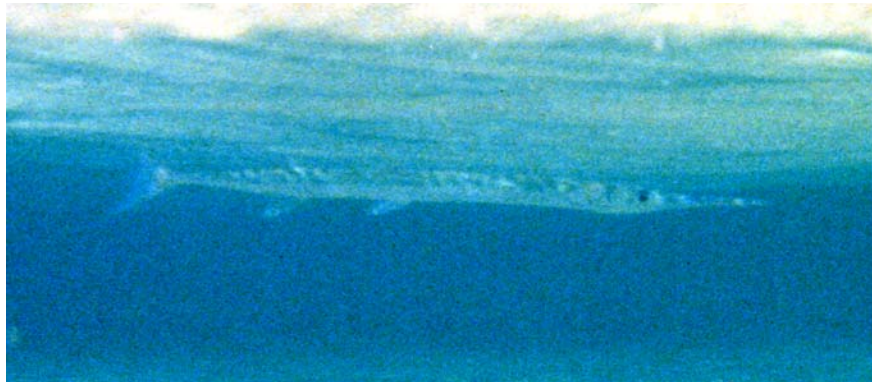


**Vergleichende Untersuchungen an der Netzhaut von
Atheriniformes (Teleostei):
Morphologie der äußeren Retina und spektrale Empfindlichkeit der
Photorezeptoren**



Dissertation
zur Erlangung des akademischen Grades
eines Doktors der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)

der Fakultät für Biologie der
Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt von
Frank Reckel

München, Mai 2001

1. Gutachter: PD Dr. Roland Melzer

2. Gutachter: Prof. Dr. Gerhard Haszprunar

Datum der Einreichung der Dissertation: 08.05.2001

Datum der mündlichen Doktorprüfung: 24.07.2001

„Keep my head clear,“ he said against the wood of the bow. “I am a tired old man. But I have killed this fish which is my brother and now I must do the slave work”.

Ernest Hemingway, The Old Man And The Sea.

Inhaltsverzeichnis

1.	Zusammenfassung	8
2.	Einleitung	11
2.1	Systematik und Biologie der Atheriniformes	11
2.2	Grundaufbau des Wirbeltierauges und der Wirbeltiernetzhaut	20
2.2.1	Aufbau des Vertebratenauges	21
2.2.2	Die Vertebratenretina	24
2.3	Spezielle Anpassungen des visuellen Systems von Knochenfischen in Abhängigkeit von Umwelt und Lebensweise	31
2.4	Bereits erfolgte Untersuchungen am Sehsystem der Atheriniformes	41
3.	Material und Methoden	46
3.1	Tiere und Bezugsquellen	46
3.2	Mikroskopische Untersuchung	53
3.2.1	Rasterelektronenmikroskopie	54
3.2.2	Licht- und Transmissionselektronenmikroskopie	55
3.2.3	Auswertung und Aufbereitung der Ergebnisse	57
3.3	Spektrale Analyse der Photorezeptoren	58
3.3.1	Mikrospektrophotometrie (MSP)	58
3.3.2	NBT-Versuche zur Verteilung spektral verschiedener Zapfentypen	63
3.4	Beobachtungen zum Fressverhalten	67

4.	Ergebnisse	69
4.1	Grundaufbau des Auges	69
4.2	Organisation und Feinstruktur der äußeren Retina und pigmentierter Strukturen innerhalb der Augenkammer	70
4.2.1	Feinstruktur der helladaptierten äußeren Retina	83
4.2.1.1	Pigmentepithel	83
4.2.1.2	Photorezeptorschicht	84
4.2.1.3	Äußere Grenzmembran und äußere Körnerschicht	118
4.2.1.4	Äußere plexiforme Schicht.....	119
4.2.2	Organisation und Feinstruktur des intraokularen Septums bei <i>Belone belone</i> sowie des pigmentierten Zapfens bei <i>Hyporamphus affinis</i> und <i>Parexocoetus mento</i>	128
4.2.3	Gesamtmorphologie der äußeren Atheriniformes-Retina	135
4.2.3.1	Exocoetoidei	136
4.2.3.2	Atherinoidei	170
4.2.3.3	Cyprinodontoidei	182
4.2.4	Abhängigkeit der Hell- und Dunkeladaptation von Lichtverhältnissen und endogener Rhythmik bei <i>Atherina boyeri</i>	192
4.3	Sonderbildungen im Augenbinnenraum	198
4.4	Analyse der Nahrungsaufnahme von der Oberfläche bei <i>Telmatherina ladigesi</i> und <i>Melanotaenia maccullochi</i>	203
4.5	Spektrale Analyse der Photorezeptoren ausgewählter Vertreter	205
4.5.1	Mikrospektrophotometrie	205
4.5.2	NBT-Färbungen	213
5.	Diskussion	217
5.1	Retinamorphologie und Regionierung	217
5.1.1	Zapfendichten	217
5.1.2	Zapfenmuster	223

5.1.3	Zapfentypen	226
5.1.4	Außergewöhnliche Mitochondrien und Ellipsosomen - Bildung und Funktion ..	229
5.2	Abhängigkeit der Hell- und Dunkeladaptation von Lichtverhältnissen bzw. endogener Rhythmik und Besonderheiten bei der Dunkeladaptation	232
5.3	Sonderstrukturen im Augenbinnenraum	237
5.4	Spektrale Analyse der Retina	242
5.4.1	Zapfenmorphologie und Absorptionsmaximum	242
5.4.2	Chromophore Gruppe	244
5.4.3	Spektrale Empfindlichkeit der Sehpigmente	249
5.4.3.1	Lichtbedingungen im Habitat, Verhalten und Absorptionsmaxima der Photorezeptoren	250
	A) Marine Vertreter	250
	B) Limnische Vertreter	253
5.4.3.2	Verwandtschaftliche Beziehungen und spektrale Empfindlichkeit	259
5.5	Vergleich der Retinastruktur und der spektralen Empfindlichkeiten	264
6.	Literaturverzeichnis	268
	Erklärung	281
	Dank	282
	Lebenslauf	284
	Publikationsverzeichnis	285
	Anhang	286
	Abkürzungsverzeichnis	289

1. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit stellt eine vergleichende –anatomische und physiologische– Untersuchung an der Netzhaut von Atheriniformes (Hornhechte, fliegende Fische, Halbschnäbler, Ährenfische, Zwischenkärpflinge, u. a.) dar. Ziel dieser Studie ist es, unter Berücksichtigung der verwandtschaftlichen Verhältnisse zu klären, inwieweit sich in Morphologie und spektraler Empfindlichkeit der äußeren Retina Anpassungen an die visuelle Umwelt zeigen. 13 Arten aus 8 Familien wurden licht- und elektronenmikroskopisch untersucht: *Dermogenys pusillus*, *Hyporamphus affinis* (Hemiramphidae); *Parexocoetus mento* (Exocoetidae); *Belone belone*, *Tylosurus crocodylus*, *Xenentodon cancila* (Belonidae); *Scomberesox saurus* (Scomberesocidae); *Oryzias celebenensis* (Oryziatidae); *Ameca splendens* (Goodeidae); *Melanotaenia maccullochi*, *Glossolepis incisus* (Melanotaeniidae); *Atherina boyeri*, *Telmatherina ladigesi* (Atherinidae). Die spektrale Empfindlichkeit der Photorezeptoren wurde bei *D. pusillus*, *B. belone*, *M. maccullochi*, *A. boyeri* und *T. ladigesi* mikrospektrophotometrisch, bei *M. maccullochi* außerdem histochemisch (NBT-Färbung) untersucht.

Der Retinaaufbau entspricht bei allen untersuchten Vertretern der für diurnale Teleostier typischen Duplexretina. Bezüglich der morphologischen Befunde und spektralen Ergebnisse lassen sich zwischen den einzelnen Familien und mitunter sogar Arten z. T. deutliche Unterschiede feststellen. Dabei treten innerhalb eines Auges häufig regionale Unterschiede auf. Allerdings weisen bestimmte Gruppen auch gemeinsame Merkmale auf. So stellen neben den bei allen untersuchten Vertretern vorkommenden gleichen und ungleichen Doppelzapfen, bei den Belonidae und Scomberesocidae lediglich lange Einzelzapfen ein regelmäßiges Musterelement dar. Die übrigen Vertreter besitzen dagegen, zumindest in bestimmten Regionen, zusätzlich kurze Einzelzapfen. *Melanotaenia* weist mittlere Einzelzapfen an Stelle der kurzen und langen Einzelzapfen auf. Bei den meisten Arten lassen sich sporadisch bis lokal häufig, vermehrt in der ventralen Region, sowohl lineare als auch trianguläre Dreifachzapfen beobachten, bei *A. splendens* sogar Vierfachzapfen. Charakteristisch für die Atheriniformes ist ein vitreo-skleraler Dichtegradient der Ellipsoid-Mitochondrien, aus dem bei einigen Vertretern Riesenmitochondrien am skleralen Ellipsoidende resultieren.

Melanotaenia und *Oryzias* besitzen an der Ellipsoidspitze ellipsosomenähnliche Körper, *Amea* dagegen echte Ellipsosomen, die möglicherweise eine Synapomorphie der Cyprinodontoidea darstellen und durch selektive Filterung vermutlich der Kontrastverstärkung dienen.

Während die Stäbchenanordnung bei den Ährenfischartigen keinerlei Regelmäßigkeiten aufweist, bilden die Zapfen im helladaptierten Zustand hochgeordnete Muster aus, die mitunter bis in die Synapsenregion verfolgt werden können. Reine und verdrehte Reihenmuster, sowie Viereckmuster kommen bei nahezu allen Vertretern vor, pentagonale Muster dagegen nur sporadisch. Einen bis dato in dieser Form einmaligen Mustertyp stellt das hexagonale Muster in der dorsalen Retina von *B. belone* dar, der möglicherweise eine Anpassung an das Sehen bei niedrigeren Lichtintensitäten darstellt. Reine und verdrehte Reihenmuster sowie Viereckmuster stehen häufig in direktem Zusammenhang mit lokalen Doppelzapfendichtemaxima. Solche Dichtehöchstwerte finden sich in der Regel in Retinaregionen, die Sehreize aus den Hauptblickrichtungen verarbeiten. Diese sind bei den Atheriniformes zumeist nach anterior, anterior-dorsad, anterio-ventrad, sowie dorso-temporad gerichtet. Die funktionelle Bedeutung von Dichtemaxima, Zapfenmuster und Zapfenverhältnissen wird unter Berücksichtigung der Lebensgewohnheiten des jeweiligen Vertreters in Zusammenhang mit den photischen Bedingungen seines Lebensraumes diskutiert.

Während das λ_{\max} der Stäbchen mit Wellenlängen um 506nm relativ konstant erscheint, erstreckt sich die spektrale Empfindlichkeit der Zapfen bei den Atheriniformes von 369nm (UV) bis 576nm (rot). Dabei weisen *A. boyeri* (blau/grün) ein dichromatisches und *T. ladiges* (UV/blau/grün), *D. pusillus* (UV/grün/rot) sowie *B. belone* (blau/brün/rot) ein trichromatisches Sehen auf. Das Zapfenpigmentrepertoire von *M. maccullochi* bietet die Voraussetzung für tetrachromatisches Sehen (UV/violett, blau, grün, rot). Verschiedene Opsinfamilien bei *Melanotaenia* und *Dermogenys* zeigen Polymorphismus. Hinweise auf ein Rhodopsin/Porphyropsingemisch, dessen Verhältnis innerhalb der Retina variiert, finden sich bei *Telmatherina*. Die zahlreichen unterschiedlichen spektralen Empfindlichkeiten lassen sich als Anpassung an die spektralen Eigenschaften des Lebensraumes, die intraspezifische Kommunikation oder den Nahrungserwerb deuten. Dabei spielen der violette und ultraviolette Bereich des Spektrums unter Umständen eine besondere Rolle als „geheime Wellenlängen“ im Rahmen der innerartlichen Verständigung. Vermutlich dient UV-Empfindlichkeit auch der Kontrastverstärkung und erleichtert somit die Beutedetektion.

Als gemeinsames Merkmal, das den Atherinoidei und Cyprinodontoidei fehlt, besitzen die Exocoetoidei pigmentierte Strukturen im Augenbinnenraum, die wahrscheinlich modifizierte Processus falciformis darstellen. Während die fliegenden Fische und Halbschnäbler lediglich pigmentierte Zapfen in der Augenkammer aufweisen, zeigen *Scomberesox* und vor allem die Belonidae ein horizontales intraokulares Septum, das möglicherweise der Streulichtabsorption und als Blendschutz dient.

Die Ergebnisse insgesamt machen deutlich, dass bei den Atheriniformes neben hochkonservierten Merkmalen auch abgeleitete Retinamerkmale zu beobachten sind, deren Ausprägungen einem starken evolutiven Wandel unterliegen. Sie stellen die Voraussetzung für die zahlreichen, vom Grundplan der Ordnung abweichenden Anpassungen an die im jeweiligen Mikrohabitat vorherrschenden Lichtbedingungen sowie an verhaltensökologische Gegebenheiten dar.

2. Einleitung

2.1 Systematik und Biologie der Atheriniformes

Die Atheriniformes sind in ihrer Gesamtheit bis auf wenige Ausnahmen eine eher unbekanntere Gruppe. Deswegen soll diese Ordnung zunächst kurz vorgestellt werden. Die hier zusammengefassten Vertreter präsentieren sich sowohl hinsichtlich ihrer Verbreitung und Lebensweise als auch ihres äußeren Erscheinungsbildes als äußerst vielfältig. Aus diesem Grund muss die kurze Zusammenfassung von Biologie und Lebensweise auf die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Familien oder Arten beschränkt bleiben. Die hierbei verwendeten Quellen sind Bauchot (1987), Dutta & Malhotra (1991), Fiedler (1991), Grzimek (1993) und Sterba (1998).

Einen Überblick der Systematik der Atheriniformes vermittelt Abb. 1. Sämtliche Vertreter der Atheriniformes sind Physoclisten, d. h. der Schwimmblasengang (Ductus pneumaticus), eine Verbindung zwischen Schwimmblase und Vorderdarm, wurde zurückgebildet. Nach Rosen (1964) und Fiedler (1991) werden die Atheriniformes zu den Teleostei (Knochenfische sensu strictu) gerechnet und können in die drei Unterordnungen Exocoetoidei (Flugfische), Atherinoidei (Ährenfischverwandte) und Cyprinodontoidei (Zahnkarpfenverwandte) aufgeteilt werden. Diese Unterordnungen zerfallen wiederum in sechs Überfamilien und insgesamt 17 Familien. Gerade auf Familienniveau sind die Verwandtschaftsverhältnisse allerdings noch nicht geklärt. So werden beispielsweise bei manchen Autoren die Telmatherinidae von den Atherinidae abgetrennt (Dyer & Chernoff 1996; Aarn et al. 1998). Es muss sich jedoch erst noch herausstellen, ob sich diese Systematik etabliert. Daher wird an dieser Stelle auf das gängige System nach Rosen (1964) zurückgegriffen, dessen Einteilung der Exocoetoidei auch durch neuere Untersuchungen bestätigt wurde (Lovejoy 2000).

Belonidae, Hornhechte (Abb. 2A,B)

Die Vertreter dieser Familie, die weltweit etwa 32 Arten umfasst, sind zumeist marine, schwarmbildende, überwiegend visuell orientierte Räuber, die oft direkt unter der Wasseroberfläche ihrer Beute, in der Regel Kleinfische wie Ährenfische oder Sardellen, nachstellen. Im Gegensatz zu den Halbschnäblern sind bei den Hornhechten sowohl Ober- als

Ordnung: Atheriniformes (Ährenfischartige)

Unterordnung: Exocoetoidei (Flugfische)

Überfamilie: Exocoetoidea

Familie: Hemiramphidae (Halbschnäbler, Halbschnabelhechte)

Familie: Exocoetidae (Fliegende Fische)

Überfamilie: Scomberesocoidea

Familie: Belonidae (Hornhechte)

Familie: Scomberesocidae (Makrelenhechte)

Unterordnung: Cyprinodontoidei (Zahnkarpfenverwandte)

Überfamilie: Adrianichthyoidea

Familie: Oryziatidae (Reisfische, Reiskärpflinge)

Familie: Adrianichthyidae (Schaufelkärpflinge)

Familie: Horaichthyidae (Glaskärpflinge)

Überfamilie: Cyprinodontoidea

Familie: Cyprinodontidae (Eierlegende Zahnkärpflinge)

Familie: Goodeidae (Zwischenkärpflinge)

Familie: Jenynsiidae (Linienkärpflinge)

Familie: Anablepidae (Vieraugenfische)

Familie: Poeciliidae (Lebendgebärende Zahnkarpfen)

Unterordnung: Atherinoidei (Ährenfischverwandte)

Überfamilie: Atherinoidea

Familie: Melanotaeniidae (Regenbogenfische)

Familie: Atherinidae (Ährenfische)

Familie: Isonidae, syn. Notocheiridae (Flügelährenfische)

Überfamilie: Phallostethoidea

Familie: Neostethidae

Familie: Phallostethidae (Kehlphallusfische)

Abb. 1: System der Atheriniformes nach Rosen (1964).

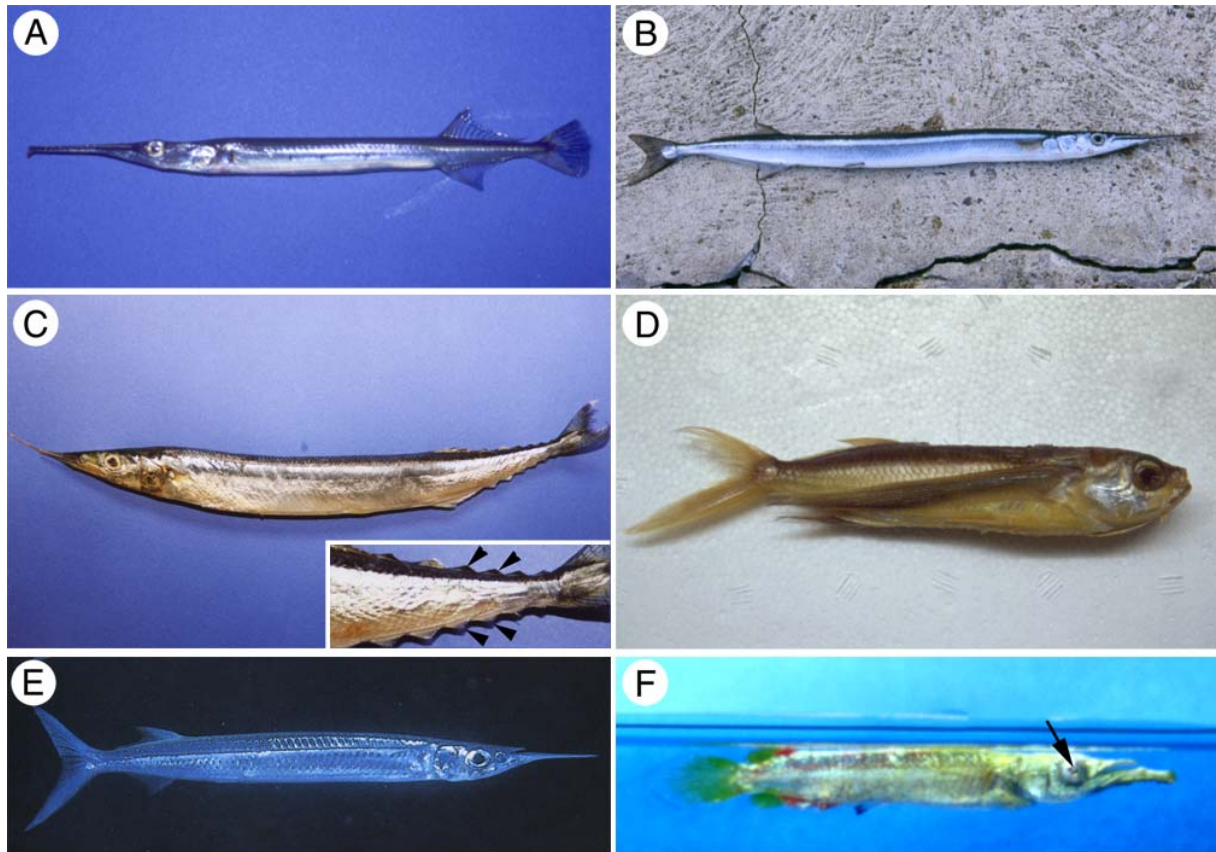


Abb. 2: Habitus ausgewählter Vertreter der Exocoetoidei. **A, B, Belonidae:** **A,** *Xenentodon cancila* (TL: 16cm), **B,** *Belone belone* (TL: 56cm); **C, Scomberesocidae:** *Scomberesox saurus* (TL: 32cm), Insert: Schwanzpartie von *S. saurus*. Beachte die dorsalen und analen Flösselchen (*Pfeilspitzen*), durch die sich u. a. der Makrelenhecht vom Hornhecht unterscheidet.; **E, Exocoetidae:** *Exocoetus obtusirostris* (TL: 18cm); **E, F, Hemiramphidae:** **E,** *Hyporamphus dussumieri* (TL: ca. 22cm), aus Randall et al. 1997, **F,** *Dermogenys pusillus* (TL: 4.5cm). Beachte den dorsalen Lappen (*Pfeil*) der bei Starklichteinfall von oben in die Pupille hineinragt.

auch Unterkiefer voll entwickelt und mit scharfen Zähnen besetzt. Einige Arten, zum Beispiel *Xenentodon cancila* (Abb. 2A), der sich ebenfalls rein piscivor ernährt und in Südostasien (Indien, Thailand, Burma) vorkommt, sind reine Süßwasserbewohner. *Belone belone* (Abb. 2B) ist die häufigste Art im Mittelmeer, die sich von Frühjahr bis Herbst zum Ablaichen in Küstennähe aufhält. Er jagt überwiegend in den frühen Morgen- und Abendstunden, wurde aber auch nach Sonnenuntergang bei Dunkelheit gefangen bzw. im Lichtkegel von Sardinenfischern beim Rauben beobachtet, wobei die Beute zumeist horizontal vorwärts oder schräg nach oben attackiert wurde (persönliche Beobachtung).

