

4. BERGER, J.: Aktenvermerke Januar 1966 über „Berechnung der Regressionskoeffizienten für eine adaptive Regelung“ und „das dynamische Verhalten der adaptiven Regelung bei exponentieller Alterung“. Beide unveröffentlicht.
5. SMIRNOW, N. W., u. J. W. DUNIN-BARKOWSKI: Mathematische Statistik in der Technik. Berlin: VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften 1963.
6. FRIEDRICH, W.: Untersuchung der Abhängigkeit des Anpassungsverhaltens eines Inkrementmodelles von der verwendeten Speicherlänge und Vergleich mit den Ergeb-

- nissen eines Modelles mit exponentieller Alterung der Meßwerte. Dipl.-Arbeit, TH Karlsruhe, v. 22. 10. 1967.
7. KAPFER, E.: Increment model. — A new method of process analysis, paper 24 E. London: IFAC 1966.

Dr. E. KAPFER
Siemens Aktiengesellschaft
Abteilung für Automatisierungstechnik
7500 Karlsruhe West, Postfach 4480

Ein Mechanismus zur Steuerung des Lichtflusses in den Rhabdomeren des Komplexauges von *Musca*

K. KIRSCHFELD und N. FRANCESCHINI

Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik, Tübingen

Eingegangen am 30. November 1968

Summary. In the ommatidia of *Musca*, the light flux transmitted by each one of the rhabdomeres of sense cells no. 1 to 6 decreases as a function of time if light falls onto these rhabdomeres. With a similar time course the light flux reflected from these rhabdomeres increases. These changes take place within a few seconds following illumination. The results have been established in the intact animal using changes in the appearance of the pseudopupil as indicator and also in surviving preparations of the eye with direct inspection of the rhabdomeres.

The changes are interpreted as a consequence of interactions between pigment granules in the sense cells and electromagnetic fields induced outside the rhabdomeres by light travelling on the inside: In the dark adapted situation the granules are quite distant from the rhabdomeres, the interaction is negligible. During light adaptation the granules move close to the rhabdomeres, and as a consequence, total reflection of the light in the rhabdomere is frustrated. The relatively rapid changes in the optical characteristics of the rhabdomeres are explained by the fact that the distance, the granules have to move in order to switch from one condition to the other is in principle on the order of the wavelength of light.

The results indicate, that the changes in the position of the granules are induced by the excitation of the respective sense cells themselves, for instance by the degree of their depolarisation. No interaction between the sense cells of one ommatidium nor between those of different ommatidia could be found.

The function of the movement of the pigment granules is interpreted as a means to protect the sense cells no. 1 to 6 against strong illumination. — Movement of pigment granules is not induced in sense cells no. 7 and 8 with light intensities which give maximal response in sense cells no. 1 to 6.

Einleitung

Die Ommatidien im Komplexauge von *Musca* sind durch 7 unverschmolzene Rhabdomere ausgezeichnet, was zur Konsequenz hat, daß deren optische Achsen nicht zusammenfallen, sondern divergieren (AUTRUM und WIEDEMANN, 1962; KUIPER, 1962; WIEDEMANN, 1965). Weiterhin liegt eine spezifische Anpassung der Rhabdomer- an die Ommatidien-Divergenzwinkel vor in der Weise, daß jeweils 7 verschiedene Rhabdomere aus 7 verschiedenen Ommatidien auf ein- und denselben Punkt der Umwelt „sehen“, d. h. daß deren optische Achsen parallel ausgerichtet sind (KIRSCHFELD, 1967). Die Axone von 6 der beteiligten Sinneszellen konvergieren jeweils in eine „Cartridge“ der Lamina und werden dort gemeinsam auf jeweils 2 Neurone zweiter Ordnung umgeschaltet (TRUJILLO-CENÓZ und MELAMED, 1966; BRAITENBERG, 1967), so daß sich ein „neurales Superpositionsauge“ erhöhter Licht-

stärke ergibt. Die Sinneszellen Nr. 7 und 8 hingegen, die das zentral gelegene 7. Rhabdomer bilden, senden ihre Axone nicht in die „Cartridges“ der Lamina, diese Axone verlaufen vielmehr direkt zur Medulla und werden erst dort auf Neurone zweiter Ordnung umgeschaltet (TRUJILLO-CENÓZ und MELAMED, 1965; BRAITENBERG, 1967; MELAMED und TRUJILLO-CENÓZ, 1968).

Das Komplexauge von *Musca* besteht daher aus zwei verschiedenen Teilaugen, von denen das eine als „neurales Superpositionsauge“, gebildet von den Sinneszellen Nr. 1—6 charakterisiert werden kann, während das andere aus den Sinneszellen Nr. 7 und 8 besteht. Die beiden Teilaugen unterscheiden sich durch verschiedene Absolutempfindlichkeiten sowie durch verschiedene räumliche Auflösungsvermögen (KIRSCHFELD und FRANCESCHINI, 1968).

In dieser Arbeit wird ein Mechanismus zur Steuerung des Lichtflusses in den Rhabdomeren besprochen, der auf die Rhabdomere Nr. 1—6 beschränkt ist und damit ebenfalls die funktionelle Zweiteilung dieses Komplexauges zum Ausdruck bringt. Alle Versuche wurden an Tieren des Wildtyps durchgeführt. Einige vorläufige Resultate wurden bereits in einer früheren Arbeit erwähnt (KIRSCHFELD, 1965).

I. Änderungen im Erscheinungsbild der Pseudopupille bei Belichtung

Die verwendete experimentelle Anordnung, die schon zur Analyse anderer optischer Eigenschaften der Komplexaugen von *Musca* herangezogen wurde (KIRSCHFELD, 1967; KIRSCHFELD und FRANCESCHINI, 1968), ist in Abb. 1 dargestellt. Das Auge des mit Klebwachs festgelegten Tieres kann entweder von der Lampe L_1 im Aufsicht beleuchtet werden, wobei das Licht in der natürlichen Richtung in die Ommatidien fällt („orthodrome Beleuchtung“). Es kann jedoch auch durch ein kleines Loch in der Kopfkapsel von der Lampe L_2 „von innen“ beleuchtet werden, wobei Licht in den Rhabdomeren distal verläuft und durch die Facetten aus dem Auge austritt („antidrome Beleuchtung“). Das Objektiv muß bis auf kleine Aperturwerte ($< 0,05$) abzublenden sein.

Fokussiert man in der in Abb. 1 gezeigten Anordnung das Mikroskop auf die Corneaoberflächen eines *antidrom* beleuchteten Auges und blendet dabei das

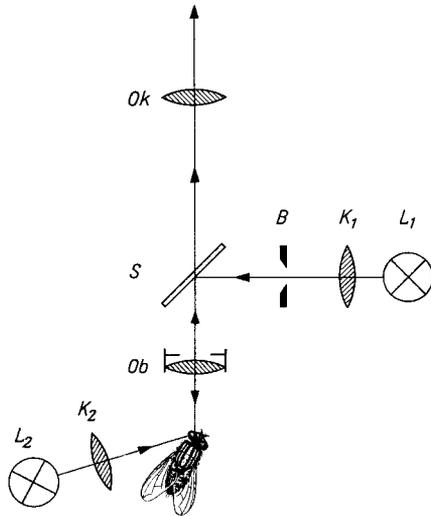


Abb. 1. Versuchsanordnung zur Analyse der Pseudopupillen im Komplexauge von *Musca*. Die Lampe L_1 ermöglicht Auflichtbeleuchtung („orthodromer Strahlengang“ im Ommatidium), die Lampe L_2 Durchlichtbeleuchtung („antidromer Strahlengang“ im Ommatidium). Ob Objektiv, Ok Okular, S Halbdurchlässiger Spiegel, K_1 , K_2 Kondensoren, B Blende. Aus KIRSCHFELD, 1967

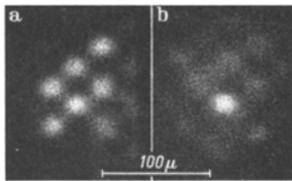


Abb. 2a u. b. Pseudopupillen im antiodromen Strahlengang. Das Mikroskop wurde auf die Cornea scharfgestellt und anschließend stark abgebildet (Zeiss Luminar 40 mm, Apertur = 0,03, $u = 1,7^\circ$). a Auge weitgehend dunkeladaptiert; b Auge im helladaptierten Zustand. Die Helladaptation wurde durch Beleuchten des Auges im orthodromen Strahlengang (Lampe L_1 in Abb. 1) erreicht. Für die Aufnahme wurde dieses Adaptationslicht kurzfristig abgeschaltet

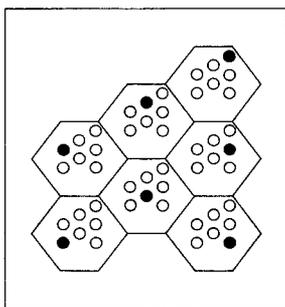


Abb. 3. Ausschnitt aus dem Facettenraster des oberen vorderen Augenteils (rechtes Auge von außen gesehen, lateral = links). In die Facetten wurden die Rhabdomere in ihrer typischen Anordnung eingezeichnet. Die Durchmesser der Rhabdomere sowie ihre Abstände sind relativ zu groß angegeben. Schwarz markiert sind diejenigen Rhabdomere, die von ein und demselben Punkt der Umwelt beleuchtet werden

Objektiv stark ab, so läßt sich das Versuchstier so ausrichten, daß jeweils 7 Facetten des Auges aufgeleuchtet erscheinen (Abb. 2a), daß also eine aus 7 Facetten gebildete „Pseudopupille“ entsteht. Dies gilt für die meisten Teile der Augen; lediglich im Übergangsbereich zwischen dem dorsalen und dem ventralen

Teillage liegen kompliziertere Verhältnisse vor, vgl. KIRSCHFELD (1967). Für die Aufhellung der 7 Facetten, deren Photographie in Abb. 2a gezeigt ist, ist jeweils nur eines der 7 Rhabdomere jedes Ommatidiums verantwortlich, und zwar jeweils dasjenige, das in Abb. 3 schwarz markiert ist (KIRSCHFELD, 1967).

