

(Lond.) 148, 574—591 (1959). — KAUFMANN, K.: Dynamische Vorgänge in linearen Systemen der Nachrichten- und Regelungstechnik, S. 142—198. München: R. Oldenbourg 1959. — KIRSCHFELD, K., u. W. REICHARDT: Die Verarbeitung stationärer optischer Nachrichten im Komplexauge von *Limulus*. *Kybernetik* 2, 43—49 (1964). — KÖTHMANN, W.: Untersuchungen an Hemmungsfeldern. Diplomarbeit 1965. Lehrstuhl für Theoretische Elektrotechnik der TH Hannover. — MATURANA, H. R., J. Y. LETTVIN, W. S. McCULLOCH, and W. H. PITTS: What the frogs eye tells the frogs brain. *Proc. Inst. Radio Engrs.* 47, 1040—1051 (1959). — REICHARDT, W.: Autokorrelations-Auswertung als Funktionsprinzip des Zentralnervensystems. *Z. Naturforsch.* 12, 448—457 (1957); — Über das optische Auflösungsvermögen der Facettenaugen von *Limulus*. *Kybernetik* 1, 57—69 (1961). — REICHARDT, W., u. G. McGINNIE: Zur Theorie der lateralen Inhibition. *Kybernetik* 1, 155—163 (1962). —

SEELEN, W. v.: Informationsverarbeitung in homogenen Netzen von Neuronenmodellen. Diss. TH Hannover 1967. — SEELEN, W. v., u. H. UHLEMANN: Untersuchungen über statistische Eigenschaften von Nervenimpulsfolgen. Bericht für die Deutsche Forschungsgemeinschaft 1968 (bisher nicht veröffentlicht). — TRPPEL, J. T.: Optical and electro-optical information processing. Cambridge (Massachusetts): MIT-Press 1965. — VARJU, D.: Vergleich zweier Modelle der lateralen Inhibition. *Kybernetik* 1, 200—208 (1962). — WUNSCH, G.: Moderne Systemtheorie, S. 50—130. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft 1962. — ZURMÜHL, R.: Matrizen und ihre technischen Anwendungen, S. 150—205. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1961.

Dr. W. v. SEELEN
Institut für Schwingungsforschung
der Fraunhofer-Gesellschaft
7400 Tübingen, Stauffenbergstr. 21

Auslösung von Elementarprozessen durch einzelne Lichtquanten im Fliegenauge*

Verhaltensexperimente an der Stubenfliege *Musca*

WERNER REICHARDT, VALENTIN BRATTENBERG und GISELA WEIDEL

Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik, Tübingen

Eingegangen am 6. August 1968

Summary. Light quanta impinging upon the photopigments located in the rhabdomeric receptor structures of the fly's compound eyes trigger photochemical reactions which in turn elicit miniature receptor potentials (bumps). The paper mainly deals with the problem whether a single quantum of light is sufficient, or whether a coincidence of quanta and/or elementary photochemical events is necessary to trigger a miniature receptor potential.

The experiments were based on tests of the optomotor responses of fixed flying flies suspended in a rotating patterned cylinder with periodic distributions of inner surface brightness. The tests were made under two different light programs: 1) Illumination constant in time 2) Illumination by periodic light pulse sequences with various frequencies. Average light fluxes absorbed by the receptors were equal in both programs.

Theoretical considerations lead to the following conclusions: The strength of the optomotor responses to the light programs 1 and 2 should not differ from each other in the case of single quantum processes. However for multiquantum processes light program 2 should be more effective than light program 1 as it favours the coincidence of quantum absorptions per unit time. But these theoretical conclusions are valid only if two conditions are fulfilled in the experiments: a) The pulse frequency of light program 2 has to be kept below a certain limit which is determined by the kinetics of the photochemical systems. Otherwise light program 2 gets averaged in time and in principle can be not more effective than light program 1. b) The rates of quanta absorbed by the receptors have to be kept low enough to guarantee that the concentration of unbleached pigment molecules remains practically unchanged as compared with the concentration in darkness. Accordingly the test experiments were carried out with light pulse frequencies ranging from 500 to 1/120 cycles per second. Intensities were used which corresponded to an average quantum flux effective for one rhabdomeric structure ranging between 10 and 250 quanta per second.

The interpretation of the experimental results is in accordance with the hypothesis that one single quantum of light is sufficient to trigger an elementary photochemical reaction and that in turn one single photochemical event can elicit a miniature receptor potential. At present time the experiments do not allow conclusions about the possible occurrence of coincidence-functions of synapses at the level of the first optical ganglion which receive their information via fibers leading off from the receptors.

In one of the appendices of the paper, the transformation flux into a receptor is calculated, taking into consideration the Poisson noise of the quanta disrupting the signal at extremely low quantum rates.

* Ein Teil der in dieser Arbeit abgedruckten Ergebnisse wurde bereits in zwei vorläufigen Mitteilungen publiziert, REICHARDT (1965, 1966).

1. Einleitung

Trifft Lichtstrahlung auf Photopigment-Moleküle in den Receptorstrukturen des Auges, so löst sie in ihnen photochemische Elementarreaktionen aus. Diese Elementarreaktionen sind es, die das erste Glied in der Kette des Erregungsprozesses einzelner Lichtsinneszellen bilden. Da bei allen Wechselwirkungsprozessen zwischen Strahlung und Materie die Energie des Strahlungsfeldes in quantisierter Form abgegeben wird, stellt sich für diesen Elementarprozeß die Frage, ob ein Lichtquant eine photochemische Elementarreaktion auslösen kann, oder ob hierfür die zeitliche Koinzidenz mehrerer Quanten erforderlich ist.

Die hier für den photochemischen Elementarprozeß aufgeworfene Fragestellung läßt sich auf der Stufe der Receptorpotentiale wiederholen: Bewirkt eine photochemische Elementarreaktion ein Miniatur-Receptorpotential, das einen zentralwärts laufenden Erregungsvorgang auslöst, oder ist hierfür die zeitliche Koinzidenz mehrerer Elementarreaktionen notwendig?

Für das Auge des Menschen wurde diese Fragestellung bereits von HECHT, SHLAER und PIRENNE (1942) beantwortet. Sie fanden, daß die Sehschwelle mit einer Lichtmenge von $2,1-5,7 \cdot 10^{-10}$ erg erreicht wird. Dieser Energie entspricht eine Zahl von 54—148 Quanten blaugrünen Lichts an der Cornea-Oberfläche. Berücksichtigt man die Energieverluste durch Cornea-Reflektion, Absorption in den dioptrischen Medien und Transmission in den retinalen Strukturen, so werden unter diesen Bedingungen 5—14 Quanten vom Sehpigment absorbiert. Da das beleuchtete retinale Areal in diesen Versuchen etwa 500 Stäbchen enthielt, sind Zwei- oder Mehr-Quanten-Treffer pro Stäbchen äußerst unwahrscheinlich. Der photochemische Elementarprozeß in den Stäbchen ist daher ein Ein-Quanten-Prozeß. Zur Auslösung eines Seheindrucks bedarf es jedoch einer zeitlichen Koinzidenz der Erregung in 5—14 Stäbchen, was wahrscheinlich auf der Verschaltung von mehreren hundert Stäbchen mit einer Ganglienzelle zu einer Koinzidenzeinheit beruht.

Nachdem die Mikroelektrodeentechnik einen methodisch hohen Stand erreicht hatte, wurde diese Problemstellung wieder aufgenommen, um die Auswirkungen der photochemischen Elementarprozesse auf das Receptorpotential im Invertebratenauge zu studieren. Es gelang MACNICHOL (1958) und YEANDLE (1957, 1958) in den Lichtsinneszellen des Pfeilschwanzkrebses LIMULUS Miniatur-Receptorpotentiale („bumps“) nachzuweisen, und FUORTES und YEANDLE (1964) zeigten, daß die mittlere Rate dieser Receptorpotentiale proportional mit der mittleren Lichtquantenrate ansteigt. Die von einem Lichtblitz ausgelöste „bump“-Zahl ist zufallsverteilt und folgt in guter Näherung einer Poisson-Distribution. Die Übereinstimmung der Messungen mit theoretischen Überlegungen führte die Autoren zu dem Ergebnis, daß ein Miniatur-Receptorpotential mit endlicher Wahrscheinlichkeit von einem absorbierten Lichtquant ausgelöst wird. Ähnliche Untersuchungen, die von SCHOLLES (1964) an der Heuschrecke und von KIRSCHFELD (1965) an der Fliege *Musca* durchgeführt wurden, bestätigen diesen Befund.

Die Resultate der intracellulären Ableitungen von einzelnen Sinneszellen können jedoch nicht die Frage beantworten, ob eines dieser Miniatur-Potentiale einen Erregungsvorgang auslöst, der zentralwärts weitergeleitet wird, oder ob hierfür die zeitliche Koinzidenz mehrerer solcher Potentiale notwendig ist. Es erschien uns daher notwendig, diese Fragestellungen erneut im Verhaltensversuch aufzunehmen, weil dies methodisch ein Verfahren ist, mit dem sich im Prinzip jeder Schritt in der Reiz-Reaktions-Kette erfassen läßt, sofern er kinetisch isoliert werden kann.

Für das *Musca*-Komplexauge ergeben sich hieraus die folgenden Fragen, die in der vorliegenden Arbeit behandelt werden sollen:

a) Wird eine photochemische Elementarreaktion von einem einzelnen Lichtquant ausgelöst, oder bedarf es hierzu der photochemisch wirksamen Absorption mehrerer Quanten?

b) Genügt eine oder sind mehrere photochemische Elementarreaktionen notwendig, um in der Sinneszelle eine Erregung auszulösen, die zentralwärts geleitet wird?

Die an der Stubenfliege *Musca* von uns durchgeführten Untersuchungen müssen im Zusammenhang mit kürzlich veröffentlichten Ergebnissen von KIRSCHFELD (1967) und BRAITENBERG (1967) gesehen werden. Die Autoren zeigten, daß das Komplexauge von *Musca* ein neurales Superpositionsauge ist. Ein Punkt der optischen Umwelt fällt in den Sehbereich von sieben verschiedenen Rhabdomeren in sieben benachbarten Facetten. Sechs der von den Sinneszellen dieser Rhabdomere ausgehenden Axone vereinigen sich in einer nervösen Einheit (Cartridge) des ersten optischen Ganglions (Lamina), wobei jedes dieser Axone auf jedes der beiden Neurone zweiter Ordnung synaptisch einwirkt; TRUJILLO-CENOZ (1965). Die Axone der beiden anderen Sinneszellen werden dagegen vermutlich erst im zweiten optischen Ganglion (Medulla) synaptisch umgeschaltet.

Hieraus ergibt sich die Frage:

c) Sind die Cartridge-Neurone durch synaptische Potentiale erregbar, die über eine in der Cartridge mündende Faser ausgelöst werden, oder bedarf es

hierzu der zeitlichen Koinzidenz von Erregungen, die der Cartridge von zwei oder mehr Fasern zugeleitet werden?

2. Theoretisches Konzept

Bevor wir uns mit der Untersuchungsmethodik und den experimentellen Ergebnissen befassen, soll zunächst ein einfaches theoretisches Konzept auf der Ebene der photochemischen Elementarreaktionen entwickelt werden, das zur Orientierung bei der Versuchsplanung diene. Entsprechende Überlegungen lassen sich für die nächsthöheren Ebenen anstellen und werden in dieser Arbeit diskutiert.

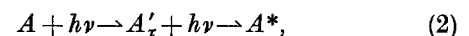
Die N Moleküle des Photopigments eines Rhabdomers denken wir uns in einer Fläche F angeordnet. Ein einzelnes Molekül besitzt einen Wirkungsquerschnitt q , so daß von ihm der Bruchteil q/F der Fläche F eingenommen wird. Trifft ein Lichtstrom j von n Quanten pro Zeiteinheit senkrecht auf die „Empfänger“-Fläche F , so fallen im Mittel $\bar{m} = j \cdot \frac{q}{F}$ Quanten pro Zeiteinheit auf den Wirkungsquerschnitt q eines Pigmentmoleküls.

Zunächst werde ein Ein-Quanten-Prozeß betrachtet: In diesem Fall wird angenommen, daß ein von einem Pigmentmolekül absorbiertes Quant das Molekül aktiviert und eine Kette von Folgereaktionen auslöst, die sich in einem physiologischen Elementarereignis (Miniatur-Receptorpotential der Sinneszelle; „bump“) manifestieren kann. Wir sprechen in diesem Fall von einem „Ein-Quanten“-Receptor, da die Absorption eines Lichtquants notwendig und hinreichend für die Auslösung eines physiologischen Elementarereignisses im Receptor ist, und symbolisieren diesen Prozeß durch das Schema



worin A das inaktive, A^* das aktivierte Pigmentmolekül, h das Plancksche Wirkungsquantum und ν die Frequenz des Lichtes bezeichnen.

Als Alternative zu diesem Fall betrachten wir einen Zwei-Quanten-Prozeß. Durch Absorption eines Lichtquants werde ein Pigmentmolekül vom inaktiven in einen präaktivierten Zustand überführt, der die Lebensdauer τ besitzen möge. Als präaktivierter Zustand käme im Prinzip ein Triplett-Zustand des Moleküls in Frage. Wird das Molekül während der Lebensdauer τ des präaktivierten Zustands von einem zweiten Quant getroffen, so kann es in den aktivierten Zustand überführt werden und photochemisch abereagieren. In diesem Alternativfall, auf den wir uns hier beschränken wollen, sprechen wir von einem „Zwei-Quanten“-Receptor; denn zwei Quanten pro molekularem Wirkungsquerschnitt q und Lebensdauer τ sind notwendig und hinreichend zur Auslösung eines physiologischen Elementarereignisses. Den Zwei-Quanten-Prozeß symbolisieren wir durch das Schema



worin A'_τ ein Pigmentmolekül im präaktivierten Zustand der Lebensdauer τ bezeichnet.

Die photochemischen Reaktionsraten in Abhängigkeit vom Quantenstrom j bestimmen wir für den Ein- und für den Zwei-Quanten-Prozeß wie folgt: Ist $\bar{m} = j \cdot \frac{q}{F}$ die mittlere Quantenrate pro Wirkungs-

querschnitt q , so erhält man aus einem Poisson-Ansatz für die Wahrscheinlichkeit p_μ von μ Quantentreffern auf q während der Lebensdauer τ den Ausdruck

$$p_\mu = \frac{(\bar{m} \cdot \tau)^\mu e^{-\bar{m} \cdot \tau}}{\mu!} \quad (3)$$

Da eine photochemische Elementarreaktion von ein, zwei oder mehr, allgemein in einem z -Quanten-Fall von z oder mehr Quanten ausgelöst werden kann, beträgt die Wahrscheinlichkeit p_z^* für z oder mehr Quantentreffer pro q und τ

$$p_z^* = 1 - \sum_{\mu=0}^{z-1} \frac{(\bar{m} \cdot \tau)^\mu e^{-\bar{m} \cdot \tau}}{\mu!} \quad (4)$$

Die mittlere Zahl \bar{r} der von N Molekülen pro Zeitintervall τ hervorgerufenen photochemischen Elemen-

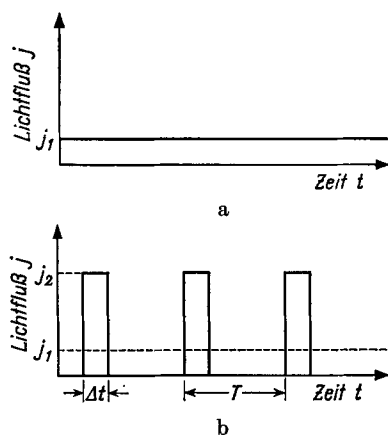


Abb. 1. a Reizprogramm 1. Zeitlich konstanter Lichtfluß der Stärke $j = j_1$; b Reizprogramm 2. Lichtimpulsfolge der Frequenz $1/T$, der Impulsdauer Δt und der Pulsstärke $j = j_2$. Die Parameter T , Δt und j_2 sind so gewählt, daß der mittlere Quantenfluß in beiden Programmen stets gleich ist ($j_2 \Delta t = j_1 T$)

tarreaktionen ist dann gegeben durch den Ausdruck

$$\bar{r} = N \cdot p_z^* \cdot \tau^{-1} \quad (5)$$

Besonders einfache Verhältnisse ergeben sich, wenn im Experiment der Quantenfluß so klein gehalten wird, daß die Bedingung $\bar{m} \cdot \tau \ll 1$ erfüllt ist. Dann folgen aus den Gln. (3) und (4), mit $e^{-\bar{m} \cdot \tau} \approx 1 - \bar{m} \cdot \tau$, für den Ein-Quanten-Fall (1) und für den Zwei-Quanten-Fall (2) die folgenden Beziehungen zwischen j und \bar{r} :

1. Ein-Quanten-Prozeß ($z = 1$)

$$\bar{r} = \frac{N \cdot q}{F} \cdot j \quad (6)$$

Zwischen photochemischer Reaktionsrate und Quantenrate besteht eine *lineare* Beziehung. Der molekulare Wirkungsquerschnitt hängt nicht vom Fluß j ab.

2. Zwei-Quanten-Prozeß ($z = 2$)

$$\bar{r} = \frac{1}{2} \frac{N}{F^2} \cdot q^2 \cdot \tau \cdot j^2 \quad (7A)$$

* Im Ein-Quanten-Fall kann die Entwicklung nach dem Glied $\bar{m} \cdot \tau$ abgebrochen werden. Im Zwei-Quanten-Fall muß die Entwicklung zumindest bis zu dem quadratischen Glied $\frac{1}{2} \bar{m}^2 \tau^2$ fortgesetzt werden, da das lineare Glied bei der Berechnung von p_z^* verschwindet.

Im Gegensatz zum Ein-Quanten-Fall liegt hier eine *quadratische* Abhängigkeit der photochemischen Reaktionsrate von der Quantenrate vor. Schreibt man Gl. (7A) in Analogie zu Gl. (6),

$$\bar{r} = \frac{N \cdot Q}{F} \cdot j; \quad Q = \frac{1}{2} \frac{q^2 \cdot \tau}{F} \cdot j, \quad (7B)$$

so läßt sich ein effektiver molekularer Wirkungsquerschnitt Q definieren, der *proportional* mit dem Quantenfluß j ansteigt.

Eine experimentelle Beantwortung der Frage, ob im Fliegenauge Ein- oder Mehr-Quanten-Prozesse verwirklicht sind, kann weder im elektrophysiologischen noch im verhaltensphysiologischen Experiment direkt gegeben werden, da die photochemische Reaktionsrate einer Messung in vivo nicht unmittelbar zugänglich ist. Ihr Verlauf, und damit die Antwort auf die Problemstellung dieser Arbeit, läßt sich jedoch, wie wir zeigen werden, auch aus einem Verhaltensexperiment indirekt erschließen, indem man die Wirksamkeit der nachstehend beschriebenen Lichtreiz-Programme miteinander vergleicht.

Reizprogramm 1. Zeitlich konstanter Lichtfluß der Stärke $j = j_1$ (Abb. 1 a).

Reizprogramm 2. Lichtimpulsfolge der Frequenz $f = 1/T$, Impulsdauer Δt und der Pulsstärke $j = j_2$, (Abb. 1 b). Die Parameter T , Δt und j_2 sind so gewählt, daß der mittlere Quantenfluß in beiden Programmen stets *gleich* ist. Dies ist der Fall, wenn die Abgleichbedingung

$$j_2 \cdot \Delta t = j_1 \cdot T \quad (8)$$

erfüllt ist.

Werden die Reizprogramme 1 und 2 auf den Fall des Ein-Quanten-Receptors angewandt, so resultieren die gleichen mittleren photochemischen Reaktionsraten, da \bar{r} linear von j abhängt und die mittleren Quantenraten beider Programme sich nicht voneinander unterscheiden. Andere Verhältnisse ergeben sich jedoch für den Fall des Zwei-Quanten-Receptors, da hier eine quadratische Abhängigkeit von j vorliegt. Mit dem Impuls-Reiz-Programm läßt sich in diesem Fall eine *höhere* mittlere photochemische Reaktionsrate als mit dem Reizprogramm zeitlich konstanten Flusses auslösen. Der maximale Faktor (Effektivität), um den sich die von beiden Programmen ausgelösten Reaktionsraten voneinander unterscheiden können, ist durch das Verhältnis j_2/j_1 bzw. $T/\Delta t$ festgelegt, da der effektive molekulare Wirkungsquerschnitt Q nach Gl. (7B) linear von j abhängt. Ob dieser vom Lichtprogramm abhängige Effekt auch experimentell nachgewiesen werden kann, hängt von den Parametern τ , Δt und T ab. Ist $\tau \leq \Delta t$, so verhält sich ein Zwei-Quanten-Receptor wie beschrieben; seine Effektivität beträgt $T/\Delta t$. Liegt die Lebensdauer τ des präaktivierten Zustands dagegen im Bereich $\Delta t < \tau < T$, so integriert der Zwei-Quanten-Receptor die Lichtimpulse über das Intervall τ , die Effektivität sinkt auf T/τ ab und wird schließlich eins, wenn $\tau \geq T$. Unter diesen Bedingungen „degeneriert“ der Zwei-Quanten-Receptor und kann dann funktionell vom Ein-Quanten-Receptor nicht mehr unterschieden werden. Ein Zwei-Quanten-Receptor ist daher mit Hilfe der Reizprogramme 1 und 2 nur dann nachzuweisen, wenn die Lebensdauer des präaktivierten Zustand $\tau < T$ ist.

An dieser Stelle sei noch einmal darauf hingewiesen, daß die Überlegungen dieses Kapitels nur dann ihre Gültigkeit besitzen, wenn $j \frac{q}{F} \cdot \tau \ll 1$ ist. Da weder q , F noch τ bekannt sind, enthält diese Bedingung zunächst nur die Forderung nach extrem kleinen Werten von j , der Quantenrate pro Receptor. Zu dieser Bedingung tritt die weitere Forderung, daß die Konzentration c_A des inaktiven Photopigments im Versuch nicht merklich geändert werden darf. Nur dann ist zu erwarten, daß die Kinetik der photochemischen Elementarreaktionen vom Quantenfluß allein und nicht außerdem noch von anderen Parametern abhängt, die natürlich ins Spiel kommen, wenn eine Verarmung von c_A auftritt. Die in dieser Arbeit beschriebenen Experimente wurden daher bei sehr geringen Quantenraten ausgeführt. Im Rahmen der Diskussion werden wir uns noch mit dieser Frage beschäftigen und an Hand kinetischer Überlegungen nachweisen, daß die geringen Quantenraten, die in unseren Versuchen angewandt wurden, zu keiner merklichen Verarmung der Konzentration des Photopigments geführt haben können.

