

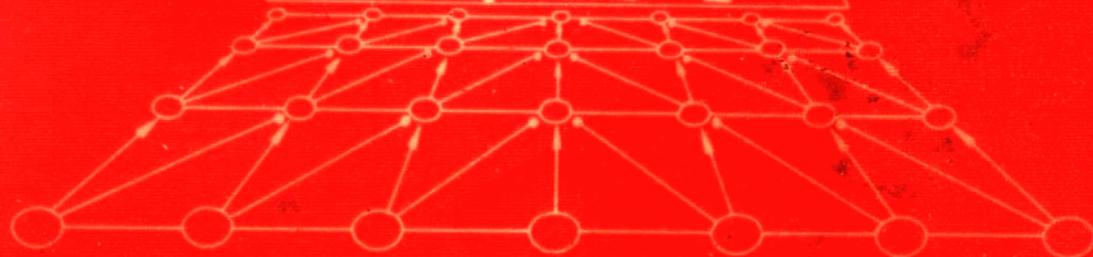
中国科学院生物物理研究所

视觉信息加工研究室

DEPARTMENT OF VISUAL INFORMATION PROCESSING



DVIP



前 言

兹值中国科学院生物物理所建所三十周年之际，特将生物物理所视觉信息交互研究室近十年来公开发表的部分论文汇编成册，以志庆贺，并请批评指教。

汇编分两部分，第一部分收集了下面六个方面的部分研究论文(共64篇)：

1. 眼的屈光系统和视网膜，计20篇；
2. 低等动物的视觉中枢，计11篇；
3. 哺乳动物的视皮层，计13篇；
4. 视觉心理物理学研究，计8篇；
5. 视觉计算模型，计14篇；
6. 视觉研究技术，计1篇。

第二部分系收集的部分论文题目一览表。

一九八八年八月

2832

~~18063~~

第一部分 部分论文选编

目 录

一. 眼的屈光系统和视网膜

| | | |
|-----|---|-----|
| 01. | Guo Aike : Elektrophysiologische untersuchungen zur spektral- und polarisations-empfindlichkeit der sehzellen von Calliphora Erythrocephalla I, Scientia Sinica, 23 (1980), 1182-1196. ----- | 1 |
| 02. | Guo Aike : Elektrophysiologische untersuchungen zur spektral- und polarisations-empfindlichkeit an den sehzellen von Calliphora Erythrocephalla II. Scientia Sinica, 23 (1980), 1461-1468. ----- | 16 |
| 03. | Guo Aike : Elektrophysiologische untersuchungen zur spektral- und polarisations-empfindlichkeit an den sehzellen von Calliphora Erythrocephalla III. Scientia Sinica, 24 (1981), 272-286. ----- | 24 |
| 04. | Guo Aike : Elektrophysiologische untersuchungen zur spektral- und polarisations-empfindlichkeit an den sehzellen von Calliphora Erythrocephalla IV, Scientia Sinica, 24 (1981), 542-553. ----- | 39 |
| 05. | Horridge, C. A., Osorio, D., Jahnke, R. and Wu Weiguo : A reconsideration of three visual responses of locust and butterfly, Proc. IEEE. Conference, Tucson Arizona, (1985), 854-856. ----- | 51 |
| 06. | Li Junfeng (李俊凤), Wu Qijiu (吴奇久) and Xiao Yuemei (肖悦梅): Retina of river dolphin Lipotes vexillifer, Scientia Sinica, (Series B), 25 (1983) 145-150. ----- | 54 |
| 07. | 李俊凤, 吴奇久 : 江豚眼折光系统的初步研究, 生物物理学报, 4 (1988), 50-55. ----- | 60 |
| 08. | So, K-f., Xiao, Y-m., Diao, Y-c. : Effects on the growth of damaged ganglion cell axons after peripheral nerve transplantation in adult hamsters. Brain Res. 377 (1986), 168-172. ----- | 67 |
| 09. | 吴奇久, 李俊凤, 肖悦梅 : 青蛙视网膜神经节细胞计数及分布特点的研究, 动物学报, 26 (1980), 10-17. ----- | 72 |
| 10. | Wu Qijiu (吴奇久), Li Junfeng (李俊凤) and Xiao Yuemei (肖悦梅) : Studies on optic nerve of Lipotes vexillifer -- structure, fiber count and diameter spectrum, Scientia Sinica (Series B), 25 (1982), 935-940. ----- | 81 |
| 11. | Wu Qijiu (吴奇久) and Li Junfeng (李俊凤) : Some quantitative observations of the retina in Pipistrellus abramus, Bat Research News, 28 (1987), 3-4. ----- | 87 |
| 12. | Wu Weiguo (吴卫国), Guo Aike (郭爱克), Feng Chunhua (冯春华), Shi Shuzhen (石淑珍), Wang Guyan (王谷岩), Wu Shengli (吴盛立) : Sampling of the visual information by the neural superposition compound eyes in different adaptes states. Kexue Tongbao, 30 (1985), 668-671. ----- | 89 |
| 13. | 吴卫国等 : 蝗虫复眼小网膜细胞角敏感度的变化规律, 生物物理学报, 3 (1987), 178-183. ----- | 93 |
| 14. | 吴卫国, 徐智敏, 石淑珍, 吴盛立 : 家蝇复眼性特化光感受器的进一步研究, 科学通报, 4 (1988), 297-299. ----- | 99 |
| 15. | 肖悦梅, 苏国辉 : 成体金黄地鼠神经节细胞轴突在外周神经移植到视网膜后的再生, 解剖学报, 18 (1987), 141-146. ----- | 102 |
| 16. | 徐智敏, 石淑珍, 吴盛立, 吴卫国 : 与蝇追逐行为有关的复眼性特异光感受器的研究, 解剖学报, 18 (1987), 251-254. ----- | 108 |
| 17. | 徐智敏, 石淑珍, 吴盛立, 吴卫国 : 华虹 (tabauns mandarinus)复眼膜网和薄板的结构研究, 科学通报, 32 (1987), 1259-1263. ----- | 115 |

18. Zhang Shaowu et al : An intermediate state of the transition from rhodopsin to metarhodopsin in the compound eye of fly, *Kexue Tongbao*, 32 (1987), 699-703. ----- 120
19. 周国生, 田丽娟, 吴梅英, 彭连惠 : 昆虫重叠型复眼的光学综合成象特性, *生物物理学报*, 1 (1985), 135-141. ----- 125
20. Zhong Yanjiong, Guo Aike, Wang Guyan and Feng Chunhua : Identification of dynamic behaviour of light-potential transduction system in photoreceptor of *Calliphora Erythrocephala* using IRS-stimuli, *Scientia Sinica (Series B)*, 26 (1983), 41-50. ----- 132

