

Die Abhängigkeit des Übertragungsverhaltens von Frequenz und Adaptationszustand; gemessen am einzelnen Lichtrezeptor von *Calliphora erythrocephala**

FRIEDRICH ZETTLER

Zoologisches Institut der Universität München

Eingegangen am 10. Juli 1969

The Course of Output-Input Ratio in Relation to Frequency and State of Adaptation Measured at a Single Photo-Receptor in the Compound Eye of Calliphora erythrocephala

Summary. 1. Light potentials of single photo-receptors in the compound eye of *Calliphora* are measured by means of intracellular recording. The receptor is stimulated by sine-modulated light with a modulation-degree of 20 %.

2. The frequency-course of the amplitude and the phase lag is recorded at different states of adaptation.

3. The photo-receptor represents a non-linear system. The supposition of a real time lag seems to be absolutely necessary.

4. The sensitivity of the photo-receptor is presented as function of frequency and state of adaptation.

5. From the dynamic measurements as stationary limiting-case there results a logarithmic function between receptor-potential and light intensity.

Zusammenfassung. 1. Mittels intrazellulärer Ableitung werden von einzelnen Sehzellen des Fazettenauges von *Calliphora* Belichtungspotentiale registriert. Ge-reizt wird mit sinusförmig moduliertem Licht, dessen Modulationsgrad 20 % beträgt.

2. Der Frequenzverlauf der Amplitude und der Phase wird bei verschiedenen Adaptationszuständen aufgenommen.

3. Die Sehzelle stellt sich als ein nichtlineares Übertragungssystem dar. Die Annahme eines Totzeitgliedes erscheint zwingend.

4. Die Empfindlichkeit der Sehzelle wird als Funktion von Frequenz und Adaptationszustand dargestellt.

5. Aus den dynamischen Messungen ergibt sich für den statischen Grenzfall ein logarithmischer Zusammenhang zwischen Rezeptorpotential und Lichtintensität.

Einleitung

Wie AUTRUM (1950) elektrophysiologisch zeigen konnte, sind die Augen eines großen Teils der schnellfliegenden Insektenarten mit einem hohen zeitlichen Auflösungsvermögen ausgestattet. In der Folgezeit ist darüber

* Die Arbeit wurde durch Mittel gefördert, die die Deutsche Forschungsgemeinschaft Herrn Prof. Dr. H. AUTRUM zur Verfügung stellte.

spekuliert worden (BURKHARDT, 1963), ob das hohe zeitliche Auflösungsvermögen eventuell das geringe räumliche Auflösungsvermögen zu kompensieren vermöge und ob so die Leistungen des Komplexauges doch mit denen des Wirbeltierauges vergleichbar seien. Man vermutet also, daß mit einer Erweiterung der Bandbreite die Kanalkapazität wächst. Somit wird der Frage nach dem zeitlichen, bzw. dynamischen Verhalten der Lichtrezeptoren zentrale Bedeutung zugemessen.

Aus verhaltensphysiologischen Messungen, d. h. aus den Reaktionen des gesamten Tieres können HASSENSTEIN (1958, 1959) und REICHARDT u. VARJU (1959) gewisse Aussagen über die dynamischen Eigenschaften des Rezeptorsystems folgern, die sich in der Postulierung eines linearen Übertragungssystems niederschlagen.

Die elektrophysiologischen Arbeiten über die dynamischen Eigenschaften von Sehzellen (AUTRUM, 1950) gehen zunächst von rechteckförmigen periodischen Lichtwechsellern als Reizform aus. Wie KIRSCHFELD (1961) zeigt, sind aber die gewonnenen Ergebnisse bezüglich der Frequenzabhängigkeit der Antworten wegen des starken Oberwellengehaltes des Reizes nur im oberen Frequenzbereich aussagekräftig. Die Frequenzabhängigkeit des Übertragungsverhältnisses irgendeines Systems läßt sich in direkter Messung nur über Sinusreize ermitteln, weil der Begriff Frequenz eben streng genommen nur auf die Sinusfunktion bezogen werden kann. Das in der Sinnesphysiologie überwiegend verwendete periodische rechteckförmige Reizmuster ist historisch bedingt und vor allem technisch am einfachsten realisierbar. KIRSCHFELD verwendet für seine Analyse die in der Technik üblichen Sprung- und Sinusreize, wobei aber für seine „Sinusreize“ im Prinzip dieselben Vorbehalte gültig bleiben, die er gegen rechteckförmige Reizmuster erhebt (s. Fußnote 1 im Abschnitt „Methode“). Seine Schlußfolgerungen aus den Sinusreizen sind somit nur bedingt akzeptierbar. SCHNEIDER (1964) benutzt wieder die komplexe Reizform des Blinklichtes mit unsymmetrisch variierenden Hell-Dunkelabschnitten, so daß seine Analyse zwangsläufig auf die Beschreibung von speziellen Reizsituationen beschränkt bleibt. Eine Verallgemeinerung wäre im Prinzip durch großen mathematischen Aufwand möglich, stößt aber in der Praxis auf unüberwindliche Schwierigkeiten. KUIPER u. LEUTSCHER-HAZELHOFF (1965) haben erstmals mit wirklichen Sinusreizen das *Calliphora*auge untersucht und die einschränkenden Bedingungen angegeben, unter denen das Rezeptorsystem als linearer Übertrager arbeitet.

All die genannten Untersuchungen benutzen jedoch als Antwortgröße Summenpotentiale von einem mehr oder weniger großen Augenbereich. Nachdem man aber nach BURKHARDT u. AUTRUM (1960) die Technik der intrazellulären Ableitungen auch bei den Sehzellen der Insekten beherrschte, erschien es sinnvoll, die dynamischen Eigenschaften am einzelnen Rezeptor selbst zu untersuchen. In der vorliegenden Arbeit werden

über die Messung des intrazellulären Rezeptorpotentials die Frequenzabhängigkeit der Übertragungseigenschaften des einzelnen Lichtrezeptors phänomenologisch beschrieben. Die Frequenzabhängigkeit zeigt ihrerseits wieder eine Abhängigkeit vom Adaptationszustand. Der Rezeptor stellt sich hiernach eindeutig als ein nichtlineares Übertragungssystem dar, dessen genauere theoretische Behandlung einer späteren Arbeit vorbehalten sein soll.

Methode

Material und Präparation. Als Versuchstier dient die blaue Schmeißfliege *Calliphora erythrocephala*, MEIG (Normaltyp) aus der Zucht des hiesigen zoologischen Instituts. Das Geschlecht der Tiere hatte auf die vorliegenden Versuchsergebnisse keinen Einfluß. Als Präparat wird lediglich der Kopf verwendet, der mit einer Präparierschere vom Thorax abgetrennt und zur Vermeidung von Beschädigungen auf eine Insektennadel aufgespießt wird. So läßt sich relativ leicht mit ihm hantieren. Der Rüssel wird entfernt, der Kopf an dieser Stelle auf einen Silbernagel aufgesteckt und mit Wachscollophonium festgeklebt. Anschließend wird die Insektennadel entfernt. Das offene Hinterhauptsloch wird ebenfalls mit Wachscollophonium abgedichtet. Der Silbernagel dient gleichzeitig als indifferente Elektrode. Um mit der Ableitelektrode in ein Auge eindringen zu können, wird in die Hinterseite des Kopfes ein Loch geritzt, das zur Vermeidung von Austrocknungseffekten möglichst klein sein soll. Die Versuche werden ohne Verwendung von Ringlösungen durchgeführt. Die Präparate halten in günstigen Fällen bis zu drei Stunden.