3. Material und Methoden

Die in dieser Arbeit beschriebenen Experimente wurden mit Weibchen der Stubenfliege *Musca* durchgeführt, die im Institut gezüchtet wurden. Für reproduzierbare Untersuchungen im Drehzylinder war es erforderlich, die Versuchsfiegen an einem Meßsystem fixiert aufzuhängen und die Beweglichkeit zwischen Kopf und Thorax der Fliege zu blockieren, damit die Relativgeschwindigkeit zwischen bewegtem Muster und Fliegenauge ausschließlich von der Drehgeschwindigkeit des Musterzylinders abhängt. Man erreicht dies durch Anbringen einer festen Brücke aus Wachs, die dorsal Kopf und Thorax verbindet und in der ein kleines Pappstückchen haftet. Daran kann die Fliege im Meßsystem aufgehängt werden. Als Klebemasse diente eine Mischung aus Bienenwachs und gepulvertem Kolophonium. Die Ocellen wurden mit lichtundurchlässigem schwarzem Wachs bedeckt, so daß nur die Facettenaugen optische Reize empfangen konnten. Vor dem Ankleben der Wachsbrücke wurden die Versuchsfiegen in den anfänglich durchgeführten Experimenten mit CO_2 anaesthetisiert, in den später ausgeführten Versuchen wurden sie durch Abkühlen immobilisiert. Die in der beschriebenen Weise präparierten Fliegen wurden in kleinen Käfigen aus Plexiglas einzeln gehalten und mit Wasser sowie Agar (angereichert mit Zucker und Hefeextrakt) versorgt.

Während eines Experiments befand sich eine Versuchsflye in der Achse einer der Zylinderanordnungen (Abb. 2 und 3), die weiter unten beschrieben werden. Sie wurde an dem Pappstückchen von einer Klammer gehalten, die mit dem Flugdrehmomenten-Kompensationssystem fest verbunden war. Unter Kompensation fliegen die Versuchsfiegen fixiert; das von ihnen im Experiment ausgeübte axiale Drehmoment ließ sich quantitativ mit Hilfe des Drehmomenten-Kompensators, der in absoluten Einheiten ($\text{dyn} \cdot \text{cm}$) geeicht ist, messen und als Funktion der Zeit verfolgen. Die wesentlichen Bauteile des Kompensators wurden schon in früheren Arbeiten (FERMI und REICHARDT, 1963; REICHARDT, 1966) besprochen; wir beschränken uns daher hier auf eine kurze Beschreibung der Registriereinrichtung: Im Drehmomenten-Kompensator wird ein Kompensationsstrom erzeugt, der dem von der Versuchsflye ausgeübten axialen Drehmoment proportional ist. Der Kompensationsstrom ruft an einem Meßwiderstand einen Spannungsabfall hervor, der mit einem Schreiber (Varian G-10) registriert wurde. Die Zeitkonstante des Schreibers betrug 0,4 sec. Zwischen Meßwiderstand und Schreibereingang befand sich eine RC-Kombination, die die Zeitkonstante der Registrierung auf 1,6 sec heraufsetzte. Die Eichung des Kompensators ergab eine Empfindlichkeit von $0,25 \text{ mA/dyn} \cdot \text{cm}$; entsprechend läßt sich der Schreibereingang nach geeigneter Anpassung in $\text{mV/dyn} \cdot \text{cm}$ kalibrieren. In den anfänglich ausgeführten Experimenten wurden die zeitlichen Mittelwerte der Flugdrehmomente durch Planimetrieren der

Registrierkurven bestimmt. Dieses zeitraubende Verfahren wurde später ersetzt durch eine elektronische Mittelwertbestimmung. Zu diesem Zweck wurde dem Schreibereingang ein elektronischer Zeitschalter mit nachfolgendem Integrator

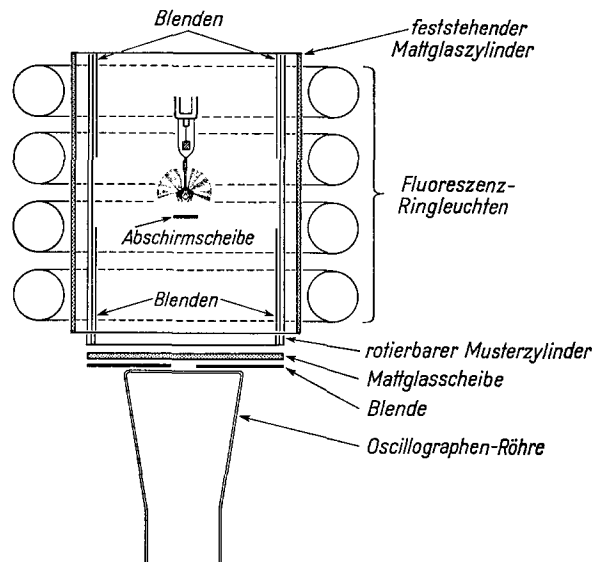


Abb. 2. Schematische Darstellung der Zwei-Zylinder-Versuchsanordnung. Der äußere Mattglaszylinder ist stationär. Der innere Musterzylinder wird von einem Wechselstrommotor über ein Planetengetriebe in Rotation versetzt. Vier Fluoreszenz-Ringleuchten dienen zur Außenbeleuchtung, die Oscillographenröhre zur Innenbeleuchtung der Zylinder-Anordnung. Die unter Kompensation fixiert fliegende Versuchsflye befindet sich in der Achse des Zylinder-Systems. Durch eine Scheibe sind die Komplexaugen der Fliege gegenüber direkter Strahlung vom Oscillographen abgeschirmt. Weitere Einzelheiten im Text

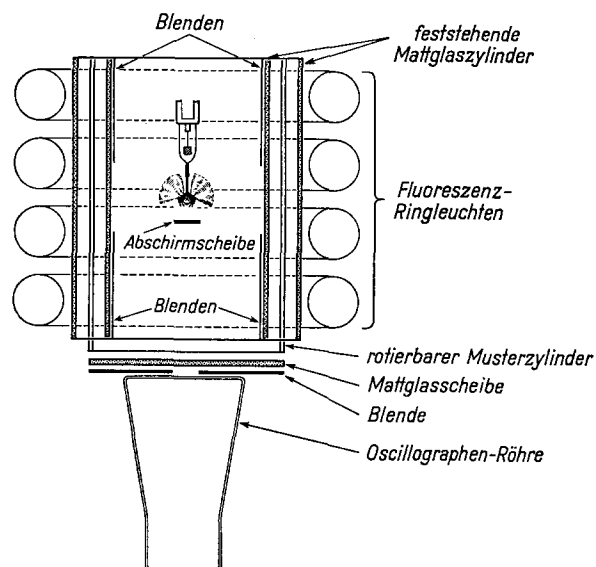


Abb. 3. Schematische Darstellung der Drei-Zylinder-Versuchsanordnung. Äußerer und innerer Mattglaszylinder sind stationär angebracht. Weitere Einzelheiten wie in der Legende zu Abb. 2 und im Text beschrieben

parallel geschaltet. Die Integrations- bzw. Mittelungszeit ließ sich mit dem Zeitschalter geeignet wählen. Unter diesen Registrierbedingungen waren wir auf ein Ausplanimetrieren der Registrierkurven nur dann angewiesen, wenn eine Versuchsflye während der Integrationszeit ihren Flug für kurze Zeit unterbrach und die Messung nicht wiederholt wurde.

Die Zylinderanordnungen zur Auslösung von Flugdrehmomenten (optomotorischen Reaktionen) fixiert fliegender Versuchsfiegen sind in den Abb. 2 und 3 wiedergegeben. Der

rotierbare Musterzylinder beider Anordnungen wurde von einem Wechselstrommotor über ein Planetengetriebe angetrieben. Wahl der Getriebebestellung erlaubte in beiden Rotationsrichtungen Zylindergeschwindigkeiten im Bereich von 0,04–1360° pro Sekunde. Das in der Versuchsanordnung nach Abb. 2 verwandte Muster bestand aus periodisch angeordneten schwarzen Längsstreifen, die auf durchsichtiger Folie angebracht waren. Das Muster wurde in einen Plexiglaszylinder des Innendurchmessers 11,5 cm eingelegt und bildete einen sich periodisch ändernden Kontrastverlauf von 45° räumlicher Wellenlänge (gemessen als Maximalwinkel von einem Punkt der Zylinderachse). Die innere Oberfläche des Musters war durch aufliegende Mattfolien so präpariert, daß sie für reflektierte Strahlung (Innenbeleuchtung) als Lambert-Fläche wirkte und einen annähernd sinusförmigen Kontrastverlauf ergab. In der Zylinderanordnung nach Abb. 3 wurde das rotierbare Muster von einem Präzisions-Metallzylinder vom Innendurchmesser 11,65 cm gebildet, in dem sich vertikale — periodisch angeordnete — Schlitze befanden. Schlitzbreite und Schlitzabstand waren so gewählt, daß sich auch hier ein periodischer Kontrastverlauf von 45° räumlicher Wellenlänge ergab. In der Position der Versuchsflye gemessen war der Musterkontrast in dieser Anordnung sowohl im Durchlicht (bei Außenbeleuchtung) als auch im Auflicht (bei Innenbeleuchtung) in sehr guter Näherung sinusförmig. Dies wurde durch den feststehenden inneren Mattplexiglas-Zylinder bewirkt, da die durch einen Schlitz des Musterzylinders fallende Strahlung auf den Mattglaszylinder verteilt wird, wodurch die Amplituden der im Muster enthaltenen räumlichen Oberwellen stark reduziert werden. Entsprechende Verhältnisse liegen auch bei Innenbeleuchtung vor.

Zu Beginn eines jeden Experiments wurde der drehbare Musterzylinder von außen durch den feststehenden Mattplexiglas-Zylinder mit vier Fluoreszenz-Ringleuchten Philips TLE 40W/34 de Luxe bestrahlt. Auf der inneren Oberfläche des äußeren Mattglaszylinders ließen sich Graufolien befestigen, mittels derer der Lichtfluß definiert abgeschwächt werden konnte. Die Ringleuchten wurden aus einer hochstabilisierten Gleichstromquelle gespeist. Mit der Zweizylinder-Versuchsanordnung nach Abb. 2 wurden die Experimente ausgeführt, in denen die Lichtimpulsfrequenz des Testprogramms 2 nicht weniger als 20 Hz betrug. Die Innenbeleuchtung des rotierbaren Musterzylinders mit zeitlich konstantem Licht (Reizprogramm 1) sowie mit Impulslicht (Reizprogramm 2) erfolgte in diesen Versuchen mittels einer Oscillographenröhre, deren Lumineszenzstrahlung in einer Mattglasscheibe zerstreut wurde. Die Intensität der Strahlung ließ sich kontinuierlich am Oscillographen regeln. Darüber hinaus befand sich zwischen Streuscheibe und Zylinderboden ein Filterhalter, in den Graufilter eingeführt werden konnten. In diesen Versuchen war die Außenbeleuchtung abgeschaltet. Dagegen fand in den Versuchen mit Lichtimpulsfrequenzen von 1 Hz und darunter die Drei-Zylinder-Versuchsanordnung nach Abb. 3 Verwendung. In diesen Experimenten wurde mit Innen- und Außenbeleuchtung gearbeitet. In beiden Versuchseinrichtungen waren der obere und der untere Teil des rotierbaren Musterzylinders durch stationäre schwarze Blenden so abgedeckt, daß die in der Mitte des blendenfreien Zylinderabschnittes justierten Versuchsflyen einer Lichtstrahlung aus einem Winkelbereich von $\pm 27,5^\circ$ — bezogen auf die Horizontale — ausgesetzt waren. Unter diesen Versuchsbedingungen empfangen die gereizten Ommatidien der Komplexaugen im zeitlichen Mittel etwa den gleichen Lichtfluß, da der Musterzylinder bzw. der innere Mattglaszylinder für auffallendes und für durchfallendes Licht annähernd als sekundärer Lambertstrahler wirkte. In beiden Versuchsanordnungen wurde außerdem dafür Sorge getragen, daß die Versuchsflyen gegenüber direkter Strahlung von der Oscillographenröhre abgeschirmt waren.

Der Phosphor (Tektronix P5) der Oscillographenröhre enthielt einen Aktivator und besaß eine Abklingzeit von 17 μsec , bezogen auf $1/10$ der Spitzenintensität. Das Spektrum der Lumineszenz des Phosphors erstreckte sich von 320 bis 620 $m\mu$ mit einem Maximum bei 430 $m\mu$. Das Reizprogramm 1 ließ sich mit der Oscillographenröhre erzeugen, indem der Elektronenstrahl in der Achse zentriert und defokussiert wurde. Zur Erzeugung des Reizprogramms 2 wurde der Elektronenstrahl fokussiert und mit geeigneter Geschwindigkeit und Frequenz gekippt. Die Lichtimpulsdauer ergibt sich aus der Kippgeschwindigkeit des Elektronenstrahls und dem Durchmesser der Blende (1 cm), die auf dem Oscillographenschirm angebracht war. Nach diesem Verfahren wurden Lichtimpulsfrequenzen im Bereich von 500–1 Hz erzeugt.

Bei einigen Versuchen mit 1 Hz Impulsfrequenz wandten wir ein anderes Verfahren an: Der Elektronenstrahl wurde bei sehr hoher Kippfrequenz mittels einer von außen zugeführten Impulsspannung, die dem Vertikal-Verstärker des Oscillographen zugeführt wurde, während des Zeitintervalls Δt in die Schirmmitte gesteuert. Während der Dunkelperiode befand sich der Strahl im abgelenkten Zustand außerhalb des Schirmes. Der Schirm war bei diesen Versuchen mit einer Kappe abgedeckt, die einen in Kipprichtung orientierten Schlitz enthielt. Für Frequenzen unter 1 Hz wurde der zentrierte und defokussierte Elektronenstrahl über die Wehneltzylinderspannung an- bzw. abgeschaltet. Mißt man die Pulsfrequenz f in Hertz, die Pulsdauer Δt in Sekunden, so ergeben sich für die in der vorliegenden Untersuchung verwandten Lichtimpulsprogramme die Werte:

Tabelle 1

Lichtimpulsfrequenz f [Hz]	Lichtimpulsdauer Δt [sec]	Verhältnis aus Impulsabstand und Impulsdauer $T/\Delta t$
$5 \cdot 10^{+2}$	$1,50 \cdot 10^{-5}$	133
$2 \cdot 10^{+2}$	$1,25 \cdot 10^{-4}$	40
$1 \cdot 10^{+2}$	$2,50 \cdot 10^{-4}$	40
$2 \cdot 10^{+1}$	$2,50 \cdot 10^{-4}$	200
1	$5,00 \cdot 10^{-2}$	20
$3,3 \cdot 10^{-1}$	$2,50 \cdot 10^{-1}$	12
$8,33 \cdot 10^{-3}$	1	120

Messungen von Lichtintensitäten bzw. Leuchtdichten wurden mit einem Photomultiplier (RCA Typ 1P28) durchgeführt. Die für die Messungen erforderliche hohe Konstanz des Verstärkungsgrades ließ sich durch extreme Stabilisierung der Dynodenspannungen erreichen. Statische und dynamische Linearität des Multipliers waren gewährleistet, da der Anodenstrom — bei relativ hohen Dynodenspannungen — unter $5 \mu\text{A}$ gehalten wurde. Der Anodenstrom des Photomultipliers wurde einem Tiefpaß (Zeitkonstante 5 sec) zugeführt, der der Eingangsstufe eines von WENKING entwickelten Impedanzwandlers vorgeschaltet war. Am Ausgang des Impedanzwandlers ließ sich der Multiplier-Anodenstrom niederohmig messen.

Die Beweiskraft der in dieser Arbeit beschriebenen Experimente beruht auf einem exakten Abgleich der Leuchtdichten, die im zeitlichen Mittel von den Reizprogrammen vom Typ 1 und 2 erzeugt wurden. Dieser Abgleich wurde für Pulsfrequenzen im Bereich von 500–1 Hz direkt mit dem Photomultiplier-Meßgerät vorgenommen. Für Frequenzen unter 1 Hz wurde ein anderes Abgleichverfahren gewählt: Die Ausgangsspannung des Photomultiplier-Meßgeräts wurde einem elektronischen Integrator zugeführt. Nach Ablauf einer Integrationszeit, die das ganzzahlige Vielfache einer Impulsperiode betrug, wurden die Integrationswerte miteinander verglichen, die sich bei Anwendung beider Reizprogramme ergaben.

Zur Messung des Musterkontrasts in den Versuchsanordnungen nach Abb. 2 und 3 — bei Innen- und bei Außenbeleuchtung — wurde der Photomultiplier in einem Schlitzsystem mit der Apertur von 1° montiert, das in der Achse der Zylinder vertikal orientiert angeordnet werden konnte. Den Kontrast m eines sinusförmigen Musters definieren wir als das

$$\text{Verhältnis } m = \frac{I_{\text{max}} - I_{\text{min}}}{I_{\text{max}} + I_{\text{min}}}, \text{ worin } I_{\text{max}} \text{ die maximale und}$$

I_{min} die minimale Leuchtdichte des Musters bezeichnet. m entspricht dem Modulationsgrad eines sinusförmigen Verlaufs. Für die Zylinderanordnung nach Abb. 2 ergab sich bei Innenbeleuchtung ein Musterkontrast von $m = 21\%$, während in der Versuchsanordnung nach Abb. 3 bei Außenbeleuchtung ein Musterkontrast von $m = 50\%$ gemessen wurde.

Die mittlere Leuchtdichte der Zylinderanordnungen wurde ebenfalls mit Hilfe des Photomultiplier-Meßgeräts bestimmt, das für diese Zwecke mit einem Luxmeter geeicht wurde. Wir geben in dieser Arbeit mittlere Leuchtdichten in Apostilb an; 1 Apostilb entsprechen 10^{-4} Lambert und $1/\pi$ Candela pro m^2 .

Die individuellen Messungen der optomotorischen Reaktionen wurden wie folgt vorgenommen: Nachdem die Versuchsflye in der Achse einer der Versuchsanordnungen zentriert war, wurde der Musterzylinder 30 sec — in einigen Experi-

menten 60 sec — in einer Richtung und anschließend 30 sec bzw. 60 sec in der anderen Richtung gedreht. Als Reaktionsmaß verwenden wir, wie auch schon in früheren Arbeiten: $\frac{1}{2}$ [mittleres Drehmoment bei Zylinderdrehung „rechts“ minus mittleres Drehmoment bei Zylinderdrehung „links“]. Dieses Reaktionsmaß eliminiert eventuell auftretende Reaktionsasymmetrien. Wir indizieren Reaktionen in Richtung der Zylinderdrehung positiv (+) und in Gegenrichtung negativ (—).

Optomotorisch ausgelöste Drehmomente als Funktion gewisser Parameter (wie mittlere Leuchtdichte, Zylindergeschwindigkeit etc.) bezeichnen wir als Reaktionskurven. Reaktionskurven wurden, wenn möglich, mit einer Fliege, ohne Unterbrechung des Fluges, aufgenommen. Nur in Experimenten, bei denen die Wahl der jeweiligen Versuchs-Parameter längere Zeit erforderte, und auch während der Dunkeladaptation wurde dem Versuchstier ein Stückchen Papier angeboten, das es mit den Beinen festhielt und dabei seinen Flug unterbrach. Gute Fliegen erlaubten während einer Flugzeit von 20–60 min 10–30 Registrierungen.

Die im Abschnitt „Experimentelle Ergebnisse“ wiedergegebenen Reaktionskurven ergeben sich aus den Mittelwerten von Messungen an verschiedenen Versuchsfiegen, wenn nicht ausdrücklich auf Messungen an ein und derselben Versuchsfiege hingewiesen wird. Meßpunkte in den Abbildungen bezeichnen Mittelwerte \bar{R} individueller Reaktionen R_i , die sich aus einem Zeitmittel ergeben. Die ober- und unterhalb der Mittelwerte eingetragenen Striche geben den mittleren Fehler $\pm \sigma$ an, dem die individuellen Reaktionen R_i unterliegen. Es ist

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (R_i - \bar{R})^2}{n-1}},$$

worin n die Zahl der Messungen bezeichnet.

Während aller Experimente wurde die Raumtemperatur zwischen 19 und 21° C gehalten und für hohe relative Luftfeuchtigkeit gesorgt.

4. Experimentelle Ergebnisse

Die in diesem Abschnitt beschriebenen Verhaltensversuche basieren methodisch auf den Überlegungen der Kapitel 2 und 3. Ihre Ergebnisse sollen eine Antwort auf die dieser Arbeit zugrunde liegenden Fragestellungen ermöglichen.

4.1. Auslösen einer optomotorischen Reaktion

Kontrollexperiment I. Am Anfang und am Ende einer jeden Versuchsserie mit einer Testfliege lösten wir eine optomotorische Standardreaktion aus, um zu prüfen, ob die Fliege jeweils gleich stark reagierte. Meßergebnisse aus einer Versuchsserie wurden nur dann verwertet, wenn die am Ende des Experiments ausgelöste Standardreaktion innerhalb $\pm 10\%$ der vor der Versuchsserie erzeugten Standardreaktion lag. Die Versuchsbedingungen für diese Kontrollversuche waren wie folgt gewählt: Die Fluoreszenz-Ringleuchten waren angeschaltet und erzeugten in der Ebene des Musterzylinders eine mittlere Leuchtdichte von 1000 Apostilb. Die Winkelgeschwindigkeit des Musterzylinders betrug $w = 49,25^\circ/\text{sec}$. Bei einer räumlichen Wellenlänge des periodischen Kontrastmusters von $\lambda = 45^\circ$ erzeugte der rotierende Zylinder in einem Ommatidium einer unter Kompensation fliegenden Testfliege eine Kontrastfrequenz von $w/\lambda \approx 1$ Hz, bei der bei *Musca* eine maximale optomotorische Reaktion ausgelöst wird (s. Abb. 7).

4.2. Dunkeladaptation

Kontrollexperiment II. Im Kapitel 2 wurde begründet, warum die Versuche bei sehr geringen Quantenraten ausgeführt werden müssen. Die Anwendung

geringer Quantenraten erfordert eine Dunkeladaptation der Versuchsfiegen von ca. 30 min. Der zeitliche Verlauf der Dunkeladaptation einer Versuchsfiege ist in Abb. 4 wiedergegeben. Bei Außenbeleuchtung (Fluoreszenz-Ringleuchten) betrug die Leuchtdichte des Musters, auf die die Versuchsfiege adaptiert war, 1000 Apostilb. Im Zeitpunkt $t=0$ wurde die Außenbeleuchtung ab- und die Innenbeleuchtung angeschaltet, unter der eine Leuchtdichte des Musters von 10^{-2} Apostilb bestand. Nach dem Intensitätssprung wurde die optomotorische Reaktion einer Versuchsfiege 35 min — bei einer Mustergeschwindigkeit von $w = 49,25^\circ/\text{sec}$ — verfolgt. Der in Abb. 4 wiedergegebene Versuchsverlauf besagt, daß unter diesen Bedingungen der Prozeß der Dunkeladaptation nach etwa 25 min beendet ist.

