

die heutige deutsche Physik und die Sorge um ihre Zukunft, vor allem aber sein Interesse an dem Nachwuchs kamen in vielen Gesprächen, die wir bei seinen Deutschlandbesuchen in den letzten Jahren geführt haben, immer wieder zum Ausdruck.

Was bei seiner Emeritierungsfeier, der beizuwohnen ich die Freude hatte, in allen Reden und Vorträgen

so stark zum Ausdruck kam, war die Achtung vor dem hilfreichen Menschen und dem vielseitigen Forscher, dessen wissenschaftliche Arbeit so verschiedene Gebiete wie die Atomphysik, Kernphysik, Hydrodynamik und nicht zuletzt die Astrophysik befruchtet hat. So wird er auch in uns weiterleben.

Eingegangen am 2. Juni 1952.

Über zeitliches Auflösungsvermögen und Primärvorgänge im Insektenauge.

VON HANSJOCHEM AUTRUM*).

Wird ein Auge durch Licht gereizt, so sind an den zugehörigen Sinnes- und Ganglienzellen elektrische Potentialänderungen zu beobachten. Die Analyse dieser elektrischen Phänomene vermag über die Physiologie der Augen in doppelter Hinsicht Aufschluß zu geben: Erstens darf aus der Beschaffenheit derjenigen Reize, die elektrisch beantwortet werden, auf die möglichen Fähigkeiten des Auges geschlossen werden; zweitens kann die spezielle Art der elektrischen Antwort einen Einblick in die Mechanismen gestatten, welche der jeweiligen Leistung zugrunde liegen. In beiden Fällen sind die Aktionspotentiale nur Indizien, die auf mögliche Leistungen und Abläufe hinweisen;

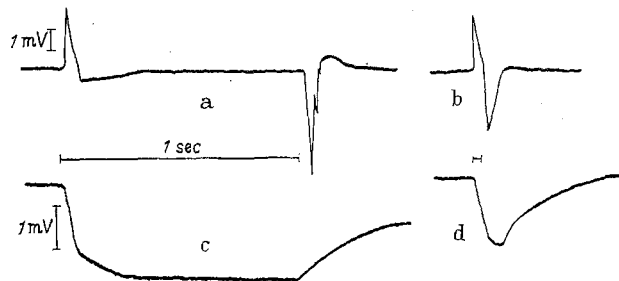


Fig. 1a—d. Aktionspotentiale vom Auge der Fliege *Calliphora* (a und b) und der Gewächshausheuschrecke *Tachycines* (c und d). Dauer des Lichtreizes in a und c 1 sec, in b und d $\frac{1}{20}$ sec. Eichmarken am linken Rand. Negative Potentiale (gemessen an der Augenoberfläche gegen einen Bezugspunkt in der Medianebene des Kopfes) nach unten, positive nach oben. Aufnahmen mit direkt gekoppeltem Gleichspannungsverstärker und Kathodenstrahloszillograph.

die speziellen Folgerungen, die die Elektrophysiologie des Auges zuläßt, müssen zumeist durch unmittelbare Beobachtung der Leistungen der Tiere im Verhaltensversuch und durch physikalische und chemische Analyse der zellphysiologischen Prozesse bestätigt werden. Andererseits sind natürlich die elektrischen Aktionspotentiale selbst — das haben die Forschungen der letzten Jahre einwandfrei gezeigt — nicht etwa belanglose Begleiterscheinungen, sondern wesentliche Zellvorgänge, die in die Kette der Erregungsvorgänge, die vom Lichteinfall bis zur zentralnervösen Erregung reicht, kausal eingebaut sind. Als elektrische Glieder dieser Kette lassen sie sich mit Hilfe der modernen Verstärker- und Registriertechnik unmittelbar erfassen.

Die Untersuchungen an den Fazettenaugen von Insekten, über die hier berichtet werden soll, sind von folgender Beobachtung ausgegangen. Reizt man das Auge einer Fliege (*Calliphora*) oder Biene mit flimmerndem Licht, so antwortet es noch bis zu Flimmerfrequenzen von 200 bis 300 sec^{-1} mit ge-

trennten Aktionspotentialen; die Verschmelzungsfrequenz liegt also sehr hoch. Der gleiche Versuch beim Menschen ergibt, daß die Aktionspotentiale des Auges gerade dann verschmelzen, wenn auch das Reizlicht subjektiv nicht mehr zu flimmern scheint (bei 20 bis 30 Lichtreizen sec^{-1}). Die Versuche an den Fliegenaugen deuten also auf die Fähigkeit, noch sehr viel schnellere Folgen von Lichtreizen auflösen zu können als das menschliche Auge.

I.

Unter den Belichtungspotentialen, die von den Augen verschiedener Insekten erhalten werden, lassen sich zwei Hauptformen unterscheiden¹⁾: Bei Insekten wie z. B. der Heuschrecke *Tachycines* (Fig. 1), dem Gelbrandkäfer (*Dytiscus*), der Stabheuschrecke (*Dixippus*), der Küchenschabe (*Periplaneta*) wird die Augenoberfläche (gegenüber einem Bezugspunkt im Körperinnern) negativ. Dieses negative Potential bleibt während der Dauer der Belichtung bestehen; nach Reizende kehrt es sehr langsam (Größenordnung: einige Sekunden bis Minuten) wieder zum Ruhewert zurück (Fig. 1). Bei Bienen, der Fliege *Calliphora* und anderen Insekten fängt das Belichtungspotential dagegen — scheinbar, wie noch gezeigt werden wird (S. 294) — mit einem positiven Ausschlag an (Fig. 1), erreicht sehr schnell ein Maximum und kehrt noch bei wähernder Belichtung, sofern diese lang genug andauert, zum Ruhewert zurück. Das Ende des Lichtreizes beantworten diese Augen mit einem steilen negativen Potential²⁾. Es stehen sich also monophasische und diphasische Potentiale gegenüber.

Diesen beiden Potentialformen entsprechen verschiedene Leistungen der Augen. Das wird zunächst deutlich, wenn man die Verschmelzungsfrequenzen bestimmt. Die monophasischen Potentiale sind gegenüber Flimmerlicht recht träge (Fig. 2); schon bei Reizfrequenzen von etwa 20 bis 30 sec^{-1} haben sie die gleiche Form wie bei konstantem Licht. Die diphasischen Potentiale dagegen folgen den rhythmischen Lichtreizen bis zu 200, bei höheren Temperaturen (30°) auch bis zu 300 Reizen in der Sekunde (Fig. 3). Die Verschmelzungsfrequenzen hängen außer von der Temperatur von der Lichtintensität und dem belichteten Areal ab (AUTRUM [3]).

¹⁾ Diese extremen Formen sind durch Zwischenformen verbunden, deren eingehende Untersuchung noch aussteht. Die Zwischenformen fügen sich aber dem Schema ein, wie an dem Beispiel von *Aeschna* unten gezeigt wird. Solche Zwischenformen haben HARTLINE, JAHN, WULFF, CRESCITELLI und Mitarbeiter beschrieben (Literatur siehe bei AUTRUM [3]).

²⁾ Die Potentiale werden mit einem direkt gekoppelten Gleichspannungsverstärker registriert. Die geschilderte Potentialform beruht also nicht auf Verzerrungen durch frequenzabhängige Verstärkung.

* Die Untersuchungen wurden durch die Unterstützung der Notgemeinschaft der deutschen Wissenschaft ermöglicht.

