

Adaptation und Photoregeneration im Fliegenauge*

Gerhard Rosner**

Institut für Tierphysiologie der Ruhr-Universität Bochum, Bochum,
Bundesrepublik Deutschland

Eingegangen am 11. Juli 1975

Adaptation and Photoregeneration in the Eye of the Blow Fly

Summary. The correlation between the P 490 concentration and the sensitivity of the blue-green UV-sensitive photoreceptors Nos. 1—6 of the blow fly *Calliphora* is analysed by adaptation experiments with intracellular recordings.

Chromatic light adaptations lead to specific variations in spectral efficiency curves. The variability in UV and blue-green sensitivity is presumably caused by two independent visual pigment systems in one rhabdomere, by a UV pigment comparable to that of *Ascalaphus*, and by a blue-green pigment comparable to that of *Eledone* (Figs. 1—6).

The sensitivity of the receptor soon after a light adaption (3—10 min) is directly proportional to its respective concentration of visual pigment (Figs. 17, 18). Hence follows that on the one hand each absorbed quantum supplies the receptor potential with the same amount, irrespective of the metarhodopsin-rhodopsin concentration of the rhabdomere membrane present, and on the other hand it provides automatic self-screening by increasing metarhodopsin concentration (Fig. 19a, b).

The temporal adjustment of the visual pigment concentration can be mathematically expressed as a simple photochemical equilibrium reaction. The test results confirm the theoretical data.

Adaptation illuminations with mixtures of blue and red light which approximately simulate the physiological light composition cause a high concentration of visual pigment to be constantly present in the receptor (Fig. 20).

Zusammenfassung. Durch Adaptationsexperimente an den blaugrün-uv-empfindlichen Sehzellen Nr. 1—6 des Fliegenauges (*Calliphora erythrocephala* Meig.) wird der Zusammenhang zwischen Sehfärbstoffgehalt in den Rhabdomeren und der Empfindlichkeit der Rezeptoren analysiert.

Die spektralen Wirksamkeitskurven der Rezeptoren 1—6 verändern sich spezifisch bei chromatischer Helladaptation. Die Variabilität von UV- und Blaugrün-Empfindlichkeit weist auf zwei unabhängige Sehfärbstoffe im Rhabdomer hin. Wobei das UV-Pigment mit dem von *Ascalaphus* und das blaugrün-Pigment mit dem von *Eledone* vergleichbar sein dürfte (Abb. 1—6).

Kurze Zeit nach einer Helladaptation (3—10 min) ist die Empfindlichkeit der Rezeptoren direkt proportional der jeweiligen P 490-Konzentration (Abb. 17, 18). Hieraus folgt, daß jeder Quantentreffer am Sehpigment den gleichen Beitrag zur Reizantwort zum Rezeptorpotential liefert unabhängig vom jeweiligen Metarhodopsingehalt der Rhabdomerenmembran und weiterhin, daß das Metarhodopsin M 560 im Rhabdomer wie ein Schirmpigment wirkt (Abb. 19a, b).

Die zeitliche Einstellung der Sehfärbstoffkonzentration während einer Belichtung läßt sich durch eine einfache photochemische Gleichgewichtsreaktion zwischen P 490 und M 560 beschreiben. Die Meßdaten stimmen mit den theoretischen Werten überein.

* Dissertation der Abteilung für Biologie der Ruhr-Universität Bochum.

** Herrn Prof. Dr. K. Hamdorf danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit. Die Arbeit wurde mit Geräten durchgeführt, die ihm von der Deutschen Forschungsgemeinschaft zur Verfügung gestellt waren (im Rahmen des Schwerpunktprogramms „Rezeptorphysiologie“ und SFB-114).

Monochromatische Mischlichter, die annähernd die physiologischen Strahlungsbedingungen simulieren, verursachen im Rezeptor hohe P 490-Konzentrationen und entsprechend niedrige M 560-Konzentrationen.

Einleitung

Die schnelle Adaptation der Photorezeptoren von Insekten konnte bereits Autrum (1950) bei den ersten Untersuchungen über das ERG des Fliegenauges feststellen. Die Dauer der Dunkeladaptation ist artspezifisch, z.B. wurde bei der Fliege (Hamdorf und Kaschef, 1965) eine fünffach schnellere Wiederkehr der Empfindlichkeit festgestellt, als bei der Biene (Goldsmith, 1963). Ebenfalls wurde für das *Drosophila*- und *Aeschna*-Auge ein schneller Anstieg der Empfindlichkeit nach vorausgegangener Helladaptation bestimmt (Cosens *et al.*, 1971; Autrum und Kolb, 1972). Die Vermutung, daß nach Helladaptation die Empfindlichkeit der Rezeptoren von der jeweiligen Konzentration an Sehfärbstoff abhängig ist, konnten Hamdorf, Gogala und Schwemer (1971) am UV-empfindlichen *Ascalaphus*-Auge bestätigen. Diese elektrophysiologischen Versuche an *Ascalaphus* zeigen, daß durch Belichtung mit 480 nm die durch anhaltende UV-Adaptation gedrückte UV-Empfindlichkeit wieder auf maximale Werte gebracht werden kann. Bei *Ascalaphus* ist die photochemische Regeneration notwendig, um den UV-Sehfärbstoffgehalt im Rezeptor aufrecht zu erhalten (Hamdorf und Gogala, 1973). Die photochemische Regeneration konnte auch am Sehfärbstoffextrakt (Schwemer, Gogala und Hamdorf, 1971) nachgewiesen werden, und es gelang, das Sehpigment als Retinaleiweißfarbstoff zu identifizieren. Ebenfalls konnte bei *Deilephila* eine photochemische Regeneration des Sehfärbstoffes sowohl durch spektralphotometrische Messungen an den Farbstoffextrakten (Schwemer und Paulsen, 1973) als auch durch elektro-physiologische Experimente (Höglund, Hamdorf und Rosner, 1973) gezeigt werden. In der zuletzt genannten Arbeit wurde auch die Rezeptorpopulation mit Hilfe selektiver Adaptation untersucht. Wie bereits Menzel (1971) bei der Wespe, so konnten auch Höglund, Hamdorf und Rosner (1973) bei *Deilephila* drei Rezeptortypen, einen UV-, Blau- und Grünrezeptor, nachweisen. Diese drei Rezeptortypen ergeben bei Summenableitungen eine zweigipflige Wirksamkeitskurve mit einem schwachen Maximum im UV-Bereich und einem breiten Maximum im Grün-Gelb-Bereich. Da auch von *Calliphora* eine zweigipflige Wirksamkeitskurve abgeleitet werden kann, liegt die Vermutung nahe, daß auch hier verschiedene Rezeptortypen vorliegen. Dafür sprechen die ersten intrazellulären Ableitungen (Burkhardt, 1962), in denen drei verschiedene Rezeptortypen festgestellt wurden, die alle hohe spektrale Empfindlichkeit im UV-Bereich, aber drei verschiedene Maxima im sichtbaren Bereich aufweisen. Dagegen konnte nach den Messungen von McCann und Arnett (1972) und Dörrscheidt-Käfer (1972) nur ein Rezeptortyp mit einer zweigipfligen Empfindlichkeitskurve (Maxima bei 350 nm und 480 nm bzw. um 490 nm) festgestellt werden. Es ist somit wahrscheinlich, daß im Rhabdomer zwei verschiedene Sehfärbstoffe vorliegen.

In der folgenden Arbeit sollte geprüft werden, welche Zusammenhänge zwischen dem Verlauf von Hell- bzw. Dunkeladaptation und dem Sehfärbstoffumsatz im Rezeptor besteht. Im ersten Teil wird vergleichend die Änderung der spektralen Wirksamkeit bei extra- bzw. intrazellulären Ableitungen während farbiger

Helladaptation behandelt. Im zweiten Teil werden die Zusammenhänge zwischen dem Dunkeladaptationsverlauf, der Strahlungsintensität und den Wellenlängen analysiert.

Material und Methode

Für die Versuche wurden Weibchen von *Calliphora erythrocephala* Meig., Mutante *chalky* verwendet. Die Präparation für die intrazelluläre Ableitung wurde bereits bei Dörrscheidt-Käfer (1972), die für die extrazellulären Ableitungen (monophasische Rezeptorpotentiale) bei Hamdorf and Rosner (1973) veröffentlicht. Bei den selektiven Adaptationsversuchen wurde das Fliegenauge jeweils vor der Registrierung des Wirksamkeitsspektrums 1 min helladaptiert. Die Testreize (300 msec) wurden von einem quantengleich abgestimmten Spektrum gewonnen, wobei die Zeitdauer vom ersten Lichtreiz (338 nm) bis zum Ende des letzten Lichtreizes (608 nm) 40 sec betrug. Für die Auswertung wurde die Amplitude der „fast transient component“ verwendet (s. auch Höglund, Hamdorf und Rosner, 1973).

Vor jedem Experiment wurden die Fliegenaugen mit 591 nm 2 min belichtet und nach einer Dunkelpause von ca. 10 min wurde mit der Versuchsreihe begonnen. Diese Präparate werden im folgenden als „dunkeladaptiert“ bezeichnet.

Um hinreichende Intensitäten zu erreichen, wurden bei dem in Abb. 4 dargestellten Versuch auch Kantenfilter GG 495, OG 550, OG 590 und ein UV-Filter UG 11 verwendet.

Ergebnisse

I. Extrazelluläre Messungen

1. Die Abhängigkeit der spektralen Wirksamkeitskurve von der Wellenlänge des Adaptationslichtes während der Helladaptation

Abb. 1a zeigt den Verlauf der spektralen Wirksamkeitskurven während Helladaptation mit verschiedenen Wellenlängen (348 nm, 411 nm, 500 nm und 553 nm). Die Intensitäten der fünf Adaptationslichter wurden vor dem Versuch so abgestimmt, daß sie gleichhohe Reizantworten (fast transient component) lieferten. Die Adaptationslichter waren somit bezüglich ihrer elektrischen Signalauslösung wirkungsgleich. Der Vergleich der Wirksamkeitsspektren während langwelliger Belichtung mit 553 nm und 500 nm (Kurven b und c) mit dem Spektrum des „dunkeladaptierten“ Auges (Kurve a) zeigt, daß die Reizantworten im UV-Bereich und auch im langwelligeren Bereich nahezu gleich stark gedrückt werden. Bei Belichtung mit 411 nm (Kurve e) tritt das Minimum des Wirksamkeitsspektrums etwas stärker hervor (s. auch Abb. 1b). Bei Adaptation mit 453 nm (Kurve d) werden die Reizantworten im Langwelligeren stärker gedrückt als im Kurzwelligen, während bei Belichtung mit 348 nm im UV-Bereich eine stärkere Reduktion der Reizantworten erfolgt als im sichtbaren Teil des Spektrums (s. auch Abb. 2a und 1b). Bei allen in Abb. 1a gezeigten spektralen Wirksamkeitskurven liegen die Maxima im UV-Bereich bei 350 nm, im sichtbaren Bereich des Spektrums um 480 nm.

Wird, wie in Abb. 2a u. b gezeigt, die Intensität der Adaptationslichter (453 nm, 500 nm und 553 nm) schrittweise erhöht, werden in zunehmendem Maße die Reizantworten im langwelligeren Bereich des Wirksamkeitsspektrums gedrückt, während sie im UV-Bereich relativ ansteigen. Mit der Reduktion der Reizantworten (bei der rel. I 0,5 und 1,0) im Langwelligeren erfolgt gleichzeitig eine Verschiebung des Maximums von 480 nm nach 460 nm. Deutlicher kommt diese Maximumverschiebung in Abb. 2b zum Ausdruck, wo die Wirksamkeits-