Versuchsanordnung. Die gesamte Reizanordnung ist aus Abb. 1 zu ersehen. Das Präparat wird auf einer verstellbaren Kugelschale montiert und kann so leicht in eine günstige Stellung zur Ableitelektrode gebracht werden. Als unmittelbare Lichtquelle für das Auge dient die Austrittsöffnung eines Lichtleiters, die vom Auge aus unter einem Öffnungswinkel von $1,3^\circ$ erscheint. Die Lichtquelle kann bei gleichbleibendem Abstand vom Auge in eine beliebige Richtung geschwenkt werden. So läßt sich leicht die optische Achse der untersuchten Sehzelle lokalisieren, und der nicht interessierende Augenbereich wird wegen der Schirmpigmente nicht gereizt (WASHIZU, BURKHARDT u. STRECK, 1964). Die eigentliche Lichtquelle besteht aus einer 150 W-Xenon-Hochdrucklampe, deren Brennfleck mittels einer Linse L auf den Eingang des Lichtleiters Li abgebildet wird. Mit einem Satz von Graufiltern F läßt sich die auf das Auge fallende Lichtintensität um sechs Zehnerpotenzen in Stufen von jeweils 50 % abschwächen. Zur Erzeugung von sprungförmigen Lichtänderungen dient der Compurverschluß V , der zur Erzielung einer möglichst steilen Anstiegsflanke dicht vor dem Lichtleiter angebracht ist, d.h. an der Stelle, an der das Lichtbündel einen möglichst kleinen Durchmesser hat. Die Erzeugung der sinusförmigen Lichtreize geschieht mit einer rotierenden Scheibe S , die eine schlitzförmige Aperturblende sinusförmig öffnet und schließt. Die Scheibe besitzt die in Abb. 1 angegebene geometrische Form¹. Durch Veränderung der Rotationsgeschwindigkeit des Antriebsmotors M läßt sich die Frequenz des Sinusreizes kontinuierlich zwischen 0,2 und 200 Hz variieren. Die Aperturblende ist nur zum Teil schlitzförmig, zum anderen Teil besteht sie aus der Fassung der Linse L . Somit kann man einen auf eine

1. Zur Erzeugung von Sinuslicht wird in der Literatur häufig die Verwendung von zwei gegeneinander rotierenden Polarisationsfiltern angegeben (KIRSCHFELD, 1961; SCHNEIDER, 1964). Eine solche Apparatur moduliert aber den elektrischen Feldvektor des betreffenden Lichtbündels sinusförmig und mithin die Intensität des Lichtbündels nach einer \sin^2 -Funktion.

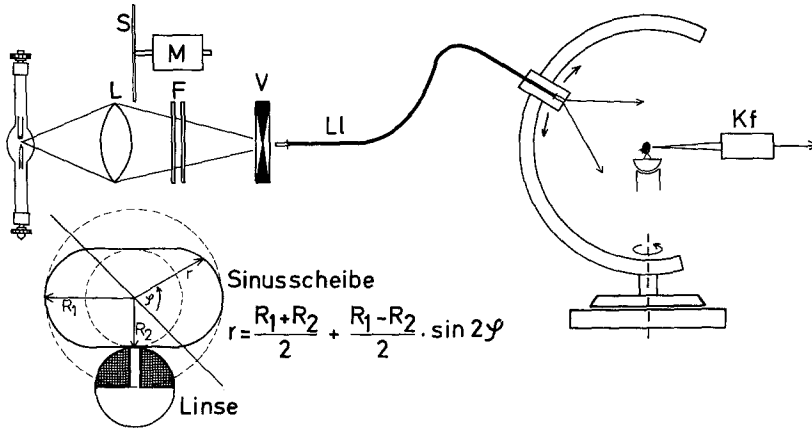


Abb. 1. Schematisierte Darstellung der Reizanordnung. Nähere Beschreibung im Text

gewisse Grundintensität \bar{I} modulierten Sinusreiz aufsetzen. Der Modulationsgrad ist definiert als $m = \frac{I_1 - I_2}{I_1 + I_2}$. Da man mit den Graufiltern I_1 und I_2 um denselben Faktor schwächt, bleibt der Modulationsgrad bei allen Intensitäten konstant. Er beträgt in den vorliegenden Versuchen $m = 0,2$ (s. Abb. 3). Unmittelbar neben dem Eingang des Lichtleiters ist zur Reizregistrierung eine Halbleiterphotozelle angebracht. Sie besitzt eine obere Grenzfrequenz von 40 kHz. Die Beleuchtungsstärke am Ort des Präparates wurde mit einem Luxmeter (Lunasix, Gossen) gemessen. Der in dieser Versuchsanordnung maximal erreichbare Wert der Beleuchtungsstärke beträgt ca. 65 000 Lux. Für das Wort Beleuchtungsstärke wird im Text in synonyme Weise häufig der Ausdruck Lichtintensität I benutzt. Die Angabe der Beleuchtungsstärke sagt natürlich nichts über die physiologische Wirksamkeit des Reizes auf die untersuchten Sehzellen. Da für die vorliegenden Versuche aber lediglich ein relatives Maß für die Reizintensität benötigt wird, hat die Angabe in Lux wenigstens den Vorteil, daß sich der Experimentator eine gewisse Vorstellung von der Größe der Reize machen kann. Die spektrale Zusammensetzung des Reizlichtes im sichtbaren Bereich kommt der des Sonnenlichtes ziemlich nahe.

Ableittechnik. Als Ableit Elektroden werden mit 3 mol KCl gefüllte Glaskapillaren verwendet, deren mittlerer Widerstand ca. 50 M Ω beträgt. Zur Registrierung der Belichtungspotentiale dient ein selbstgebaute Kathodenfolger mit anschließendem Zweistrahlzillograph und Registrierkamera. Von der Eingangsstufe (Kathodenfolger) werden folgende Eigenschaften gefordert: 1. Hoher ohmscher Eingangswiderstand, um das Ruhepotential der Zelle nicht zu belasten. 2. Kleine Eingangskapazität (kleiner 1 pF), damit bei den hohen Elektrodenwiderständen (ca. 50 M Ω) noch eine genügend große Bandbreite vorhanden ist. 3. Galvanische Kopplung, um auch Gleichspannungspotentiale (z. B. Ruhepotential) registrieren zu können. 4. Kleiner Gitterstrom, da sonst elektrophoretisch Ionen aus der Kapillare in die Zelle injiziert werden. 5. Kein Auftreten von Eigenschwingungen. 6. Kleines Rauschen.

Abb. 2 zeigt die Schaltung der hier verwendeten Eingangsstufe und die Bandbreite bei verschiedenen Quellwiderständen R_q . Man sieht, daß die Bandbreite entscheidend vom Quellwiderstand, d. h. dem der Elektroden abhängt. Bei Verwendung von 50 M Ω -Elektroden erzeugt die verwendete Verstärkerstufe im Frequenzbereich

