der Ommatidien praktisch ungeändert, während die Einengung des Ommatidien-Sehfeldes, die ja vom Winkel δ unabhängig ist, voll wirksam wird. Im Augenzentralbereich wird daher die Sehfeldüberlappung unter Wasser reduziert. Eine Lichtstufe, die von den Ommatidien des Augenzentralbereichs unter einem gewissen Abstand erfaßt wird, würde also auf das Rezeptorenraster dieses Bereichs in Wasser weniger „verschmiert“ als in Luft abgebildet. In den Randbereichen des Auges wird wahrscheinlich der Einfluß, der auf der Verkleinerung von Φ beruht, überwiegen, so daß dort die Sehfeldüberlappung unter Wasser voraussichtlich größer sein wird als in Luft. Da innerhalb dieses Bereichs keine Empfindlichkeits-Verteilungsfunktionen an einzelnen Ommatidien gemessen wurden, können zur Zeit keine quantitativen Angaben hierzu gemacht werden.

VII. Diskussion

Aus der Analyse der Impulsfrequenz-Verteilung, die sich als Antwort auf eine Helligkeitsstufe in der Rezeptorebene im optischen Nerv einstellt, haben wir geschlossen, daß die wechselseitige Inhibition im *Limulus*-Auge mit zunehmendem Abstand der Rezeptoren im Mittel gaußförmig abfällt. So ergab sich in *s*-Richtung ein Abfall auf $1/e$ bei Abständen von 8

bis 9 Ommatidien. Der Abfall der Inhibition in *r*-Richtung dagegen ist nicht genau bekannt. Orientierende Messungen von HARTLINE, WAGNER und RATLIFF (1956) lassen jedoch vermuten, daß die Inhibition in *r*-Richtung auf $1/e$ bei drei- bis siebenmal so kleinen Receptorabständen abfällt als in *s*-Richtung. Diesem Befund haben wir in Gl. (9), die die Inhibitionsdichte-Verteilung enthält, durch Einführen des Parameters b Rechnung getragen.

In einer Serie von Experimenten haben HARTLINE, RATLIFF (1957) und RATLIFF, HARTLINE und MILLER (1963) durch Ableitung von Receptorpaaren verschiedene Inhibitionskoeffizienten im *Limulus*-Auge bestimmt. Veröffentlicht wurden unseres Wissens acht Werte, die in nachstehender Tabelle 3 zusammen mit den entsprechenden Frequenzschwellenwerten aufgeführt sind.

Tabelle 3

Abstand zweier Rezeptoren i, j auf dem Auge in Ommatidien-Einheiten	Inhibitions-Koeffizienten β_{ij}	Inhibitions-Koeffizienten β_{ji}	Impulsfrequenzschwellenwerte z_{ij}^*	Impulsfrequenzschwellenwerte z_{ji}^*
			Imp/sec	Imp/sec
4	0,045	0,075	0,87	1,22
5	0,150	0,170	9,17	7,92
9	0,086	0,039	1,45	1,06
11	0,085	0,024	1,23	0,48

Aus dieser Tabelle ersieht man, daß sich die Koeffizienten β_{ij} von den Koeffizienten β_{ji} unterscheiden. Wie unsere Messungen, denen eine große Receptorpopulation des Auges zugrunde liegt, zeigen, ist die „Symmetrie“ der Inhibitionskoeffizienten jedoch im statistischen Mittel gewährleistet (s. auch S. 51; die individuellen Unterschiede in der wechselseitigen Inhibition zwischen je zwei Rezeptoren verschwinden, wenn man den Mittelwert der Inhibition zwischen sehr vielen Receptorpaaren i, j betrachtet. Es ist daher im Mittel $\beta_{ij} = \beta_{ji}$. Nach HARTLINE u. Mitarb. fallen — wie schon in der Einleitung erwähnt — die Inhibitionskoeffizienten mit wachsendem Abstand der Rezeptoren im allgemeinen monoton ab. Aber auch Ausnahmen sind bekannt, wie aus Tabelle 3 hervorgeht. Dort sind die Inhibitionskoeffizienten bei einer Receptordistanz von 5 Ommatidien wesentlich größer als die bei einer Distanz von 4 Ommatidien. Nach unseren Ergebnissen fallen auch diese Ausnahmen im statistischen Mittel nicht ins Gewicht, da die Inhibitionsdichte-Verteilung (s. Gl. 9) nach einer Gauß-Funktion monoton abnimmt. Diese Verteilung, die sich aus unseren Versuchen ergab, erlaubt die Bestimmung der gemittelten Inhibitionskoeffizienten β_{ij} des *Limulus*-Auges (s. S. 54). Zu diesem Zweck integriert man die Verteilung über ein Flächenelement, das der Ausdehnung eines Ommatidiums in der Augenoberfläche entspricht und je nach dem gegenseitigen Abstand der Rezeptoren lokalisiert ist. So erhalten wir z.B. bei einem mittleren Abstand von 10 Ommatidien einen Inhibitionskoeffizienten $\beta_{i \pm 10} = 0,00124$, wobei angenommen wird, daß die Inhibition in *s*- wie in *r*-Richtung gleich stark abfällt (Fall $b = 1$). Sinkt die Inhibition in *r*-Richtung bereits bei fünfmal kleineren Abständen auf die in *s*-Richtung erreichten Werte, so ergibt sich $\beta_{i \pm 10} = 0,007$. Durch Interpolation der von HARTLINE u. Mitarb. direkt ermittelten Inhibitionskoeffizienten (Tabelle 3) erhält man den entsprechenden