二. 低等动物的视觉中枢

21. Felix, D., Wang, S. R., Yan, K. and Wang, Y. T. : The effect of acetylcholine on neurons of the amphibian nucleus isthmi, *Brain Research*, 326 (1985), 313-316. ----- 142
22. Fite, K. V. and Wang, S. R. : Microiontophoresis and single-unit analysis of cholinergic drugs in the optic tectum of frog, *Brain Behav. Evol.*, 28 (1986), 198-206. ----- 146
23. 李俊凤, 吴奇久, 肖悦梅 : 青蛙视顶盖传出纤维的研究, *生理学报*, 33 (1981), 78-82. ----- 155
24. Wang, S. R., Yan, K. and Wang, Y. T. : Visual field topography and binocular responses in the frog's nucleus isthmi, *Scientia Sinica*, 24 (1981), 1292-1301. ----- 160
25. Wang, S. R., Yan, K. and Wang, Y. T. : Nucleus isthmus of toad is secondary visual center, *Scientia Sinica (ser. B)*, 25(1982), 1172-1178. ----- 170
26. Wang, S. R., Yan, K., Wang, Y. T., Jiang, S. Y. and Wang, X. S. : Neuroanatomy and electrophysiology of the lacertilian nucleus isthmi, *Brain Research*, 275 (1983), 355-360. ----- 177
27. Wang, S. R., Wang, Y. T. and Wang, X. S. : The distribution of acetylcholinesterase in the nucleus isthmi of amphibians and reptiles, *Sci. Bull. (Kexue Tongbiao)*, 31 (1986), 700-702. ----- 183
28. Wang, S. R., Li, Z. and Xu, H. Y. : Muscarinic action of acetylcholine in the pigeon optic tectum, *Exp. Neurol.*, 94 (1986), 436-440. ----- 186
29. Wang, S. R. : The nucleus isthmus is a visual center : neuroanatomy and electrophysiology, In : *Vision : Structure and Function*, Eds, Yew, D. T., So, K.F. and Tsang, D.S. C., 301-364, World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., (1988), Singapore. ----- 191
30. Yan, K., Wang, Y. T. and Wang, S. R. : A Golgi-Cox study of the lacertilian mesencephalon, *Sci. Bull. (Kexue Tongbao)*, 29(1984), 1392-1395. ----- 256
31. Yan, K. and Wang, S. R. : Visual responses of neurons in the avian nucleus isthmi, *Neurosci. Lett.*, 64 (1986) 340-344. ----- 260

三. 哺乳动物的视皮层

32. Blakemore, C., Diao Yuncheng, Wang Yongkai, Xiao Yuemei and Pu Mingliang : Possible functions of the interhemispheric connections between visual cortical areas in the cat, *J. Physiol. (London)*, 337 (1983), 331-349. ----- 265
33. Deng, S. Y., Goldberg, M. E., Segraves, M. A. and Ungerleider, L. G. : The effect of unilateral ablation of the frontal eye fields on saccadic performance in the monkey, in : *Adaptive Processes in Visual and Oculomotor Systems*, Eds. E. L. Keller

| | | |
|-----|---|-----|
| | and D. S. Zee. Pergamon Press, (1985), 201-208.----- | 284 |
| 34. | Diao, Y-c., Wang, Y-k. and Pu, M-l. ; Binocular responses and the callosal projection in the albino rat. Rxp. Brain Res., 49 (1983), 410-418.----- | 292 |
| 35. | Diao, Y-c., Wang, Y-k. and Xiao, Y-m. ; Representatinou of the binocular visual field in the superior colliculus of the albino rat. Exp. Brain Res., 52 (1983), 67-72.----- | 301 |
| 36. | Diao, Y-c., So, K-f., Jen, L-s., Wang, Y-k. and Pu, M-l. Xiao, Y-m. and Shi, J. ; An electro-topographical study of both orthodromically and antidromically activatyed neurones athrough callosai stimulation in the visual cortex of the golden hamster. Acta Physiologoca Sinica, 36(1984), 261-270, (in Chinese).----- | 307 |
| 37. | Diao Yuncheng, Wang Yongkai, Xiao Yuemei and Pu Mingliang ; Binocular resposes in the superior colliculus of the albino rat. Scientia Sinica (B), 27(1984), 1245-1254.----- | 317 |
| 38. | Diao, Y-c., Xiao, Y-m., and Pu, M-l. ; Callosai projections in the visual cortex and the vertical meridian of the visual field in the albino rat. Scientia Siinica (B), 30 (1987), 141-148.----- | 327 |
| 39. | Diao, Y-c., Xiao Y-m. ; Morphological features and functional organization of the border region between cortical areas 17 and 18a in rodents. In ; Vision ; Structure and Function, Eds. Yew, D. T., So, K. F. and Tsang, D.S. C. , 367-399, World Scientific Publishing Co. Pte.Ltd., (1988) , Singapore.----- | 335 |
| 40. | Jen, L.S., So, K-f., Xiao, Y-m., Diao, Y-c., Wang, Y-k., and Pu, M-l. ; Correlation between the visual callosal connections and the retinotopic organization in the striate-peristriate border region in the hamster; An anatomical and physiological study. Neurosci. 13 (1984), 1003-1010.----- | 368 |
| 41. | Mark A. Segraves, Michael E. Goldberg, Shu-yi Deng, Charles J. Bruce, Leslie G. Ungerleider, and Mortimer Mishkin ; The role of striate cortex in the guidance of eye movements in the monkey. The Journal of Neuroscience, 7 (1987), 3040-3058.----- | 375 |
| 42. | So, K-f., Diao, Y-c., Xiao, Y-m., Tay, D. and Jen, L.S.; Effects on binocularity in area 17 in hamsters following transection of the posterior corpus callosum in adulthood or removal of the posterior cortex in neonatal stage. The Chinese Physiol. Scien., 2 (1986), 20-31, (in Chinese).----- | 394 |
| 43. | Xiao, Y-m., Li, J-f., Wu, Q-j., and Diao, Y-c. ; Study on the callosal neurons in the visual cortex of the albino rat by means of retrograde transport of HRP. Acta Anatomica Sinica. 14(1983), 379-383. (in Chinese).----- | 406 |
| 44. | Xiao, Y-m., Ying, Y-s., and Diao, Y-c. ; Electro-micrescopic studies on the corpus callosum of the golden hamster. Zoologica Sinica. 32 (1986), 380-382. (in Chinese).----- | 412 |

四. 视觉心理物理学研究

| | | |
|-----|--|-----|
| 45. | 程立海, 姚国正, 刘磊 : 人的体视抗干扰能力, 心理学报, 17卷 (1985), 304-311.----- | 416 |
| 46. | 邓述移, 徐智敏, 杜连芳, 杨俭华 : 人眼调制传递函数, 兵工学报, 2 (1982), 24-33.----- | 424 |
| 47. | 金贵昌, 郑竺英 : 视觉诱发电位 (VEP) 对不同频率条纹的反差敏感性. 心理学报, 19卷 (1987), 100-103.----- | 434 |
| 48. | 吴新年, 陈宜君, 杜连芳 : 不同色光和不同年龄下人眼的调制传递函数, 兵工学报, 2 (1987), 33-37.----- | 439 |