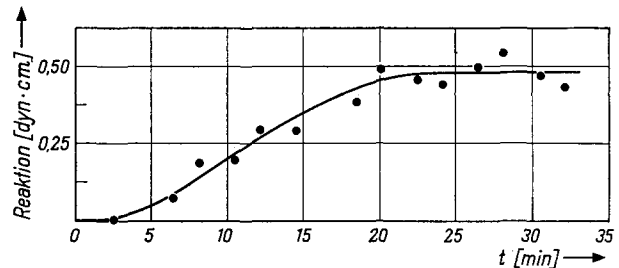


Abb. 4. Kontrollexperiment zur Bestimmung des Zeitverlaufs der Dunkeladaptation, durchgeführt in der Zwei-Zylinder-Versuchsanordnung. Zur Zeit $t=0$ wurde die Leuchtdichte von 1000 Apostilb auf $1/100$ Apostilb herabgesetzt. Der Kurvenverlauf zeigt den zeitlichen Anstieg der Reaktion einer Versuchsfiege nach $t=0$. Der Adaptationsvorgang ist nach ca. 20 min beendet. Parameter der Versuche: Räumliche Wellenlänge des sinusförmigen Musters $\lambda = 45^\circ$, Musterkontrast $m = 21\%$, Zylindergeschwindigkeit $w = 49,35^\circ/\text{sec}$

4.3. Eichmessung

Bevor ein Testversuch zur Frage der Ein- oder Mehr-Quanten-Prozesse mit *Musca* durchgeführt werden konnte, war es notwendig, die optomotorische Reaktion in Abhängigkeit von der mittleren Leuchtdichte des Musterzylinders zu bestimmen. Versuchsfiegen, die den Anforderungen des Kontrollexperiment I genügten, wurden 30 min dunkeladaptiert und am Kompensator hängend in der Achse der Zwei-Zylinder-Anordnung zentriert. Die zeitlich konstante Beleuchtung erfolgte in diesen Versuchen mittels der Oscillographenröhre und wurde so variiert, daß die mittlere Leuchtdichte des rotierenden Musterzylinders 10^{-3} bis 10^{+1} Apostilb betrug. Die räumliche Wellenlänge des periodischen Musters betrug $\lambda = 45^\circ$, der Musterkontrast $m = 21\%$. In Abb. 5 ist die Abhängigkeit der Reaktion von der mittleren Leuchtdichte des Musterzylinders bei drei Zylindergeschwindigkeiten w wiedergegeben. Wir erhielten den Verlauf der Kurve I bei $w = 29,25^\circ/\text{sec}$ und $w = 24,6^\circ/\text{sec}$, den Verlauf der Kurve II bei $w = 0,77^\circ/\text{sec}$. Aus der Abbildung ist zu ersehen, daß unter diesen Versuchsbedingungen meßbare optomotorische Reaktionen bei 10^{-3} bis $2 \cdot 10^{-3}$ Apostilb auftreten. Bei Erhöhung der mittleren Leuchtdichte um etwa eine Zehnerpotenz steigt die Reaktion auf etwa die Hälfte ihres Maximalwerts an, der bei weiterer Erhöhung um etwa eine Zehnerpotenz erreicht wird. Wir bezeichnen diesen Zusammenhang zwischen der mittleren Leuchtdichte des Musterzylinders und der Reaktion als Eich-

messung, da sie die Empfindlichkeit der Reaktion gegenüber einer Änderung des mittleren Quantenflusses wiedergibt.

4.4. Entscheidungsexperimente mit der Zwei-Zylinder-Versuchsordnung

Die Ergebnisse eines Teils der Experimente, mit denen sich die Problemstellung der vorliegenden Arbeit beantworten läßt, sind in den Abb. 6a—d

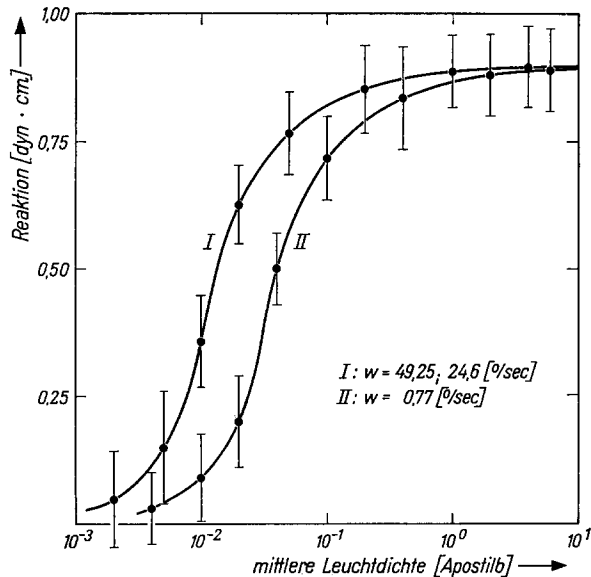


Fig. 5. Eichmessungen: Optomotorische Reaktion als Funktion der mittleren Zylinderleuchtdichte unter Reizprogramm 1, gemessen in der Zwei-Zylinder-Versuchsordnung. Volle Punkte: Mittelwerte aus je 20 Einzelmessungen an vier Testfliegen. Vertikale Striche mit Begrenzung: Mittlere Streuungen der Einzelmessungen. Räumliche Wellenlänge des sinusförmigen Musters $\lambda = 45^\circ$, Musterkontrast $m = 21\%$, Zylindergeschwindigkeiten $w = 49,25; 24,6$ pro Sekunde Kurve I, Zylindergeschwindigkeit $w = 0,77^\circ$ pro Sekunde Kurve II

dieses Kapitels wiedergegeben. Sie wurden mit Versuchsfiegen gewonnen, die 30 min dunkeladaptiert waren und den Bedingungen des Kontrollexperimentes I genügten. Die Reizprogramme 1 (zeitlich konstante Lichtintensität) und 2 (Lichtimpulsfolge) wurden von der Oscillographenröhre erzeugt. Die räumliche Wellenlänge des periodischen Kontrastmusters betrug $\lambda = 45^\circ$, der Musterkontrast $m = 21\%$. Die in den Abb. 6a u. b wiedergegebenen Messungen wurden bei der Zylindergeschwindigkeit $w = 49,25^\circ/\text{sec}$, die in Abb. 6c aufgetragenen bei $w = 24,60^\circ/\text{sec}$ und die in Abb. 6d enthaltenen bei $w = 0,77^\circ/\text{sec}$ durchgeführt. Eine Begründung für die Wahl der verschiedenen Zylindergeschwindigkeiten werden wir in Abschnitt 4.5. geben.

Die in den Abb. 6a—d aufgetragenen Reaktionsverläufe (ausgezogene Kurven) entsprechen den Eichmessungen in Abb. 5, die bei den entsprechenden Zylindergeschwindigkeiten durchgeführt wurden. Aus dem Verlauf der Eichmessungen ist zu ersehen, daß der Reaktionsanstieg mit zunehmender mittlerer Leuchtdichte besonders steil in der Umgebung von 10^{-2} Apostilb verläuft. Die Reizprogramme 1 und 2 wurden daher bevorzugt so gewählt, daß die mittlere Leuchtdichte des Musterzylinders etwa 10^{-2} Apostilb betrug. Bei der Ausführung der Testexperimente

wurde wie folgt verfahren: Eine Versuchsflye wurde zunächst dem Reizprogramm 1 ausgesetzt und ihre optomotorische Reaktion gemessen. Dann wurde die Oscillographenröhre auf Reizprogramm 2 umgeschaltet und die von diesem Programm ausgelöste Reaktion registriert. Der mittlere Quantenfluß und damit die mittlere Leuchtdichte des Musterzylinders blieben ungeändert [s. Abgleichbedingung Gl. (8)]. Beide Messungen wurden fünfmal wiederholt und die Mittelwerte und mittleren Streuungen der Einzelmessungen

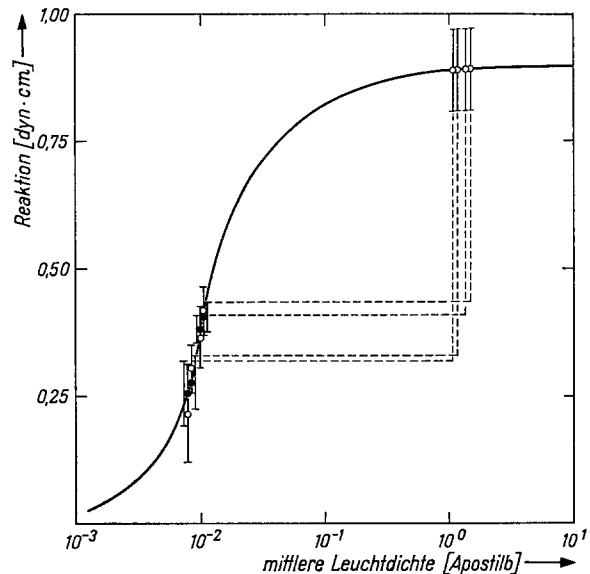


Fig. 6a. Entscheidungsexperimente, die mit der Zwei-Zylinder-Versuchsordnung durchgeführt wurden. a. Ausgezogene Kurve: Optomotorische Reaktion als Funktion der mittleren Zylinderleuchtdichte unter Reizprogramm 1. Der Reaktionsverlauf entspricht der in Abb. 5 wiedergegebenen Eichmessung, Kurve I. b. Volle Punkte und offene Kreise: Volle Punkte charakterisieren Reaktionsmittelwerte von vier Fliegen unter Reizprogramm 1. Die Mittelwerte wurden aus je fünf Einzelmessungen an einer einzelnen Fliege ermittelt. Begrenzte vertikale Linien bezeichnen die mittleren Streuungen der Einzelmessungen. Die offenen Kreise im Bereich des Abszissenwertes 10^{-2} Apostilb indizieren Reaktionsmittelwerte aus je fünf Einzelmessungen an denselben Fliegen unter Reizprogramm 2. Je ein beim gleichen Abszissenwert abgetragener voller Punkt und offener Kreis charakterisieren Messungen an ein und derselben Fliege. Reizprogramm 2 bestand aus Impulslicht desselben mittleren Quantenflusses wie Reizprogramm 1. Die Daten des Reizprogramms 2 waren: Impulsfrequenz 500 Hz, Impulsdauer $1,5 \cdot 10^{-5}$ sec, $j_2/j_1 = 133$. Offene Kreise beim Abszissenwert 10^0 Apostilb veranschaulichen die unter Reizprogramm 2 zu erwartende Reaktionsstärke für Zwei-Quanten-Prozesse, wenn $\tau \leq 1,5 \cdot 10^{-5}$ sec ist. Die Abszissenwerte dieser offenen Kreise bestimmen sich aus den Abszissenwerten der gemessenen Reaktionsmittelwerte (offene Kreise) durch Multiplikation mit dem Faktor $j_2/j_1 = 133$. Im Fall von Zwei-Quanten-Prozessen erhöht sich der effektive molekulare Wirkungsquerschnitt des Photopigmentsystems um diesen Faktor und dementsprechend die Wirksamkeit des Lichtes unter Reizprogramm 2. Die Abszissenverschiebung der offenen Punkte ist durch horizontale gestrichelte Linien angedeutet. Parameter des Versuchs: Räumliche Wellenlänge des sinusförmigen Musters $\lambda = 45^\circ$, Musterkontrast $m = 21\%$, Zylindergeschwindigkeit $w = 49,25^\circ$ pro Sekunde

bestimmt. In den Abbildungen bezeichnen volle Kreise Reaktionsmittelwerte auf Reizprogramm 1, offene Kreise Reaktionsmittelwerte auf Reizprogramm 2. Jedes Reaktionspaar (voller und offener Kreis) bei einem Leuchtdichtewert kennzeichnet Messungen an ein und derselben Fliege.

Bei den in Abb. 6a wiedergegebenen Reaktionsmeßwerten auf das Reizprogramm 2 betrug die Impulsfrequenz $f=500$ Hz, die Impulsperiode entsprechend $T=2 \cdot 10^{-3}$ sec und die Impulsdauer $\Delta t=1,5 \cdot 10^{-5}$ sec. Mit diesen Werten resultiert aus der Abgleichbedingung ein Quantenfluß-Verhältnis von $j_2/j_1=133$. Aus Abb. 6a geht hervor, daß die Unterschiede zwischen den Reaktionen, die von beiden Reizprogrammen bei etwa 10^{-2} Apostilb mittlerer Leuchtdichte ausgelöst werden, nicht signifikant sind. Die Lichtreceptoren des Fliegenauges verhalten sich unter diesen Testbedingungen daher wie Ein-Quanten-Receptoren. Aufgrund der in Kapitel 2 vorgenommenen Überlegungen läßt sich ableiten, welche Reaktionsstärke im Fall von Zwei-Quanten-Receptoren zu erwarten wäre, wenn für die Lebensdauer eines präaktivierten Zustands der Pigmentmoleküle eine Zeit angenommen wird, die kleiner oder gleich der Impulsdauer Δt ist, also $\tau \leq \Delta t=1,5 \cdot 10^{-5}$ sec. Der effektive molekulare Wirkungsquerschnitt eines Pigmentmoleküls unter Reizprogramm 1 sei $Q=Q_1$. Unter Reizprogramm 2 erhöht sich Q auf $Q=Q_2=Q_1 \cdot \frac{j_2}{j_1}$. Da unter unseren Versuchsbedingungen $j_2/j_1=133$ ist, würde sich Q um das 133fache erhöhen. Dies hätte zur Konsequenz, daß 133mal mehr Quanten unter Reizprogramm 2 im zeitlichen Mittel zur Reaktion beitragen als unter Reizprogramm 1, obwohl sich die Quantenraten beider Reizprogramme im zeitlichen Mittel nicht voneinander unterscheiden. Aufgrund der Eichmessung ist jedoch bekannt, wie die Reaktion vom mittleren Quantenfluß unter Reizprogramm 1 abhängt. Zur Bestimmung der im Zwei-Quanten-Fall zu erwartenden Reaktionsstärke haben wir die Mittelwerte der unter Reizprogramm 2 gemessenen Reaktionen auf der Abszisse um den Faktor $j_2/j_1=133$ zu höheren Leuchtdichtewerten verschoben und in dem durch die Eichmessung festgelegten Reaktionsmittel- und Streuwert aufgetragen. Die Verschiebung der Reaktionsmittelwerte entlang der Abszisse und zu den entsprechenden Ordinatenwerten ist in Abb. 6a und allen folgenden Abbildungen dieses Kapitels durch gestrichelte Linien angedeutet. Die Längen der gestrichelten vertikalen Linien repräsentieren die Unterschiede zwischen den Reaktionsstärken, die im Ein-Quanten-Fall gemessen und im Zwei-Quanten-Fall unter der Bedingung $\tau \leq \Delta t$ erwartet werden. Die Aussage, daß sich die Lichtreceptoren der Komplexaugen von Musca unter den hier besprochenen Versuchsbedingungen wie Ein-Quanten-Receptoren verhalten, ist signifikant.

Die in Abb. 6a wiedergegebenen Versuchsergebnisse genügen jedoch trotz der Übereinstimmung der Reaktionswerte, die man mit den Reizprogrammen 1 und 2 erhält, noch nicht für den Beweis, daß der Ein-Quanten-Fall verwirklicht ist. Denn ein Zwei-Quanten-Receptor, dessen molekulares $\tau \geq T=2 \cdot 10^{-3}$ sec ist, würde dynamisch zum Ein-Quanten-Receptor „degenerieren“, da seine Photopigmentmoleküle das Impulsprogramm über den Zeitbereich τ integrieren. Dies hätte zur Folge, daß sich die beiden Reizprogramme in ihrer Wirksamkeit nicht mehr unterscheiden würden.

Um entscheiden zu können, ob ein solcher Degenerationsfall bei $f=500$ Hz vorliegt, wurde die Impulsfrequenz des Reizprogramms 2 in drei weiteren

Versuchen sukzessive auf 200, 100 und 20 Hz erniedrigt. In Abb. 6b sind die Meßergebnisse aufgetragen, die wir mit $f=200$ Hz Impulsfrequenz,

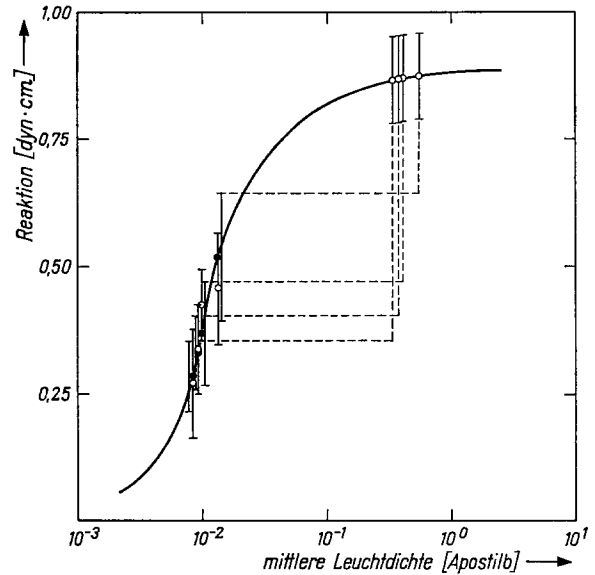


Abb. 6b. Alle Einzelheiten wie in der Legende von Abb. 6a beschrieben, mit nachstehend aufgeführten Änderungen: Impulsfrequenz 200 Hz, Impulsdauer $1,25 \cdot 10^{-4}$ sec, $j_2/j_1=40$. Gestrichelte Linien weisen auf zu erwartende Reaktionsstärken unter Reizprogramm 2 im Fall von Zwei-Quanten-Prozessen hin, wenn $\tau \leq 1,25 \cdot 10^{-4}$ sec ist

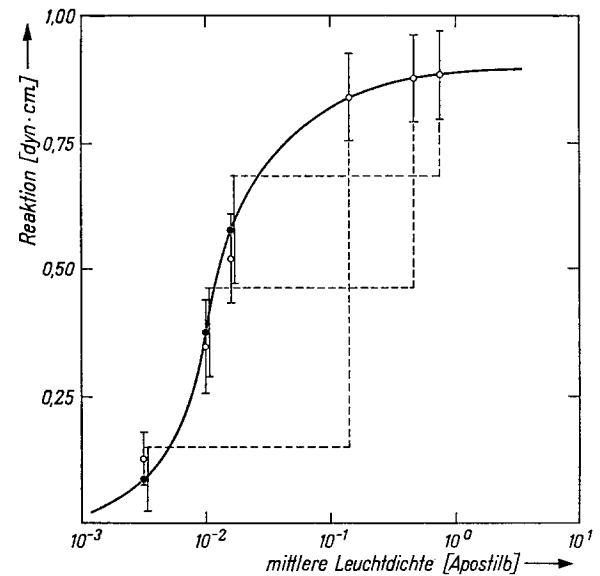


Abb. 6c. Alle Einzelheiten wie in der Legende von Abb. 6a beschrieben, mit nachstehend aufgeführten Änderungen: Impulsfrequenz 100 Hz, Impulsdauer $2,5 \cdot 10^{-4}$ sec, $j_2/j_1=40$, Geschwindigkeit des Musterzylinders $w=24,6^\circ$ pro Sekunde. Gestrichelte Linien weisen auf zu erwartende Reaktionsstärken unter Reizprogramm 2 im Fall von Zwei-Quanten-Prozessen hin, wenn $\tau \leq 2,5 \cdot 10^{-4}$ sec ist

$T=5 \cdot 10^{-3}$ sec Impulsperiode, $\Delta t=1,25 \cdot 10^{-4}$ sec Impulsdauer und einem j_2/j_1 -Verhältnis von 40 erhielten. Die Reaktionen auf die Reizprogramme 1 und 2 unterscheiden sich auch in diesem Fall nicht signifikant. Die Degeneration eines Zwei-Quanten-zum Ein-Quanten-Receptor könnte aber auch unter diesen Versuchsbedingungen vorliegen, wenn $\tau \geq T=$

$5 \cdot 10^{-3}$ sec wäre. Abb. 6c enthält die Meßergebnisse, die wir unter den Versuchsbedingungen $f=100$ Hz, $T=10^{-2}$ sec, $\Delta t=2,5 \cdot 10^{-4}$ sec, $j_2/j_1=40$ erhielten.

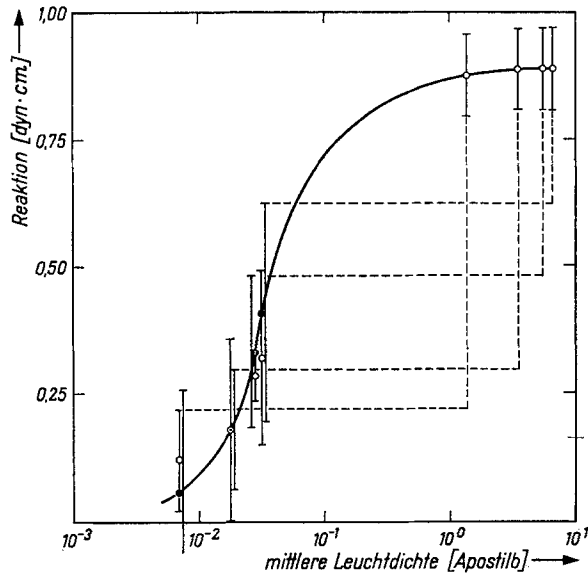


Abb. 6d. Alle Einzelheiten wie in der Legende von Abb. 6a beschrieben, mit den nachstehend aufgeführten Änderungen: Impulsfrequenz 20 Hz, Impulsdauer $2,5 \cdot 10^{-4}$ sec, $j_2/j_1=200$, Geschwindigkeit des Musterzylinders $w=0,77^\circ$ pro Sekunde. Gestrichelte Linien weisen auf zu erwartende Reaktionsstärken unter Reizprogramm 2 im Fall von Zwei-Quanten-Prozessen hin, wenn $\tau \leq 2,5 \cdot 10^{-4}$ ist. Ausgezogene Kurve: Der Reaktionsverlauf entspricht der in Abb. 5 wiedergegebenen Eichmessung, Kurve II

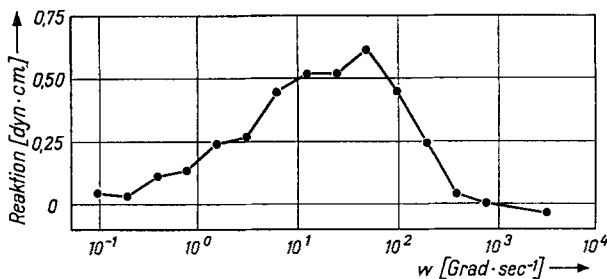


Fig. 7. Kontrollexperiment zur Bestimmung des möglichen Einflusses stroboskopischer Effekte auf die gemessenen Reaktionsstärken, durchgeführt in der Zwei-Zylinder-Versuchsordnung. Optomotorische Reaktion als Funktion der Winkelgeschwindigkeit w des rotierenden sinusförmigen Musters, gemessen unter Reizprogramm 1. Volle Punkte: Reaktionsmittelwerte aus je sechs Einzelmessungen an sechs verschiedenen Versuchsfiegen. Die mittlere Streuung der Einzelwerte (nicht eingezeichnet) beläuft sich auf maximal $\pm 0,2$ dyn cm. Parameter des Versuchs: Räumliche Wellenlänge des sinusförmigen Musters $\lambda=45^\circ$, Musterkontrast $m=21\%$, mittlere Leuchtdichte des Musters $2 \cdot 10^{-2}$ Apostilb

Sie unterscheiden sich im Prinzip nicht von den in den Abb. 6a u. b wiedergegebenen Werten. In Abb. 6d schließlich sind die Reaktionswerte aufgetragen, die man mit einem Programm $f=20$ Hz, $T=5 \cdot 10^{-2}$ sec, $\Delta t=2,5 \cdot 10^{-4}$ sec und $j_2/j_1=200$ erhält. Da auch in diesem Fall keine signifikanten Unterschiede zwischen den Reaktionswerten beobachtet wurden, können wir konstatieren: Die Lichtrezeptoren der Komplexaugen von *Musca* verhalten sich bis zu Lichtimpulsfrequenzen von $f=20$ Hz wie Ein-Quanten-Rezeptoren. Wäre der Zwei-Quanten-Fall verwirklicht, dann müßte die

Lebensdauer der präaktivierten Zustände der einzelnen Pigmentmoleküle $\tau \geq T=5 \cdot 10^{-2}$ sec, also größer oder gleich der Impulsperiode des 20 Hz-Versuches, sein.