Wert $\beta_{i\pm 10} = 0,06$, der etwa um den Faktor 10 größer ist. Diese Diskrepanz konnte bisher nicht erklärt werden. Man könnte vermuten, daß eine der möglichen Ursachen die Vernachlässigung der in Gl. (1B) enthaltenen Impulsfrequenz-Schwellenwerte ist, da die β_{ij} in unserer Theorie kleiner ausfallen müßten, als es bei Berücksichtigung der Schwellen der Fall wäre. Wir haben aber — wie ausführlich begründet — durch Anheben der mittleren Reizlichtintensität gezeigt, daß in unseren Versuchen kein merklicher Einfluß der Schwellen auf die Impulsfrequenz-Verteilung im optischen Nerv festzustellen ist. Dieses Ergebnis paßt gut zu den in Tabelle 3 aufgeführten geringen Werten der Impulsfrequenz-Schwellen, wenn man von dem Wertepaar bei 5 Ommatidienabständen absieht, das sowohl hinsichtlich der Schwellen als auch bezüglich der Inhibitionscoeffizienten von den übrigen Werten weit abweicht. Es erscheint also zumindest so, als ob die Vernachlässigung dieser Schwellen nicht verantwortlich für die Diskrepanz zwischen den von HARTLINE u. Mitarb. gemessenen und von uns bestimmten Inhibitionscoeffizienten sein kann.

Wir haben den Verdacht, daß die Inhibitionscoeffizienten im *Limulus*-Auge keine Konstanten sind, sondern möglicherweise von der Größe des beleuchteten Receptorareals abhängen. Dieser Verdacht wird durch folgende Überlegungen bestärkt: Wird ein Receptor des Auges bestrahlt und die von diesem Receptor ausgelöste mittlere Impulsfrequenz gemessen, so findet man einen nahezu linearen Anstieg mit dem Logarithmus der Lichtintensität, und zwar entspricht nach RATLIFF, HARTLINE und MILLER (1963) einer Erhöhung der Lichtintensität um den Faktor 10 etwa ein Anstieg der Impulsfrequenz um 14 Impulse pro Sekunde. Wird dagegen die Umgebung dieses Receptors mitbeleuchtet (in RATLIFFS Experiment etwa 40 Ommatidien), so steigt die mittlere Impulsfrequenz im Zentralreceptor bei entsprechender Erhöhung der Lichtintensität nur um etwa 5 Impulse pro Sekunde an. Unter den hier vorliegenden experimentellen Bedingungen wird daher die Dynamik der Impulsfrequenz um 1:2,8 gepreßt. Ungefähr dieses Ergebnis müßte man auch erhalten, wenn die Dynamikpressung der Impulsfrequenz des Zentralreceptors mit Hilfe von Gl. (2E) und unter Berücksichtigung eines der in Tabelle 3 enthaltenen Werte für die Inhibitionscoeffizienten berechnet wird. Dabei kann man so vorgehen, daß mit Hilfe des Inhibitionscoeffizienten $\beta_{i\pm 10} = 0,06$ (nach Tabelle 3 interpoliert) der Parameter B in der Inhibitionsdichte-Verteilung in Gl. (9) bestimmt wird. Zieht man den aus unseren Experimenten gewonnenen Wert des Parameters c , der ganz gut zu den Befunden HARTLINES u. Mitarb. paßt, heran und trägt die in dieser Weise festgelegte Verteilung $H(s, r)$ in Gl. (2C) ein, so läßt sich die Dynamikpressung der Impulsfrequenz in diesem — dem Experiment entsprechenden — Fall berechnen, wenn die Integration in Gl. (2C) nur über 40 Ommatidien erstreckt wird. Wir haben jedoch von dieser umfangreichen Berechnung abgesehen, da uns nicht gesichert erscheint, ob in dem angeführten Experiment auch alle 40 Receptoren gleichmäßig beleuchtet wurden. Dagegen läßt sich die Dynamikpressung sehr einfach angeben, wenn man annimmt, daß alle Receptoren des Auges (und nicht nur 40) gleichmäßig beleuchtet werden. Dann erhält man im Fall $b = 1$ eine Dynamikpressung von