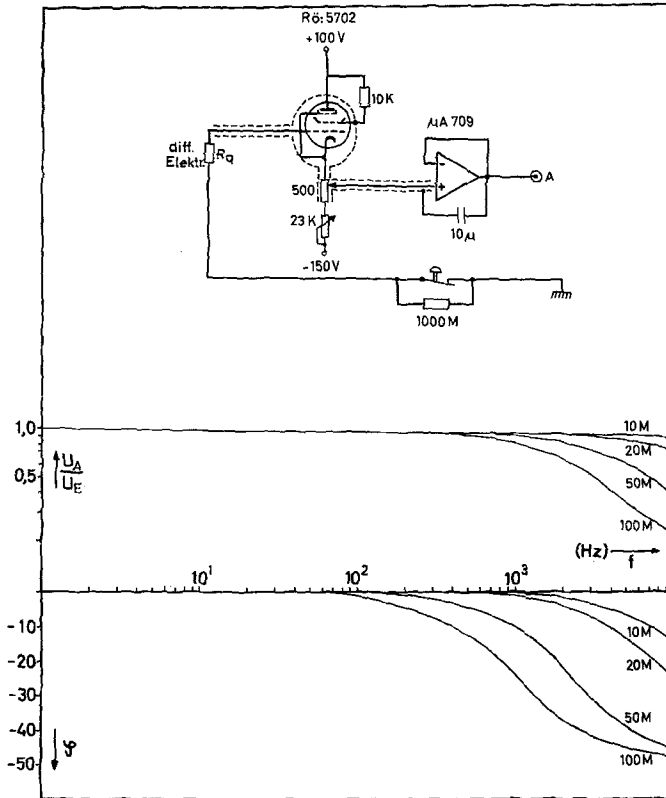


Abb. 2. Schaltbild des für die Messungen verwendeten Kathodenfolgers. Beschreibung im Text. Die beiden Diagramme geben den Frequenzgang des Übertragungsverhältnisses und den der Phasenverschiebung an. Die eingezeichneten Parameter sind die verschiedenen Quellwiderstände. Bei einer elektrophysiologischen Ableitung übernimmt der Elektrodenwiderstand die Funktion des Quellwiderstandes. Ergänzung zum Schaltbild: Die Quelle für die Eingangsspannung U_E hat man sich zwischen Quellenwiderstand R_q und Taste zu denken

kleiner 100 Hz mit Sicherheit weder eine Abschwächung der Signalamplitude noch eine Phasenverschiebung. In einer Kopfstufe, die gleichzeitig als Elektrodenhalter dient, befindet sich die Eingangsröhre (normale Pentode). Die Eingangspentode ist als Kathodenfolger geschaltet. Der Kathodenwiderstand und ein weiterer nachfolgender Impedanzwandler befinden sich in einem separaten Gehäuse, das auch die Bedienungseinrichtungen enthält. Das Gitter der Eingangsröhre hängt frei, wodurch ein größtmöglicher Eingangswiderstand erzielt wird (Isolationswiderstand der Gitterleitung gegen die übrigen Anschlüsse). An der Kathode herrscht dann wegen der sich automatisch einstellenden Gittervorspannung ein positives Potential. Damit am Ausgang keine Gleichspannung auftritt, wenn das Gitter über die Elektrode an Masse liegt, greift man am Kathodenwiderstand etwas unterhalb der Kathode ab. Mit Hilfe des regelbaren Kathodenwiderstandes läßt sich der Gitterstrom einstellen

und bis auf 10^{-12} Amp reduzieren. Der Ausgang des ersten Kathodenfolgers kann noch nicht direkt in den Oszillographen gegeben werden, da durch die kapazitive Belastung (Kabel usw.) eine unerwünschte Schwingneigung auftritt. Es ist noch eine Zwischenstufe erforderlich, die durch einen Operationsverstärker in Folgerschaltung (Verstärkung 1) realisiert wird. Deren Ausgang wird nun wieder kapazitiv rückgekoppelt auf das Schirmgitter und die Steuergitterabschirmung (Elektrodenhalter) der Eingangsröhre. So erzielt man eine hohe Eingangsimpedanz und damit eine große Bandbreite. Die indifferente Elektrode liegt normalerweise auf Masse. Zum Abgleich des Gitterstromes kann mittels einer Taste 1 Giga Ohm zwischen Masse und indifferenter Elektrode geschaltet werden. Der durch den Gitterstrom an diesem Widerstand verursachte Spannungsabfall erscheint am Ausgang.

Meßablauf. Die eigentliche Messung verläuft folgendermaßen: Nach der Präparation wird der Fliegenkopf auf den in Abb. 1 beschriebenen Halter gebracht und zur Elektrode justiert. Der Vorstich der Elektrode erfolgt über einen Motor mit einer Geschwindigkeit von ca. $3 \mu\text{m}/\text{sec}$. Nachdem eine Sehzelle angestochen ist (Sprung des Ruhepotentials auf -40 bis -60 mV) wird der Lichtleiter solange geschwenkt, bis er in der optischen Achse dieser Zelle liegt. Hierbei wird mit Flimmerlicht kleiner Intensität gereizt. Nachdem die Zelle so gefunden ist, läßt man sie eine halbe bis ganze Stunde dunkeladaptieren. Vor Beginn der eigentlichen Messungen wird mit Flimmerlicht der kleinstmöglichen Intensität geprüft, ob die Lichtquelle noch in der optischen Achse der Sehzelle liegt. Häufig wandert diese Achse um einige Grad. Dieser Test wird auch zwischen den einzelnen Messungen durchgeführt; gegebenenfalls wird die Lichtquelle nachjustiert. Bei der Messung mit Sinuslicht wird der Verschuß geöffnet und die Frequenz kontinuierlich variiert. Die Meßdauer beträgt jeweils ca. 30 sec und erst nach Ablauf der ersten 10 sec werden die Potentialamplituden für die Auswertung herangezogen. Zwischen jeder Messung kann das Auge wieder für einige Minuten dunkeladaptieren. Der Adaptationszustand wird mit Flimmerlicht sehr geringer Intensität geprüft. Die Messungen werden im allgemeinen von kleinen zu großen Intensitäten durchgeführt. Nach Ende der Meßserie wird nochmals mit der kleinsten Intensität gemessen, um zu gewährleisten, daß sich die Sehzelle während der ganzen Meßzeit nicht verändert hat. Es gelang nur in ganz wenigen Fällen, das gesamte Meßprogramm ohne irgendwelche Veränderungen des Präparates zu absolvieren.

Die im folgenden beschriebenen Ergebnisse stammen von einem einzigen Präparat, das die eben genannten Kriterien einwandfrei erfüllte. Alle übrigen Versuche liefern in den Bereichen, in denen diese Kriterien erfüllt sind, eine Übereinstimmung der Ergebnisse. Insgesamt wurden die beschriebenen Messungen an 12 Präparaten durchgeführt.

Ergebnisse

Einleitende Betrachtungen

Für die dynamische Analyse eines Übertragungssystems besitzt man in der Technik eine Reihe von Testfunktionen, d. h. bestimmte zeitliche Verläufe des Reizes (GILLE u. a., 1964, MERZ, 1967). Am häufigsten verwendet werden der Impulsreiz, der Sprungreiz oder der Sinusreiz, und es ist im Prinzip möglich, mit jedem einzelnen dieser Reize ein Übertragungssystem vollständig zu analysieren. Voraussetzung für eine solche exakte Beschreibung ist jedoch im allgemeinen die Linearität des betreffenden

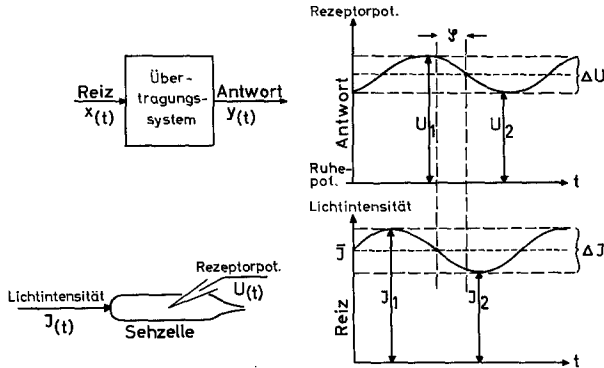


Abb. 3. Links oben: Allgemeines Schema eines Übertragungssystems mit den Variablen, wie sie in Gl. (1) verwendet werden. Links unten: Spezielles Schema des Übertragungssystems Sehzelle. Rechts: Schematisierter Verlauf eines modulierten Sinusreizes mit der dazugehörigen Antwort. Auf die eingezeichneten Größen wird im Text Bezug genommen

Systems, d. h. seine Darstellbarkeit in Form einer linearen Differentialgleichung:

$$a_n^{(n)} y + \dots + a_2 \ddot{y} + a_1 \dot{y} + a_0 y = x + b_1 \dot{x} + b_2 \ddot{x} + \dots + b_m^{(m)} x. \quad (1)$$

Hierbei sind x die Reizgröße, y die Antwortgröße, die Größen a und b Konstanten. Die Anzahl der Punkte über den Variablen repräsentiert den Grad der zeitlichen Ableitung. Das Übertragungssystem ist dann als bekannt anzusehen, wenn man die Differentialgleichung kennt, d. h. wenn man weiß, bis zu welchem Grad zeitliche Ableitungen vorkommen, und wenn man alle darin vorkommenden Konstanten kennt. Handelt es sich um ein nichtlineares System, dann ist mindestens eine der Größen a oder b keine Konstante, sondern selbst wieder eine Funktion einer Variablen. In diesem Fall ist eine geschlossene Behandlung der Differentialgleichung nur in seltenen Fällen möglich.