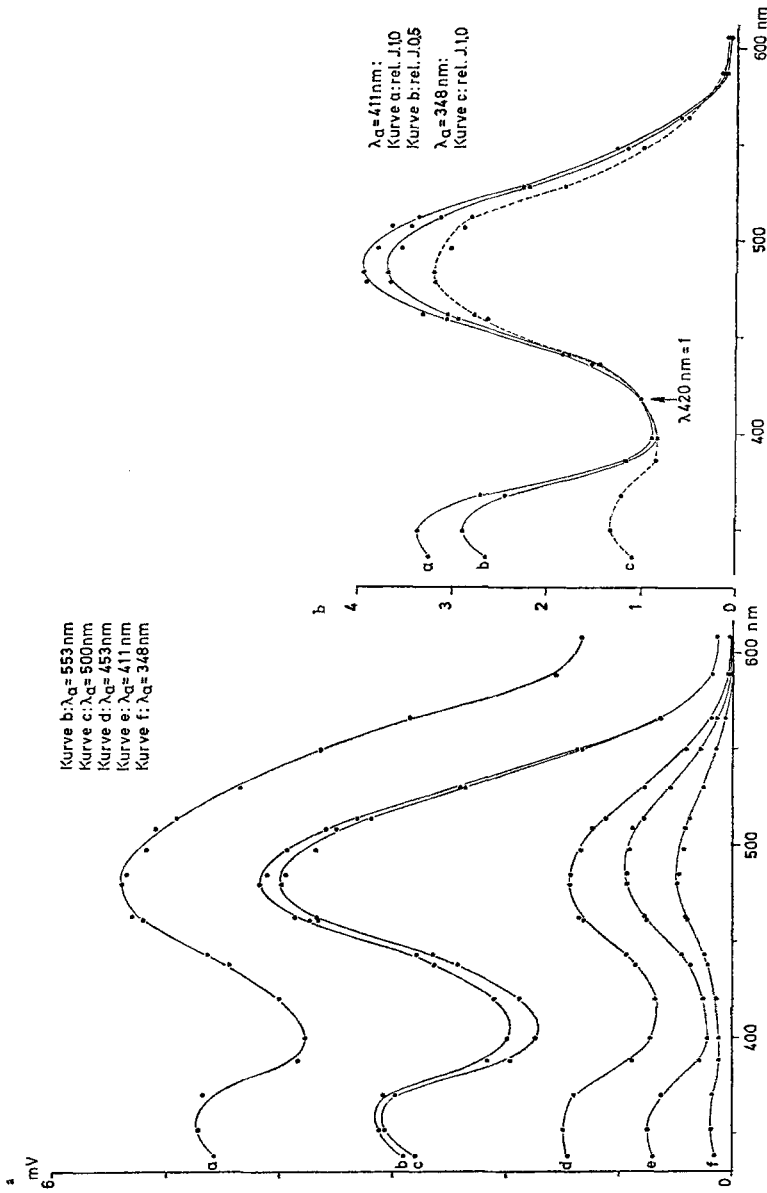


Abb. 1. (a) Die Abhängigkeit der spektralen Wirksamkeitskurve von monochromatischer Helladaptation. Kurve a gibt das Wirkspektrum des „dunkeladaptierten“ Auges wieder. Kurven b–f wurden bei Adaptation mit wirksamkeitsgleich abgestimmten Reizlichtern der Wellenlänge 553 nm (Kurve b), 500 nm (Kurve c), 453 nm (Kurve d), 411 nm (Kurve e) und 348 nm (Kurve f) aufgenommen. Ordinate: mV der monophasischen Reizantwort. Abszisse: Wellenlänge der quantengleichen Reizlichter. (b) Die Abhängigkeit der spektralen Wirkspektralkurven von der Wellenlänge und der Intensität der Adaptationslichter 411 nm und 348 nm. In der Abbildung sind die Wirkspektralkurven bei Adaptation mit 348 nm (Kurve c bei der rel. I 1,0) und bei Adaptation mit 411 nm (Kurve a und b bei der rel. I 1,0 und 0,5) dargestellt. Ordinate: Rel. Reizantwort bezogen auf 420 nm = 1. Abszisse: Wellenlänge der quantengleichen Reizlichter

spektren während der Adaptation mit 553 nm auf die jeweilige Reizantwort bei 480 nm normiert wurden. Bei der Adaptation mit 553 nm der rel. I 0,031 und 0,125 liegt das Maximum noch bei 480 nm. Eine weitere Steigerung der rel. I auf 0,5 und 1,0 bewirkt, wie bereits erwähnt, eine deutliche Verschiebung des Maximums um 20 nm zum Kurzwelligen hin. Damit ist gleichzeitig ein starker relativer Anstieg der Reizantworten im UV-Bereich des Spektrums verbunden.

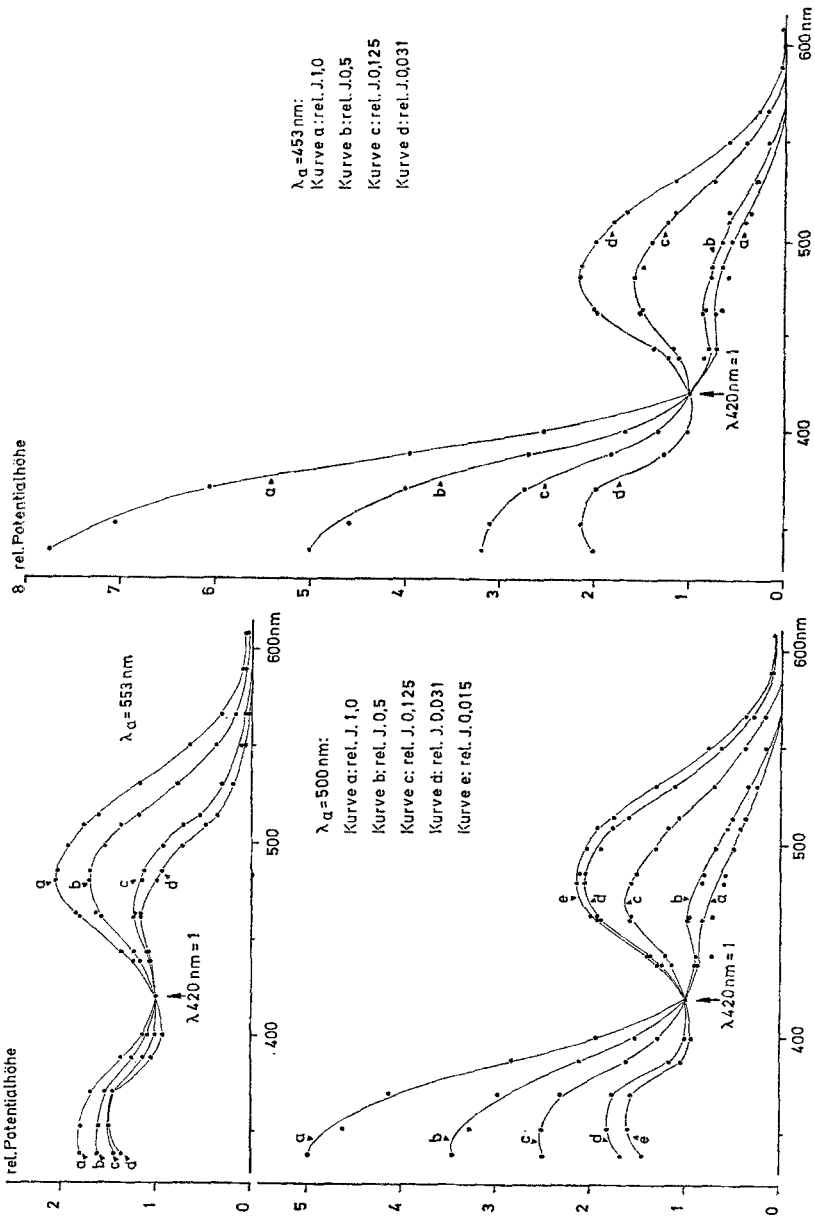


Abb. 2a. Die Abhängigkeit der spektralen Wirksamkeitskurve von der Wellenlänge und der Intensität der Adaptationslichter 453 nm, 500 nm und 553 nm. In der linken Hälfte der Abbildung sind die Wirksamkeitskurven bei Adaptation mit 553 nm (Kurven a, b, c und d bei der rel. I 1,0; 0,5; 0,125 und 0,031) und mit 500 nm (Kurven a, b, c, d und e bei der rel. I 1,0; 0,5; 0,125; 0,031 und 0,015) dargestellt und in der rechten Hälfte die Wirksamkeitskurven bei Adaptation mit 453 nm (Kurven a, b, c und d bei der rel. I 1,0; 0,5; 0,125 und 0,031). Alle Wirksamkeitskurven wurden auf die Reizantwort bei 420 nm normiert (420 nm = 1). Ordinate: relative Reizantwort bezogen auf 420 nm = 1. Abszisse: Wellenlänge der quantengleichen Reizlichter

2. Die Abhängigkeit der spektralen Wirksamkeitskurven von der Wellenlänge des Adaptationslichtes nach der Helladaptation

Wie in Abb. 1 a gezeigt, tritt während einer Helladaptation mit verschiedenen monochromatischen Lichtern eine spezifische Reduktion der Reizantworten auf. Dieser Einfluß der Helladaptation auf die Amplitudenhöhe des Wirksamkeitsspektrums ist mit dem Abschalten des Adaptationslichtes nicht erloschen, sondern er bestimmt, wie Abb. 3 zeigt, auch den Verlauf der Dunkeladaptation.

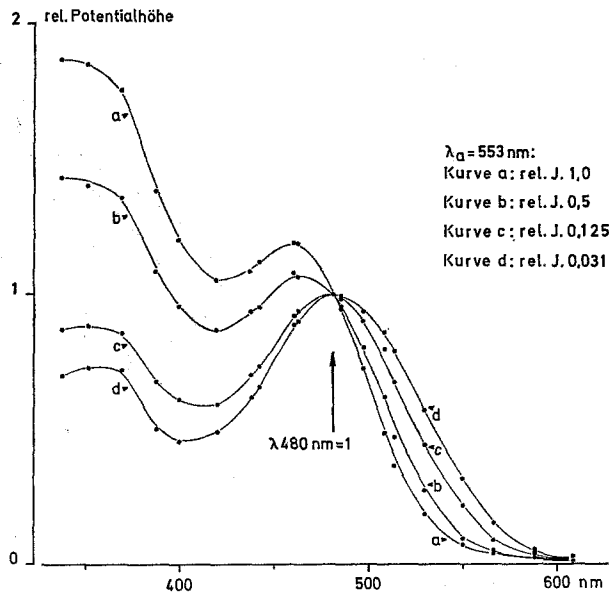


Abb. 2b. Die Abhängigkeit der spektralen Wirksamkeitskurve von der Wellenlänge und der Intensität des Adaptationslichtes 553 nm. Die in dieser Abbildung dargestellten Wirksamkeitskurven sind identisch mit denen in Abb. 2a, es wurde lediglich die Normierung geändert: 480 nm = 1 anstelle von 420 nm = 1. Ordinate: rel. Reizantwort bezogen auf 480 nm = 1. Abszisse: Wellenlänge der quantengleichen Reizlichter

Die Kurven b und c zeigen die spektralen Wirksamkeiten während der Adaptation mit 453 nm bzw. 591 nm. Die Kurven b_1 und c_1 wurden direkt nach Abschalten des Adaptationslichtes aufgenommen, beginnend von 338 nm und endend bei 608 nm (die Meßzeit zur Aufnahme des Spektrums betrug jeweils 40 sec). Die Spektren b_2 bzw. c_2 wurden jeweils zwischen der 120.—160. sec nach der Adaptation gewonnen. Diese Kurven sind identisch mit denen, die nach der 6.—7. min aufgenommen wurden. Nach Helladaptation mit 453 nm (Kurve b_2) sind die Amplituden der spektralen Wirksamkeitskurven insgesamt niedriger als nach Belichtung mit 591 nm (Kurve c_2). Auch längere Dunkeladaptation (15 min) führte zu keinem weiteren Anwachsen der Wirksamkeitskurven. Erst durch anschließende langwellige Bestrahlung (591 nm) wachsen (innerhalb 120 sec, s. Abb. 3) die Amplituden der spektralen Wirksamkeitskurve bis zu den Werten des „dunkeladaptierten“ Auges. Kurzwellige blaue Strahlung hat also über längere Zeit anhaltende helladaptive Wirkung, während langwellige gelbrote Strahlung „dunkeladaptierend“ wirkt (s. auch Hamdorf und Rosner, 1973, Abb. 1).

II. Intrazelluläre Messungen

1. Die Abhängigkeit der spektralen Wirksamkeitskurven während monochromatischer Helladaptation

Wie bei den extrazellulär aufgenommenen Wirksamkeitsspektren zeigen auch die intrazellulär aufgenommenen eine deutliche Zweigipfligkeit. Ein Maximum

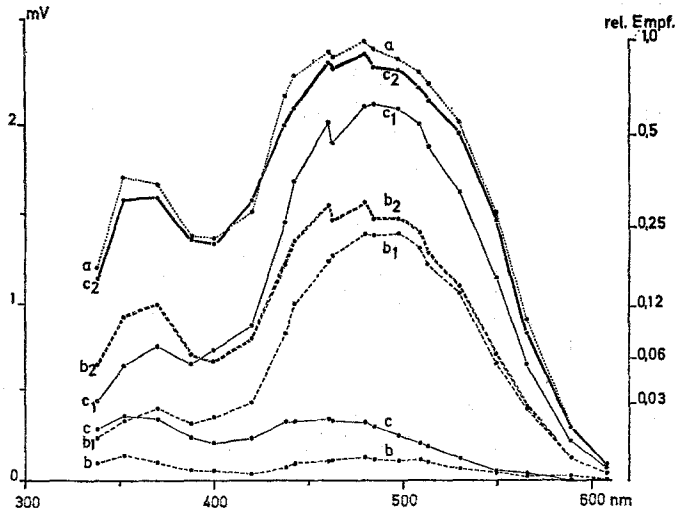


Abb. 3. Spektrale Wirksamkeitskurven nach monochromatischer Helladaptation. Kurve a = Wirksamkeitskurve des „dunkeladaptierten“ Auges, Kurve b = Wirksamkeitskurve während der Adaptation mit 453 nm, Kurve b_1 = Wirksamkeitskurve sofort nach Abschalten des Adaptationslichtes (453 nm) aufgenommen, Kurve b_2 = Wirksamkeitskurven nach 120—160 sec bzw. 400 sec nach Ende der Adaptation (453 nm) aufgenommen, Kurve c = Wirksamkeitskurve während Belichtung mit 591 nm, Kurve c_1 und c_2 = Wirksamkeitskurven, aufgenommen nach gleichen Zeiten wie bei $b_{1,2}$. Linke Ordinate: mV. Rechte Ordinate: rel. Empfindlichkeit. Abszisse: Wellenlänge der quantengleichen Reizlichter

liegt um 350 nm und ein zweites im sichtbaren Bereich bei 485 nm (s. dazu Dörrscheidt-Käfer, 1972). Diese Zweigipfligkeit kommt bei der Bestimmung der relativen spektralen Empfindlichkeit noch stärker zum Ausdruck.

Die Potentialform variiert scheinbar mit der Wellenlänge. Diese Variation beruht im wesentlichen auf einer Intensitätsabhängigkeit. So ist die deutliche Abweichung der Potentialform z.B. bei 608 nm zu erkennen. Hier fehlt die dynamische Spitze des Potentials, doch bei höheren Reizintensitäten tritt diese auch bei der Wellenlänge 608 nm auf.