49. Yao Guozheng, Jin Guichang, Cheng Lihai, Liu Lei and Zheng Zhuying: A new stereoscopic phenomenon, *Kexue Tongbao*, 28(1983), 1676-1680. ----- 444
50. 姚国正, 程立海, 刘磊, 金贵昌: 两种互相独立的深度信息, *科学通报*, 14(1984), 876-879. ----- 449
51. 郑竺英, 赵冠美, 齐翔林, 张成秀: 双眼立体视觉的信息加工I: 视差和空间频谱的关系, *心理学报*, 12卷(1980), 195-204. ----- 453
52. 郑竺英, 姚国正, 金贵昌, 程立海: 双眼立体视觉的信息加工II: 空间滤波对双眼立体感的影响, *心理学报*, 15卷(1983), 192-197. ----- 463

五. 视觉计算模型

53. Caianiello, E.R. and Lu Huimin: A new method based on C-Calculus for some problems of cell movement analysis. in "Topics in the General Theory of Structures", 183-197. E. R. Caianiello and M. A. Aizerman (eds), (1987) D. Reidel Publishing Company. ----- 469
54. Guo Aike and W. Reichardt: An estimation of time constant of movement detectors, *Naturwissenschaften*, 74(1987), 91. ----- 484
55. Guo Aike: Figure-ground discrimination and pattern discrimination in the visual system of the Fly (From understanding computation to understanding neural circuitry), In: *Vision: Structure and Function*, Eds. Yew, D.T., So, K.F. and Tsang, D.S.C., 489-549, World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., (1988), Singapore. ----- 486
56. Lehrer, M., Srinivasan, M. V., Zhang S. W. and Horridge, G. A.: Motion cues provide the bee's visual world with a third dimension, *Nature*, 332(1988), 356-357. ----- 547
57. 潘卓华, 齐翔林, 汪云九: 视觉系统初级信息加工的一种数学模型(II)模型的时间特性, *生物物理学报*, 1卷(1985), 189-198. ----- 549
58. Reichardt, W., Guo Aike: Elementary pattern discrimination (Behavioural experiments with the Fly *Musca Domestica*), *Biol. Cybern.*, 53(1986), 285-306. ----- 559
59. Srinivasan, M. V., Lehrer, M., Kirchner, W., Zhang, S. W. and Horridge, G. A.: How honeybees use motion cues to estimate range and discriminate objects, *Proc. IEEE SMC* (1988), 553-557. --- 581
60. 汪云九, 齐翔林, 潘卓华: 视觉系统初级信息加工的一种数学模型(I)模型的空间性质, *生物物理学报*, 1卷(1985), 123-133. ----- 585
61. 汪云九, 齐翔林, 于德山: 时空分离 Gabor 函数模型和感受野的时间特性, *生物物理学报*, 4(1988), 39-43. ----- 596
62. 汪云九, 齐翔林, 于德山: 用数量场方法研究方向检测感受野, *生物物理学报*, 4(1988), 93-97. ----- 601
63. Wang Yunjiu: Mathematical models of receptive fields in vertebrate visual systems, In: *Vision: Structure and Function*, Eds. Yew, D. T., So, K. F. and Tsang, D. S. C., 581-614, World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., (1988), Singapore. ----- 606
64. 于德山, 汪云九: 感受野和图对识别, *心理学报*, 20卷(1988), 20-22. --- 640
65. Zhang Shao-wu: Architecture and algorithm for visual information processing, *Proc. IEEE SMC* (1988), 579-582. ----- 643
66. Zhang Shao-wu et al: Analysis of acceleration of chasing flight of the male housefly with the aid of HSP, *Proc. SPIE* 1032(1988). --- 647

六. 视觉研究技术

67. 刘守忠, 王秀春, 史美德, 陆惠民, 王今著: 录相机在生物组织连续切片的计算机三维重建系统中的应用, *生物物理学报*, 3(1987) 358-362. --- 651

| | | |
|-----|---|-----|
| 58. | 陆惠民, 颜坤, 史美德, 王秀春: 青蛙峡核的计算机三维重建, 生物物理学报, 3 (1987), 161-166. ----- | 656 |
| 59. | 王令著, 王秀春: 生物组织显微结构三维重建的灰度阴影立体图对显示技术, 生物物理学报, 3 (1987), 315-318. ----- | 662 |

ELEKTROPHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN ZUR SPEKTRAL- UND POLARISATIONS- EMPFINDLICHKEIT DER SEHZELLEN VON *CALLIPHORA ERYTHROCEPHALA* I

GUO AIKE (KUO AI-KE 郭爱克)

Institut für Biophysik der Chinesischen Akademie der Wissenschaften

Eingegangen am 24 April 1980.

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegenden Untersuchungen haben gezeigt, daß die Spektrale Empfindlichkeit der Sehzellen bei den auf Vitamin-A-armen Medium aufgezogenen Fliegen mit wachsendem Alter zunimmt. Die UV-Empfindlichkeit der R1-6 bei weißäugigen Mutanten und bei den auf Vitamin-A-reichen Medium aufgewachsenen Fliegen vom Alter der untersuchten Fliegen unabhängig ist. Es hat die Diskussion über die Mechanismen der UV-Empfindlichkeit der Sehzellen von Fliegen durchgeführt.

Die Komplexaugen von Fliegen gewinnen als ein gutes Modellsystem für Systemanalyse, für biokybernetische Untersuchungen, sowie für die Erforschung von Struktur und Funktion der visuellen Systemen eine zunehmende Bedeutung. Bei den vorliegenden Untersuchungen wurden die für eine Systemanalyse notwendigen festen "Randbedingungen": die Spektrale Empfindlichkeit der Sehzellen in Abhängigkeit vom Alter der unter verschiedenen Bedingungen aufgezogenen Fliegen durchgeführt.

I. MATERIAL UND METHODEN

(1) *Versuchstiere*. Als Untersuchungsobjekte dienten männliche und weibliche Schmeißfliegen *Calliphora erythrocephala* (Wildtyp und Chalky) aus der Zucht des Institutes für Zoologie der Universität München. Die Aufzucht der Fliegen erfolgte nach folgendem Programm: Die Maden von *C. erythrocephala* entwickelten sich auf einer Mischung von feuchten Sägemehl und frischem Pferdefleisch (Skelettmuskel).