Stimmen diese elektrischen Verschmelzungsfrequenzen nun mit denjenigen überein, die im Verhaltensversuch ermittelt werden? Kann also eine Fliege oder Biene tatsächlich so hohe Zahlen von Lichtreizen noch getrennt sehen? Um diese Frage zu beantworten, wurden die Insekten in die Mitte einer rotierenden Trommel gesetzt, deren Wand ein Muster aus vertikalen, gleich breiten, weißen und schwarzen Streifen trug (Drehtrommel). Rotiert die Trommel mit geringer Geschwindigkeit, so folgen die Insekten den Streifen durch Mitlaufen. Diese „optomotorische Reaktion“ tritt nur bis zu einer bestimmten Maximalgeschwindigkeit der Trommel auf. Es ist anzunehmen, daß noch schnellere Lichtwechsel dem Versuchstier zu einem einheitlichen Grau verschmelzen, also keinen Anlaß zum Mitlaufen mehr geben können. Da den Tieren die anlaufende Trommel durch einen weißen Pappzylinder so lange verdeckt war, bis sie die gewünschte Geschwindigkeit erreicht hatte, konnte die Zahl von Lichtwechseln, die gerade noch mit optomotorischen Reaktionen beantwortet werden, recht genau bestimmt werden. Für Insekten mit monophasischen Potentialen (Fig. 1 c und d; z. B. Gewächshausheuschrecke und Schabe) ergeben sich unter diesen Bedingungen Verschmelzungsfrequenzen von 8 bis 10 Reizen in der Sekunde (AUTRUM und STOECKER [6], 1952), für Fliegen, Bienen und Wespen aber von etwa 220 in der Sekunde (AUTRUM und STOECKER [5], 1950). Der Verhaltensversuch in der Drehtrommel bestätigt also die elektrophysiologisch bestimmte Verschmelzungsfrequenz.

Das Verarbeiten einer bestimmten Reizfolge, die das Auge getroffen hat, ist Aufgabe des Zentralnervensystems. Es läßt sich zeigen, daß auch das Zentralnervensystem in beiden Insektengruppen, die oben entsprechend ihrer verschiedenen optischen Trägheit unterschieden wurden, ganz verschieden schnell arbeitet. Erstens sind es die „spontanen“ rhythmischen Erscheinungen, die zuweilen in den optischen Ganglien auftreten, und zweitens die Wahrnehmung stroboskopischer Scheinbewegung, beides zentralnervös bestimmte Vorgänge, die je nach der Insektenart verschiedenen Zeitgesetzen folgen.

Bei Reizung mit konstantem, nicht flimmerndem Licht treten zuweilen¹⁾ rhythmische Potentialschwankungen auf, von denen anzunehmen ist, daß sie in den optischen Ganglien²⁾ entstehen. Für *Dytiscus* (ADRIAN [1], 1937) und die amerikanische Heuschrecke *Melanoplus* (ROEDER [14], [15], 1939, 1940) ist dieser Ursprung erwiesen, für *Calliphora* überaus wahrscheinlich. Die Frequenz der zentralnervösen Spontanrhythmen ist bei Insekten mit verschiedener Verschmelzungsfrequenz ihrer Augen charakteristisch verschieden: Ist die Verschmelzungsfrequenz niedrig, z. B. etwa 40 sec⁻¹ wie bei *Dytiscus*, so ist auch die Frequenz der Spontanrhythmen niedrig, etwa 25 bis 35 sec⁻¹ (Fig. 4); bei hoher Verschmelzungsfrequenz, z. B. 200 bis 250 sec⁻¹ bei *Calliphora*, ist die Frequenz der zentralen Rhythmen hoch, etwa 120 bis 160 sec⁻¹ (Fig. 5). Die Eigenfrequenz der zentralen optischen

¹⁾ Die Bedingungen, unter denen diese Potentiale ableitbar sind, konnten noch nicht geklärt werden.

²⁾ Bei den Insekten laufen die Nervenfasersfortsätze der Sehzellen zunächst zu drei schalenartig hintereinander angeordneten optischen Ganglien, von denen das erste (Ganglion opticum I) mehr oder weniger nahe an der Retina selbst liegt (vgl. die Fig. 6 und 10).

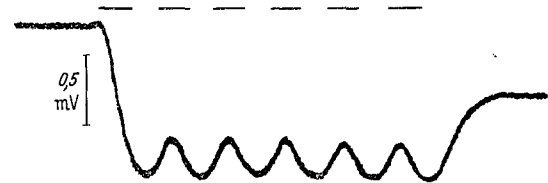


Fig. 2. Belichtungspotential vom Auge der Heuschrecke *Tachycines* bei rhythmischer Reizung (6 Reize in der Sekunde). Ungefähre Lage der Lichtmarken am oberen Rand. Gesamtdauer des Reizes 1 sec. Das Potential ist so träge, daß es bei etwa 20 Reizen sec⁻¹ den einzelnen Reizen nicht mehr folgen kann.

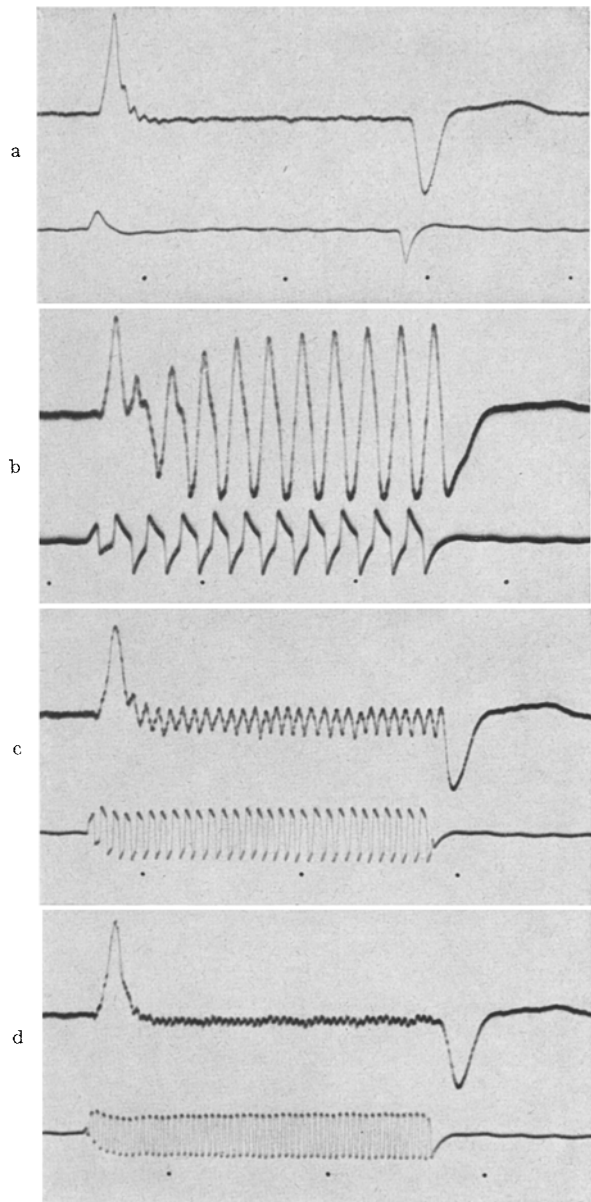


Fig. 3a—d. Belichtungspotentiale vom Auge der Fliege *Calliphora* bei Reizung mit konstantem Licht (a) und mit rhythmischem Flimmerlicht (b—d). Jeweils unter der Kurve des Belichtungspotentials die mit einer Photozelle (über einen Wechselspannungsverstärker) registrierte Lichtmarke (Ausschlag nach oben: Beginn; Ausschlag nach unten: Ende eines Lichtreizes). Zeitmarken (Punkte) im Abstand von 0,1 sec. Reizfrequenz in b 47, in c 133, in d 246 Lichtreize sec⁻¹. In d ist gerade noch keine Verschmelzung erreicht. Der Ein-Effekt ist schon nach rund 1 msec Belichtung von weiterer Belichtung unabhängig und daher in a—d stets gleich hoch. Er spricht also auf die Leistung an. Nach der Belichtung tritt ein Aus-Effekt auf, der in etwa 15 msec abgeklungen ist. In a sind auf dem abfallenden Ast des Ein-Effektes Andeutungen von rhythmischen Potentialen zu sehen, die aus den optischen Ganglien stammen und nicht immer auftreten (vgl. Fig. 5).

Ganglien ist also um so höher, je weniger träge sich der Rezeptorenapparat verhält. Damit ist das Zentralnervensystem in seinen zeitlichen Fähigkeiten an die Leistungen des peripheren Aufnahmeorgans (der Sehzellen) spezifisch angepaßt.