Werden die Rezeptoren monochromatisch oder farbig adaptiert, so sind bestimmte Veränderungen in der spektralen Wirksamkeit zu beobachten. Es verändert sich die Potentialform und die Relation der Amplituden der verschiedenen Potentialkomponenten. Abb. 4 zeigt eine Reihe von Adaptationsversuchen mit monochromatischen und farbigen Lichtern (hergestellt durch Linien- bzw. Kantenfilter). Allgemein zeigen im helladaptierten Zustand die Potentiale eine phasische „off“ Komponente. Bei dieser „off“ Komponente vermindert sich die Depolarisation fast bis zum Ruhepotential (s. Abb. 5). Im „dunkeladaptierten“ Zustand bewirken die Reizlichter 338 nm und 608 nm Amplituden von ca. 30 bzw. 17 mV. Wird mit 430 nm adaptiert, so antwortet die Zellmembran auf den Dauerreiz mit einer Depolarisation von ungefähr 10 mV. Die aufgesetzten Reizlichter (338 nm und 608 nm) bedingen jetzt ähnlich hohe Spitzenwerte von 28 bzw. 19 mV. Die „off“-Antwort von 338 nm geht nahe an das Ruhepotential heran,

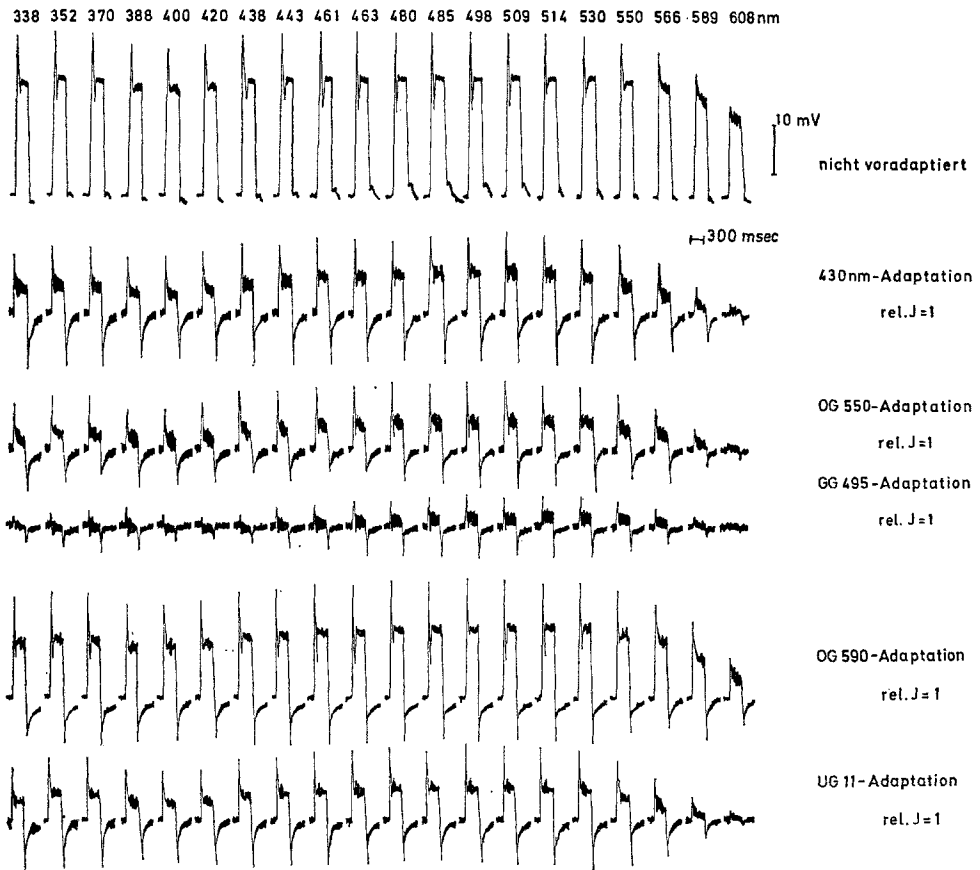


Abb. 4. Die Abhängigkeit der spektralen Wirksamkeit während der Adaptation mit monochromatischen oder farbigen Lichtern. Reihe 1 zeigt die Reizantworten eines Rezeptors auf quantengleiche Spektralreize von 338—608 nm. Die relativ geringen Unterschiede in den Amplituden der spektralen Reizantworten sind durch die verwendeten hohen Reizantworten des quantengleichen Spektrums bedingt. In der 2.—6. Reihe sind die Antworten des Rezeptors bei Adaptation mit 430 nm, OG 550, GG 495, OG 590 und UG 11 (ultraviolett Licht) dargestellt. Reizdauer der spektralen Lichtreize 300 msec

während die „off“-Antwort von 608 nm wesentlich kleiner ist. Auch die „off“-Antwort auf den Adaptationsreiz schwingt nur wenig (um ca. 3 mV) über das Ruhepotential hinaus. Die „off“-Antwort der Testreize beruht somit nicht auf einer echten Hyperpolarisation, sondern sie ist abhängig von der Stärke der Vordepolarisation durch das Adaptationslicht.

Aus dem Versuch von Abb. 4 ist eine λ -spezifische Beeinflussung des Wirksamkeitsspektrums nicht eindeutig zu erkennen. Eine Belichtung mit monochromatischen und farbigen Lichtern der verschiedenen Spektralbereiche führt scheinbar nur zu einer mehr oder weniger intensitätsbedingten Reduktion der Amplituden. Einen sehr deutlichen Effekt kann man bei der Adaptation mit 513 nm in Abhängigkeit von der Intensität feststellen. Der Versuch in Abb. 6 zeigt näm-

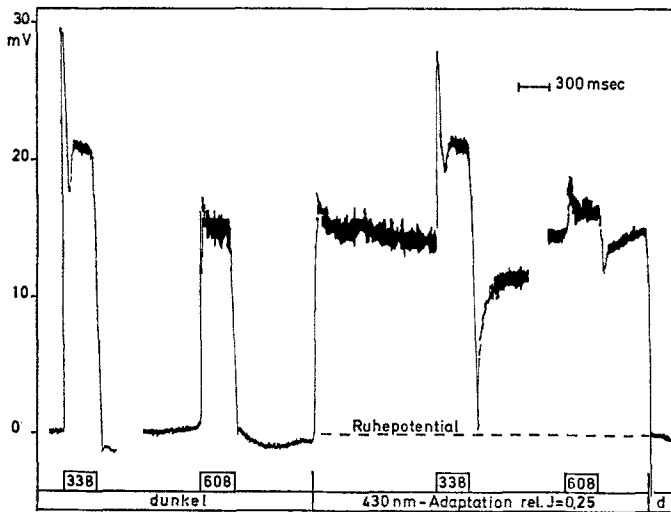


Abb. 5. In dem linken Teil der Abbildung (gekennzeichnet durch „dunkel“) sind die erste und letzte Reizantwort (338 nm und 608 nm) aus einem Wirksamkeitsspektrum eines „dunkeladaptierten“ Rezeptors dargestellt. Nach Abschalten des Adaptationslichtes (450 nm) depolarisiert die Rezeptormembran und der gleichzeitig gegebene spektrale UV-Reiz bedingt eine Reizantwort, die in ihrer „off“-Komponente fast den Wert des Ruhepotentials (gestrichelte Linie) erreicht. Nach Abschalten des Adaptationslichtes erreicht der Rezeptor wieder den gleichen Ruhepotentialwert, wie vor der Adaptation

lich, daß bei Helladaptation mit steigender Intensität des monochromatischen Adaptationslichtes die Reizantworten auf die spektralen Testreize (quanten- gleich abgestimmt) sich spezifisch ändern. Bis zu einer Intensität des Adaptations- lichtes von 0,05 relativer Intensität nehmen die Amplituden der Komponenten der dynamischen „transient“-Antwort kontinuierlich ab, die der „off“-Antwort zu. Bei der relativen Intensität 0,5 und 1,0 treten im UV-Bereich keine „transient“- Antworten mehr auf, und auch die „off“-Antworten sind reduziert. Die steady- state Komponente ist negativ gerichtet. Nur im sichtbaren Bereich zwischen 460 nm und 550 nm bleiben die Polaritäten aller Komponenten erhalten. Dieser Versuch zeigt also, daß mit steigender Intensität der monochromatischen Be- leuchtung bestimmte Komponenten („transient“ und „off“) im UV-Bereich sehr stark reduziert sind und die „steady-state“-Antwort in der Polarität umkehrt, also die Membrandepolarisation vermindert.

2. Das Empfindlichkeitsverhalten der Rezeptoren nach monochromatischer Helladaptation

Wird ein Rezeptor mit schwachem Testreiz (450 nm, 60 msec, 1 Hz) gereizt, so antwortet er mit konstanten monophasischen Potentialen. Wird kurzzeitig mit 461 nm helladaptiert, so werden die Reizantworten so stark gedrückt (s. Abb. 7), daß sie vom Rauschen nicht mehr zu unterscheiden sind. Nach Abschalten des Adaptationslichtes steigen die Reizantworten rasch an und erreichen nach 3 min einen Endwert, der sich über längere Zeit (10 min und mehr) kaum än-

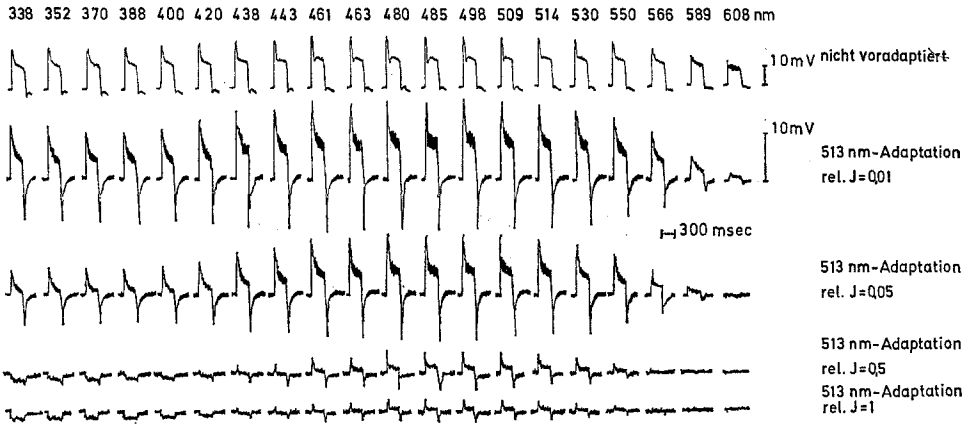


Abb. 6. Die Abhängigkeit der spektralen Wirksamkeit während der Adaptation mit 513 nm bei stufenweiser Erhöhung der Lichtintensität. In der ersten Reihe sind die Reizantworten des „dunkeladaptierten“ Rezeptors dargestellt. In den Reihen 2—5 ist die Wirkung stufenweiser Erhöhung der Intensität (von 0,01—1,0) auf die Form und die Amplituden des Rezeptorpotentials gezeigt

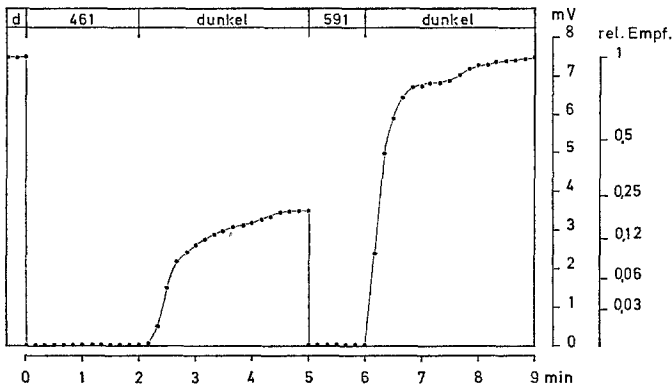


Abb 7. Dunkeladaptationsverlauf nach monochromatischer Helladaptation mit den Wellenlängen 461 und 591 nm (Erklärung siehe Text). Ordinate: Versuchsablauf in Minuten. Abszisse: mV-Angabe der Reizantwort. Skala rel. Empfindlichkeit: Amplituden der Reizantworten des „dunkeladaptierten“ Rezeptors bei Schwächung des Testreizes mit 50% Neutralgraufiltern

dert. Dieser Endwert liegt weit unter dem Amplitudenwert des Ausgangspotentials. Wird anschließend 1 min langwellig z.B. mit 591 nm belichtet, so gehen die Reizantworten, wie bei der Adaptation mit 461 nm im Rauschen unter. Im Dunkeln wachsen dann die Amplituden sehr rasch an und erlangen nach zwei bis 3 min bereits den Ausgangswert (s. Abb. 7). Blaues Licht hat also, wie bereits bei extrazellulären Ableitungen gezeigt werden konnte (Hamdorf, Rosner, 1973, Abb. 1), eine anhaltende adaptive Wirkung, während Licht des gelbroten Spektralbereiches die Empfindlichkeit des Rezeptors regeneriert.