Scomberesocidae, Makrelenhechte (Abb. 2C)

Makrelenhechte ähneln auf den ersten Blick sehr den Hornhechten, von denen sie sich jedoch neben der etwas kompakteren Körperform vor allem durch den feineren und kürzeren Schnabel und die dorsalen und analen Flösselchen unterscheiden. Über diese rein marine Familie ist nicht viel bekannt, da die Vertreter überwiegend auf dem offenen Meer leben. Sie sind sowohl in gemäßigten als auch tropischen Gewässern anzutreffen. Bei *Scomberesox saurus* (Abb. 2C), dem einzigen Vertreter der Makrelenhechte in europäischen Gewässern, handelt es sich ebenfalls um einen Schwarmfisch, der in Schwärmen von bis zu mehreren tausend Individuen dicht unter der Wasseroberfläche auftritt. Seine Nahrung besteht vorwiegend aus Zooplankton.

Exocoetidae (Fliegende Fische) (Abb. 2D)

Das Hauptkennzeichen dieser weltweit in tropischen und gemäßigten Meeren auftretenden Familie, die etwa 60 sowohl rein neritische als auch ozeanische Arten umfasst, sind die stark verlängerten Brustflossen. Entgegen der früher verbreiteten Meinung werden sie jedoch nicht aktiv als Flügel eingesetzt, sondern stellen quasi Tragflächen dar, die bei einer Schwimmgeschwindigkeit von etwa 50 km/h nach Durchbrechen der Wasseroberfläche einen Gleitflug ermöglichen, mit dem sich fliegende Fische möglichen Fressfeinden entziehen können. Fliegende Fische sind Schwarmfische und ernähren sich in der Regel von Zooplankton, zum Beispiel Crustaceen.

Hemiramphidae, Halbschnabelhechte (Abb. 2E,F)

Die Hemiramphidae sind weltweit mit etwa 80 Arten vertreten. Kennzeichnend für sie ist unter anderem neben der schlanken Körperform der stets stark verkürzte Oberkiefer. Von

dieser überwiegend marinen Gruppe finden sich auch einzelne Vertreter im Brack- und vor allem im Süßwasser, wie z. B. der tagaktive und lebendgebärende Hechtköpfige Halbschnäbler *Dermogenys pusillus* (Abb. 2F), der u.a. in Thailand und auf der Malaiischen Halbinsel anzutreffen ist. Halbschnäbler leben zumeist in Schwärmen in den oberen Wasserschichten, teilweise direkt unter der Wasseroberfläche. Ihre Nahrung reicht je nach Art und Größe von Seegras über Krebse bis zu kleinen Fischen, die sie in der Regel mit einer seitlichen Bewegung des Schnabels erfassen (Sterba 1998 und persönliche Beobachtung). *D. pusillus* bevorzugt dabei Anflugnahrung, wie zum Beispiel kleine Insekten, die er direkt von der Oberfläche nimmt.

Atherinidae, Ährenfische (Abb. 3A,B)

Ährenfische sind schwarmbildende, meist silbrig glänzende Kleinfische, deren Vertreter in den oberen Wasserschichten küstennaher Bereiche von gemäßigten, tropischen und subtropischen Meeren anzutreffen sind, aber auch im Süßwasser oder im Brackwasser von Lagunen. Weltweit werden etwa 150 Arten gezählt. *Atherina boyeri* (Abb. 3A) ist eine im Mittelmeer, vor allem in der Adria, häufig vorkommende Art, die bisweilen riesige Schwärme bildet und teilweise auch ins Süßwasser vordringt. Im Salzwasser ernähren sich diese tagaktiven Vertreter von Zooplankton, nach dem gezielt geschnappt wird (persönliche Beobachtung), im Süßwasser von benthischen Invertebraten. Das Vorkommen des sogenannten Celebes-Segelfisches *Telmatherina ladiges* (Abb. 3B), einer reinen Süßwasserart, ist auf Sulawesi beschränkt. Er tritt in kleineren Schwärmen auf und ernährt sich vorwiegend von Wasserinsekten und Anflugnahrung. Beute an der Wasseroberfläche wird dabei etwa in einem 45°-Winkel direkt angeschwommen und ohne Verzögerung genommen (persönliche Beobachtung).

Abb. 3: Habitus ausgewählter Vertreter der Atherinoidei (**A-D**) und Cyprinodontoidei (**E,F**). **A, B, Atherinidae:** **A**, *Atherina boyeri* (TL: 7cm), **B**, *Telmatherina ladiges* (TL: 4.5cm); **C, D, Melanotaeniidae:** **C**, *Melanotaenia maccullochi* (TL: 5.5cm), **D**, *Glossolepis incisus* (TL: ca. 6cm), aus Sterba (1998); **E, Oryziatidae:** *Oryzias spec.* (TL: ca. 5cm), aus Sterba (1998); **F, Goodeidae:** *Ameba splendens* (TL: 6cm).



Melanotaeniidae, Regenbogenfische (Abb. 3C,D)

Das Verbreitungsgebiet dieser rein limnischen Familie ist in Teilen Australiens und Papua Neuguineas zu finden (Abb. 4). Regenbogenfische sind kleine, hochrückige, äußerst genügsame, tagaktive Schwarmfische. Der Kleine Regenbogenfisch *Melanotaenia maccullochi* (Abb. 3C) kommt v. a. in Queensland und Papua-Neuguinea vor. Seine Nahrung besteht ebenfalls aus Wasserinsekten und Anflugnahrung, die, wie beim Celebes-Segelfisch, in einem nahezu 45°-Winkel mit großer Geschwindigkeit angeschwommen und unverzüglich von der Wasseroberfläche genommen wird (persönliche Beobachtung).

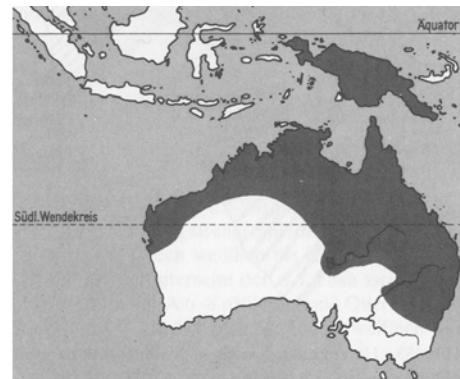


Abb. 4: Verbreitungsgebiet der Melanotaeniidae (Sterba 1998)

Oryziatidae, Reiskärpflinge (Abb. 3E)

Das Verbreitungsgebiet dieser Familie, die insgesamt nur sieben Arten umfasst, erstreckt sich über Südostasien und Indonesien (Abb. 5). Reiskärpflinge sind oberflächennahe Schwarmfische, die in Flüssen und Seen, aber auch überschwemmten Reisfeldern (Name!) anzutreffen sind, wo sie sich u.a. von Insektenlarven (Einsatz zur Moskitovertilgung) und Anflugnahrung ernähren. *Oryzias celebenensis*, die im Rahmen dieser Arbeit untersucht wurde, ist eine auf Sulawesi endemische Art.

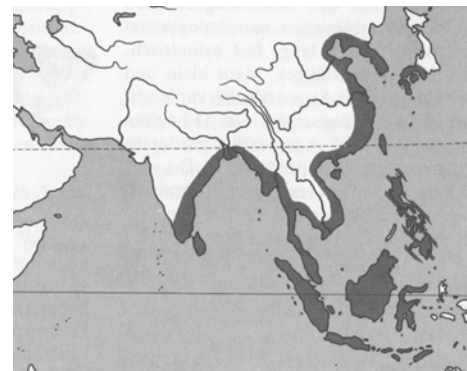


Abb. 5: Verbreitungsgebiet der Oryziatidae (Sterba 1998)

Goodeidae, Hochlandkärpflinge, Zwischenkärpflinge (Abb. 3F)

Die Angehörigen dieser etwa 35 Arten umfassenden Familie sind lediglich im Hochland Mexikos und Mittelamerikas anzutreffen (Abb. 6). Dort bewohnen sie sowohl langsam als auch schnell fließende Bäche mit steinigem Untergrund und geringem Pflanzenwuchs, aber auch Seen. Zwischenkärpflinge sind lebendgebärend. *Ameca splendens*, eine typische

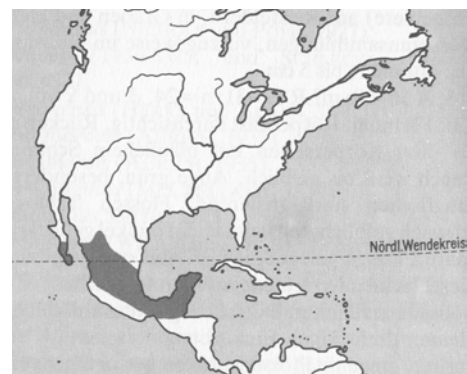


Abb. 6: Verbreitungsgebiet der Goodeidae (Sterba 1998)

Hochlandart Mexikos, ernährt sich von Zooplankton, Insektenlarven und Algen, die sowohl von der Oberfläche als auch vom Boden genommen werden. Das Fressen erfolgt zwar gezielt, im Gegensatz zu beispielsweise den Melanotaeniidae aber relativ langsam und ohne direktes, schnelles Anschwimmen der Beute (persönliche Beobachtung).

2.2 Grundaufbau des Wirbeltierauges und der Wirbeltiernetzhaut

Abbildung 7 verschafft einen Überblick der in den folgenden Kapiteln verwendeten Bezeichnungen für Lagebeziehungen und Orientierungen innerhalb des Auges und der Retina. Die folgenden beiden Unterkapitel dienen dazu, den Grundaufbau des Vertebratenauges und der Vertebratenretina am Beispiel der Knochenfische näher zu erläutern.

Grundsätzlich unterscheiden sich Auge und Retina der Knochenfische nicht wesentlich von denen der übrigen Wirbeltiere. Allerdings zeigen die Vertreter der Teleostei zum Teil ausgeprägte Anpassungen ihres visuellen Systems an die jeweilige Umgebung und Lebensweise, was auch bei den anderen Wirbeltierklassen zu beobachten ist. Näheres zu den Anpassungen der Knochenfische ist in Kapitel 2.3 zu lesen. Falls nicht anders aufgeführt, wurden die Informationen in diesem Kapitel aus folgenden Quellen bezogen: Cohen (1972), Bone & Marshall (1985), Dowling (1987), Fernald (1988, 1989), Fiedler (1991) und Romer & Parsons (1991).

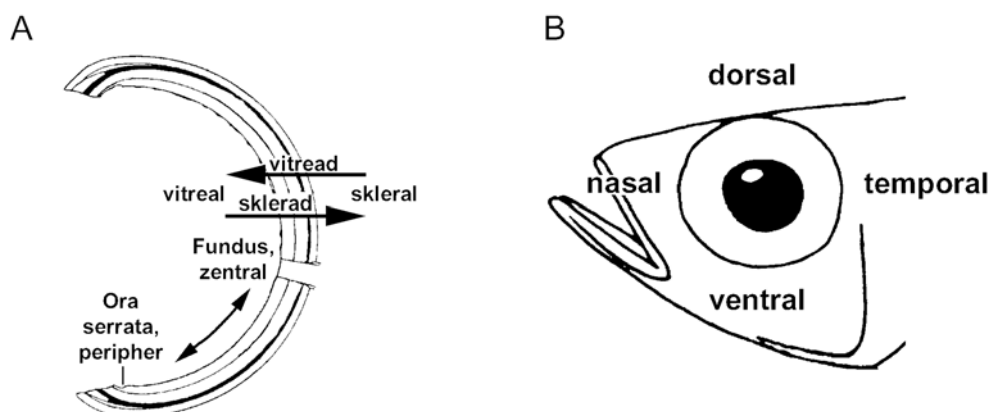


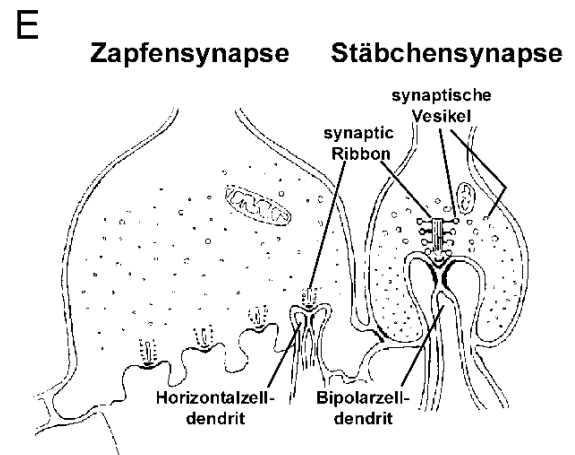
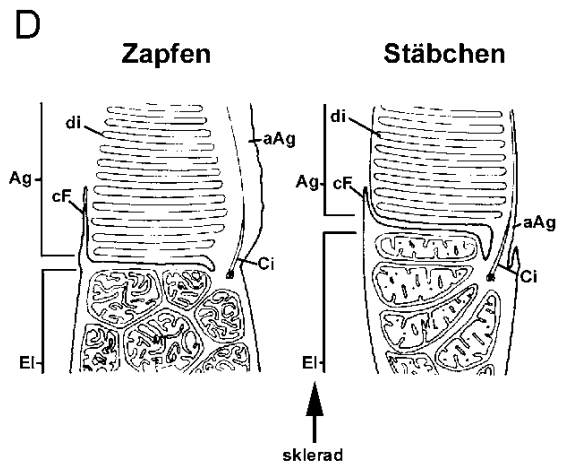
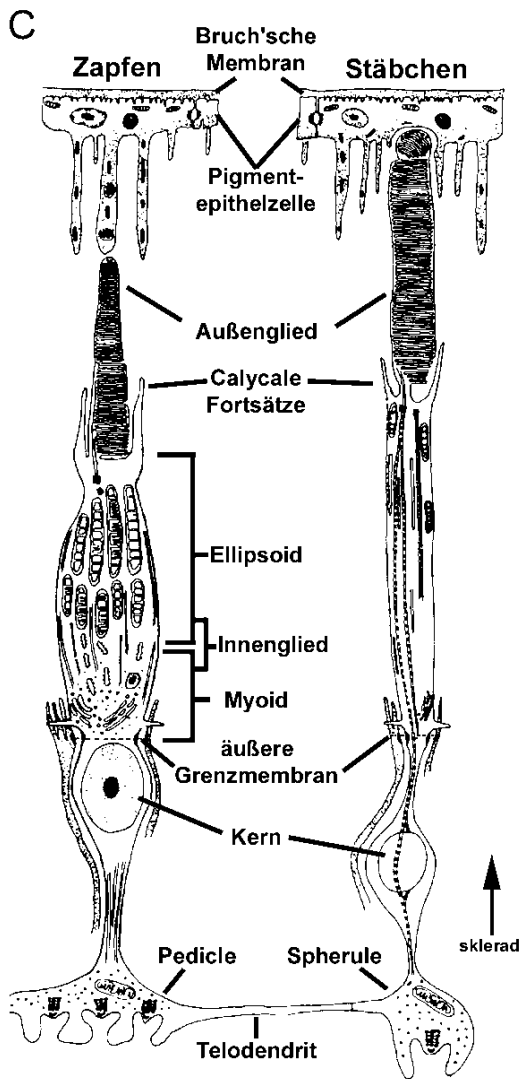
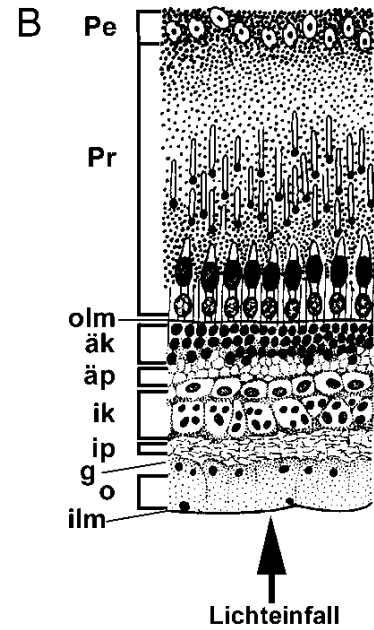
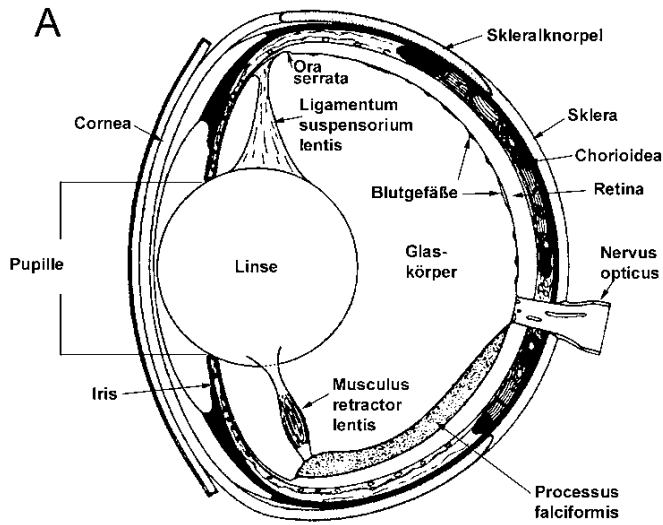
Abb. 7: Überblick über die Lagebeziehungen und Orientierungen innerhalb des Auges. **A**, stark schematisierte Darstellung der frontalen Ansicht auf ein vertikal halbiertes rechtes Auge. Linse, Iris u.ä. wurden aus Übersichtsgründen nicht eingezeichnet; **B**, Schemazeichnung der seitlichen Ansicht auf die linke Kopfhälfte eines Knochenfisches.

2.2.1 Aufbau des Vertebratenauges

Einen generellen Überblick des Linsenauges der Vertebraten gibt Abb. 8A. In der Regel liegen bei Knochenfischen die Augen lateral an beiden Seiten des Schädels in den Augenhöhlen, wobei die optische Achse meist lateral bis latero-frontal ausgerichtet ist. Eine Ausnahme hiervon bilden einzelne Gruppen, vor allem typische Grundfische, wie zum Beispiel Plattfische, bei denen die Augen dorsal liegen. Bewegt werden die Augen von sechs äußeren Augenmuskeln, deren Sehnen an der Sklera ansetzen. Die Sklera oder Lederhaut bildet die äußerste Schicht des Augapfels. Ausbildung und Festigkeit dieser als Schutz für das Auge dienenden Haut ist art- und gewissermaßen auch größenabhängig. So kann die Sklera bei manchen Arten relativ weich und bindegewebsartig fein ausgebildet sein oder bereits durch Knorpelspangen gestützt werden. Bei großen Arten dagegen, wie zum Beispiel Schwert- oder Thunfischen, ist sie meist massiv und verknöchert und bildet eine regelrechte Kapsel. Proximal geht die Sklera in die transparente Cornea oder Hornhaut über, die sich aus mehreren Schichten zusammensetzt. Vitreal der Sklera liegt die Chorioidea oder Aderhaut, die wiederum proximal in die Iris übergeht. Die Aufgaben der Aderhaut sind vielfältig. Zum einen versorgt sie die Netzhaut über ein Kapillarnetz, die sogenannte Choriocapillaris, mit Sauerstoff. Zum anderen dient sie der Reflexion und Absorption störenden Lichtes. Eine besondere Bildung innerhalb der Chorioidea von Knorpel- und seltener Knochenfischen ist das sogenannte Tapetum lucidum, eine Struktur, die das Licht mittels speziell angeordneter Guaninkristalle reflektieren kann und so der Verbesserung der Lichtausbeute dient. In der Regel tritt bei den Knochenfischen die Chorioidea durch den fötalen Augenspalt in die hintere Augenkammer ein und bildet hier den Processus falciformis, eine reich vascularisierte Struktur, die den Linsenmuskel innerviert und mit Sauerstoff versorgt. Bei manchen Gruppen der Teleostier sind Sonderbildungen des Processus falciformis innerhalb der Augenkammer zu beobachten (Hanyu 1959; Schwartz 1971), auf deren Struktur und mögliche Funktion an anderer Stelle eingegangen wird. Vitreal der Chorioidea befindet sich die Retina, deren Aufbau und Funktion im folgenden Unterkapitel behandelt wird. Die Augenkammer wird zum großen Teil vom dickflüssigen, gallertigen Glaskörper eingenommen, dessen Brechungsindex dem des Wassers ähnelt. Innerhalb der Augenkammer liegt die kugelförmige und nicht verformbare Linse, die aus zahlreichen Radiärlamellen aufgebaut ist und in der Regel aus der Pupille hervorragt. Da die Cornea bei Knochenfischen keine lichtbrechenden Eigenschaften besitzt, ist für die Brechung des Lichtes fast ausschließlich die hochbrechende,

kurzbrennweitige Linse (Brechungsindex ca. 1.65) verantwortlich. Trotz ihrer kugeligen Form liefert die Teleostierlinse ein qualitativ sehr hochwertiges Bild, das verhältnismäßig geringe sphärische und etwas größere chromatische Aberrationen aufweist (Sivak & Kreuzer 1983; Kreuzer & Sivak 1985; Jagger 1992). Die Reduzierung der sphärischen Aberration wird durch einen Brechungsindex-Gradienten innerhalb der Linse ermöglicht. Das bewirkt, dass die Strahlen gekrümmt durch die Linse verlaufen und so die Aberration weitgehend korrigiert wird (Jagger 1992). Dazu ist ein härterer Kernbereich mit höherem Brechungsindex von einer weicheren, gelatinösen Rinde mit niedrigerem Brechungsindex umgeben. Im Gegensatz zu den übrigen Wirbeltieren akkomodieren die meisten Knochenfische nicht über Linsenverformung, sondern über Linsenverschiebung in vorwiegend nasal-temporaler Richtung. Als dorsale Befestigung der Linse dient das dorsale Aufhängeband (Ligamentum suspensorium lentis), das gleichzeitig als Antagonist zum ventral ansetzenden Linsenmuskel (Musculus retractor lentis) wirkt, der unterschiedlich ausgebildet sein kann.