Die Abkürzungszeichen im Text:

PS: Polarisationsempfindlichkeit; SS: Spektrale Empfindlichkeit; R1-6: 6 periphere Sinneszellen, die jedes Ommatidium besitzt, werden mit den Nummern von Nr. 1 bis 6 geordnet; R7 und R8: 2 zentrale Sinneszellen, die jedes Ommatidium besitzt, werden von Nr. 7 bis 8 geordnet. R7 befindet sich im distalen Bereich von R8; R7UV: Die Empfindlichkeitskurven dieser Rezeptoren zeigen ein einziges Maximum im UV-Bereich bei 350 nm. Sie beträgt bei 400 nm meist 10%. Sie heißen eingipflige UV-Rezeptoren; R7UB: Die Empfindlichkeitskurven dieser Rezeptoren zeigen zwei Maxima im UV- und Blau-Bereich des Spektrums. Sie heißen zweigipflige UV-Blau-Rezeptoren; R7UT: Die Empfindlichkeitskurven dieser Rezeptoren zeigen eingipflige UV-Empfindlichkeit mit angehobenem Empfindlichkeit in dem Blaubereich, jedoch ohne einen Gipfel bzw. "Peak" im Blauen; R8G: Spektrale Empfindlichkeit von R8 mit einem Maximum zwischen 523 nm und 544 nm. Sie heißt eingipflige Grünrezeptoren, I-A funktion: Intensitäts-Amplituden Kennlinien einzelner Sehzellen.

Das ist ein Vitamin-A-ärmer Medium. Wenn man statt Pferdefleisches Rinderleber benützt und andere Bedingungen unverändert bleiben, so ist ein Vitamin-A-reicher Medium. Das Alter der geschlüpften Tiere konnte mit einer Genauigkeit von 0.5 Tagen angegeben werden. Als Futter erhielten die frisch geschlüpften Fliegen zunächst Wasser und Zucker. Um ein Verkleben der Flügel zu vermeiden, erhielten die Fliegen zusätzlich zu der bisher angebotenen Nahrung erst am 5. Tag nach dem Schlüpfen einen aus Wasser und Fukopoll hergestellten Brei. Fukopoll (Fa. Fuko, Ulm) setzt sich zusammen aus:

50% feinsvermahlenem, teilentfettetem Sojamehl, 30% feinsvermahlenem, entfettetem Sojamehl, 10% Sprühmagermilchpulver und 10% Hefe.

Schwemmer von der Universität Bochum, Lehrstuhl für Tierphysiologie, hat freundlicherweise die Rhodopsinkonzentration in den Rhabdomeren der mit diesem Futter aufgezogenen Fliegen mikrospektrophotometrisch bestimmt. Die Messungen konnten nur an der weißäugigen Mutante von *C. erythrocephala* durchgeführt werden. Die Ergebnisse lassen sich jedoch auch auf den Wildtyp übertragen. Nach diesen Messungen besitzen die für die vorliegenden Untersuchungen verwendeten Fliegen eine Rhodopsinkonzentration von ca. 20–23%. Dieser Wert ergibt sich aus dem Vergleich mit der Rhodopsin-Konzentration bei Fliegen, die auf einem Vitamin-A-reichen Medium aufgezogen wurden und deren Konzentration gleich 100% gesetzt wird.

(2) *Versuchsaufbau und Versuchsablauf.* Bei den vorliegenden Untersuchungen wurden die Methoden verwendet, die in⁽¹⁾ ausführlich beschrieben worden sind. Um eine Helladaptation der Sehzellen zu vermeiden, wurden die Fliegen bei Rotlicht präpariert nachdem sie ca. 30 Minuten im Dunkeln aufbewahrt worden waren. Auch die frisch angestochenen Sehzellen wurden nach der mit Hilfe von weißem Licht erfolgten optimalen Ausrichtung der Lichtquelle ca. 60 Sekunden mit intensivem Rotlicht bestrahlt ($\lambda = 618 \text{ nm}$). Die Bestrahlung mit Rotlicht führt dazu, daß das bei der Präparation und dem Aufsuchen der Zelle eventuell gebildete Metarhodopsin wieder in das Rhodopsin übergeführt wird.

Um den Zusammenhang der Kennlinien mit der spektralen Empfindlichkeit zu erhalten, werden die Kennlinien der angestochenen Sehzellen bei einer Wellenlänge von $\lambda = 499 \text{ nm}$ bestimmt. Die Spektrale Wirksamkeit ist definiert als Höhe der Belichtungspotential der Sehzellen auf verschiedene monochromatische Reize gleicher Quantenzahl. Zur Berechnung über die Rezeptor-Kennlinie wurden anschließend die Spektrale Empfindlichkeit und die Polarisationsempfindlichkeit berechnet. Die Spektrale Empfindlichkeit ist definiert als der Kehrwert der Quantenzahlen der einzelnen monochromatischen Reize, wenn diese in der Sehzelle gleich hohe Belichtungspotentiale bewirken. Die maximale Polarisationsempfindlichkeit (PS) einer Sehzelle definiert als das Verhältnis aus der dem minimal wirksamen Orientierungswinkel zugeordneten Intensität I_{\max} zu I_{\min} .

$$PS = \frac{I_{\max}}{I_{\min}}$$

(3) *Intrazelluläre Ableitung.* Mit Hilfe von Mikroglaskapillaren (ca. 0.1–0.05 μ) werden die Belichtungspotentiale intrazellulär aus den Sehzellen abgeleitet. Der Erhaltungszustand und die Funktionsfähigkeit der angestochenen Zelle sind bemerkenswert

gut wahrscheinlich aufgrund einer verbesserten Elektroden und Ableitungstechnik. Dadurch sind die erreichten hohen Maximalamplituden signifikant höher als die bisher bekannten. Fig 1 zeigt die Maximalamplituden aller im Zeitraum von 28. 5. 1978—1.10. 1978 zur Auswertung verwendeten Zellen R1-6. Der mittlere Wert für die Maximalamplitude ergibt sich zu 66.6 ± 6.6 (S.A.) mV. Der bei den Untersuchungen gefundene höchste Wert für die Maximalamplitude beträgt 81, 6 mV. Er ist damit weitaus höher als die in der Literatur ausgegeben Wert für das maximale Belichtungspotential aus den Sehzellen der Fliegen. Das sind ca. 20 mV mehr als bisher in der Literatur für das maximal mögliche Belichtungspotential angegeben (gemessen) wurde.

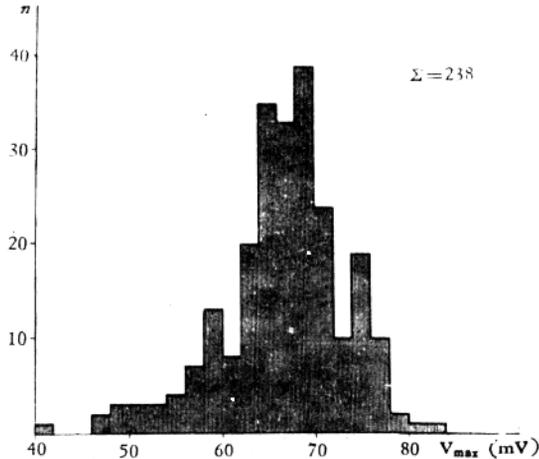


Fig. 1. Maximale Amplituden (mV) von 238 untersuchten Sehzellen R1-6. Die maximalen Amplituden sind die Potentialamplituden aus dem Sättigungsbereich der Kennlinien; sie sind Grenzwerte, die auch mit Reizen sehr hoher Intensität nicht überschritten werden. Maximale Amplituden sind daher ein Güte charakteristikum für die angestochenen Zellen. Die im Histogramm eingetragenen Werte ergeben einen Mittelwert von 66.6 ± 6.6 (S. A.) mV. Weiteres siehe Text.