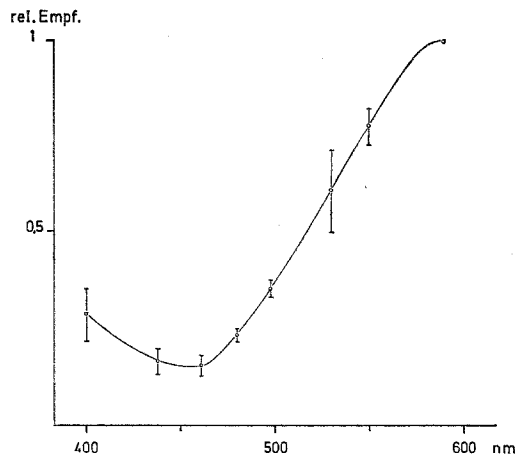


Abb. 8. Relative Empfindlichkeit des Rezeptors in Abhängigkeit von der Wellenlänge des quantengleichen Adaptationslichtes. Die Kurve ist eine Mittelwertskurve aus acht Versuchen. Die Balken geben die Streuung der Mittelwerte an. Ordinate: Rel. Empfindlichkeit bezogen auf die Empfindlichkeit drei Minuten nach Belichtung mit 591 nm. Abszisse: Wellenlänge des quantengleichen Adaptationslichtes

Zu sehr ähnlichem Versuchsergebnis gelangt man, wenn über eine längere Zeitspanne hin die Dunkeladaptation nach Helladaptation mit 461 nm und 591 nm verfolgt wird. Bei Dunkelpausen von 15 min wurde nach Belichtung mit 461 nm von der 3.—15. min eine weitere geringe Amplitudenzunahme von 0,3 mV beobachtet und nach Belichtung mit 591 nm von der 3.—15. min von 0,1 mV. Wobei die Erhöhung um 0,3 mV einer Empfindlichkeitssteigerung von 9% binnen 12 min und die um 0,1 mV von 3,5% entspricht. Es erschien daher eine Begrenzung der Dunkeladaptationszeiten bei den nachfolgenden Versuchen auf 3 min gerechtfertigt zu sein.

Bei allen folgenden Versuchen wurde die Empfindlichkeit der Rezeptoren mit Hilfe der jeweils gemessenen Intensitätsamplitudenfunktion bestimmt (s. Hamdorf, Rosner, 1973).

3. Die Abhängigkeit der Empfindlichkeit

von der Wellenlänge quantengleicher monochromatischer Adaptationslichter

Adaptiert man einen Rezeptor nacheinander mit verschiedenen monochromatischen Lichtern, so stellen sich in den Dunkelperioden von 2—3 min λ -spezifische Empfindlichkeitswerte ein. Dies zeigt Abb. 8, aus der zu ersehen ist, daß die relative Empfindlichkeit kontinuierlich von langwelligen (591 nm) zu kurzwelligen (460 nm) Adaptationslichtern abnimmt, bei 460 nm ein Minimum durchläuft und zu 400 nm wieder ansteigt. Um dieses Minimum zu sichern, wurden insgesamt 8 Rezeptoren untersucht.

Licht der Wellenlänge 461 nm hat also die stärkste adaptive Wirkung, während die Wellenlänge 591 nm die Empfindlichkeit eines „dunkeladaptierten“ Rezeptors nicht beeinträchtigt. Die adaptive Wirkung einer Blaustrahlung wird durch die Belichtung mit 591 nm wieder aufgehoben. Aus diesem Grund wurden die Rezeptoren vor Versuchsbeginn stets mit 591 nm vorbelichtet. Somit waren für alle Experimente vergleichbare Ausgangsbedingungen gegeben. An dieser Stelle sei vermerkt, daß auch noch extrem langwellige Belichtung (665 nm) dunkeladaptierend wirkt.

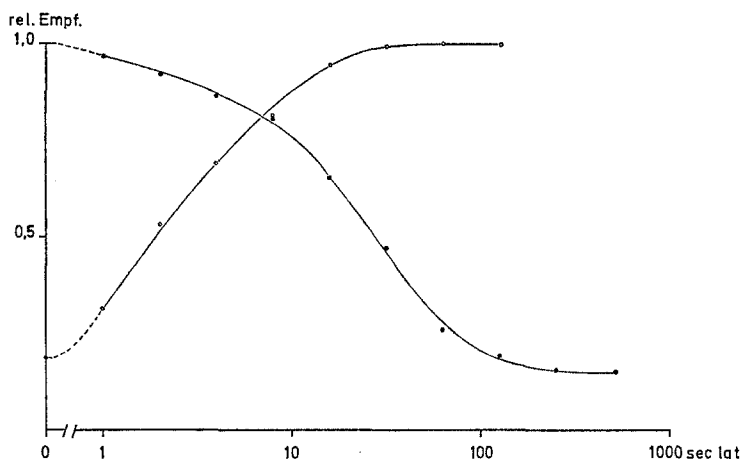


Abb. 9. Empfindlichkeitsverhalten der Rezeptoren nach Adaptation mit 461 nm und 591 nm unter Variation der Belichtungszeiten. Kurve I (Punkte) zeigt die Abnahme der Empfindlichkeit nach Helladaptation mit 461 nm. Kurve II (Kreise) zeigt die Zunahme der Empfindlichkeit nach Helladaptation mit 591 nm, wobei der Rezeptor bereits mit 461 nm (zwei Minuten) helladaptiert war. Ordinate: rel. Empfindlichkeit bezogen auf die Empfindlichkeit des „dunkeladaptierten“ Rezeptors. Abszisse: Belichtungszeit mit 591 nm bzw 461 nm in sec

4. Das Empfindlichkeitsverhalten der Rezeptoren nach Adaptation mit 461 nm und 591 nm bei verschiedenen Belichtungszeiten

Die nach einer Helladaptation erreichten Empfindlichkeiten sind nicht nur abhängig von der Wellenlänge des Adaptationslichtes, sondern auch von der jeweils eingestrahlt Lichtmenge der Adaptation. Dies zeigt der Versuch von Abb. 9 (Kurve I) bei dem ein mit 591 nm voradaptierter Rezeptor mit der Wellenlänge 461 nm belichtet wurde, wobei die Intensität (rel. $I = 1,0$) des Adaptationslichtes konstant gehalten und die Belichtungszeit ausgehend von 1 sec — bis zu 256 sec — jeweils verdoppelt wurde. In Abb. 9 sind die Empfindlichkeitswerte, die der Rezeptor nach jeweils 3 min Dunkelperiode erreicht, als Funktion der Helladaptationsdauer aufgetragen. Die relative Empfindlichkeit 1,0 entspricht dabei der Empfindlichkeit des „dunkeladaptierten“ Rezeptors. Der Kurvenverlauf ist s-förmig und nähert sich asymptotisch einem Grenzwert von 0,15 relativer Empfindlichkeit. 2 min Adaptation mit 461 nm reichen somit aus, um nahezu diesen Grenzwert zu erreichen.

Kurve II in Abb. 9 zeigt die regenerierende Wirkung des gelbroten Lichtes (591 nm), bei konstanter Intensität, in Abhängigkeit von der Helladaptationsdauer. Die Empfindlichkeit des Rezeptors wächst mit zunehmender Belichtungsdauer sehr steil an und nähert sich ab der 32. sec dem Grenzwert 1,0 relativer Empfindlichkeit. 64 sec Gesamtbelichtung mit 591 nm reichen aus, um maximale Amplituden zu erreichen.

5. Das Empfindlichkeitsverhalten der Photorezeptoren in Abhängigkeit von der Intensität der Adaptationslichter (461 nm bzw. 591 nm)

Der Verlauf der Empfindlichkeitszunahme nach Helladaptation mit 461 nm fallender Intensität geht aus Abb. 10 (Kurven 1—5) hervor. Nach jeder ein-

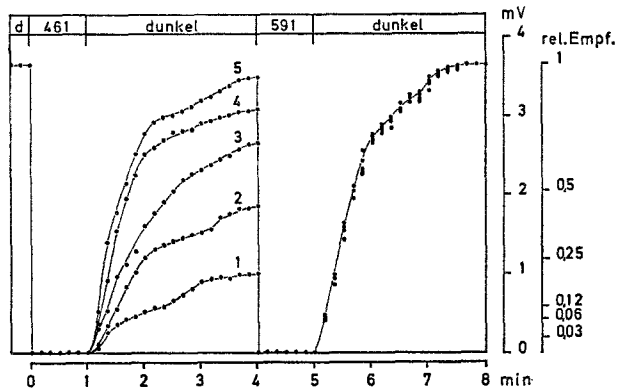


Abb. 10. Empfindlichkeitsverhalten der Photorezeptoren nach Adaptation mit 461 nm bei konstanter Belichtungszeit und unterschiedlicher Intensität des Adaptationslichtes. Dunkeladaptationsverlauf nach einer einminütigen Belichtung mit 461 nm und der rel. $I = 1$ (Kurve 1), rel. $I = 0,5$ (Kurve 2), rel. $I = 0,25$ (Kurve 3), rel. $I = 0,12$ (Kurve 4), rel. $I = 0,012$ (Kurve 5). Nach jeder Blaubelichtung wurde durch eine einminütige Adaptation mit 591 nm die Ausgangsempfindlichkeit wieder eingestellt. Diese Dunkeladaptationsverläufe sind in der rechten Hälfte der Abbildung dargestellt. Ordinate: mV der Reizantwort mit Skala der rel. Empfindlichkeit des „dunkeladaptierten“ Rezeptors. Abszisse: Zeitskala in min

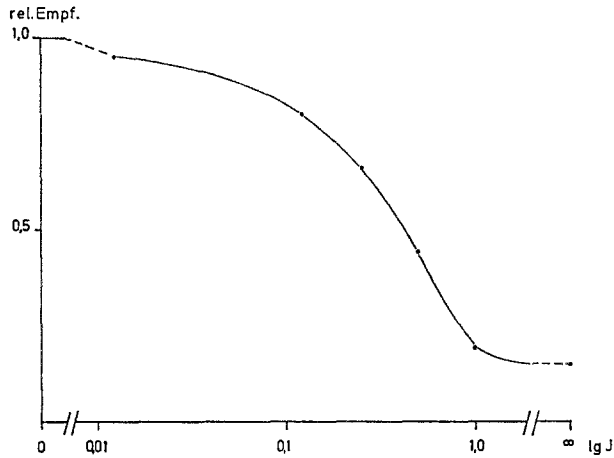


Abb. 11. Die relative Empfindlichkeit des Rezeptors in Abhängigkeit von der Intensität des Adaptationslichtes (461 nm) drei min nach der Belichtung. Die Empfindlichkeitswerte wurden über die Intensitätsamplitudenfunktion (Skala der Abb. 11) ermittelt. Ordinate: rel. Empfindlichkeit. Abszisse: Intensität des Adaptationslichtes

minütigen Blauadaptation und 3 min Dunkelperiode wurde 1 min lang mit 591 nm regeneriert.

Die Empfindlichkeit des Rezeptors, aus den Kurven 1—5 bei der 4. min aus Abb. 10 mit Hilfe der Intensitätsamplitudenfunktion bestimmt, ist in Abb. 11 dargestellt. Der Vergleich dieser Funktion mit der aus Abb. 9 zeigt, daß die Verläufe außerordentlich ähnlich sind und somit die Intensität mit der Belichtungs-

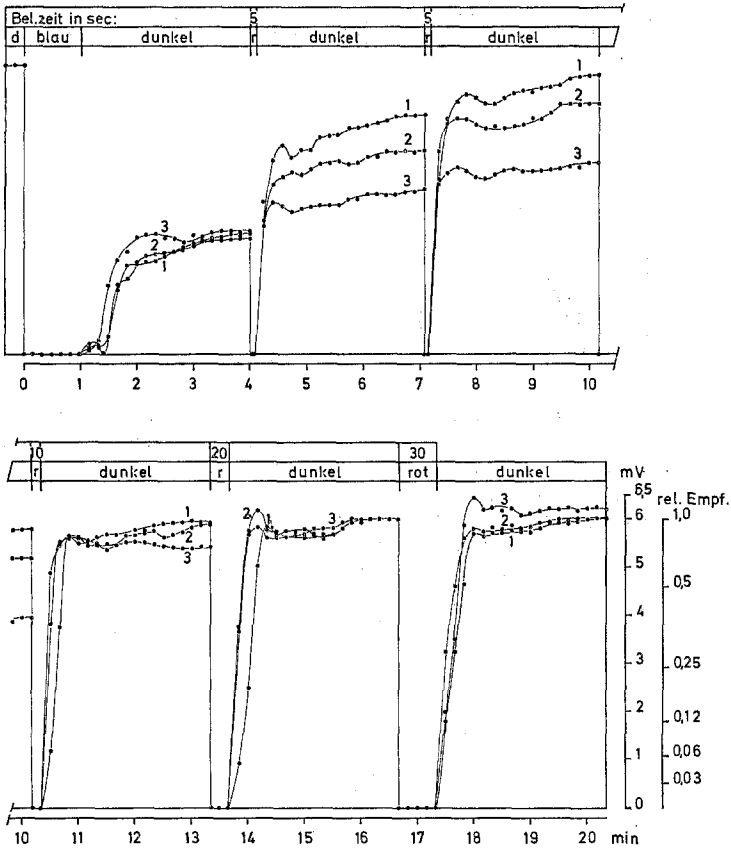


Abb. 12. Dunkeladaptationsverlauf des Rezeptors in Abhängigkeit von der Intensität und von der Belichtungszeit des Adaptationslichtes (591 nm). Kurve 1: rel. $I = 1,0$; Kurve 2: rel. $I = 0,5$; Kurve 3: rel. $I = 0,25$. Testreiz: 450 nm, 1 Hz. Die oberste Beschriftungsreihe gibt die Belichtungszeit der 591 nm Adaptation in sec an. Ordinate: mV der Potentialhöhen mit Skala der rel. Empfindlichkeit des „dunkeladaptierten“ Rezeptors. Abszisse: Versuchszeit in min

zeit vertauschbar ist. Es entspricht z.B. die Empfindlichkeit, die der Rezeptor nach einer Belichtung von 60 sec mit der Intensität 0,5 erreicht, genau der, die er nach einer Adaptation von 30 sec mit der Intensität 1,0 erlangt.