Abb. 8: Aufbau des Teleostierauges und der Teleostierretina. **A**, Schematisierter Radialschnitt durch ein Knochenfischeauge (verändert nach Fernald 1988); **B**, Schematisierter Radialschnitt durch eine Knochenfischretina im helladaptierten Zustand (verändert nach Fiedler 1991). Schichtenabfolge von skleral nach vitreal: *Pe* Pigmentepithel, *Pr* Photorezeptorschicht, *olm* äußere Grenzmembran, *äk* äußere Körnerschicht, *äp* äußere plexiforme Schicht, *ik* innere Körnerschicht, *ip* innere plexiforme Schicht, *g* Ganglienzellschicht, *o* Opticusfaserschicht, *ilm* innere Grenzmembran; **C**, Schematisierter Radialschnitt durch einen Einzelzapfen und ein Stäbchen (verändert nach Borwein 1981); **D**, Schema eines Radialschnittes durch einen Einzelzapfen und ein Stäbchen im Übergangsbereich von Innenglied zu Außenglied (verändert nach Yacob et al. 1977). *aAg* akzessorisches Außenglied, *Ag* Außenglied, *Ci* Cilium, *cF* calycaler Fortsatz, *di* Disk, *El* Ellipsoid; **E**, Schemazeichnung eines Radialschnittes durch eine Zapfensynapse (Pedicel) und eine Stäbchensynapse (Spherule) (verändert nach Borwein 1981).



2.2.2 Die Vertebratenretina

Die Retina stellt die innerste (= vitrealste) der drei, den Augapfel bildenden Schichten dar. Im Gegensatz zu Sklera und Chorioidea dient die Netzhaut der Wahrnehmung und Verarbeitung optischer Reize, die über den dioptrischen Apparat auf ihr abgebildet werden. Dabei lösen die Lichtreize über eine Konformationsänderung des Sehpigmentes im Rahmen der Phototransduktion durch Hyperpolarisation ein Rezeptorpotential aus. Der danach entstehende und über sekundäre Neurone in gewissem Grad vorverarbeitete elektrische Impuls wird über den Nervus opticus, den Sehnerv, ans Tectum opticum weitergeleitet, wo die eigentliche Verarbeitung stattfindet.

Entwicklungsgeschichtlich gesehen entsteht die Retina aus dem Neuroektoderm. Im Laufe der Ontogenese stülpt sich die vordere Wand der lateralen aus dem Bereich des Vorderhirns hervorgegangenen Augenbläschen ein, wodurch ein doppelwandiger Augenbecher entsteht. Die innere Schicht bildet später die Retina, während die äußere Schicht zum Pigmentepithel wird. Zwischen beiden Schichten bleibt der Ventrikel als extrem dünner Spalt bestehen, allerdings isoliert vom restlichen Ventrikelsystem. Aufgrund der Entstehungsweise spricht man beim Vertebratenauge von einem inversen Auge, im Gegensatz zu dem konvergent entstandenen eversen Auge der Cephalopoden. Aus diesem Grund muss das Licht auch erst die vitrealen Retinaschichten durchdringen, bevor es auf die photosensitiven Elemente treffen kann.

Der generelle Aufbau der Vertebratenretina kann Abb. 8B entnommen werden. Betrachtet man einen gefärbten Radialschnitt der Retina, so lassen sich in der Regel zehn, zum Teil ineinander übergehende Schichten unterscheiden, die je nach Augenregion, Art und Alter des Individuums unterschiedlich stark ausgeprägt sein können. Grundsätzlich kann eine sogenannte äußere Retina, bestehend aus Pigmentepithel und Neuroretina, von einer inneren Retina, die die innere Körnerschicht bis zur inneren Grenzmembran umfasst, unterschieden werden.

Äußere Retina

Pigmentepithel

Das nur aus einer Zellschicht bestehende Pigmentepithel stellt die skleralste der Retinaschichten dar. Skleral, zur Chorioidea hin, wird es durch die von ihm gebildete

Bruch'sche Membran begrenzt, und vitread, zur Retina hin, sind die Pigmentepithelzellen über „tight Junctions“ vom Ventrikelspalt abgetrennt und abgedichtet. Zum Teil bildet das Pigmentepithel massive Ausläufer weit nach vitread aus, deren Fortsätze bis zu den Zapfenellipsoiden reichen und deren Außenglieder tütenartig umschließen können. Der auffälligste Inhalt der Pigmentepithelzellen sind Melaningranula, die, je nach Augenregion und Adaptationszustand, unterschiedlich stark verteilt sein können. Aufgaben des Pigmentepithels sind, neben der optischen Isolierung der Photorezeptoren und der damit verbundenen Verbesserung des Signal-Rauschverhältnisses, Streulichtabsorption, Phagozytose bzw. Regeneration abgeschnürter Disks („disk-shedding“) und Versorgung der Photorezeptoren mit Nährstoffen. Neben den chorioidealen Tapeta treten vor allem bei Knochenfischen auch retinale Tapeta lucida auf, die dann im Pigmentepithel lokalisiert sind und durch Einlagerung von Guanin oder anderen Substanzen (z.B. Lipiden) in unterschiedlicher Form entweder als diffuse oder als Spiegeltapeta die Lichtausbeute erhöhen. Dies geschieht dadurch, dass einfallendes Licht am Augenhintergrund reflektiert wird und die Stäbchenaußenglieder ein zweites Mal passiert. Mitunter tritt das reflektierte Licht wieder durch die Pupille aus. Hierdurch erklärt sich auch das Phänomen des Augenleuchtens, das bei vielen nachtaktiven Tieren (z.B. Katzen, Zander) und Tiefseefischen zu beobachten ist.

Neuroretina

Die Neuroretina (Abb. 8B,C) erstreckt sich von den Außengliedern der Photorezeptoren bis zu deren synaptischen Endungen in der äußeren plexiformen Schicht. In licht- und elektronenmikroskopischen Aufnahmen lässt sich eine Vierschichtung der Neuroretina erkennen, was sich aus der vertikalen Differenzierung der Photorezeptorzellen ergibt.

Die erste Schicht, die **Photorezeptorschicht**, wird von den Außen- und Innengliedern der Photorezeptoren gebildet. Die meisten Vertebraten besitzen sowohl Stäbchen als auch Zapfen als lichtempfindliche Sinneszellen, was als Duplexretina bezeichnet wird.

Die Außenglieder enthalten geldrollenartig angeordnete Stapel von abgeflachten Membranfalten oder Abschnürungen („Disks“), die das Sehpigment enthalten. Hier findet die Phototransduktion statt. Das Außenglied ist über ein Verbindungscilium mit typischer 9x2+0 Struktur, welches wahrscheinlich der Reizleitung und Weiterleitung von Stoffwechselprodukten dient, mit dem Innenglied verbunden. Weitergehende Untersuchungen haben gezeigt, dass das gesamte Außenglied ein modifiziertes Cilium darstellt (Copeland 1982). Beim Innenglied fallen wiederum zwei unterschiedlich strukturierte Bereiche ins Auge. Zum

einen das skleraler liegende Ellipsoid, das zahlreiche Mitochondrien enthält und somit der Energiegewinnung innerhalb der Zelle dient, und das vitreal liegende Myoid. Das Myoid, in dem die Proteinbiosynthese stattfindet, enthält vor allem zahlreiche Vesikel sowie rauhes und glattes ER. Die sogenannte „outer conducting Fiber“ stellt die Verbindung zwischen Innenglied und Zellkern dar. Die Gesamtheit der Photorezeptorzellkerne wird als **äußere Körnerschicht** bezeichnet, wobei die Stäbchenkerne vitrealer als die Zapfenkerne liegen. Im Bereich der Zapfenkerne fällt bei geeigneten Färbemethoden eine feine linienartige Struktur auf, die sogenannte **äußere Grenzmembran (OLM)**. Diese „Grenzmembran“ stellt allerdings keine Membran im herkömmlichen Sinne dar, sondern wird von den Ausläufern der Müller'schen Zellen gebildet, die hier mit den Photorezeptorzellen in Kontakt treten und die Neuroretina durch „Zonulae adhaerentes“ vom Ventrikelspalt abtrennt, was ein membranähnliches Bild hervorruft. Müller'sche Zellen durchlaufen die Retina vertikal von der äußeren Grenzmembran bis zur inneren Grenzmembran. Diese Gliazellen bilden zum einen ein Stützgerüst für die Retina, zum anderen dienen sie wahrscheinlich der Isolierung der einzelnen Rezeptoren. Der Kern des Photorezeptors ist nun über die „inner conducting Fiber“, die dem Axon eines Neurons entspricht, mit der Synapse verbunden, die bei Zapfen als „Pedicel“ und bei Stäbchen als „Spherule“ bezeichnet wird. Stäbchen- und Zapfensynapsen bilden zusammen mit den Dendriten der nachgeschalteten Neuronen (Horizontal- und Bipolarzellen) die **äußere plexiforme Schicht**. Hierbei treten die Dendriten der Sekundärneuronen in sogenannten Triaden zusammen. Diese bestehen aus einem zentralen Bipolarzellausläufer, der etwas vitrealer terminiert, und zwei lateralen, etwas skleraler terminierenden Horizontalzellausläufern. Die Triaden treten mit dem „synaptic Ribbon“ der Rezeptorsynapse in Kontakt. (Abb. 8E)

Das Bild der äußeren Retina ist in sehr hohem Maße vom Adaptationszustand abhängig, da gerade hier die augenscheinlichsten Veränderungen während des Überganges von Hell- zur Dunkelphase und umgekehrt auftreten. In der klassisch hell adaptierten Retina liegen die Zapfen, deren Myoide in diesem Zustand kontrahiert sind, vitreal der Stäbchen. Das Pigmentepithel bildet ausgedehnte, mit Melaningranula gefüllte Ausläufer nach vitread, die die Zapfenaußenglieder ringförmig umschließen. Der Großteil des Heterochromatins der Zapfenkerne liegt vitreal der OLM. Die Stäbchenmyoide hingegen sind verlängert, wodurch die Stäbchenaußenglieder bis weit ins Pigmentepithel ragen. Im Laufe der Dunkeladaptation kehrt sich dieser Befund um. Die Stäbchenmyoide kontrahieren sich, sodass die Stäbchen nun überwiegend vitreal der Zapfen zu liegen kommen. Die Zapfenmyoide hingegen verlängern

sich. Dadurch reichen die Außenglieder weit ins Pigmentepithel, das seine Ausläufer zurückzieht, wobei sich die Melaningranula nun skleral konzentrieren. Der überwiegende Teil des Heterochromatins der Zapfenkerne befindet sich nun skleral der OLM. Darüberhinaus fanden Wagner & Ali (1977) in Zusammenhang mit retinomotorischen Bewegungen Veränderungen an den „synaptic Ribbons“ der Zapfensynapsen.

Innere Retina

Die **innere Körnerschicht** wird durch die Perikaryen der Sekundärneuronen, also Horizontalzellen, Bipolaren und Amakrinen, gebildet. Die Nuclei der einzelnen Neuronentypen sind dabei in verschiedenen Lagen angeordnet, wobei die Kerne der Horizontalzellen eher skleral, die der Bipolaren mittig und die Amakrinenkerne eher vitreal zu finden sind. Die axonalen Fortsätze von Bipolaren und Amakrinen sind innerhalb der **inneren plexiformen Schicht** mit den Dendriten der **Ganglienzellen** verschaltet, deren Axone die **Opticusfaserschicht** bilden. Zusammen mit weiteren Gliazellen geht daraus der Tractus opticus hervor. Die Stelle, an der der Sehnerv das Auge verlässt, ist frei von Photorezeptoren und wird daher je nach Ausprägung als blinder Fleck (Papille) oder optische Furche bezeichnet. Die **innere Grenzmembran** stellt die innerste der Retinaschichten dar und schließt die Retina zum Glaskörper hin ab. Auch in diesem Fall handelt es sich nicht um eine „echte“ Membran, sondern um die vitrealen Ausläufer der Müller'schen Zellen.

Stäbchen und Zapfen

An dieser Stelle soll noch etwas genauer auf die Feinstruktur und spektrale Empfindlichkeit der Stäbchen und Zapfen eingegangen werden, da sie eine entscheidende Rolle im Sehprozess spielen und im Mittelpunkt dieser Studie stehen.

Bei Stäbchen und Zapfen handelt es sich um zwei unterschiedliche Rezeptortypen, die zwar vom Grundaufbau her gleich angelegt sind, sich aber sowohl in Form und Ausdifferenzierung einzelner Kompartimente, als auch in ihrer spektralen Empfindlichkeit und somit Funktion deutlich unterscheiden (Abb. 8C-E). So dienen die Zapfen dem sogenannten photopischen Sehen (Sehen bei höheren Lichtintensitäten und Farbsehen), während die Stäbchen aufgrund ihrer größeren Empfindlichkeit für das skotopische Sehen (Sehen bei niedrigen Lichtintensitäten) verantwortlich sind. Stäbchen zeigen in der Regel keine regelmäßige Anordnung oder Muster innerhalb der Retina. Ausnahmen hiervon sind in Collin & Collin

(1998) und Collin et al. (1998) beschrieben. Die Zapfen bilden dagegen in der Regel Muster mit hohem Ordnungsgrad und sich mehr oder weniger regelmäßig wiederholenden Elementen. Ausnahmen von der typischen Duplexretina, in der bei diurnalen Knochenfischen die Stäbchen in der Regel deutlich zahlreicher sind als die Zapfen, bilden zum einen rein tagaktive Tiere wie z.B. Präriehunde, deren Retinae fast ausschließlich Zapfen enthalten. Zum anderen lassen sich auch rein nachtaktive Tiere, wie z. B. Igel oder Gecko, aber auch Knochenfische finden, deren Retina fast ausschließlich Stäbchen enthält. Diese können bei manchen Arten in mehreren Ebenen übereinander angeordnet sein, was als „multiple bank Retina“ bezeichnet wird (Locket 1977; Heß et al. 1998a). Die Photorezeptoren können nicht nur zwischen verschiedenen Arten beträchtliche Unterschiede hinsichtlich Größe, Anordnung und Aussehen aufweisen, auch innerhalb der verschiedenen Regionen eines Auges variieren diese Parameter bisweilen beträchtlich. Allerdings zeigen sowohl das Repertoire von Photorezeptoren, als auch die Musterausbildung eine bemerkenswerte Artspezifität (Engström 1961; Borwein 1981).

Stäbchen

Die Außenglieder der Stäbchen besitzen eine zylindrische Form und sind in der Regel relativ lang und schlank. Sie sind mit dicht gestapelten sogenannten „Disks“ gefüllt, die im Gegensatz zu den Zapfen bis auf einen kleinen Bereich an der Basis des Außengliedes, nicht mit der extrazellulären Matrix in Verbindung stehen (Cohen 1968). Aus diesem Grund flottieren Stäbchendisks, abgeschnürt von der Plasmamembran aber noch davon umgeben, mehr oder weniger frei innerhalb des Außengliedes. Ein weiteres Kennzeichen der Stäbchendisks sind Membraneinschnürungen, sogenannte „Incisures“, deren Zahl und Dimension sehr stark zwischen den einzelnen Gruppen und Arten variiert. Stäbchen bilden ihre Disks sukzessive an der Basis des Außengliedes, von wo sie im Laufe ihres „Lebens“ nach sklerad wandern. Dort werden sie schließlich gruppenweise vom Pigmentepithel phagocytiert und in Phagosomen verdaut. Die Stäbchenellipsoide sind verhältnismäßig klein und enthalten nur relativ wenige Mitochondrien. Bisweilen sind am Übergang von Ellipsoid zu Außenglied sogenannte akzessorische Außenglieder oder „lateral Sacks“ zu beobachten (Yacob et al. 1977), Strukturen, die früher ausschließlich den Zapfen zugeschrieben wurden. Die meist ovalen Zellkerne der Stäbchen sind verhältnismäßig klein und sehr dicht gepackt. Darüber hinaus weisen sie eine hohe Elektronendichte auf. In der äußeren plexiformen Schicht enden die Stäbchensynapsen in der Regel etwas skleraler als die der Zapfen. Die von

der Gestalt her eher rundlichen „Spherules“ besitzen meist nur ein „synaptic Ribbon“ und sind ebenfalls relativ elektronendicht.

Die spektrale Empfindlichkeit der Stäbchenpigmente variiert sehr stark in Abhängigkeit vom Lebensraum und reicht von 475 bis 503nm bei marinen und 500 bis 540nm bei Süßwasserarten (Levine & MacNichol 1979), wobei vor allem bei anadrom und katadrom wandernden Fischen eine Verschiebung der spektralen Empfindlichkeit beobachtet wird (siehe Kap. 2.3). Die höhere Lichtempfindlichkeit der Stäbchen wird auf unterschiedlichem Wege erreicht. Zum einen besitzen sie, unter anderem aufgrund ihrer sehr langen Außenglieder, deutlich mehr Pigment als Zapfen, zum anderen wird die Empfindlichkeit durch additive Verschaltung (viele Stäbchen projizieren auf eine Ganglienzelle) stark erhöht.

Zapfen

Im Gegensatz zu den Stäbchen besitzen die Außenglieder der Zapfen eine eher gedrungene, nach skleral hin konisch zulaufende Form. „Zapfendisks“ entstehen durch Einstülpungen der Plasmamembran, die allerdings nicht abgeschnürt werden. Dadurch bleiben sie auf einer Seite zumeist auf voller Länge des Außengliedes mit der extrazellulären Matrix in Verbindung. Auch hier sind die Membranlamellen dicht übereinander horizontal geschichtet. Die Zapfeninnenglieder sind relativ groß und massiv. Ihre Ellipsoide sind dicht gefüllt mit Mitochondrien, die zum skleralen Ende hin meist größer und dichter werden. Bisweilen treten in diesem Bereich auch Öltröpfchen auf. Die Oberfläche der Innenglieder ist längs geriffelt. In diesen Rillen, die zum Außenglied hin ausgeprägter erscheinen, verlaufen peripher longitudinal angeordnete Mikrotubuli und Mikrofilamente. Skleral gehen die Ausläufer dieser Rillen in die sogenannten calycalen Fortsätze über, die das Außenglied kranzförmig umgeben. Wahrscheinlich haben sie eine stützende Funktion und spielen möglicherweise eine Rolle bei retinomotorischen Bewegungen (Pagh-Roehl et al. 1992). Lateral, am Übergang von Ellipsoid zu Außenglied im Bereich des verbindenden Ciliums, treten bisweilen mächtige akzessorische Außenglieder auf, die sich mehr oder weniger parallel zum Außenglied erstrecken und über deren Funktion bis heute spekuliert wird. Am vitrealen Ende des Innenglieds, im Bereich der OLM bilden Zapfen oft cytoplasmatische Ausläufer, „Fins“ genannt, die mit denen benachbarter Zellen zahnradartig in Kontakt treten. Generell findet sich in den Innengliedern der Zapfen eine Vielzahl an mikrotubulären und filamentösen Strukturen, die mit Verlängerungs- und Kontraktionsmechanismen im Rahmen der Retinomotorik in Verbindung gebracht werden (Warren & Burnside 1978; Burnside & Nagle 1983; Nagle et al. 1986). Die

Zapfenkerne sind relativ massiv und besitzen eine längliche Form. Ihre relative Position innerhalb der Retina variiert, da sie im Laufe der Hell-Dunkeladaptation durch die OLM hindurchtreten können. Im Gegensatz zu den Stäbchensynapsen sind „Zapfenpedicles“ eher pyramidenförmig, elektronenlichter und besitzen mehrere „synaptic Ribbons“.

Bei Knochenfischen können auf morphologischer Ebene verschiedene Zapfentypen unterschieden werden, die bei den meisten Arten unter bestimmten Voraussetzungen in regelmäßigen Mustern angeordnet sind. Hierbei lassen sich sowohl Einzel-, als auch Mehrfachzapfen differenzieren (Lyall 1957b; Engström 1963b; Ali & Anctil 1976). Darüber hinaus können die Zapfen auch gemäß ihrer spektralen Empfindlichkeit klassifiziert werden. Entgegen früherer Meinung ist die feste Zuordnung eines Zapfentyps zu einem bestimmten Bereich des Spektrums heute nicht mehr sinnvoll, da es Hinweise darauf gibt, dass innerhalb einer Retina morphologisch gleiche Zapfentypen ein unterschiedliches Absorptionsmaximum besitzen können und umgekehrt (Levine & MacNichol 1979).