1:58,6 und im Fall $b = \frac{1}{5}$ von 1:11,55. Obwohl sich dieses Ergebnis — wegen des Integrationsbereichs > 40 Ommatidien — nicht unmittelbar mit der auf experimentellem Wege bestimmten Dynamikpressung von 1:2,8 vergleichen läßt, erscheint uns der Unterschied jedoch so groß, daß er kaum auf den Unterschieden im Integrationsbereich basieren kann. Legt man dagegen die von uns bestimmten Werte für B und c der Berechnung zugrunde, so ergibt sich unter der Annahme der Beleuchtung aller Receptoren des Auges eine Dynamikpressung von 1:2,112. Dieses Ergebnis paßt gut zu dem experimentellen Befund einer Dynamikpressung 1:2,8, obwohl man bedenken muß, daß beiden Fällen unterschiedliche Receptorareale zugrunde liegen. — In diesem Zusammenhang läßt sich auch abschätzen, welche Größe das Mach-Band in unseren Stufennahmefeld-Experimenten (s. Abb. 3 und 8) annehmen müßte, wenn man den — aus $\beta_{i\pm 10} = 0,06$ berechneten — Wert von B der Inhibitions-Verteilung zugrunde legt. Die Ausprägung des Mach-Bandes haben wir durch das Verhältnis $\bar{C}/(\bar{D} + \bar{C})$ (s. S. 47) charakterisiert; es liegt in unseren Versuchen zwischen 47 und 68%. Dagegen würde man mit $\beta_{i\pm 10} = 0,06$ im Fall $b = 1$ ein Verhältnis von $\bar{C} \cdot 100/(\bar{D} + \bar{C}) = 98,2\%$ und im Fall $b = \frac{1}{5}$ ein Verhältnis von $\bar{C} \cdot 100/(\bar{D} + \bar{C}) = 91,3\%$ erhalten. Auch diese Unterschiede zwischen gemessener und der bei Benutzung der einzelnen bestimmten Koeffizienten zu erwartender Ausprägung des Mach-Bandes veranschaulichen, daß die Werte der Inhibitionscoeffizienten β_{ij} womöglich davon abhängen, ob man nur wenige Receptoren reizt oder aber große Bereiche des Komplexauges beleuchtet.

In einer früheren Arbeit (REICHARDT 1961) wurden die Werte der Inhibitionscoeffizienten einer Modell-Receptorkette des *Limulus*-Auges aus einem Stufenexperiment von RATLIFF und HARTLINE (1959) abgeschätzt. Als Ergebnis dieser Abschätzung ergaben sich für die Modell-Koeffizienten $\bar{\beta}_{ij}$ die Werte $\bar{\beta}_{i\pm 1} = 0,3$, $\bar{\beta}_{i\pm 2} = 0,2$, $\bar{\beta}_{i\pm 3} = 0,1$ und $\bar{\beta}_{i\pm j} = 0$ mit $j > 3$. Abgesehen davon, daß sich der direkte Einfluß der Inhibition in diesem Falle nur über je drei Nachbarommatidien erstreckt, weichen die Werte dieser Inhibitionscoeffizienten erheblich von den Werten der Koeffizienten ab, die nach unseren Ergebnissen aus der Inhibitionsliniendichte $\tilde{h}(s)$ errechnet werden können. So ergibt sich z. B. für den „Linien“-Inhibitionscoeffizienten $\bar{\beta}_{i\pm 1} = 0,078$, der sich etwa um einen Faktor 4 von dem entsprechenden Modell-Koeffizienten unterscheidet. Diese Diskrepanz beruht unseres Erachtens darauf, daß RATLIFF und HARTLINE bei ihrem Versuch, der ausschließlich zur qualitativen Demonstration eines Mach-Bandes unternommen wurde, eine Helligkeitsstufe sehr begrenzter Ausdehnung verwandten, die nicht von einem Lambert-Strahler gebildet, sondern mittels einer Linse auf dem Receptorenraster erzeugt wurde. Die Ausleuchtung des Auges erstreckte sich in s -Richtung nur über etwa 5–7 Ommatidien. Unter diesen Bedingungen muß sich im optischen Nerv eine räumliche Impulsfrequenz-Verteilung einstellen, die nicht die Antwort auf eine exakte Stufenfunktion in der Ebene des Receptorenrasters darstellt, da sich Berandungseffekte auswirken müssen. Eine genaue Bestimmung der Inhibitionscoeffizienten des Auges setzt bei unserer Methode

jedoch voraus, daß die Helligkeits-Verteilung auf dem Receptorenrastrer sich über hinreichend viele Receptoren des Auges erstreckt und genau bekannt ist. Bildet man eine Helligkeitsstufe mittels einer Optik auf dem Receptorenrastrer ab, so ist — wegen der endlichen Apertur der abbildenden Optik und der Divergenz der optischen Achsen benachbarter Ommatidien — im allgemeinen nicht damit zu rechnen, daß das Bild auch unverzerrt von den Receptoren empfangen wird.