Liegt nun ein unbekanntes System vor, so wird sich eine erste grob-orientierende Analyse zunächst auf den statischen Fall beschränken. Man gibt also einen zeitlich konstanten Reiz und mißt die Antwort dann, wenn sie sich auf einen statischen Wert eingestellt hat. In Gl. (1) bedeutet das, daß sämtliche zeitlichen Ableitungen verschwinden. Man erhält bei dieser Messung die Proportionalitätskonstante a_0 , die die Eingangsgröße mit der Ausgangsgröße verknüpft.

Führt man eine solche Messung beim Lichtrezeptor durch, so erhält man jedoch keinen proportionalen Zusammenhang zwischen Eingangsgröße, d. h. Lichtintensität I und Ausgangsgröße, d. h. Rezeptorpoten-

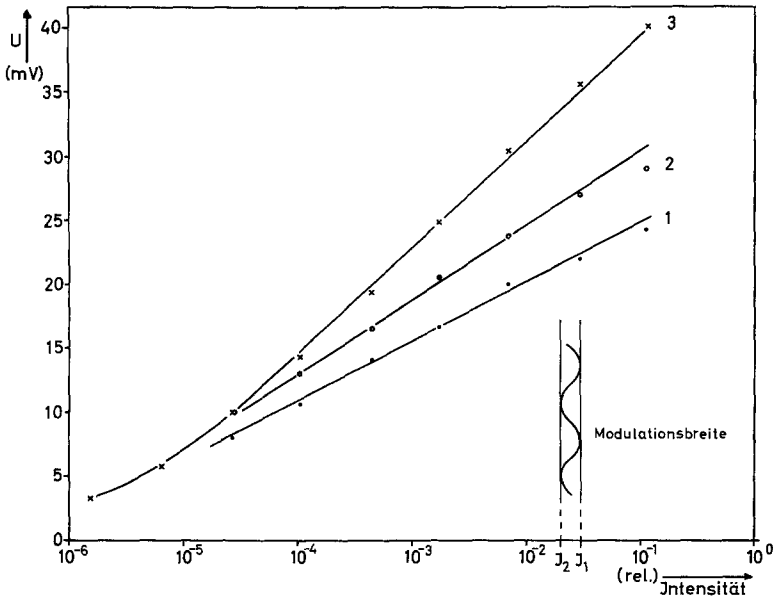


Abb. 4. I-U-Kennlinien einer einzelnen Schzelle, aufgenommen mit Sprungreizen verschiedener Intensität. Kurve 1 stellt das Belichtungspotential jeweils 10 sec nach Reizbeginn dar, Kurve 2 1 sec nach Reizbeginn. Kurve 3 repräsentiert den jeweils auftretenden Maximalwert des Belichtungspotentials. Die relative Intensität 1 entspricht einer Beleuchtungsstärke von 65000 Lux

tial U . Wie auch bei anderen Sinnesrezeptoren ergibt sich in einem gewissen Intensitätsbereich ein logarithmischer Zusammenhang. In Abb. 4 sind drei verschiedene I-U-Kennlinien dargestellt. Gereizt wurde hierbei mit einem sprungförmigen Lichtreiz. Das bedeutet, daß der Rezeptor vom Zeitpunkt Null ab mit konstanter Lichtintensität I gereizt wird. Die Kurve 1 zeigt die Höhe des Rezeptorpotentials 10 sec nach Beginn des Lichtreizes, d. h. zu einer Zeit, da sie sich im wesentlichen auf ein konstantes Niveau eingestellt hat. Kurve 1 repräsentiert somit die statische Kennlinie des Rezeptors, die über ungefähr 4 Zehnerpotenzen der Intensität einen logarithmischen Verlauf zeigt. Die Kurve 2 stellt das Rezeptorpotential, gemessen 1 sec nach Reizbeginn dar, und Kurve 3 den bei der jeweiligen Reizung maximalen Wert des Rezeptorpotentials. Der Reiz wurde jeweils dem dunkeladaptierten Rezeptor geboten. Auch die beiden letzteren Kurven liefern in guter Näherung einen logarithmischen Zusammenhang zwischen Reiz und Antwort. Die Tatsache, daß das statisch sich einstellende Belichtungspotential proportional zum Logarithmus der Intensität ist, wird zuweilen schon als Nichtlinearität angesehen (KUIPER e. a., 1965). Diese Art der Nichtlinearität läßt sich jedoch beseitigen, indem

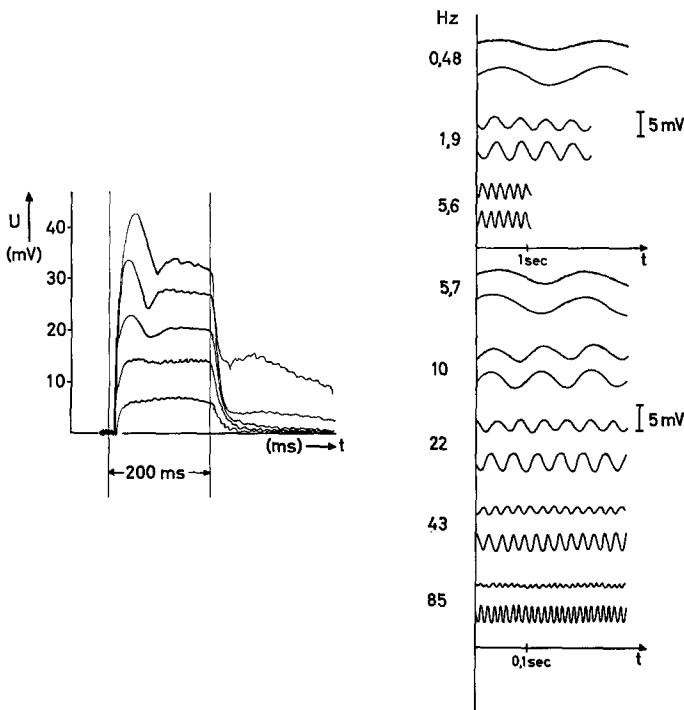


Abb. 5. Links: Potentialantworten einer Schzelle auf Lichtimpulse von 200 ms Dauer. Die Lichtintensitäten der Reizimpulse betragen 0,4; 6,5; 110; 2000 und 32000 Lux. Rechts: Beispiel einer Reiz-Antwort-Registrierung bei Sinusreizung. Der jeweils untere Verlauf zeigt den mittels einer Photozelle registrierten Reiz, der jeweils obere Verlauf die Potentialantwort. Die zu jeder Registrierung gehörenden Frequenzen stehen links daneben

man als Reizgröße nicht die Lichtintensität I , sondern den Logarithmus der Lichtintensität $\log I$ definiert. Eine solche Definition erscheint nach Abb. 4 unmittelbar sinnvoll.