II. ERGEBNISSE

Es ist seit langem bekannt, daß die Aufzucht von Fliegen mit Vitamin-A-freier oder-armer Nahrung die Empfindlichkeit der Sehzellen drastisch vermindert.

Stark *et al.*^[2] zeigten, daß unterschiedliche Gaben von Vitamin A nicht nur die Empfindlichkeit, sondern auch die spektrale Empfindlichkeit der Sehzellen beeinflussen. Sowohl die UV-als auch die Grün-empfindlichkeit der R1-6 sind angenähert proportional zum Vitamin-A-Gehalt in der larvalen Nahrung. Diese bestimmt nach den Untersuchungen von Stark *et al.*^[2] allein die spektrale Empfindlichkeit und die Gesamtempfindlichkeit (Quantenwirkungsgrad) der Sehzellen R1-6. Hier soll untersucht werden, ob und in welchem Umfang sich Spektralempfindlichkeit während des adulten Stadiums der Fliegen ändern. Die untersuchten Fliegen wurden mit einem Karotin-armen Futter (Skelettfleisch vom Pferd) aufgezogen. Nach dem Schlüpfen erhielten sie eine Karotin-reiche Nahrung angeboten.

1. Die Spektrale Empfindlichkeit von R1-6 in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen

Die spektrale Empfindlichkeit (SS = "spectral sensitivity") der R1-6 ist durch die zwei Maxima bei 350 und bei 500 nm charakterisiert. Fig. 2 zeigt eine Auswahl von SS-Kurven bei R1-6, die aus den intrazellulär gemessenen Potentialen an einzelnen Fliegen einer Generation mit unterschiedlichem Alter gemessen wurden. Das Maximum im Grünen wird in der vorliegenden Arbeit stets auf 100% festgesetzt. Es ergibt sich dann eine starke Abhängigkeit des UV-Gipfels vom Alter der adulten Fliegen. Die auf den Grüngipfel bezogene Empfindlichkeit im UV beträgt bei einer 2.5 Tage alten Fliege nur 34.9%; bei einer Fliege von 14.5 Tagen nach dem Schlüpfen ist diese Empfindlichkeit auf 157.8% angewachsen. Diese altersabhängige UV-Empfindlichkeit kann beschrieben werden durch das Verhältnis:

$$V_{UV} = \frac{\text{Maximum der UV-Empfindlichkeit (\%)}}{\text{Maximum der Grün-Empfindlichkeit (\%)}} \times 100(\%)$$

In Fig. 3 ist dieses Verhältnis in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen aufgetragen. Die Fliegen stammen alle aus einer Generation, so daß Störungen, die von unterschiedlichen Aufzuchtbedingungen herrühren könnten, eliminiert wurden. Jedes Zeichen in der Darstellung repräsentiert eine Zelle R1-6. Die Streuung von V_{UV} an den einzelnen Tagen kann beträchtlich sein; das liegt zum einen daran, daß die Streuungen von V_{UV} bei einem Individuum recht beträchtlich sein können, zum anderen aber auch daran, daß an einem Tag die Zellen von mehreren Individuen untersucht wurden. Trotz dieser Streuungen ist eine Altersabhängigkeit, wie sie aus den ausgewählten SS

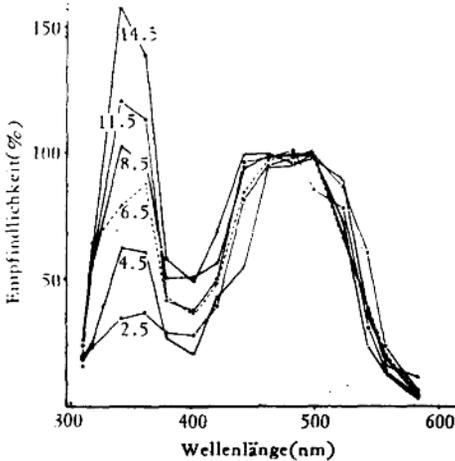


Fig. 2. Spektrale Empfindlichkeiten der R1-6 in Abhängigkeit vom Alter der untersuchten Fliegen. Das Alter ist in Tagen unter dem jeweiligen UV-Maximum eingetragen. Das Maximum bei 500 nm ist stets auf 100% gesetzt.

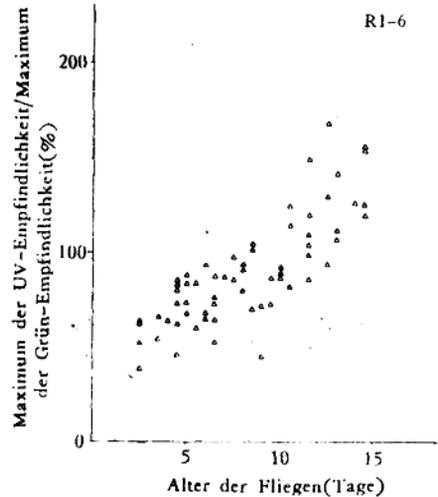


Fig. 3. Verhältnis vom UV-Maximum zum Maximum bei 500 nm von R1-6 in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen. Es sind die Werte von 63 Zellen eingetragen. Die untersuchten Fliegen stammen alle aus einer Generation (Schlüpfstag 1, 10, 78). Die Regressionsgerade ist in Fig. 6 eingetragen.

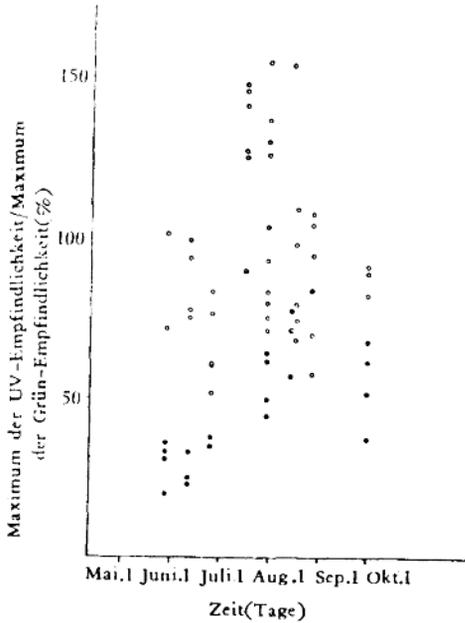


Fig. 4. Vergleich der UV-Empfindlichkeit der R1-6 von jungen Fliegen (3 Tage nach dem Schlüpfen) mit der von alten Fliegen (10 Tage nach dem Schlüpfen) für 9 verschiedene Fliegengenerationen. Die UV-Empfindlichkeit wurde, wie in Fig. 3, auf die maximale Empfindlichkeit im sichtbaren Bereich des Spektrums bezogen (V_{UG}). Die Werte für V_{UG} nach 3 bzw. 10 Tagen wurden über dem Schlüpfdatum (im Jahre 1978) der betreffenden Fliegengeneration aufgetragen. Weitere Erklärung siehe Text.