Abschließend möchten wir noch einmal auf die von der Sehfeldüberlappung der Ommatidien und der Inhibition bewirkten Transformationseigenschaften des *Limulus*-Auges zurückkommen. In Kapitel V wurden die räumlichen Amplituden-Frequenzgänge beider Transformationen bestimmt. Aus ihnen ersieht man, daß sich der Einfluß der Sehfeldüberlappung nur auf räumliche Frequenzen auswirkt, die von der Inhibition kaum betroffen werden. Die Ursache hierfür ist darin zu suchen, daß die Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion des Einzelommatidiums (s. Abb. 7) zu einer starken Sehfeldüberlappung benachbarter Ommatidien führt, jedoch mit zunehmendem Ommatidienabstand stark abfällt. Demgegenüber ist die Inhibition zwischen benachbarten Receptoren schwach, sie erstreckt sich jedoch auf Entfernungen von mehr als 10 Ommatidienabständen (vgl. Abb. 12). Die laterale Inhibition im *Limulus*-Auge wirkt sich daher nur wenig kompensierend auf die Sehfeldüberlappung aus; sie tritt vielmehr zu deren Einfluß hinzu. Die eingangs aufgeworfene Frage nach der Bedeutung der lateralen Inhibition im *Limulus*-Auge kann dahingehend beantwortet werden, daß sie vorwiegend eine relative Kontrastanhebung [d.h. eine Vergrößerung des Ausdrucks $\bar{C}/(\bar{D} + \bar{C})$] hervorruft; die durch die Sehfeldüberlappung benachbarter Ommatidien bewirkte Verschmierung scharfer Kontrastgrenzen regeneriert sie jedoch nur zum Teil. — In diesem Zusammenhang sei nochmals betont, daß prinzipiell weder die Sehfeldüberlappung noch die laterale Inhibition einen Einfluß auf das optische Auflösungsvermögen besitzen. Denn für jede Umwelteleuchtdichte-Verteilung, deren räumliche Frequenzen vom Receptorenrastrer noch aufgelöst werden können, gibt es eine und nur eine räumliche Impulsfrequenz-Verteilung im Querschnitt des optischen Nerven. Das *Limulus*-Auge läßt sich daher als *eindeutiger Zuordner für optische Nachrichten* auffassen.

Wir danken den Herren Dr. G. FERMI, Dr. K. GÖTZ und Dr. D. VARJU für wertvolle Kritik sowie Frau U. KIRSCHFELD für die Hilfe bei der Durchführung der Experimente. Herrn FREIBERG danken wir für das Anfertigen der Zeichnungen.

Anhang 1

Berechnung von φ aus $\bar{\varphi}$: Das Auge wurde im Punkt O der Drehachse ZZ' des horizontalen Drehtisches montiert (Abb. 15). Es ließ sich in der durch die Punkte AOB ausgezeichneten horizontalen Ebene um ZZ' drehen. Zwei Fälle sind zu unterscheiden: 1. Die optische Achse des untersuchten Ommatidiums liegt in der Verbindungslinie von O nach A . Befindet sich eine punktförmige Lichtquelle (Glühwendel) in A , so liegt sie im Empfindlichkeits-Maximum des Ommatidiums. Einer Drehung des Auges um den Winkel $\bar{\varphi}$ entspricht eine Bewegung der Lichtquelle von B nach A . Bestimmt man für verschiedene Winkel $\bar{\varphi}$ die relative Empfindlichkeit des Ommatidiums, so braucht keine weitere Umrechnung vorgenommen zu werden; $\bar{\varphi}$ gibt direkt den Winkelabstand der Lichtquelle von der optischen Achse an, daher ist $\varphi = \bar{\varphi}$. 2. Andere Verhältnisse liegen vor, wenn die optische Achse

des Ommatidiums in der Verbindungslinie von O nach A' liegt und damit einen Minimalwinkel ϑ gegen die Drehebene bildet. Befindet sich die Lichtquelle in A' , so entspricht einer Drehung des Tisches um $\bar{\varphi}$ eine Bewegung der Glühwendel von B' nach A' . Den Winkelabstand der Lichtquelle von der optischen Achse bildet in diesem Fall nicht der Winkel $\bar{\varphi}$, sondern der Winkel φ , der durch die Verbindungslinie zwischen den Punkten $A'O B'$ definiert ist. Aus Abb. 15 ersieht man, daß φ und $\bar{\varphi}$ wie folgt miteinander in Beziehung stehen: Es ist

$$O'A'/OA' = \cos \vartheta, \quad (1,1)$$

$$A'B' = 2 \cdot O'A' \sin \frac{\bar{\varphi}}{2}, \quad (1,2)$$

$$A'B' = 2 \cdot OA' \sin \frac{\varphi}{2}, \quad (1,3)$$

Elimination von $A'B'$ aus Gl. (1,2) und Gl. (1,3) liefert

$$\sin \frac{\varphi}{2} = \sin \frac{\bar{\varphi}}{2} \cdot O'A'/OA'. \quad (1,4)$$