Somit hätte man also wenigstens im statischen Fall und in einem gewissen Intensitätsbereich ein lineares System vorliegen. Daß dieses System aber im dynamischen Fall mit Sicherheit nichtlinear sein wird, das zeigen schon die Antworten auf Sprungreize, wie sie in Abb. 5 dargestellt sind. Wäre der Rezeptor ein lineares System, so müßte der zeitliche Verlauf der Antwort, d. h. die Potentialform, stets gleich bleiben und dürfte nicht von der Höhe des Sprungreizes abhängen. Diese Forderung ist aus Gl. (1) unmittelbar einsichtig. Die in Abb. 5 wiedergegebenen Antworten eines Lichtrezeptors auf Sprungreize verschiedener Intensität zeigen jedoch klar, daß sich die Form der Potentialantworten mit der Reizintensität ganz erheblich verändert. Das bedeutet, daß zumindest einige der in

Gl. (1) enthaltenen Koeffizienten von der Höhe des angebotenen Sprungreizes abhängen müssen. Welche Koeffizienten das sind und wie deren Abhängigkeit von der Reizgröße aussieht, muß im gegenwärtigen Stadium der Untersuchungen noch offenbleiben.

Für die Analyse eines nichtlinearen Systems gibt es nun aber keine allgemeingültigen Verfahren. Eine häufig angewandte Methode besteht darin, daß man das System unter gewissen einschränkenden Bedingungen untersucht, die so gewählt sind, daß es zumindest näherungsweise linear arbeitet. Für die Wahl der Linearitätsbedingungen gibt es experimentell prüfbare Kriterien. Eine Zusammenstellung findet man bei HAMOS (1964). Dieser Weg soll hier besprochen werden, da man auf ihm wenigstens zu einer groben Beschreibung der dynamischen Eigenschaften des Systems Schzelle kommt.

Sinusreizung

Reizt man ein lineares System mit einem sinusförmigen Reiz, dann erhält man auch eine sinusförmige Antwort. Je nach Frequenz des Sinusreizes erhält man ein verschiedenes Übertragungsverhältnis (Verhältnis der Antwortamplitude zu Reizamplitude) und eine verschiedene Phasenlage der Antwort zum Reiz (s. Abb. 5). Trägt man den Frequenzverlauf des Übertragungsverhältnisses und den der Phasenverschiebung auf, so erhält man das Bodediagramm (PRESSLER, 1965). Es repräsentiert die dynamischen Eigenschaften des Systems. Mit seiner Hilfe läßt sich zu einem beliebigen periodischen Reiz stets die Antwort konstruieren. Man hat dazu den Reiz lediglich in seine Fourier-Komponenten zu zerlegen und die in den Komponenten enthaltenen Amplituden und Phasen mit Hilfe des Bodediagramms entsprechend zu transformieren. Dieses Verfahren ist jedoch bei einem nichtlinearen System erheblich eingeschränkt.

Ein nichtlineares System liefert auf einen sinusförmigen Reiz im allgemeinen keine sinusförmige, sondern eine verzerrte Antwort. Wie schon erwähnt, gibt es aber gewisse einschränkende Bedingungen, unter denen man eine nichtverzerrte Antwort erhält. Die Bedingungen lauten, daß die Reize gewisse Modulationsgrade nicht überschreiten dürfen. Bei hinreichend kleinen Modulationsgraden läßt sich die Linearität beliebig gut annähern. Allerdings gelten die so erzwungenen linearen Eigenschaften nur für eine ganz bestimmte mittlere Reizintensität \bar{I} (s. Abb. 3) — oder, physiologisch ausgedrückt, nur für einen ganz bestimmten Adaptationszustand. KUIPER e.a. (1965) untersuchten bei Summenableitungen von der Retina von *Calliphora* die Frage, bis zu welchen Modulationsgraden die Photorezeptoren noch als lineares System betrachtet werden können. Sie finden bei einem Modulationsbereich von kleiner als 10 % mit Sicherheit ein lineares Verhalten und bei einem Modulationsbereich von größer als 30 % ein sicher nicht lineares Verhalten.

In den hier vorliegenden Versuchen wird ein Modulationsgrad von 20 % verwendet. Dieser Modulationsgrad ist ein Kompromiß aus der Forderung nach möglichst kleiner Aussteuerung der Reizamplitude wegen des nichtlinearen Charakters des Rezeptors und aus der Forderung nach möglichst großer Amplitude des Rezeptorpotentials wegen der Meßgenauigkeit. Da die Empfindlichkeit des Rezeptors bei höheren Frequenzen abnimmt, bedeutet ein kleiner Modulationsgrad eine Einengung des meßbaren Frequenzbereiches. Die Antworten verschwinden bei höheren Frequenzen dann im Rauschen. Die verwendete Modulationsbreite ist in Abb. 4 eingetragen. Da ein logarithmischer Maßstab für die Intensität verwendet wird, bedeutet das, daß bei einem konstanten Modulationsgrad die Modulationsbreite bei allen Intensitäten gleich ist.

Ergebnisse der Sinusreizung

In Abb. 3 ist eine schematische Darstellung eines Sinusreizes und der zugehörigen Antwort gegeben. Abb. 5 zeigt den an einem Lichtrezeptor tatsächlich gemessenen Reiz-Antwort-Verlauf². Die Messung wurde bei einer mittleren Lichtintensität von ca. 100 Lux durchgeführt. Bei niedrigen Frequenzen ist keine Phasenverschiebung meßbar, bei den hohen Frequenzen tritt sie immer deutlicher in Erscheinung, so daß die Antwort immer stärker dem Reiz nachhinkt. Die Amplitude der Reizantwort nimmt zunächst von niedrigen zu höheren Frequenzen hin zu, erreicht dann bei ca. 10 Hz ein Maximum und fällt bei noch höheren Frequenzen wieder ab. Über 100 Hz ist praktisch nichts mehr zu messen, da die Antwort dann im Störpegel verschwindet. Solche Messungen werden bei verschiedenen mittleren Lichtintensitäten, d.h. bei verschiedenen Adaptionszuständen durchgeführt.

Zu jeder mittleren Lichtintensität läßt sich also aus den Meßergebnissen ein Bodediagramm ermitteln. Man hat hierzu das Übertragungsverhältnis (Amplitude des Ausgangs zu Amplitude des Eingangs) einerseits und die Phasenverschiebung zwischen Reiz und Antwort andererseits als Funktion der Frequenz aufzutragen. Wird als Eingangsgröße sinnvollerweise der Logarithmus der Intensität definiert, so ergibt sich das Übertragungsverhältnis zu:

$$\frac{\Delta U}{\Delta \log I} = \frac{\Delta U}{\log \frac{I_1}{I_2}}; \quad (2)$$

die hier vorkommenden Größen sind in Abb. 3 definiert.

2. Wenn als Reizgröße, wie vorgeschlagen, der Logarithmus der Intensität definiert wird, dann liefert die beschriebene Apparatur natürlich streng genommen keinen Sinusreiz mehr. Bei einem Modulationsgrad von 20 % kann man jedoch den auftretenden Oberwellengehalt innerhalb der hier vorliegenden Meßgenauigkeit vernachlässigen.