Einzelzapfen

Die Einteilung der Einzelzapfen erfolgt primär ihrer Größe nach. So treten in der Regel lange und kurze Einzelzapfen auf, seltener auch sogenannte mittlere Einzelzapfen. Oft kommen auch verschiedene Einzelzapfentypen innerhalb einer Retina vor. Was die genaue Identifizierung der Einzelzapfen erschwert oder u. U. sogar unmöglich macht ist die Tatsache, dass die Zapfen im Rahmen retinomotorischer Bewegungen unterschiedliche Längen aufweisen und sich, abgesehen von der Größe, meist nur geringe morphologische Unterschiede finden. Spektral gesehen besitzen die Einzelzapfen ihre maximale Empfindlichkeit eher im kürzerwelligen Bereich (UV, blau) (Levine & MacNichol 1979; Bowmaker & Kunz 1987; Bowmaker et al. 1991; Loew & Wahl 1991; Robinson et al. 1993), in Ausnahmefällen aber auch im längerwelligen Bereich (rot, grün) des Spektrums (Marc & Sperling 1976a,b).

Mehrfachzapfen

Mehrfachzapfen lassen sich in Doppel-, Dreifach- und sogar Vierfachzapfen unterteilen, die entsprechend aus zwei bis vier individuellen Zellen bestehen, die auf der ganzen Länge ihrer Innenglieder über „tight Junctions“ fest miteinander verbunden sind. In diesem Bereich treten auch die sogenannten „subsurface Cisternae“ auf. Dabei handelt es sich um membranöse Anlagerungen in der Kontaktzone der jeweiligen Mehrfachzapfenpartner, die wahrscheinlich

von rauhem ER gebildet werden. Die Spekulationen über ihre mögliche Funktion reichen von elektrischer Isolierung (Berger 1967) bis hin zur Ermöglichung der Wahrnehmung von linear polarisiertem Licht (Novales Flamarique et al. 1998). Trotz ihrer engen räumlichen Beziehung stellen die einzelnen Partner physiologisch gesehen separate und selbständige Einheiten dar.

Von allen Mehrfachzapfen treten Doppelzapfen am häufigsten auf und bilden ein regelmäßiges Element in nahezu allen Mustertypen. Sind beide Doppelzapfenpartner morphologisch identisch, so spricht man von Zwillingzapfen oder gleichen („equal“) Doppelzapfen, weisen sie strukturelle oder Größenunterschiede auf, so spricht man von ungleichen („unequal“) Doppelzapfen (Engström 1963b; Bowmaker 1990). Spektral gesehen können morphologische Zwillingzapfen sowohl gleiche, als auch unterschiedliche Absorptionsmaxima besitzen (Levine & MacNichol 1979; Burghardt et al. 1980), bei ungleichen Doppelzapfen weisen die beiden Partner in der Regel auch eine unterschiedliche spektrale Empfindlichkeit auf (Levine & MacNichol 1979). Generell erstreckt sich die spektrale Empfindlichkeit der Doppelzapfen je nach Art vom seltener kurzwelligem (blauen) bis in den langwelligem (roten) Bereich des Spektrums, wobei bereits auf interspezifischer Ebene deutliche Unterschiede auftreten können (Levine & MacNichol 1979; Lythgoe 1979; Bowmaker 1990).

Dreifach- und Vierfachzapfen wurden bislang in der Knochenfischretina nur sehr selten gefunden (Engström 1963b; Ali & Anctil 1976; Collins & MacNichol 1979; Reckel et al. 1999a,b). Das kann zum einen daran liegen, dass dieser Zapfentyp generell sehr wenig verbreitet ist. Wahrscheinlicher aber erscheint, dass Dreifachzapfen, da sie nur sporadisch in der Retina auftreten und auch nur in Tangentialschnitten erkannt werden können, bei oberflächlicher Betrachtung übersehen werden und doch häufiger sind.

2.3 Spezielle Anpassungen des visuellen Systems von Knochenfischen in

Abhängigkeit von Umwelt und Lebensweise

Wie bereits angedeutet können bei Knochenfischen zum Teil sehr ausgeprägte Anpassungen von Auge, Retina und spektraler Empfindlichkeit an die im Lebensraum herrschenden Lichtbedingungen beobachtet werden. Dabei spielt ohne Zweifel auch die Lebens- und Ernährungsweise der jeweiligen Vertreter eine entscheidende Rolle. Die in diesem Kapitel

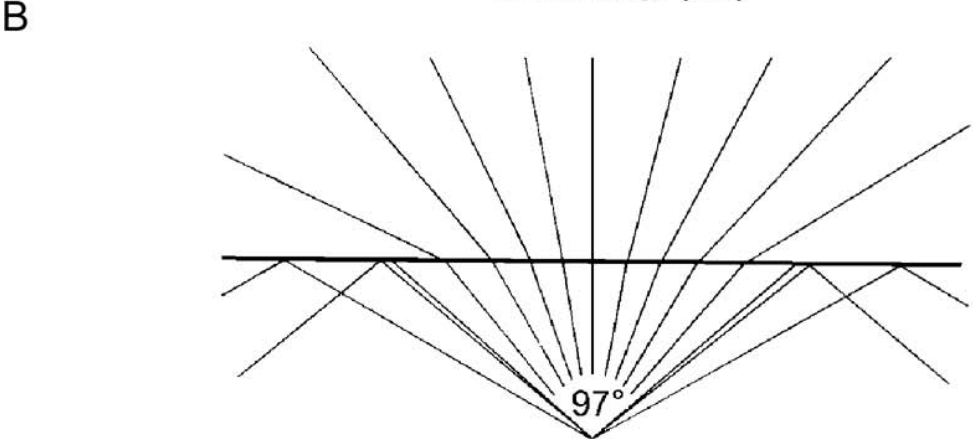
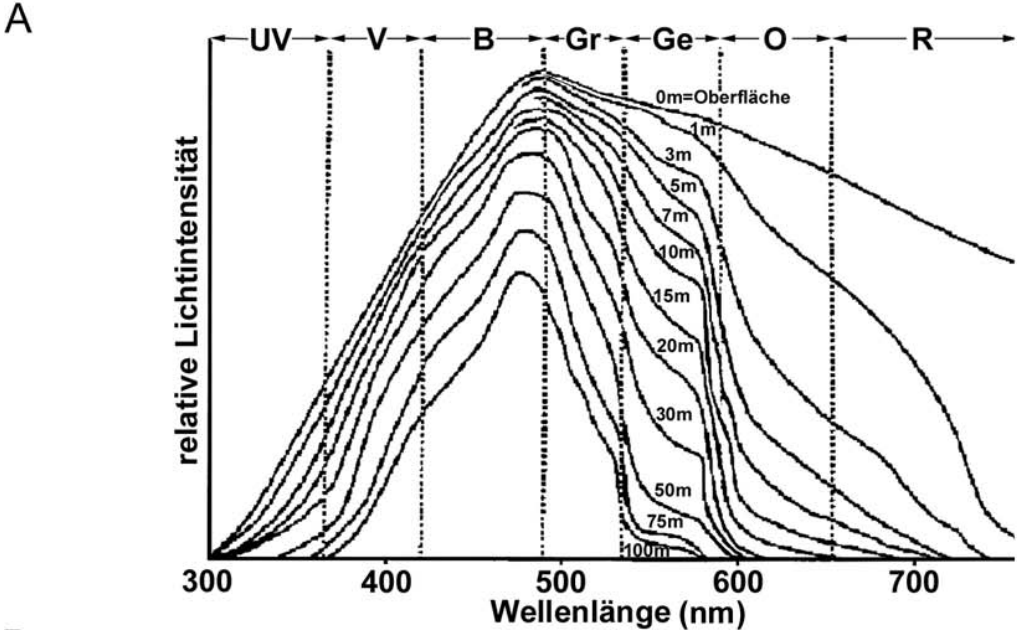
aufgeführte Zusammenstellung erhebt keinerlei Anspruch auf Vollständigkeit. Aufgrund der großen Vielfalt kann und soll sie vielmehr nur einen kleinen Einblick darüber geben, welche Entwicklungen möglich und verwirklicht sind, um den Anforderungen der Umwelt zu begegnen.

Grundsätzlich wird, wie in der Photographie auch, die Qualität eines visuellen Systems und damit die Güte der produzierten Bilder durch Auflösungsvermögen und Lichtempfindlichkeit bestimmt. Diese zwei Parameter stellen allerdings unterschiedliche konkurrierende Anforderungen an den dioptrischen Apparat und die Retina, weshalb sich beide Anforderungen gleichzeitig nicht ohne weiteres optimieren lassen. Eine Verbesserung des Auflösungsvermögens wird zwangsläufig zu Lasten der Lichtempfindlichkeit gehen und umgekehrt, sodass die einzelnen Anpassungen oft Kompromisse darstellen (Wehner & Gehring 1990). Darüber hinaus können störende Einflüsse von außen, wie zum Beispiel Streulicht, die Bildqualität negativ beeinträchtigen und müssen möglichst minimiert werden.

Während bei Tag ausschließlich die Sonne als Lichtquelle dient, kommen nachts, allerdings mit deutlich geringerer Lichtintensität, Erdleuchten sowie Mond- und Sternenlicht in Betracht, in der Tiefsee ausschließlich Biolumineszenz.

Im Gegensatz zum Land erfährt das Licht unter Wasser einschneidende Veränderungen. Die Tatsache, dass Wasser einfallendes Licht um ein vielfaches stärker absorbiert als Luft hat zur Folge, dass selbst unter idealen Bedingungen (extrem klares Wasser, hoher Sonnenstand) Licht in für das Sehen ausreichenden Intensitäten maximal bis in Tiefen von 800-1000 m

Abb. 9: Lichtbedingungen unter Wasser. **A**, Diagramm zur Verdeutlichung der Abhängigkeit der relativen Lichtintensität von Wellenlänge und Wassertiefe (verändert nach Ali 1985); **B**, Schematische, idealisierte Darstellung der Lichtbrechung an einer ruhigen Wasseroberfläche. Die Berechnung erfolgte nach dem Snellius'schen Brechungsgesetz ausgehend von den Brechungsindices $n = 1$ für Luft und $n = 1.33$ für Wasser. Unter diesen Voraussetzungen ergibt sich ein Grenzwinkel für Totalreflexion von 97° . Das bedeutet, dass ein Lebewesen, wenn es im Wasser nach oben blickt, die Welt außerhalb des Wassers durch ein rundes Fenster unter einem Öffnungswinkel von 97° sieht (verändert nach Lythgoe 1979); **C**, Unterwasseraufnahme des Snellius'schen Fensters bei nahezu glatter Wasseroberfläche (aus Lythgoe 1979); **D**, Unterwasseraufnahme des Snellius'schen Fensters aus 3m Tiefe bei leicht bewegtem Wasser. Beachte, dass die Grenze zwischen hellerem Zentrum und dunklerer Peripherie zu verschwimmen beginnt.



(Mondlicht bis ca. 600m) vordringen kann (Lythgoe 1980). Folglich steht mit zunehmender Tiefe den Organismen immer weniger Licht zur Verfügung. Darüber hinaus absorbiert das Wasser mit zunehmender Tiefe selektiv bestimmte Wellenlängen und wirkt dadurch wie ein Monochromator. So kann Rot maximal bis zu einer Tiefe von 3-4 m wahrgenommen werden, in größeren Tiefen dagegen erscheint diese Farbe schwarz (vgl. Abb. 9A).

Der wichtigste Faktor, der die Lichtqualität und damit die Sicht unter Wasser entscheidend beeinträchtigt ist die Streuung. Dafür sind sowohl gröbere Partikel wie Sand oder Plankton verantwortlich, aber auch winzigste Partikel (Rayleigh-Streuung), durch die das einfallende Licht diffus in alle Richtungen gestreut wird. Die Folge davon ist gewissermaßen ein „Lichtschleier“, der sich über das Unterwasserbild legt und dadurch eine starke Verringerung des Kontrastes zwischen Objekten im Wasser und dem Hintergrund bewirkt (Lythgoe 1980). Darüber hinaus werden kürzere Wellenlängen (blau, UV) stärker gestreut als längere. Ebenso werden die Transmission, und damit die spektrale Zusammensetzung des Lichtes im Wasser, durch Phytoplankton und organische Schwebstoffe wie z. B. Gelbstoffe (Lythgoe 1988) beeinflusst. Aus diesem Grund erscheinen nährstoffreiche Gewässer grünlich, bisweilen sogar braun (v. a. Süßwasser), nährstoffarme Gewässer (z. B. offenes Meer) dagegen blau, da hier der stärker gestreute blaue Bereich des Spektrums kaum von Schwebstoffen herausgefiltert wird.

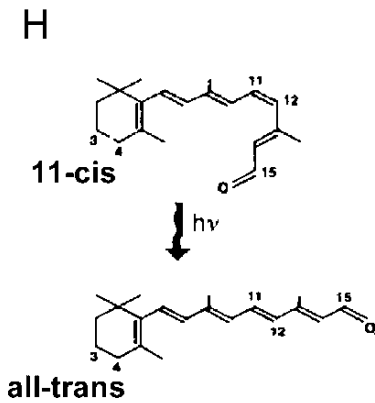
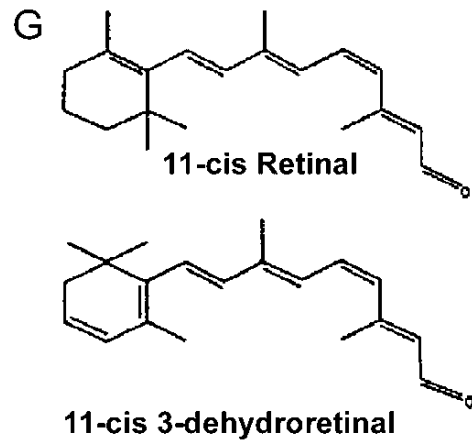
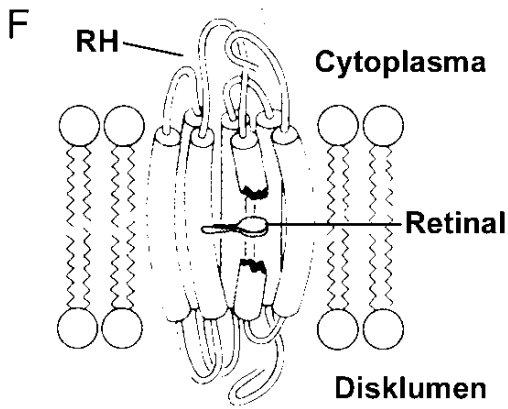
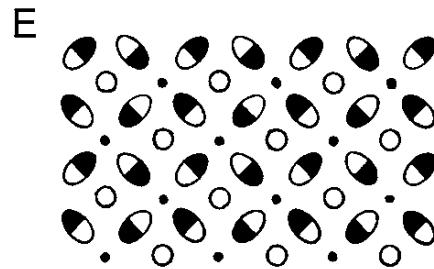
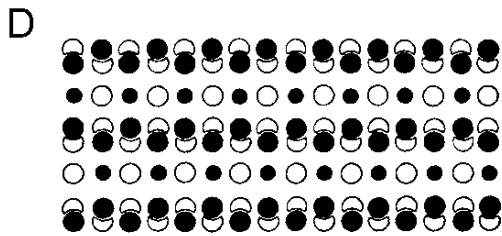
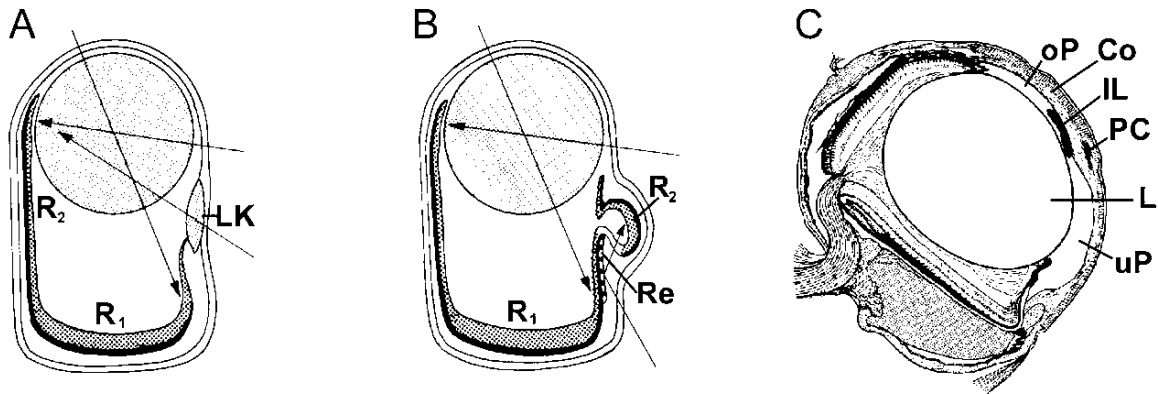
Blickt ein Lebewesen unter Wasser nach oben zur Wasseroberfläche, so ist sein Blick durch die Wasseroberfläche und damit auf die Überwasserszenerie auf ein kreisförmiges „Fenster“ mit 97° Öffnungswinkel beschränkt. Dieses Fenster ist das Resultat der Brechung des Lichtes an der Wasser/Luft-Grenze. Ab einem bestimmten Grenzwinkel von etwa 48.5° (variiert je nach Brechungsindex) wird Licht, das aus dem Wasser dringt, an der Unterseite der Wasseroberfläche totalreflektiert (Abb. 9B,C). Der Öffnungswinkel, und damit die Größe des Fensters, lassen sich nach dem Snellius'schen Brechungsgesetz berechnen. Deswegen bezeichnet man dieses Fenster auch als „Snellius'sches Fenster“. Bei extrem ruhigem und klarem Wasser erscheint der Übergang zwischen dem Inneren des Fensters mit höheren Lichtintensitäten und dem äußeren lichtschwächeren Bereich als scharfe Grenze (Abb. 9C). Mit zunehmender Tiefe oder bei bewegtem Wasser jedoch verschwimmt diese Grenze zusehends aufgrund der Streuung oder des Wellenganges (Abb. 9D).

Bereits auf **morphologischer Ebene** des Auges lassen sich zahlreiche Anpassungen beobachten, die zum Teil beträchtlich vom Grundaufbau eines typischen Teleostierauges abweichen können. Ein Beispiel hierzu sind die Teleskopaugen mesopelagischer Tiefsee-

fische (z.B. *Scopelarchus*, *Dolichopteryx*) (Abb. 10A,B). Teleskopaugen mit großer Pupille und großer kugelförmiger Linse dienen sowohl der Maximierung der generellen Lichtausbeute als auch der Erhöhung der Empfindlichkeit gegenüber Schwachlichtquellen (Biolumineszenz) im Dämmerlicht der Tiefsee. Die dadurch auftretenden Nachteile (z. B. Verschlechterung der Sehschärfe, eingeschränktes Sehfeld) zugunsten der Lichtempfindlichkeit, werden zum Teil durch Sonderbildungen im Auge, wie zum Beispiel akzessorische Retinae oder zusätzliche Brechungsvorrichtungen cornealen Ursprungs (Linsenkissen), kompensiert (Bone & Marshall 1985; Collin et al. 1998).

Neben Anpassungen an die Schwachlichtbedingungen der Tiefsee erfordern Anpassungen an das Sehen über Wasser ebenfalls Umstrukturierungen des Auges. Das sogenannte Vieraugen *Anableps spec.* lebt knapp unter der Wasseroberfläche wobei der dorsale Teil des Auges aus dem Wasser ragt. Als Anpassung an das gleichzeitige Sehen über und unter Wasser sind sowohl die Pupille durch zwei pigmentierte Irislappen als auch die Cornea durch ein horizontales Pigmentband auf Höhe des Wassermeniskus zweigeteilt. Ein spezieller asphärischer Linsentyp ermöglicht scharfes Sehen über und unter Wasser, wobei über Wasser der dickere, stärker gekrümmte, dorsale Corneaabschnitt brechend wirkt, unter Wasser

Abb. 10: Anpassungen des visuellen Systems von Knochenfischen an Lebensweise und Umgebung. **A**, Schematischer frontaler Längsschnitt durch das Teleskopauge des mesopelagialen Tiefseefisches *Scopelarchus* (verändert nach Bone & Marshall 1985); **B**, Frontaler Längsschnitt durch das Teleskopauge des mesopelagialen Tiefseefisches *Dolichopteryx* (verändert nach Bone & Marshall 1985); **C**, Schematischer vertikaler Meridionalschnitt durch das Auge von *Anableps tetrophthalmus* (verändert nach Fiedler 1991); **D, E**, Schematisierte Darstellung eines Reihen- (**D**) und eines Viereckmusters (**E**), bestehend aus Doppelzapfen und kurzen, bzw. langen Einzelzapfen (aus Engström 1963b); **F**, Lage eines Rhodopsinmoleküls in der Diskmembran (verändert nach Wehner & Gehring 1990); **G**, Molekülstruktur von Retinal und 3-Dehydro-Retinal (verändert nach Bowmaker 1990); **H**, Isomerisierung von 11-cis-Retinal in die all-trans-Form ausgelöst durch Licht (aus Wehner & Gehring 1990); **I**, Absorptionsmaxima der Sehpigmente vom echten Bonito (*Katsuwonus pelamis*) und Mahi Mahi (*Coryphaena hippurus*) in Abhängigkeit der verschiedenen Jagdstrategien (verändert nach Lythgoe 1979). *Co* Cornea, *IL* Irislappen, *L* asphärische Linse, *LK* Linsenkissen, *oP* obere Pupillenöffnung, *PC* Pigmentstreifen in der Cornea, *R₁* Hauptretina, *R₂* akzessorische Retina, *Re* Reflektor, *uP* untere Pupillenöffnung.