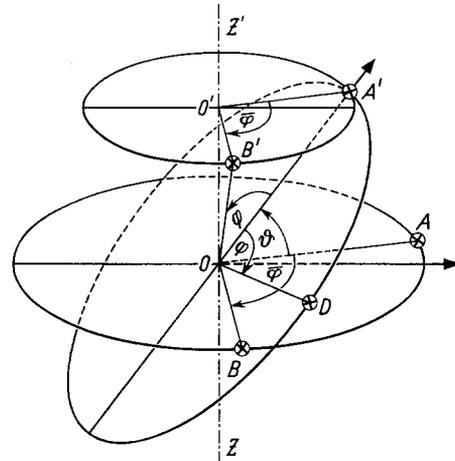


Abb. 15. Erläuterungen im Text

Setzen wir Gl. (1,1) in Gl. (1,4) ein, so ergibt sich

$$\sin \frac{\varphi}{2} = \cos \vartheta \sin \frac{\bar{\varphi}}{2} \quad (1,5)$$

und

$$\varphi = 2 \arcsin \left(\cos \vartheta \sin \frac{\bar{\varphi}}{2} \right). \quad (1,6)$$

Mit Hilfe von Gl. (1,6) läßt sich jedem in Abhängigkeit vom Winkel $\bar{\varphi}$ gemessenen Empfindlichkeitswert ein Winkel φ in der durch die Punkte $A'OD$ ausgezeichneten Ebene zuordnen. Wegen $\sphericalangle A'OB' = \sphericalangle A'OD$ und der Rotationssymmetrie der Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion um die optische Achse ist damit die Empfindlichkeits-Verteilung des Ommatidiums erschlossen, die man direkt gemessen hätte, wenn die Lichtquelle in der Ebene $A'OD$ um O mit dem Radius OA' bewegt worden wäre.

Anhang 2

Der Zusammenhang zwischen $y(s)$ und $z(s)$ besitzt die Form eines Faltungsintegrals

$$y(s) = \int_{-\infty}^{+\infty} h(u) z(s-u) du, \quad (2,1)$$

worin $h(s)$ die unbekannte Kernfunktion ist. $y(s)$ und $z(s)$ sind im Stufenexperiment antisymmetrische Funktionen und daher gilt $y(s) = -y(-s)$, $z(s) = -z(-s)$. Dann folgt aus Gl. (2,1)

$$y(-s) = \int_{-\infty}^{+\infty} h(u) z(u-s) du. \quad (2,2)$$

Setzen wir $-s = p$, so ergibt sich aus Gl. (2,2)

$$y(p) = \int_{-\infty}^{+\infty} h(u) z(u+p) du. \quad (2,3)$$

Und setzen wir $u = -q$, $du = -dq$, dann folgt aus Gl. (2,3)

$$y(p) = - \int_{-\infty}^{-q} h(-q) z(-q+p) dq + \int_{-q}^{+\infty} h(-q) z(p-q) dq. \quad (2,4)$$

Vergleicht man die Gln. (2,1) und (2,4) miteinander, so resultiert

$$h(s) = h(-s).$$

Der Kern $h(s)$ der Integralgleichung (2,1) ist demnach symmetrisch.

Anhang 3

Bestimmung des Parameters B : Die Faltung des $h(s)$ -Kernes mit der gemessenen $z(s)$ -Funktion führt zu einer Stufenfunktion in $y(s)$ (s. Kapitel IV). Bei der vorgenommenen Zerlegung von $z(s)$ ergibt sich diese Stufenfunktion (Kurve IV in Abb. 10) aus der Addition der Kurven I, II und III. Wie Abb. 10 zeigt, trägt die Faltung der $\tilde{z}(s)$ -Funktion mit dem Gauß-Anteil des h -Kernes (Kurve III) nur in der Nähe der Stufenkante etwas zur Summe bei. Deshalb muß für große Abstände von der Stufenkante ($s \rightarrow \infty$) der Ordinatenwert der Kurve II gleich dem Wert von \bar{C} (Abb. 10) sein, da nur dann aus der Addition von I und II der Ordinatenwert der Kurve IV (für $s \rightarrow \infty$) hervorgeht. Da Kurve II durch Faltung einer Stufenfunktion (Stufenhöhe \bar{D}) mit dem Gauß-Teil des h -Kernes entsteht (s. Kapitel IV), ergibt sich

$$\bar{C} = c B \bar{D} \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-c^2 u^2} du. \quad (3,1)$$

Ausintegration liefert

$$B \sqrt{\pi} = \frac{\bar{C}}{\bar{D}}. \quad (3,2)$$

Aus Abb. 8 lassen sich die Werte von $\bar{C} = 0,263$ und $\bar{D} = 0,237$ — jeweils in den Einheiten der rechten Ordinate — entnehmen, womit sich für $B \sqrt{\pi} = 1,111$ ergibt.