Da aber bei allen hier vorliegenden Messungen mit konstantem Modulationsgrad gearbeitet wird, ist $\log \frac{I_1}{I_2}$ eine Konstante. Um den Frequenzverlauf des Übertragungsverhältnisses zu zeigen, genügt es also, lediglich ΔU gegen die Frequenz aufzutragen, wie dies in Abb. 6 geschieht. Es ist hier die doppelte Ausgangsamplitude ΔU in Abhängigkeit von der Frequenz und der mittleren Grundintensität \bar{I} dargestellt. Variiert man die Frequenz von niederen zu höheren Werten, so steigt die Ausgangsamplitude zunächst etwas an, erreicht dann ein Maximum und fällt zu höheren Frequenzen hin wieder ab, bis sie nicht mehr meßbar im Störpegel verschwindet. Dieser Verlauf ist aber nun von der mittleren Grundintensität \bar{I} abhängig, und zwar in zweierlei Weise: Erstens tritt das Maximum bei höherer Grundintensität immer stärker in Erscheinung und zweitens verschiebt es sich zu höheren Frequenzen. In Abb. 7 ist die Frequenz f_{Max} , bei der das Maximum liegt, gegen die mittlere Intensität \bar{I} aufgetragen.

Betrachtet man in Abb. 6 den Phasengang, so fällt auf, daß im Unterschied zum Amplitudengang, bei dem sich eine Kurvenschar ergibt, die Phasenverschiebung immer den gleichen Verlauf mit der Frequenz zeigt, unabhängig von der mittleren Lichtintensität. Es existiert einerseits ein sehr ausgeprägter Phasengang, andererseits läßt sich aber innerhalb der Meßgenauigkeit kein Unterschied in bezug auf die angebotene Grundintensität des Lichtreizes feststellen. Dieser Befund ist nur mit der Annahme eines echten Totzeitgliedes mit einer Totzeit von 11 msec zu deuten. Die Frage, ob die Totzeit vom Modulationsgrad abhängt, muß offen bleiben, da in den hier vorliegenden Versuchen ja ausschließlich mit konstantem Modulationsgrad gearbeitet wurde. Die Existenz eines solchen Totzeitgliedes kommt auch in der Latenzzeit der Sprungantworten zum Ausdruck (s. Abb. 5). Hier ist aber noch nicht entscheidbar, ob die Latenzzeit als Totzeit oder als Verzugszeit zu interpretieren ist. KUIPER e.a. (1965) haben aus den Ergebnissen ihrer Versuche ebenfalls zunächst ein Totzeitglied in Erwägung gezogen, die Phasenverschiebung dann aber doch als eine Verzugszeit sehr vieler hintereinander liegender Verzögerungsglieder gedeutet. Mit dieser Annahme sind jedoch die hier vorliegenden Messungen nicht in Einklang zu bringen, da man dann für die verschiedenen Amplitudenverläufe in Abb. 6 auch verschiedene Phasenverläufe erwarten müßte. Man kann zwar für einen bestimmten Adaptationszustand das System als linear betrachten, d. h. es beispielsweise durch eine Kette von Verzögerungsgliedern darstellen, wie es KUIPER in Anlehnung an FUORTES und HODGKIN (1964) tut. Diese Kette muß aber gemäß den verschiedenen Amplitudenverläufen in Abb. 6 für die verschiedenen Grundintensitäten \bar{I} aus einem jeweils verschiedenen Satz von Verzögerungsgliedern aufgebaut sein. Daraus folgt aber, daß auch die Phasenverläufe in Abb. 6 sich in eine Kurvenschar aufspalten sollten. Das aber

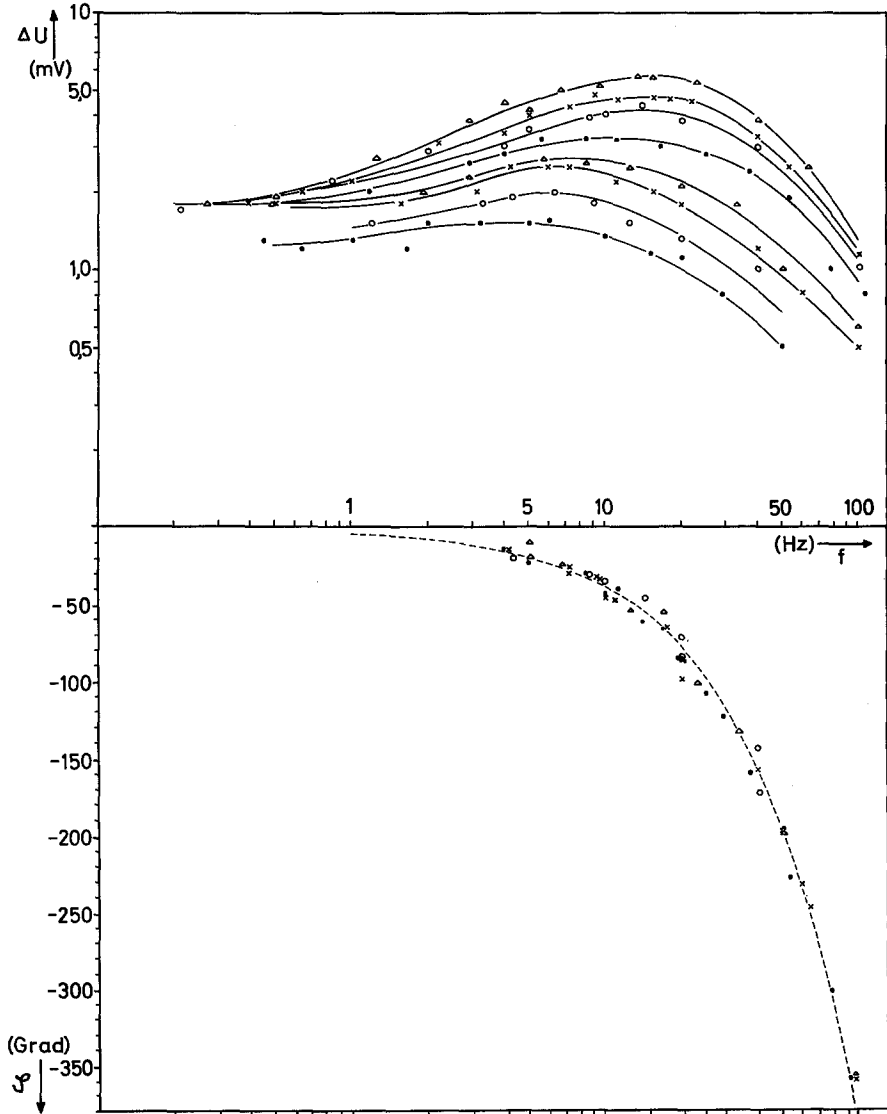


Abb. 6. Bodediagramm eines Lichtrezeptors. Das obere Diagramm zeigt den Verlauf der Antwortamplitude bei Sinusreizung. Als Parameter dieser Kurvenschar tritt die mittlere Grundintensität des Reizes bzw. der Adaptationszustand des Rezeptors in Erscheinung. Für die einzelnen Kurven gelten von unten nach oben folgende mittlere Grundintensitäten: 1,5; 6,0; 25; 100; 400; 1700; 6500 und 28000 Lux. Das untere Diagramm zeigt die Phasenverschiebung der Antwort zum Reiz, wobei die Kurven für die verschiedenen mittleren Grundintensitäten nicht zu trennen sind. Die gestrichelte Kurve gibt den berechneten Phasengang eines Totzeitgliedes von 11 ms wieder