Coryphaena hippurus
(Mahi Mahi)
 $\lambda_{\max} = 521 \text{ nm}, 499 \text{ nm}, 469 \text{ nm}$

Katsuwonus pelamis
(echter Bonito)
 $\lambda_{\max} = 483 \text{ nm}$

hingegen die Linse (Abb. 10C) (Borwein & Hollenberg 1973).

Eine weitere, nicht ganz so auffällige, aber eminent wichtige Anpassung stellt der Besitz von Gelbfiltern durch Einlagerung von Pigmenten in die Linse oder die Cornea dar. Zum einen vermindern Gelbfilter die chromatische Aberration (Sivak & Bobier 1978a,b), zum anderen den Anteil an kurzwelligem Licht (blau, UV), der in das Auge eindringt. So schützen sie speziell bei oberflächennah lebenden Fischen die Retina vor möglichen UV-Schäden (Douglas & Marshall 1999), darüber hinaus verbessern sie das optische Bild durch Reduzierung des im Auge am stärksten gestreuten Bereichs des Spektrums (Fernald 1988; Thorpe et al. 1993; Losey et al. 2000). Bei in tieferen Wasserschichten lebenden Fischen werden Gelbfilter in einem anderen Zusammenhang diskutiert. Viele Fischarten versuchen ihre selbst in mehreren hundert Metern Tiefe gegen die Wasseroberfläche noch relativ gut sichtbare Silhouette aufzulösen. In tieferem Wasser wird dies durch nach unten gerichtete, Leuchtorgane bildende Biolumineszenzlichtquellen erreicht, die das Tageslicht imitieren. Gelbfilter bewirken nun möglicherweise eine Kontrastverstärkung zur Kompensation dieser nach unten gerichteten Tarnung (Fernald 1988) und ermöglichen es beispielsweise einem Räuber seine potentielle Beute besser zu erkennen. Eine Zusammenfassung dieses Themenbereiches findet sich in Douglas & Marshall (1999).

Anpassungen auf **retinaler Ebene** sind in der Regel nur unter dem Mikroskop zu erkennen. Eine Charakteristik der Retina, die bei vielen Knochenfischen zu beobachten ist, ist die Anordnung der Zapfen in Mustern hohen Ordnungsgrades, in sich mehr oder weniger regelmäßig wiederholenden Einheiten. Dabei treten bisweilen deutliche regionale Unterschiede innerhalb der Retina hinsichtlich Zapfentypen, Muster und Zapfendichten auf. Über die tatsächliche Funktion der Musterbildung kann letztendlich nur spekuliert werden. Allerdings existieren mehrere einleuchtende Erklärungsansätze. Zapfenmuster treten in der Regel bei Gruppen auf, die aktive Prädatoren sind und sich überwiegend visuell orientieren (Lyall 1957b; Ahlbert 1976). Die hochbrechende und kurzbrennweitige Linse liegt aber relativ dicht an der Netzhaut. Um trotzdem ein genügend großes Auflösungsvermögen und damit Sehschärfe zu erzielen ist es unumgänglich, die Photorezeptoren möglichst effizient dicht gepackt anzuordnen, was durch Musterbildung erreicht wird. Ebenso gewährleisten Muster eine regelmäßige Verteilung der verschiedenen Zapfentypen mit ihren unterschiedlichen spektralen Eigenschaften innerhalb der Retina (Fernald 1989). Die am häufigsten vorkommenden Mustertypen sind Reihen- und Viereckmuster, in denen die verschiedenen Zapfentypen in unterschiedlichen Verhältnissen zueinander auftreten können

(Abb. 10D,E). Speziell das Viereckmuster wird in Verbindung mit Kontrastverstärkung (Ahlbert 1976) und einer Verbesserung des Bewegungssehens bzw. der Sehschärfe gebracht (Lyll 1957b; Engström 1963a; Bathelt 1970; Kunz et al. 1985; Collin & Collin 1999), da es bevorzugt in Regionen des Auges zu beobachten ist, die der Verarbeitung der visuellen Reize aus den Hauptsehrichtungen dienen. Diese Bereiche weisen dann in der Regel auch die höchsten Zapfendichten auf, die Grundvoraussetzung für ein erhöhtes Auflösungsvermögen. Findet sich in diesen Regionen zusätzlich eine erhöhte Ganglienzellichte und Dicke der inneren Körnerschicht, so bezeichnet man diesen Bereich höchsten Auflösungsvermögens als Area, die auch bandförmig angelegt sein kann (Munk 1970; Collin & Pettigrew 1988b).

Die meisten Knochenfische können die Menge des einfallenden Lichtes nicht über die Iris regulieren. Aus diesem Grund weisen diurnale Vertreter in der Regel eine ausgeprägte Retinomotorik auf, wie sie bereits in Kapitel 2.2.2 beschrieben wurde. Zweck des Wechsels der räumlichen Anordnung von Stäbchen und Zapfen ist es unter anderem, den unter den jeweiligen Lichtbedingungen am besten geeigneten Photorezeptortyp im Lichtweg zu positionieren und durch Abschirmung des weniger geeigneten Typs das Signal-Rausch-Verhältnis zu verbessern.

Eine nahezu unüberschaubare Vielfalt an Anpassungen zeigt sich auf **spektraler Ebene**. Bereits zwischen nahe verwandten Arten, die unterschiedliche Gewässertypen bewohnen, können beträchtliche Unterschiede hinsichtlich der spektralen Zusammensetzung ihrer Photorezeptorausstattung auftreten. Unter den zahlreichen ökologischen Einflüssen spielen dabei Lichtbedingungen im Habitat, Gewässereigenschaften sowie Ernährungsweise und Verhalten der jeweiligen Art eine entscheidende Rolle (Levine & MacNichol 1979; Bowmaker 1984). Grundvoraussetzung für das Farbsehen sind mindestens zwei verschiedene Photorezeptortypen mit unterschiedlichen spektralen Eigenschaften und entsprechender neuronaler Verschaltung (dichromatisches Sehen). Aus diesem Grund ist das monochromatische skotopische System der Stäbchen gewissermaßen farbenblind, da es lediglich Informationen über Helligkeitsunterschiede vermitteln kann. Tri- und tetrachromatisches Sehen wird gedeutet als Anpassung an Lebensräume, die ein breites Spektrum beinhalten (Bowmaker 1990).

Abbildung 10F vermittelt eine Vorstellung davon, wie Sehpigmente als integrale Membranproteine in den Disks angeordnet sind. Chemisch gesehen lassen sich die Sehpigmente als Chromoproteine klassifizieren, die sowohl aus einer Proteinkomponente (Opsin) als auch aus einer auf Vitamin A basierenden chromophoren Gruppe bestehen.

Hierbei unterscheidet man zwei große Klassen von Sehpigmenten. Bei den Rhodopsinen, deren Absorptionsmaxima eher zum kürzerwelligen (blauen) Bereich des Spektrums hin verschoben sind, basiert die chromophore Gruppe auf Vitamin A1 (Retinal), bei den eher im längerwelligen (roten) Bereich absorbierenden Porphyropsinen dagegen auf Vitamin A2 (3-Dehydro-Retinal) (Abb. 10G) (Bridges & Yoshikami 1970; Bowmaker 1990). Während Rhodopsine unter Vertebraten weit verbreitet sind, sind Porphyropsine auf einige Knochenfische, Amphibien und aquatische Reptilien beschränkt. Das Absorptionsmaximum eines Sehpigmentes wird im wesentlichen von der Aminosäuresequenz des Opsins und der damit verbundenen Natur der Elektronenbindung zwischen Opsin und chromophorer Gruppe bestimmt (Bowmaker 1990). Trifft ein Photon auf das Pigmentmolekül, erfährt das Rhodopsin, genauer gesagt dessen chromophore Gruppe, eine Konformationsänderung durch Isomerisierung der 11-cis in die all-trans Form (Abb. 10H). Dadurch wird eine Enzymkaskade gestartet, die über viele Zwischenschritte durch Hydrolyse von cGMP letztendlich zu einem Verschluss der Na⁺ Kanäle und damit zu einer Hyperpolarisation führt.

Neben Pigmenten, deren Absorptionsmaxima genau der maximalen Transmission des Wassers bei dieser Wellenlänge entsprechen (v. a. Tiefseefische), finden sich aber auch bei vielen Flachwasserarten Photorezeptoren, deren maximale spektrale Empfindlichkeit gegenüber der maximalen Transmission des Wassers bei dieser Wellenlänge etwas verschoben ist. Lythgoe (1979) deutet dies als Anpassung an die speziellen Lichtverhältnisse im flacheren Wasser, unter denen insbesondere helle Objekte (z.B. Beutefische) vor einem hellen Hintergrund erkannt werden müssen. Die dafür notwendige Kontrastverstärkung wird durch die leichte Verschiebung des Absorptionsmaximums der Sehpigmente erreicht. Für das Erkennen einer dunklen Silhouette gegen einen hellen Hintergrund dagegen oder für das Sehen auf größere Entfernungen *durch* das Wasser sind dem Spektrum des Hintergrundlichtes angepasste Sehpigmente besser geeignet. Dementsprechend sind die Sehpigmente verschiedener Arten oft den jeweiligen Jagdstrategien angepasst. Während zum Beispiel der Mahi Mahi (*Coryphaena hippurus*) zumeist sechs bis maximal 15 Meter unter der Wasseroberfläche jagt und seine Beute horizontal attackiert (helles Objekt vor hellem Hintergrund!), stößt der echte Bonito (*Katsuwonus pelamis*) von unten (aus 70m und mehr) nach schräg oben zu, sieht seine Beute folglich als Silhouette (Abb. 10I). Beim echten Bonito wurde ein dem Hintergrundlicht angepasstes Pigment mit $\lambda_{\max} = 483\text{nm}$ extrahiert, beim Mahi Mahi dagegen drei verschiedene mit $\lambda_{\max} = 521\text{nm}$, 499nm und 469nm , von denen das 521nm Pigment mit „verschobenem“ Absorptionsmaximum zur Erkennung von hellen Objekten in

Oberflächennähe dienen soll (McFarland & Munz 1975b; Lythgoe 1979). Aufgrund der spektralen Eigenschaften des Wassers besitzen Süßwasserfische überwiegend auf Porphyropsin basierende Pigmente, da dieses eher im längerwelligen Bereich absorbiert, marine Fische dagegen normalerweise auf Rhodopsin basierende, da dieses eher im kürzerwelligen Bereich absorbiert (Lythgoe 1979). Allerdings treten auch Rhodopsin-Porphyropsin Mischungen auf. Solche Pigmentmischungen sind vor allem bei Arten zu beobachten, die im Laufe ihres Lebenszyklus ausgedehnte katadrome oder anadrome Wanderungen unternehmen, wie zum Beispiel Lachs, Neunauge oder Aal. So besitzt der Gelbaal, wie er in seiner Süßwasserphase bezeichnet wird, eine Stäbchen-Pigmentkombination bestehend aus einem 523nm (Porphyropsin)/501nm (Rhodopsin) Paar, wobei das 523nm Pigment dominiert. Bei den in die Sargassosee abwandernden Blankaalen dagegen ist eine Verschiebung des Absorptionsmaximums nach 482–501nm zu beobachten, eine spektrale Empfindlichkeit, wie sie sonst nur bei Stäbchen mesopelagialer Tiefseefische zu beobachten ist. Dieser Wechsel wird zum einen dadurch erreicht, dass das Porphyropsin-Rhodopsin Verhältnis sich zugunsten des Rhodopsins verschiebt, zum anderen wird zusätzlich ein neues Stäbchenopsin gebildet (Beatty 1975; Munz & McFarland 1977; Hope et al. 1998). Generell ist zu bemerken, dass das Rhodopsin/Porphyropsin Verhältniss von vielerlei Faktoren wie Jahreszeit, Lichtbedingungen, Alter und Hormonen abhängig ist (Kusmic & Gualtieri 2000).

2.4 Bereits erfolgte Untersuchungen am Sehsystem der Atheriniformes

Obwohl die Vertreter der Atheriniformes nahezu weltweit und durchaus häufig anzutreffen sind, ist, mit wenigen Ausnahmen, über ihr Sehsystem, bzw. ihren Retinaaufbau noch vergleichsweise wenig bekannt. Das gilt insbesondere für die Vertreter der Unterordnungen Exocoetoidei und Atherinoidei. Lediglich Anctil & Ali (1970), bzw. Ali et al. (1973) befassten sich näher mit der Retinamorphologie zweier verschiedener Arten von fliegenden Fischen, respektive des Halbschnäblers *Hyporamphus unifasciatus*, und gingen dabei auch auf regionale Unterschiede ein. Waterman & Forward (1970) und Forward und Waterman (1973) wiesen erstmalig bei Wirbeltieren Polarisationssehen bei den Halbschnäblern *Zenarchopterus spec.* und *Dermogenys pusillus* nach. Alle anderen aktuelleren Publikationen, in denen Vertreter der Exocoetoidei, bzw. Atherinoidei erwähnt werden (Engström 1963b; Ali & Anctil

Tab. 1: Überblick bereits erfolgter morphologischer und spektraler Untersuchungen an der Netzhaut von Atheriniformes.

A Area, **DZ** Doppelzapfen (**g** gleich, **u** ungleich), **Els** Ellipsosomen, **EZ** Einzelzapfen (**l** lang, **k** kurz), **FV** Feldversuch, **hbFA** horizontale bandförmige Area, **hZd** höchste Zapfendichte (**N** nasal, **LM** Lichtmikroskopie, **MSP** Mikrospektrophotometrie, **Öl** „Öltropfen“, **Pol** „+“ Polarisationssehen nachgewiesen, **RE** Retinaextraktion, **RM** Reihemuster, **St** Stäbchen **T** temporal, **TEM** Transmissionselektronenmikroskopie, **V** ventral, **VM** Viereckmuster (**p** peripher, **z** zentral), **VT** ventro-temporal.

Zahlenangaben: λ_{\max} des jeweiligen Pigmentes, bzw. Retinaextraktes, **A₁** Pigment auf Vitamin A₁ basierend

Familie	Art(en)	Autor(en)	Methode	Befunde
Belonidae	<i>Belone spec.</i>	Hannover (1843)	LM	St
	<i>Belone belone</i>	Friis (1879)	LM	EZ, DZ
	<i>Belone belone</i>	Engström (1963b)	LM	EZ, uDZ
	<i>Strongylura timucu</i>	Ali & Anctil (1976)	LM	St, EZ, DZ, VM, Öl?
	<i>Strongylura incisa</i>	Munz & McFarland (1973)	RE	501nm (A ₁)
	<i>Xenetodon cancellus</i>	Levine & MacNichol (1979)	MSP	St (503 nm), uDZ (533nm, 571nm)
Scomberesocidae	<i>Cololabis adocetus</i>	Munz & McFarland (1973)	RE	497 nm (A ₁)
Exocoetidae	<i>Exocoetus volitans</i> , <i>Fodiator acutus</i>	Anctil & Ali (1970), Ali & Anctil (1976)	LM	St, EZ, DZ (g, u), RM-VM, Öl?, A: T-VT
	<i>Cypselurus simus</i>	Munz & McFarland (1973)	RE	475 nm (A ₁)
	<i>Parexocoetus mento</i> , <i>P. brachypterus</i>	Munz & McFarland (1973)	RE	499 nm (A ₁)
Hemiramphidae	<i>Hyporamphus unifasciatus</i>	Ali et al. (1973), Ali & Anctil (1976)	LM	St, EZ, gDZ, hZd: N
	<i>Hemiramphus saltator</i>	Ali & Heumann (1970)	RE	A ₁
	<i>Zenarchopterus dispar</i> , <i>Z. buffoni</i>	Waterman & Forward (1970)	FV, LM	Pol „+“, gDZ
	<i>Dermogenys pusillus</i>	Forward & Waterman (1973)	FV	Pol „+“
Atherinidae	<i>Austromenidia spec.</i>	Engström (1963b), Ali & Anctil (1976)	LM	St, kEZ, DZ (g, u)
	<i>Atherinops affinis</i>	Ali & Wagner (1975b)	RE	508 nm (A ₁)

Familie	Art(en)	Autor(en)	Methode	Befunde
	<i>Telmatherina spec.</i>	Levine & MacNichol (1979), Kusmic & Gualtieri (2000)	MSP	St (507 nm), uDZ (426 nm, 535 nm)
	<i>Menidia menidia</i>	Novales Flamarique & Hárosi (1999)	MSP	St (511 nm), lEZ (410nm), kEZ (365nm), gDZ (580nm), uDZ (472 nm, 580 nm), Els
Melanotaeniidae	<i>Melanotaenia maccullochi</i>	Levine & MacNichol (1979)	MSP	uDZ (517nm, 573 nm)
	<i>Melanotaenia nigrans</i>	Ali & Wagner (1975b)	RE	501 nm (A ₁)
Poeciliidae	<i>Poecilia reticulata</i>	Müller (1951,1952), Engström (1963b), Berger (1966) Wagner (1972), Kunz (1980)	LM, TEM	St, EZ (k, l), DZ (g, u), VM, Öl
	<i>Poecilia reticulata</i>	Levine & MacNichol (1979)	MSP	St (505nm), EZ (411 nm), gDZ (551nm), uDZ (551 nm, 472 nm)
Cyprinodontidae	<i>Fundulus heteroclitus</i>	Munk (1970), Ali & Anctil (1976), Anctil & Ali (1976)	LM, TEM	St, EZ (k, l), uDZ, VM, Öl, hbfA: V
	<i>Fundulus heteroclitus</i>	Levine & MacNichol (1979)	MSP	EZ (415 nm), uDZ (468 nm, 570 nm)
	<i>Fundulus heteroclitus</i>	Novales Flamarique & Hárosi (2000)	LM, TEM, MSP	St (503 nm), kEZ (363nm), lEZ (400nm), uDZ (463 nm, 563 nm), gDZ (563 nm), RM-VM, Els, hZd: V (z)
Anablepidae	<i>Anableps tetrophthalmus</i>	Wagner (1972), Ali & Anctil (1976)	LM	St, EZ (k, l), DZ, VM, Öl
	<i>Anableps anableps</i>	Borwein & Hollenberg (1973)	LM, TEM	St, EZ (l, k), DZ (g, u?), RM (p) -VM (z), Öl
	<i>Anableps anableps</i>	Avery & Bowmaker (1982)	MSP	St (506 nm), EZ (409 nm), uDZ (463 nm, 576 nm), gEZ (576 nm), Els
	<i>Anableps spec.</i>	Ali & Wagner (1975b)	RE	506 nm (A ₁)
Oryziatidae	<i>Oryzias latipes</i>	Satoh et al. (1999)	LM	St, EZ (k, l), uDZ, VM
	<i>Oryzias spec.</i>	Levine & MacNichol (1979), Kusmic & Gualtieri (2000)	MSP	St (504 nm), uDZ (456 nm, 576 nm)

1976; Kusmic & Gualtieri 2000), stellen Zusammenfassungen dar, deren Aussagen sich zum Teil auf Arbeiten aus dem vorletzten Jahrhundert stützen.

Relativ gut untersucht hingegen ist die Netzhaut bestimmter Vertreter der Cyprinodontoidei wie dem Guppy *Poecilia reticulata* (Müller 1951, 1952; Berger 1966; Wagner 1975; Yacob et

al. 1977; Kunz 1980; Kunz 1983; Kunz & Ennis 1983; Kunz et al. 1983), dem Vieraugenfisch *Anableps* (Wagner 1972; Borwein & Hollenberg 1973; Avery & Bowmaker 1982) und Kärpflingen der Gattung *Fundulus* (Munk 1970; Wagner 1972; Novales Flamarique & Hárosi 2000), da sie, vor allem der Guppy, als „Modellorganismen“ für die Klärung verschiedener Fragestellungen geeignet erschienen. Auch sie werden zum Teil in einigen Reviews besprochen (Engström 1963b; Ali & Anctil 1976; Kusmic & Gualtieri 2000).

Viele der in der Vergangenheit durchgeführten, zum Teil hervorragenden Untersuchungen an der Knochenfischnetzhaute lassen leider nur selten vergleichende Schlussfolgerungen zu. Ursache hierfür ist sicherlich die Tatsache, dass zu dieser Zeit noch relativ wenig über die äußeren Faktoren bekannt war, die das Erscheinungsbild der Netzhaut beeinflussen. So fehlen oft wichtige Angaben über Alter und Adaptationszustand der Tiere. Gravierender jedoch sind die zumeist fehlenden Angaben über die Region, aus der das untersuchte Retinastück stammt, sowie unklare oder widersprüchliche Aussagen über Muster oder Photorezeptortypen. Gerade aber bei den großen regionalen Unterschieden innerhalb der Retina ist eine genaue Ortsbezeichnung unerlässlich, sollen die einzelnen Befunde miteinander verglichen werden und reproduzierbar bleiben.