Anhang 4

Das Integral

$$g(s) = \int_0^{+\infty} \frac{e^{-k^2/4 c^2} \cos ks dk}{1 + \sqrt{\pi} B e^{-k^2/4 c^2}} \quad (3,1)$$

wurde mit Hilfe eines Analogrechners ausgewertet. In die Rechenschaltung wurde B als aus dem Experiment bestimmter, c dagegen als willkürlich gewählter Parameter eingeführt.

Die Impulsantwort $\delta(s) = \frac{B}{\sqrt{\pi}} g(s)$, deren Verlauf natürlich von c abhängt, wurde durch graphische Integration in die Stufenantwort überführt und dann mit dem entsprechenden experimentellen Verlauf (Abb. 8) verglichen. Beide Verläufe lassen sich zur Deckung bringen, wenn $g(s)$ einer Maßstabstransformation $s^* = \varepsilon s$ mit geeignet gewähltem ε unterworfen wird. Die Kenntnis des Transformationsfaktors ε erlaubt die Bestimmung von c .

Beweis: Wir unterwerfen $g(s)$ der Abszissen-Maßstabstransformation $s^* = \varepsilon s$, dann erhält man

$$g(s^*) = \int_0^{+\infty} \frac{e^{-k^2/4 c^2} \cos k \frac{s^*}{\varepsilon} dk}{1 + \sqrt{\pi} B e^{-k^2/4 c^2}}. \quad (3,2)$$

Gl. (3,2) geht mit der neuen Integrationsvariablen $k^* = \frac{k}{\varepsilon}$ über in

$$g(s^*) = \varepsilon \int_0^{+\infty} \frac{e^{-k^{*2} \varepsilon^2/4 c^2} \cos k^* s^* dk^*}{1 + \sqrt{\pi} B e^{-k^{*2} \varepsilon^2/4 c^2}}. \quad (3,3)$$

Aus Gl. (3,3) erkennt man, daß der Maßstabstransformation (abgesehen von einem Faktor ε) die Veränderung des Parameters c vom angenommenen Wert c auf $c^* = \frac{c}{\varepsilon}$ entspricht. Ist daher ε durch Vergleich ermittelt, dann liegt auch c^* fest.

Anhang 5

Bestimmung der Inhibitions-Dichtefunktion H aus Gl. (8) Abschnitt IV, die wir hier mit (5,1) bezeichnen

$$c B e^{-c^2 s^2} = \int_{-\infty}^{+\infty} H \left\{ s^2 + \frac{v^2}{b^2} \right\} dv. \quad (5,1)$$

Wir behaupten, die Lösung laute

$$H = A e^{-c^2(s^2+r^2/b^2)} \quad (5,2)$$

(A eine noch zu bestimmende Konstante); diese Behauptung ist richtig, wenn bewiesen werden kann, daß $f(s^2+r^2/b^2)$ in dem Ansatz

$$H = A e^{-c^2(s^2+r^2/b^2)} \cdot f(s^2+r^2/b^2) \quad (5,3)$$

identisch eins ist. Trägt man den Ansatz nach Gl. (5,3) in Gl. (5,1) ein, so ergibt sich

$$c B e^{-c^2 s^2} = A \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-c^2(s^2+v^2/b^2)} \cdot f(s^2+v^2/b^2) dv. \quad (5,4)$$

Werden beide Seiten von Gl. (5,4) durch $c B e^{-c^2 s^2}$ dividiert, so erhalten wir

$$1 = \frac{A}{c B} \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-c^2 v^2/b^2} \cdot f(s^2+v^2/b^2) dv. \quad (5,5)$$

Setzt man nun $s^2 = p$, $\frac{v^2}{b^2} = q$, so ist $\frac{2v dv}{b^2} = dq$ und Gl. (5,5) geht über in

$$1 = \frac{1}{2} \frac{b A}{c B} \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{e^{-c^2|q|}}{\sqrt{|q|}} \cdot f(|p| + |q|) dq. \quad (5,6)$$

Wir nehmen jetzt an, daß die Funktion f fourierentwickelbar sei (eine erlaubte Annahme, unter anderem wegen der endlichen Ausdehnung des *Limulus*-Auges) und führen eine Fourier-Transformation der linken und rechten Seite von Gl. (5,6) durch. Dann erhält man (k = Variable im Fourier-Bereich):

$$\int_{-\infty}^{+\infty} 1 \cdot e^{-ikp} dp = \frac{1}{2} \frac{b A}{c B} \cdot \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-ikp} \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{e^{-c^2|q|}}{\sqrt{|q|}} \cdot f(|p| + |q|) dq dp. \quad (5,7)$$

Daraus folgt (δ = Deltafunktion):

$$\delta(k) = \frac{1}{2} \frac{b A}{c B} \times \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{e^{-c^2|q|}}{\sqrt{|q|}} e^{+ikq} \int_{-\infty}^{+\infty} f(|p| + |q|) e^{-ik(p+q)} dp dq. \quad (5,8)$$