11 ms wieder

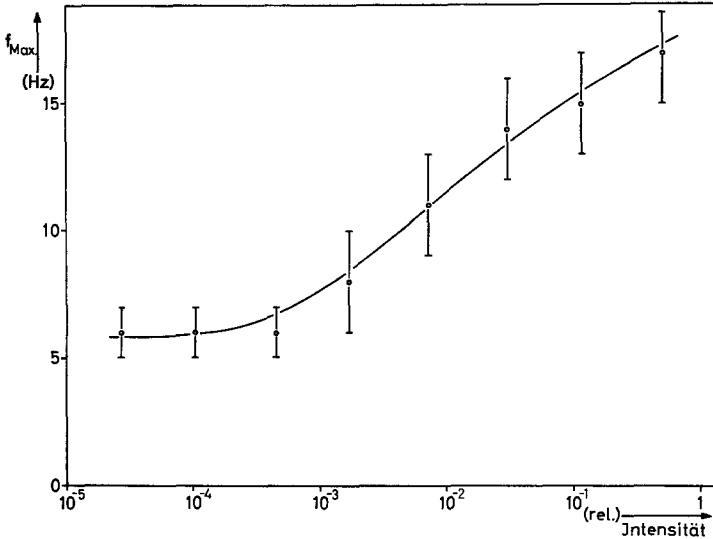


Abb. 7. Abhängigkeit der Frequenz maximaler Antwort von der mittleren Grundintensität des Reizes. Die relative Intensität 1 entspricht einer Beleuchtungsstärke von 54000 Lux

findet man gerade nicht. Somit bleibt als vorläufige Deutung der Abb. 6: Die Amplitudenverläufe stellen den Frequenzgang des Übertragungsverhältnisses des Lichtrezeptors bei verschiedenen Grundhelligkeiten dar. Die Phasengänge, die diesen verschiedenen Amplitudenverläufen entsprechen, sind sehr klein und können mangels Meßgenauigkeit von dem alles überdeckenden Phasengang eines Totzeitgliedes nicht getrennt werden. Das Totzeitglied wiederum tritt im Amplitudengang nicht in Erscheinung, da sein Amplitudengang einer Parallele zur Abszisse entspricht. Die Aufspaltung der Amplitudenverläufe in eine Kurvenschar ist ein klares Indiz für die nichtlinearen Übertragungseigenschaften des Systems Sehzelle. Ein lineares Übertragungssystem müßte einen Amplitudengang liefern, der unabhängig von den mittleren Lichtintensitäten, d. h. vom Adaptionszustand wäre.

Empfindlichkeit des Rezeptors

Der Darstellung des Amplitudenganges in Abb. 6 liegt die Definition der Reizgröße als Logarithmus der Lichtintensität zugrunde. Daß eine so definierte Reizgröße sinnvoll sein könnte, wird durch Abb. 4 nahegelegt.

Betrachtet man jedoch das Übertragungssystem Lichtrezeptor völlig unvoreingenommen, so wird man die Intensität des Reizlichtes als naheliegende Eingangsgröße definieren. Das Übertragungsverhältnis stellt

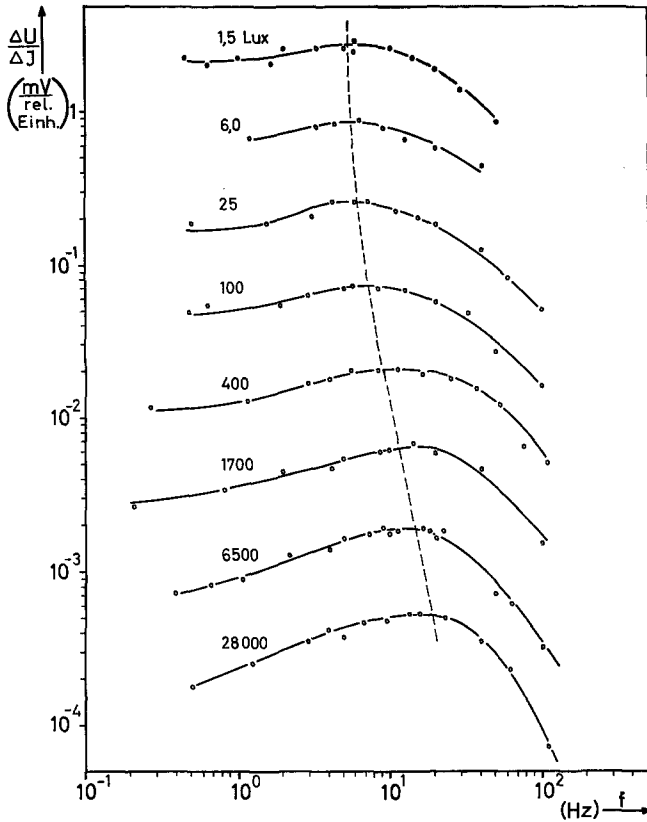


Abb. 8. Empfindlichkeit einer Sehzelle als Funktion der Frequenz des Reizes. Parameter ist die mittlere Grundintensität des Reizes. Die gestrichelte Kurve gibt die Frequenzverschiebung der maximalen Antworten wieder

sich in diesem Fall dann dar als das Verhältnis von Potentialamplitude ΔU zu Intensitätsamplitude ΔI . Dieses Verhältnis wird allgemein auch als differentielle Empfindlichkeit E bezeichnet. Es ist also $E = \frac{\Delta U}{\Delta I}$ (s. Abb. 3). Trägt man nun die Empfindlichkeit E gegen die Frequenz f des Sinusreizes auf, und zwar beide im logarithmischen Maßstab, wie es beim Bodediagramm üblich ist, so erhält man die Abb. 8. Als Parameter tritt hier wieder, wie in Abb. 6, die mittlere Grundhelligkeit \bar{I} in Erscheinung. Man erkennt ein Anwachsen der Empfindlichkeit mit zunehmender Reizfrequenz, das Auftreten eines Maximums bei einer bestimmten Frequenz f_{Max} und dann wieder ein Abfallen der Empfindlichkeit, wenn die Reizfrequenz weiter erhöht wird. Die gestrichelte Kurve in Abb. 8 stellt

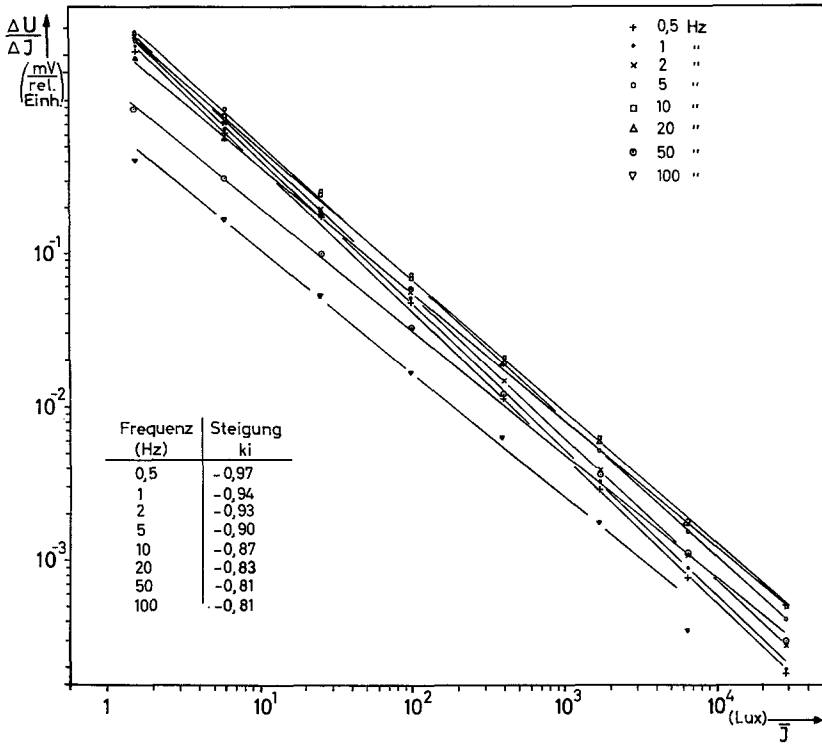


Abb. 9. Empfindlichkeit als Funktion der mittleren Grundintensität des Reizes. Parameter ist die Frequenz des Sinusreizes. Links unten: die Geradensteigungen k_i in Tabellenform