4.5. Stroboskopische Effekte

Kontrollexperimente III und IV. Wird ein rotierendes periodisches Muster mit einer Lichtimpulsfolge bestrahlt, so treten stroboskopische Effekte auf. Es muß daher untersucht werden, welcher Art diese Effekte sind und ob sie die mit dem Reizprogramm 2 gewonnenen Meßergebnisse beeinflussen.

Die Berechnung der im Experiment auftretenden stroboskopischen Erscheinungen, die im Anhang 6.1. ausgeführt ist, führte zu folgendem Ergebnis: Beträgt die Frequenz des Lichtimpulsprogrammes f , die Winkelgeschwindigkeit des rotierenden Musterzylinders w , und besitzt der sinusförmige Kontrastverlauf die räumliche Wellenlänge λ , so treten zwei Gruppen von Interferenzmustern auf. Die eine Gruppe bewegt sich *gegen*, die andere Gruppe *in* Richtung des bewegten Musterzylinders. Jede der beiden Gruppen setzt sich aus einer Summe von Fourierkomponenten zusammen, deren Amplituden vom Fourierspektrum der Lichtimpulsfolge abhängen. Die räumlichen Wellenlängen *aller* Fourierkomponenten beider Gruppen unterscheiden sich nicht und entsprechen der Wellenlänge λ des bewegten Musterzylinders. Die Fourierkomponenten der ersten Interferenzgruppe, die sich *gegen* die Laufrichtung des Musterzylinders bewegt, rotieren mit den Winkelgeschwindigkeiten $(n \cdot \lambda \cdot f - w)$, die der zweiten Interferenzgruppe, die sich *in* Laufrichtung des Musterzylinders bewegt, rotieren mit den Winkelgeschwindigkeiten $(n \cdot \lambda \cdot f + w)$, wobei $n=1, 2, 3, \dots$ die Ordnungszahl der Komponenten in beiden Gruppen angibt.

Um zu testen, ob die Interferenzgruppen die gemessenen optomotorischen Reaktionen beeinflussen, wurde im Kontrollexperiment III die Reaktion als Funktion der Winkelgeschwindigkeit w des Musterzylinders bei zeitlich konstanter Beleuchtung von $2 \cdot 10^{-2}$ Apostilb gemessen. Auch in diesem Versuch betrug die räumliche Wellenlänge des Musterzylinders $\lambda=45^\circ$, der Kontrast $m=21\%$. Das Ergebnis der Messungen ist in Abb. 7 wiedergegeben. Unter den angegebenen Versuchsbedingungen ist eine meßbare Reaktion noch bei $w=0,2^\circ/\text{sec}$ nachzuweisen; sie erreicht ihr Maximum im Bereich von $w=45^\circ/\text{sec}$, was einer Kontrastfrequenz von $w/\lambda=1$ Hz entspricht, und verschwindet etwa bei $w=450^\circ/\text{sec}$. Fourierkomponenten der räumlichen Wellenlänge $\lambda=45^\circ$, die sich mit Winkelgeschwindigkeiten $w > 450^\circ/\text{sec}$ bewegen, werden demnach von *Musca* nicht mehr perzipiert. Berechnet man für die in den Experimenten nach Abschnitt 4.4. auftretenden Werte von f und w die Winkelgeschwindigkeiten der Fourierkomponenten erster Ordnung ($n=1$) in beiden Interferenzgruppen, so ergeben sich die nachstehend aufgeführten Werte.

Aus den Daten der Tabelle ist zu ersehen, daß die Winkelgeschwindigkeiten der Fourierkomponenten erster Ordnung in beiden Interferenzgruppen oberhalb von $w=450^\circ/\text{sec}$ liegen und daher aufgrund des Kontrollexperimentes III *keinen* Beitrag zur Reaktion liefern. Diese Aussage gilt um so mehr für alle Fourierkomponenten höherer Ordnung ($n=2, 3, 4, \dots$). Das hier mitgeteilte Ergebnis ist eine unmittelbare Folge

Tabelle 2

Impulsfrequenz f [Hz] der Reizprogramme 2	Winkelgeschwindigkeiten [Grad/sec] der Fourierkomponenten erster Ordnung ($n=1$) in den Interferenzgruppen	
	Bewegung „gegen“	Bewegung „mit“
500	$2,24 \times 10^4$	$2,25 \times 10^4$
200	$8,95 \times 10^3$	$9,05 \times 10^3$
100	$4,48 \times 10^3$	$4,53 \times 10^3$
20	$8,99 \times 10^2$	$9,01 \times 10^2$

davon, daß die tiefste Frequenz der Lichtimpulsfolge nicht unter $f=20$ Hz lag und die Winkelgeschwindigkeit des Musterzylinders bei dieser Frequenz $0,77^\circ/\text{sec}$ betrug.

Jede Fliege, die einem Lichtimpulsexperiment von $f=20$ Hz ausgesetzt war, wurde vorher in einem Kontrollexperiment IV daraufhin geprüft, ob ein Einfluß der Fourierkomponenten der Interferenzgruppen experimentell ausgeschlossen werden kann. Ein typisches Kontrollexperiment mit einer Versuchsflye ist in Abb. 8 wiedergegeben. Die optomotorische Reaktion der Fliege wurde im Reizprogramm 1 (volle Kreise) und im Reizprogramm 2 (offene Kreise) bei $f=20$ Hz als Funktion der Winkelgeschwindigkeit des Musterzylinders gemessen. Aus dem Ergebnis dieses Kontrollversuches ersieht man, daß sich die Reaktionsmittelwerte auf beide Reizprogramme nicht voneinander unterscheiden, zumindest nicht im Geschwindigkeitsbereich unterhalb von $w=10^\circ/\text{sec}$. Damit ist sichergestellt, daß ein Einfluß der Interferenzgruppen auch bei der tiefsten Frequenz ($f=20$ Hz) und einer Winkelgeschwindigkeit des Musters von $w=0,77^\circ/\text{sec}$ ausgeschlossen werden kann.

4.6. Entscheidungsexperimente mit der Drei-Zylinder-Versuchsordnung

Der Frequenzbereich, innerhalb dessen sich Reizprogramm 2 in der Zwei-Zylinder-Versuchsordnung (Abb. 2) anwenden läßt, ist begrenzt, da die Reaktion bei Impulsfrequenzen unterhalb 20 Hz von Interferenzmustern beeinflusst wird, deren Winkelgeschwindigkeiten in den Perzeptionsbereich des Bewegungssehens von *Musca* fallen. Bei dem bisher angewandten Verfahren läßt sich dieser Einfluß der Interferenzmuster nicht eliminieren, weil die Reaktionsstärke vom Verhältnis w/λ abhängt und bei Winkelgeschwindigkeiten des Musterzylinders $w < 0,77^\circ/\text{sec}$ der Messung nicht mehr zugänglich ist. Testversuche mit Lichtimpulsfrequenzen unter 20 Hz wurden daher mit einer abgeänderten Versuchsordnung durchgeführt, in der zwei unabhängig voneinander einstellbare Lichtquantenflüsse Verwendung fanden. In dieser Anordnung trägt einer der beiden Flüsse die Bewegungsinformation, während der andere den Kontrast und die mittlere Leuchtdichte des Musters beeinflusst. Das neue Verfahren gestattet, den Einfluß der stroboskopischen Effekte zu eliminieren; es ist daher auch bei Lichtimpulsfrequenzen unter 20 Hz verwendbar.

Die abgeänderte Anordnung (Drei-Zylinder-Versuchsordnung) ist in Abb. 3 dargestellt. Zwischen stationären äußeren und inneren Mattglaszylindern befand sich ein Präzisions-Metall-Zylinder mit periodisch angeordneten, vertikalen Schlitzern. Als Außen-

beleuchtung dienten wieder die Fluoreszenz-Ringleuchten, deren Lichtfluß durch Neutralfilterfolien abgeschwächt werden konnte. Die Zylinderanordnung ließ sich von innen zusätzlich mit der Oscillographenröhre ausleuchten; auch dieser Lichtfluß konnte mittels Neutralfilter variiert werden. Waren nur die Fluoreszenzlampen eingeschaltet, so entstand auf dem inneren Mattglaszylinder ein sinusförmiges Muster, dessen räumliche Wellenlänge $\lambda=45^\circ$ und dessen Kontrast $m=50\%$ betragen. Wurde die Zylinderanordnung dagegen abschließlich mit der Oscillographenröhre von innen beleuchtet, so betrug der

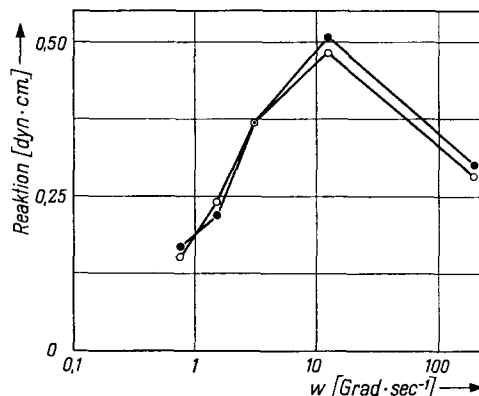


Abb. 8. Kontrollexperiment zur Bestimmung des möglichen Einflusses stroboskopischer Effekte auf die gemessenen Reaktionsstärken, durchgeführt in der Zwei-Zylinder-Versuchsordnung. Optomotorische Reaktion als Funktion der Winkelgeschwindigkeit w des rotierenden sinusförmigen Musters. Volle Punkte: Reaktionsmittelwerte aus fünf Einzelmessungen an einer Versuchsflye unter Reizprogramm 1. Offene Kreise: Reaktionsmittelwerte aus fünf Einzelmessungen an derselben Versuchsflye unter Reizprogramm 2. Parameter des Versuchs: Räumliche Wellenlänge des sinusförmigen Musters $\lambda=45^\circ$, Kontrast $m=21\%$, mittlere Leuchtdichte des Musters bei beiden Reizprogrammen $3 \cdot 10^{-2}$ Apostillb, Impulsfrequenz 20 Hz, Impulsdauer $2,5 \cdot 10^{-4}$ sec, $j_2/j_1=200$. Aus dem Verlauf der Reaktionen geht hervor, daß ein Einfluß der Interferenzmuster zumindest bis zu Winkelgeschwindigkeiten von ca. $w=10^\circ$ pro Sekunde nicht nachweisbar ist

sinusförmige Musterkontrast weniger als 0,5%. Dieser geringe Kontrastwert ist darauf zurückzuführen, daß nur ein geringer Prozentsatz des Lichtes vom Musterzylinder und vom äußeren Mattglaszylinder reflektiert wird. Kontrollmessungen, die in dieser Anordnung bei Innenbeleuchtung mit dem Reizprogramm 1 an mehreren Versuchsflyen durchgeführt wurden, haben gezeigt, daß keine meßbaren optomotorischen Reaktionen ausgelöst werden, wenn die Leuchtdichte an der inneren Oberfläche des inneren Mattglaszylinders weniger als 10 Apostillb beträgt. Da auch die höchsten Impulsspitzenwerte des Reizprogramms 2 hier in diesem Abschnitt beschriebenen Versuche unter dieser Leuchtdichte lagen, trug nur der von den Fluoreszenzleuchten ausgehende Lichtfluß Bewegungsinformation, die vom Fliegenauge ausgewertet wird. Damit ist nachgewiesen, daß stroboskopische Effekte geringen Kontrastes, die unter Reizprogramm 2 auch in dieser Anordnung auftreten, keinen Einfluß auf die Reaktion ausüben können. Die Drei-Zylinder-Versuchsordnung gestattet daher auch die Anwendung von Lichtimpulsfolgen, deren Frequenzen unterhalb von 20 Hz liegen.

Die mit dieser Anordnung unternommenen Versuche, von denen drei — bei verschiedenen Impulsfrequenzen — in diesem Abschnitt beschrieben wer-

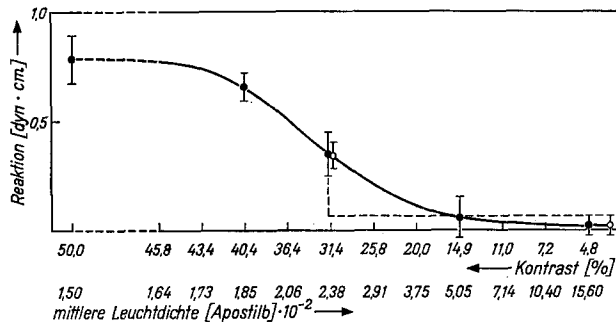


Abb. 9a. Entscheidungsexperimente, die mit der Drei-Zylinder-Versuchsordnung durchgeführt wurden. *Volle Punkte*: Optomotorische Reaktion als Funktion der mittleren Leuchtdichte unter Reizprogramm 1. Der von den Ringleuchten ausgehende Fluß wurde so weit abgeschwächt, daß die Leuchtdichte an der inneren Oberfläche des inneren Mattglaszylinders $1,5 \cdot 10^{-2}$ Apostilb betrug. Bei dieser Leuchtdichte beträgt der Musterkontrast $m = 50\%$. Die Erhöhung der Leuchtdichte wird durch das vom Oscillographenschirm ausgehende Licht bewirkt. Mit wachsender Leuchtdichte sinkt der Musterkontrast. Reaktionsmittelwerte aus je sieben Einzelmessungen an einer Versuchsflyge. Begrenzte vertikale Linien bezeichnen die mittleren Streuungen der Einzelmessungen. *Offener Kreis beim Abszissenwert $2,38 \cdot 10^{-2}$ Apostilb Leuchtdichte*: Der offene Kreis bezeichnet einen Reaktionsmittelwert aus fünf Einzelmessungen an derselben Flyge unter Reizprogramm 2. Die Daten dieses Reizprogramms sind: Impulsfrequenz 1 Hz, Impulsdauer $5 \cdot 10^{-2}$ sec, $j_2/j_1 = 20$. — Der offene Kreis beim Abszissenwert $15,6 \cdot 10^{-2}$ Apostilb Leuchtdichte indiziert den im Fall von Zwei-Quanten-Prozessen zu erwartenden Reaktionswert unter Reizprogramm 2, sofern $\tau \leq 5 \cdot 10^{-2}$ sec. Die Abszissenverschiebung des offenen Punktes ist durch eine horizontale gestrichelte Linie angedeutet. Parameter des Versuchs: Räumliche Wellenlänge des sinusförmigen Musters $\lambda = 45^\circ$, Geschwindigkeit des Musterzylinders $w = 49,25^\circ$ pro Sekunde

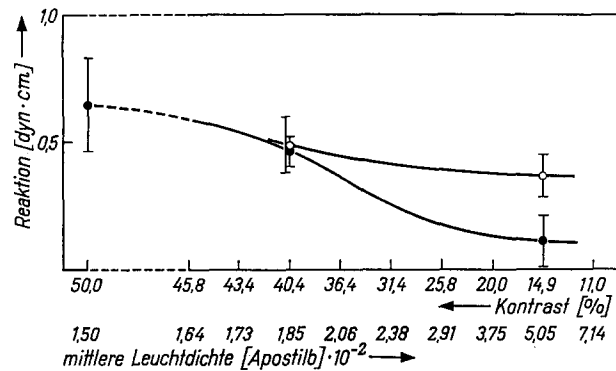


Abb. 9b. Alle Einzelheiten wie in der Legende von Abb. 9a beschrieben, mit nachstehend aufgeführten Änderungen: Impulsfrequenz $\frac{1}{3}$ Hz, Impulsdauer 0,25 sec, $j_2/j_1 = 12$. Das Reizprogramm 2 wurde bei den Abszissenwerten $1,85 \cdot 10^{-2}$ und $5,05 \cdot 10^{-2}$ Apostilb angewandt. Der Reaktionsverlauf auf das Reizprogramm 2 zeigt, daß die Wirksamkeit des Impulslichtes bei gleicher mittlerer Quantenrate schwächer ist als die unter Reizprogramm 1 gemessene

den, wurden wie folgt ausgeführt: Eine Testflyge wurde am Flugkompensator hängend in der Achse der Drei-Zylinder-Versuchsordnung zentriert und dunkeladaptiert. Sodann wurden die Fluoreszenzlampen angeschaltet. Ihre Intensität war durch Neutralfilter so abgeschwächt, daß die Leuchtdichte an

der Oberfläche des inneren Mattglaszylinders $1,5 \cdot 10^{-2}$ Apostilb betrug. Nachdem eine Testflyge auf dieses Leuchtdichteniveau adaptiert war, wurde der Musterzylinder, dessen räumliche Wellenlänge wiederum 45° betrug, mit einer Winkelgeschwindigkeit von $w = 49,25^\circ/\text{sec}$ bewegt und die optomotorische Reaktionsstärke mehrfach gemessen. Der Musterkontrast betrug unter diesen Reizbedingungen $m = 50\%$. Anschließend wurde Oscillographenlicht verschiedener Intensität unter Reizprogramm 1 hinzugefügt und die Testflyge auf das jeweils neu eingestellte Leuchtdichteniveau adaptiert, bevor die nächsten Reaktionswerte gemessen wurden.

Mit steigender Intensität des Oscillographenlichts und dementsprechend wachsender Leuchtdichte in der Zylinderanordnung verringert sich der Musterkontrast so, daß das Produkt, bestehend aus Leuchtdichte und Kontrast, konstant bleibt. Messungen der optomotorischen Reaktion, die in dieser Anordnung durchgeführt wurden, zeigen übereinstimmend, daß die Stärke der Reaktion mit wachsender Leuchtdichte abnimmt. Dieser Befund ist bereits aufgrund der Untersuchungen von FERMI und REICHARDT (1963) zu erwarten, in denen die Reaktionskonstanz von *Musca* im Bereich zwischen 10^{-2} und 10^{+1} Apostilb bei fest vorgegebenem Produkt aus Kontrast und der Wurzel aus der mittleren Leuchtdichte nachgewiesen und begründet wurde.

Die Abhängigkeit der Reaktion von den beiden gekoppelten Reizgrößen Leuchtdichte und Kontrast ist in den Abb. 9a—c dargestellt. Die Reaktionsmittelwerte, die mit je einer Testflyge unter Reizprogramm 1 gewonnen wurden, sind durch volle Punkte charakterisiert. Zum Beispiel ersieht man aus dem in Abb. 9a enthaltenen Reaktionsverlauf (volle Punkte), daß sich die Stelle steilsten Reaktionsabfalls in der Umgebung des Leuchtdichtewerts $2,38 \cdot 10^{-2}$ Apostilb und des Musterkontrasts $m = 31,4\%$ befindet. Bei diesen Werten wurde an derselben Testflyge, mit der die Reaktionswerte unter Reizprogramm 1 aufgenommen worden war, die Reaktion auf das Reizprogramm 2 mit einer Impulsfrequenz von $f = 1$ Hz, einer Impulsdauer von $5 \cdot 10^{-2}$ sec und einem Verhältnis $j_2/j_1 = 20$ gemessen. Der Reaktionsmittelwert auf das Reizprogramm 2 ist in Abb. 9a durch einen offenen Punkt beim Abszissenwert $31,4\%$ Kontrast bzw. $2,38 \cdot 10^{-2}$ Apostilb Leuchtdichte dargestellt. Es zeigte sich, daß die gemessenen Reaktionsstärken auf die Reizprogramme 1 und 2 voneinander nicht signifikant unterschieden sind; ein Ergebnis, das wieder in Übereinstimmung mit der Hypothese eines Ein-Quanten-Prozesses ist.

Auch bei dem mit der Drei-Zylinder-Versuchsordnung angewandten Verfahren läßt sich leicht abschätzen, welche Unterschiede zwischen den Reaktionswerten im Fall eines Zwei-Quanten-Prozesses zu erwarten gewesen wären. Unter der Voraussetzung, daß $\tau \leq \Delta t = 5 \cdot 10^{-2}$ sec, müßte der effektive molekulare Wirkungsquerschnitt unter Reizprogramm 2 für das Oscillographenlicht um den Faktor $j_2/j_1 = 20$ gegenüber Reizprogramm 1 ansteigen. Die unter diesen Bedingungen erwartete Reaktionsstärke ergibt sich, indem der auf das Reizprogramm 2 gemessene Reaktionsmittelwert entlang der auf das Reizprogramm 1 ermittelten Reaktionskurve bis zum Abszissenwert $19,1 \cdot 10^{-2}$ Apostilb Leuchtdichte verschoben

wird. Die Verschiebung entlang der Abszissenachse ist in Abb. 9a durch die gestrichelt eingezeichnete horizontale Linie angedeutet. Der Unterschied zwischen den gemessenen und den abgeleiteten Reaktionsstärken ist signifikant. Das Ergebnis spricht daher für einen Ein-Quanten-Prozeß. Bei einem Zwei-Quanten-Prozeß wäre dieses Ergebnis nur dann zu erwarten, wenn die Lebensdauer der präaktivierten Zustände des Systems $\tau \geq T = 1$ sec sind.

Obwohl Evidenz dafür vorliegt (s. Diskussion), daß die Photopigmentsysteme des Muscakomplexauges nicht über Zeiten von etwa einer Sekunde integrieren und daher ein schlüssiger Beweis für die Existenz eines Ein-Quanten-Systems bereits erbracht ist, haben wir die Impulsfrequenz des Reizprogramms 2 in zwei weiteren Schritten erniedrigt, um die Frequenzgrenze der Austauschbarkeit von Gleichlicht durch Impulslicht zu bestimmen. Bei den in Abb. 9b wiedergegebenen Messungen (offene Punkte) betrug unter Reizprogramm 2 die Frequenz $f = 0,33$ Hz bei einer Impulsdauer von 0,25 sec und einem Verhältnis von $j_2/j_1 = 12$, während für die in Abb. 9c eingetragenen Werte (offene Punkte) die Frequenz des Reizprogramms 2 zu $f = 8,34 \cdot 10^{-3}$ Hz bei einer Impulsdauer von 1 sec und einem Verhältnis von $j_2/j_1 = 120$ gewählt wurde. Der Reaktionsverlauf auf Reizprogramm 1 (volle Punkte) entspricht in beiden Abbildungen dem in Abb. 9a diskutierten Verlauf: Die Reaktionsstärke sinkt mit zunehmender Leuchtdichte bzw. fallendem Musterkontrast ab. Bei Anwendung von Reizprogramm 2 findet man jedoch sowohl bei $f = 0,33$ Hz (Abb. 9b) als auch bei $f = 8,34 \cdot 10^{-3}$ Hz (Abb. 9c), daß die Reaktion mit wachsender mittlerer Leuchtdichte *weniger* stark abnimmt als unter Reizprogramm 1. Die Wirksamkeit des Impulslichtes gegenüber dem Gleichlicht ist also bei Frequenzen unterhalb $f = 1$ Hz reduziert und zwar — wie ein Vergleich von Abb. 9b mit Abb. 9c zeigt — um so stärker, je tiefer die Impulsfrequenz gewählt wird. Während bei den in Abb. 9b wiedergegebenen Messungen noch eine gewisse Einwirkung des Impulslichtes auf die Reaktion vorliegt, ist diese bei den in Abb. 9c eingetragenen Messungen fast vollständig aufgehoben. Ein Austausch zwischen Gleichlicht und Impulslicht ist daher nur bis zu etwa 1 Hz Impulsfrequenz möglich. Wären Zwei-Quanten-Prozesse mit extrem großen Lebensdauern der präaktivierten Zustände nicht auszuschließen, so würden auch die Ergebnisse der in den Abb. 9b u. c wiedergegebenen Messungen *gegen* die Existenz eines solchen Systems sprechen, da das Impulslicht *weniger* wirksam als das Gleichlicht ist.