Beleuchtet man das Auge in der Versuchsanordnung für kurze Zeit orthodrom, so erscheint — bei antidromer Beleuchtung beobachtet — nur noch eine der Facetten aufgeleuchtet (Abb. 2b), nämlich die, die vom zentral gelegenen Rhabdomer Nr. 7 ausgeleuchtet wird (die konventionelle Numerierung der Rhabdomere ist in Abb. 5 angegeben). Die Lichtdurchlässigkeit der Rhabdomere Nr. 1—6 wurde somit als Folge der orthodromen Beleuchtung der Ommatidien verringert. Mit starken Lichtintensitäten gelingt es auch im antidromen Strahlengang diesen Effekt auszulösen.

Auffallende Änderungen im Erscheinungsbild dieser 7 Facetten treten auch auf, wenn das Auge bei orthodromer Beleuchtung beobachtet wird (Abb. 4). Im dunkeladaptierten Zustand sind die 7, in der Teilabbildung a mit A bis G gekennzeichneten Ommatidien dunkel (Abb. 4b). Im Verlauf einiger Sekunden hellen sie sich jedoch auf, so daß das Erscheinungsbild des Schemas der Abb. 4c auftritt, das photographiert in Abb. 4d wiedergegeben ist. — Eine Sonderrolle spielt das Ommatidium H. In vielen Fällen erscheint dieses Ommatidium sofort nach Einschalten der Beleuchtung hell, während sich die anderen Ommatidien erst nach einigen Sekunden aufhellen.

Der Grad der Aufhellung der Pseudopupille bzw. der Verringerung der Lichtdurchlässigkeit der Rhabdomere Nr. 1 bis 6 hängt von den verwendeten Lichtintensitäten ab. Die Veränderungen erfolgen über einen Intensitätsbereich von etwa zwei Zehnerpotenzen, tiefere Intensitäten wirken sich nicht meßbar aus, bei höheren bleibt die Reaktion in der Sättigung (FRANCESCINI und KIRSCHFELD, in Vorbereitung; MAFFEL, in Vorbereitung).

Aus den optischen Eigenschaften der Ommatidien folgt, daß das angenähert parallel und orthodrom einfallende Licht im Ommatidium A (Abb. 4a) auf das Rhabdomer Nr. 1 (vgl. Abb. 5), im Ommatidium B auf das Rhabdomer Nr. 2 fällt usw. Die Tatsache, daß im Ommatidium G keine Änderung auftritt, zeigt damit an, daß Rhabdomer Nr. 7 im Hinblick auf das untersuchte Phänomen durch die Beleuchtung nicht verändert wird. Der Befund deckt sich damit mit der im antidromen Strahlengang gemachten Beobachtung, daß die Änderung der Lichtdurchlässigkeit auf die Rhabdomere Nr. 1—6 beschränkt bleibt oder zumindest bei Rhabdomer Nr. 7 sehr viel schwächer ausgeprägt ist.

Im Ommatidium H fällt das Licht auf keines der Rhabdomere, sondern auf den in Abb. 5 mit \times bezeichneten Bereich. Im Abschnitt IV soll gezeigt werden, wie dieser Bereich ausgebildet ist, und warum sich die Reflexionseigenschaften von Ommatidium Nr. H ergeben.

II. Der Zeitverlauf der Reflexions- und Transmissionsänderung

Der Zeitverlauf, mit dem die in Abschnitt I beschriebenen Änderungen erfolgen, läßt sich leicht messen, wenn in das Okular eines Photoaufsatzes eine Blende eingelegt wird, die das Licht aus dem Bereich der Pseudopupille ausblendet, und wenn anstelle der

Kamera ein Photomultiplier auf dem Photoaufsatz montiert wird, so daß der die Blende durchsetzende Lichtfluß gemessen werden kann.

Ein Registrierbeispiel für die zeitabhängige Änderung der Reflexion (orthodromer Strahlengang) ist in Abb. 6 gezeigt. Eine in der Versuchsanordnung montierte Fliege wurde zunächst für 10 min dunkeladaptiert. Dann wurde das Licht der Lampe L_1 mit Hilfe eines (in Abb. 1 nicht gezeichneten) Photoverschlusses angeschaltet (nach oben weisender Pfeil). Die momentane Zunahme des Photomultiplierstromes wird vor allem von Streulicht in der Auflichtanordnung verursacht sowie durch die von den Corneaoberflächen reflektierten Lichter. Die darauffolgende langsamere Zunahme des Photomultiplierstromes, die nach etwa 20 sec ihren Höchstwert erreicht, ist Ausdruck der zunehmenden Reflexion des Lichtes durch die Ommatidien. Nach etwa 40 sec Beleuchtungsdauer wurde L_1 wieder abgeschaltet (nach unten weisender Pfeil). Bei erneuter Beleuchtung nach 20 sec Dunkeladaptation ergab sich

1. daß nach dieser Dunkelzeit innerhalb der Meßgenauigkeit schon wieder derselbe Reflexionszustand erreicht worden war, wie er sich auch nach 10minütiger Dunkeladaptation ergeben hatte (horizontale Marken).
2. daß aber trotzdem die Änderung des Reflexionsgrades jetzt sehr viel schneller erfolgt als nach lang dauernder Dunkeladaptation: Der höchste Wert ist bereits nach 3 sec erreicht.

Das System verhält sich also nichtlinear.

Eine gewisse Störung der Messungen wird häufig durch Verschiebungen der Gewebe in den Augen verursacht, die — trotz fixierter Cornea — eine Verlagerung der optischen Achsen der Ommatidien bzw. Rhabdomere um $0,5-3^\circ$ zur Folge haben. Dadurch verschiebt sich die Lage der Pseudopupille auf dem Auge, weshalb der Reflexionsgrad zeitweise verringert wird (Abb. 6, Markierung mit Kreuzen). Diese Augenbewegungen treten wahrscheinlich auch bei unfixierten Tieren unter physiologischen Bedingungen auf und können z. B. durch Rüsselbewegungen induziert werden. Die „Blickrichtungen“ der Augen sind also relativ zum Kopf keineswegs fixiert. Da die optischen Achsen nach diesen Bewegungen fast immer wieder recht genau ihre ehemalige Position einnehmen, sind die Messungen, sofern die Belichtungszeit nicht zu kurz gewählt wird, trotzdem gut reproduzierbar.

Registriert man im antidromen Strahlengang, so wird mit ähnlichem Zeitverlauf der Transmissionsgrad verringert. Die Zunahme des Transmissionsgrades bei Dunkelheit erfolgt in etwa 10—30 sec.

III. Das Reflexionsspektrum der Pseudopupille im hell- und dunkeladaptierten Zustand des Auges

Bei Beleuchtung mit farblosem Licht erscheint die Pseudopupille des *Musca*-Auges im orthodromen Strahlengang dunkelrot, solange das Auge dunkeladaptiert ist, und hellgelb im helladaptierten Zustand. Quantitative Angaben über den Reflexionsgrad lassen sich leicht mit der im vorigen Abschnitt besprochenen Kombination von Mikroskop und Photomultiplier-Meßanordnung erhalten.