Nach dem Schlüpfen:

○ — 10 ± 1 Tage, ● — 3 ± 5 Tage.

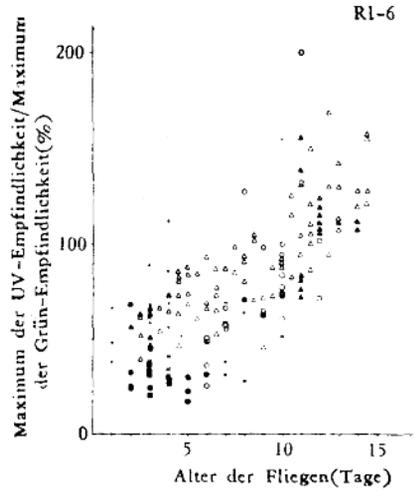


Fig. 5. Verhältnis vom UV-Maximum von R1-6 zum Maximum im sichtbaren Bereich des Spektrums in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen aus 6 verschiedenen Generationen (darunter auch die Generation, für die die Werte in Fig. 6 aufgetragen sind). Die Schlüpfdaten können mit Hilfe der entsprechenden Zeichen der Fig. 6 entnommen werden.

in Fig. 2 hervorgeht, auch in Fig. 3 zu erkennen. Die Daten ergeben eine sehr gut gesicherte Abhängigkeit von V_{UG} vom Alter (Regressionskoeffizient = 0.802). Aus den Daten der Tabelle 1 kann entnommen werden, daß bei der in Fig. 3 angegebenen Fliegengeneration V_{UG} um ca. 6,6%/Tag zunimmt (relative Empfindlichkeitszunahme von UV gegenüber Grün). An verschiedenen Fliegengenerationen wurde nachgeprüft, ob die aus der Fig. 3 zu entnehmenden Werte für V_{UG} am 3. Tag ($V_{UG/3}$ = relative Anfangsempfindlichkeit für UV) und für den Anstieg von V_{UG} typisch sind. In Fig. 4 sind die für die verschiedenen, im Jahre 1978 untersuchten Generationen gemessenen $V_{UG/3}$ aufgetragen über dem Datum des jeweiligen Schlüpftages. Der für jede Generation typische Anstieg von V_{UG} kann durch den Vergleich mit dem Wert von V_{UG} am 10. Tag nach dem Schlüpfen ($V_{UG/10}$) bestimmt werden. Diese Werte sind ebenfalls über dem Schlüpfdatum der betreffenden Generation aufgetragen. $V_{UG/3}$ und $V_{UG/10}$ sind beträchtlichen Schwankungen unterworfen. Diese können ihre Ursache in dem unterschiedlichen Karotin-Gehalt des jeweils verwendeten Pferdefleisches haben; sie können

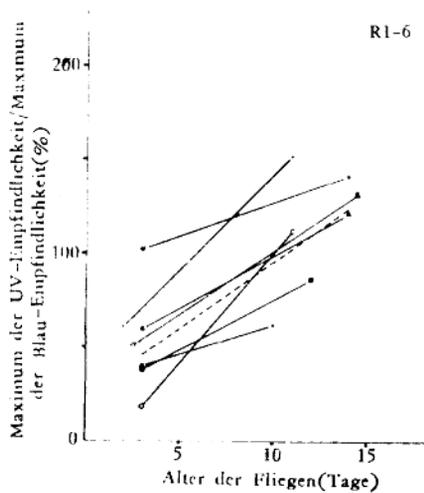


Fig. 6. Regressionsgeraden für die Zunahme der UV-Empfindlichkeit mit wachsendem Alter der Fliegen bei verschiedenen Fliegengenerationen. Die ausführlichen Daten für diese Geraden sind in Table 1 (Seite 148) angegeben.

■—28.05.78, ○—11.06, ×—25.06, *—16.07,
▲—30.07, +—14.08, △—01.10, ----Σ, except 16.07.

aber auch auf Bedingungen zurückgehen, die die Dichte der Mikroorganismen in den Zuchtkäfigen beeinflussen. Aus den Daten der Fig. 4 errechnet sich ein Anfangswert für $V_{UG/3}$ von $51,3 \pm 20,7$ (S. A.)%. Für $V_{UG/10}$ ergibt sich ein Mittel von $98,8 \pm 26,9$ (S. A.)%. Sowohl aus Fig. 3 als auch aus den Daten der Fig. 4 geht hervor: Bei den vorliegenden Zuchtbedingungen erfolgt von einem niedrigen Anfangswert der UV-Empfindlichkeit ein signifikanter Anstieg mit zunehmendem Alter. Diese Abhängigkeit läßt sich auch Fig. 5 entnehmen. Hier sind die V_{UG} von 151 untersuchten Zellen eingetragen, die an den Fliegen aus verschiedenen Generationen untersucht wurden. Die gut gesicherte Regressionsgerade ($r = 0,738$) besitzt eine Steigung von ca. 7,0%/Tag. D. h., daß sich die bei verschiedenen Generationen gefundenen Werte von V_{UG} recht gut einordnen in das Bild, das von einer Generation gewonnen wurde (Fig. 3). Die Verhältnisse von Fig. 3 können daher für die vorliegenden Aufzuchtbedingungen als typisch angesehen werden. Das geht auch aus Fig. 6 hervor. Hier sind die Regressionsgeraden für die einzelnen Generationen eingetragen. Die weiteren Daten für die Regressionsgeraden können der Tabelle 1 entnommen werden.