Tabelle 1 stellt eine Zusammenfassung der bisher erfolgten morphologischen und spektralen Untersuchungen an der Retina von Exocoetoidei und Atherinoidei sowie der wichtigsten Arbeiten an den Cyprinodontoidei und den dabei erhaltenen Ergebnissen dar. Dabei fällt auf, dass zum einen vergleichsweise wenig TEM-Studien über die Retina der Atheriniformes existieren, und zum anderen in der Regel nur Teilaspekte wie Morphologie *oder* Spektrum *oder* Feinstruktur stichpunktartig bei einzelnen Arten untersucht wurden. Aus diesem Grund verfolgt diese Untersuchung folgende grundlegende Ziele:

- Erstellung einer möglichst umfassenden Retinadokumentation von Vertretern der Atheriniformes, insbesondere der Exocoetoidei und Atherinoidei, die alle gängigen Parameter wie Retinagesamtmorphologie, Feinstruktur, spektrale Empfindlichkeit, regionale Unterschiede sowie Adaptationszustand und Alter berücksichtigt und somit die „Lücke“ Atheriniformes schließt.
- Aus Punkt eins resultierend, Lieferung von Datenmaterial, dessen Aussagen jederzeit nachvollziehbar und reproduzierbar sind, und somit auch für spätere oder weitergehende vergleichende Untersuchungen herangezogen werden können.

- Etablierung der NBT-Methode für die Atheriniformes, bzw. Anpassung und Optimierung der Versuchsparameter.
- Deutung der Befunde unter Berücksichtigung phylogenetischer und vor allem ökologischer Zusammenhänge, wie Lebensraum, Lichtverhältnisse im Habitat oder Fressverhalten („ökologische Funktionsmorphologie“).

Doch sollte einem von Anfang an klar sein, dass eine vergleichende und umfassende Arbeit wie diese trotz allen Bemühens nie den Anspruch auf Vollständigkeit erheben kann. Zu vielfältig sind die verschiedenen Anpassungen, als dass man alle Vertreter berücksichtigen könnte. Manchmal scheitert die Untersuchung einer Gruppe bisweilen schon an der Frage der Materialbeschaffung. Ebenso sollte man eines im Gedächtnis behalten: Es ist uns leider (noch) nicht möglich die Welt durch die Augen anderer Lebewesen zu sehen.

3. Material und Methoden

Eine genaue Aufstellung der unter den Punkten 3.2 und 3.3 verwendeten Chemikalien, Puffer und Lösungen sowie deren Zusammensetzung ist dem Anhang zu entnehmen.

3.1 Tiere und Bezugsquellen

Ein wichtiges Kriterium für die Auswahl der zu untersuchenden Arten einer Ordnung ist neben den wissenschaftlichen Aspekten nicht zuletzt ihre Verfügbarkeit. Gerade für eine aussagekräftige TEM-Untersuchung ist es zwingend notwendig, das Gewebe in möglichst frischem Zustand zu fixieren, um unerwünschte Artefakte aufgrund von Autolyseprozessen möglichst gering zu halten. Aus diesem Grund wurde bei marinen Arten, die einer genaueren TEM-Analyse unterzogen werden sollten, der Schwerpunkt auf Eigenfänge gelegt, um längere Liegezeiten, wie sie zum Beispiel auf Fischmärkten vorkommen, zu vermeiden. Die untersuchten Exemplare von *Atherina boyeri* wurden eigenhändig mit einer Köderfischsenke (Größe 1m², Maschenweite 6mm) gefangen, *Belone belone* mit der Schwimmerangel. Beide Arten wurden entweder an Ort und Stelle fixiert oder lebendig in geeigneten Hälterungen an das Ruder-Boskovic-Institut nach Rovinj gebracht, wo sie unter günstigeren Bedingungen fixiert werden konnten. Leider waren bei einigen anderen marinen Arten, die von dritter Hand gefangen und fixiert wurden, gewisse Verzögerungen von maximal einer Stunde nicht zu vermeiden. Die Ergebnisse zeigen jedoch, dass dies keine entscheidende Verschlechterung der Zellstrukturen, die für diese Fragestellung maßgeblich waren, bewirkte. So ist *Scomberesox saurus* im Herbst ein häufiger Beifang der Sardinenfischer in der Bretagne und konnte auf diesem Weg beschafft werden, die Halbschnabelhechte und Fliegenden Fische von den Fiji-Inseln wurden im Laufe von Versuchs-Netzfängen des dort ansässigen Institutes der University of the South Pacific erhalten.

Für Süßwasserarten bot sich der Bezug über den Aquarienfachhandel an, sodass die jeweiligen Exemplare im Zoologischen Institut gehalten werden konnten und je nach Bedarf in den gewünschten Adaptationszustand versetzt und frisch präpariert werden konnten. Leider war es nicht möglich Vertreter der zweiten Überfamilie der Phallostethoidea zu beschaffen, da diese auch über Großhändler nicht zu beziehen waren und diesbezügliche Kontaktanfragen zu Zoologischen Instituten des jeweiligen Herkunftslandes unbeantwortet blieben.

Zur Untersuchung besonderer Bildungen des Processus falciiformis im Augenbinnenraum war es möglich auf Material der Zoologischen Staatssammlung München zurückzugreifen, da hier nicht die Qualität der Feinstrukturhaltung ausschlaggebend war, sondern das Vorhandensein und die Ausbildung bestimmter pigmentierter Gewebeteile, die durch Konservierung in 70% Ethanol bzw. Aufbewahrung in Formol nicht in Mitleidenschaft gezogen wurden.

Die genauen Bezugsquellen bzw. Herkunftsorte der untersuchten Arten sind:

- Zoologische Staatssammlung München (**ZSM**), Münchhausenstr. 21, 81247 München, Dr. Frank Glaw.
- Mittelmeer, Kroatien, nördlicher Abschnitt der Bucht von Poreč.
- Golf von Biscaya, Frankreich, Bretagne, Concarneau, Kontaktadresse: Marie-Henriette Du Buit, Laboratoire de Biologie Marine du Collège de France – B.P. 225, F - 29182 Concarneau.
- Westpazifik, Fiji, Viti-Levu Island, Suva, Kontaktadresse: Stanley Flavel, University of the South Pazific, Laucala Campus, P.O. Box 1168, Suva, Fiji.
- Aquarium-Center Wildenauer, Lindwurmstr. 165, 80337 München, Stefan Beisler.

Die Bestimmung der mediterranen marinen Arten erfolgte nach Bauchot (1987), die der tropischen und subtropischen marinen Arten nach Smith & Heemstra (1986). Die aus dem Aquarienfachhandel bezogenen Exemplare wurden nach Sterba (1998) nachbestimmt.

Einen genauen Überblick über die in dieser Arbeit untersuchten Arten, deren Herkunft und Fixierung gibt Tabelle 2.

Die unterschiedlichen Fragestellungen erforderten eine differenzierte Vorgehensweise hinsichtlich Adaptationszustand und Zahl der verwendeten Exemplare.

Gesamtmorphologie, Feinstruktur und regionale Unterschiede innerhalb eines Auges

Wie aus zahlreichen Veröffentlichungen ersichtlich ist (Eigenmann & Shafer 1900; Engström 1961; Engström & Ahlbert 1963; Ahlbert 1969; Borwein 1981), weisen Retinamorphologie und Feinstruktur eine große innerartliche Konstanz auf. Zur Überprüfung dieser Aussage hinsichtlich der Atheriniformes wurden die Retinae mehrerer Vertreter einer Art, möglichst gleicher Größe und gleichen Alters, aus den Unterordnungen der Exocoetoidei (*B. belone*) und Atherinoidei (*A. boyeri*) untersucht. Dafür wurden je zwei Exemplare sehr genau und weitere

Tab. 2: Zusammenstellung der im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Vertreter der Atheriniformes.

L limnisch, **LM** Lichtmikroskopie, **M** marin, **MSP** Mikrospektrophotometrie, **NBT** Nitro-Blau-Tetrazoliumchlorid-Färbung, **PF** Untersuchung des Processus falciformis, **REM** Rasterelektronenmikroskopie, **TEM** Transmissionselektronenmikroskopie.

Stamm: Vertebrata
Klasse: Osteichthyes
Subdivision: Teleostei
Ordnung: Atheriniformes

		Art	Zahl	Adaptation	Technik/ Untersuchungs- Methode	Bezugsquelle/Herkunft	Fixierung
Unterordnung	Exocoetoidei						
Überfamilie	Exocoetoidea						
Familie	Hemiramphidae	<i>Dermogenys pusillus</i> (L)	1	hell	LM, TEM, PF	Aquarienfachhandel Wildenauer, III. 1999, leg. Reckel	Sukzedan
		<i>Dermogeny pusillus</i> (L)	2	dunkel	MSP	Aquarienfachhandel Wildenauer, III. 2000, leg. Reckel	-
		<i>Dermogenys pusillus</i> (L)	3	hell	PF	Aquarienfachhandel Wildenauer, III. 1999, leg. Reckel	Sukzedan
		<i>Hyporamphus affinis</i> (M)	1	dunkel	LM, TEM, PF	Vitilevu Island, Fiji, VIII. 1997, leg. Nicastro	Sukzedan
		<i>Hyporamphus affinis</i> (M)	1	dunkel	PF	Vitilevu Island, Fiji, VIII. 1997, leg. Nicastro	Sukzedan

		<i>Hemiramphus far</i> (M)	1	dunkel	PF	Vitilevu Island, Fiji, VIII. 1997, leg. Nicastro	Sukzedan
		<i>Hemiramphus brasiliensis</i> (M)	1	-	PF	ZSM, Ghana	-
		<i>Zenarchopterus dispar</i> (M, L)	1	-	PF	ZSM, Kenia	
Familie	Exocoetidae	<i>Parexocoetus mento</i> (M)	1	dunkel	LM, TEM, PF	Vitilevu Island, Fiji, VIII. 1997, leg. Nicastro	Sukzedan
		<i>Parexocoetus mento</i> (M)	1	dunkel	PF	Vitilevu Island, Fiji, VIII. 1997, leg. Nicastro	Sukzedan
		<i>Exocoetus obtusirostris</i> (M)	2	-	PF	ZSM, Atlantik	-
		<i>Hirundichthys affinis</i> (M)	1	-	PF	ZSM, Mexico	-
		<i>Fodiator acutus</i> (M)	1	-	PF	ZSM, Ghana	
		<i>Cypselurus lutkeni</i> (M)	1	-	PF	ZSM, O-Atlantik	-
Überfamilie	Scomberesocoidea						
Familie	Belonidae	<i>Belone belone</i> (M)	4	hell	LM, TEM, PF	Mittelmeer, Porec (Kroatien), VI. 1997/98, leg. Sprenger, Reckel	Sukzedan
		<i>Belone belone</i> (M)	1	dunkel			
		<i>Belone belone</i> (M)	5	hell	PF	Mittelmeer, Porec (Kroatien), VI. 1999; Atlantik, Concarneau (Bretagne, Frankreich) X. 1998, leg. Reckel	Sukzedan
		<i>Belone belone</i> (M)	1	dunkel	MSP	Mittelmeer, Porec (Kroatien), VII. 2000, leg. Reckel	-

		Art	Zahl	Adaptation	Technik/ Untersuchungs- Methode	Bezugsquelle/Herkunft	Fixierung
		<i>Tylosurus crocodylus</i> (M)	1	dunkel	LM, TEM, PF	Vitilevu Island, Fiji, VIII. 1997, leg. Nicastro	Sukzedan
		<i>Tylosurus crocodylus</i> (M)	1	-	PF	ZSM, Elfenbeinküste	-
		<i>Strongylura notata</i> (M)	1	-	PF	ZSM, Florida	-
		<i>Strongylura marina</i> (M)	1	-		ZSM, Brasilien	
		<i>Potamorrhaphis guianensis</i> (L)	1	-	PF	ZSM, ?	-
		<i>Pseudotylosurus angusticeps</i> (L)	1	-	PF	ZSM, Brasilien	-
		<i>Xenentodon cancila</i> (L)	1	hell	LM, TEM, PF	Dehner, X. 2000, leg. Reckel	Sukzedan
		<i>Xenentodon cancila</i> (L)	2	-	PF	ZSM, Nepal/Bangladesh	-
Familie	Scomberesocidae	<i>Scomberesox saurus</i> (M)	1	dunkel	LM, TEM, PF	Atlantik, Concarneau (Bretagne, Frankreich), X. 1998, leg. Du Buit	Sukzedan
		<i>Scomberesox saurus</i> (M)	1	dunkel	PF	Atlantik, Concarneau (Bretagne, Frankreich), X. 1998, leg. Du Buit	Sukzedan
Unterordnung	Cyprinodontoidei						
Überfamilie	Adrianichthyoidea						
Familie	Oryziatidae	<i>Oryzias celebenensis</i> (L)	1	hell	LM, TEM, PF	Aquarienfachhandel Wildenauer, XII. 1999, leg. Reckel	Sukzedan

Überfamilie	Cyprinodontoidea						
Familie	Goodeidae	<i>Amea splendens</i> (L)	1	hell	LM, TEM, PF	Aquarienfachhandel Wildenauer, XII. 1999, leg. Reckel	Sukzedan
Unterordnung	Atherinoidei						
Überfamilie	Atherinoidea						
Familie	Melanotaeniidae	<i>Melanotaenia maccullochi</i> (L)	1	hell	LM, TEM, PF	Aquarienfachhandel Wildenauer, XII. 1999, leg. Reckel	Sukzedan
		<i>Melanotaenia maccullochi</i> (L)	2	dunkel	MSP	Aquarienfachhandel Wildenauer, III. 2000, leg. Reckel	-
		<i>Melanotaenia maccullochi</i> (L)	3	dunkel	NBT	Aquarienfachhandel Wildenauer, IX. 2000, leg. Reckel	-
		<i>Glossolepis incisus</i> (L)	1	dunkel	LM, TEM, PF	Aquarienfachhandel Wildenauer, X. 2000, leg. Reckel	Sukzedan
Familie	Atherinidae	<i>Atherina boyeri</i> (M)	4	hell	LM, TEM, REM, PF	Mittelmeer, Porec (Kroatien), VI. 1997/98, leg. Reckel	Sukzedan
		<i>Atherina boyeri</i> (M)	11	siehe 3.2.	LM, TEM, PF	Mittelmeer, Porec (Kroatien), VI. 1999, leg. Reckel	Sukzedan
		<i>Atherina boyeri</i> (M)	2	dunkel	MSP	Mittelmeer, Porec (Kroatien), VII. 2000, leg. Reckel	-
		<i>Telmatherina ladigesi</i> (L)	1	hell	LM, TEM, PF	Aquarienfachhandel Wildenauer, XII. 1999, leg. Reckel	Sukzedan
		<i>Telmatherina ladigesi</i> (L)	2	dunkel	MSP	Aquarienfachhandel Wildenauer, III. 2000, leg. Reckel	-

zwei Exemplare an ausgewählten Stellen hinsichtlich Feinstruktur und morphologischer Befunde auf eventuelle Unterschiede hin untersucht. Da sich auch hier eine große intraspezifische Konstanz ergab, wurde im weiteren Verlauf der Arbeit die Untersuchung auf ein repräsentatives Exemplar pro Art beschränkt. Je nach Augengröße schwankte die Zahl der untersuchten Regionen zwischen 8 und 31 pro Auge.

Sonderbildungen des Processus falciformis im Augenbinnenraum und deren Verbreitung innerhalb der Atheriniformes

Zur Klärung dieser Fragestellung wurde eine möglichst große Zahl von Arten aus den verschiedenen Familien der Unterordnungen untersucht (siehe Tab. 2). Dazu war lediglich die Eröffnung des Augenbinnenraumes unter dem Binokular erforderlich. Ausprägung und Lagebeziehungen der vorhandenen Sonderbildungen innerhalb des Auges wurden zeichnerisch festgehalten. Zur genaueren mikroskopischen Untersuchung dieser Strukturen wurden bei den Exocoetoidei einzelne Gewebeproben entnommen, TEM-fixiert und wie in Kapitel 3.2 beschrieben eingebettet.

Abhängigkeit der Hell- und Dunkeladaptation von Lichtverhältnissen und endogener Rhythmik

Die Untersuchungen zu dieser Fragestellung erfolgten, weil am einfachsten in größerer Zahl zu beschaffen, an *A. boyeri* in Rovinj. Dazu wurden die Fische zu unterschiedlichen Tages- und Nachtzeiten für eine bestimmte Dauer unterschiedlichen Lichtverhältnissen ausgesetzt und die Augen danach für die Licht- und Elektronenmikroskopie fixiert (für jede Bedingung ein Exemplar). Untersucht wurde jeweils ein genau definierter zentral dorsaler Bereich, da die Ergebnisse bis dato gezeigt hatten, dass hier die Retinomotorik am ausgeprägtesten auftritt. Eine genaue Auflistung der unterschiedlichen Parameter (Belichtung, Verdunklung, Dauer, Tageszeit) und deren Kombination ist aus Tabelle 3 ersichtlich.

Tab. 3: Adaptationsexperimente zur Bestimmung der Abhängigkeit von Hell- und Dunkeladaptation von Lichtverhältnissen und endogener Rhythmik. **nSA** nach Sonnenaufgang, **nSU** nach Sonnenuntergang, **vSA** vor Sonnenaufgang, **vSU** vor Sonnenuntergang.

Bezeichnung	Adaptation Natürlich	Uhrzeit	experimentelle Adaptation	Bemerkungen
Referenz hell	hell	15 ⁰⁰	-	-
Referenz dunkel	dunkel	24 ⁰⁰	-	-
Versuch 1 hell	hell	12 ⁰⁰	30 Min. dunkel	-
Versuch 2 hell	hell	12 ⁰⁰	120 Min. dunkel	-
Versuch 1 dunkel	dunkel	24 ⁰⁰	5 Min. hell	-
Versuch 2 dunkel	dunkel	24 ⁰⁰	11 Min. hell	-
Versuch 3 dunkel	dunkel	24 ⁰⁰	65 Min hell	-
Morgendämmerung vSA	Übergang	4 ⁴⁰	-	vor Sonnenaufgang, noch relativ dunkel
Morgendämmerung nSA	Übergang	5 ⁰⁰	-	nach Sonnenaufgang
Abenddämmerung vSU	Übergang	21 ⁰⁰	-	vor Sonnenuntergang, noch hell
Abenddämmerung nSU	Übergang	21 ³⁵	-	nach Sonnenuntergang, noch nicht völlig dunkel
Dauerdunkel	dunkel	24 ⁰⁰	bis 11 ³⁰ durchgehend in Verdunkelung	

3.2 Mikroskopische Untersuchung

Die Fixierung der zur mikroskopischen Untersuchung vorgesehenen Augen und Gewebestücke ausgewählter Vertreter der Atheriniformes erfolgte durch eine sogenannte Sukzedanfixierung (modifiziert nach Sabatini et al. 1963). Die zur Präparation ausgewählten Fische wurden entsprechend der Fragestellung in den gewünschten Adaptationszustand versetzt (Helladaptation: bei Eigenfängen Fang bei Tag und wenn möglich dreißigminütige Hälterung bei Tageslicht, bzw. bei Aquariensexemplaren zweistündige Hälterung in starkem Weißlicht; Dunkeladaptation: mindestens 2 Stunden Hälterung in absoluter Dunkelheit).

Sobald dieser erreicht war, wurden die noch lebenden Fische durch einen kräftigen Schlag auf den Kopf betäubt und durch Herzstich getötet. Kleinere Arten wurden direkt mit einer scharfen Schere dekapitiert, um Blutungen im Augenbinnenraum und eventuelle Verletzungen der Retina zu vermeiden. Daraufhin wurden die Augen unter Durchtrennung der Augenmuskeln und des Nervus opticus sofort herauspräpariert. Um später im Labor die Ausgangslage des Auges im Fisch nachvollziehen zu können war es notwendig, die Cornea von linkem und rechtem Auge dorsal unterschiedlich zu markieren. Darüberhinaus wurde die Cornea durch Stiche mit einer feinen Insektennadel oder Schnitte mit einer Mikroschere perforiert um ein schnelles Eindringen des Fixans zu gewährleisten. Bei dunkeladaptierten Tieren wurden die oben beschriebenen Schritte unter schwachem Rotlicht (Heliopan Rotlichtfilter RG 715) durchgeführt, um den Adaptationszustand nicht zu verfälschen. Daraufhin konnten die ganzen Augen unverzüglich in die unter Laborbedingungen auf 4° C gekühlte Fixierlösung A gegeben werden. Zur Anpassung der Osmolarität des Fixans an die Osmolarität des Gewebes wurde dem Fixans in einigen Fällen 3% Saccharose zugegeben. Zur weiteren Präparation konnten die Augen nun in das Zoologische Institut München gebracht werden, wo sie gekühlt aufbewahrt wurden. Präparation, Perforation und Infiltration erfolgten so schnell und sorgfältig wie möglich, um einerseits die Feinstruktur des Gewebes in ihrem ursprünglichen Zustand weitestgehend zu erhalten und andererseits keine mechanischen Präparationsartefakte zu erzeugen. Im Idealfall wurden die Augen bis zur Entwässerung ständig kühl (4°C) gehalten, bei einigen Präparaten allerdings (z. B. aus Fiji oder Rovinj) war dies aus logistischen Gründen nicht zu verwirklichen.