Der Verlauf der Empfindlichkeitszunahme nach Adaptation mit 591 nm nach Belichtung mit drei verschiedenen relativen Intensitäten (Kurve 1, $I = 1,0$; Kurve 2, $I = 0,5$; Kurve 3, $I = 0,25$) und wachsender Belichtungszeit geht aus Abb. 12 hervor. Bei den Versuchen 1—3 wurde zunächst mit Blaulicht 1 min adaptiert und hierdurch die Empfindlichkeit auf 0,2 relativer Empfindlichkeit gedrückt. Dann wurde 5 sec lang mit 591 nm adaptiert und die Empfindlichkeitsänderung über 3 min verfolgt, dann erneut weitere 5, 10, 20, 30 sec adaptiert und jeweils die Empfindlichkeitszunahme verfolgt.

Aus den Kurvenverläufen ist zu ersehen, daß bereits 10 sec Belichtung mit 591 nm (rel. $I = 1,0$) ausreichen, um den Rezeptor auf maximale Empfindlichkeit

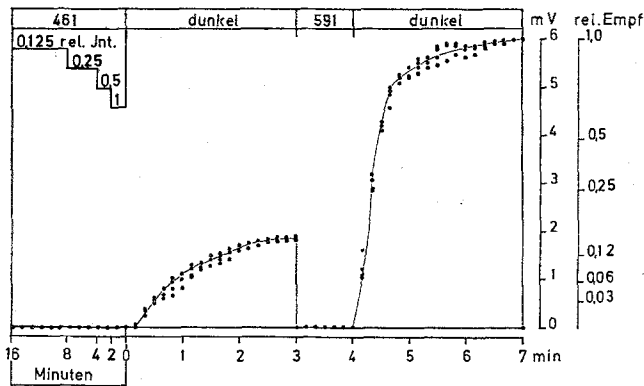


Abb. 13. Der Einfluß konstanter Lichtmengen ($I \cdot t = \text{const.}$) auf den Verlauf der Dunkeladaptation. Das Produkt aus $I \cdot t$ wurde mit 120 (Intensität \cdot sec) festgesetzt. Gemessen wurde mit dem Adaptationslicht 461 nm mit der rel. I 1,0 \cdot 120 sec; 0,5 \cdot 240 sec und 0,25 \cdot 480 sec und 0,125 \cdot 960 sec. Die Dunkeladaptationsverläufe nach jeder Blauadaptation sind in der linken Hälfte der Abbildung dargestellt. Nach jeder Blauadaptation wurde der Rezeptor eine min mit 591 nm (rel. $I = 0,5$) lang regeneriert (s. rechte Hälfte der Abbildung). Ordinate: mV der Reizantwort mit Skala der rel. Empfindlichkeit des „dunkeladaptierten“ Rezeptors. Abszisse: Versuchsablauf in min

zu regenerieren (7.—10. min). Bei den geringeren Intensitäten sind insgesamt 20 sec Belichtung bei Kurve 2 (10.—13. min) und insgesamt 40 sec bei Kurve 3 (14.—16. min) erforderlich, um die Ausgangsempfindlichkeit wieder zu erreichen (s. Abb. 12). Beim Vergleich der während der Dunkeladaptation erreichten Empfindlichkeiten nach einer Gesamtbelichtung von 80 sec (18.—20. min) fällt auf, daß nach einer Belichtung mit der Intensität 0,25 die Amplitudenwerte den Ausgangswert überschreiten.

6. Der Einfluß konstanter Lichtmengen ($I \cdot t = \text{const.}$) auf den Verlauf der Dunkeladaptation

Wie bereits in Abschnitt 5 beschrieben, ist die Intensität mit der Belichtungszeit vertauschbar. Im folgenden Versuch wurde nun die Gültigkeit des $I \cdot t = \text{const.}$ Gesetzes über eine Zehnerpotenz hin mit der Wellenlänge 461 nm geprüft (s. Abb. 13). Für das Produkt $I \cdot t$ wurde im Versuch der Wert 120 gewählt ($I \cdot t = 120$). Der Vergleich der vier Versuche zeigt sowohl Identität aller Adaptationsverläufe zwischen der 2. und 5. min, als auch aller Kontrollbelichtungen mit 591 nm.

7. Der Verlauf der Dunkeladaptation nach dichromatischer Helladaptation mit 461 nm und 591 nm

Um die gleichzeitige Wirkung adaptierender und regenerierender Strahlung zu analysieren, wurde eine Reihe von Versuchen mit Mischlichtern (aus 461 nm und 591 nm) durchgeführt. Bei den Versuchen in Abb. 14c u. d wurde die Wirkung von Mischlichtern bei Variation der Intensität von 591 nm untersucht. Bei dem Versuch in Abb. 14c wurde 1 min, bei dem in Abb. 14d 2 min lang mit

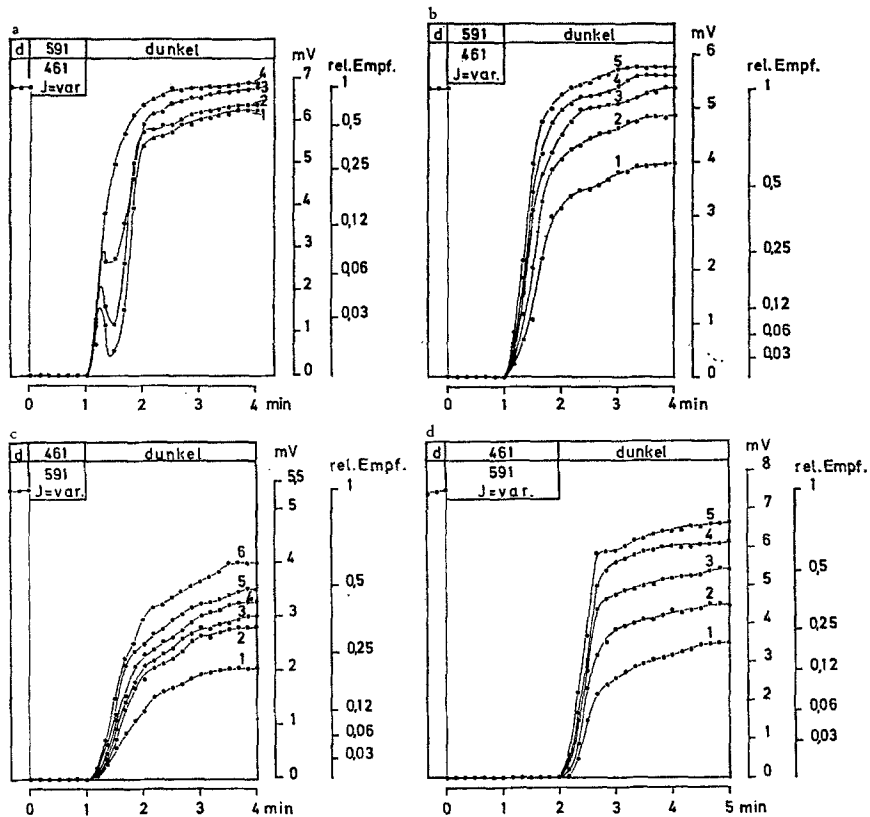


Abb. 14. (a, b). Verlauf der Dunkeladaptation bei dichromatischer Helladaptation mit 461 nm und 591 nm bei Variation der Intensität von 461 nm. Die Kurven 1 geben in Abb. a u. b jeweils den Adaptationsverlauf nach Mischlichtbelichtung mit 591 nm (rel. $I = 0,5$) und 461 nm (rel. $I = 1,0$) an. Die Kurven 2—5 geben den fallenden 461 nm Anteil von 0,5; 0,25; 0,1; 0,05 rel. I an. Ordinate: mV der Reizantwort mit Skala rel. Empfindlichkeit. Abszisse: Zeitverlauf in min. (c, d) Der Verlauf der Dunkeladaptation bei dichromatischer Helladaptation mit 461 nm und 591 nm bei Variation der Intensität von 591 nm. Dauer der Mischlichtbestrahlung in Abb. 15c eine min in Abb. 15d 2 min. Die Kurven 1 geben jeweils den Dunkel-Adaptationsverlauf nach reiner Blaustrahlung (461 nm) an. Die Kurven 2—5 bzw. 6 geben den steigenden 591 nm Anteil von 0,025; 0,005; 0,12; 0,25; 0,5 bzw. 1,0 rel. I an. Ordinate: mV der Rezeptorantwort mit Skala rel. Empfindlichkeit des „dunkeladaptierten“ Receptors. Abszisse: Zeitskala in min. Die Kontrollversuche mit 591 nm am Ende einer jeden Mischbelichtung wurden nicht dargestellt

den Wellenlängen 461 nm und 591 nm gleichzeitig adaptiert. Die Versuche zeigen, daß mit wachsendem Anteil der Wellenlänge 591 nm im Mischlicht die Empfindlichkeit auf höhere Werte ansteigt (Abb. 14c Kurven 2—6, 14d Kurven 2—5; s. auch 15a).

Abb. 14a u. b zeigen die entsprechenden Mischlichtversuche zu den in Abb. 14c u. d dargestellten, bei Variation der Intensität von 461 nm. Mit sinkendem Anteil von 461 nm im Mischlicht nimmt die Empfindlichkeit 3 min nach der Hell-

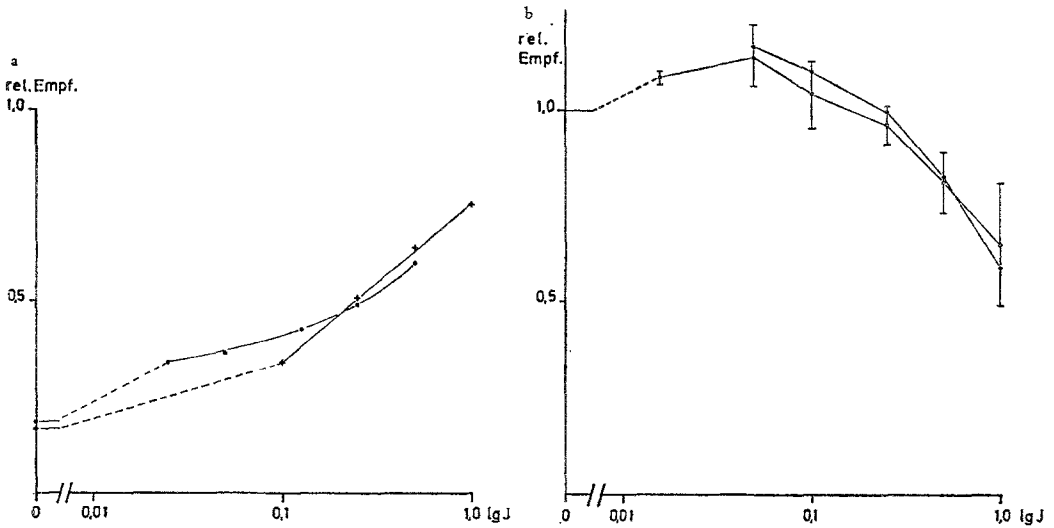


Abb. 15. (a) Die relative Empfindlichkeit des Rezeptors in Abhängigkeit von dichromatischer Helladaptation mit 461 nm und 591 nm bei Variation der Intensität von 591 nm. Die Empfindlichkeitswerte wurden über die Intensitätsamplitudenfunktion (Skala der Abb. 14 c u. d) ermittelt. Kreuze: Empfindlichkeitskurve von Abb. 14 d, Punkte: Empfindlichkeitskurve von Abb. 14 c. Ordinate: Skala rel. Empfindlichkeit. Abszisse: rel. Intensität des gelbroten Lichtes (591 nm). (b) Die Empfindlichkeit drei min nach Helladaptation mit Mischlichtern bei Variation der Intensität von 461 nm. Die Kurve mit den Punkten zeigt einen Einzelversuch; die Kurve mit den Querbalken Mittelwerte aus drei Versuchen mit der zugehörigen Standardabweichung. Ordinate: rel. Empfindlichkeit. Abszisse: rel. Intensität des blauen Adaptationslichtes (461 nm)

adaptation bei beiden Versuchen zu (s. Kurven 1—4 in Abb. 14 a und Kurven 1—5 in Abb. 15 b). Auffällig ist, daß bei geringem Anteil von 461 nm im Mischlicht (Kurven 4 und 5 in Abb. 14 b bzw. Kurve 4 in Abb. 14 a) die Empfindlichkeit etwas über den Wert des „dunkeladaptierten“ Rezeptors ansteigt. Bei dem in Abb. 14 a dargestellten Versuch sind Unstetigkeiten im Anstieg (zwischen 1. und 2. min) zu beobachten, die deutlich von der Intensität des beigemischten Lichtes von 461 nm abhängen.

Aus Abb. 15 b geht hervor, daß nach Mischbelichtung mit niedrigen Intensitäten von 461 nm und konstantem 591 nm die Empfindlichkeit der Rezeptoren höher ist als nach langfristiger Belichtung mit 591 nm allein. Sowohl die Kurve des Einzelversuches als auch die der Mittelwerte schwingen zwischen 0,1 und 0,01 rel. I über den Wert des „dunkeladaptierten“ Rezeptors hinaus.