Von Interesse ist hier noch die Reizfrequenz, bei der die Sehzellen unter sonst gleichen Bedingungen maximale Antworten geben. Bei *Calliphora* erhält man maximale Amplituden der Belichtungspotentiale bei etwa 30 Lichtreizen sec^{-1} , bei höheren Reizfrequenzen nehmen die Amplituden mehr und mehr ab (s. Fig. 3; ferner AUTRUM [3], 1950, S. 200, Abb. 26). Es könnte sein, daß infolge der sehr viel höheren Lage der „Eigenfrequenz“ der optischen Zentren

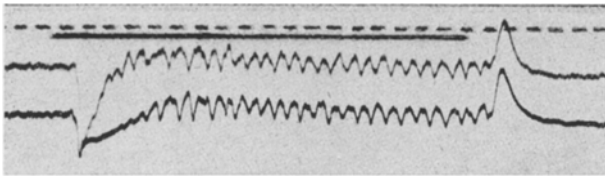


Fig. 4. Spontane Rhythmen (bei konstantem Lichtreiz) von den optischen Ganglien der Heuschrecke *Melanoplus*. Am oberen Rand Zeitmarkierung, je 0,05 msec; darunter Lichtmarke. Da die Registrierung mit einem Kondensator-gekoppelten Wechselspannungsverstärker erfolgte, sind die Abklingform des Ein- und Aus-Effektes sowie die Richtung und Form des Aus-Effektes verzerrt und mit denen der übrigen Figuren nicht vergleichbar. (Nach K. D. ROEDER, 1939, mit freundlicher Erlaubnis des Autors.)

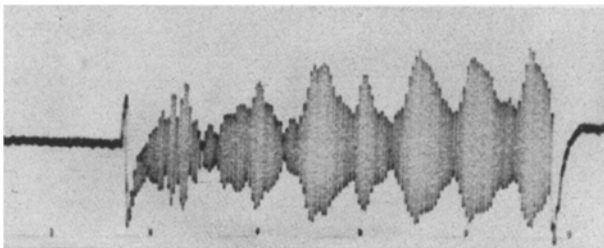


Fig. 5. Spontane Rhythmen (bei konstanter Belichtung) von den optischen Ganglien der Fliege *Calliphora*. Gleichspannungsverstärker. Zeitmarkierung 0,2 sec.

dieser Amplitudenabfall durch eine Art Resonanzüberhöhung wieder ausgeglichen und damit eine Reaktion bis zu sehr hohen Frequenzen ermöglicht wird.

Unterschiede in der Reaktionsgeschwindigkeit beider Augentypen zeigen sich ferner bei der Erregung räumlich getrennter Augenbezirke, also bei der Wahrnehmung von Gestalten. Eine solche zentrale Verknüpfung mehr oder weniger getrennter Sehdinge liegt beim stroboskopischen Bewegungssehen vor. Die Erscheinung selbst ist aus der menschlichen Sehphysiologie bekannt: Bilder, die dem Auge nacheinander und in einem gewissen Abstand nebeneinander geboten werden, verlieren unter bestimmten Zeit- und Abstandsbedingungen den Charakter getrennter Phänomene und erscheinen als fließende, kontinuierliche Bewegung eines einzigen Sehdinges. Die Bewegungssillusion im Film geht hierauf zurück. Während bislang auf Grund der Ergebnisse von GAFFRON (1934) angenommen wurde, daß es bei Insekten keine stroboskopische Bewegungswahrnehmung gebe, zeigten Versuche von M. STÖCKER [6], daß auch bei Insekten durchweg Reaktionen auf stroboskopische Reizung auftreten, falls das zeitliche Auflösungsvermögen des betreffenden Auges im Versuch berücksichtigt wird.

Die Versuchsanordnung für stroboskopisches Sehen wurde aus der Drehtrommel entwickelt: Die Versuchstiere befanden sich in der Mitte eines feststehenden Zylinders aus schwarzer Pappe, der in gleichen Abständen schmale Schlitzte enthielt. Ein etwas weiterer, drehbarer, äußerer Zylinder trug ebenfalls Schlitzte, jedoch in geringerer Anzahl. Bei Rotation des äußeren Zylinders und Beleuchtung von außen leuchteten die inneren Schlitzte nacheinander auf.

Wird der äußere Zylinder nur langsam gedreht, so reagieren die Insekten auf die Drehung nicht: Die über die inneren Schlitzte wandernden Lichter werden als verschiedene, an verschiedenen Stellen auftretende Dinge gesehen (Sukzedanstadium). Wird der äußere Zylinder sehr schnell gedreht, so gibt es ebenfalls keine mitläufigen Bewegungen; die benachbarten Lichtstreifen erscheinen so schnell nacheinander, daß sie gleichzeitig gesehen werden (Simultanstadium). Dazwischen gibt es Drehgeschwindigkeiten, bei denen die Insekten mit der Drehung der äußeren Trommel mitlaufen: Wir schließen auf die Wahrnehmung stroboskopischer Scheinbewegung (Optimalstadium).

Die zeitlichen Bedingungen für das Auftreten stroboskopischer Scheinbewegung sind bei beiden Gruppen von Insekten charakteristisch verschieden. Das äußert sich zunächst in den Zeitwerten, die sich für den Übergang vom Sukzedanstadium zum Optimalstadium ergeben: Damit dem Menschen Filmbilder nicht ruckartig springend, sondern in fließender Bewegung erscheinen, dürfen sie — je nach Helligkeit und gegenseitigem Abstand der Konturen — mit Pausen von höchstens 80 bis 185 msec erscheinen. Bei der Schabe *Periplaneta* liegt diese Grenze für Lichtstreifen, die im räumlichen Abstand von $23,8^\circ$ auftreten, bei 125 msec, für *Calliphora* aber bei nur 25 msec.

Weitere Analyse des stroboskopischen Sehens ergibt, daß für Insekten die gleichen Gesetzmäßigkeiten gelten, wie sie für den Menschen bekannt sind. So gilt auch für *Calliphora* die eigentümliche Regel, daß die Pause zwischen dem Aufleuchten zweier Gegenstände um so größer werden muß, je weiter die Gegenstände voneinander entfernt sind. Für Objekte in einem Abstand von nur $3,6^\circ$ beträgt die kürzeste Pause, bei der noch Scheinbewegung gesehen wird, etwa 3 msec, bei einem Objektabstand von $23,8^\circ$ dagegen etwa 17 msec. Sind die Pausen kürzer, so werden die Objekte gleichzeitig gesehen (Simultanstadium). Bilder, die in einem Abstand von etwa 3° sukzessiv aufleuchten, verschmelzen also zu simultan gesehenen, wenn die dazwischen liegenden Dunkelzeiten etwas weniger als 3 msec betragen. Hier handelt es sich zweifellos um eine zentralnervöse Eigenschaft. Andererseits verschmilzt Flimmerlicht bei Helligkeiten, die den stroboskopischen Versuchen entsprechen, ebenfalls bei Dunkelpausen von etwa 2,5 msec (entsprechend einer Flimmerfrequenz von 200 sec^{-1}). Weil aber das Aktionspotential in erster Linie peripheres Geschehen widerspiegelt, haben wir in den Flimmerzeiten periphere Eigentümlichkeiten vor uns. Zentrum und Peripherie sind also in ihren zeitlichen Eigenschaften eng aneinander angepaßt. Wollte man Fliegen einen Film vorführen, der bei ihnen die „gleichen“ Bewegungssillusionen erzeugte, wie wir sie aus dem Film kennen, so müßte man mindestens

200 Bilder in der Sekunde projizieren. Bei dieser Zahl würden zugleich die Bewegung und der Lichteindruck kontinuierlich.

II.