3.2.1 Rasterelektronenmikroskopie

Für die rasterelektronenmikroskopische Untersuchung wurden je zwei der wie oben beschrieben fixierten Augen von *B. belone* und *A. boyeri* herangezogen. Dazu wurden in 0.1 M Cacodylatpuffer (4°C) Cornea, Linse und, soweit wie möglich, Glaskörper entfernt. Danach wurde das Auge durch zwei Diagonalschnitte geviertelt und die so erhaltenen Teile zum Waschen wiederum in 0.1 M Cacodylatpuffer (4°C) überführt (5x 10') um die letzten Fixansreste zu entfernen. Für einen besseren Gewebeerhalt wurden die Augenteile auf Eis in Fixierlösung B für zwei Stunden nachosmiert. Nach weiteren 5 Waschgängen à 10 Minuten erfolgte die Entwässerung der Präparate in einer aufsteigenden Acetonreihe (10' in 30%,

50%, 70%, 15' in 96%, 99,9% und 2x30' in Aceton getr. (Trocknung auf CaCl₂). Schließlich wurden die Retinastücke nach dem Critical-Point Verfahren getrocknet (Polaron E 3000 und Refrigerated Reciculator E 4850, Fa. Bio-Rad). Dies ist ein äußerst strukturschonendes Verfahren, in dessen Verlauf im Präparat Aceton durch flüssiges CO₂ ersetzt wird. Dieses kann dann, nach Überschreiten des sogenannten kritischen Punktes durch Druck- und Temperaturanstieg (KP CO₂: 31°C bei 73,8 bar) und der damit verbundenen Umgehung der flüssig-gasförmig Phasengrenze, in gasförmigem Zustand abgelassen werden. Daraufhin wurde die getrocknete Retina auf spezielle, mit Carbon-Leitfolie versehene REM-Präparatehalter aufgebracht. Um eine größere Untersuchungsfläche zu erhalten hat es sich bewährt, die Retinateile in kleinere Stücke zu brechen und möglichst hochkant aufzustellen. Als letztes wurden die Präparate mit Gold besputtert (SC 510 cool sputter coater, Fa. Bio-Rad; 2.4 kV, 20 mA, 120-135 sec.). Die Untersuchung der Retina erfolgte mit einem Philips-Rasterelektronenmikroskop XL-20 (Beschleunigungsspannung 20kV, high-voltage Kathode). Die Befunde wurden auf Disketten in TIF-Dateien zur weiteren Bearbeitung gespeichert.

3.2.2 Licht- und Transmissionselektronenmikroskopie

Einbettung

Die Präparation des für die Licht- und Transmissionselektronenmikroskopie gedachten Gewebes erfolgte bis einschließlich der Entwässerung in einer aufsteigenden Acetonreihe wie bei der REM-Präparation. Der einzige Unterschied war, dass zum Zwecke der besseren Infiltration die Retina mit einer Rasierklinge in kleinere Stücke mit maximal 2mm Kantenlänge geschnitten wurde. Dabei wurden sowohl Form als auch genaue Position im Auge der so erhaltenen Gewebeteile registriert und kartiert, um später die Ausgangslage rekonstruieren zu können. Die Anzahl der Stücke richtete sich nach der Augengröße, da bei zu kleiner Teilung die Gefahr von Artefakten aufgrund von Ablösung einzelner Retinaschichten besteht.

Für die Einbettung wurden die über die Acetonreihe getrockneten Präparate in ein 1:1 Aceton getr./Kunsthartzgemisch (Epoxy-Polyesterharz Epon) überführt und vier Stunden auf der Rotationsscheibe bei geschlossenem Gefäßdeckel infiltriert. Dieser Zwischenschritt mit „verflüssigtem“ Kunsthartz bewirkt eine homogenere Infiltration des Gewebes, als dies mit reinem und hoch viskosem Kunsthartz möglich wäre. Anschließend wurden die Retinastücke

in reines Kunstharz eingebracht und über Nacht bei offenem Gefäß rotiert, wodurch verbliebenes Aceton abdampfen kann. Bevor die Retinateile endgültig mit Kunstharz in Flacheinbettungsformen aus Silikonkautschuk eingebettet werden konnten, wurde jedes Stück, repräsentativ für eine Augenregion, noch einmal mit einer Rasierklinge halbiert. Diese Stücke wurden in geeigneter Weise für Längs- und Querschnitte orientiert und für mindestens 48 Stunden bei 60°C im Wärmeschrank auspolymerisiert.

Lichtmikroskopie

Die lichtmikroskopische Untersuchung erfolgte anhand von Semidünnschnitten (Schnittdicke: 1.5µm). Dazu wurden die Kunstharzblöcke zunächst mit einer Rasierklinge getrimmt, d.h. die Schnittflächen minimiert und möglichst optimal auf das Präparat ausgerichtet, und dann mit einem Mikrotom (RMC 7000 und RMC MT6000-XL) mit selbst angefertigten Glasmessern geschnitten (in jeder Region bezogen auf die Photorezeptoren sowohl Längs-, als auch Querschnitte). Die so erhaltenen Semidünnschnitte wurden auf einer Wärmeplatte bei 70°C mit Toluidinblau nach Jäger (persönliche Mitteilung) für 20 s bis 1' angefärbt und unter Verwendung des Einbettmediums DePeX (Fa. Serva) mit einem Deckglas versehen. Die lichtmikroskopische Auswertung der Schnitte erfolgte unter einem Axioplan Lichtmikroskop (Fa. Zeiss) mit Zeiss-Plan Neofluar Objektiven. Zur Dokumentation der Befunde wurde die systemeigene Kleinbildkamera mit Kunstlicht-Farbdiafilmen (Kodak Epy 64 T) oder Schwarz-Weiß-Negativfilmen (Agfa APX 25) verwendet.

Transmissionselektronenmikroskopie

Für die Transmissionselektronenmikroskopie wurden an Stellen mit guter Orientierung oder besonderen lichtmikroskopischen Befunden Ultradünnschnitte angefertigt. Die Schnitte wurden ebenfalls an einen RMC 7000 mit Diamantmessern (Fa. Diatome und Fa. Drukker) erstellt. Die Beurteilung der idealen Schnittdicke (80-90nm) erfolgte anhand ihrer Interferenzfarben (angestrebt: blaßgold). Die so erhaltenen Schnitte wurden auf mit Formvarfolie (Dicke: 50-70nm) beschichtete Kupfer-Schlitzgrids aufgebracht und in einem Kontrastierautomaten (LKB Ultrastainer 2168) 60' bei 40° C mit Uranylacetat- und 30' bei 26° C mit Bleicitrat-Lösung nachkontrastiert. Dieses Verfahren dient der Kontrastverstärkung durch Anlagerung von Schwermetallen an bestimmte Zellstrukturen, welche sich dadurch im Transmissionselektronenmikroskop elektronendichter darstellen. Die Untersuchung der Ultradünnschnitte erfolgte mit einem Transmissionselektronenmikroskop CM 10 (Fa. Philips,

LaB₆-Kathode, Beschleunigungsspannung 80 kV, Emission 1). Die Befunde wurden auf Agfa Scientia EM Negativfilmplatten dokumentiert.

3.2.3 Auswertung und Aufbereitung der Ergebnisse

Phototafeln

Die vorher anhand von Arbeitsabzügen ausgewählten Negative und Dias wurden über einen Flachbrettscanner (Epson GT 700 Photo) mit Negativaufsatz in elektronische Bilddateien umgewandelt (Auflösung: 300 dpi) und mit Adobe Photoshop zu geeigneten Tafeln zusammengestellt und beschriftet.

Dichte- und Musterkarten

Die für die Erstellung der Dichte- und Musterkarten von Photorezeptoren notwendigen Daten wurden anhand von Retinaquerschnitten erhalten.

Für die Dichtekartierung wurden am Lichtmikroskop bei 400- facher Vergrößerung von möglichst gut getroffenen Querschnitten jeder Region Aufnahmen gemacht. Auf den davon erhaltenen 9x13 Abzügen wurden nun die Zapfen auf einer Fläche von 6x6cm ausgezählt. Bei ungünstigerer Orientierung wurde die maximal mögliche Fläche ausgezählt und dann auf 6x6cm hochgerechnet. Die Dichte in Doppelzapfen oder Einzelzapfen pro mm² ließ sich mit folgender Formel berechnen:

$$\text{Vergr. auf Negativ} = \text{Vergr. Mikroskop (400x)} \times \text{Vergr. Kamera (0.25x)} = 100x$$

$$\text{Tatsächliche Vergr.} = \text{Vergr. auf Negativ (100x)} \times \text{Abzugsvergrößerung (4x)} = \mathbf{400x}$$

Bei 400facher Vergrößerung entsprechen 6x6cm einer Länge von 0.15x0.15mm, was eine tatsächlich ausgezählte Fläche von 0.0225mm² ergibt. Dies entspricht, auf 1mm² hochgerechnet, einem Faktor von 44,44.

Somit ergibt sich für die Dichte:

$$\text{Zapfendichte/mm}^2 = \text{Anzahl der Zapfen (ausgezählt auf 6x6cm)} \times 44.44$$

Im weiteren Verlauf wurde nun ein zweidimensionales Augenschema (DIN A3) erstellt, in dem die Form, Lage und Ausdehnung der bei der Präparation erhaltenen Retinateile eingezeichnet wurden. Die errechneten Zapfendichten für jede Region wurden nun in die Mitte des entsprechenden Bereiches auf dem Schema eingetragen und die Zapfendichten

zwischen den durch Auszählung bestimmten Werten in Schritten von 500 Zellen/mm² linear interpoliert, wobei Punkte mit gleicher Dichte miteinander verbunden wurden. Das so erhaltene Schema mit Isopyknen wurde eingescannt und über Adobe Photoshop nachbearbeitet (Glätten der Linien, Füllen von Flächen gleicher Dichtegradienten).

Für die Erstellung der Musterkarten wurden möglichst viele Querschnitte einer Region sowohl auf Ellipsoid- als auch auf Zapfenkernebene hinsichtlich ihrer Muster analysiert, die auftretenden Muster in Adobe Photoshop schematisch erstellt und in einem weiteren Retinaschema an den entsprechenden Stellen eingefügt und orientiert.

Mächtighkeitsbestimmung und Zapfengröße

Zur Bestimmung der Mächtigkeit einzelner Retinaschichten und der Zapfengrößen wurden lichtmikroskopische Längs-, bzw. Querschnitte herangezogen, auf denen in ausgewählten Regionen unter Berücksichtigung des Vergrößerungsfaktors die Dimension einzelner Retinaschichten bzw. die Durchmesser der Zapfen ausgemessen wurden.

3.3 Spektrale Analyse der Photorezeptoren

Um möglichst umfassende Aussagen über verschiedene Photorezeptortypen, deren Anordnung bzw. Verteilung innerhalb der Netzhaut und dadurch nicht zuletzt über die Qualität des Sehens bei Fischen machen zu können, ist neben der Retinamorphologie sicherlich die spektrale Empfindlichkeit der einzelnen Photorezeptortypen von entscheidender Bedeutung.

Aus diesem Grund wurden an ausgewählten Vertretern der Atheriniformes mikrospektrophotometrische Untersuchungen zur spektralen Empfindlichkeit der Photorezeptoren durchgeführt und anhand von *Melanotaenia maccullochi* repräsentativ die Verteilung der unterschiedlichen spektralen Klassen innerhalb der Retina mit der NBT-Methode dokumentiert.

3.3.1 Mikrospektrophotometrie (MSP)

Mikrospektrophotometrie ist eine relativ einfache und elegante Methode, die spektrale Empfindlichkeit einer Photorezeptorzelle zu bestimmen. Der Vorteil im Gegensatz zu

beispielsweise Extraktionsmethoden liegt darin, dass das jeweilig gemessene Absorptionsmaximum direkt und unverzüglich einem bestimmten morphologisch determinierbaren Sehzellentyp zugeordnet werden kann, da die Messungen an einzelnen isolierten Zellen erfolgen. Die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Messungen fanden im Labor von Professor Jim Bowmaker in London an einem computergesteuerten modifizierten Liebmann-Zweistrahlmikrospektrophotometer statt (Liebmann & Entine 1964; Knowles & Dartnall 1977) (Abb. 11A,B). Hier tritt ein in seinen Eigenschaften dem Messstrahl ähnlicher Referenzstrahl durch eine gewebebefreie Zone, wobei der in direkter Nähe liegende eigentliche Messstrahl transversal das Außenglied der Sehzelle durchläuft (Abb.11C).

Für MSP-Messungen wurden die Fische zur Regeneration des Sehpigmentes für mindestens 24 Stunden in völliger Dunkelheit gehalten (Ausnahme: *B. belone*, 2 Stunden). Danach wurden sie unter schwachem Rotlicht (Kodak Safelightfilter Nr. 2 und Heliopan Rotlichtfilter RG 715) dekapitiert, die Augen schnellstmöglich und vorsichtig herauspräpariert und Cornea sowie Linse entfernt.

Bei *B. belone* und *A. boyeri* erfolgten Fang und Präparation in Rovinj. Um die Augen zur eigentlichen Untersuchung nach London schicken zu können, wurden die Augenbecher für 45-60 sec. in 2%igem Glutardialdehyd-Ringer Gemisch (4°C) anfixiert und schließlich in lichtundurchlässigen Rollrandgläsern in Ringerlösung bei 4°C aufbewahrt. Der Versand erfolgte per Express auf Eis um eine ununterbrochene Kühlung zu gewährleisten.

Im Labor wurden unter schwachem Rotlicht in gekühlter Ringerlösung kleine Retinastücke von 1-2mm² herauspräpariert, etwas zerkleinert, in 5%iger Dextran-Ringer-Lösung zwischen zwei speziell gereinigte Deckgläser gebracht und diese dann mit Wachs versiegelt. Die Zugabe von Dextran macht den Ringer zähflüssiger und schränkt die unerwünschte Drift einzelner Zellen stark ein. Die so präparierten Retinastücke konnten nun unter das Mikroskop des MSP gebracht werden, um unter Infrarotlicht zur Messung geeignete Photorezeptorzellen zu suchen.

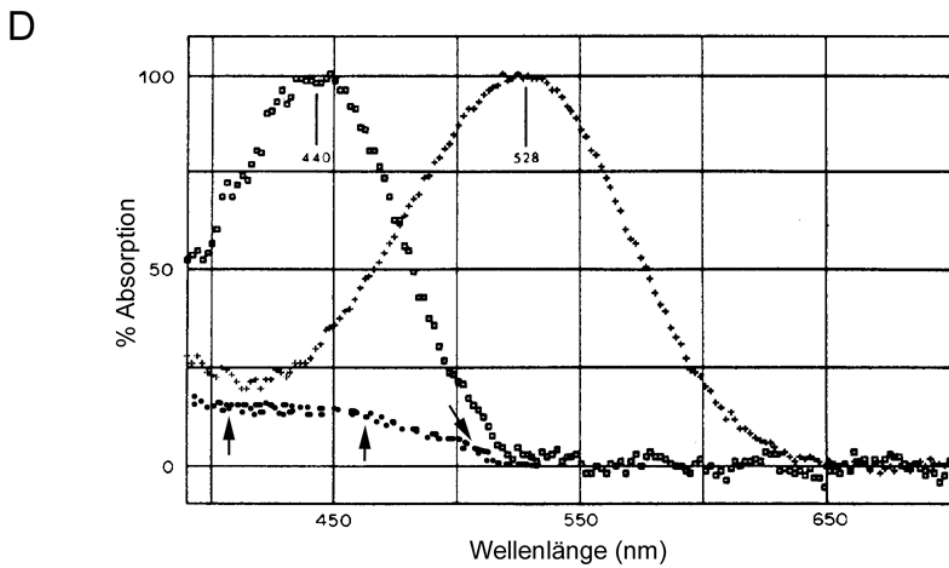
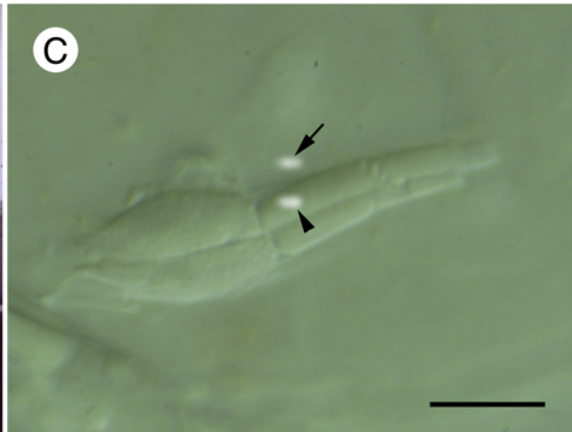
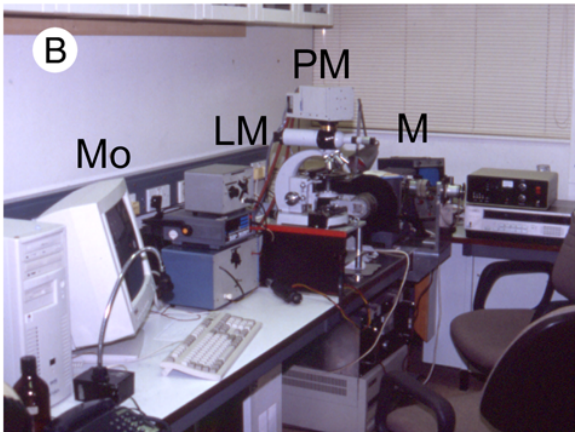
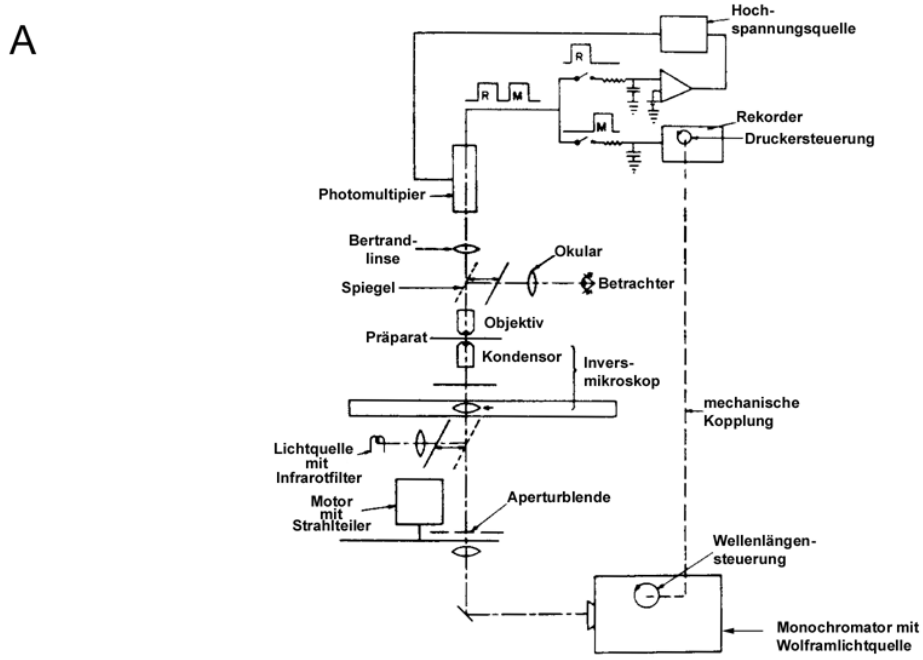
Vor jeder Messung wird zunächst eine sogenannte Basislinie bestimmt und gespeichert. Dazu werden sowohl Mess- als auch Referenzstrahl auf einen zellfreien Abschnitt im Präparat gerichtet und eine „Leermessung“ durchgeführt. Dieses Verfahren dient der Bestimmung des Intensitätsunterschiedes zwischen beiden Strahlen, der während einer Messung das Spektrum verfälschen würde. Die Intensitätsunterschiede von Mess- und Referenzstrahl sind bedingt durch die Art der Strahlerzeugung mittels eines Gittermonochromators. Danach erfolgt die

eigentliche Messung am Außenglied, in deren Verlauf monochromatisches Licht in 2nm-Schritten über ein Spektrum von 700 bis 390nm und wieder zurück von 391 bis 699nm gleichzeitig in Mess- und Referenzstrahl das Außenglied und einen zellfreien Bereich durchläuft (Abb. 11C) und in einem Photomultiplier auf eine Photokathode trifft. Um nun ein „echtes“ Absorptionsspektrum zu erhalten wird die Basislinie von den Messwerten subtrahiert. Der ganze Prozess kann aktuell auf einem Monitor verfolgt werden. Der Referenzstrahl ist während einer Messung mit der Stromversorgung des Photomultipliers rückgekoppelt und reguliert dadurch dessen Empfindlichkeit. Nach jeder Messung wird eine zweite Basislinie bestimmt und diese mit der ersten gemittelt.

Als Kontrolle dient das sogenannte Bleichen des Photorezeptors. Dabei wird ein der Messstelle benachbarter Bereich auf demselben Außenglied für eine bestimmte Zeit einem Weißlichtstrahl hoher Intensität (je nach Empfindlichkeit des Rezeptors 5-15') ausgesetzt, also gebleicht, und danach wieder das Absorptionsspektrum bestimmt. In Falle der Bleichung sollte das Absorptionsmaximum an der entsprechenden Stelle stark abgeschwächt oder ganz verschwunden sein (Abb. 11D).