Die Ursache für die Altersabhängigkeit von V_{UG} im Zusammenhang mit den Zuchtbedingungen läßt sich anhand der Figs. 7 und 8 diskutieren. In diesen Figuren sind die Meßwerte von Zuchten aus einer Generation aufgetragen, die unterschiedliches Futter während des adulten Stadiums erhielten. Jeweils eine Generation wurde aufgeteilt in zwei Zuchten. Die eine erhielt während des gesamten adulten Stadiums nur Zucker und Wasser, die andere dagegen neben Zucker und Wasser das hefehaltige Fukopoll. In Figs. 7 und 8 zeigt V_{UG} bei den ohne Fukopoll gefütterten Fliegen fast keinen oder nur einen geringen Anstieg. Die mit Fukopoll gefütterten Fliegen zeigen dagegen

Table 1

Regressionsgeraden für V_{00} für die verschiedenen Fliegengenerationen²⁾

| REGRESSIONS—ANALYSE DISKRETE GAUSS'SCHE FEHLERQUADRAT—METHODE | | | | | | | |
|--|------------|-----------------------|------------------------|----------------|--------------------------------|------------------------------|-------------------------------|
| Schlüpftag | Polinom | Anzahl der Datenpaare | Regressionskoeffizient | Mittelwert (%) | Empirische Standard-Abweichung | Steigung der Geraden (%/Tag) | Vertikaler Achsenabschnitt(%) |
| 28.05.78 | 1. Ordnung | 7 | +0.837 | 50.43 | 28.78 | 5.35 | 21.4 |
| 11.06.78 | 1. Ordnung | 28 | +0.788 | 60.18 | 42.35 | 11.72 | -17.0 |
| 25.06.78 | 1. Ordnung | 19 | +0.507 | 50.95 | 15.45 | 3.22 | 29.9 |
| 16.07.78 | 1. Ordnung | 24 | +0.591 | 125.50 | 18.60 | 3.50 | 92.6 |
| 30.07.78 | 1. Ordnung | 28 | +0.762 | 99.18 | 28.66 | 5.67 | 42.5 |
| 14.08.78 | 1. Ordnung | 11 | +0.868 | 76.73 | 33.14 | 11.50 | 37.1 |
| 01.10.78 | 1. Ordnung | 63 | +0.802 | 89.94 | 28.85 | 6.60 | 36.2 |
| Σ , --- except 16.07 | 1. Ordnung | 165 | +0.738 | 97.07 | 34.37 | 6.97 | 25.9 |

a) Die Regressionsgeraden sind in Fig. 6 aufgetragen. Die in der letzten Reihe der Tabelle angegebene Regressionsgerade enthält die Daten der übrigen Geraden mit Ausnahme der Geraden, die in der 4. Reihe angegeben ist (Generation v, 16.07.78).

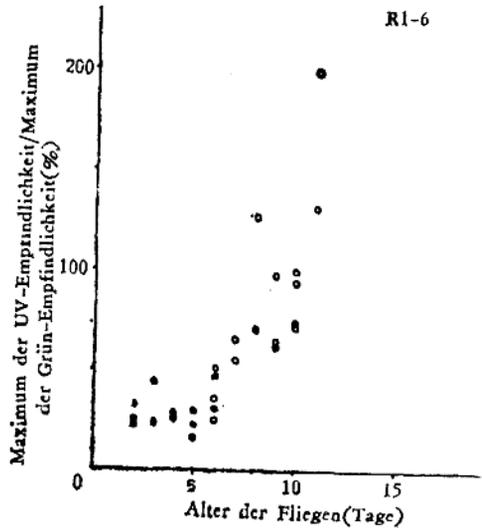


Fig. 7. UV-Empfindlichkeit von R1-6 aus einer Fliegengeneration in Abhängigkeit von Alter und Futter. Ein Teil der Fliegen erhielt während des adulten Stadiums nur Wasser und Zucker als Futter (●); der andere Teil dagegen mit dem 5. Tag zusätzlich das hefehaltige Fukopoll (○). Weitere Erklärungen siehe Text.

○—Fütterung mit Hefe, ●—Fütterung ohne Hefe.

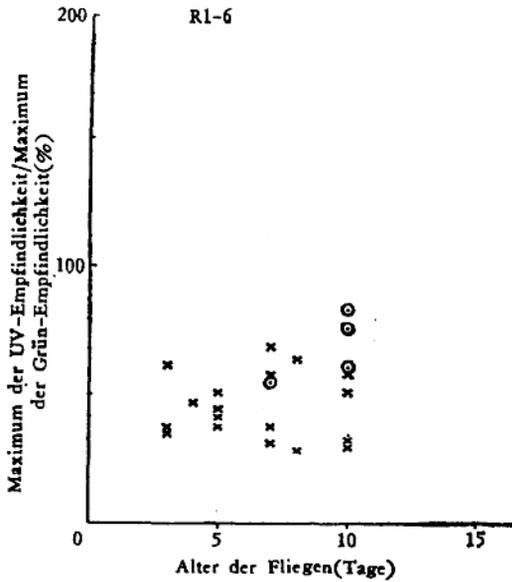


Fig. 8. UV-Empfindlichkeit von R1-6 aus einer Fliegengeneration in Abhängigkeit von Alter und Futter. Weiteres siehe Text von Fig. 7.

○ — Fütterung mit Hefe,
 × — Fütterung ohne Hefe.

besonders in Fig. 7 einen signifikanten altersabhängigen Anstieg von V_{UG} . Daraus kann geschlossen werden, daß auch für den altersabhängigen Anstieg von V_{UG} in den Figs. 3 und 5 die Fütterung mit Fukopoll verantwortlich ist. Tatsächlich zeigt sich auch in Figs. 3 und 5, daß der Anstieg von V_{UG} bis zum 5. Tag gering ist. Erst mit dem 5. Tag, an dem die Fliegen zum ersten Male Fukopoll erhielten, setzt der durch die Regressionsgerade bestimmte Anstieg von V_{UG} ein. Da aber die Werte bis zum 5. Tage die Daten der Regressionsgeraden nur wenig beeinflussen, sind sie bei der Berechnung mitverwendet worden. Eine genaue Analyse der Altersabhängigkeit von V_{UG} bei den unter den vorliegenden Bedingungen aufgezogenen Fliegen würde zwei Phasen ergeben:

1. bis zum 5. Tage (Fütterung ohne Fukopoll) keine oder nur eine sehr geringe Zunahme von V_{UG} mit wachsendem Alter,
2. vom 5. Tage an bis zum ca. 15. Tage (Fütterung mit Fukopoll) Zunahme von V_{UG} um ca. 7%/Tag.

Offenbar sind die im Fukopoll (Hefezusatz) enthaltenen Karotinoide für den Anstieg von V_{UG} verantwortlich zu machen^(8,4).