Eingangs war gesagt worden, daß Potentialform und zeitliche Leistungen der Insektenaugen miteinander in Beziehung stehen. Die Frage ist, ob hier ein zufälliger Parallelismus vorliegt, ob also die Potentiale nur Begleiterscheinungen der physiologischen Mechanismen sind, oder ob die Potentiale selbst Glieder der erregungsphysiologischen Reaktionsketten darstellen. Diese letzte Annahme wird durch die Ergebnisse nervenphysiologischer Untersuchungen nahegelegt. Wo immer Erregung auftritt, ist sie mit elektrischen Vorgängen gekoppelt, und in die Vorgänge der Erregungsfortpflanzung und Erregungsüberleitung sind elektrische Prozesse kausal eingebaut.

Die erste Aufgabe besteht darin, die Zellen zu finden, in denen die Potentiale entstehen. Diese Aufgabe ist für die monophasischen, negativen Potentiale gelöst: sie stammen aus den Sehzellen selbst. Das hat zuerst HARTLINE (mit GRAHAM [11], 1932) beim Molukkenkrebs *Limulus*, dann BERNHARD [7] (1942) beim Gelbrandkäfer *Dytiscus* gezeigt. Andererseits gilt allgemein: Die Retinulazellen für sich antworten auf Belichtung stets mit monophasischen, negativen Potentialen. Den Beweis hat U. GALLWITZ bei *Calliphora* erbracht, indem sie die der Retina dicht anliegenden optischen Ganglien I, II und III (Fig. 6, 10) operativ entfernte: Die übrigbleibende isolierte Retina liefert sehr träge, monophasische Potentiale, die denen von *Dytiscus* weitgehend gleichen (vgl. dazu Fig. 1c mit 6a).

Die zweite Aufgabe ist, die Entstehung der diphasischen Potentiale zu klären. Um die Zusammenhänge zwischen den Erregungsvorgängen in den Retinazellen und in den Zellen der optischen Ganglien zu verstehen, ist es nötig, an einige Tatsachen der Erregungsphysiologie zu erinnern. Man kann zwei — freilich nicht grundsätzlich voneinander verschiedene — Arten von Erregungsvorgängen unterscheiden:

a) Im ersten Fall bleibt die Erregung mehr oder weniger auf die gereizte Stelle beschränkt und breitet sich in die Umgebung nur mit abnehmender Größe aus. Maximal erregt ist nur die gereizte Stelle selbst, mit der Entfernung von ihr nimmt die Erregung exponentiell ab. Eine eigentliche Erregungsfortleitung gibt es in diesem Fall nicht. Die Größe der Erregung — gemessen am Aktionspotential — hängt außer von der Entfernung von der Reizstelle von der Reizgröße ab, sie folgt nicht dem Alles-oder-Nichts-Gesetz. Anstieg und Abfall des Aktionspotentials sind relativ wenig steil, erfolgen also nur langsam. (In der angloamerikanischen Literatur bezeichnet man diese Potentiale als waves.) Von dieser Art sind die Erregungsvorgänge offenbar in den Sehzellen, sowohl bei Wirbellosen wie bei Wirbeltieren, ferner in zahlreichen Ganglienzellen; schließlich treten sie als einzige auch in den Nerven mancher kleiner Mollusken (z. B. der Weinbergschnecke *Helix*; KRIJGSMAN, 1941) auf.

b) Diesen mehr oder weniger lokalen Erregungsvorgängen stehen die fortgeleiteten Erregungen gegenüber, wie wir sie von den Nervenfasern der Wirbeltiere und vieler Wirbelloser kennen: Überschreitet die Reizintensität eine bestimmte Schwelle, so pflanzt

sich eine Erregungswelle über die Nervenfasern fort; sie folgt dem Alles-oder-Nichts-Gesetz, verläuft recht schnell, so daß (bei langsamer Registrierung) der Aktionsstrom spitz erscheint (spikes). Solche Spikes treten in Nervenfasern, aber auch in manchen Ganglienzellen auf.

c) Potentiale der unter a) genannten Art können in angrenzenden Neuronen entweder wiederum lokale Potentiale oder auch Spikes auslösen. Man spricht dann von den primären als den *Generatorpotentialen*. SKOGLUND [16] (1942) hat gezeigt, daß die Frequenz und Zahl der Spikes, die durch Generatorpotentiale ausgelöst werden, von der Anstiegsgeschwindigkeit und der Größe der Generatorpotentiale abhängen (Figur siehe auch bei AUTRUM [2], 1949, S. 367, Abb. 8).

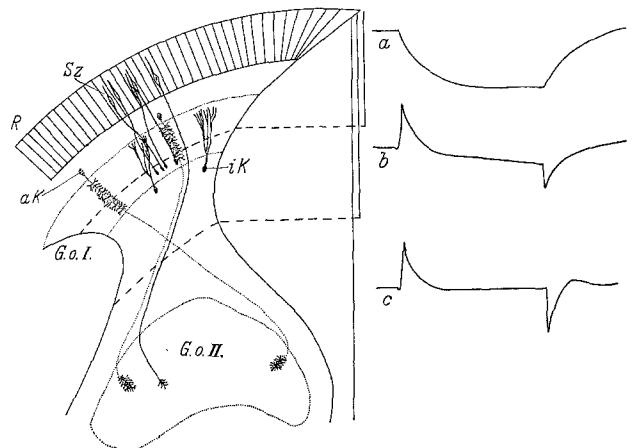


Fig. 6. Schema der Anordnung der Ganglienzellen im Ganglion opticum I bei *Calliphora* und der Folgen partieller operativer Entfernung der Ganglien auf die Form der Belichtungspotentiale. *aK* äußere Körnerzellen (sie übertragen die Signale der Schellen auf das Ganglion opticum II); *G.o.I.*, *G.o.II* erstes und zweites optisches Ganglion (das dritte ist nicht mehr gezeichnet; vgl. Fig. 10); *iK* Lokalzellen des Ganglion opticum I mit nur peripherwärts verlaufenden Fortsätzen; *R* Retina; *Sz* Sehzellen, von denen einige wenige ihre Fasern bis zum Ganglion opticum II unmittelbar senden. Rechts die Belichtungspotentiale: *a* von den Sehzellen allein; *b* von Sehzellen und optischem Ganglion I; *c* vom gesamten Auge bei völlig erhaltenen optischen Ganglien. (Das Schema ist stark vereinfacht. Zahlreiche weitere Arten von Ganglienzellen, deren Funktion hier nicht erörtert wird, sind weggelassen.)

In den Belichtungspotentialen der Retinulazellen haben wir es mit lokalen Potentialen wie unter a) zu tun; denn sie verlaufen relativ langsam, und in den anschließenden Nervenfasern nimmt ihre Höhe mit der Entfernung von den Sehzellen exponentiell ab (Fig. 7). Außerdem gilt für die Sehzellenpotentiale kein Alles-oder-Nichts-Gesetz, sie nehmen mit der Reizgröße zu. Ihre Trägheit äußert sich vor allem darin, daß sie sich maximal mit einer Frequenz von 10 sec^{-1} flimmern lassen. Weder von BERNHARD [7] (1942) noch in eigenen Versuchen konnten jemals Spikes an der isolierten Retina beobachtet werden¹⁾.

Wie kommt nun die bei *Calliphora*, der Biene und anderen Insekten beobachtete hohe Verschmelzungsfrequenz für Flimmerlicht zustande, wenn die Retinazellen selbst so außerordentlich träge sind? Das Belichtungspotential beginnt bei diesen Arten scheinbar positiv (Fig. 1a, b). Scheinbar, denn genauere Analyse mit hoher Verstärkung der Anfangsstadien der Aktionspotentiale zeigt, daß das

¹⁾ Wenn die an die Sehzellen anschließenden Nervenfasern sehr lang sind, wie bei *Limulus*, wo sie eine Länge von 10 cm erreichen, dann können in den Fasern auch Spikes auftreten. Das lokale Potential der Sehzellen breitet sich dann nur wenige Millimeter über die Nervenfasern aus (HARTLINE und GRAHAM [11], 1932).