Diskussion

Höglund, Hamdorf, Rosner (1973) konnten bei *Deilephila* mit Hilfe selektiver Adaptation zeigen, daß die bei Massenableitung gefundene zweigipflige Wirksamkeitskurve von drei, in ihrer maximalen Absorption verschie-

denen Rezeptoren gebildet wird. Unter identischen Versuchsbedingungen ändern sich bei monochromatischer Adaptation die extrazellulär abgeleiteten Wirksamkeitsspektren von *Calliphora* in anderer Weise als die von *Deilephila*: Gleichgültig welche Wellenlänge zur Adaptation bei *Calliphora* verwendet wird (von 348 bis 553 nm), nehmen die Signalamplituden insgesamt drastisch ab. Während der Adaptation ist aber außerdem eine λ -spezifische Wirkung des Adaptationslichtes nachweisbar. Adaptation mit gelbem Licht (553 nm) führt zu einer Verschiebung des λ max von 480 nm auf 460 nm und bedingt gleichzeitig einen relativen Anstieg der UV-Empfindlichkeit (s. Abb. 2a u. b). Durch Strahlung mit 453 nm sinkt die Empfindlichkeit im sichtbaren Bereich wesentlich stärker als im UV-Bereich des Wirksamkeitsspektrums. Andererseits läßt sich die UV-Empfindlichkeit wesentlich stärker herabdrücken durch UV-Adaptation, als die Empfindlichkeit im Bereich zwischen 420—608 nm.

Aus diesem Verhalten der Wirksamkeitsspektren muß angenommen werden, daß drei verschiedene „Farbprinzipien“ (UV, Blau und Grün) im *Calliphora*-Auge vorkommen. Es ist bisher noch nicht eindeutig geklärt, ob diese 3 „Farbprinzipien“ drei verschiedenen Rezeptortypen zuzuordnen sind. Für die Rezeptoren 1—6 des Fliegenommatidiums ist sowohl nach den übereinstimmenden intrazellulären Messungen von Dörrscheidt-Käfer (1972) und McCann und Arnett (1972) als auch nach den optomotorischen Messungen von Eckert (1971) mit großer Sicherheit eine zweigipflige spektrale Empfindlichkeitskurve (UV 350 nm, langwellig 480 nm) anzunehmen. Hieraus folgt, daß in diesen Rezeptoren (1—6) entweder ein Sehpigment lokalisiert ist, das völlig abweichende Absorptionseigenschaften wie andere Sehpigmente besitzt, oder daß in diesen Rezeptoren 1—6 zwei verschiedene Pigmente in die Rhabdomerenmembran eingelagert sind. Die dritte Interpretation nach Snyder und Miller (1972), daß Wellenleitereigenschaften die Form der Empfindlichkeitskurve wesentlich bestimmen, kann schon deshalb nicht zutreffen, weil die Durchmesser der Rhabdomere der entsprechenden Rezeptoren ein zu großes V besitzen. Nach den spektralphotometrischen Messungen von Hamdorf, Paulsen und Schwemer (1973) und mikrospektral-photometrischen Messungen von Stavenga *et al.* (1973) ist der Sehfärbstoff mit λ max 480 nm der Zellen 1—6 ein Rhodopsin mit gleichen Absorptionseigenschaften wie andere bereits bekannte Farbstoffe. Somit ist anzunehmen, daß in diesen Rezeptoren außerdem ein UV-Rhodopsin enthalten ist ähnlicher photometrischer Eigenschaften wie das UV-Pigment von *Ascalaphus*. Dies ist von Bedeutung für die weiter unten diskutierten Adaptations- und Regenerationsversuche an den Zellen 1—6.

Die Zellen 7 und 8 haben offensichtlich abweichende spektrale Empfindlichkeiten. Die Diskussion hierüber ist noch offen. Langer (1965), Langer und Thorell (1965) und Eckert (1971) sprechen bei beiden von Blaurezeptoren, während Stavenga *et al.* die Zelle 7 als UV- und die Zelle 8 als Blaurezeptor anspricht.

Da das Rhabdomer der Zellen 7 und 8 einen wesentlich geringeren Durchmesser besitzt als das der Zellen 1—6 könnten hier auf Grund wellenoptischer Effekte eine λ max Verschiebung zum Kurzwelligen von 480 nm auf 460 nm hervorgerufen werden (Snyder und Miller, 1972).

Für die von Stavenga *et al.* aufgestellte Hypothese läßt sich der in Abb. 6 dargestellte Adaptationsversuch anführen: Die Repolarisation der Rezeptor-

membran durch die UV-Testreize während Helladaptation (513 nm) könnte durch die elektrische Kopplung eines spezifischen UV-Rezeptors mit den Retinulazellen 1—6 hervorgerufen werden, ähnlich wie es bereits für die Photorezeptoren bei *Limulus* von Nolte und Brown (1972) beobachtet wurde.

Bei den Adaptations- und Regenerationsversuchen wurden nur Rezeptorzellen vermessen, deren spektrale Empfindlichkeit dem Zelltyp 1—6 entsprachen. Bei diesen Rezeptoren bewirkt eine intensive Blaustrahlung um 450 nm eine langanhaltende Herabsetzung der Empfindlichkeit, die durch anschließende Belichtung mit 591 nm wieder aufgehoben wird. Einen vergleichbaren Effekt fanden Cosens und Briscoe (1971) bei *Drosophila melanogaster*. Die Autoren interpretieren jedoch das Versuchsergebnis als einen farbabhängigen zentralnervösen Einfluß auf die Empfindlichkeit der Rezeptoren. Schon die spektralphotometrischen Untersuchungen von Hamdorf, Paulsen, Schwemer (1973) und Stavenga *et al.* (1973) als auch die intrazellulären elektrophysiologischen Daten in Abb. 7 und 8 und Hamdorf und Rosner (1973) Abb. 4 widerlegen eindeutig diese Interpretation: Diese unabhängigen Messungen zeigen übereinstimmend, daß in den Zellen 1—6 ein Sehpigment mit λ max ca. 490 nm der nach Belichtung in ein thermostabiles farbiges Endprodukt von λ max ca. 560 nm übergeht.

Neuere spektralphotometrische Messungen von Schwemer zeigen eine Übereinstimmung mit den Meßergebnissen von Stavenga *et al.*, daß die Relation λ max Rhodopsin zu λ max Metarhodopsin noch höher ist als ursprünglich vermutet: statt 1:1,25 dürfte das Verhältnis eher bei 1:1,5 liegen (pers. Mitteilung).

Da die spektrale Empfindlichkeit dieser Rezeptoren im sichtbaren Bereich um 480 nm liegt, muß das Pigment P 490 identisch mit dem Sehfarbstoff und das Pigment M 560 mit dem farbigem Endprodukt (Metarhodopsin) sein. Weiterhin läßt sich sowohl photometrisch als auch elektrophysiologisch zeigen, daß sich bei monochromatischer Helladaptation des Rezeptors mit Wellenlängen, die gleichzeitig das Rhodopsin und Metarhodopsin treffen, im Rhabdomer photochemische Gleichgewichte einstellen. Diese Gleichgewichte hängen von den λ -spezifischen Absorptionskoeffizienten beider Farbstoffe P und M bei der jeweiligen Adaptationswellenlänge ab. So wird z.B. durch Blaubelichtung, die vorzüglich das P 490 trifft, der Sehfarbstoffgehalt in den Rezeptoren stark herabgesetzt, durch Rotbelichtung, welche vorzüglich das M 560 trifft, wird der Sehfarbstoffgehalt angehoben. Das Sehpigmentsystem ist somit sehr ähnlich dem der Cephalopoden z.B. *Eledone* (Hamdorf, Schwemer, Täuber, 1968), während es sich vom Sehpigment der Grünrezeptoren von *Deilephila* und *Manduca* unterscheidet. (Bei den Grünrezeptoren von *Deilephila* und *Manduca* (Höglund, Hamdorf und Rosner, 1973; Hamdorf und Schwemer, unveröffentlicht) ist das Metarhodopsin zum Kurzwelligen verschoben.) Elektrophysiologisch (s. Abb. 7) läßt sich dementsprechend zeigen, daß nach Blaubelichtung die Empfindlichkeit stark herabgesetzt ist und durch anschließende Gelbrotbelichtung wieder angehoben wird. Aus Abb. 8 geht hervor, daß jede Bestrahlungswellenlänge (im spektralen Überschneidungsbereich von P und M) eine λ -spezifische Empfindlichkeit hervorruft, wie dies von einer photochemischen Gleichgewichtsreaktion zu erwarten ist (s. hierzu Gogala, Hamdorf, Schwemer, 1970; Hamdorf, Gogala, Schwemer, 1971; Hamdorf, Rosner, 1973; Höglund, Hamdorf, Rosner, 1973; Hamdorf, Gogala, 1973).

Untersuchungen über das early receptor und late receptor potential bei der Seepocke (Hillman *et al.*, 1973; Minke *et al.*, 1973; Hochstein *et al.*, 1973) ergaben ebenfalls ein thermostabiles, photoregenerierbares Sehpigmentsystem, wobei Treffer am Pigment 532 Erregung und am Pigment 495 Hemmung der Nachdepolarisation auslösen. Weiterhin wurde gezeigt, daß der Membranwiderstand bei der Nachdepolarisation durch Treffer am Pigment 495 heraufgesetzt wird.

Unter vergleichbaren Versuchsbedingungen wurde für die Photorezeptoren der Schmeißfliege nachgewiesen (Muijser *et al.*, 1975), daß durch Rotstrahlung, die das Metarhodopsin trifft, die Rezeptoren repolarisiert werden, dabei erhöht sich sprunghaft der Membranwiderstand.

Bei den Rezeptoren des Ventralauges von *Limulus* stellten Fein und de Voe (1973) fest, daß der Zeitverlauf der Dunkeladaptation, also der des Schwellenanstiegs unabhängig sei vom „photochemical cycle“. Diese Schlußfolgerung wurde aus einer vergleichenden Untersuchung über das ERP- und LRP-Verhalten gezogen, wobei fraglich ist, ob in diesem Zusammenhang die ERP-Amplitude als Maß des zeitlichen Anstiegs des Gehalts an Sehfärbstoff verwendet werden darf. Vielmehr sprechen diese Befunde dafür, daß bei der Seepocke, ähnlich wie bei *Ascalaphus* (Hamdorf, Gogala, Schwemer, 1971; Hamdorf Gogala, 1973; Hamdorf, Schwemer, 1975), während der Dunkeladaptation der Sehfärbstoffgehalt weitgehend konstant bleibt.

Am Beispiel des UV-Rezeptors von *Ascalaphus* wurde von Hamdorf, Gogala, Schwemer bereits 1971 (s. Abb. 2) gezeigt und 1973 bzw. 1975 näher analysiert, daß der Verlauf der Dunkeladaptation durch photoregenerierende Strahlung beschleunigt wird und weiterhin, daß wenige Minuten nach UV-Helladaptation die absolute Empfindlichkeit der Rezeptoren proportional der UV-Sehpigmentkonzentration ist. Die Geschwindigkeit der Dunkeladaptation wird weiterhin bestimmt durch die Intensität der vorausgegangenen UV-Helladaptation (Hamdorf, Gogala, 1973). Eine direkte Beziehung der Zeitkonstanten dieses ersten schnellen Anstiegs zum Sehfärbstoffgehalt besteht jedoch nicht.

In dieser Arbeit wurde auf eine Analyse des ersten schnellen Anstiegs des Adaptationsverlaufes verzichtet, dafür aber die vom Sehfärbstoffgehalt eindeutig abhängige Signalamplitude 2–3 min nach der Helladaptation genauer untersucht.

Bei allen Adaptationsversuchen (s. Abb. 7–19) wurde nur die Abhängigkeit der Empfindlichkeit des Rezeptors von der Konzentration des P 490-Pigments analysiert. Der Einfluß des sehr wahrscheinlich vorhandenen UV-Pigments wurde durch die Wahl der Adaptationslichter 460 nm und 591 nm ausgeschaltet.