Bei den bisherigen Betrachtungen zur altersabhängigen SS wurde eine altersabhängige Änderung der Grünempfindlichkeit nicht in Betracht gezogen. Es ist aus den Spektralkurven (Fig. 2) nicht zu ersehen, ob sich nur die UV-Empfindlichkeit oder nur die Grünempfindlichkeit oder aber alle beide in Abhängigkeit vom Alter ändern. Die Grünempfindlichkeit wurde stets auf 100% normiert, um einen Bezugswert für die UV-Empfindlichkeit zu liefern. Um wenigstens Hinweise für die Lösung dieser Frage zu erhalten, wurden die Kennlinien für grünes Licht ($\lambda = 499$), die zusammen mit der SS gemessen wurden, ausgewertet. Für diese Auswertung wurde zunächst die maximale Amplitude der untersuchten Zelle bestimmt. Fig. 9 zeigt, daß sich dieser Wert recht genau ablesen läßt aus der Höhe des Sättigungsbereichs der Kennlinie. Die maximale Amplitude läßt sich recht genau messen. Die ihr zugeordnete Intensität läßt sich nur

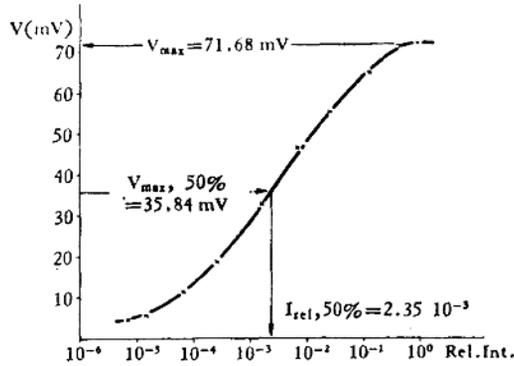


Fig. 9. Kennlinie einer Sehzelle zur Bestimmung der Maximal-Amplitude V_{\max} . Die Intensität $I_{\text{rel}, 50\%}$ wird der halben Maximal-Amplitude über die Kennlinie zugeordnet. Weitere Erklärungen siehe Text.

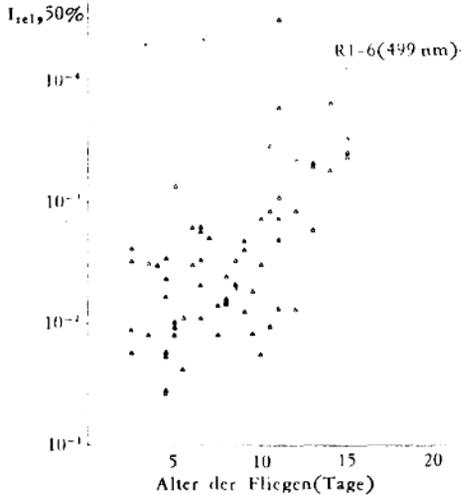


Fig. 10. $I_{\text{rel}, 50\%}$ von R1-6 in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen aus einer Generation, gemessen bei 499 nm (Es handelt sich um die Generation, deren UV-Empfindlichkeiten in Fig. 3 eingetragen sind). Weitere Erklärungen siehe Text.

sehr schwer bestimmen, da im Sättigungsbereich die Kennlinie sehr flach verläuft. Um eine für jede Kennlinie charakteristische Intensitätskenngröße zu bestimmen, wird folgendermaßen vorgegangen: Aus der maximalen Amplitude V_{\max} wird die halbe maximale Amplitude bestimmt ($V_{\max, 50\%}$). Dieser Wert liegt im allgemeinen in der Mitte des Kennlinienbereiches. Der $V_{\max, 50\%}$ zugeordnete Intensitätswert kann dann recht genau mit Hilfe der Kennlinie auf der Abszisse abgelesen werden. Dieser Intensitätswert, $I_{\text{rel}, 50\%}$, charakterisiert die Lage der Kennlinie und ist ein brauchbares Maß für die Empfindlichkeit der untersuchten Sehzelle bei einer Wellenlänge von ca. 500 nm. Für die in Fig. 3 untersuchten Zellen sind die $I_{\text{rel}, 50\%}$ in Fig. 10 eingetragen. Aus Fig. 10 geht deutlich hervor, daß die Grünempfindlichkeit mit zunehmendem Alter um über eine Zehnerpotenz zunimmt. Diese Zunahme der Grünempfindlichkeit läßt sich auch bei den anderen untersuchten Fliegengenerationen beobachten. Daß diese Schlußfolgerungen auch dann gelten, wenn die vollständigen Kennlinien und nicht nur

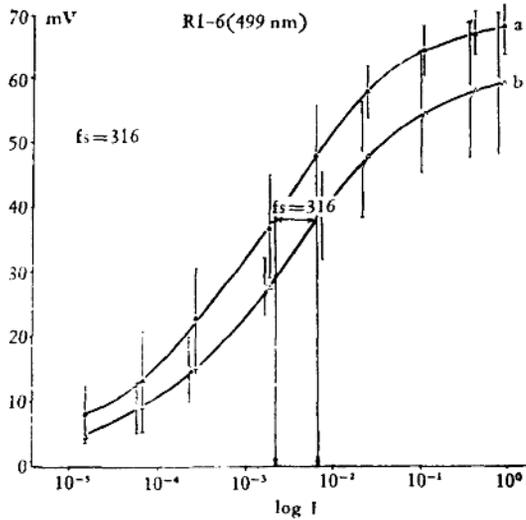


Fig. 11. Anstieg der Grünempfindlichkeit der R1-6 von Fliegen einer Generation innerhalb von 7 Tagen (3–10 Tag nach dem Schlüpfen). Der Empfindlichkeitsanstieg wird durch die Verschiebung der Kennlinie von rechts (3 Tage alte Fliegen) nach links (10 Tage alte Fliegen) angezeigt. Die Kennlinien stammen aus der Generation von Fliegen, deren UV-Empfindlichkeiten in Fig. 3 und deren I_{rel} , 50% in Fig. 10 eingetragen sind.

- a. 10 Tage alte Fliegen Fütterung mit Fukopoll, $n = 10$;
 b. 3 Tage alte Fliegen Fütterung ohne Fukopoll, $n = 4$.

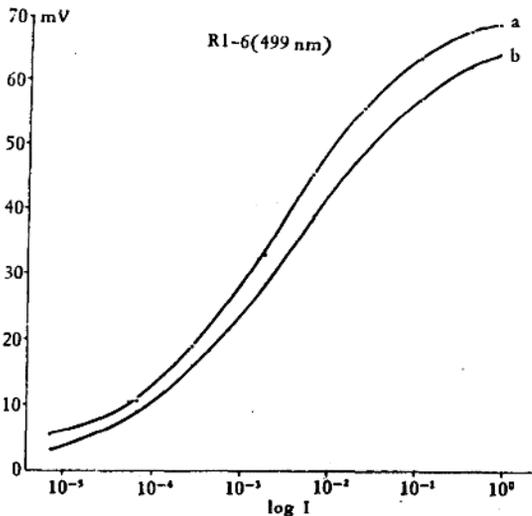


Fig. 12. Anstieg der Grünempfindlichkeit der R1-6 von Fliegen aus mehreren Generationen innerhalb eines Zeitraumes von 7 Tagen. Die Kennlinien für die 3 bzw. 10 Tage alten Fliegen wurden den Zuchten entnommen, deren UV-Empfindlichkeiten in Fig. 5 eingetragen sind.

- a. 10 Tage alte Fliegen Fütterung mit Fukopoll, $n = 42$ (8 Generation);
 b. 3 Tage alte Fliegen Fütterung ohne Fukopoll, $n = 29$ (8 Generation).