Potential auch bei *Calliphora* mit einem, allerdings kleinen, negativen Vorschlag beginnt (Fig. 8). In ihm müssen wir die primäre Antwort der Retinazellen sehen. Ihr folgen alsbald mit geringen Latenzen positive Potentiale, die sehr viel größer sind und schneller ablaufen als der negative Vorschlag. Diese positiven Potentiale finden sich dann und nur dann,

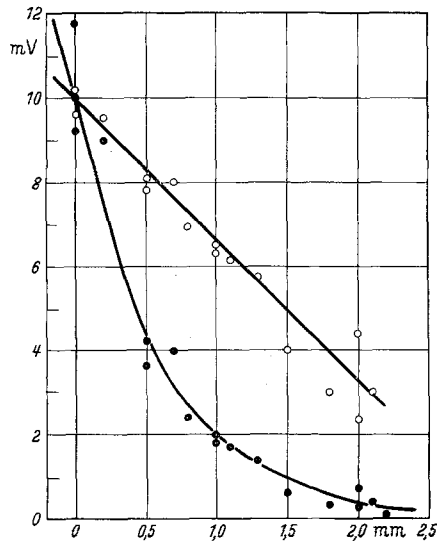


Fig. 7. Die elektrotonische Ausbreitung der Belichtungspotentiale der Sehzellen bei *Dytiscus*. Ordinate: Größe des Potentials in mV; Abszisse: Entfernung von den Sehzellen in mm. Ausgefüllte Kreise: Abhängigkeit in linearem Maßstab gezeichnet (entsprechend den angegebenen Koordinaten); leere Kreise: die Darstellung mit logarithmischer Ordinate (nicht eingetragen) zeigt, daß das Potential mit der Entfernung exponentiell abfällt. (Nach BERNHARD, 1942, mit freundlicher Erlaubnis des Autors.)

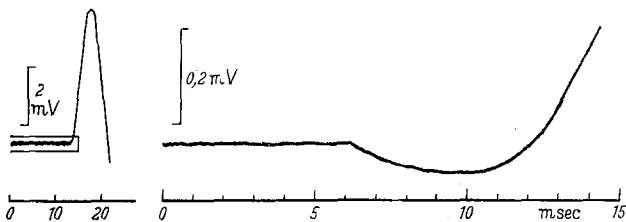


Fig. 8. Links: Einsatz des Belichtungspotentials von *Calliphora* bei langsamer Registrierung und geringer Verstärkung. Rechts: Der umrandete Teil des links dargestellten Potentialbeginns, mit großer Registriergeschwindigkeit und hoher Verstärkung aufgenommen. Die Belichtung beginnt jeweils beim Wert 0 der Zeitmarkierung.



Fig. 9. Lokalzellen aus dem Ganglion opticum von *Calliphora*, (Nach RAMÓN Y CAJAL und SANCHEZ aus WEBER, 1933.)

wenn die Verschmelzungsfrequenzen der betreffenden Art hoch sind. Schrittweise operative Entfernung der optischen Ganglien machte es wahrscheinlich, daß die positiven Potentiale in den lokalen Ganglienzellen der inneren Körnerschicht (Fig. 6) des Ganglion opticum I entstehen. Solange diese Schicht nämlich vorhanden ist, sind noch positive Potentiale neben den negativen nachweisbar und ihnen überlagert; entfernt man auch die Schicht der inneren Körnerzellen, so treten keine positiven Potentiale mehr auf (Fig. 6). Zudem senden die Lokalzellen der inneren Körner-

schicht reiche, dendritisch verzweigte Fortsätze nur in die Marksicht des ersten optischen Ganglions, wo sie mit den Retinazellen bzw. ihren Fortsätzen synaptisch verbunden sind. Zentripetale Fortsätze besitzen die Lokalzellen nicht. Aus anatomischen Gründen kommen damit für die funktionelle Bedeutung der Lokalzellen nur zwei Möglichkeiten in Betracht: Entweder stellen sie horizontale Verbindungen innerhalb des ersten optischen Ganglions her, oder sie haben die Aufgabe, auf die Sinneszellen einzuwirken. Die experimentellen Ergebnisse sprechen für die zweite Annahme. Auch die eigentümliche Form der Lokalzellen spricht dafür, daß sie die Erregbarkeit der Sehzellen in irgendeiner Weise steuern: Sie haben eine sehr große Anzahl kleinster Fortsätze, so daß sie Lampenbürsten ähnlich sehen (Fig. 9). Das ergibt eine große Zahl von Kontaktstellen mit den versorgten Seh- bzw. Ganglienzellen und damit die Möglichkeit einer intensiven Wirkung auf großer Berührungsfläche. Die in der Literatur übliche Bezeichnung dieser Zellen als Stützzellen (Neuroglia) trifft für sie also nicht zu; es sind echte Ganglienzellen mit spezifisch nervösen Aufgaben. Ihr Eingreifen ermöglicht die schnelle Reaktion der Sehzellen. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um zwei Wirkungen: Erstens kompensieren die Potentiale der Lokalzellen zumindest teilweise die entgegengesetzt gerichteten Potentiale der Sehzellen und hemmen damit die Fortleitung der Erregung in den Sehzellenfasern (bzw. in den an sie anschließenden Elementen), so daß zu den höheren Zentren (Cerebralganglion) nur ein kurzer Ein-Effekt geleitet wird; die Empfindlichkeit des Auges wird also bei Belichtung sehr schnell herabgesetzt; zweitens ermöglichen sie eine sehr schnelle Wiederherstellung der Empfindlichkeit, wenn das Auge einer verminderten Lichtstärke oder völliger Dunkelheit ausgesetzt wird. Dieser Vorgang wird im Abschnitt III genauer zu diskutieren sein.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß sich die Potentiale der Lokalzellen ebenfalls elektrotonisch mit Dekrement ausbreiten und daß sie deshalb an den Sehzellenfasern um so weniger wirksam sind, je länger die Verbindungen zwischen den Lokalzellkörpern und den Synapsen mit den Sehzellen ausfallen. Bei den Insekten mit trägen monophasischen Potentialen müssen wir demnach eine große Entfernung zwischen den Sehzellen und den Zellen des ersten optischen Ganglions annehmen¹⁾.

Einen eindrucksvollen Beweis für den Zusammenhang, der hiernach zwischen dem gegenseitigen Abstand von Lokal- und Sehzellen, der Potentialform und der Trägheit des optischen Apparates besteht, liefert die Entwicklung der Libellen (*Aeschna*): Bei der Libellenlarve liegt das erste optische Ganglion von der Retina weit entfernt, die Belichtungspotentiale sind monophasisch, die Verschmelzungsfrequenz ist niedrig (etwa 40 sec^{-1}). Im Lauf der Larvenentwicklung wandert das erste optische Ganglion an

¹⁾ Eine geringe Wirkung auf die Sehzellen scheint auch in diesen Fällen vorhanden zu sein. Durch mehr oder weniger enge Kopplung zwischen den Lokalzellen und den Sehzellen entstehen die mannigfachen Zwischenformen zwischen den hier behandelten Grenzfällen einer fehlenden bzw. einer sehr engen Kopplung. So ist z. B. in dem Belichtungspotential der Imago von *Aeschna* oder der Fliege *Bombylius* der negative Vorschlag auch bei geringer elektrischer Verstärkung stets sehr deutlich, dementsprechend aber auch die Verschmelzungsfrequenz etwas niedriger als bei *Calliphora* oder *Apis* (z. B. unter gleichen Bedingungen bei der Libelle 175 sec^{-1} , bei *Calliphora* aber 265 sec^{-1}).

die Retina heran (Fig. 10), bei der Imago liegt es ihr dicht an (VIALLANES, 1884). Bei der Libellenimago ist das Belichtungspotential diphasisch, die Verschmelzungsfrequenz hoch (175 sec^{-1}). Bei älteren Larven treten Zwischenformen des Belichtungspotentials auf, auch verhalten sich die einzelnen Augenabschnitte verschieden, da das optische Ganglion sich der Retina an bestimmten Stellen früher anlegt als an anderen (AUTRUM und GALLWITZ [4], 1951).