Als Ergebnis dieses Kapitels halten wir fest: Die mit der Drei-Zylinder-Versuchsordnung gewonnenen Meßergebnisse stützen die Hypothese der Ein-Quanten-Prozesse in den Lichtrezeptoren der Komplexaugen von *Musca*. Die Abweichungen zwischen den Reaktionsverläufen, die bei tiefen Impulsfrequenzen auftreten, entsprechen nicht den Abweichungen, die bei Mehr-Quanten-Prozessen zu erwarten wären.

4.7. Abschätzung des mittleren absorbierten Quantenflusses in einem Receptor

Bei der Konzeption der beschriebenen Experimente gingen wir davon aus, daß die Messungen mit sehr

geringen Quantenraten durchgeführt werden müssen, damit sich die Konzentration des inaktiven Photopigments während des Versuchs nicht wesentlich verändert. Nur unter dieser Voraussetzung ist zu erwarten, daß die Kinetik der photochemischen Elementarreaktionen vom Quantenfluß allein abhängt. In diesem Abschnitt soll daher abgeschätzt werden, ob diese Voraussetzung in den Entscheidungsexperimenten erfüllt war.

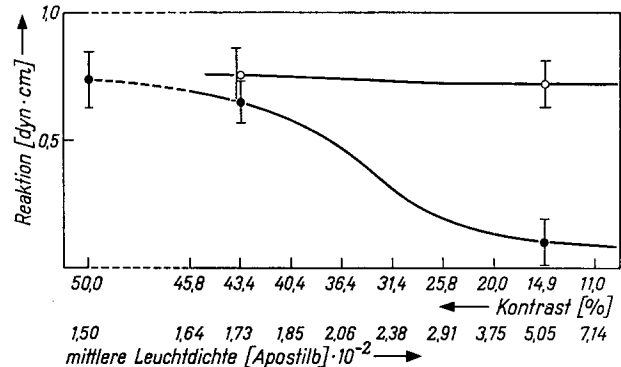


Abb. 9c. Alle Einzelheiten wie in der Legende von Abb. 9a beschrieben, mit nachstehend aufgeführten Änderungen: Impulsfrequenz $1/120$ Hz, Impulsdauer 1 sec, $j_2/j_1 = 120$. Das Reizprogramm 2 wurde bei den Abszissenwerten $1,73 \cdot 10^{-2}$ und $5,05 \cdot 10^{-2}$ Apostilb angewandt. Der Reaktionsverlauf auf das Reizprogramm 2 läßt erkennen, daß das Impulslicht bei dieser Frequenz nahezu unwirksam ist

Im Musca-Komplexauge sind, wie in allen Dipterenaugen, die das Photopigment enthaltenden Strukturen (Rhabdomere) der Lichtsinneszellen räumlich voneinander separiert. Man unterscheidet acht Sinneszellen und dementsprechend acht Rhabdomere, deren Anordnung und Numerierung zuerst von DIETRICH (1909) angegeben wurden. Die Rhabdomere 1—6 enthalten ein Photopigment, dessen Absorptionsmaximum bei einer Wellenlänge von $\lambda_{\max} = 515$ m μ liegt; während sich in den Rhabdomeren 7 und 8 ein anderes Photopigment befindet, dessen Absorptionsmaximum bei einer Wellenlänge $\lambda_{\max} = 475$ m μ gemessen wurde. Diese Werte wurden von LANGER (1966) an den Rhabdomeren der Fliege *Calliphora* mikrospektrophotometrisch bestimmt.

Für die Abschätzung des mittleren absorbierten Quantenflusses in einem Rhabdomer des Musca-Komplexauges ist die Kenntnis der räumlichen Empfindlichkeitsverteilung, bezogen auf die Zahl der pro Zeiteinheit absorbierten Quanten, der Leuchtdichteinheit und der Raumwinkeleinheit erforderlich. Die Empfindlichkeits-Verteilungen der Rhabdomere 1—8 wurden von KIRSCHFELD (persönliche Mitteilung) photometrisch ausgemessen; sie lassen sich angenähert durch rotationssymmetrische Gauß-Verteilungen beschreiben, deren Halbwertsbreiten mit $\Delta\varrho$ bezeichnet seien. Bei den Rhabdomeren 1—6 liegt $\Delta\varrho$ im Bereich 2,5—3,0 Grad, bei den Rhabdomeren 7 und 8 bei etwa 1,5 Grad.

Unter Berücksichtigung der räumlichen Empfindlichkeitsverteilung vom Gauß-Typ erhalten wir für die Zahl der von einem Rhabdomer aus dem Raumwinkel-element $d\omega$ pro Zeiteinheit absorbierten Quanten

$$dr = b \cdot I \cdot e^{-\frac{4 \ln 2}{\Delta\varrho^2} [(\varphi - \varphi_0)^2 + (\theta - \theta_0)^2]} d\omega \quad (9)$$

worin, außer den schon eingeführten Größen, die Winkel φ_0, ϑ_0 die Richtung der optischen Achse des Rhabdomers, die Winkel φ, ϑ die Orientierungsrichtung des Raumwinkelements $d\omega$, I die Leuchtdichte des durch φ und ϑ auf der Zylinderoberfläche ausgezeichneten Flächenelements und b die Absolutempfindlichkeit des Rhabdomers für Licht, das in Richtung der optischen Achse (φ_0, ϑ_0) einfällt, bezeichnen. Durch Integration über die Einheitskugel läßt sich aus Gl. (9) die Gesamtzahl der von einem Rhabdomer pro Zeiteinheit absorbierten Quanten r ermitteln. Die Integrationsgrenzen für φ und ϑ sind dementsprechend $\varphi_0 \pm \frac{\pi}{2}$ und $\vartheta_0 \pm \frac{\pi}{2}$. Da aber in jedem Fall der Öffnungswinkel $\Delta\varrho \ll \pi$ ist, kommt der Hauptbeitrag zu r aus einem Winkelbereich in unmittelbarer Umgebung der optischen Achse mit der Richtung $\varphi = \varphi_0, \vartheta = \vartheta_0$. In diesem Bereich gelten die Näherungen $\varphi - \varphi_0 \approx \text{tg}(\varphi - \varphi_0)$ und $\vartheta - \vartheta_0 \approx \text{tg}(\vartheta - \vartheta_0)$ für die Winkel im Bogenmaß der Einheitskugel und ihre zugehörigen Tangenten. Es ist daher zulässig, die Integration über die Variablen φ und ϑ in der Tangentialebene senkrecht zur optischen Achse zwischen den Grenzen $\varphi_0 - \infty, \vartheta_0 - \infty$ und $\varphi_0 + \infty, \vartheta_0 + \infty$ auszuführen. Unter diesen Bedingungen ergibt sich für

$$r = b \cdot I \int_{-\infty}^{+\infty} \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-\frac{4 \ln 2}{\Delta\varrho^2} (\varphi^2 + \vartheta^2)} d\varphi d\vartheta \quad (10)$$

$$= bI \frac{\pi}{4 \ln 2} \cdot \Delta\varrho^2 [\text{Absorbierte Quanten} \cdot \text{sec}^{-1}].$$

Der von einem Rhabdomer absorbierte Quantenfluß ist daher proportional zur Absolutempfindlichkeit b , zur Leuchtdichte I und zum Quadrat der Halbwertsbreite $\Delta\varrho$ der Empfindlichkeitsverteilung. Siehe in diesem Zusammenhang auch FERMI und REICHARDT (1963) und GÖTZ (1964).

Zur Berechnung numerischer Werte von r ist nach Gl. (10) die Kenntnis von $I, \Delta\varrho$ und b erforderlich. Da die Leuchtdichte I und die Halbwertsbreite $\Delta\varrho$ bereits bekannt sind, bleibt noch die Bestimmung der Absolutempfindlichkeit b , für die wir eine Optimalabschätzung vornehmen: Licht, das parallel zur optischen Achse eines Rhabdomers in eine Facette des Querschnitts A fällt, wird durch die Linsenwirkung des dioptrischen Systems auf dem distalen Querschnitt des Rhabdomers bzw. der Rhabdomerkappe gesammelt (KIRSCHFELD und FRANCESCHINI, 1968a). Orientieren wir ein Raumwinkelement in Richtung der optischen Rhabdomerachse, so beträgt der Beitrag des Quantenflusses $d\phi$ aus diesem Raumwinkelement auf den Rhabdomerquerschnitt

$$d\phi = (1/\pi) \cdot A \cdot I \cdot d\omega. \quad (11)$$

Da im Musca-Komplexauge benachbarte Facetten weitgehend optisch voneinander isoliert sind, kann der Fluß in ein Rhabdomer aus $d\omega$ diesen Wert nicht merklich überschreiten. Bezeichnen wir nun mit c die Zahl der von einem Rhabdomer pro Zeiteinheit und pro Lumen absorbierten Quanten, so ergibt sich mit Gl. (11) als obere Abschätzung für b der Zusammenhang

$$b = \frac{c}{I} \frac{d\phi}{d\omega} = \frac{1}{\pi} A c \quad (12)$$

Eine grobe Abschätzung von c läßt sich angeben, indem die Strahlungsenergie bei der Lichtwellenlänge $\lambda = 555 \text{ m}\mu$ in Quantenzahlen konvertiert wird. Für Licht der Wellenlänge $555 \text{ m}\mu$ entsprechen 1 Lumen = $1,61 \cdot 10^{-3}$ Watt und $1 h\nu = 3,54 \cdot 10^{-19}$ Joule. Daraus folgt für $c = (1,61 \cdot 10^{-3}) / (3,54 \cdot 10^{-19}) = 4,5 \cdot 10^{15}$ [Quanten $\cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{Lumen}^{-1}$]. Da der mittlere Querschnitt einer Facette $A = 4,5 \cdot 10^{-10} [\text{m}^2]$ beträgt, erhalten wir in dieser Näherung nach Gl. (12) für b den numerischen Wert

$$b_{\lambda=555 \text{ m}\mu} = \frac{1}{\pi} \cdot A c = 6,45 \cdot 10^{+5} \quad (13)$$

[Quanten pro Rhabdomer $\cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{Apost.}^{-1}$
Steradian $^{-1}$].

Setzen wir diesen Wert für b in Gl. (10) ein, so läßt sich r unter Vorgabe numerischer Werte von $\Delta\varrho$ und I berechnen.

Die Entscheidungsexperimente wurden bei einer mittleren Leuchtdichte von etwa 10^{-2} Apostilb durchgeführt. Als mittlere Werte von $\Delta\varrho$ wählen wir für die Rhabdomere 1–6 $\Delta\varrho = 2,75^\circ$ und für 7 und 8 $\Delta\varrho = 1,5^\circ$. Damit ergeben sich aus Gl. (10) für r die Werte $r \approx 17$ (Rhabdomer 1–6) und $r \approx 4$ (Rhabdomer 7 und 8). Nach KIRSCHFELD (persönliche Mitteilung) beträgt der Prozentsatz unpolarisierten Lichtes, das beim Absorptionsmaximum in einem der Rhabdomere 1–6 absorbiert wird, etwa 65%. Entsprechende quantitative Angaben über die Rhabdomere 7 und 8 liegen zur Zeit nicht vor. Legen wir diesen Prozentsatz in beiden Fällen der Abschätzung zugrunde, so ergeben sich unter unseren Versuchsbedingungen [Leuchtdichte 10^{-2} Apostilb] für die Rhabdomere 1–6 im zeitlichen Mittel $r \approx 11$ [Absorbierte Quanten $\cdot \text{sec}^{-1}$] und für die Rhabdomere 7 und 8 $r \approx 3,0$ [Absorbierte Quanten $\cdot \text{sec}^{-1}$].

Die hier gegebene Abschätzung ist insofern ungenau, als sie die durch Reflektion, Absorption und Lichtstreuung in den dioptrischen Medien auftretenden Verluste, die etwa 5% betragen dürften, nicht enthält. In ihr wird auch weder die spektrale Verteilung des im Experiment verwandten Reizlichtes, noch die spektrale Empfindlichkeitsverteilung der Photopigmente in den Rhabdomerstrukturen berücksichtigt.

Eine genauere Abschätzung des absorbierten Quantenflusses in den Rhabdomeren 1–6 wurde kürzlich von SHOLES (1968) unter Hinzuziehung beider Verteilungen vorgenommen und soll in dieser Zeitschrift mitgeteilt werden. Der von SHOLES ermittelte Wert beläuft sich auf etwa 50 absorbierte und wirksame Quanten pro Sekunde bei einer Leuchtdichte von 10^{-2} Apostilb. Diese Angabe bezieht sich auf Strahlung, die vom Phosphor des in unseren Versuchen verwandten Oscillographenschirmes ausgesandt wurde.

Bei diesen Quantenraten wird nach einer groben Abschätzung ein Photopigmentmolekül im Mittel alle 10^{+6} sec getroffen. Nimmt man an, daß die Regeneration etwa 10^{+2} sec Halbwertszeit erfordert (RUSHTON, 1966), so befinden sich nur etwa 0,1% der Pigmentmoleküle im bleichten Zustand.

5. Diskussion

Die Ergebnisse der in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Experimente befinden sich nicht im Widerspruch zur Hypothese von Ein-Quanten Prozessen in

den Photopigment-Systemen der Komplexaugen von *Musca*. Die Beweiskraft der Versuche basiert auf der Erfüllung zweier Bedingungen, deren Implikationen in diesem Abschnitt besprochen werden sollen.

Bedingung 1. Die Impulsfrequenz des Reizprogramms 2 ist so niedrig zu wählen, daß eine dynamische Degeneration der Kinetik von Mehr-Quanten-Prozessen zu der von Ein-Quanten-Prozessen ausgeschlossen werden kann.

Bedingung 2. Die mittlere Rate der von einem Receptor absorbierten Quanten ist so niedrig zu halten, daß die Konzentration des inaktiven Photopigments, die sich in völliger Dunkelheit einstellt, nicht merklich im Versuch geändert wird.

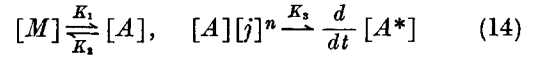
Bedingung 1 wurde Rechnung getragen, indem die Impulsfrequenz des Reizprogramms 2 im Bereich von 500 Hz bis $8,33 \cdot 10^{-3}$ Hz stufenweise geändert wurde. Reaktionsgleichheit auf beide Reizprogramme wurde im Impulsfrequenzbereich von 500 Hz bis 1 Hz beobachtet. Für Impulsfrequenzen unter 1 Hz ist Reizprogramm 2 *weniger* wirksam als Reizprogramm 1. Daraus folgt, daß zumindest in diesem Frequenzbereich eine dynamische Degeneration ausgeschlossen werden kann und Mehr-Quanten-Prozesse offensichtlich nicht auftreten, weil sie sich in einer *erhöhten* Wirksamkeit des Impulslichtes äußern würden.

Ein Hinweis liegt außerdem dafür vor, daß zumindest auch bei Impulsfrequenzen von 1 Hz, also im Bereich der Reaktionsgleichheit auf beide Reizprogramme, nicht mit einer dynamischen Degeneration zu rechnen ist: Im Kontrollexperiment III (siehe Abb. 7) wurde die optomotorische Reaktionsstärke als Funktion der Winkelgeschwindigkeit w des Musterzylinders bei einer Leuchtdichte von $2 \cdot 10^{-2}$ Apostilb und einem Musterkontrast von $m = 21\%$ bestimmt. Geht man mit diesem Reaktionsverlauf in die Theorie des Bewegungssehens ein, so ergeben sich für die Zeitkonstanten der mit F und H bezeichneten Filter die numerischen Werte $\tau_F \approx 1,0$ sec und $\tau_H \approx 0,01$ sec (REICHARDT und VARJÚ, 1959; VARJÚ und REICHARDT, 1967). Der Wert von τ_F ergibt sich aus der Lage des Reaktionsmaximums bei der Kontrastfrequenz $w/\lambda \approx 1$ Hz, während sich der Wert von τ_H aus der Halbwertsbreite des Reaktionsverlaufs errechnet. Wir schließen hieraus, daß die dominierende Zeitkonstante eines am Bewegungssehen beteiligten Lichtreceptors unter unseren Versuchsbedingungen höchstens 10^{-2} sec betragen kann; denn wäre sie größer, so müßte die Halbwertsbreite des in Abb. 7 wiedergegebenen Reaktionsverlaufs kleiner sein.

Würden Zwei-Quanten-Prozesse das erste Glied in der Kette des Erregungsvorgangs in einer Sinneszelle bilden, so wäre entsprechend anzunehmen, daß die Lebensdauern ihrer Präaktivierungszustände höchstens 10^{-2} sec betragen könnten.

Bedingung 2 ist in unseren Experimenten, wie wir in Abschnitt 4.7. gezeigt haben, offenbar dadurch erfüllt, daß von den Rezeptoren sehr geringe mittlere Quantenraten absorbiert werden. Da für die Photopigmentsysteme im Komplexauge von *Musca* jedoch verlässliche Angaben über die Konzentration der Photopigmentmoleküle in einem Rhabdomer, deren molekulare Wirkungsquerschnitte, Reaktionszeiten etc. fehlen, erscheint es uns notwendig, die Einhaltung der Bedingung 2 noch auf anderem Wege zu prüfen.

Hierzu ist zunächst notwendig, die theoretische Konzeption des Kapitels 2 durch kinetische Überlegungen zu vertiefen, die eine mögliche Verarmung der Konzentration c_A — des inaktiven Photopigments — berücksichtigen. Bei diesen Überlegungen gehen wir von einem vereinfachten Reaktionsschema eines n -Quanten Prozesses aus.



Hierin bedeuten:

- [M] = Konzentration c_M eines Ausgangsproduktes, das stets im Überschuß vorhanden sei, so daß $\frac{dc_M}{c_M} \approx 0$.
- [A] = Konzentration c_A des inaktiven Photopigments.
- [j] = Konzentration der Quanten c_j .
- [A*] = Konzentration c_{A^*} des von den Quanten aktivierten Photopigments.
- K_1, K_2, K_3 = Reaktionsgeschwindigkeit bestimmende Konstanten.
- n = 1, 2, 3, ... charakterisiert den Quantenprozeß.

Für unsere Überlegungen interessieren die Produktionsraten von c_{A^*} unter den Reizprogrammen 1 und 2 und das Verhältnis beider Produktionsraten zueinander. Im Anhang 6.2. sind die erforderlichen Rechnungen durchgeführt, deren Ergebnisse wir hier übernehmen. So ergibt sich unter Reizprogramm 1 mit der Abkürzung $x^n = \frac{K_3}{K_2} \cdot c_j^n$ die Produktionsrate

$$\left(\frac{dc_{A^*}}{dt}\right)_{\text{stat}} = c_M \cdot K_1 \frac{x^n}{1+x^n}. \quad (15)$$

Für kleine x , d. h. ($x^n \ll 1$), wächst $(dc_{A^*}/dt)_{\text{stat}}$ proportional zu x^n . In Übereinstimmung mit den Überlegungen des Kapitels 2 steigt im Fall eines Ein-Quanten-Prozesses ($n=1$) c_{A^*} linear, im Fall eines Zwei-Quanten-Prozesses ($n=2$) quadratisch mit x an. Für große x , d. h. ($x^n \gg 1$), erreicht $(dc_{A^*}/dt)_{\text{stat}}$ einen Grenzwert, der von c_M und K_1 allein und nicht von der Quantenkonzentration abhängt, da die Konzentration c_A extrem verarmt ist. Im Übergangsbereich, wenn also x^n vergleichbar ist mit eins, hängt $(dc_{A^*}/dt)_{\text{stat}}$ sowohl von der Konzentration der Quanten als auch von der Konzentration des inaktiven Photopigments ab. — Unter Reizprogramm 2 ergibt sich eine von Null verschiedene Produktionsrate von c_{A^*} nur während der Impulsdauer, also in den Zeitintervallen Δt . Der zeitliche Verlauf der Produktionsrate während Δt kann den Gln. (11) und (14) des Anhangs 6.2 entnommen werden. Um ein Vergleichsmaß für die Wirksamkeit beider Reizprogramme zu haben, wurde das Verhältnis ε der zeitlichen Mittelwerte beider Produktionsraten bestimmt. Es ergibt sich aus den Gln. (15) und (16) des Anhangs 6.2 zu

$$\varepsilon = \frac{\frac{1}{T} \int_0^{\Delta t} \left(\frac{dc_{A^*}}{dt}\right) dt}{\frac{1}{T} \int_0^{\Delta t} \left(\frac{dc_{A^*}}{dt}\right)_{\text{stat}} dt} = \frac{(1+x^n) \alpha^{n-1}}{(1+x^n \alpha^n)} \cdot \left[1 + \frac{x^n \alpha^n}{(1+x^n \alpha^n)} \frac{(1-r)(1-s)}{(1-rs)} \right] \quad (18)$$

mit den Abkürzungen $\gamma = K_2 \Delta t$, $r = e^{-\gamma(1+x_1^\alpha)}$, $s = e^{+\gamma(1-\alpha)}$. ε als Funktion von x und in Abhängigkeit von den Parametern j_2/j_1 und γ wurde für den Fall

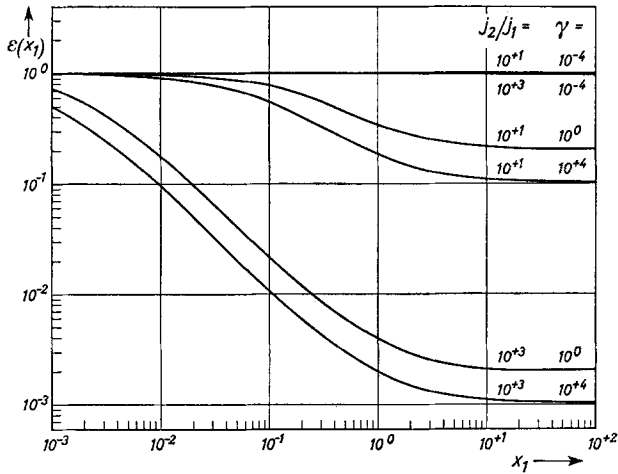


Abb. 10a. Kinetik der Ein-Quanten-Prozesse. Auswertung eines vereinfachten Reaktionsmodells. Aufgetragen wurde das Verhältnis ε der mittleren Produktionsraten des aktivierten Photopigments A^* unter den Reizprogrammen 2 und 1 als Funktion von $x_1 = K_3/K_2 \cdot c_{j_1}$. Parameter sind j_2/j_1 und $\gamma = K_2 \Delta t$ Einzelheiten im Text

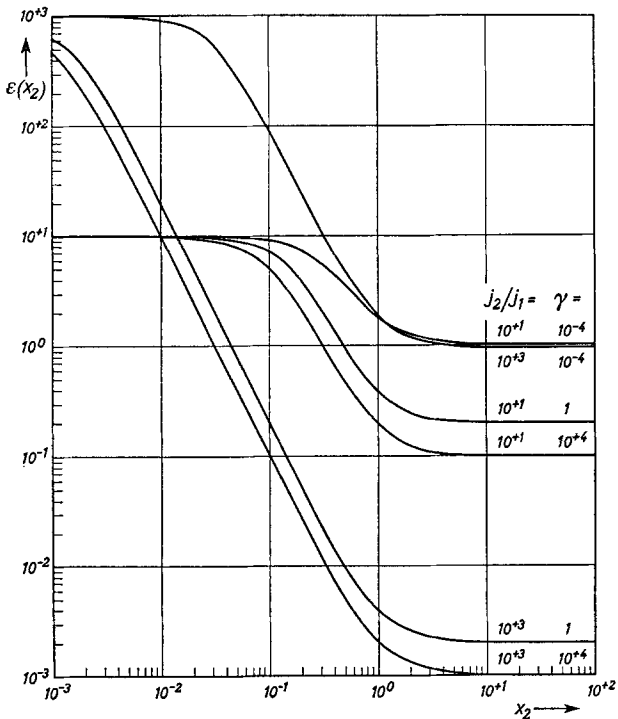


Abb. 10b. Kinetik der Zwei-Quanten-Prozesse. Auswertung eines vereinfachten Reaktionsmodells. Aufgetragen wurde das Verhältnis ε der mittleren Produktionsraten des aktivierten Photopigments A^* unter den Reizprogrammen 2 und 1 als Funktion von $x_2 = \sqrt[2]{K_3/K_2} \cdot c_{j_1}$. Parameter sind j_2/j_1 und $\gamma = K_2 \Delta t$. Einzelheiten im Text

von Ein-Quanten-Prozessen ($n = 1$) in Abb. 10a und für den Fall von Zwei-Quanten-Prozessen ($n = 2$) in Abb. 10b aufgetragen. Wir diskutieren nachstehend beide Fälle.