Über einen zwischen dem Kondensator K_1 und der Blende B (Abb. 1) angebrachten halbdurchlässigen Spiegel konnte zu diesem Zweck weitgehend monochromatisches, durch Schott Doppelband-Interferenzfilter ausgefiltertes Licht eingespiegelt werden (Strahlengang L_3 , der in Abb. 1 nicht eingezeichnet ist. Die Halbwertsbreiten der Interferenzfilter lagen zwischen

12 und 18 nm. Die Nebenmaxima wurden mittels geeignet gewählter Farbfilter auf Werte kleiner 0,3% reduziert. Um den Reflexionsgrad der Pseudopupille im helladaptierten Zustand zu messen, wurde jeweils zunächst für etwa 30 sec mit Hilfe der Lampe L_1 (Weißlicht) helladaptiert. Anschließend wurde mittels mechanisch gekoppelter Photoverschlüsse der Strahlengang L_1 ab-, dafür der Strahlengang L_3 eingeschaltet

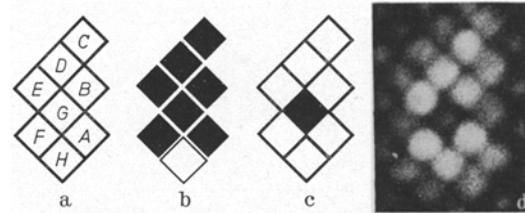


Abb. 4a—d. Pseudopupille des *Musca*-Auges im Auflicht (orthodromer Strahlengang). a Kennzeichnung der verschiedenen Facetten; b Dunkeladaptierter Zustand, schematisch. Alle Ommatidien mit Ausnahme des Ommatidiums H sind dunkel. Der dunkeladaptierte Zustand ist nur im Schema angegeben, weil er schwer zu photographieren ist: Während der Belichtungszeit tritt bereits Helladaptation ein; c Helladaptierter Zustand, schematisch; d Helladaptierter Zustand, photographiert (Zeiss Luminar 40 mm, Apertur = 0,033; $u = 1,9^\circ$). Die Ommatidien A—F sowie H reflektieren kräftig, unverändert dunkel bleibt Ommatidium G

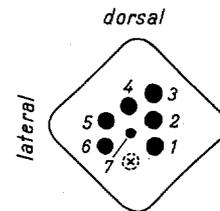


Abb. 5. Numerierung der Rhabdomere eines Ommatidiums nach DIETRICH (1909), oberer Augenbereich

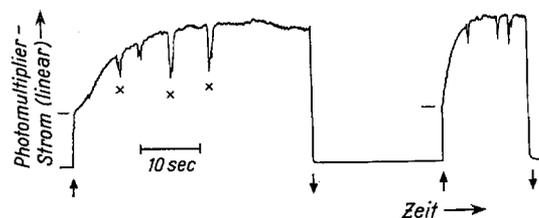


Abb. 6. Änderung des Reflexionsgrades der Pseudopupille (im orthodromen Strahlengang) als Funktion der Zeit. Der reflektierte Lichtfluß aus dem Bereich der Facetten B C D E (Abb. 4) wurde ausgeblendet und mit Hilfe eines Photomultipliers registriert. Senkrechte Pfeile: Zeitpunkte des An- bzw. Abschaltens des Lichtes. Die Kreuze markieren einige der Zeitpunkte, zu denen die optischen Achsen der Rhabdomere auf Grund von Verschiebungen des Augengewebes verlagert waren

sowie der Lichtweg zum Photomultiplier geöffnet. Der Photomultiplierstrom J_p wurde registriert. Um den Reflexionsgrad im dunkeladaptierten Zustand zu bestimmen, wurde ein für mehrere Minuten dunkeladaptiertes Auge jeweils so kurzzeitig über den Strahlengang L_3 mit monochromatischem Licht beleuchtet, daß sich noch keine Änderung der reflektierten Lichtintensität ergab.

Nach jedem Experiment am Versuchstier wurde an die Stelle des Präparates eine durch Berauchen eines Metallstückes frisch bereitete Oberfläche von

Magnesiumoxid gebracht, die über den untersuchten Spektralbereich als grauer Reflektor betrachtet werden kann (Handbook of Chemistry and Physics, 1962/63).

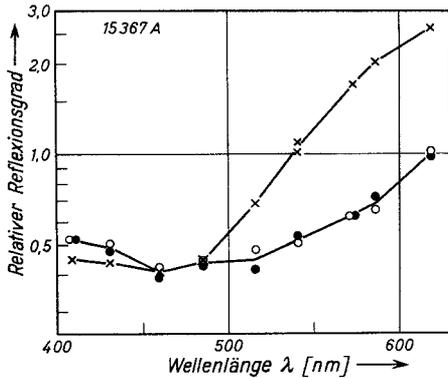


Abb. 7. Der relative Reflexionsgrad der Pseudopupille im orthodromen Strahlengang als Funktion der Lichtwellenlänge. Kreise und Punkte: dunkeladaptierter Zustand, Kreuze: helladaptierter Zustand. Reihenfolge der Messungen: Kreise, Kreuze, Punkte. Messungen von einem *Musca*-Weibchen

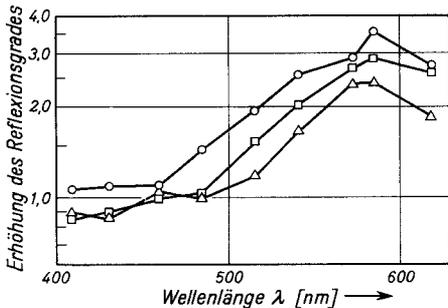


Abb. 8. Erhöhung des Reflexionsgrades der Pseudopupille im orthodromen Strahlengang. Quadrate: Meßpunkte aus Abb. 7, Kreise und Dreiecke: Messungen von zwei weiteren Tieren (*Musca*-Weibchen)

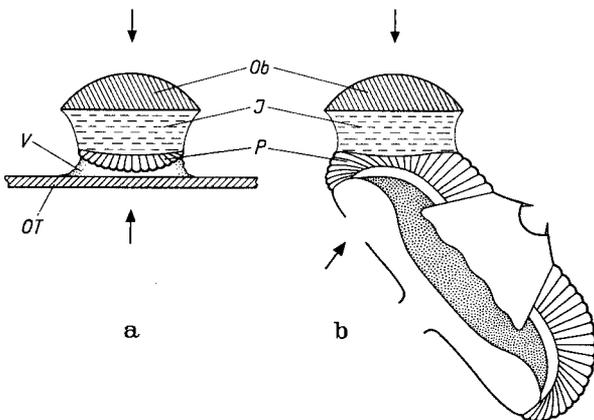


Abb. 9. Versuchsanordnungen zum Nachweis der Wanderung der Pigmentgranula in den Sinneszellen. Ob Objektiv, J Immersionsflüssigkeit (Saccharose-Lösung), P Präparate, OT Objekt-Träger, V Vaseline. Die Beleuchtung konnte jeweils aus den durch Pfeile markierten Richtungen erfolgen

Der Photomultiplierstrom J_{MgO} als Funktion der Wellenlänge wurde registriert, so daß der relative Reflexionsgrad $c \frac{J_p}{J_{MgO}}$ der Ommatidien als Funktion der Wellenlänge berechnet werden konnte, wobei c eine

willkürlich gewählte Proportionalitätskonstante ist. Bei allen Messungen wurde die Wellenlänge des Lichtes statistisch variiert, um systematische Fehler auszuschließen.

Der relative Reflexionsgrad als Funktion der Wellenlänge im Bereich von 409—619 nm ist in Abb. 7 aufgetragen. Die Kreise betreffen den dunkel-, die Kreuze den helladaptierten Zustand. Im Bereich von 400—500 nm wird sowohl im hell- als auch im dunkeladaptierten Zustand relativ wenig reflektiert, im Bereich von 500—600 nm zunehmend mehr. Die Zunahme mit wachsender Wellenlänge ist aber im helladaptierten Zustand wesentlich ausgeprägter, wodurch die Farbänderung der Pseudopupille vom roten zum gelben Farbton bedingt ist. Der Faktor, um den der Reflexionsgrad mit der Helladaptation bei verschiedenen Wellenlängen zunimmt, ist in Abb. 8 für insgesamt drei Tiere angegeben. Es wird deutlich, daß die Zunahme am stärksten bei etwa 580 nm ausgeprägt ist, d. h. im gelben Spektralbereich.

IV. Die strukturellen Ursachen für die Änderung des Erscheinungsbildes der Pseudopupillen

Die Änderung der Transmissionseigenschaften der Rhabdomere läßt sich nicht direkt auf die Bleichung von Sehpigment zurückführen, da dann ihre Transmission bei Belichtung erhöht und nicht verringert werden müßte. Es muß also einen spezifischen Mechanismus geben, der die optischen Eigenschaften der Rhabdomere in anderer Weise beeinflusst.

Um die funktionelle Bedeutung dieser Veränderungen abschätzen zu können, muß der zugrundeliegende Mechanismus aufgeklärt werden. Denn es wäre z. B. denkbar, daß mit zunehmender Helladaptation zunehmende Reflexion entweder am distalen oder am proximalen Ende der Ommatidien auftritt. Die funktionellen Konsequenzen wären entgegengesetzt: Verminderte bzw. vermehrte Durchstrahlung der Rhabdomere mit Licht.

Um zu prüfen, an welcher Stelle der Ommatidien die lichtinduzierten Veränderungen auftreten, wurden vorsichtig Augenteile mit Hilfe einer oszillierenden Rasierklinge abgekappt (Technik s. KIRSCHFELD, 1967). Die abgekappten Augenteile wurden mit Vaseline auf einem Objektträger an der Cornea fixiert, so daß die Schnittfläche mit dem Mikroskop beobachtet werden konnte (Abb. 9a). Es wurde ein Wasserimmersions-Objektiv (90×, $A=1,20$) sowie Sacharose-lösung (0,31 molar, gepuffert auf ph 7,5) als Immersion verwendet.

Bei Beobachtung im *Durchlicht* ergab sich: Während im dunkeladaptierten Zustand alle Rhabdomere Nr. 1—7 hell aufleuchten (Abb. 10a) findet man nach Helladaptation nur das Rhabdomer 7 hell, die 6 übrigen dunkel (Abb. 10d). Dieser Befund bestätigt die aus der Änderung der Pseudopupille im *Durchlicht* erschlossenen Verhältnisse für die Rhabdomere Nr. 1—6 bzw. 7. Der den Lichtfluß steuernde Mechanismus könnte somit überall distal der Schnittfläche, z. B. am basalen Ende des Kristallkegels lokalisiert sein.