Die Einstellung des photochemischen Gleichgewichtes (s. Hamdorf, Gogala, 1973) ergibt sich aus folgender Beziehung:

$$R(\lambda, I, t) = \frac{k_2}{k_2 + k_1} + \frac{k_1}{k_1 + k_2} \cdot e^{-(k_1 + k_2) I \cdot t} \quad (1)$$

$$M(\lambda, I, t) = 1 - R(\lambda, I, t) \quad (1a)$$

wobei I die Intensität (mittlere Trefferzahl pro Molekül und Zeiteinheit t (sec oder min) bei der wirksamsten Wellenlänge), t die Belichtungszeit in min und k_1 bzw. k_2 die Produkte aus molarer spektraler Extinktion und Quantenausbeute

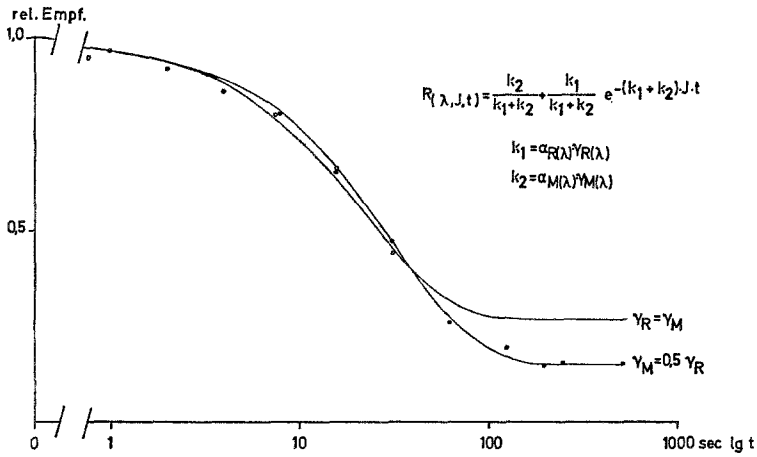


Abb. 16. Abhängigkeit der rel. Empfindlichkeit bei wachsender Belichtungszeit und konstanter Intensität von der Helladaptation mit 461 nm. Beide Kurven wurden mittels Gl. (1) bestimmt, wobei für die erste Kurve die Quantenausbeute 1,0 ($\gamma_R = \gamma_M$) und für die zweite 0,5 ($\gamma_M = 0,5\gamma_R$) angenommen wurde. Symbole: Punkte = variierte Belichtungszeit nach Abb. 9. Kreise = variierte Intensität der Helladaptation nach Abb. 12. Ordinate: Skala rel. Empfindlichkeit des Rezeptors. Abszisse: logarithmische Skala der Belichtungszeit in sec

bedeuten:

$$k_1 = \alpha_R(\lambda) \cdot \gamma_R(\lambda), \quad k_2 = \alpha_M(\lambda) \cdot \gamma_M(\lambda).$$

Durch die Versuche der Abb. 9 bzw. 11 wurde gezeigt, daß die relative Empfindlichkeit der Rezeptoren mit wachsender Intensität als auch mit wachsender Zeit (t) sich in spezifischem Kurvenverlauf einem Grenzwert nähert. Dieser Kurvenverlauf läßt sich durch eine theoretische Funktion [s. Gl. (1)] beschreiben (s. Abb. 16). Die empirischen Werte lassen sich mit der theoretischen Funktion zur Deckung bringen, wenn eine Quantenausbeute von $\gamma_M = 0,5\gamma_R$ angenommen wird. Auch bei einer Quantenausbeute von 1,0 sind die empirischen Abweichungen von der Erwartung 0,15 gegen 0,27 bei $I \cdot t = \infty$ nicht sehr gravierend. Aus der Übereinstimmung zwischen der relativen Empfindlichkeit und der zu erwartenden Konzentration im Rezeptor ergibt sich somit nahezu direkte Proportionalität (s. Abb. 17).

Eine direkte Proportionalität zwischen Empfindlichkeit und Sehfärbstoffkonzentration ist aus dem Lambert Beerschen Absorptionsgesetz nicht ohne weiteres abzuleiten. Wenn im Rezeptor die Konzentration des Sehfärbstoffes variiert wird, gilt für die im Rezeptor der Länge l absorbierte Lichtmenge:

$$I_{\text{Abs}}(C_R) = I_0(1 - e^{-(\alpha_R \cdot C_R \cdot l)}). \tag{2}$$

Besitzt der Rezeptor eine Extinktion von 1 (bei $C_R = 1 = C_{R0}$), nimmt die absorbierte Lichtmenge in einer stärker gekrümmten Funktion mit sinkendem C_R ab (Kurve 1 in Abb. 18a). Entsteht aber proportional mit abnehmendem Sehpigment Metarhodopsin, wirkt dieses als Schirmpigment innerhalb des Rezeptors. Allgemein muß die im Rezeptor insgesamt von Rhodopsin und Meta-

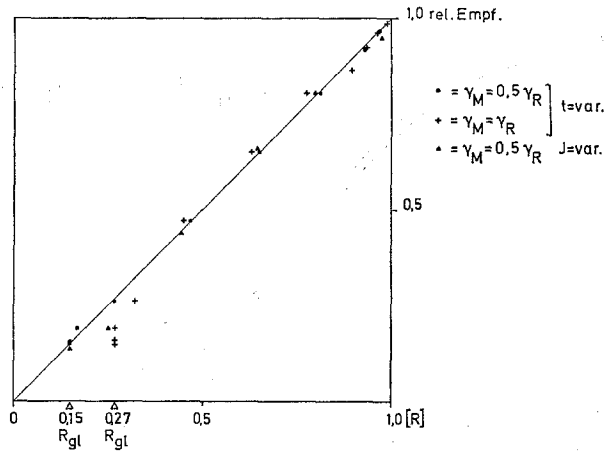


Abb. 17. Die Abhängigkeit der Empfindlichkeit von der Sehfärbstoffkonzentration im Rezeptor 3 min nach Helladaptation. Beste Übereinstimmung der Meßdaten $\gamma_M = 0,5\gamma_R$ (wobei die Gleichgewichtskonzentration $R_{Gl} = 0,15$ ist). Gute Übereinstimmung ist ebenfalls noch bei einer Quantenausbeute von 1,0 gegeben. Symbole: Punkte und Kreuze = variierte Belichtungszeit, Dreiecke = variierte Intensität der Helladaptation nach Abb. 9 bzw. 12.

Ordinate: Skala rel. Empfindlichkeit. Abszisse: Konzentration des Sehfärbstoffes

rhodopsin gemeinsam absorbierte Lichtmenge folgender Gleichung entsprechen:

$$\frac{I_{Abs}}{I_0} = 1 - 10^{-(\alpha_R \cdot C_R + \alpha_M \cdot C_M) \cdot l} \quad (2a)$$

und der vom Sehpigment absorbierte Anteil, der für die Erregungsbildung verantwortlich ist, ergibt sich aus der Beziehung:

$$\frac{I_{Abs \text{ Rhod}}}{I_0} = \frac{I_{Abs}}{I_0} \frac{\alpha_R \cdot C_R}{\alpha_R \cdot C_R + \alpha_M \cdot C_M} \quad (2b)$$

wobei $C_M = C_{R_0} - C_R$ ist.

Betrachtet man zunächst den Fall, daß die Absorptionskoeffizienten von α_R und α_M identisch sind (isosbestischer Punkt bei 514 nm), bleibt die im Rezeptor insgesamt absorbierte Lichtmenge bei Variation von C_R stets konstant (s. Kurve 2a). Dagegen nimmt der Anteil des vom Rhodopsin absorbierten Lichtes direkt proportional mit fallendem C_R ab (s. Abb. 18a, Kurve 3a). Im isosbestischen Punkt ist somit direkte Proportionalität zwischen Absorption am Rhodopsin und dessen Konzentration zu fordern. Im Falle, daß eine Wellenlänge, die vom Rhodopsin stärker absorbiert wird als vom Metarhodopsin, wie im Experiment in Abb. 9, nimmt die vom Rezeptor insgesamt absorbierte Lichtmenge nach Kurve 2b ab. Der Anteil des vom Rhodopsin absorbierten Lichtes folgt Kurve 3b. Diese hat aufgrund der Abschirmung durch das Metarhodopsin eine wesentlich geringere Krümmung als Kurve 1. Im dritten Fall, daß bei einer Wellenlänge Rhodopsin schwächer absorbiert als Metarhodopsin, ist der Kurvenverlauf 3c zu erwarten, also eine schnellere Abnahme des vom Rhodopsin absorbierten Lichtanteils. In der Abb. 18a wurde eine sehr hohe Extinktion von 1,0 entlang

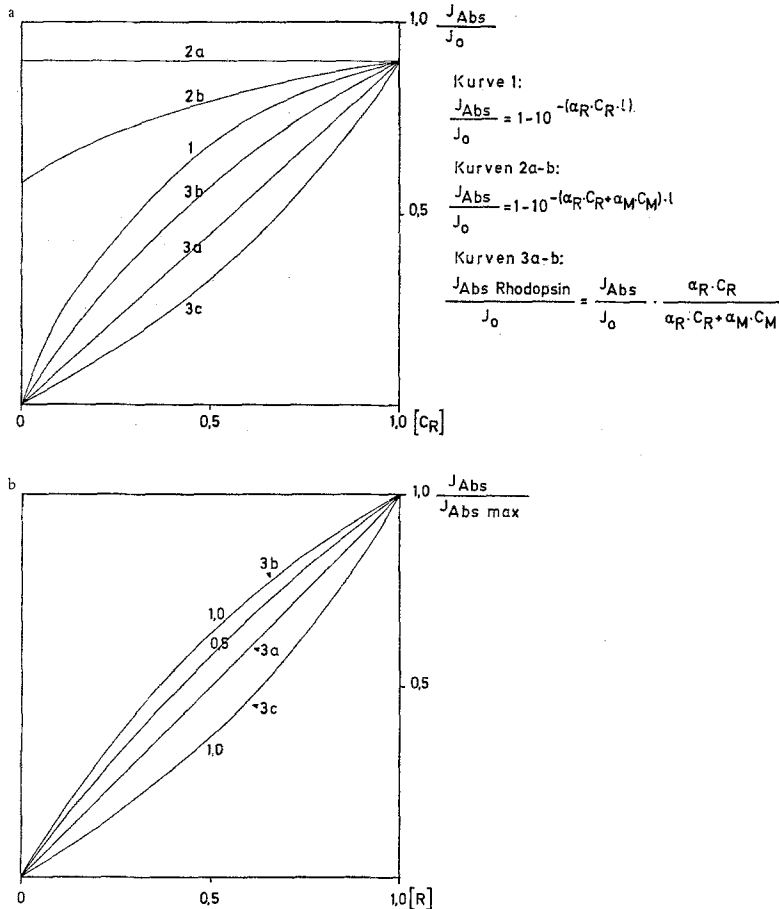


Abb. 18. (a) Abhängigkeit der absorbierten Lichtmenge von der Sehfärbstoffkonzentration bei einer Gesamttextinktion von 1,0. Kurve 1 zeigt die Abhängigkeit für den Fall, daß das Sehpigment ausbleicht, entsprechend der Gl. (1). Kurven 2a—3c geben die Verhältnisse für den Fall wieder, daß Metarhodopsin das Sehpigment im Rezeptor abschirmt, entsprechend Gl. (2) und (3). Kurve 2a gibt die Gesamtabsorption und Kurve 3a die vom Rhodopsin bei Belichtung mit der Wellenlänge des isobestischen Punktes wieder. Kurve 2b zeigt die Gesamtabsorption und Kurve 3b die vom Rhodopsin absorbierte Lichtmenge für 461 nm wie in Abb. 9. Kurve 3c gibt die vom Rhodopsin absorbierte Lichtmenge bei 535 nm an. Ordinate: Skala für absorbierte Lichtmenge pro Gesamtbelichtungsmenge. Abszisse: Konzentration an Rhodopsin im Rezeptor. (b) Abhängigkeit der absorbierten Lichtmenge (im Rezeptor) von der Sehpigmentkonzentration (Abb. 19a normiert). Die Kurven 3a—3c entsprechen demnach der Abb. 19a. Bei einer Extinktion von 0,5 (Kurve 0,5) im Rezeptor (s. Dörrscheidt-Käfer, 1972) sind die Abweichungen der absorbierten Lichtmenge von der direkten Proportionalität nur gering (s. Skala 0,5) im Vergleich zu Kurve 3a. Ordinate: Skala für $I_{Abs}/I_{Abs \text{ max}}$. Abszisse: Konzentration an Rhodopsin im Rezeptor

des Rezeptors angenommen, Nach Dörrscheidt-Käfer (1972) dürfte die Extinktion tatsächlich niedriger bei 0,5—0,6 liegen.

Aus Abb. 18b geht hervor, daß mit sinkender Extinktion des Rezeptors (Kurven: $E=1,0; 0,5$) die vom Rhodopsin absorbierte Lichtmenge sich immer

mehr der direkten Proportionalität zur Pigmentkonzentration nähert. Bei der wahrscheinlich vorliegenden Extinktion von 0,5—0,6 sind auch theoretisch nur geringfügige Abweichungen von der direkten Proportionalität zu erwarten. Damit ist gezeigt, daß der empirisch gefundene Zusammenhang zwischen Rhodopsinkonzentration und Empfindlichkeit gleichbedeutend ist mit einer direkten Proportionalität zwischen absorbierter Lichtmenge und der Reizantwort (s. auch Abb. 4, Hamdorf und Rosner, 1973). Hieraus ist weiter zu folgern, daß nach Helladaptation, unabhängig vom jeweiligen Rhodopsin- bzw. Metarhodopsingehalt in der Rezeptormembran, jedes vom Sehpigment absorbierte Lichtquant gleich stark zum Rezeptorpotential beiträgt: Somit löst ein Treffer am Rhodopsinmolekül z.B. bei 100% Sehfärbstoffkonzentration in der Membran ein gleich hohes Rezeptorpotential aus, wie bei einem geringeren Sehfärbstoffgehalt von 15%.

Wird ein Rezeptor gleichzeitig mit einem Regenerationslicht, welches nur Metarhodopsin trifft (I_R) und einem Adaptationslicht, welches sowohl Rhodopsin wie auch Metarhodopsin trifft, bestrahlt, so stellt sich das photochemische Gleichgewicht nach folgender Beziehung ein (s. auch Hamdorf und Gogala, 1973):

$$R490_{(I_b, I_r, t)} = \frac{k_2 + k_3 \cdot I_r/I_b}{k_1 + k_2 + k_3 \cdot I_r/I_b} + \frac{k_1 e^{-(k_1 + k_2 + k_3 \cdot I_r/I_b) I_b \cdot t}}{k_1 + k_2 + k_3 \cdot I_r/I_b} \quad (3)$$

wobei k_1 , k_2 wie bei Gl. (1) definiert sind und $k_3 = \alpha_{M_{300}} \cdot \gamma_{M_{300}}$ bedeuten.