1. Ein-Quanten-Prozesse ($n = 1$). In diesem Fall ist $x = x_1 = \frac{K_3}{K_2} \cdot c_{j_1}$. Für $x_1 \rightarrow 0$ nähert sich ε dem Wert

eins. Die beiden Reizprogramme 1 und 2 unterscheiden sich in ihrer Wirksamkeit nicht voneinander. Dieses Ergebnis beruht darauf, daß die Konzentration von c_A praktisch nicht geändert wird, da die Konzentration der Quanten sehr gering ist. c_A ist also nahezu konstant und damit der Zusammenhang zwischen c_{A^*} und c_j linear, in Übereinstimmung mit unseren Überlegungen des Abschnitts 2.

Mit wachsendem x_1 sinkt ε unter den Wert eins und nähert sich mit $x_1 \rightarrow +\infty$ asymptotisch einem Grenzwert, der von der Parameter-Kombination j_2/j_1 , γ abhängt. Bei großen Werten von γ und großen Werten von K_2 (gegenüber K_1) ist das Gleichgewicht zwischen c_M und c_A in Richtung auf c_M verschoben und stellt sich sehr schnell nach einer Störung ein. Dann ist die Produktionsrate von c_A die allein limitierende Größe für die Produktionsrate von c_{A^*} . Unter diesen Grenzbedingungen nähert sich ε dem Grenzwert $1/\alpha = j_1/j_2$, da das Reizprogramm 2 pro Zeitintervall T nur während der Impulsdauer Δt wirksam und die Produktionsrate von c_{A^*} durch weitere Erhöhung der Quantenrate nicht mehr zu beeinflussen ist.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn γ und K_2 (K_2 gegenüber K_1) sehr kleine Werte annehmen. Dann ist das Gleichgewicht zwischen c_M und c_A in Richtung auf c_A verschoben und stellt sich sehr langsam auf eine Störung ein. Dies hat zur Folge, daß sich die Wirksamkeiten der beiden Reizprogramme nicht voneinander unterscheiden, da die Produktionsrate von c_A zeitlich aufintegriert wird und es dabei keine Rolle spielt, ob c_A ständig oder nur während der Dauer Δt der Lichtpulse abgebaut wird. ε behält daher auch für große x_1 den Wert eins.

Im Zwischenbereich (γ weder sehr groß noch sehr klein) ergeben sich für $x_1 \rightarrow +\infty$ Grenzwerte, die sowohl von γ als auch von j_2/j_1 abhängen.

Generell läßt sich sagen, daß der Quotient ε im Fall von Ein-Quanten-Prozessen höchstens eins werden kann. Kleinere Werte als eins beruhen stets auf einer Verarmung an c_A , der Konzentration des inaktiven Photopigments. Diese Aussage basiert auf dem unseren Überlegungen zugrunde liegenden Reaktionsschema.

2. Zwei-Quanten-Prozesse ($n = 2$). In diesem Fall ist $x = x_2 = \sqrt[2]{\frac{K_3}{K_2}} \cdot c_{j_1}$. Lassen wir x_2 gegen Null streben, so nähert sich ε dem Wert $\alpha = T/\Delta t = j_2/j_1$. Da die Konzentration der Quanten sehr gering ist, ändert sich die Konzentration des inaktiven Photopigments praktisch nicht; c_A kann als eine Konstante des Systems betrachtet werden. Die Produktionsrate des aktivierten Photopigments hängt jedoch quadratisch von x_2 ab, und daher ergibt sich unter diesen Bedingungen für ε der Wert α , in Übereinstimmung mit unseren Überlegungen des Abschnitts 2.

Bei einer Vergrößerung von x_2 sinkt ε unter den jeweiligen Wert von $\alpha = j_2/j_1$ und nähert sich asymptotisch Grenzwerten im Bereich $\varepsilon \leq 1$. Welche Grenzwerte für $x_2 \rightarrow +\infty$ erreicht werden, hängt ausschließlich von der Wahl der Parameter $\alpha = j_2/j_1$ und γ ab. Für sehr kleine Werte von γ nähert sich ε dem Wert eins, für sehr große γ dem Wert $\varepsilon = 1/\alpha = j_1/j_2$.

Der Verlauf von ε für große Werte von x_2 unterscheidet sich nicht von dem Verlauf für große Werte von x_1 im Fall von Ein-Quanten-Prozessen. Dies ist

darauf zurückzuführen, daß bei hoher Quantenkonzentration und damit verbundener starker Verarmung der Konzentration des inaktiven Photopigments es gleichgültig ist, ob die Produktionsrate von c_{A^*} quadratisch oder linear von der Konzentration der Quanten abhängt.

Besonders interessant an den in Abb. 10 b wiedergegebenen Verläufen von ε sind die x_2 -Werte, für die ε den Wert eins annimmt. Dieses spezielle Verhalten des Reaktionssystems besagt, daß sich Zwei-Quanten-Prozesse bei einer bestimmten Verarmung der Konzentration c_A so verhalten können wie Ein-Quanten-Prozesse. Bei welchen Werten von x_2 ε den Wert eins annehmen kann, hängt von γ und der Wahl des Parameters $\alpha = j_2/j_1$ ab.

Wir sind nun in der Lage zu prüfen, ob in unseren Entscheidungsexperimenten die Quantenraten zufällig so gewählt wurden, daß aufgrund einer bestimmten Verarmung von c_A Ein-Quanten-Prozesse durch eine kinetische Degeneration von Zwei-Quanten-Prozessen vorgetäuscht werden. An Hand von Abb. 10 b erkennt man, daß dies zunächst der Fall sein könnte bei sehr kleinen Werten von γ , zumal das Reaktionssystem unter dieser Bedingung unempfindlich gegenüber einer Änderung von $\alpha = j_2/j_1$ ist. Aus Gl. (15) geht hervor, daß dort, wo sich ε dem Wert eins nähert, $(dc_{A^*}/dt)_{\text{stat}}$ einen Sättigungswert erreicht. Würden unsere Versuche unter Reizprogramm 1 in diesen Bereich fallen, so sollte die Reaktion bei etwa 10^{-1} Apostilb Leuchtdichte eine Sättigung erreicht haben. Dies ist in der Tat der Fall, allerdings bei einem Musterkontrast von $m = 21\%$ bzw. $m = 50\%$. Man hat jedoch mehr als das 10^{+5} -fache an Leuchtdichte anzubieten, um die Reaktion bei einem Musterkontrast unter $m = 1\%$ zu sättigen. Der zur Absorption in den Photopigmentsystemen zur Verfügung stehende Quantenfluß steigt jedoch sicher nicht innerhalb des ganzen Bereiches von 10^{-2} bis 10^{+3} Apostilb proportional mit der Leuchtdichte an, da Pigmentverschiebungen beobachtet werden, die eine Abschwächung der Quantenflüsse in den Rhabdomeren 1–6, nicht dagegen in den Rhabdomeren 7 und 8 bewirken, KIRSCHFELD und FRANCESCHINI (1968 b). Bei *Musca* treten diese Pigmentverschiebungen allerdings erst bei Leuchtdichten auf, die größer als 10 Apostilb sind. Die obere Grenze des Bereichs, innerhalb dessen eine Sättigung der photochemischen Reaktionsraten in den Rhabdomeren 1–6 ausgeschlossen werden kann, reduziert sich daher von 10^{+3} auf 10 Apostilb, der Faktor 10^{+5} auf 10^{+3} . Eine Sättigung der photochemischen Reaktionsraten bei einer Leuchtdichte von 10^{-1} Apostilb ist damit ausgeschlossen und somit der Nachweis erbracht, daß in unseren Versuchen x_2 nicht im Bereich $10^0 < x_2 < +\infty$ liegen kann. Das Problem einer möglichen Degeneration reduziert sich damit auf solche Fälle, in denen die Abszissenwerte zu $\varepsilon = 1$ empfindlich vom Versuchsparameter j_2/j_1 abhängen. Es könnte im Prinzip in unseren Versuchen j_2/j_1 so gewählt sein, daß aufgrund einer Reaktionsgleichheit $\varepsilon = 1$ resultiert. Um dies zu prüfen, wurden mehrere Experimente bei je einer Impulsfrequenz des Reizprogramms 2 in Abhängigkeit von j_2/j_1 durchgeführt. Einer dieser Versuche, der mit einer Fliege in der Drei-Zylinder-Versuchsanordnung durchgeführt wurde, ist in Abb. 11 wiedergegeben. Die Parameter dieses Versuchs be-

trugen: räumliche Wellenlänge des sinusförmigen Musters $\lambda = 45^\circ$, Winkelgeschwindigkeit des Musterzylinders $w = 49,25^\circ/\text{sec}$, Leuchtdichte des inneren feststehenden Mattglaszylinders $3,75 \cdot 10^{-2}$ Apostilb, Impulsfrequenz $f = 1$ Hz des Reizprogramms 2. Die Reaktionsmittelwerte wurden aus je fünf Einzelmessungen mit ein und derselben Fliege bestimmt. Der Reaktionsverlauf in Abb. 11 wurde in Abhängigkeit vom Verhältnis j_2/j_1 aufgetragen. Der Reaktionsmittelwert bei $j_2/j_1 = 1$ gibt die Reaktionsstärke an, die man unter Reizprogramm 1 erhält. Unter Reizprogramm 2 wurden die Reaktionsmittelwerte für $j_2/j_1 = 5, 20$ und 200 ermittelt. Wie man aus Abb. 11 ersieht, unterscheiden sich die gemessenen Reak-

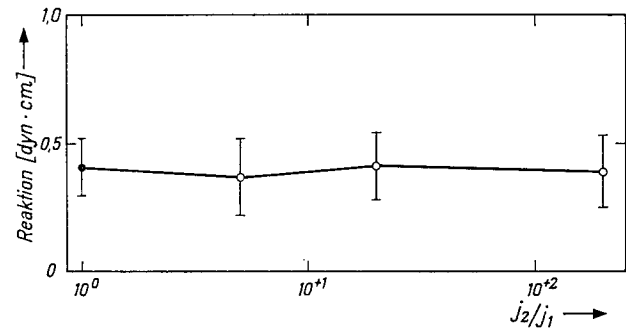


Abb. 11. Entscheidungsexperiment, ausgeführt in der Drei-Zylinder-Versuchsanordnung. a. Voller Punkt: Optomotorische Reaktion, gemessen unter Reizprogramm 1 ($j_2/j_1 = 1$) bei einer mittleren Leuchtdichte von $3,75 \cdot 10^{-2}$ Apostilb und einem Musterkontrast von $m = 20\%$. Offene Kreise: Optomotorische Reaktion als Funktion des Verhältnisses j_2/j_1 unter Reizprogramm 2 bei der mittleren Leuchtdichte von $3,75 \cdot 10^{-2}$ Apostilb. Die Reaktionsmittelwerte wurden aus je fünf Einzelmessungen an ein und derselben Versuchsfliege bestimmt. Parameter des Versuchs: Impulsfrequenz 1 Hz, räumliche Wellenlänge des sinusförmigen Musters $\lambda = 45^\circ$, Geschwindigkeit des Musterzylinders $w = 49,25^\circ$ pro Sekunde

tionmittelwerte nicht signifikant voneinander. Es besteht also Reaktionsgleichheit auch dann, wenn das Verhältnis j_2/j_1 geändert wird. Damit ist nachgewiesen, daß unter unseren Versuchsbedingungen eine kinetische Degeneration von Zwei-Quanten-Prozessen zu Ein-Quanten-Prozessen ausgeschlossen werden kann.

Bei der Diskussion des Verlaufs von ε im Fall von Ein-Quanten-Prozessen, der in Abb. 10 a wiedergegeben ist, haben wir festgestellt, daß ε höchstens den Wert eins annehmen kann. In den Entscheidungsexperimenten mit Impulsfrequenzen bis herunter zu 1 Hz wurde stets Reaktionsgleichheit ($\varepsilon = 1$) beobachtet. Nach Abb. 10 a besagt dieses Ergebnis, daß entweder γ sehr klein oder x_1 sehr klein ist. Die mit 1 Hz unter Reizprogramm 2 durchgeführten Experimente erlauben daher ohne Kenntnis von γ keine Aussage über eine mögliche Verarmung von c_A im Fall von Ein-Quanten-Prozessen.

Für Impulsfrequenzen unter 1 Hz haben wir gefunden, daß Reizprogramm 2 weniger wirksam als Reizprogramm 1 ist, dementsprechend liegen hier Werte von $\varepsilon < 1$ vor. Ist daraus zu schließen, daß unter diesen Reizbedingungen c_A verarmt? Wir haben schon darauf hingewiesen, daß die dominierende Zeitkonstante eines am Bewegungssehen beteiligten Lichtreceptors bei Leuchtdichten von ca. 10^{-2} Apostilb

kleiner als 10^{-2} sec sein muß. Eine Verarmung von c_4 hätte sich daher zumindest auch schon bei einer Impulsfrequenz von 1 Hz bemerkbar machen müssen. Daß Werte von $\varepsilon < 1$ erst bei Impulsfrequenzen unter 1 Hz beobachtet werden, besagt, daß nicht c_4 , sondern die Konzentration eines am Informationstransport beteiligten Stoffes — möglicherweise eines synaptischen Transmitters — verarmt, der nicht am Transducer-Prozess einer Sinneszelle beteiligt ist. Eine Verarmung dieses Stoffes tritt erst bei sehr niedrigen Impulsfrequenzen auf, da diesem System — aufgrund unserer Ergebnisse — eine Übertragungsinstanz mit einer Zeitkonstanten von 1 bis 2 sec vorgeschaltet sein muß, in der Reizprogramm 2 bis zu Frequenzen von etwa 1 Hz zeitlich integriert wird.

Diese Interpretation setzt die Anwendbarkeit unseres kinetischen Modells voraus und führt dann zu der Aussage, daß das entsprechende γ des betrachteten Prozesses nicht sehr kleine Werte besitzen kann.

Zusammenfassend können wir feststellen: Zumindest in einem Teil unserer Versuche wurde Bedingung 1 eingehalten. Ob auch Bedingung 2 erfüllt ist, läßt sich zur Zeit nicht entscheiden, da uns der Wert des Parameters γ unbekannt ist. Diese Einschränkung beeinflußt jedoch nicht die Aussage, daß sich das Ergebnis der Entscheidungsexperimente nicht im Widerspruch zur Ein-Quanten-Hypothese befindet.

Wir wollen uns nun der zweiten Frage, die in der Einleitung gestellt wurde, zuwenden: Genügt eine oder sind mehrere photochemische Elementarreaktionen notwendig, um in einer Sinneszelle eine Erregung (Miniatur-Generatorpotential) auszulösen, die zentralwärts geleitet wird? Nehmen wir an, es wären mehrere photochemische Elementarreaktionen notwendig, so müßte es ein oder mehrere Koinzidenz-Zeitintervalle geben, innerhalb deren die Elementarreaktionen integriert würden. Nun haben wir bereits nachgewiesen, daß unter unseren Versuchsbedingungen die dominierende Zeitkonstante eines am Bewegungsehen beteiligten Receptors weniger als 10^{-2} sec betragen muß. Die Koinzidenz-Zeitintervalle könnten also entsprechend höchstens in der Größenordnung von 10^{-2} sec liegen. Aber selbst ein Koinzidenz-Zeitintervall der Dauer von 10^{-2} sec würde nicht zur zeitlichen Mittelung des Reizprogramms 2 bei einer Impulsfrequenz von 1 Hz ausreichen, so daß zumindest für diese und für tiefere Impulsfrequenzen Bedingung 1 erfüllt ist. Damit ist gezeigt, daß offenbar eine Koinzidenz photochemischer Elementarreaktionen nicht auftritt. Es genügt daher eine photochemische Elementarreaktion und damit ein Quant zur Auslösung eines Miniatur-Generatorpotentials, das, wie sich aus Experimenten von SCHOLBS (1968) schließen läßt, zentripetal bis zu den synaptischen Kontakten der Cartridge-Neurone in der Lamina geleitet wird.

Wir haben jetzt noch die dritte der in der Einleitung gestellten Fragen zu behandeln: Sind die Cartridge-Neurone durch synaptische Potentiale erregbar, die über eine in der Cartridge mündende Faser ausgelöst werden, oder bedarf es hierzu der zeitlichen Koinzidenz von Erregungen, die der Cartridge von zwei oder mehr Fasern zugeleitet werden? Auf der Basis der vorliegenden experimentellen Ergebnisse kann diese Frage nicht eindeutig beantwortet werden,

da zur Zeit nicht bekannt ist, ob bei Leuchtdichten von etwa 10^{-2} Apostilb ausschließlich die von den Rhabdomeren 1—6 den Cartridges zugeführte Information in die Bewegungsauswertung eingeht, oder ob nur das System der Rhabdomere 7 und 8, das die von ihm aufgenommene Information direkt an das zweite optische Ganglion (Medulla) weitergibt, beteiligt ist. Schließlich ist auch die dritte Möglichkeit, eine Beteiligung beider Systeme, also von 1—6 und 7 und 8, bei der Informationsaufnahme zur Perzeption optischer Bewegung nicht auszuschließen. Legen wir unserer Argumentation die Annahme zugrunde, daß das System der Rhabdomere 1—6 bei Leuchtdichten von etwa 10^{-2} Apostilb nachweislich an der Reaktion beteiligt wäre, so ließe sich die hier diskutierte Frage nach einer möglichen Koinzidenz von Erregungen in den Cartridges beantworten.

Es sei p_e die Wahrscheinlichkeit für das Eintreten von ein oder mehr Ereignissen (bumps) und $q_e = 1 - p_e$ die Wahrscheinlichkeit für das Ausbleiben von Ereignissen, die während des Koinzidenz-Zeitintervalls der Cartridge von einer Faser zugeführt werden. Da die Ereignisse voneinander statistisch unabhängig sind, ist $p_e^x \cdot q_e^{(n-x)}$ die Wahrscheinlichkeit dafür, daß während des Koinzidenz-Zeitintervalls x der n Fasern mit ein oder mehr Ereignissen besetzt und $n - x$ Fasern unbesetzt sind. Wenn die Cartridge-Neurone zwischen den einzelnen afferenten Fasern nicht unterscheiden können, dann erhöht sich diese Wahrscheinlichkeit durch die Zahl der möglichen Permutationen auf $\varphi(x) = \frac{n!}{x!(n-x)!} p_e^x q_e^{(n-x)}$. Werden die Cartridge-Neurone durch die Erregungskoinzidenz von zwei, allgemein z Fasern getriggert, so beträgt die Wahrscheinlichkeit für die Erregung eines dieser Neurone

$p_a = \sum_{x=z}^n \varphi(x)$. Da die Ereignisse in den $n = 6$ Fasern poissonverteilt sind, steigt p_a bei Zweier-Koinzidenz quadratisch, bei Sechser-Koinzidenz mit der sechsten Potenz der mittleren Ereignisrate in einer der Fasern an und geht mit wachsender Rate schließlich in eine Sättigung über. Die Cartridge als Koinzidenzsystem würde daher Reizprogramm 1 und Reizprogramm 2 unterschiedlich bewerten, je nachdem wie lang das Koinzidenz-Zeitintervall und wie hoch die mittlere Rate der Ereignisse ist, die der Cartridge über die afferenten Fasern zugeführt werden. Befinden wir uns bei 10^{-2} Apostilb Leuchtdichte unterhalb der Sättigung der Koinzidenz, so wären zumindest im 1 Hz-Versuch Abweichungen von der Reaktionsgleichheit auf beide Reizprogramme zu erwarten gewesen. Eine solche Abweichung wurde jedoch nicht beobachtet.

Die Funktion der Cartridge-Neurone könnte aber auch darin bestehen, daß sie die Amplituden der ihnen von je sechs afferenten Fasern zufließenden Receptor-Potentiale (bumps) über ein gewisses Zeitintervall integrieren und nur dann in nervöse Impulsfrequenz umwandeln, wenn eine gewisse Potentialschwelle überschritten wird. Die mathematische Behandlung dieses Problems ist durch die Theorie des Schroteffektes vorgezeichnet, die zusammenfassend von RICE (1954) dargestellt wurde. Betrachtet wird in dieser Theorie die zeitliche Aufeinanderfolge von Ereignissen extrem kurzer Dauer, die durch die Poisson-Statistik beschrieben wird. Jedes Ereignis löst einen Vorgang aus, dessen Amplitude abklingt. Die einzel-

nen Vorgänge sind linear voneinander unabhängig; ihre Amplituden überlagern sich und gehorchen einer Zufallsverteilung, deren Verlauf wesentlich von der mittleren Ereignisrate abhängt. Mit wachsender mittlerer Ereignisrate nähert sich diese Zufallsverteilung einer Gaußverteilung.