Außer den abgekappten Augenteilen wurden auch in der in Abb. 9b gezeigten Versuchsanordnung die proximalen Teile der Ommatidien im *Durchlicht* — in diesem Falle also mit antidromer Beleuchtung — beobachtet. Hierbei ergab sich ebenfalls, daß im dunkel-

adaptierten Zustand alle Rhabdomere, im helladaptierten nur noch das Rhabdomer Nr. 7 hell erscheinen. Der Mechanismus zur Verringerung des Lichtflusses in den Rhabdomeren Nr. 1—6 muß also auch proximal der Schnittfläche lokalisiert sein, d.h. proximal der Semperzellen, die in diesen Experimenten mit Sicherheit entfernt worden waren.

Bei Betrachtung der Präparate im Auflicht fallen in den Sinneszellen sehr stark gelb reflektierende Granula auf, die im dunkeladaptierten Zustand mehr oder weniger über den Querschnitt der Sinneszellen verteilt sind (Abb. 10b), während sie nach Helladaptation bei

Diese Vorstellung über den zugrundeliegenden Mechanismus wird außerdem durch die folgende Beobachtung erhärtet: In Präparaten von dunkeladaptierten Fliegen, die für längere Zeit nicht gefüttert worden waren, liegen die Granula zunächst von den Rhabdomeren entfernt, die Rhabdomere erscheinen im Durchlicht hell. Im Verlauf mehrerer Minuten erfolgt aber während der Beobachtung ein Wandern der Granula zu den Rhabdomeren hin, das in manchen Fällen *nicht synchron* für alle Sinneszellen erfolgt.

In Abb. 10g, h ist ein Fall gezeigt, bei dem diese Wanderung der Granula zunächst nur für die Sinnes-

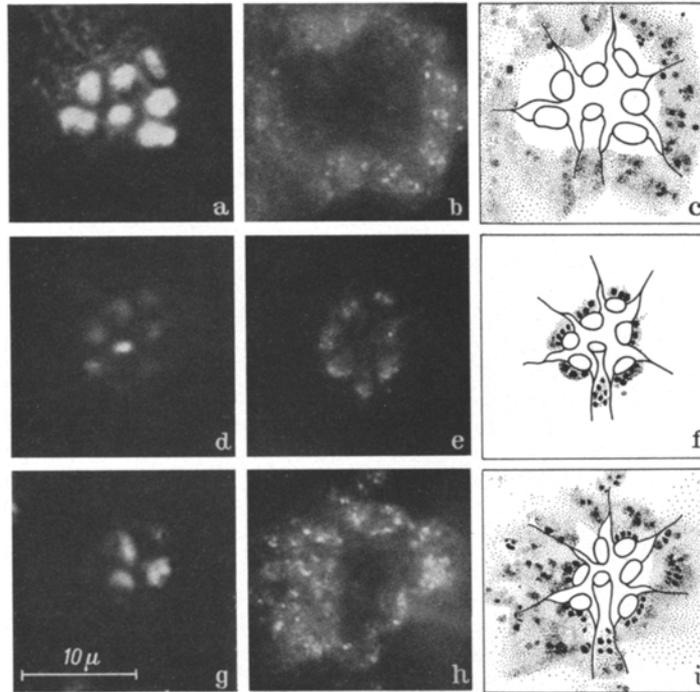


Abb. 10a—i. Drei querschnittene Ommatidien in der Versuchsanordnung Abb. 9a. a—c Dunkeladaptiert; d—f Helladaptiert; g—i Rhabdomere Nr. 2 und 4 dunkel-, Rhabdomere Nr. 1, 3, 5 und 6 helladaptiert. a, d, g Durchlichtbeleuchtung; b, e, h Auflichtbeleuchtung; c, f, i Kombination der Auflicht- und Durchlichtaufnahmen, leicht schematisiert

den Sinneszellen Nr. 1—6 den Rhabdomeren an der dem Zellinnern zugewandten Seite dicht anliegen, bei der Sinneszelle Nr. 7 hingegen unverändert im Zellkörper lokalisiert bleiben (Abb. 10e). Die Durchmesser der Granula liegen, wie elektronenoptische Aufnahmen zeigen (BOSCHEK, unveröffentlicht), zwischen 0,1 und 0,2 μ . — In der Abb. 10e kommt nicht genügend deutlich zum Ausdruck, daß hier auch die Rhabdomere Nr. 1—6 im Vergleich zu Abb. 10b aufgehellt sind. Die Gradation war für die Abbildungen jedoch so gewählt worden, daß vor allem die Granula deutlich wiedergegeben werden.

Um die in Abb. 10 gezeigten Adaptationszustände in Ruhe betrachten zu können, erwies es sich als zweckmäßig, Tiere zu verwenden, die ein bis mehrere Tage gehungert hatten. Dann benötigen die Übergänge von einem Zustand in den anderen längere Zeit, so daß für die Beobachtung mehr Zeit zur Verfügung steht. Der helladaptierte Zustand läßt sich außerdem durch Pharmaka, z. B. in Äthernarkose, einstellen und bleibt dann auch in durchgeschnittenen Ommatidien für längere Zeit in Extremstellung erhalten.

Die Beobachtung, daß die Position der Granula vom Adaptationszustand abhängt, läßt vermuten, daß der Lichtfluß in den Rhabdomeren durch die relative Lage der Granula zu den Rhabdomeren gesteuert wird.

zellen Nr. 1, 3, 5 und 6 einsetzte. Nachdem sich genügend Granula an deren Rhabdomeren angesammelt hatten, wurden die in Abb. 10g und h gezeigten Photographien belichtet. Es ist deutlich erkennbar, daß nur noch diejenigen Rhabdomere, deren Granula vom zugehörigen Rhabdomer entfernt sind, hell erscheinen, nämlich die Nr. 2, 4 und — wie immer — Nr. 7. Im Verlauf weiterer Minuten erreichten auch die Granula der Sinneszellen Nr. 2 und 4 die betreffenden Rhabdomere, worauf jedes der Rhabdomere Nr. 1—6 die verminderte Lichtdurchlässigkeit zeigte. Damit ist eine zeitliche Synchronisation zwischen den beiden Phänomenen, Änderung der Transmission der Rhabdomere und Wanderung der Pigmentgranula, nachgewiesen.

Dafür, daß die Position der Granula in den Sinneszellen den die Rhabdomere durchsetzenden Lichtfluß steuern, sprechen somit die folgenden Ergebnisse:

1. Nur die Rhabdomere Nr. 1—6 werden bei den verwendeten Lichtintensitäten stark beeinflusst, nur in deren Sinneszellen wird aber auch die Wanderung der Granula beobachtet.

2. Der den Lichtfluß steuernde Mechanismus ist weder auf das distale noch auf das proximale Ende

der Sinneszellen beschränkt. Diese Bedingung wird von den genannten Pigment-Granula erfüllt, da diese über die gesamte Länge der Sinneszellen verteilt sind.

3. Es besteht eine Koinzidenz zwischen den Zeitpunkten, zu denen die Granula die Nähe der Rhabdomere erreicht haben und dem Auftreten der verminderten Lichtdurchlässigkeit.

Nicht mit Sicherheit ausschließen läßt sich der allerdings sehr unwahrscheinliche Fall, daß die Steuerung des Lichtflusses in den Rhabdomeren Nr. 1—6 nicht durch die Verlagerung der Granula verursacht wird, sondern daß sie durch Mechanismen erfolgt, die sowohl am distalen als auch am proximalen Ende lokalisiert sein könnten. Die ebenfalls erfolgende Wanderung der Granula wäre dann nur ein parallel ablaufender Vorgang.

An dieser Stelle soll noch einmal die Rolle der 7. Zelle besprochen werden. Auch die 7. Sinneszelle enthält die typischen, stark gelb reflektierenden Granula, die in Abb. 10e auch erkannt werden können. Während die Granula der Sinneszellen Nr. 1—6 sich bei Belichtung des Auges jedoch zum Rhabdomer verlagern, bleibt die Position der Granula in der 7. Sinneszelle weitgehend unverändert, zumindest bei den bisher verwendeten Lichtintensitäten. Und zwar liegen sie in der 7. Zelle an der Stelle, die im Schema der Abb. 5 mit einem „×“ markiert ist. Damit ist erklärt, warum das in Abb. 4 mit H markierte Ommatidium zeitunabhängig immer die erhöhte Reflexion zeigt: In diesem Ommatidium fällt Licht nicht auf eines der Rhabdomere, sondern auf die Pigmentgranula der 7. Sinneszelle. Diese Granula übernehmen damit in der 7. Zelle eine Funktion, die für die Zellen Nr. 1—6 vom Pigment der beiden Hauptpigmentzellen jedes Ommatidiums übernommen wird. Die Hauptpigmentzellen umschließen nämlich die distalen Enden der Sinneszellen so, daß Licht weitgehend nur durch die Rhabdomere in das Ommatidium fallen kann. Die Lage der 7. Zelle zwischen den Zellen Nr. 1 und 6 bedingt jedoch eine optische Lücke, die von den Hauptpigmentzellen vielfach nicht geschlossen, die stattdessen aber von den Pigmentgranula der 7. Zelle verdeckt wird.