Die besonders hohe zeitliche Auflösung im Auge von Bienen und Fliegen kommt also durch die antagonistische Wirkung zweier Systeme von Zellen zustande, der Sehzellen und der Lokalzellen des optischen Ganglions. Ein ähnliches Prinzip scheint auch in den Ganglien selbst angewendet zu werden: Die autonomen Rhythmen der optischen Ganglien von *Calliphora* zeigen charakteristische schwebungsartige Erscheinungen; die Amplituden schwellen mehr oder weniger regelmäßig an und ab (Fig. 5). Das tritt bei physikalischen Schwingungssystemen immer dann auf, wenn wir es nicht mit einem, sondern mit mehreren, z. B. zwei gekoppelten Systemen zu tun haben. Man kann schließen, daß das gleiche in den optischen Ganglien von *Calliphora* der Fall ist. Aus der Theorie der Koppelungsschwingungen ist bekannt, daß eine der Resonanzlagen der schwingungsfähigen Gebilde nach höheren Frequenzen verlagert wird. Die hohe Frequenz der Spontarrhythmen bei *Calliphora* käme demnach dadurch zustande, daß zwei an sich langsame Zellgruppen wechselseitig aufeinander einwirken. In den langsamen spontanen Rhythmen der Heuschrecken (Fig. 4) fehlen die Schwebungen, aus denen bei *Calliphora* auf das Vorhandensein zweier antagonistischer Systeme geschlossen wird.

III.

Der Sehprozeß beginnt mit der Absorption des Lichtes in Farbstoffen. Die Vorgänge in den Farbstoffen und ihr Zusammenhang mit der am Aktionspotential gemessenen Erregung stellen die Sehphysiologie vor viele ungelöste Fragen. Befriedigende Antworten kann nur die unmittelbare Untersuchung der photochemischen Primärvorgänge und ihrer Folgeprozesse geben. Solange eine solche direkte Untersuchung nicht möglich ist, vermag die Analyse der elektrischen Aktionspotentiale wenigstens zu klären, was die vorangehenden photochemischen Prozesse leisten müssen und wie sie etwa beschaffen sein können. Es ist zweckmäßig, gerade an dieser Stelle Tatsachen und Hypothesen klar zu scheiden.

Die beobachteten Tatsachen sind die folgenden: Wenn Licht auf die Augen der Insekten fällt, so werden elektrische Potentialänderungen beobachtet, die einen ganz verschiedenen Verlauf nehmen, je nachdem ob die Sehzellen isoliert sind oder mit spezifischen Ganglien in Verbindung stehen. Abgesehen von den Unterschieden, die der Potentialverlauf während der Belichtung zeigt und die oben behandelt wurden, verläuft auch die Wiederherstellung des Ruhezustandes nach Aufhören der Belichtung in beiden Fällen verschieden: Solange die Sehzellen isoliert sind —

sei es von vornherein wie bei Libellenlarven, Stabeuschrecken, Schaben und anderen ähnlichen Insekten, sei es experimentell nach Entfernung der übrigen Ganglienzellen wie in Fig. 6a bei *Calliphora* —, klingt die Erregung sehr langsam ab, und zwar um so langsamer, je länger bei gleicher Intensität des Reizlichtes das Auge belichtet wurde (Fig. 1c und d). Sind aber — bei *Calliphora* — die optischen Ganglien noch vorhanden, so kehrt nach Aufhören des Reizes das Belichtungspotential viel schneller (z. B. in Fig. 1b in 60 msec) zum Ruhewert zurück als nach Entfernung der Ganglien (Fig. 1d in 600 msec), obwohl die Abweichung vom Ruhewert im ersten Fall sogar größer ist als im zweiten (beachte die Eichmarken in Fig. 1).

Dementsprechend zeigen die Augen mit monophasischen und diphasischen Potentialen bemerkens-

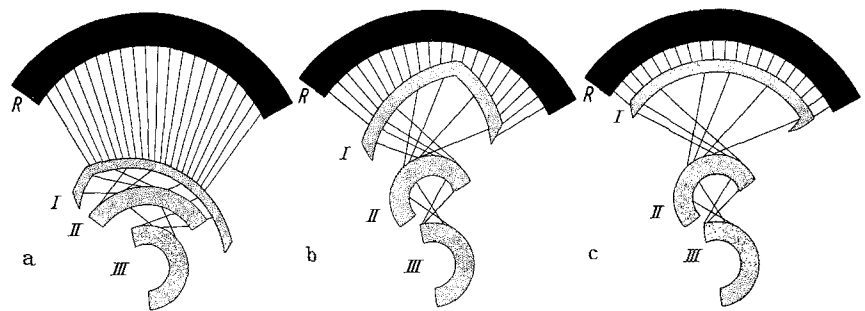


Fig. 10a—c. Relative Lage von Retina R und optischen Ganglien I, II und III bei jungen Larven der Libelle *Aeschna* (a), bei älteren Larven (b) und der Imago (c). (Nach den Angaben von VIALLANES 1884, aus AUTRUM und GALLWITZ, 1951.)

werte Unterschiede ihrer Adaptationsfähigkeit: Die Empfindlichkeit der Augen von *Dixippus* oder *Tachycines* (Stab- und Gewächshausheuschrecke) ist in starkem Maße vom Adaptationszustand abhängig; nach einer Helladaptation von einigen Minuten kann die Empfindlichkeit auf 1:20000 desjenigen Wertes absinken, den das gleiche Auge bei vollkommener Dunkeladaptation hat. Bei *Calliphora* ist dagegen die Höhe des Belichtungspotentials vom Adaptationszustand fast unabhängig (AUTRUM [3], 1950).

Will man von diesen elektrischen Vorgängen auf die sie bedingenden photochemischen Primärvorgänge schließen, so müßte man folgendermaßen argumentieren: In den isolierten Retinazellen (Potentiale Fig. 1c und d) entstehen während der Belichtung Folgeprodukte der Lichtabsorption; nach längerer Belichtung ist deren Menge größer; also erfordert die Restitution in diesem Fall längere Zeit. Liegen aber die optischen Ganglien nahe an den Sehzellen, so wirken ihre Potentiale im Sinn einer beschleunigten Restitution der Sehsubstanzen. Im Einzelnen scheint sich folgendes abzuspielen: Wie die Fig. 1a zeigt, sind die ganglionären Potentiale nur während der Belichtung vorhanden. Sie treten unmittelbar nach dem Einsetzen der Erregung der Retinazellen (negativer Beginn; Fig. 8) als positiver Ein-Effekt auf; bei Wegfall der Belichtung verschwinden sie sehr schnell und geben große negative Aus-Effekte frei, in denen die negativen Potentiale der Retinazellen zu erkennen sind. Obwohl die ganglionären Potentiale nur während der Belichtung zu beobachten sind, machen sich Folgen ihrer Wirkung (auch) nach der Belichtung bemerkbar: Die Restitution nach der Belichtung ist beschleunigt.