Wendet man die mathematischen Überlegungen dieser Theorie auf unsere Problemstellung an, so erhält man das nachstehend aufgeführte Ergebnis: Bei 10^{-2} Apostilb Leuchtdichte beträgt die mittlere Zahl der wirksamen Quantentreffer pro Rhabdomer 1—6 etwa 50 pro sec. Da in jeder Cartridge sechs Fasern münden, fließen jedem Cartridge-Neuron im Mittel 300 Miniatur-Receptorpotentiale (bumps) pro Sekunde zu. Als maximales Integrations-Zeitintervall wählen wir entsprechend den weiter oben angestellten Überlegungen 0,01 sec. Unter dieser Voraussetzung kann, wenn wir einen Fehler von etwa 3% tolerieren, mit einer Gaußverteilung der Amplitudenfluktuation der über den Zeitbereich von 0,01 sec integrierten Potentiale gerechnet werden. Berechnet man nun für verschiedene Werte einer Amplitudenschwelle die von dem Reizprogramm 1 und dem Reizprogramm 2 (bei 1 Hz Impulsfrequenz) in den Cartridge-Neuronen ausgelöste mittlere nervöse Impulsfrequenz, so ergibt sich für das Verhältnis beider Frequenzen ein Wert ε , der wesentlich von der Höhe der Schwelle abhängt. Liegt die Schwelle so tief, daß sie schon unter Reizprogramm 1 weit überschritten wird, so besteht im zeitlichen Mittel kein wesentlicher Unterschied zwischen den Wirkungen auf beide Reizprogramme. Unter diesen Umständen nimmt ε annähernd den Wert 1 an. Ist die Schwelle dagegen so hoch, daß sie bei Anwendung von Reizprogramm 1 nur gelegentlich überschritten wird, so ist Reizprogramm 2 wesentlich wirksamer als Reizprogramm 1; entsprechend ergeben sich für ε dann hohe Werte. Aus dem in Abb. 9a wiedergegebenen Versuch mit 1 Hz Lichtimpulsfrequenz läßt sich entnehmen, daß Reaktionsunterschiede noch meßbar wären, wenn $\varepsilon \geq 1,3$ ist. Daraus folgt nach unseren Rechnungen, daß dann, wenn eine Schwelle vorliegen würde, diese höchstens dem Äquivalent von $3 \cdot 10^{-3}$ Apostilb entsprechen könnte. Höhere Werte dieses Äquivalents für die Schwelle hätten sich auf das Ergebnis der Versuche so auswirken müssen, daß sie zu meßbaren Abweichungen von der Reaktionsgleichheit geführt hätten, wenn die den Cartridges zugeführte Information bei etwa 10^{-2} Apostilb Leuchtdichte wesentlich an der Perzeption optischer Bewegung beteiligt ist.

Die vorliegende Untersuchung hat zu dem Ergebnis geführt, daß ein einzelnes absorbiertes Lichtquant ein Miniatur-Receptorpotential (bump) auslösen kann, das zentralwärts geleitet wird. Das Auftreten dieser Receptorpotentiale ist nahezu ausschließlich eine Folge der Quantenabsorptionsprozesse, da, wie KIRSCH-FELD (1966) durch elektrophysiologische Ableitungen an *Musca* gezeigt hat, die Rate der thermisch ausgelösten Bumps vernachlässigbar klein ist. Dieser Befund dürfte mit der hohen Aktivierungsenergie der Photopigmentsysteme im Zusammenhang stehen, die von den einzelnen Quanten aufgebracht wird. Bei einer geringen Rate absorbiertes Quanten, die die Träger optischer Information sind, besteht für den einzelnen Receptor daher die Störung ausschließlich in der Poissonfluktuation der Quanten; diese Fluktua-

tion beeinflußt den Transinformationsfluß zwischen einer modulierten Quantenquelle und dem Receptor (Quantenempfänger).

Im Anhang 6.3 haben wir den allgemeinen Ausdruck für den Transinformationsfluß S dieses Systems abgeleitet [Gl. (26)] und speziell untersucht, welchem Grenzwert S zustrebt, wenn die Rate der absorbierten Quanten sich Null nähert. Das Ergebnis dieser Berechnung ist in den Gln. (28a) und (28b) des Anhangs 6.3 enthalten. Es zeigt sich, daß im Grenzfall verschwindender Quantenrate auch S gegen Null strebt, wenn S in e 's bzw. bits pro *Symbol* gemessen wird, dagegen nähert sich die Transinformationsrate S_{ph} , gemessen in e 's pro *Photon* dem Grenzwert

$$S_{ph} = \lim_{(\bar{j}, \tau) \rightarrow 0} \int_{-1}^{+\infty} (1+u) \ln(1+u) q(u) du \quad (19)$$

worin bedeuten:

\bar{j} = mittlerer Fluß der absorbierten Quanten,
 τ = Zeitintervall, das vom Quantenempfänger aufgelöst wird,
 $u = \frac{j(t) - \bar{j}}{\bar{j}}$
 $q(u) du = p(j) dj$,
 $p(j)$ = zeitunabhängige Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion, die die Verteilung der Werte von $j(t)$ innerhalb eines Zeitintervalles τ bestimmt.

Das Maximum aller möglichen Werte von S_{ph} für $\lim_{(\bar{j}, \tau) \rightarrow 0}$ erhält man bei maximaler symmetrischer Modulation der Quantenquelle um den Mittelwert \bar{j} . In diesem Fall ergibt sich für S_{ph} der Wert von 1 bit pro absorbiertes Quant. Durch ein einzelnes Quant wird daher dem Ein-Quanten-Receptor die Entscheidung über eine Alternative zugeführt, während ein Mehr-Quanten-Receptor diese Entscheidung nicht rezipieren könnte.

6. Anhänge

6.1. Berechnung der stroboskopischen Effekte

Die in Abschnitt 4.4 beschriebenen Versuche wurden mit einem Musterzylinder durchgeführt, dessen Kontrast — von der Zylinderachse aus betrachtet — in azimuthaler Richtung sinusförmig variierte. Die räumliche Wellenlänge dieses Kontrastverlaufs betrug $\lambda = 45^\circ$, der Modulationsgrad $m = 21\%$. Führen wir eine systemfeste Zylinderkoordinate φ (für den Azimut) ein, gegenüber der sich der Musterzylinder mit der Winkelgeschwindigkeit w bewegt, so ist die Leuchtdichte I an dem durch φ ausgezeichneten Punkt der Zylinderoberfläche ausschließlich eine Funktion der Zeit.

Wir berechnen nun den zeitlichen Verlauf von I für beide Reizprogramme bei rotierendem Zylinder.

Reizprogramm 1. Die Beleuchtung besteht aus zeitlich konstantem Licht, das an der Oberfläche des Musterzylinders eine mittlere Leuchtdichte \bar{I} erzeugt. Unter diesen Bedingungen erhält man für I

$$I(t) = \bar{I} \left\{ 1 + m \sin \frac{2\pi}{\lambda} (wt - \varphi) \right\}. \quad (1)$$

Reizprogramm 2. In diesem Fall wird der Musterzylinder mit einer periodischen Lichtimpulsfolge der Frequenz f bestrahlt, die auf der Oberfläche des Zylinders im zeitlichen und räumlichen Mittel die Leuchtdichte \bar{I} hervorruft. Ist das Fourierspektrum der Lichtimpulsfolge

$$\bar{I} \left\{ 1 + \sum_{n=1}^{+\infty} (m'_n \cos 2\pi n ft + m''_n \sin 2\pi n ft) \right\}, \quad (2)$$

so ergibt sich für $I(t)$

$$I(t) = \bar{I} \left\{ 1 + m \sin \frac{2\pi}{\lambda} (wt - \varphi) \right\} \left\{ 1 + \sum_{n=1}^{+\infty} (m'_n \cos 2\pi n ft + m''_n \sin 2\pi n ft) \right\}. \quad (3A)$$

$I(t)$ läßt sich in drei Teilausdrücke zerlegen

$$I(t) = \bar{I} \left\{ 1 + m \sin \frac{2\pi}{\lambda} (wt - \varphi) \right\} \quad (I)$$

$$+ \bar{I} \sum_{n=1}^{+\infty} (m'_n \cos 2\pi n ft + m''_n \sin 2\pi n ft) \quad (II) \quad (3B)$$

$$+ \bar{I} \cdot m \sin \frac{2\pi}{\lambda} (wt - \varphi) \cdot \sum_{n=1}^{+\infty} (m'_n \cos 2\pi n ft + m''_n \sin 2\pi n ft). \quad (III)$$

Teilausdruck I entspricht Gl. (1) und beschreibt die Bewegung des Originalmusters unter zeitlich konstanter Beleuchtung. Teilausdruck II enthält die Modulationsgrade m'_n, m''_n der Fourierkomponenten der periodischen Lichtimpulsfolge sowie deren Frequenz, ist dagegen unabhängig von φ ; er beschreibt den zeitlichen Verlauf des Lichtimpulsprogramms gegenüber dem zeitlichen Mittelwert \bar{I} . Teilausdruck III enthält w, φ und f und stellt das sog. Interferenzglied dar, das die stroboskopischen Effekte beschreibt. Das Interferenzglied (Teilausdruck III) läßt sich in folgender Weise aufspalten.

$$\begin{aligned} & + \frac{\bar{I} \cdot m}{2} \sum_{n=1}^{+\infty} m'_n \sin \left[\frac{2\pi}{\lambda} (n \cdot \lambda \cdot f + w)t - \varphi \right] \\ & - \frac{\bar{I} \cdot m}{2} \sum_{n=1}^{+\infty} m''_n \cos \left[\frac{2\pi}{\lambda} (n \cdot \lambda \cdot f + w)t - \varphi \right] \\ & - \frac{\bar{I} \cdot m}{2} \sum_{n=1}^{+\infty} m'_n \sin \left[\frac{2\pi}{\lambda} (n \cdot \lambda \cdot f - w)t + \varphi \right] \\ & + \frac{\bar{I} \cdot m}{2} \sum_{n=1}^{+\infty} m''_n \cos \left[\frac{2\pi}{\lambda} (n \cdot \lambda \cdot f - w)t + \varphi \right]. \end{aligned} \quad (3C)$$

Aus der in vorstehender Gl. (3C) gegebenen Darstellung geht hervor, daß sich die stroboskopischen Effekte im Auftreten von zwei Gruppen von bewegten Interferenzmustern ausdrücken. Die Gruppe mit den Winkelgeschwindigkeiten $(n \cdot \lambda \cdot f + w)$ bewegt sich *gegen*, die Gruppe mit den Winkelgeschwindigkeiten $(n \cdot \lambda \cdot f - w)$ *in* Richtung der Zylinderbewegung. Alle Fourierkomponenten beider Gruppen des Interferenzgliedes besitzen die räumliche Wellenlänge λ des Originalmusters.

6.2. Kinetik der Ein- und Mehr-Quanten-Prozesse

$$[M] \xrightarrow{K_1} [A]; \quad [A][j]^n \xrightarrow{K_2} \frac{d}{dt} [A^*] \quad (4)$$

stellt ein vereinfachtes Reaktionsschema eines n -Quanten-Prozesses dar. Hierin bedeuten: $[M]$ die Konzentration c_M eines Ausgangsproduktes, das stets im Überschuß vorhanden sei, daher $dc_M/c_M \approx 0$; $[A]$ die Konzentration c_A des inaktiven Photopigments; $[j]$ die Konzentration c_j der Quanten. $[A^*]$ bezeichnet die Konzentration c_{A^*} des von den Quanten aktivierten Photopigments. K_1, K_2, K_3 sind Reaktionsgeschwindigkeit bestimmende Konstanten. $n = 1, 2, 3 \dots$ charakterisiert den Quantenprozeß.

Wir bestimmen zunächst die Produktionsraten von c_{A^*} in Abhängigkeit von der Zeit unter den Bedingungen der Reizprogramme 1 und 2.

1. *Reizprogramm 1.* In diesem Fall ist c_j zeitlich konstant, $c_j = c_{j_1} = \text{const.}$ Aus den Differentialgleichungen für c_A und c_{A^*}

$$\frac{dc_A}{dt} = K_1 c_M - K_2 c_A - K_3 c_A \cdot c_{j_1}^n \quad (5)$$

und

$$\frac{dc_{A^*}}{dt} = c_A \cdot K_3 \cdot c_{j_1}^n$$

ergeben sich die stationären Lösungen

$$(c_A)_{\text{stat}} = \frac{K_1 \cdot c_M}{K_2 + K_3 \cdot c_{j_1}^n}; \quad \left(\frac{dc_{A^*}}{dt} \right)_{\text{stat}} = K_1 c_M \frac{\frac{K_3}{K_2} \cdot c_{j_1}^n}{1 + \frac{K_3}{K_2} c_{j_1}^n}. \quad (6)$$

Setzen wir $x^n = \frac{K_3}{K_2} c_{j_1}^n$, so erhält man für $(dc_{A^*}/dt)_{\text{stat}}$ den Ausdruck

$$\left(\frac{dc_{A^*}}{dt} \right)_{\text{stat}} = c_M \cdot K_1 \frac{x^n}{1 + x^n}. \quad (7)$$

Für kleine x , d. h. ($x^n \ll 1$), wächst $(dc_{A^*}/dt)_{\text{stat}}$ proportional mit x^n . Die Produktionsrate von c_{A^*} steigt daher für den Ein-Quanten-Prozeß ($n = 1$) linear, für den Zwei-Quanten-Prozeß ($n = 2$) quadratisch mit x an. Für große x , d. h. ($x^n \gg 1$), wird $(dc_{A^*}/dt)_{\text{stat}} = c_M K_1 = \text{const.}$ Die Produktionsrate von c_{A^*} erreicht einen Grenzwert, der von c_M und K_1 allein, nicht jedoch durch eine weitere Erhöhung der Konzentration c_{j_1} beeinflusst wird. Im Übergangsbereich, wenn also x^n vergleichbar mit 1 ist, hängt $(dc_{A^*}/dt)_{\text{stat}}$ sowohl von der Konzentration der Quanten als auch von der Konzentration des inaktiven Photopigments ab.

2. *Reizprogramm 2.* Wir bestimmen den zeitlichen Verlauf von dc_{A^*}/dt , während der Impulsphase, also im Bereich $0 \leq t < \Delta t$. Hierzu ist zunächst die Kenntnis von c_A erforderlich, das sich als Lösung der Differentialgleichung

$$\frac{dc_A}{dt} = K_1 c_M - K_2 c_A - K_3 c_A c_{j_1}^n \quad (8)$$

mit der Anfangsbedingung $c_A = c_{A_0}$ für $t = 0$ ergibt. Berücksichtigen wir noch die Abgleichbedingung aus Gl. (8) des Abschnitts 2 und führen $\alpha = T/\Delta t = j_2/j_1$ ein, so erhält man aus Gl. (8) unter Verwendung der bereits eingeführten Bezeichnungen

$$c_A = c_{A_0} e^{-K_2(1+x^n\alpha)t} + \frac{c_M \cdot K_1}{K_2(1+x^n\alpha)} \cdot [1 - e^{-K_2(1+x^n\alpha)t}]. \quad (9)$$

Da

$$\frac{dc_{A^*}}{dt} = c_A \cdot K_3 \cdot c_{j_1}^n = c_A \cdot K_2 \cdot x^n \alpha^n \quad (10)$$

ergibt sich für dc_{A^*}/dt im Bereich $0 \leq t < \Delta t$ der Ausdruck

$$\begin{aligned} \frac{dc_{A^*}}{dt} &= K_1 c_M \frac{x^n \cdot \alpha^n}{1 + x^n \alpha^n} \\ &+ \left[K_2 c_{A_0} x^n \alpha^n - K_1 c_M \frac{x^n \cdot \alpha^n}{1 + x^n \alpha^n} \right] e^{-K_2(1+x^n\alpha)t}. \end{aligned} \quad (11)$$

Zur Bestimmung von c_{A_0} ist es notwendig, den Verlauf von c_A im Dunkelintervall $\Delta t \leq t < T$ zu berechnen. Differentialgleichung (8) reduziert sich in diesem Fall auf

$$\frac{dc_A}{dt} = K_1 c_M - K_2 c_A \quad (12)$$

mit der Anfangsbedingung $c_A(\Delta t)$, die aus Gl. (9) entnommen werden kann. Als Lösung von (12) erhalten wir

$$c_A = c_A(\Delta t) e^{-K_2(t-\Delta t)} + \frac{K_1 c_M}{K_2} (1 - e^{-K_2(t-\Delta t)}). \quad (13)$$

c_{A_0} ergibt sich aus der Forderung, daß c_A im „eingeschwungenen“ Zustand nach einer Periode wieder den gleichen Wert durchlaufen muß, also z. B. $c_A(0) = c_A(T)$. Entsprechend folgt mit Hilfe der Gln. (9) und (13) nach Zwischenrechnung für c_{A_0} , wenn wir noch die Abkürzung $\gamma = K_2 \cdot \Delta t$ einführen,

$$\begin{aligned} c_{A_0} &= \frac{K_1 \cdot c_M}{K_2(1+x^n\alpha^n)} \frac{[1 - e^{-\gamma(1+x^n\alpha^n)}] \cdot e^{\gamma(1-\alpha)}}{[1 - e^{-\gamma(1+x^n\alpha^n)} e^{\gamma(1-\alpha)}]} \\ &+ \frac{K_1 c_M}{K_2} \frac{[1 - e^{\gamma(1-\alpha)}]}{[1 - e^{-\gamma(1+x^n\alpha^n)} e^{\gamma(1-\alpha)}]}. \end{aligned} \quad (14)$$

Gl. (11) in Verbindung mit Gl. (14) gibt den zeitlichen Verlauf der Produktionsrate von c_{A^*} während des Impulsintervalls Δt wieder.

Wir vergleichen nun die von den Reizprogrammen 1 und 2 erzeugten mittleren Produktionsraten von c_{A^*} miteinander, indem wir den Quotienten

$$\varepsilon = \frac{\frac{1}{T} \int_0^{\Delta t} \left(\frac{dc_{A^*}}{dt} \right) dt}{\frac{1}{T} \int_0^{\Delta t} \left(\frac{dc_{A^*}}{dt} \right)_{\text{stat}} dt} \quad (15)$$

bilden. Führt man die entsprechenden Integrationen unter Berücksichtigung der Gln. (7) und (11) aus, so ergibt sich zunächst

$$\varepsilon = \frac{(1+x^n)\alpha^{n-1}}{(1+x^n\alpha^n)} \left[1 + \frac{1}{\gamma} \left\{ \frac{K_2 \cdot c_{A_0}}{K_1 \cdot c_M} - \frac{1}{1+x^n\alpha^n} \right\} \left\{ 1 - e^{-\gamma(1+x^n\alpha^n)} \right\} \right] \quad (16)$$

Ersetzen wir hierin c_{A_0} aus Gl. (14) und führen noch die Abkürzungen

$$r = e^{-(1+x^n\alpha^n)}; \quad s = e^{+\gamma(1-\alpha)} \quad (17)$$

ein, so erhält man nach Zwischenrechnung für den Quotienten ε den Ausdruck

$$\varepsilon = \frac{(1+x^n)\alpha^{n-1}}{(1+x^n\alpha^n)} \left[1 + \frac{1}{\gamma} \frac{x^n \cdot \alpha^n}{1+x^n\alpha^n} \cdot \frac{(1-r)(1-s)}{1-r \cdot s} \right] \quad (18)$$

Wir betrachten nun einige Grenzfälle von Gl. (18): Zunächst müssen wir fordern, daß $\varepsilon = 1$, wenn $\alpha = 1$, da sich dann Reizprogramm 1 nicht von Reizprogramm 2 unterscheidet. Eine nähere Inspektion von Gl. (18) zeigt, daß diese Bedingung erfüllt ist. Als nächstes bestimmen wir ε , wenn $x \rightarrow 0$. Aus Gl. (18) folgt, daß ε sich asymptotisch dem Grenzwert α^{n-1} nähert. Im Fall des Ein-Quanten-Prozesses erhalten wir $\varepsilon = 1$, im Fall des Zwei-Quanten-Prozesses $\varepsilon = \alpha = j_2/j_1$, in Übereinstimmung mit den Überlegungen des Kapitels 2. Ein anderer Grenzfall liegt vor, wenn $x \rightarrow +\infty$, dann erhalten wir für ε den von x und n unabhängigen Ausdruck

$$\varepsilon = \frac{1}{\alpha} \left[1 + \frac{1}{\gamma} (1 - e^{-\gamma(\alpha-1)}) \right].$$

Zwei Grenzfälle sind hier zu unterscheiden, je nachdem $\gamma(\alpha-1)$ klein oder groß gegenüber eins ist. Im ersten Fall erhalten wir $\varepsilon = 1$, im zweiten Fall $\varepsilon = 1/\alpha = j_1/j_2$.

Der Zusammenhang zwischen ε und $x = x_1 = \frac{K_2}{K_1} \cdot c_{A_1}$ ist im Fall eines Ein-Quanten-Prozesses ($n=1$) in Abb. 10a wiedergegeben. Als Parameter wählten wir $j_2/j_1 = 10^{+1}$, 10^{+3} und $\gamma = 10^0$, 10^{-4} . Abb. 10b enthält den entsprechenden Zusammenhang, der sich im Fall eines Zwei-Quanten-Prozesses ($n=2$) ergibt. x ist hier jedoch $x = x_2 = \sqrt{\frac{K_1}{K_2}} \cdot c_{A_1}$. Eine anschauliche Begründung der in den Abb. 10a u. b aufgetragenen Zusammenhänge wird im Abschnitt 5 gegeben.

6.3. Informationsübertragung durch Lichtquanten

Gegeben sei eine Photonenquelle, deren Fluß moduliert werden kann. Die Übertragung ist durch die Poisson-Fluktuation der Quanten gestört. Der Empfänger sei ein idealer Quantenzähler mit begrenzter zeitlicher Auflösung. Das Auflösungsintervall betrage τ . Gesucht ist die Transinformationsrate dieses Übertragungssystems.

A. Beschreibung der Quelle.

1. Das Ensemble der Quelle wird von reellen Werten der Funktion $j(t)$ gebildet. $j(t)$ repräsentiert den zeitabhängigen Lichtfluß in den Einheiten Quanten $\cdot \text{sec}^{-1}$.

2. Jeder Wert von $j(t)$ sei zeitlich konstant innerhalb eines Intervalles der Dauer τ . Die Zeitintervalle folgen aufeinander.

3. Die Verteilung der Werte von $j(t)$ in den Intervallen τ sei statistisch voneinander unabhängig.

4. Die Verteilung der Werte von $j(t)$ innerhalb eines Intervalles τ werde durch eine Wahrscheinlichkeits-Dichtefunktion p beschrieben, die zeitunabhängig sei.

5. Die Wahrscheinlichkeits-Dichtefunktion p möge alle statistischen Momente besitzen.

B. Übertragungskanal und Empfänger. In jedem Zeitintervall τ nehme der Empfänger einen zeitlich konstanten Wert μ an mit der bedingten Wahrscheinlichkeit

$$p(\mu|j) = \frac{(j \cdot \tau)^\mu e^{-j\tau}}{\mu!} \quad (19)$$

Die Werte von μ sind statistisch voneinander unabhängig in den aufeinanderfolgenden Zeitintervallen.

C. Allgemeiner Ausdruck für die Transformationsrate. Es sind

$$p(v) = p(j_v) \Delta j_v \quad (20A)$$

die Quellenwahrscheinlichkeit

$$p''(v|\mu) = \frac{(j_v \tau)^\mu e^{-j_v \tau}}{\mu!} p(j_v) \Delta j_v \quad (20B)$$

die Verbundwahrscheinlichkeit Quelle, Empfänger

$$p'(\mu) = \lim_{\Delta j_v \rightarrow 0} \sum_v p''(v|\mu) = \int_0^{+\infty} \frac{(j \cdot \tau)^\mu e^{-j\tau}}{\mu!} p(j) dj \quad (20C)$$

die Empfängerwahrscheinlichkeit.