Histologisch wurden schon für die Augen mehrerer Invertebraten adaptionsabhängige Pigmentbewegungen in den Lichtsinneszellen beschrieben. So für Forficula (Insecta) (JÖRSCHKE, 1914), für Tachycines (Insecta) (TUURALA und LEHTINEN, 1967a) und für Oniscus (Crustacea) (TUURALA, LEHTINEN und NYHOLM, 1966; TUURALA und LEHTINEN, 1967b). In den Schnitten von für Stunden helladaptierten Tieren zeigen sich Pigmentgranula (Durchmesser $0,1 \sim 0,4 \mu$) dicht am Rhabdomer, während sie im dunkeladaptierten Zustand mehrere μ vom Rhabdomer entfernt liegen. Die Verhältnisse sind also sehr ähnlich wie bei *Musca*, so daß mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit auf eine ähnliche Funktion geschlossen werden kann.

Änderungen, die bei Belichtung des Auges in der dem Rhabdomer zugewendeten Seite des Zellkörpers der Lichtsinneszellen auftreten, wurden außerdem für Dendrocoelum (Turbellaria) (RÖHLICH und TÖRÖK, 1962) sowie für *Locusta* (Insecta) (HORRIDGE und BARNARD, 1965) beschrieben. Im dunkeladaptierten Zustand treten am Rhabdomer große Vacuolen auf („Palisade“), während bei Belichtung der Raum um das Rhabdom von Plasma und Mitochondrien erfüllt

ist. Auffallend ist jedoch, daß diese Änderung, zumindest bei *Locusta*, sehr viel langsamer als im Fliegenauge abläuft, nämlich in etwa 20 min.

Bei *Libinia* (Crustacea) treten bei Helladaptation gehäuft Bläschen an der Basis des Rhabdoms auf, die als Pinocytosebläschen bedeutet wurden (EGUCHI und WATERMAN, 1967).

V. Die Art des Einflusses der Granula auf den Lichtfluß im Rhabdomer

Nachdem aufgeklärt war, daß der vom Rhabdomer transmittierte Lichtfluß durch die Position der Pigmentgranula in den Sinneszellen gesteuert wird, ergab sich die Frage nach den *physikalischen Ursachen* für die Variabilität der Transmissionseigenschaften der Rhabdomere.

An dunkeladaptierten, querschnittenen, orthodrom beleuchteten Ommatidien (Abb. 10a) läßt sich erkennen, daß die Rhabdomere leuchtend hell im Vergleich zu anderen Gewebeteilen erscheinen, was für die gesamte Länge der Ommatidien gezeigt werden kann. Das am distalen Ende vom Rhabdomer aufgenommene Licht wird also im Rhabdomer proximal über eine Länge von $100\text{—}200 \mu$ weitergeleitet, soweit es nicht von den Sehpigmenten absorbiert bzw. in die Zellkörper der Sinneszellen gestreut wird.

Elektronenoptische Untersuchungen haben ergeben (GOLDSMITH und PHILPOTT, 1957; WOLKEN, CAPENOS und TURANO, 1957; FERNANDEZ-MORAN, 1958), daß die Rhabdomere — ähnlich wie die Außenglieder der Stäbchen und Zapfen — aus dicht gepackten Membranen bestehen. Deshalb ist zu erwarten, daß ihr Brechungsindex größer ist, als der der umgebenden Medien, nämlich des extracellulären Raumes und des Zellplasmas der Sinneszellen, was in jüngster Zeit direkt gemessen werden konnte (SEITZ, 1968).

Damit liegt die Vermutung nahe, daß das Licht durch Totalreflexion am Austritt aus dem Rhabdomer in die umliegenden Medien gehindert wird, was schon DE VRIES (1956), STOCKHAMMER (1956) und KUIPER (1962) vermutet haben. In der folgenden Darstellung soll von dieser als der wahrscheinlichsten Vorstellung ausgegangen werden. Außerdem soll die nachfolgende überschlagsmäßige Betrachtung auf geometrisch optischer Basis durchgeführt werden, eine quantitative Betrachtung könnte wegen der relativ zur Lichtwellenlänge kleinen Durchmesser der Rhabdomere nur auf wellenoptischer Basis erfolgen.

Die Pigmentgranula dringen im helladaptierten Zustand nicht in die Rhabdomere ein, sondern lagern sich ihrer Wand an. Deshalb kann eine Wechselwirkung dieser Granula nur mit elektromagnetischen Feldern erfolgen, die durch das im Rhabdomer geleitete Licht *außerhalb der Rhabdomere* aufgebaut werden. Solche Felder werden immer, wenn auch mit unterschiedlicher Reichweite, in den Medien erzeugt, die sich außerhalb eines dielektrischen Lichtleiters befinden.

Die Reichweite dieser Felder läßt sich für den geometrisch optischen Fall angeben (WEIZEL, 1955). Es wird im Falle der Totalreflexion an einer planen Grenzfläche außerhalb des totalreflektierenden Mediums ein Feld aufgebaut, in dem die zeitlich gemittelten Poynting-Vektoren parallel zur totalreflektierenden Fläche ausgerichtet sind. Die Amplitude der Schwingungen nimmt nach einer Exponentialfunktion mit dem Abstand zur total reflektierenden Grenzfläche ab. Die mittlere Reichweite w , d. h. der Abstand, in dem die Amplitude

des elektromagnetischen Feldes auf den e -ten Teil (rund 37%) des Wertes abgesunken ist, der an der Grenzfläche vorliegt, beträgt

$$\frac{w}{\lambda_2} = \frac{n_2}{2\pi n_1} \left(\sin^2 \gamma - \frac{n_2^2}{n_1^2} \right)^{-\frac{1}{2}} \quad (1)$$

Es sind n_2 bzw. n_1 die Brechungsindizes des optisch dünneren bzw. dichteren Mediums, λ_2 die Lichtwellenlänge im optisch dünneren Medium und γ der Einfallswinkel des Lichtes. Die mittlere Reichweite ist — in Einheiten von λ_2 — als Funktion des Einfallswinkels in Abb. 11 für einige Verhältnisse der Brechungsindizes n_1 und n_2 angegeben. Die senkrechten Asymptoten markieren auf der Abszisse die jeweiligen Winkel der Totalreflexion. Die zugehörigen Reichweiten sind unendlich groß, sie nehmen mit zunehmenden Einfallswinkeln jedoch rasch ab und erreichen je nach der Relation der Brechungsindizes verschiedene Endwerte für $\gamma = 90^\circ$.

Die Brechungsindizes n_1 und n_2 sind für ungebleichte Rhabdomere nicht genau bekannt. Nach älteren Angaben von DE VRIES (1956) ist $n_2 \approx 1,5$, $n_1 \approx 1,33$. Ein Brechungsindex von 1,5 wurde zunächst auch für die Außenglieder der Stäbchen im Vertebratenauge angegeben. Nach neueren Untersuchungen beträgt er jedoch 1,41 (für Außenglieder von Zapfen 1,38), ein Wert von 1,5 wird nur für wasserfreie Proteine erwartet (BARER, 1957; SIDMAN, 1957) und sollte in hydratisierten Zellen, somit auch in Rhabdomeren, nicht auftreten.

Vergleicht man die Dichte der Membranpackung in den Rhabdomeren von *Musca* (nach elektronenoptischen Aufnahmen von BOSCHEK, unveröffentlicht) mit derjenigen in den Außengliedern der Stäbchen (nach elektronenoptischen Aufnahmen von NILSSON, 1965), so findet man die Membrandichte im Rhabdomer etwa halb so groß wie im Außenglied der Stäbchen. Lineare Interpolation zwischen den Brechungsindizes von Wasser und Stäbchenaußengliedern liefert für die Rhabdomere von *Musca* einen Brechungsindex n_2 von 1,37—1,38, einen Wert, der natürlich nur dann annähernd zutrifft, falls der Proteingehalt in den Membranen von Rhabdomeren und Außengliedern annähernd gleich ist. An Schnittpräparaten der Lichtsinneszellen von *Calliphora* wurde für die wahrscheinlich ausgebleichten Rhabdomere ein Wert von $n = 1,349$, für das Plasma von $n = 1,340$ und für den extracellulären Raum von $n = 1,336$ bestimmt (SEITZ, 1968).

Zusätzlich kompliziert werden die Verhältnisse in Rhabdomeren jedoch durch folgende Gegebenheiten: Die Rhabdomere zeigen im ungebleichten Zustand dichroitische Absorption (LANGER, 1965; KIRSCHFELD, 1968), sowie selbst im gebleichten Zustand Anisotropie (STOCKHAMMER, 1965). Es muß deshalb mit Brechungsindizes gerechnet werden, die womöglich merklich von der Wellenlänge des Lichtes abhängen und außerdem von der relativen Lage des elektrischen Vektors zu den Richtungen der Microvilli in den Rhabdomeren.