Bevor diese Vorstellung präzisiert werden kann, muß eine weitere Gesetzmäßigkeit berücksichtigt werden. Reizt man die Augen mit konstanten Energien, aber variabler Leistung, d. h. wählt man die Intensität I und die Reizzeit t so, daß ihr Produkt konstant bleibt ($I \cdot t = \text{const}$), so erhält man nach dem BUNSEN-ROSCOESEN Gesetz der Photochemie gleiche Effekte, vorausgesetzt, daß die durch die Belichtung entstehenden Produkte nicht inzwischen durch restitutive (oder andere) Prozesse beseitigt worden sind. Bei vorhandener Restitution der Sehstoffe müssen

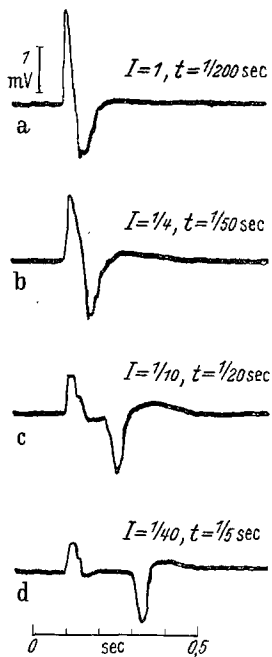


Fig. 11 a—d. Gültigkeit des Reizmengengesetzes von BUNSEN und ROSCOE für die negativen Potentiale (Aus-Effekte) bei *Calliphora*. Der Aus-Effekt bleibt bis zu 200 msec (das Potential für 500 msec ist nicht mehr eingetragen) konstant, wenn $I \cdot t$ konstant ist; der Ein-Effekt nimmt mit abnehmender Intensität I ab. (Nach AUTRUM, 1950.)

trotz Konstanz von $I \cdot t$ mit zunehmender Belichtungsdauer die Effekte kleiner werden. Man kann also den Umfang der Restitutionsvorgänge abschätzen, indem man die längste Zeit bestimmt, für die das Reizmengengesetz noch erfüllt ist. Während dieser Zeit τ können sich meßbare Restitutionsvorgänge nicht abgespielt haben. Die Maximalzeit τ , bis zu der das Reizmengengesetz gilt, ist nun gerade für die isolierte Retina kurz — bei *Dixippus* und *Aeschna* etwa 30 msec —, bei den Augen mit diphasischen Potentialen aber erheblich länger — bei *Calliphora* mindestens 500 msec (AUTRUM [3], 1950). Das Reizmengengesetz gilt in beiden Fällen für die Höhe der negativen Komponente des Belichtungspotentials, deren Größe bei diphasischen Potentialen im Aus-Effekt sichtbar wird (Fig. 11). Es kann also in beiden Fällen den Vorgängen in den Retinazellen zugeschrieben werden.

Damit erhalten wir das — zunächst paradoxe — Ergebnis, daß in den isolierten Retinazellen schon frühzeitig (nach 30 msec) während der Belichtung Restitutionsprozesse bemerkbar werden, die Restitution nach Aufhören der Belichtung aber langsam verläuft und Zeiten von 0,6 sec bis Minuten erfordert; daß umgekehrt in den von den optischen Ganglien beeinflussten Retinazellen von *Calliphora* selbst während längerer Belichtung von 500 msec keine Restitution von Sehsubstanzen nachweisbar ist, nach Aufhören der Belichtung aber die gesamten Folgen derselben außerordentlich schnell (in 10 bis 60 msec) verschwunden sind. Die Restitution der Belichtungsprodukte scheint also unter der Einwirkung der optischen Ganglien in den Retinazellen gehemmt zu werden, um nach Fortfall dieser Hemmung um so vehementer ablaufen zu können.

Es ist verfrüht, genaue Vorstellungen über den physikochemischen Mechanismus zu entwickeln, der diese Erscheinung ermöglicht. Es soll nur eine Rahmenhypothese aufgestellt werden, die für die Suche nach Modellen fruchtbar werden kann: Die auf die

Lichtabsorption folgende Veränderung im Sehfärbstoffkomplex ist zunächst nur geringfügiger Natur, eine Ladungsverschiebung oder Ionisierung; sie führt aber bereits über noch unbekannte Zwischenglieder zur Erregung der Sehzelle. Es ist möglich, die Sehsubstanz in diesem Zustand trotz weiterer Belichtung festzuhalten, also Sekundärreaktionen zu verhindern, indem elektrische Felder oder Ströme auf sie einwirken¹⁾. Fällt das elektrische Feld gleichzeitig mit dem Aufhören der Belichtung fort, so ist die angeregte Substanz noch in einer der Reizmenge $I \cdot t$ entsprechenden Konzentration vorhanden und tritt augenblicklich in einem entsprechend hohen Potential in Erscheinung (Aus-Effekt); da sie nicht tiefgreifend verändert ist bzw. keine Sekundärreaktionen stattgefunden haben, kehrt sie im Verlauf einiger Millisekunden in den ursprünglichen Zustand zurück: Die Sehzelle ist wieder voll empfindlich. Fehlt dagegen während der Belichtung das stabilisierende elektrische Feld, so treten einerseits tiefergehende, vielleicht chemische Änderungen auf, indem die Substanz z. B. zerfällt; andererseits aber setzt alsbald eine Restitution ein, die teils — als schneller Vorgang — unmittelbar aus dem angeregten Zustand, teils — als langsamer Vorgang — aus den chemischen Folgeprodukten (z. B. durch Resynthese) vor sich geht. Die chemischen Veränderungen der Sehsubstanzen gehören demnach nicht in die Kette der Vorgänge, die von der Absorption zur Erregung führen; sie setzen aber die Empfindlichkeit der Sehzelle nachhaltig für lange Zeit herab, sind also für die langsame Adaptation verantwortlich.

Zahlreiche Gründe sprechen dafür, daß diese Vorstellungen von der Natur der photochemischen Primärvorgänge nicht nur auf das Insektenauge, sondern auch auf andere Sehvorgänge anwendbar sind. So hat WALD [18] (1951) gezeigt, daß die Initialreaktion des Sehpurpurs (Rhodopsin) auf Belichtung nur in einer geringfügigen Änderung besteht: Belichtet man ihn bei Temperaturen von -40° bis -100° C, so wird das Maximum seiner Absorptionsbande, das bei 500μ liegt, um etwa 5μ nach kürzeren Wellenlängen verschoben. WALD nennt dieses Produkt Lumirhodopsin. Erwärmt man die Lösung im Dunkeln auf -20° , so tritt eine weitere Verschiebung nach kürzeren Wellenlängen ein (Metarhodopsin); erst bei Erwärmung auf Zimmertemperatur erhält man hieraus eine Mischung von regeneriertem Rhodopsin und chemischen Zerfallsprodukten (Retinin + Protein). Da die elektrische Antwort auf den Lichtreiz sehr schnell erfolgt, ist WALD der Meinung, daß die Erregung durch die Bildung des Lumirhodopsins ausgelöst wird und die chemischen Zerfallsprodukte, wie Sehorange, Sehgelb usw. keine Bedeutung für die Erregung selbst besitzen. Dagegen wird durch sie die Erregbarkeit und ihr zeitlicher Verlauf bestimmt. Für das Empfindlichkeitsniveau der Sehzelle (ihren Adaptationszustand) ist es nämlich gleichgültig, ob und wie weit neben der Initialreaktion Sekundärreaktionen eingetreten sind, die den Sehstoff tiefgreifend verändert haben. Für die Geschwindigkeit der Regeneration (den Adaptationsverlauf) ist es jedoch entscheidend, ob und in welchem Umfang Sekundärreaktionen rückgängig gemacht werden müssen.

¹⁾ In lebenden Zellen können elektrische Felder beträchtlicher Größe auftreten: Über Doppelschichten, die aus wenigen Molekellagen bestehen, wurden Potentiale von 100 mV und mehr gemessen.

In der Tat kennt man vom Menschen (s. z. B. WALD und CLARK [19], 1937, CRAWFORD [8], 1947), vom Frosch (RIGGS [13], 1937) und von der isolierten Sehzelle des Molukkenkrebses *Limulus* (HARTLINE und McDONALD [12], 1947) die Erscheinung, daß die Adaptation nach kurzen Reizen hoher Intensität viel schneller verläuft als nach längeren Reizen geringer Intensität. GRANIT [9], [10] (1944, 1947) fand, daß es bei Katze und Meerschweinchen in der Retina Stäbchen gibt, die schnell, und andere Stäbchen, die langsam ihre Empfindlichkeit nach Belichtung wiedergewinnen. Es scheint nicht notwendig, daraus auf verschiedene Sehpurpurarten zu schließen; man kann auch annehmen, daß im ersten Fall die Zellen Mechanismen entwickelt haben, die die Bildung von Sekundärreaktionen verhindern.