Setzen wir $|p| + |q| = u$, so läßt sich das Doppelintegral in ein Produkt zweier Integrale verwandeln

$$\delta(k) = \frac{1}{2} \frac{b A}{c B} \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{e^{-c^2|q|}}{\sqrt{|q|}} e^{+ikq} dq \int_{-\infty}^{+\infty} f(u) e^{-iku} du. \quad (5,9)$$

$\frac{e^{-c^2|q|}}{\sqrt{|q|}}$ ist eine gerade Funktion, so daß Gl. (5,9) übergeht in

$$\delta(k) = \frac{b A}{c B} \cdot \int_0^{+\infty} \frac{e^{-c^2 q}}{\sqrt{q}} \cos kq dq \cdot \int_{-\infty}^{+\infty} f(u) e^{-iku} du. \quad (5,10)$$

Führt man das erste Integral in Gl. (5,10) aus, so ergibt sich aus Gl. (5,10)

$$\delta(k) = \frac{b A}{c B} \cdot \left[\left(\frac{\pi}{2} \right)^{\frac{1}{2}} \frac{\{c^2 + (c^4 + k^2)^{\frac{1}{2}}\}^{\frac{1}{2}}}{\{c^4 + k^2\}^{\frac{1}{2}}} \int_{-\infty}^{+\infty} f(u) e^{-iku} du \right] \quad (5,11)$$

Da die Fourier-Transformierte von $\frac{e^{-c^2 q}}{\sqrt{q}}$ für alle k verschieden von Null ist, muß — damit die Gleichung erfüllt ist — die Fourier-Transformierte von f für alle k außer $k = 0$ verschwinden. Damit ist gezeigt, daß $\int_{-\infty}^{+\infty} f(u) e^{-iku} du$ eine Deltafunktion und somit $f \equiv 1$ ist.

Wir haben jetzt noch den Wert der Konstanten A mit Hilfe von Gl. (5,11) zu bestimmen. Setzt man $k=0$, so ergibt sich für A

$$A = \frac{c^2 \cdot B}{\sqrt{\pi} \cdot b}, \quad (5,12)$$

so daß die Inhibitionsdichte H von der Form

$$H = \frac{c^2 \cdot B}{\sqrt{\pi} \cdot b} e^{-c^2 \left(s^2 + \frac{r^2}{b^2} \right)} \quad (5,13)$$

ist.

Entsprechende Überlegungen gelten auch für die Empfindlichkeits-Verteilungsfunktion des Einzelommatidiums, da wir zeigen konnten, daß sich diese Verteilungsfunktion durch eine Linearkombination aus zwei Gauß-Funktionen gut approximieren läßt.

Literatur. DEMOLL, R.: Die Augen von *Limulus*. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **38**, 443 (1914). — EXNER, S.: Die Physiologie der fazettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig u. Wien: Deuticke 1891. — FERMI, G., u. W. REICHARDT: Optomotorische Reaktionen der Fliege *Musca domestica*. Kybernetik **2**, 15 (1963). — GÖTZ, K. G.: Optomotorische Untersuchung des visuellen Systems einiger Augenmutanten der Fruchtfliege *Drosophila*. Kybernetik **2**, 77 (1964). — GRAHAM, C. H., and H. K. HARTLINE: The response of single visual sense cells to lights of different wave lengths. J. gen. Physiol. **18**, 917 (1935). — HARTLINE, H., and F. RATLIFF: Inhibitory interaction of receptor units in the eye of *Limulus*. J. gen. Physiol. **40**, 357 (1957); — Spatial summation of inhibitory influences in the eye of *Limulus*, and

the mutual interaction of receptor units. J. gen. Physiol. **41**, 1049 (1958). — HARTLINE, H., H. WAGNER and F. RATLIFF: Inhibition in the eye of *Limulus*. J. gen. Physiol. **39**, 651 (1956). — HARTLINE, H. K.: Intensity and duration in the excitation of single photoreceptor units. J. cell comp. Physiol. **5**, 229 (1934). — HUBBARD, R., and G. WALD: Visual pigment of the horseshoe crab, *Limulus polyphemus*. Nature (Lond.) **186**, 212 (1960). — MACNICHOL, E. F., and J. A. H. JACOBS: Electronic device for measuring reciprocal time intervals. Rev. Sci. Instr. **26**, 1176 (1955). — MACNICHOL, E. F., and R. BENOLKEN: Blocking effect of ethyl alcohol on inhibitory synapses in the eye of *Limulus*. Science **124**, 681 (1956). — MILLER, W. H.: Morphology of the ommatidia of the compound eye of *Limulus*. J. biophys. biochem. Cytol. **3**, 421—428 (1957). — RATLIFF, F., and H. K. HARTLINE: The responses of *Limulus* optic nerve fibers to patterns of illumination on the receptor mosaic. J. gen. Physiol. **42**, 1241 (1959). — RATLIFF, F., H. K. HARTLINE and W. H. MILLER: Spatial and temporal aspects of retinal inhibitory interaction. J. Opt. Soc. Amer. **53**, 110 (1963). — RATLIFF, F., W. H. MILLER and H. K. HARTLINE: Neural interaction in the eye and the integration of receptor activity. Ann. N.Y. Acad. Sci. **74**, 210 (1958). — REICHARDT, W.: Über das optische Auflösungsvermögen der Facettenaugen von *Limulus*. Kybernetik **1**, 57 (1961). — REICHARDT, W., u. G. MACGINITILE: Zur Theorie der lateralen Inhibition. Kybernetik **1**, 155—165 (1962). — VARJU, D.: Vergleich zweier Modelle für laterale Inhibition. Kybernetik **1**, 200 (1962). — WATERMANN, T. H.: Directional sensitivity of single ommatidia in the compound eye of *Limulus*. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **40**, 252 (1954).