Die Reichweite des elektromagnetischen Feldes im optisch dünneren Medium nach Gl. (1) ist in Abb. 11 für verschiedene Werte von n_1 und n_2 aufgetragen. Die tatsächlich vorkommenden Werte in den Sinneszellen von *Musca* liegen nach dem oben gesagten vermutlich im Bereich von $n_1/n_2 = 1,01$ bis 1,03, der Wert von 1,11 ist sehr wahrscheinlich schon zu groß angesetzt. Die Reichweiten der Felder sind danach bei einem Einfallswinkel γ von 90° von der Größenordnung einer Lichtwellenlänge, sie liegen für Licht der Wellenlänge λ_0 (in Vakuum) von 500 nm also zwischen 200 und 500 nm.

Mindestens so groß muß also unter den genannten Bedingungen die mittlere Reichweite w des Feldes nach diesem geometrisch optischen Ansatz sein. Diese Überlegungen machen verständlich, inwiefern ein Vorteil darin besteht, daß die Pigmentgranula, die zu den Rhabdomeren wandern, wesentlich kleiner im Durchmesser sind (Durchmesser 100—200 nm, BOSCHEK unveröffentlicht) als z. B. die Granula des Schirmpigmentes (Durchmesser 500—1000 nm): Nur dadurch sind sie im Prinzip in der Lage, mit ihrem ganzen Volumen in den Bereich hoher Feldamplituden am Rhabdomer einzudringen und somit optisch wirksam zu werden. Der gerichteten Bewegung der Granula wird sich die Brownsche Molekularbewegung überlagern, deren Einfluß noch nicht quantitativ abgeschätzt werden kann.

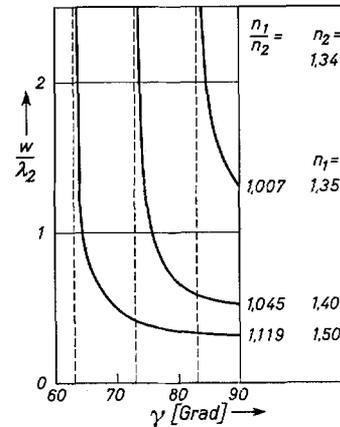


Abb. 11. Relative mittlere Reichweite w/λ_2 der Amplitude des elektrischen Feldes im optisch dünneren Medium für den Fall der Totalreflexion an einer optischen Ebene als Funktion des Einfallswinkels γ

Bei einer wellenoptischen Betrachtung ergibt sich ebenfalls, daß ein Teil der Energie außerhalb des Lichtleiters verläuft, d. h., daß der „optische Durchmesser“ des Lichtleiters größer ist als seine geometrische Erstreckung (KAPANY, 1961). Wir sind jedoch bisher nicht in der Lage, Aussagen über die optischen Durchmesser der Rhabdomere Nr. 1—6 zu machen, wie sie aus wellenoptischen Betrachtungen erschlossen werden könnten. Dazu fehlen eine ausgearbeitete Theorie für dichroitisch absorbierende Lichtleiter, die durch zwei Medien verschiedener Brechungsindizes (Zellplasma und extracellulärer Raum) begrenzt werden, sowie experimentelle Angaben über die Indikatrix der Rhabdomere. Außerdem ist nicht bekannt, ob sich die Absorption des Lichtes durch das Sehpigment merklich auf die Kohärenz der Wellenzüge im Rhabdomer auswirkt.

Daß die oben angegebenen Werte für w in der zu erwartenden Größenordnung liegen, ergibt sich auch aus folgenden Überlegungen. Die Rhabdomere eines Ommatidiums verlaufen im distalen Teil parallel zueinander in einem Abstand von weniger als 500 nm, soweit sich dies aus elektronenoptischen Aufnahmen erschließen läßt (BOSCHEK, unveröffentlicht). Wäre die Reichweite w jedoch merklich größer als die oben angegebenen Werte, so müßte ein beträchtliches Übersprechen zwischen den Rhabdomeren eines Ommatidiums stattfinden, was sich funktionell in einer beträchtlichen Sehfeldüberlappung äußern müßte.

Die Wechselwirkung, die zwischen den Pigmentgranula und den elektromagnetischen Feldern außerhalb der Rhabdomere zu erwarten ist, ist einerseits

auf den Einfluß ihres Brechungsindex zurückzuführen: Da das Verhältnis n_1/n_2 der Brechungsindizes zwischen Rhabdomer und den Stellen des umgebenden Mediums verkleinert wird, an dem sich die Pigmentgranula befinden, wird dort die Totalreflexion reduziert bzw. sogar aufgehoben werden, so daß das Licht aus den Rhabdomeren austreten kann. Andererseits kann dieses Licht jedoch auch vom Pigment der Granula oder vom Pigment weiter vom Rhabdomer entfernt liegender Granula absorbiert werden. Insgesamt wird erreicht, daß das Rhabdomer dadurch für Licht weniger durchlässig wird.

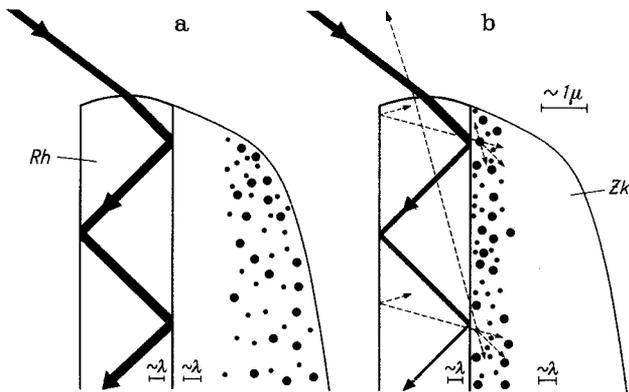


Abb. 12a u. b. Zur Interpretation der optischen Verhältnisse im Rhabdomer bei verschiedenen Positionen der Pigmentgranula in den Sinneszellen. Geometrisch-optische Darstellung, stark schematisiert. Die Einfallswinkel des Lichtes im Rhabdomer sind in Wirklichkeit wesentlich kleiner. a Dunkeladaptierter Zustand; b helladaptierter Zustand: die Totalreflexion an der Wand des Rhabdomers wird reduziert

Die Pigmentgranula müssen schließlich auch als streuende Partikel wirken. Deshalb wird ein gewisser Anteil des Lichtes wieder in das Rhabdomer zurückgestreut werden und zwar auch unter solchen Winkeln, daß es in den Rhabdomeren distal verlaufen und damit zu einer Zunahme der Reflexion in den belichteten Ommatidien führen kann. Die Verhältnisse, wie sie sich aus dieser Interpretation ergeben, sind stark schematisiert in Abb. 12 dargestellt.

Einen ähnlichen Einfluß der Pigmentgranula auf die Lichtdurchlässigkeit des Kristallkegels wurde von KUIPER (1962) für das Superpositionsauge diskutiert. Auch HORRIDGE und BARNARD (1965) interpretieren den Einfluß von Veränderungen im Zellplasma im Bereich des Rhabdoms, die sie elektronenmikroskopisch bei *Locusta* nachgewiesen haben, in ähnlicher Weise.

VI. Faktoren,

die die Wanderung der Granula auslösen

Aus den vorhergehenden Kapiteln ist zu entnehmen, daß die Wanderung der Granula durch Belichtung des Auges ausgelöst werden kann. Es bleibt zu klären, ob die Granula jeweils nur in der Zelle wandern, die direkt belichtet wird, oder ob die Wanderung auch über andere Sinneszellen derselben oder benachbarter Ommatidien in Gang gesetzt werden kann.

Qualitativ läßt sich leicht zeigen, daß keine exzitatorische Wechselwirkung zwischen den Sinneszellen eines Ommatidiums besteht. Dazu beobachtet man die Pseudopille eines Auges im Auflicht bei

enger Apertur des Mikroskopobjektivs, der Focus muß etwa in der Ebene der Corneafacetten liegen. Zunächst wird das Auge helladaptiert (wie in Abb. 4d). Danach wird es plötzlich um den Divergenzwinkel zweier Ommatidien gekippt, und zwar um eine solche Achse, daß sich die Lage der Pseudopille um ein Ommatidium, z. B. nach dorsal verlagert. Nach der Kippung nehmen die in Abb. 4a mit E und B markierten Ommatidien die Positionen der Ommatidien F und A ein. Zunächst erscheinen nach der Kippung alle Ommatidien dunkel mit Ausnahme desjenigen, in dem das Licht auf die in Abb. 5 mit \times markierte Stelle fällt. Nach einigen Sekunden hellen sich jedoch sechs weitere auf, so daß erneut das Erscheinungsbild der Abb. 4d erreicht wird. Damit ist gezeigt, daß keine starke exzitatorische wechselseitige Beeinflussung zwischen den Sinneszellen eines Ommatidiums besteht, sonst hätten die Ommatidien (Abb. 4a) sofort nach der Kippung hell erscheinen müssen, da in ihnen jeweils eines der Rhabdomere auch schon vor der Kippung des Auges helladaptiert war. Eine schwache wechselseitige Beeinflussung ist mit dieser Methode nicht auszuschließen, da eine schwache Erhöhung des Reflexionsgrades mit dieser subjektiven Methode eventuell nicht erkannt werden kann.