Aus diesen Vorstellungen folgt, daß die Vorgänge an lichtempfindlichen Stoffen in lebenden Sehzellen nicht ohne weiteres mit den Vorgängen an gelösten Sehestoffen, wie sie bisher untersucht wurden, vergleichbar sind: Die Primärvorgänge spielen sich an *Strukturen* ab, und die Sehestoffe sind geordnet in sie eingebaut. Nur unter dieser Annahme wird z. B. die Wirkung elektrischer Felder in den Augen von Fliegen und Bienen verständlich. Die Untersuchung der Primärvorgänge in den Augen wird daher vor allem die Tatsachen heranziehen müssen, die für photochemische Vorgänge in Kristallen gelten (Darstellung des gegenwärtigen Standes bei POHL [20]).

Zusammenfassend kann gesagt werden: Der optische Apparat der Insekten besitzt infolge seines anatomischen Baues nur geringe Sehschärfe, im besten Fall $\frac{1}{80}$ derjenigen des Menschen. Diejenigen Insekten, die sich langsam bewegen oder im Dunkeln aktiv sind, begnügen sich damit, daß ihnen ihre Augen nur eine geringe Anzahl von Informationen liefern; sie verfügen meist über andere hochentwickelte Sinnesorgane, mit denen sie sich in ihrer Umgebung orientieren. Die schnell fliegenden Insekten dagegen verschaffen sich die erforderliche große Anzahl von optischen Informationen durch eine rund zehnfache Registriergeschwindigkeit; sie ersetzen das mangelnde räumliche durch ein hohes zeitliches Auflösungsvermögen. Diese geringe Trägheit des Auges, seine Fähig-

keit also, die maximale Erregbarkeit der Sehzellen auch nach intensiven Belichtungen in wenigen Millisekunden wieder herzustellen, wird erreicht, indem die Sekundärprozesse, die sich in der Regel an die Lichtabsorption in den Sehestoffen anschließen, unterbunden werden, so daß jederzeit eine rapide Restitution der Sehestoffe ermöglicht ist. Die Hemmung der Sekundärreaktionen geht von eigenen Ganglienzellen aus, die während der Belichtung elektrisch auf die Sehzellen einwirken.

Literatur.

- [1] ADRIAN, E. D.: Synchronized reactions in the optic ganglion of *Dytiscus*. *J. of Physiol.* **91**, 66 (1937). — [2] AUTRUM, H.: Über Energie- und Zeitgrenzen der Sinnesempfindungen. *Naturwiss.* **35**, 361 (1949). — [3] AUTRUM, H.: Die Belichtungspotentiale und das Sehen der Insekten. *Z. vergl. Physiol.* **32**, 176 (1950). — [4] AUTRUM, H., u. U. GALLWITZ: Zur Analyse der Belichtungspotentiale des Insektenauges. *Z. vergl. Physiol.* **33**, 407 (1951). — [5] AUTRUM, H., u. M. STOECKER: Die Verschmelzungsfrequenzen des Bienenauges. *Z. Naturforsch.* **5b**, 38 (1950). — [6] AUTRUM u. STOECKER: Über optische Verschmelzungsfrequenzen und stroboskopisches Sehen bei Insekten. *Biol. Zbl.* **1952**, 129. — [7] BERNHARD, C. G.: Isolation of retinal and optic ganglion response in the eye of *Dytiscus*. *J. Neurophysiol.* **5**, 32 (1942). — [8] CRAWFORD, B. H.: Visual adaptation in relation to brief conditioning stimuli. *Proc. roy. Soc. Lond., Ser. B* **134**, 283 (1947). — [9] GRANIT, R.: The dark adaptation of mammalian visual receptors. *Acta physiol. scand.* (Stockh.) **7**, 216 (1944). — [10] GRANIT, R.: Sensory mechanisms of the retina. Oxford Univ. Press 1947. — [11] HARTLINE, H. K., and C. H. GRAHAM: Nerve impulses from single receptors in the eye. *J. cell. comp. Physiol.* **1**, 277 (1932). — [12] HARTLINE, H. K., and P. R. McDONALD: Light and dark adaptation of single photoreceptor elements in the eye of *Limulus*. *J. cell. comp. Physiol.* **30**, 225 (1947). — [13] RIGGS, L. A.: Dark adaptation in the frog eye as determined by the electrical response of the retina. *J. cell. comp. Physiol.* **9**, 491 (1937). — [14] ROEDER, K. D.: Synchronized activity in the optic and protocerebral ganglia of the grasshopper *Melanoplus femur-rubrum*. *J. cell. comp. Physiol.* **14**, 299 (1939). — [15] ROEDER, K. D.: The origin of visual rhythms in the grasshopper *Melanoplus femur-rubrum*. *J. cell. comp. Physiol.* **16**, 399 (1940). — [16] SKOGLUND, C. R.: The response to linearly increasing currents in mammalian motor and sensory nerves. *Acta physiol. scand.* (Stockh.) **4**, Suppl. 12 (1942). — [17] VIALLANES, H.: Le ganglion optique de la libellule. *Ann. Sci. nat. Zool. (Paris)* **18** (1884). [18] WALD, G.: The chemistry of rod vision. *Science (Lancaster, Pa.)* **113**, 287 (1951). — [19] WALD, G., and A. B. CLARK: Visual adaptation and chemistry of rods. *J. gen. Physiol.* **21**, 93 (1937). — [20] POHL, R. W.: Einführung in die Physik, Bd. 3, Optik. Berlin: Springer 1948.

Zoologisches Institut der Universität Göttingen.

Eingegangen am 22. September 1951.

Kurze Originalmitteilungen.

Für die Kurzen Originalmitteilungen sind ausschließlich die Verfasser verantwortlich.

Analyse beobachteter Absorptionsschwankungen elektromagnetischer Wellen in der Ionosphäre.

Die Absorption elektromagnetischer Wellen in der Ionosphäre wird bei senkrechtem Einfall der Wellen durch folgenden Ausdruck gegeben^{1), 2)}:

$$\delta = 20 \log_{10} \frac{\mathcal{E}_0}{\mathcal{E}_1} = \left[\frac{A}{(f + |f_L|)^2} + 20 \log_{10} r \right] \text{Dezibel.}$$

Hierin ist:

\mathcal{E}_0 = elektrische Feldstärke in 1 km Entfernung vom Sender,

\mathcal{E}_1 = elektrische Feldstärke der an der Ionosphäre reflektierten Welle,

A = Absorptions- oder Dämpfungswert,

f = Frequenz der Welle in MHz (= 10^6 Hz),

$f_L = \frac{1}{2\pi} \frac{e |\mathfrak{H}|}{m c} \cdot \cos(\delta, \mathfrak{H}) \cdot 10^6$ = Komponente des Vektors der LARMOR-Frequenz der Elektronen im Erd-

Naturwiss. 1952.

magnetfeld $\left(\frac{1}{2\pi} \frac{e |\mathfrak{H}|}{m c} \right)$ in Richtung der Wellennormalen (δ). Für die Praxis wird in Mitteleuropa ein mittlerer Wert von $f_L \approx 1,2$ MHz benutzt, r = Entfernung vom Erdboden zur Ionosphäre und zurück in km.

Auf den Ionosphärenstationen Slough ($\varphi = 51,5^\circ$ Nord, $\lambda = 0,5^\circ$ West) und Singapore ($\varphi = 1,3^\circ$ Nord, $\lambda = 103,8^\circ$ Ost) des Department of Scientific and Industrial Research, London, werden seit längerer Zeit laufend Absorptionsmessungen durchgeführt. Es wird dort täglich um 12.00 Uhr Ortszeit obiger Absorptionswert A gemessen. Veröffentlicht in ³⁾. Eine systematische Analyse [nach einer von BARTELS in ⁴⁾ angegebenen Methode] der bisher veröffentlichten Absorptionsmeßwerte zeigte:

In äquatorialen Breiten (Singapore) erfolgt die Änderung der Absorption in enger Korrelation mit dem 11jährigen Sonnenfleckenzyklus. Die Monatsmittel der Absorptionswerte A zeigen daher nach Elimination der Sonnenstandsabhängigkeit das ganze Jahr hindurch eine enge Korrelation