die Verbindungslinie der Maxima dar. Bei dem hier verwendeten Intensitätsbereich und Modulationsgrad liegen die Maxima der Empfindlichkeit zwischen 5 und 20 Hz (s. Abb. 7). Ferner stellt man einen stetigen Abfall der Empfindlichkeit bei steigender mittlerer Grundintensität \bar{I} fest. Dieser Befund, daß bei abnehmender Empfindlichkeit die Frequenz maximaler Antwort sich zu höheren Werten verschiebt, steht in qualitativer Übereinstimmung mit den am Einzelrezeptor des *Limulus*auges gewonnenen Ergebnissen. FUORTES u. HODGKIN (1964) finden aus Messungen mit kurzen Impulsreizen eine Abnahme der in der Antwortfunktion enthaltenen Zeitkonstanten bei zunehmender Helladaptation. Der genaue Verlauf des Empfindlichkeitsabfalls bei konstanten Frequenzen ist in Abb. 9 dargestellt. Man erhält hier in doppelt logarithmischer Darstellung eine Schar von Geraden, deren Steigungen k_i sich nur wenig voneinander unterscheiden. Für die Abhängigkeit der Empfindlichkeit von der Inten-

sität läßt sich also in guter Näherung der analytische Ausdruck

$$E = E_0 \left(\frac{I}{I_0} \right)^{k_i} \quad (3)$$

für $f = \text{const}$ angeben. Hierbei sind E_0 , I_0 und k_i der Abb. 9 zu entnehmen. I_0 ist der Schnittpunkt der jeweiligen Geraden mit der Abszissenachse, d. h. also von der Frequenz abhängig. E_0 ist der dazugehörige Ordinatenwert. Die Größen k_i bedeuten die Steigungen der Geraden. Die Werte für k_i sind in einer Tabelle dargestellt. Sie nähern sich mit abnehmender Frequenz immer besser dem Wert -1 . Unter der Bedingung $f \rightarrow 0$, für den statischen Fall also, lautet so die Gl. (3)

$$E = \text{const} \frac{I}{I};$$

Ersetzt man E laut Definition durch $E = \Delta U / \Delta I$, so erhält man

$$\Delta U = \text{const} \frac{\Delta I}{I};$$

Durch Integration ergibt sich

$$U = A + B \log I; \quad (4)$$

wobei A und B Konstanten sind. Die Gl. (4) repräsentiert die Kennlinie für den statischen Fall. Sie liefert einen logarithmischen Zusammenhang zwischen dem Rezeptorpotential und der Intensität, wie man ihn auch aus den statischen Messungen über die Sprungantwort erhält (Abb. 4). Auch für den nichtstatischen Fall, für $f > 0$, weicht der Zusammenhang nicht allzusehr vom logarithmischen Verlauf ab, da die Werte für die k_i alle nicht stark von 1 abweichen. Diese Eigenschaft kommt auch in Abb. 4 zum Ausdruck, wo man für das Rezeptorpotential zu verschiedenen Zeiten nach einem Sprungreiz immer eine logarithmische Kennlinie erhält.

Man könnte zunächst daran denken, die in Gl. (3) durchgeführte Integration für verschiedene k_i , d. h. für verschiedene Frequenzwerte durchzuführen und so die Kennlinien für verschiedene Frequenzen aufzustellen. Dieses Vorgehen ist aber nicht durchführbar, da man wegen des nichtlinearen Systemverhaltens die Integrationskonstanten nicht ermitteln kann.

Die Definition der Empfindlichkeit ist natürlich bis zu einem gewissen Grad mit Willkür behaftet. Die hier verwendete entspricht der allgemein üblichen. Geht man aber, wie im vorherigen Abschnitt, vom Logarithmus der Lichtintensität als Eingangsgröße aus, so ist auch der in Gl. (2) auftretende Quotient $\frac{\Delta U}{\Delta \log I}$ als Empfindlichkeit aufzufassen. Die Kurvenscharen der Amplitudenverläufe in Abb. 6 können somit nach dieser Definition ebenfalls als Empfindlichkeitsverläufe aufgefaßt werden. Es zeigt

sich aber ein prinzipieller Unterschied zu den Empfindlichkeitskurven der Abb. 8. In Abb. 8 nimmt die Empfindlichkeit bei steigender Grundintensität des Reizlichtes ab. Die für Abb. 6 definierte Empfindlichkeit wächst jedoch an, wenn die Grundintensität des Reizes und damit die Helladaptation des Rezeptors, stufenweise erhöht wird. Das Anwachsen der Empfindlichkeit ist außerdem noch von der Frequenz abhängig. Während bei sehr niederen Frequenzen die Empfindlichkeit praktisch konstant bleibt, zeigt sie zu höheren Frequenzen hin ein immer stärkeres Anwachsen mit der Intensität. Welche Definition der Empfindlichkeit nun sinnvoller ist, das kann wahrscheinlich erst entschieden werden, wenn man diese Ergebnisse auf der Grundlage der Primärprozesse zu deuten imstande ist.

Literatur

- AUTRUM, H.: Die Belichtungspotentiale und das Sehen der Insekten. Z. vergl. Physiol. **32**, 176—227 (1950).
- BURKHARDT, D.: Lichtrezeptoren im Tierreich. Naturwissenschaften **50**, 586—590 (1963).
- , u. H. AUTRUM: Die Belichtungspotentiale einzelner Sehzellen von *Calliphora erythrocephala* Meig. Z. Naturforsch. **15b**, 612—616 (1960).
- FUORTES, M. G. F., and A. L. HODGKIN: Changes in time scale and sensitivity in the ommatidia of *Limulus*. J. Physiol. (Lond.) **172**, 239—263 (1964).
- GILLE, J. G., M. PELEGRIN u. P. DECAULN: Lehrgang der Regelungstechnik, Bd. 1. München: Oldenbourg 1964.
- HAMOS, L. v.: Nichtlineare Regelungsvorgänge in der Technik und in der Biologie. Neuere Ergebnisse der Kybernetik, S. 167—179. Oldenbourg. München: 1964.
- HASSENSTEIN, B.: Über die Wahrnehmung der Bewegung von Figuren und unregelmäßigen Helligkeitsmustern. Z. vergl. Physiol. **40**, 556—592 (1958).
- Optokinetische Wirksamkeit bewegter periodischer Muster. Z. Naturforsch. **14b**, 659—674 (1959).
- KIRSCHFELD, K.: Quantitative Beziehungen zwischen Lichtreiz und monophasischem Elektoretinogramm bei Rüsselkäfern. Z. vergl. Physiol. **44**, 371—413 (1961).
- KUIPER, J. W., and J. T. LEUTSCHER-HAZELHOFF: Linear and nonlinear responses from the compound eye of *Calliphora erythrocephala*. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **30**, 419—428 (1965).
- MERZ, L.: Grundkurs der Regelungstechnik. München: Oldenbourg 1967.
- PRESSLER, G.: Regelungstechnik, Bd. 1. Mannheim, Hochschultaschenbuch. 1965.
- REICHARDT, W., u. D. VARJU: Übertragungseigenschaften im Auswertesystem für das Bewegungssehen. Z. Naturforsch. **14b**, 674 (1959).
- SCHNELDER, G.: Untersuchungen zur Analyse der retinalen Flimmerpotentiale von *Carausius morosus*. Z. vergl. Physiol. **49**, 195—269 (1964).
- WASHIZU, Y., D. BURKHARDT, and P. STRECK: Visual field of single retinula cells and interommatidial inclination in the compound eye of the blowfly *Calliphora erythrocephala*. Z. vergl. Physiol. **48**, 413—428 (1964).

Dr. FRIEDRICH ZETTLER
 Zoologisches Institut der Universität
 8 München 2, Luisenstraße 14