Naheliegender ist außerdem die Möglichkeit, daß eine wechselseitige Beeinflussung zwischen den Sinneszellen auftritt, die über die „Cartridges“ der Lamina miteinander in nervösem Kontakt stehen. Daß auch hier keine exzitierende Wechselwirkung auftritt, läßt sich zeigen, indem z. B. mit einer Messerblende die Ommatidien F und A (Abb. 4a) ganz abgedeckt werden, Ommatidium G etwa zur Hälfte: Dann bleiben auch bei kräftiger Beleuchtung der Ommatidien C, D, E und B die Ommatidien F und A dunkel. Dieser Test schließt eine exzitierende Wechselwirkung weitgehend aus.

Beide Resultate zeigen, daß die Wanderung der Pigmentgranula auf diejenigen Sinneszellen Nr. 1—6 beschränkt bleibt, die direkt beleuchtet werden. Höchstens schwache Wechselwirkungen, die mit den angewendeten Methoden nicht erkannt werden können, sind nicht auszuschließen.

Außer durch Licht läßt sich die Wanderung der Pigmentgranula auch durch den Einfluß von Ätherdampf oder Kohlendioxid in geeigneter Konzentration auf das Tier auslösen, Einwirkung von Licht ist dabei nicht erforderlich.

Da für Kohlendioxid bekannt ist, daß es zu einer Depolarisation der Zellen führt (WOOLBARSH, WAGNER und BODENSTEIN, 1965) wäre denkbar, daß der auslösende Faktor für die Wanderung der Granula die Depolarisation der Zelle ist. Es ist unbekannt, ob die gerichtete Bewegung der Granula passiv (z. B. durch Flüssigkeitstransport oder durch Potential-Gradienten) oder aktiv (z. B. durch Mikrofilamente oder Mikrotubuli) ausgeführt wird.

Die relativ schwachen Lichtintensitäten, die bereits genügen, um die Wanderung der Granula auszulösen, machen unwahrscheinlich, daß eine direkte Lichteinwirkung auf die Granula (oder womöglich die Pigmentzellen) den Mechanismus in Gang setzt. Dies wäre auch höchstens für die am distalen Ende der Rhabdomere liegenden Granula denkbar, da die weiter proximal liegenden nur für indirektes Streulicht erreichbar sind. Ein direkter Beweis dafür, daß die Steuerung der Position der Granula tatsächlich über die Lichtabsorption

im Rhabdomer erfolgt, soll in einer weiteren Arbeit mitgeteilt werden (FRANCESCHINI und KIRSCHFELD, in Vorbereitung).

Diskussion

Mit der Kenntnis des Mechanismus zur Steuerung des Lichtflusses in den Rhabdomeren sind wir in der Lage, auf dessen physiologische Funktion zu schließen: Die Wanderung der Granula bewirkt eine Steuerung des Lichtflusses in den Rhabdomeren. Nehmen wir an, daß die Position der Granula eine Funktion der Erregung der Sinneszelle ist, so ergibt sich ein Regelkreis mit negativer Rückwirkung, der als Regelgröße den Lichtfluß im Rhabdomer, sowie als Stellgröße die Position der Granula enthält. Die Wirkungsweise des Reglers ist derjenigen der Pupille im Linsenauge vergleichbar, es wird wie dort eine relative Reduktion des für die Rezeptoren wirksamen Lichtflusses erreicht.

Eine für die physiologische Wirksamkeit wichtige Größe ist der von diesem Mechanismus erreichte statische *Regelfaktor*. Im Prinzip ließe sich der Regelfaktor aus dem Vergleich der Leuchtdichten der Rhabdomere Nr. 1, 3, 5 und 6 mit derjenigen der Rhabdomere Nr. 2 und 4 (Abb. 10g) gewinnen. Er könnte auch aus dem Vergleich der Leuchtdichten der Facetten, die von den Rhabdomeren der Sinneszellen Nr. 1—6 beleuchtet werden, vor und nach der Helladaptation (Abb. 2) ermittelt werden. Eine quantitative Auswertung solcher Photographien wurde jedoch zunächst noch nicht vorgenommen, so daß eine Angabe der Größe des Regelfaktors noch nicht möglich ist. Eine Analyse des statischen Verhaltens dieses Adaptationsmechanismus wird in einer späteren Arbeit mitgeteilt (FRANCESCHINI und KIRSCHFELD, in Vorbereitung).

Auffallend ist die hohe Geschwindigkeit mit der die Übergänge in den hell- bzw. dunkeladaptierten Zustand erfolgen. Diese hohen Geschwindigkeiten sind nur deshalb möglich, weil bei dem verwirklichten Verfahren der entscheidende Weg, den die Pigmentgranula zurücklegen müssen, im Bereich der Lichtwellenlänge liegt und nicht, wie z. B. in den Augen von Crustaceen und Lepidopteren, in der Größenordnung von Millimetern, weswegen bei diesen Augen die Pigmentverschiebungen vom einen extremen Zustand zum anderen 20—120 min benötigen (s. z. B. PARKER, 1932). Eine Wanderungsgeschwindigkeit von 1 μ /sec, die für intracelluläre Bewegungen nicht ungewöhnlich ist, ermöglicht dagegen bei den Fliegen Übergänge von einem Zustand in den anderen im Verlauf von weniger als einer Sekunde. Ein ähnlich schnell ablaufender Vorgang wurde seither nur von DEMOLL (1909) in der Pseudopupille von *Vanessa* beobachtet, wo bei Helladaptation im Verlauf von Sekunden eine Verringerung (und nicht wie bei *Musca* eine Vergrößerung) des Reflexionsgrades erfolgt.

Das nichtlineare Verhalten bei der Einstellung des helladaptierten Zustandes, das in Abb. 6 zum Ausdruck kommt, läßt sich ebenfalls aus dieser Interpretation verstehen. Wenn sich Pigmentgranula während einer längeren Dunkeladaptation über den Querschnitt der gesamten Zelle verteilt haben, so wird relativ viel Zeit vergehen, bis sich nach Belichtung des Auges alle Granula dem Rhabdomer optimal genähert haben, denn ein Teil der Granula muß den gesamten Durchmesser der Zelle durchlaufen. Wird das Licht abgeschaltet, so genügt es andererseits, wenn die Granula sich etwa eine Lichtwellenlänge vom Rhabdomer entfernt haben, um wieder die Totalreflexion im Rhabdomer zu ermöglichen. Nach einer erneuten Belichtung braucht jetzt jedoch jedes der Granula nur den Weg von etwa einer Lichtwellenlänge in Richtung auf das Rhabdomer

zurückzulegen, um erneut den helladaptierten Zustand einzustellen: Der Übergang kann also in viel kürzerer Zeit als nach langandauernder Dunkeladaptation erfolgen.

Außer dem Einfluß auf den Lichtfluß in den Rhabdomeren ist zu erwarten, daß durch die Verlagerung der Granula weitere qualitative Veränderungen der Eigenschaften der Sinneszellen auftreten. So wäre es z. B. möglich, daß sich die Spektralempfindlichkeit der Sinneszellen Nr. 1—6 in Abhängigkeit von der Position der Granula verändert. Es kann nämlich von vornherein nicht erwartet werden, daß der jeweils erreichte Regelfaktor für alle Lichtwellenlängen derselbe ist. Allerdings läßt sich aus den bisher gewonnenen Daten nicht erschließen, wie dieser Einfluß sein wird. Zur Klärung dieser Frage sind deshalb weitere Untersuchungen notwendig.

Des weiteren wird sich das Zeitverhalten der Pigmentbewegung auf die Erregung der Sinneszellen (Receptorpotential) bei Beleuchtung des Auges auswirken. Im optomotorischen Experiment erweist sich, daß Wendereaktionen ausgelöst werden können, wenn die Lichtwechselfrequenzen, mit denen die Sinneszellen reizt werden, zwischen 10^{-2} und 10^{+2} Hz liegen (FERMI und REICHARDT, 1963; McCANN und MACGINTIE, 1965), wobei das Reaktionsmaximum bei etwa 1 Hz liegt. Wegen der Zeitkonstante für den Übergang in den dunkeladaptierten Zustand von etwa 10 sec ist zu erwarten, daß sich ein Einfluß bei den tiefen Frequenzen bis zu 0,1 Hz und weniger bemerkbar machen sollte. Der Verlauf des Abfalls der Wendereaktion mit abnehmender Zylindergeschwindigkeit sollte demnach nicht nur von den Eigenschaften der nervösen Auswertung (Korrelation) bestimmt werden, sondern auch vom Zeitverhalten der Rezeptoren (vgl. THORSON, 1966), das von der Wanderung der Granula mitbestimmt wird. Bei tiefen Frequenzen müßten demnach Unterschiede im Verhalten vom Wildtyp und von Mutanten, denen die Granula in den Sinneszellen fehlen, auftreten.

Der beschriebene Mechanismus ist zumindest bei den bisher für die Helladaptation angewendeten Lichtintensitäten auf die Sinneszellen Nr. 1—6 beschränkt. Dieses Ergebnis paßt gut zu anderen Befunden, die wahrscheinlich machen, daß das von den Sinneszellen Nr. 1—6 gebildete System für ein Sehen bei tiefen, das von den Sinneszellen Nr. 7 und 8 dagegen für ein Sehen bei hohen Lichtintensitäten spezialisiert ist (KIRSCHFELD und FRANCESCHINI, 1968): Vor allem für ein System, das zum Sehen bei tiefen Intensitäten spezialisiert ist, erscheint ein solcher Mechanismus zum Schutz vor hohen Lichtintensitäten sinnvoll.