Wir bestimmen nunmehr die Transformationsrate S in $e^{\cdot s}$ pro Symbol und erhalten hierfür nach SHANNON den Ausdruck

$$\begin{aligned} S &= \lim_{\Delta j_v \rightarrow 0} \sum_v \sum_\mu p''(v|\mu) \ln \frac{p''(v|\mu)}{p(v)p'(\mu)} \\ &= \lim_{\Delta j_v \rightarrow 0} \sum_v \sum_\mu \frac{(j_v \tau)^\mu e^{-j_v \tau}}{\mu!} \\ &\quad \cdot p(j_v) \Delta j_v \ln \frac{(j_v \tau)^\mu e^{-j_v \tau}}{p(j_v) \Delta j_v \cdot p'(\mu)} \\ &= \sum_{\mu=0}^{+\infty} \int_0^{+\infty} \frac{(j \cdot \tau)^\mu e^{-j\tau}}{\mu!} p(j) \ln \frac{(j \cdot \tau)^\mu e^{-j\tau}}{\mu! p'(\mu)} dj. \end{aligned} \quad (21)$$

Für die weitere Rechnung empfiehlt sich die Einführung einer dimensionslosen Variablen u , die wie folgt definiert ist $u = (j - \bar{j})/\bar{j}$. Hierin bezeichnet \bar{j} den zeitlichen Mittelwert von $j(t)$. Entsprechend definieren wir eine Wahrscheinlichkeitsdichte $q(u)$, die mit $p(j)$ durch die Beziehung $q(u) du = p(j) dj$ verknüpft ist. Während j im Bereich $\{0, +\infty\}$ erklärt ist, erstreckt sich u auf den Bereich $\{-1, +\infty\}$. Der zeitliche Mittelwert von u ist $\bar{u} = 0$, während $\bar{m} = (\bar{u}^2)^{1/2}$ den mittleren Modulationsgrad von $j(t)$ repräsentiert. Damit erhalten wir für $p'(\mu)$ mit $j = \bar{j}(1+u)$

$$\begin{aligned} p'(\mu) &= \int_0^{+\infty} \frac{(j \cdot \tau)^\mu e^{-j\tau}}{\mu!} p(j) dj \\ &= \int_{-1}^{+\infty} \frac{(\bar{j} \cdot \tau)^\mu (1+u)^\mu e^{-\bar{j}\tau(1+u)}}{\mu!} q(u) du \\ &= \frac{(\bar{j} \cdot \tau)^\mu e^{-\bar{j}\tau}}{\mu!} \int_{-1}^{+\infty} (1+u)^\mu e^{-j\tau \cdot u} \cdot q(u) du \\ &= \frac{(\bar{j} \cdot \tau)^\mu e^{-\bar{j}\tau}}{\mu!} f_\mu(\bar{j} \cdot \tau) \end{aligned} \quad (22)$$

mit

$$\begin{aligned} f_\mu(\bar{j} \cdot \tau) &= \int_{-1}^{+\infty} (1+u)^\mu e^{-\bar{j}\tau \cdot u} \cdot q(u) du \\ &= \sum_{r=0}^{+\infty} (-1)^r \frac{(\bar{j} \cdot \tau)^r}{r!} \sum_{k=0}^{\mu} \frac{\mu!}{k!(\mu-k)!} \int_{-1}^{+\infty} u^{k+r} q(u) du \\ &= \sum_{r=0}^{+\infty} (-1)^r \frac{(\bar{j} \cdot \tau)^r}{r!} \sum_{k=0}^{\mu} \frac{\mu!}{k!(\mu-k)!} u^{k+r}. \end{aligned} \quad (23)$$

* $1 e = 1/\ln 2$ bits.

Für die ersten f_μ erhält man, wenn die Entwicklungen für höhere Glieder als $(\bar{j} \cdot \tau)^2$ abgebrochen werden

$$f_0(\bar{j} \cdot \tau) = 1 + \frac{(\bar{j} \cdot \tau)^2}{2} \bar{u}^2 \tag{24 A}$$

$$f_1(\bar{j} \cdot \tau) = 1 - (\bar{j} \cdot \tau) \bar{u}^2 + \frac{(\bar{j} \cdot \tau)^2}{2} (\bar{u}^2 + \bar{u}^3), \tag{24 B}$$

$$f_2(\bar{j} \cdot \tau) = (1 + \bar{u}^2) - (\bar{j} \cdot \tau) (2\bar{u}^2 + \bar{u}^3) + \frac{(\bar{j} \cdot \tau)^2}{2} (\bar{u}^2 + 2\bar{u}^3 + \bar{u}^4). \tag{24 C}$$

Führen wir nun in Gl. (21) die Variable u ein, so ergibt sich

$$\begin{aligned} S &= \int_{-1}^{+\infty} \sum_{\mu=0}^{+\infty} \frac{(\bar{j} \cdot \tau)^\mu (1+u)^\mu e^{-\bar{j} \cdot \tau(1+u)}}{\mu!} q(u) \\ &\quad \cdot \ln \left\{ \frac{(\bar{j} \cdot \tau)^\mu (1+u)^\mu e^{-\bar{j} \cdot \tau(1+u)}}{(\bar{j} \cdot \tau)^\mu e^{-\bar{j} \cdot \tau} f_\mu(\bar{j} \cdot \tau)} \right\} du \\ &= \int_{-1}^{+\infty} \sum_{\mu=0}^{+\infty} \frac{(\bar{j} \cdot \tau)^\mu (1+u)^\mu e^{-\bar{j} \cdot \tau(1+u)}}{\mu!} q(u) \\ &\quad \cdot \{ \mu \ln(1+u) - \bar{j} \cdot \tau u - \ln[f_\mu(\bar{j} \cdot \tau)] \} du \\ &= \int_{-1}^{+\infty} q(u) \ln(1+u) \\ &\quad \cdot \left[\sum_{\mu=0}^{+\infty} \frac{(\bar{j} \cdot \tau)^\mu (1+u)^\mu e^{-\bar{j} \cdot \tau(1+u)}}{\mu!} \cdot \mu \right] du \\ &\quad - \int_{-1}^{+\infty} q(u) \bar{j} \cdot \tau \cdot u \sum_{\mu=0}^{+\infty} \frac{(\bar{j} \cdot \tau)^\mu (1+u)^\mu e^{-\bar{j} \cdot \tau(1+u)}}{\mu!} du \\ &\quad - \sum_{\mu=0}^{+\infty} \ln[f_\mu(\bar{j} \cdot \tau)] \\ &\quad \cdot \int_{-1}^{+\infty} \frac{(\bar{j} \cdot \tau)^\mu (1+u)^\mu e^{-\bar{j} \cdot \tau(1+u)}}{\mu!} q(u) du \\ &= \int_{-1}^{+\infty} q(u) \ln(1+u) [\bar{j} \cdot \tau(1+u)] du \\ &\quad - \int_{-1}^{+\infty} q(u) \bar{j} \cdot \tau \cdot u [1] du - \sum_{\mu=0}^{+\infty} p'(\mu) \ln[f_\mu(\bar{j} \cdot \tau)]. \end{aligned} \tag{25}$$

Der allgemeine Ausdruck für die Transinformatiionsrate in e 's pro Symbol ist damit

$$S = \bar{j} \cdot \tau \int_{-1}^{+\infty} (1+u) \ln(1+u) q(u) du - \sum_{\mu=0}^{+\infty} \frac{(\bar{j} \cdot \tau)^\mu e^{-\bar{j} \cdot \tau} \cdot f_\mu(\bar{j} \cdot \tau)}{\mu!} \ln[f_\mu(\bar{j} \cdot \tau)]. \tag{26}$$

Das in vorstehender Gleichung auftretende Integral ist einfach auszuwerten, während die Summation über μ gewisse Schwierigkeiten bereitet. Wir beschränken uns bei der Auswertung auf eine quadratische Näherung in $(\bar{j} \cdot \tau)^2$ und erhalten

$$\begin{aligned} &\sum_{\mu=0}^{+\infty} \frac{(\bar{j} \cdot \tau)^\mu e^{-\bar{j} \cdot \tau}}{\mu!} f_\mu(\bar{j} \cdot \tau) \ln[f_\mu(\bar{j} \cdot \tau)] \\ &\approx e^{-\bar{j} \cdot \tau} \left\{ \left[1 + \frac{(\bar{j} \cdot \tau)^2}{2} \bar{u}^2 \right] \left[\frac{(\bar{j} \cdot \tau)^2}{2} \bar{u}^2 \right] \right. \\ &\quad + (\bar{j} \cdot \tau) [1 - (\bar{j} \cdot \tau) \bar{u}^2 + \dots] [-(\bar{j} \cdot \tau) \bar{u}^2 + \dots] \\ &\quad \left. + \frac{(\bar{j} \cdot \tau)^2}{2} [(1 + \bar{u}^2) - \dots] \ln [(1 + \bar{u}^2) - \dots] \right\} \\ &= - \frac{(\bar{j} \cdot \tau)^2}{2} \bar{u}^2 \left[1 - \left(\frac{1 + \bar{u}^2}{\bar{u}^2} \right) \ln(1 + \bar{u}^2) \right], \end{aligned} \tag{27}$$

so daß wir aus Gl. (26) in quadratischer Näherung den Ausdruck

$$S \approx \bar{j} \cdot \tau \left\{ \int_{-1}^{+\infty} (1+u) \ln(1+u) q(u) du + \frac{1}{2} (\bar{j} \cdot \tau) \bar{u}^2 \left[1 - \frac{(1 + \bar{u}^2)}{\bar{u}^2} \ln(1 + \bar{u}^2) \right] \right\} \tag{28 A}$$

erhalten. Lassen wir $\bar{j} \cdot \tau$ zu Null gehen, so strebt auch S gegen Null. Die Transinformatiionsrate in e 's pro Photon $S_{ph} = S/\bar{j} \cdot \tau$ nähert sich dagegen dem Grenzwert

$$S_{ph} = \lim_{\bar{j} \cdot \tau \rightarrow 0} \int_{-1}^{+\infty} (1+u) \ln(1+u) q(u) du. \tag{28 B}$$

D. Spezielle Modulationsfälle

a) Lichtfluß symmetrisch um den Mittelwert \bar{j} verteilt.

In diesem Fall ist $p(j) = 0$ für $|j - \bar{j}| > \bar{j}$ und dementsprechend $q(u) = 0$ für $|u| > 1$. Wir entwickeln $\ln(1+u)$ und erhalten aus Gl. (28 B)

$$\begin{aligned} S_{ph} &= \int_{-1}^{+1} (1+u) \ln(1+u) q(u) du \\ &= \int_{-1}^{+1} (1+u) \left\{ \sum_{k=1}^{+\infty} (-1)^{k+1} \frac{u^k}{k} \right\} q(u) du \\ &= \sum_{k=1}^{+\infty} (-1)^{k+1} \frac{1}{k} [\bar{u}^k + \bar{u}^{k+1}] \\ &= \sum_{k=1}^{+\infty} (-1)^{k+1} \frac{\bar{u}^k}{k} + \sum_{k=2}^{+\infty} (-1)^k \frac{\bar{u}^k}{k-1} \\ &= u + \sum_{k=2}^{+\infty} (-1)^k \left[\frac{1}{k-1} - \frac{1}{k} \right] \bar{u}^k \\ &= \sum_{k=2}^{+\infty} (-1)^k \frac{1}{k(k-1)} \bar{u}^k. \end{aligned} \tag{29}$$

Da nach Voraussetzung q symmetrisch ist, verschwinden alle ungeraden Momente dieser Verteilung. Die geraden Momente lassen sich maximalisieren und nehmen die Werte ± 1 an, wenn $q(u) = \frac{1}{2} \delta(u+1) + \frac{1}{2} \delta(u-1)$, dann folgt aus Gl. (29) der Ausdruck

$$S_{ph} = \sum_{k=1}^{+\infty} \frac{1}{2k(2k-1)} = \ln 2. \tag{30}$$

Bei maximaler symmetrischer Modulation werden, wenn $(\bar{j} \cdot \tau) \rightarrow 0$, $\ln 2$ e 's bzw. 1 bit pro Photon von der Quelle auf den Empfänger übertragen.

b) Lichtfluß bestehe aus einzelnen Lichtblitzen. In diesem Fall ist $q(u) = (1-p) \delta(u+1) + p \delta(u-u_0)$. Da $\bar{u} = -(1-p) + p u_0 = 0$, ist $u_0 = \frac{1-p}{p} = \frac{1}{p} - 1$ und $\bar{u}^2 = (1-p) + p \left(\frac{1-p}{p} \right)^2 = \frac{1-p}{p}$, so daß

$$S_{ph} = p \left(1 + \frac{1-p}{p} \right) \ln \left(1 + \frac{1-p}{p} \right) = \ln \left(\frac{1}{p} \right). \tag{31}$$

Lassen wir $p \rightarrow 0$ gehen, so nähert sich S_{ph} dem Wert $+\infty$. In diesem Modulationsfall kann daher die Transinformatiionsrate beliebig große Werte annehmen.

Wir danken den Herren Dr. GÖTZ, Dr. HEISENBERG und Dr. KIRSCHFELD für eine Reihe anregender und kritischer Diskussionen, Herrn FREIBERG für das Anfertigen der Zeichnungen.

Literatur. BRAITENBERG, V.: Patterns of projection in the visual system of the fly. I. Retina-lamina projections. *Exp. Brain Res.* **3**, 271—298 (1967). — DIETRICH, W.: Die Fazettenaugen der Dipteren. *Z. wiss. Zool.* **92**, 465—539 (1909). — FERMI, G., u. W. REICHARDT: Optomotorische Reaktionen der Fliege *Musca domestica*. *Kybernetik* **2**, 15—28 (1963). —

* Das Symbol δ bezeichnet die Diracsche Delta-Funktion.

FOURTES, M. G. F., and S. YEANDLE: Probability of occurrence of discrete potential waves in the eye of *Limulus*. *J. gen. Physiol.* **47**, 443—463 (1964). — GÖTZ, K. G.: Optomotorische Untersuchung des visuellen Systems einiger Augenmutanten der Fruchtfliege *Drosophila*. *Kybernetik* **2**, 77—92 (1964). — HECHT, S., S. SHLAER, and M. H. PIRENNE: Energy, quanta and vision. *J. gen. Physiol.* **25**, 819—840 (1942). — KIRSCHFELD, K.: Discrete and graded receptor potentials in the compound eye of the fly (*Musca*). *Proc. Int. Symp. on The Functional Organization of the Compound Eye*, p. 291—307. Oxford and New York: Pergamon Press 1966; — Die Projektion der optischen Umwelt auf das Raster der Rhabdomere im Komplexauge von *Musca*. *Exp. Brain Res.* **3**, 248—270 (1967). — KIRSCHFELD, K., u. N. FRANCESCHINI: Optische Eigenschaften der Ommatiden im Komplexauge von *Musca*. *Kybernetik* (1968a) (im Druck); — Ein Mechanismus zur Regelung des Lichtflusses in den Rhabdomeren des Komplexauges von *Musca*. *Kybernetik* (1968b) (in Vorbereitung). — LANGER, H.: Grundlagen der Wahrnehmung von Wellenlänge und Schwingungsebene des Lichtes. *Verh. dtsh. zool. Ges. Göttingen* **30**, 195—233 (1966). — MACNICHOL, E. F.: Subthreshold excitatory processes in the eye of *limulus*. *Exp. Cell Res.* **5**, 411—425 (1958). — REICHARDT, W.: Quantum sensitivity of light receptors in the compound of the fly *musca*. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* **30**, 505—515 (1965); — Detection of single quanta by the compound eye of the fly

musca. *Proc. Int. Symp. on The Functional Organization of the Compound Eye*, p. 267—289. Oxford and New York: Pergamon Press 1966. — REICHARDT, W., u. D. VARJÚ: Übertragungseigenschaften im Auswertesystem für das Bewegungsehen. *Z. Naturforsch.* **14b**, 674—689 (1959). — RICE, S. O.: Mathematical analysis of random noise. In: *Selected papers on noise and stochastic processes*, ed. by N. WAX, p. 133—294. New York: Dover Publ. Inc. 1954. — RUSHTON, W. A. H.: Flash photolysis in human cones. *Photochem. and Photobiol.* **3**, 561—577 (1964). — SCHOLLES, J. H.: Discrete subthreshold potentials from the dimly lit insect eye. *Nature (Lond.)* **202**, 572—573 (1964); — The quantal content of optomotor stimuli and the electrical responses of receptors in the compound eye of the fly *musca*. *Kybernetik* (1968) (in Vorbereitung). — TRUJILLO-CENOZ, O.: Some aspects of the structural organization of the intermediate retina of dipterans. *J. Ultrastruct. Res.* **13**, 1—33 (1965). — VARJÚ, D., u. W. REICHARDT: Übertragungseigenschaften im Auswertesystem für das Bewegungsehen II. *Z. Naturforsch.* **22b**, 1343—1351 (1967). — YEANDLE, S.; PH. D. THESIS, Johns Hopkins University 1957; — Electrophysiology of the visual system — *Discussion. Amer. J. Ophthalm.* **46**, 82—87 (1958).

Prof. Dr. W. REICHARDT
Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik
7400 Tübingen, Spemannstr. 38

Buchbesprechungen

Automaton theory and learning systems. Edit. by D. J. STEWART. From contributions selected by STAFFORD BEER, F. H. GEORGE and RICHARD GOODMAN†. London and New York: Academic Press 1967. XI, 215 S. mit Abb. u. Tab. Geb. 63/—.

Das Buch vereinigt Beiträge namhafter Wissenschaftler zum Problembereich der artificial intelligence und der lernfähigen Systeme. Nach den Worten des Herausgebers soll es sowohl eine Zusammenstellung der Ergebnisse bisheriger Arbeit wie eine Basis für die weitere Entwicklung sein. — Der an den Anfang gestellte Artikel von J. C. SHEPHERDSON gibt eine Übersicht über die Theorie der Algorithmen mit (allerdings sehr kurzem) Abriss über wachsende und beweisführende Automaten. W. ROSS ASHBY bietet zunächst eine strenge Einführung in Teile der Mengenlehre und abstrakten Algebra, welche als Basis für die Analyse biologischer Systeme geeignet sind. Daran schließt sich eine Kurzdarstellung der theoretisch-biologischen Arbeit selber. Freilich drängt sich die Frage auf, warum diese so karg ausfällt, verglichen mit dem rein mathematischen Teil (den man auch einem Lehrbuch der Mengentheorie entnehmen könnte). Eine Darstellung der Theorie der Neuronennetze ist der Beitrag von D. J. STEWART, während der Aufsatz von F. H. GEORGE und D. J. STEWART in die Theorie lernender Programme einführt. Abgesehen von der gelungenen Explikation eines Beispiels bietet er freilich nicht viel Konkretes. Hingegen ist F. H. GEORGE'S Beitrag „Learning, Language, Computers“ ein hochinteressanter Abriss der Arbeit an einer Kommunikation von Mensch und Computer. Eine recht breite Übersicht über verschiedene Typen von Lernproblemen und ihrer algorithmischen Behandlung gibt A. M. ANDREW. Der sehr ausführliche Beitrag von G. PASK endlich ist die Darstellung eines bestimmten Ansatzes zur Erfassung von Lernvorgängen. — Es handelt sich in der Hauptsache um Übersichtsaufsätze in umgangssprachlicher Darstellung; nur bestimmte Teile der Beiträge von ASHBY, GEORGE und PASK (dieser letzte besonders) scheinen auch als Originalarbeit interessant zu sein. Doch ist der Band für denjenigen, der sich enger mit der Materie vertraut machen will, ein empfehlenswerter Führer in die Literatur (in Sonderheit die Aufsätze von SHEPHERDSON, ANDREW und PASK). Insgesamt muß freilich festgestellt werden: Es wäre dem Buche zustatten gekommen, wenn die Beiträge etwas weniger cursorisch ausgefallen wären.

K. STEINBUCH u. W. MENZEL (Karlsruhe)

Erismann, Theodor H.: Zwischen Technik und Psychologie. Grundprobleme der Kybernetik. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1968. VIII, 177 S. u. 64 Abb. DM 19,80.

Der Verf. als Mathematiker und Physiker (Dozent an der Technischen Hochschule in Zürich) versucht in der vorliegenden Schrift das Verständnis für die kybernetische Denkweise einem größeren interessierten — aber bisher eher zurückhaltenden Leserkreis — nahezubringen. Zwar, wie er gleich zu Beginn betont, stehen wir immer noch in den Anfängen dieser neuen Wissenschaft „zwischen den Fakultäten“, doch rechtfertigt die eminente Bedeutung dieses Gebietes eine ständige neue Besinnung in jeder Phase der weiteren Entwicklung. — Nach einer kurzen Einleitung über Entstehung und Begriff der Kybernetik werden im einzelnen folgende Teilgebiete herausgegriffen und besprochen: das Neuron als Mittel der Datenverarbeitung, Neuronen, „Schaltung“, zunächst einfache Schaltungen, später komplexere Neuronenschaltungen. Der Weg des Vorgehens, den der Verf. wählt, ist nicht die Analyse und das Schließen ziehen aus empirisch nachgewiesenen topographischen und funktionellen Gegebenheiten über Nervenprozesse, sondern der Versuch „auf Grund der bekannten Eigenschaften des einzelnen Ne (Neurons) synthetisch vorzugehen, indem man mögliche Schaltungen zur Lösung bestimmter Aufgaben zusammenstellt. Dabei verzichtet man ... bewußt auf den Nachweis gleichartiger Schaltungen im Organismus“ (S. 31). Der Verf. wendet diese Didaktik detailliert auf Gedächtnisforschung (z. B. Speichermöglichkeit ohne lernfähige Neuronen gegenüber Lernmatrizen mit veränderbaren Synapsen), Gestalterkennung (durch Vergleich mit gespeicherten Mustern, durch Analyse von Teilgestalten, durch Auswertung von Invarianzen) und verschiedene andere komplexe Leistungen und Verhaltensweisen von Mensch und Tier an. — Im Hintergrund der Besprechung steht jeweils die Frage, welche Bedeutung erfolgreiche Modelle für die dadurch aufgehellte Materie haben. Im Ziehen solcher Schlüsse ist der Verf. vorsichtig. Er sieht das psychophysische Problem und die Schwierigkeit, Tatsachen der inneren Wahrnehmung, die als Geist, Bewußtsein, Seele, Freiheit u. dgl. verbal ausgedrückt werden, in Schaltungen oder Effekte von Schaltungen zu übersetzen. Zugleich möchte er aber auch die Hoffnung „auf synthetische Herstellung lebender, denkender und fühlender Organismen“ (S. 3) nicht von vornherein ausschließen. Umfassende und daher vereinfachende Hypothesen haben (wie es im Motto zur Schlußbemerkung heißt) eine natürliche Sogwirkung, alles Weitere sich anzugleichen ... Diesen Abkürzungsweg möchte der Verf. nicht gehen: „Von da“ — gemeint ist „von der Feststellung von Leistungen des Organismus, die schwerlich anders als durch das Vorhandensein datenverarbeitender Mittel erklärbar sind“ — ... „bis zur Behauptung, jede geistige Leistung, ja das Bewußtsein und das Seelische schlechthin sei nichts als das Resultat einer — allerdings imposanten — von der Natur