Statistische Eigenschaften der Neuronaktivität im ascendierenden visuellen System*

Von A. HERZ, O. CREUTZFELDT und J. FUSTER**

Aus der Abteilung für Experimentelle Neurophysiologie der Deutschen Forschungsanstalt für Psychiatrie (Max-Planck-Institut), München 23

Mit 10 Textabbildungen

(Eingegangen am 22. Dezember 1963)

Zusammenfassung/Summary. 1. The activity of single nerve cells in the visual system of cats (curarized or encéphale isolé preparations) was investigated. Records were sampled from units in the optic tract, the lateral geniculate body, and the striate cortex. The non-sequential interval distribution and the mean discharge rate of spontaneous activity and of that during stimulation of the retina with continuous light was analysed over long periods. An interval analyser was used.

2. The mean discharge rate of spontaneous activity is highest in the optic tract and decreases significantly towards the visual cortex. The mean values are: 35.5 per sec in the optic tract (13 units), 14.0 per sec in the lateral geniculate (24 units) and 5.7 per sec in the visual cortex (145 units).

3. The variety of possible interval distributions was reduced to 3 characteristic types. As belonging to type I those distributions were classified which showed exponential form. Only the frequency of short intervals was reduced, so that the distribution had a peak at 8—10 msec. The joint interval histogram showed that the successive single discharges were independent from each other. From this it could be assumed that spike generation in these cells occurs according to a Poisson-type process. The initial dead time can be explained by the excitability cycle of the units or by recurrent or collateral synaptic interactions. — Bi- or trimodal interval distributions were labelled as type II. The different peaks were attributed to different activity determining factors. A third group (type III) is found by those distributions which show transitional characteristics between the other two. Only one peak of short intervals is distinguishable and flanked by a wide and unsystematic distribution of longer intervals.

* Nach einem Vortrag, gehalten auf der Tagung der Deutschen Arbeitsgemeinschaft Kybernetik in München am 30./31. Okt. 1963. Über einen Teil der Ergebnisse wurde auf der 28. Tagung der Deutschen Physiologischen Gesellschaft, Köln, Juni 1963 berichtet [Pflügers Arch. ges. Physiol. **278**, 77 (1963)].

** Wissenschaftlicher Gast als Career Investigator (M-3756) des National Institute of Mental Health, USA.

4. In the optic tract mainly type I, in the lateral geniculate mainly type II and in the visual cortex almost always type III distributions were found.

5. The interval distribution from each unit in darkness remained essentially the same under continuous illumination, even though the average discharge rate of optic nerve fibers was considerably changed by stimulation. In cortical cells only little changes of discharge rate were induced by continuous illumination of the retina.

Die meisten Nervenzellen des Zentralnervensystems zeigen eine Ruheaktivität, die auch vorhanden ist, wenn die Reizeingänge nicht von außen erregt werden. Die Ursache für diese Entladungstätigkeit ist teilweise in einer durch spontanes Freiwerden synaptischer Überträger-substanzen ausgelösten ständigen Erregung der Sinnesrezeptoren und Nervenzellen zu suchen, teilweise ist sie durch den wohl nie ganz „reizlosen“ Zustand unserer Sinnesorgane bedingt. Eine wichtige Rolle spielt außerdem die ständige Aktivität autonomer Systeme, die über Zentren des Hirnstammes und Zwischenhirns weite Teile des Zentralnervensystems zu beeinflussen vermag. Inwieweit darüber hinaus auch echte „Spontanaktivität“ einzelner Zellen vorkommt, ist eine im einzelnen noch nicht geklärte Frage.

Die Beschreibung der Aktivität von Nervenzellen kann auf verschiedene Weise erfolgen: 1. Angabe der durchschnittlichen Entladungshäufigkeit pro Sekunde über längere Zeiten, bzw. 2. kontinuierliche Frequenzanalyse, 3. fortlaufende Aufzeichnung der Intervallfolgen (sequential intervals) und 4. Aufzeichnung