Der beschriebene Mechanismus wirkt sich einerseits in dem oben diskutierten Sinne auf die Leistungen des Komplexauges von *Musca* aus. Andererseits liefert er aber auch ein methodisches Hilfsmittel, mit dem es in einfacher Weise möglich ist, den Erregungsgrad einzelner Lichtsinneszellen am intakten Tier quantitativ zu messen.

Wertvolle Diskussionen verdanken wir Herrn Dr. K. G. GÖTZ sowie Herrn Prof. W. REICHARDT. Wir danken Fräulein T. WIEGAND für Mithilfe bei den Experimenten sowie Herrn E. FREIBERG für das Fertigstellen der Abbildungen.

Literatur

BARER, R.: Refractometry and interferometry of living cells. *J. opt. Soc. Amer.* 47, 545—556 (1967).

- BRATTENBERG, V.: Patterns of projection in the visual system of the fly. I. Retina-Lamina projections. *Exp. Brain Res.* **3**, 271—298 (1967).
- DEMOLL, R.: Über eine lichtzersetzliche Substanz im Facettenauge, sowie über eine Pigmentwanderung im Appositionsauge. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **129**, 461—475 (1909).
- EGUCHI, E., and T. H. WATERMAN: Changes in retinal fine structure induced in the crab *Libinia* by light and dark adaptation. *Z. Zellforsch.* **79**, 209—229 (1967).
- FERMI, G., u. W. REICHARDT: Optomotorische Reaktionen der Fliege *Musca domestica*. Abhängigkeit der Reaktion von der Wellenlänge, der Geschwindigkeit, dem Kontrast und der mittleren Leuchtdichte bewegter periodischer Muster. *Kybernetik* **2**, 15—28 (1963).
- FERNANDEZ-MORÁN, H.: Fine structure of the light receptors in the compound eyes of insects. *Exp. Cell Res., Suppl.* **5**, 586—644 (1958).
- FRANCESCHINI, N., and K. KIRSCHFELD: An automatic gain control in the photoreceptors of diptera. *Kybernetik* (in preparation).
- GOLDSMITH, T. H., and D. E. PHILPOTT: The microstructure of compound eyes in insects. *J. biophys. biochem. Cytol.* **3**, 429—440 (1957).
- HORRIDGE, G. A., and P. B. T. BARNARD: Movement of palisade in *Locust* retinula cells when illuminated. *Quart. J. micr. Sci.* **106**, 131—135 (1965).
- JÖRSCHKE, H.: Die Facettenaugen der Orthopteren und Termiten. *Z. wiss. Zool.* **111**, 153—280 (1914).
- KAPANY, N. S., and J. J. BURKE: Fibre optics. IX. Waveguide effects. *J. opt. Soc. Amer.* **51**, 1067—1078 (1961).
- KIRSCHFELD, K.: Das anatomische und das physiologische Sehfeld der Ommatidien im Komplexauge von *Musca*. *Kybernetik* **2**, 249—257 (1965).
- Die Projektion der optischen Umwelt auf das Raster der Rhabdomere im Komplexauge von *Musca*. *Exp. Brain Res.* **3**, 248—270 (1967).
- Absorption properties of single rods, cones and rhabdomeres. *Proceedings of the Internat. School of Physics ENRICO FERMI: Processing of optical data by organisms and by machines.* New York: Academic Press 1969.
- , u. N. FRANCESCHINI: Optische Eigenschaften der Ommatidien im Komplexauge von *Musca*. *Kybernetik* **5**, 47—52 (1968).
- KUIPER, J. W.: The optics of the compound eye. *Symp. Soc. exp. Biol.* **16**, 58—71 (1962).
- LANGER, H.: Nachweis dichroitischer Absorption des Schfarbstoffes in den Rhabdomeren des Insektenauges. *Z. vergl. Physiol.* **51**, 258—263 (1965).
- MCCANN, G. D., and G. F. MACGINNIE: Optomotor response studies of insect vision. *Proc. roy. Soc. London B* **163**, 369—401 (1965).
- MELAMED, J., and O. TRUJILLO-CENÓZ: The fine structure of the central cells in the ommatidia of dipterans. *J. Ultrastruct. Res.* **21**, 313—334 (1968).
- NILSSON, S. E.: The ultrastructure of the receptor outer segments in the retina of the leopard frog (*Rana pipiens*). *J. Ultrastruct. Res.* **12**, 207—231 (1965).
- PARKER, G. H.: The movements of the retinal pigment. *Ergebn. Biol.* **9**, 239—291 (1932).
- RÖHLICH, P., and L. J. TÖRÖK: The effect of light and darkness on the fine structure of the retinal clubs of *Dendrocoelum lacteum*. *Quart. J. micr. Sci.* **103**, 543—548 (1962).
- SEITZ, G.: Der Strahlengang im Appositionsauge von *Calliphora erythrocephala* (Meig.). *Z. vergl. Physiol.* **59**, 205—231 (1968).
- SIDMAN, R. L.: The structure and concentration of solids in photoreceptor cells studied by refractometry and interference microscopy. *J. biophys. biochem. Cytol.* **3**, 15—29 (1957).
- STOCKHAMMER, K.: Zur Wahrnehmung der Schwingungsrichtung linear polarisierten Lichtes bei Insekten. *Z. vergl. Physiol.* **38**, 30—83 (1956).
- THORSON, J.: Small-signal analysis of a visual reflex in the locust. I, II. *Kybernetik* **3**, 41—66 (1966).
- TRUJILLO-CENÓZ, O., and J. MELAMED: Electron microscope observations on the peripheral and intermediate retinas of dipterans. The functional organization of the compound eye. *Proceedings of the Internat. Symposium held in Stockholm, October 1965, Wenner-Gren Center, Internat. Symp. Series, Vol. 7.* Oxford: Pergamon Press 1966.
- — Compound eye of dipterans: Anatomical basis for integration — an electron microscope study. *J. Ultrastruct. Res.* **16**, 395—398 (1966).
- TUURALA, O., u. A. LEHTINEN: Über die Wandlungen in der Feinstruktur der Lichtsinneszellen bei der Hell- und Dunkeladaptation im Auge einer Asselart *Oniscus Asellus* L. *Ann. Acad. Sci. fenn. A, IV* **123**, 3—7 (1967b).
- — Zu den photomechanischen Erscheinungen im Auge der Gewächshausheuschrecke *Tachycines asynamorus*. *Adel. Commentationes Biol. Soc. Sci. Fenn.* **30**, 1—4 (1967a).
- — u. M. NYHOLM: Zu den photomechanischen Erscheinungen im Auge einer Asselart, *Oniscus Asellus* L. *Ann. Acad. Sci. fenn. A, IV* **99**, 1—8 (1966).
- VRIES, H. DE: Physical aspects of sense organs. *Progr. Biophys.* **6**, 207—264 (1956).
- WEIZEL, W.: *Lehrbuch der theoretischen Physik*, Bd. 1. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1955.
- WOLKEN, J. J., J. CAPENOS, and A. TURANO: Photoreceptor structures. III. *Drosophila melanogaster*. *J. biophys. biochem. Cytol.* **3**, 441—448 (1957).
- WOOLBARSET, M. L., H. G. WAGNER, and D. BODENSTEIN: Origin of the electrical response in the eye of *Periplaneta Americana*. In: *The functional organization of the compound eye* (ed. C. G. BERNHARD). *Wenner Gren Center, Internat. Symp. Series, Vol. 7.* Oxford: Pergamon Press 1966.

Dr. K. KIRSCHFELD
Max-Planck-Institut
für biologische Kybernetik
7400 Tübingen, Spemannstr. 38

Die Mittelung von Reaktionspotentialen*

PETER FINKENZELLER

I. Physiologisches Institut der Universität Erlangen-Nürnberg

Eingegangen am 9. Januar 1969

Abstract. The evidence of averaged evoked potentials has been proved. The resulting possibilities for calculation and reduction of the standard deviation are discussed with special regard to computer application. Examples of acoustic evoked responses from the cortex of the cat and the scalp of man demonstrate the suggested processing of EEG data.

I. Einleitung

Als evozierte Potentiale, Reaktionspotentiale oder ausgelöste Potentiale (evoked potentials) werden elektrische Potentialschwankungen bezeichnet, die als

* Dissertation Erlangen 1968.

Folge der Verarbeitung von Umweltreizen in den adäquaten Sinneskanälen und Assoziationszentren von Lebewesen auftreten. Betrachtet wird dabei nur das Potentialfeld einer sehr großen Zahl von Nervenzellen (Neuronen). Die interessierenden Potentialkomponenten haben eine zeitliche Ausdehnung von wenigen Millisekunden bis zu Sekunden; ihre Amplitude beträgt einige Mikrovolt.

Wie alle elektrischen Erscheinungen an Organismen sind auch die hier auftretenden Potentiale die Folge von Ionenbewegungen bedingt durch Permeabilitäts-