Wie aus dieser Gleichung hervorgeht, entfällt bei $t = \infty$ der zweite Ausdruck, so daß die Pigmentkonzentration allein durch den ersten Ausdruck und damit wesentlich durch das Verhältnis I_r/I_b bestimmt wird. Mit wachsendem I_r geht der Ausdruck gegen eins, während umgekehrt mit wachsendem I_b das Verhältnis I_r/I_b gegen null geht und damit der erste Ausdruck obiger Gl. (3) nur vom Verhältnis $k_2/(k_1 + k_2)$ bestimmt wird. Bei einer Quantenausbeute von 1,0 würde demnach wie bei der Einzelbelichtung mit 460 nm (s. oben) eine Sehfärbstoffkonzentration von 0,27 vorliegen, während bei einer Quantenausbeute von 0,5 noch eine Konzentration von 0,15 im Rezeptor vorhanden wäre.

Bei den verwendeten Lichtintensitäten für $I_b = 1,99 \cdot 10^{10}$ Quanten \cdot cm $^{-2}$ \cdot min $^{-1}$ werden nahezu die Gleichgewichtswerte für $t = \infty$ über den gesamten I_r/I_b -Bereich von 0,05—100 praktisch erreicht. Somit scheint es berechtigt zu sein, die Meßdaten von Abb. 16a für $t = \infty$ mit diesen Funktionen zu vergleichen. Die in Abb. 20 eingetragenen Meßpunkte von Abb. 15b stimmen gut mit den theoretischen Funktionen überein bei einem I_r/I_b -Verhältnis kleiner als zwei, während bei wachsendem Verhältnis die Meßpunkte von Abb. 15b in zunehmendem Maße abweichen. Ein entsprechender Anstieg in der Empfindlichkeit über den Wert 1,0 wurde auch bei *Ascalaphus* beobachtet (Hamdorf, Gogala, 1973).

Dieser Effekt trat jedoch nicht nur bei Mischlichtbelichtungen (UV- und Blaulicht), sondern auch bei Verwendung niedriger Adaptationsintensitäten (UV-Licht) auf. Diese Ergebnisse deuten die Autoren dahingehend, daß die Empfindlichkeit nicht allein von der Sehfärbstoffkonzentration bestimmt wird, sondern noch von anderen Faktoren abhängen muß. Bis zu einer UV-Sehfärbstoffkonzentration von 80% wird die Empfindlichkeit im Rezeptor hochgeregelt. Diese Konzentration unter physiologischen Bestrahlungsbedingungen im Biotop wird nicht unterschritten. Analog dazu kann auch bei der Fliege ein von der Sehfärb-

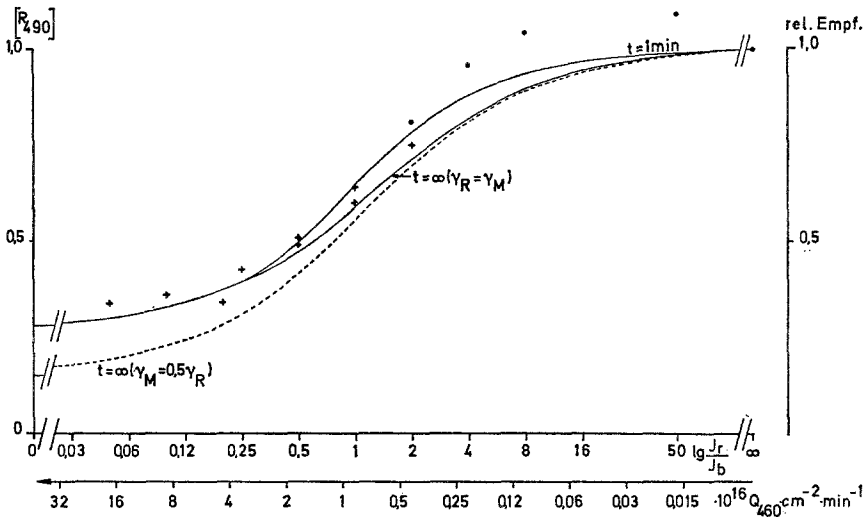


Abb. 19. Die Konzentration des Grünfarbstoffes R 490 als Funktion des Verhältnisses I_r/I_b bei dichromatischer Helladaptation. Kurven $t = \infty$: R 490 — Konzentration im photochemischen Gleichgewicht bei einer Quantenausbeute von 1,0 ($\gamma_R = \gamma_M$) bzw. von 0,5 ($\gamma_M = 0,5\gamma_R$). Kurve $t = 1$ min: Die nach einer min Belichtungszeit erreichte R 490-Konzentration. Symbole: Kreuze, Meßdaten aus Abb. 16a; Punkte: Meßdaten aus Abb. 16b. Linke Ordinate: Konzentration des Sehfarbstoffes. Rechte Ordinate: Skala rel. Empfindlichkeit. Abszisse: I_r/I_b . Intensitätsverhältnis der Adaptationslichter logarithmisch aufgetragen. Untere Abszisse: Bestrahlungsstärke des in den Versuchen verwendeten Blaulichtes

stoffkonzentration abhängiger Regelvorgang angenommen werden. Während bei *Ascalaphus* die Empfindlichkeit auch nach Belichtung mit schwachen Adaptationslichtern (UV) den Wert 1,0 überstieg, wurde bei der Fliege nach Bestrahlung mit blauen Adaptationslichtern (461 nm) nichts dergleichen gefunden. Dies könnte seine Ursache darin haben, daß die im Experiment (Abb. 15b) verwendeten Intensitäten noch zu hoch lagen, um den von der Sehfarbstoffkonzentration abhängigen Regelvorgang auszulösen. Hierdurch ließe sich die in Abb. 19 gefundene Abweichung zwischen der theoretischen Funktion und den Meßpunkten bei I_r/I_b größer als zwei erklären.

Diese Ergebnisse aus den Adaptationsversuchen mit Mischlichtern weisen daraufhin, daß unter physiologischen Strahlungsbedingungen (Tageslicht) ähnlich wie bei *Ascalaphus*, *Deilephila* die Sehfarbstoffkonzentration auch im Fliegenrezeptor automatisch sehr hoch gehalten wird. Schon bei gleichen Anteilen von Rot und Blau liegt das photochemische Gleichgewicht bei 60% P 490 und bei einem I_r/I_b -Verhältnis 4:1 bereits bei 90% P 490. Der letzte Wert dürfte für die Wildform von *Calliphora* am ehesten zutreffen, wenn man die Wirkung der Schirmpigmente mit in Betracht zieht. Denn die spektrale Abbruchkante der Schirmpigmente stimmt recht genau mit dem Abfall des P 490-Spektrums im Langwelligen überein. Dagegen wird Strahlung, die überwiegend von Metarhodopsin absorbiert wird, von den Schirmpigmenten fast ungehindert durchgelassen

(Stavenga *et al.*). Die regenerierende Rotstrahlung dominiert somit im Fliegenauge und hält damit die Sehfärbstoffkonzentration sehr hoch.

References

- Autrum, H.: Die Belichtungspotentiale und das Sehen der Insekten (Untersuchungen an *Calliphora* und *Dixippus*). Z. vergl. Physiol. **32**, 176 (1950)
- Autrum, H., Autrum, I., Hoffmann, C.: Komponenten im Retinogramm von *Calliphora* und ihre Abhängigkeit von der Spektralfarbe. Biol. Zbl. **80**, 513 (1961)
- Autrum, H., Kolb, G.: Spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen der Aeschniden. Z. vergl. Physiol. **60**, 450 (1968)
- Autrum, H., Kolb, G.: The dark adaptation in single visual cells of the compound eye of *Aeschna cyanea*. J. comp. Physiol. **79**, 213 (1972)
- Autrum, H., Zwehl, V. v.: Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Bienenauges. Z. vergl. Physiol. **48**, 347 (1964)
- Burkhardt, D.: Spectral sensitivity and other response characteristics of single visual cells in the arthropod eye. Symp. Soc. exp. Biol. **16**, 86 (1962)
- Cosens, D., Briscoe, D.: A switch phenomenon in the compound eye of the white-eyed mutant of *Drosophila melanogaster*. J. Insect. Physiol. **18**, 627 (1972)
- Dörrscheidt-Käfer, M.: Die Empfindlichkeit einzelner Photorezeptoren im Komplexauge von *Calliphora erythrocephala*. J. comp. Physiol. **81**, 309 (1972)
- Eckert, H.: Die spektrale Empfindlichkeit der Rezeptorsysteme im Komplexauge von *Musca domestica* L. Kybernetik **9**, 145 (1971)
- Fein, A., deVoe, R. D.: Adaptation in the ventral eye of *Limulus* is functionally independent of the photochemical cycle, membrane potential, and membrane resistance. J. gen. Physiol. **61**, 273 (1973)
- Gogala, M.: Die spektrale Empfindlichkeit der Doppelaugen von *Ascalaphus macaronius* (Neuroptera). Z. vergl. Physiol. **57**, 232 (1947)
- Gogala, M., Hamdorf, K., Schwemer, J.: UV-Sehfärbstoff bei Insekten. Z. vergl. Physiol. **70**, 410 (1970)
- Goldsmith, T. H.: The course of light and dark adaptation in the compound eye of the honeybee. Comp. Biochem. Physiol. **10**, 227 (1963)
- Hamdorf, K.: Die Dauer der Dunkeladaptation beim Fliegenauge nach Belichtung mit heterochromatischen Blitzen. Z. vergl. Physiol. **75**, 200 (1971)
- Hamdorf, K., Gogala, M.: Photoregeneration und Bereichseinstellung der Empfindlichkeit beim UV-Rezeptor. J. comp. Physiol. **86**, 231 (1973)
- Hamdorf, K., Gogala, M., Schwemer, J.: Beschleunigung der „Dunkeladaptation“ eines UV-Rezeptors durch sichtbare Strahlung. Z. vergl. Physiol. **75**, 189 (1971)
- Hamdorf, K., Kaschef, A.: Adaptation beim Fliegenauge. Z. vergl. Physiol. **51**, 67 (1965)
- Hamdorf, K., Paulsen, R., Schwemer, J.: Photoregeneration and sensitivity control of photoreceptors of invertebrates. In: Biochemistry and physiology of visual pigments (H. Langer, ed.), p. 155. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1973
- Hamdorf, K., Rosner, G.: Adaptation und Photoregeneration im Fliegenauge. J. comp. Physiol. **86**, 281 (1973)
- Hamdorf, K., Schwemer, J.: Photoregeneration and the adaptation process in insect photoreceptors. In: Photoreceptor optics (Snyder, Menzel, eds.), p. 264. Berlin-Heidelberg New York: Springer 1975
- Hamdorf, K., Schwemer, J., Täuber, U.: Der Sehfärbstoff, die Absorption der Rezeptoren und die spektrale Empfindlichkeit der Retina von *Eledone moschata*. J. vergl. Physiol. **60**, 375 (1968)
- Hillman, P., Dodge, F. A., Hochstein, S., Knight, B., W. Minke, B.: Rapid dark recovery of the invertebrate early receptor potential. J. gen. Physiol. **62**, 77 (1973)
- Hochstein, S., Minke, B., Hillman, P.: Antagonistic components of the late receptor potential in the Barnacle photoreceptor arising from different stages of the pigment process. J. gen. Physiol. **62**, 105 (1973)
- Höglund, G., Hamdorf, K., Rosner, G.: Trichromatic visual system in an insect and its sensitivity control by blue light. J. comp. Physiol. **86**, 265 (1973)

- Langer, H.: Spektrophotometrische Untersuchungen der Absorptionseigenschaften einzelner Rhabdomere im Facettenauge. Verh. DZG, 329 (1965)
- Langer, H., Thorell, B.: Microspectrophotometry of single rhabdomeres in the insect eye. Exp. Cell Res. **41**, 673 (1965)
- McCann, G. D., Arnett, D. W.: Spectral and polarisation sensitivity of the dipteran visual system. J. gen. Physiol. **59**, 534 (1972)
- Menzel, R.: Über den Farbensinn von *Paravespula germanica* F. (Hymenoptera): ERG und selektive Adaptation. Z. vergl. Physiol. **75**, 86 (1971)
- Minke, B., Hochstein, S., Hillman, P.: Early receptor potential evidence for the existence of two thermally stable states in the Barnacle visual pigment. J. gen. Physiol. **62**, 87 (1973)
- Muijser, H., Leutscher-Hazelhoff, J. T., Stavenga, D. G., Kuiper, J. W.: Photopigment conversions expressed in receptor potential and membrane resistance of blowfly visual sense cells. Nature (Lond.) **254**, 520 (1975)
- Nolte, J., Brown, J. E.: Electrophysiological properties of cells in the median ocellus of *Limulus*. J. gen. Physiol. **59**, 167 (1972)
- Nolte, J., Brown, J. E.: Ultraviolet induced sensitivity to visible light in ultraviolet receptors of *Limulus*. J. gen. Physiol. **59**, 186 (1972)
- Schwemer, J., Gogala, M., Hamdorf, K.: Der UV-Sehfarbstoff der Insekten: Photochemie in vitro und in vivo. Z. vergl. Physiol. **75**, 174 (1971)
- Schwemer, J., Paulsen, R.: Three visual pigments in *Deilephila elpenor*. J. comp. Physiol. **86**, 215 (1973)
- Snyder, A. W., Miller, W. H.: Fly colour vision. Vision Res. **12**, 1389 (1972)
- Stavenga, D., Zantema, A., Kuiper, J. W.: Rhodopsin processes and the function of the pupil mechanism in flies. In: Biochemistry and physiology of visual pigments (H. Langer, ed.), p. 175, Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1973

Dr. G. Rosner
Institut für Tierphysiologie
der Ruhr-Universität
D-4630 Bochum-Querenburg
Postfach 2148
Bundesrepublik Deutschland