Zur abschließenden Auswertung wurden nur Daten von Messungen herangezogen, die bestimmte Qualitätskriterien erfüllten (siehe Mollon et al. 1984; Bowmaker et al. 1991a). Für die endgültige Bestimmung der Absorptionsmaxima wurde durch ein speziell konzipiertes Computerprogramm eine vorher erstellte Schablonenkurve eines „typischen“ Absorptions-

Abb. 11: Versuchsanordnung für die Mikrospektrophotometrie. **A**, Schematische Darstellung eines Zweistrahl-Mikrospektrophotometers (verändert nach Liebmann & Entine 1964); **B**, Modifiziertes Zweistrahl-Mikrospektrophotometer im Institute of Ophthalmology in London, mit dem die Messungen im Rahmen dieser Untersuchung durchgeführt wurden. *M* Monochromator, *Mo* Monitor, *LM* aufrechtes Lichtmikroskop, *PM* Photomultiplier; **C**, Lichtmikroskopische differentiale Interferenz-Phasenkontrast Aufnahme eines Doppelzapfens von *B. belone*, wie er unter Messbedingungen zu sehen ist. Zur Verdeutlichung der Strahlpositionierung wurden Messstrahl (*Pfeilspitze*) und Referenzstrahl (*Pfeil*) nachträglich originalgetreu per Bildverarbeitung eingefügt. Balken: 10µm; **D**, Idealisierte Darstellung der Absorptionskurven zweier verschiedener Zapfepigmente von *Trachinus vipera*, wie sie nach einer Messung auf dem Monitor dargestellt werden. Beachte den typischen abgeflachten Kurvenverlauf (*Pfeile*) nach Bleichen des Pigmentes ($\lambda_{\max} = 440\text{nm}$) (verändert nach Bowmaker 1984).



spektrums durch die einzelnen Messpunkte gelegt. Die Stelle, bei der zwischen Schablone und Messwerte die größten Übereinstimmungen gefunden wurden, bestimmte letztendlich deren spektrale Position und dadurch das Absorptionsmaximum. Insgesamt dient dieses standardisierte Verfahren der Objektivierung und besseren Nachvollziehbarkeit einer Auswertung, da eine subjektive Bestimmung der Maxima entfällt. Für unterschiedliche Photorezeptorklassen, die dementsprechend auch unterschiedliche Sehpigmente besitzen, werden verschiedene Schablonenkurven benutzt, die sich in ihren Eigenschaften jedoch nur geringfügig unterscheiden (Knowles & Dartnall 1977 p. 76; Mollon et al. 1984; Bowmaker et al. 1991a; Bowmaker et al. 1997).

3.3.2 NBT-Versuche zur Verteilung spektral verschiedener Zapfentypen

Mit MSP alleine lässt sich in der Regel die spektrale Charakteristik einer Retina nicht vollständig beschreiben, was zum einen auf die Präparation, zum anderen auf die Methodik selbst zurückzuführen ist. So kann nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden, dass neben den untersuchten Photorezeptoren in einer Retina noch weitere, zum Beispiel seltenere oder unregelmäßiger auftretende Photorezeptortypen vorhanden sind. Um absolute Aussagen über die bei einer Art vorkommenden Absorptionsmaxima machen zu können, müssten theoretisch alle Photorezeptoren einer Retina bei möglichst vielen Exemplaren durchgemessen werden, was eine nicht durchführbare Aufgabe darstellt. Ebenso ist es normalerweise nicht möglich bei kleinen Augen, die ja unter extremen Schwachlichtbedingungen präpariert werden, die Retina so zu zerteilen, dass später die Ausgangslage der Einzelstücke nachvollzogen werden kann. Aus diesem Grund können mit reiner MSP bei kleinen Augen auch kaum Aussagen über die regionale Verteilung der verschiedenen spektralen Klassen der Photorezeptoren gemacht werden. Hier bieten sich als Ergänzungsexperimente die sogenannten NBT-Versuche an.

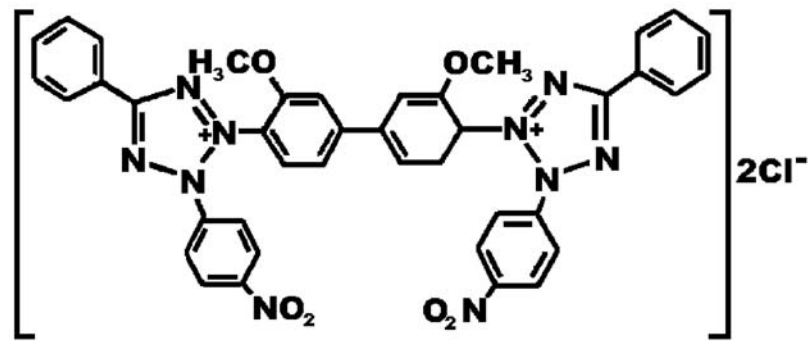
Nitro-Blau-Tetrazoliumchlorid ($C_{40}H_{30}Cl_2N_{10}O_6$) (Abb. 12A) gehört in die Stoffklasse der Ditetrazoliumsalze, die in der Biochemie und Zellbiologie oft als Indikatoren für Enzymketten verwendet werden, bei denen Reduktionsäquivalente gebildet werden. NBT ist ein gelbliches, in Wasser etwas schwer lösliches Salz, welches durch Reaktion mit $FADH_2$ und unter Anwesenheit eines Elektronen- und Protonencarriers (z. B. Diaphorase oder Succinat) vermehrt reduziert wird und über die Zwischenstufe Halbformazan (NBT-HF) zu

violett-blauem Diformazan (NBT-DF) reagiert (Abb. 12B). So lassen sich Zellkompartimente mit erhöhtem Turnover bzw. gesteigerter Stoffwechselrate bereits unter dem Lichtmikroskop durch ihre violett-blaue Färbung nachweisen. Frühere Versuche haben die Eignung von NBT auch zum selektiven Nachweis aktiver Photorezeptoren belegt. Hier erfolgt eine Färbung im Ellipsoidbereich, der sehr viele Mitochondrien enthält (Enoch 1963, 1964). Für genauere Angaben über die Reduktion von Tetrazoliumsalzen und zusätzliche histochemische Aspekte sei an dieser Stelle auf weiterführende Literatur hingewiesen (Butcher 1972a,b; Altman & Butcher 1973; Butcher & Altman 1973; Altman 1974).

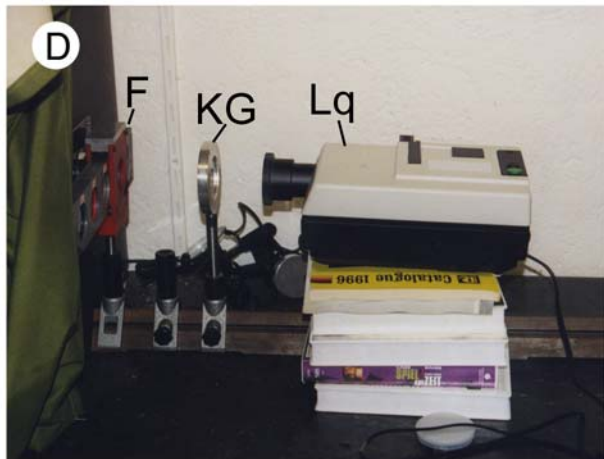
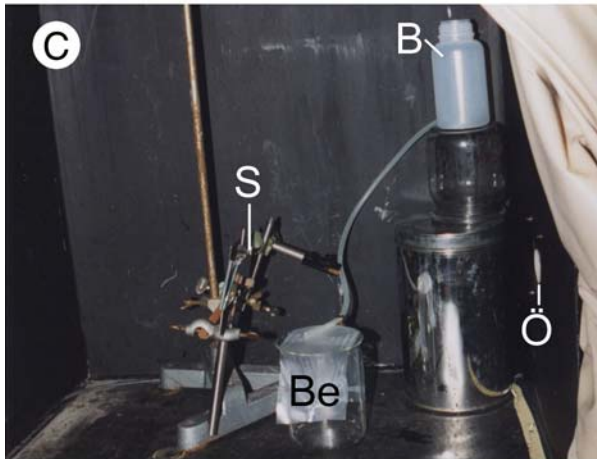
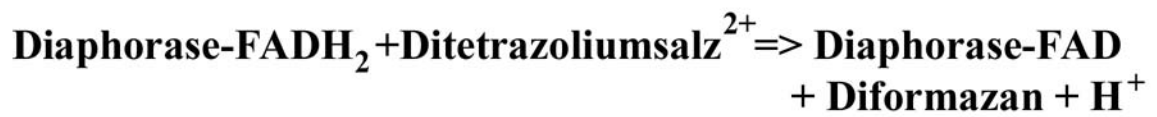
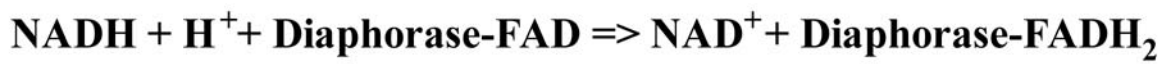
Die Grundlage für die NBT-Untersuchung an *M. maccullochi* bildeten dabei die durch MSP ermittelten Wellenlängen, bei denen die Photorezeptoren dieser Art ihre maximale Empfindlichkeit zeigten (vgl. Kap. 4.5.1). Der Versuchsaufbau ist aus den Abbildungen 12C und 12D zu entnehmen. Alle Präparationen wurden bei schwachem Rotlicht (Heliopan Rotlichtfilter RG 715) durchgeführt. Das zur Untersuchung vorgesehene Exemplar wurde für mindestens 24 Stunden in Verdunkelung gehalten. Danach wurde der Fisch dekapitiert, in Stammlösung (4°C) die Augen herauspräpariert, Cornea und Linse entfernt und die Augenbecher halbiert. Auf ein Herauspräparieren der Retina selbst wurde verzichtet, da Vorversuche und Literaturhinweise (Enoch 1963) ergeben hatten, dass dadurch leicht artefaktische Färbungen verursacht werden können. Ebenso sei darauf hingewiesen, dass durch mechanische Verletzung der Retina an den betreffenden Stellen ebenfalls artefaktische Färbungen herbeigeführt werden können. Die eine Hälfte der Augenbecher wurde in Teleost-Ringer in lichtundurchlässige Rollrandgläser überführt und auf Eis aufbewahrt, um später als Kontrolle zu dienen. Alle folgenden Schritte wurden nun mit Lösungen *bei Raumtemperatur*

Abb. 12: Chemische Eigenschaften von Nitro-Blau-Tetrazoliumchlorid und Versuchsaufbau. **A**, Strukturformel von NBT (verändert nach www.serva.de); **B**, Schematische Reaktionsgleichung für den Reaktionsmechanismus eines Ditetrazoliumsalzes mit FADH₂ unter Mitwirkung von Diaphorase als Elektronen- und Protonencarrier; **C**, **D**, Versuchsanordnung zur Durchführung von NBT-Experimenten am Zoologischen Institut München. **C**, Abgedunkelter Bereich zur Lichtexposition der Retina. **B** Behälter mit belüfteter Ringerlösung, **Be** Becherglas mit Parafilm, auf dem die Retinastücke exponiert wurden, **Ö** Öffnung in der Verdunkelung durch die der Lichtstrahl definierter Wellenlänge dringen kann, **S** Spiegel, zur Reflexion des Lichtstrahles auf die Retina; **D**, Aufbau der optischen Bank. **F** Filterschiene mit verschiedenen Interferenzfiltern, **KG** Wärmefilter, **Lq** Lichtquelle.

A



B



durchgeführt. Die andere Hälfte der Augenbecher wurde, mit zum Licht gewandter Retina, auf Parafilm positioniert und für eine bestimmte Zeit Licht einer bestimmten Wellenlänge ausgesetzt. Dabei wurden die Präparate ständig von belüfteter Ringerlösung benetzt (ca. 1 Tropfen/10sec.). Als Lichtquelle diente ein Diaprojektor mit Halogenlampe (Fa. Osram, 24V, 150W). Die gewünschten Wellenlängen wurden über schmalbandige Doppelband-Interferenzfilter (Fa. Schott & Gen., Mainz) erzeugt (Halbwertsbreiten: 442nm = 15nm, 523nm = 17.5nm, 582nm = 17.5nm), deren Transmissionsmaxima um maximal +/- 6nm von den durch MSP bestimmten spektralen Empfindlichkeiten abwichen. Zwischen Lichtquelle und Filterschiene wurde ein Wärmefilter KG 1 (Leitz, Wetzlar) geschaltet. Belichtungszeiten und Lichtintensitäten (gemessen mit einem Profisix Luxmeter, Fa. Gossen) variierten in Abhängigkeit der Wellenlängen. Die optimalen Werte wurden durch zahlreiche Vorversuche ermittelt:

- $\lambda = 442\text{nm}$ („blau“), Belichtungsdauer: 5', Lichtintensität: 0.17lx
- $\lambda = 523\text{nm}$ („grün“), Belichtungsdauer: 20', Lichtintensität: 1.5lx
- $\lambda = 582\text{nm}$ („rot“), Belichtungsdauer: 20', Lichtintensität: 292lx

Daraufhin wurden sowohl die belichtete Retina, als auch die in Verdunkelung gehaltenen Kontrollen für 10' in 0.5%iger NBT-Stock-Lösung auf Eis inkubiert. Danach wurden die Präparate gewaschen (2x10' in Stock) und in 10%iger Formol-Phosphatpufferlösung fixiert. Um lichtbedingte Artefakte auszuschließen, blieben alle Präparate für weitere 30 Minuten in Verdunkelung. Als letztes wurde die Retina herauspräpariert, in Formol-Phosphatpufferlösung auf einen Objektträger aufgebracht und mit einem Deckglas versehen. Die Auswertung erfolgte unter dem bereits oben beschriebenen Axioplan Lichtmikroskop. Die Befunde wurden mit einem Kunstlicht-Farbdiafilm (Kodak Epy 64 T) dokumentiert.

3.4 Beobachtungen zum Fressverhalten

Zur genaueren Analyse des Ablaufes der Nahrungsaufnahme von der Oberfläche bei *T. ladiges* und *M. maccullochi* wurden je zwei Vertreter beider Arten über 10 Tage bei der Fütterung gefilmt und auf Video aufgenommen (Kamera: JVC TK-S350; Videorecorder: Panasonic AG 4700 EY). Die digitalisierten Sequenzen konnten nun über einen

Videorecorder in einen Computer eingespeist werden, an dem mit Hilfe des digitalen Bildanalyse systems AnalySIS 2.11 (Soft Imaging Software GmbH, Münster) die Anschwimmwinkel zur Oberfläche bestimmt wurden.

4. Ergebnisse

Aufgrund der großen vorhandenen Datenmengen werden die Ergebnisse zur Feinstruktur und Gesamtmorphologie, insofern sich keine artspezifischen Unterschiede ergeben, so weit wie möglich zusammengefasst.

Speziell die äußere Retina der Atheriniformes zeigt eine große Übereinstimmung sowohl im Grundaufbau als auch in der Feinstruktur der sie bildenden Elemente, wodurch sich eine nach Unterordnungen getrennte Präsentation erübrigt. Die feinstrukturellen Unterschiede werden im Rahmen der jeweiligen Unterkapitel beschrieben. Auf die morphologischen und regionalen Unterschiede wird dagegen familien-, bzw. artspezifisch eingegangen, um der Vielfalt der Befunde gerecht zu werden.

4.1 Grundaufbau des Auges

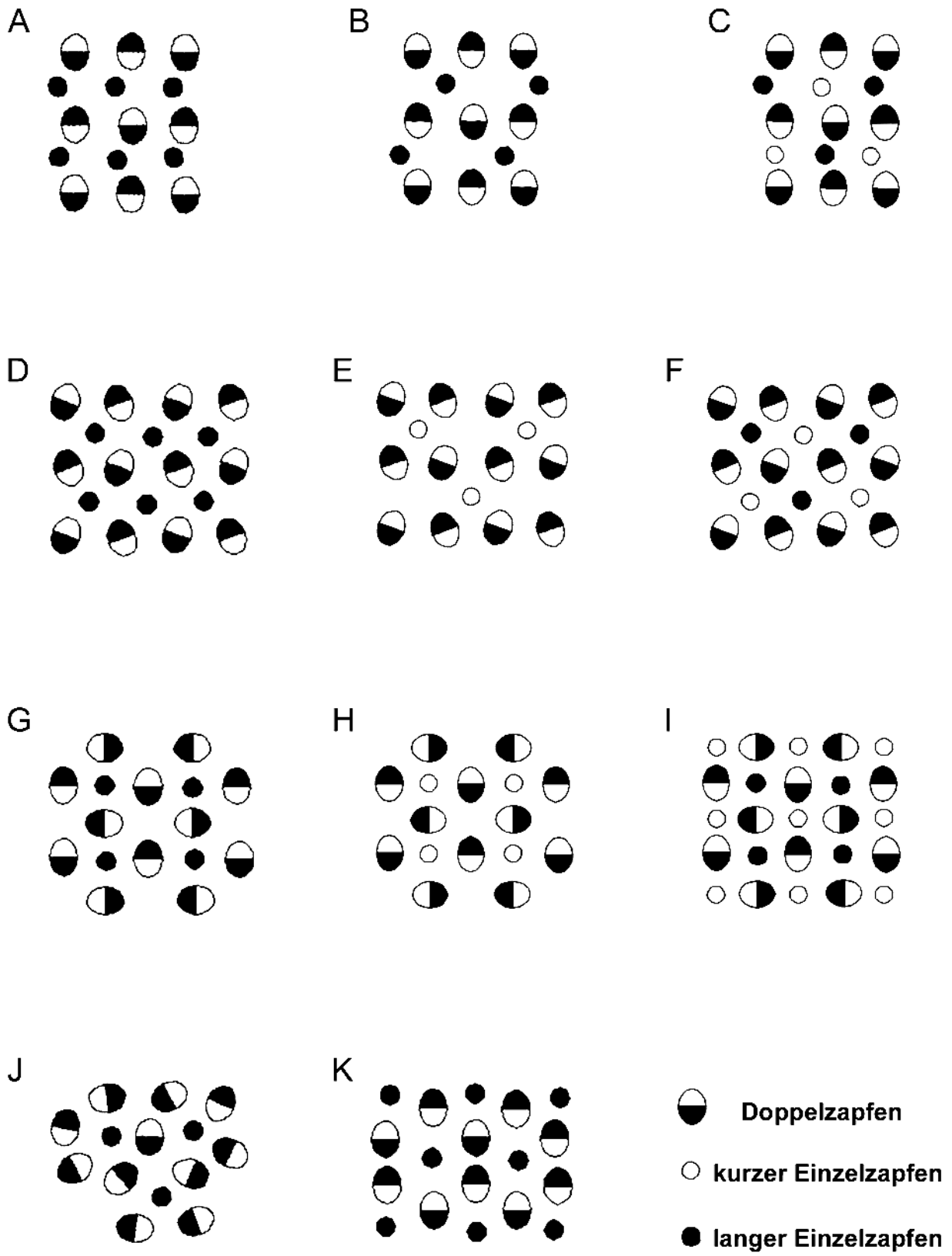
Der Grundaufbau des Auges bei den Atheriniformes entspricht dem in Kapitel 2.2.1 bereits besprochenen typischen Aufbau eines Teleostierauges. Die die äußerste Schicht des Augapfels bildende Sklera besteht bei den kleineren Gattungen, wie *Atherina*, *Telmatherina*, *Melanotaenia* und *Glossolepis* sowie *Oryzias* und *Ameca*, aus schwachem Bindegewebe, während größere Gattungen, wie z.B. *Belone*, *Scomberesox* oder *Tylosurus*, z.T. massive Verknorpelungen zeigen, was der Sklera einen lederartig zähen Charakter verleiht. In der reich vaskularisierten, Guaninkristalle enthaltenden Chorioidea konnten keine Tapeta lucida nachgewiesen werden. Bei allen in dieser Arbeit untersuchten Exocoetoidei fallen außergewöhnliche pigmentierte Strukturen im Augenbinnenraum auf, die, mit wenigen Ausnahmen, innerhalb der einzelnen Familien in charakteristischer Art und Weise ausgebildet sind und bei den Vertretern der Atherinoidei und Cyprinodontoidei fehlen. Auf die Art der Ausprägung dieser Strukturen und deren genauen Aufbau wird in den Kapiteln 4.2.2 und 4.3 gesondert eingegangen. Eine weitere Sonderbildung im Bereich der Iris ist bei *Belone belone* und *Dermogenys pusillus* in vivo zu beobachten. Bei *B. belone* zeigt die Iris bei Dämmerlicht eine dorsale Ausbuchtung, die bei hellem Licht fehlt. Bei *D. pusillus* bildet sich bei starkem Lichteinfall ein dorsaler Irislappen, der Guaninflitter enthält und in die Pupille hineinragt,

wodurch diese bis auf einen schmalen peripheren Spalt verschlossen werden kann (vgl. Abb. 2F). Alle im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Arten weisen eine punktförmige Austrittsstelle des Nervus opticus im ventro-temporalen oder zentralen ventralen Bereich des Auges auf.

4.2 Organisation und Feinstruktur der äußeren Retina und pigmentierter Strukturen innerhalb der Augenkammer

Alle im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Atheriniformes besitzen eine für diurnale Teleostier typische Duplexretina, die sowohl Stäbchen als auch Zapfen als grundlegende Photorezeptortypen enthält. Alle zehn Retinaschichten sind gut ausgebildet und erkennbar, weisen aber bisweilen große regionale Unterschiede hinsichtlich ihrer Dimensionen auf. Folgende morphologisch determinierbaren Zapfentypen wurden in Abhängigkeit von Artzugehörigkeit und Augenregion beobachtet: kurze Einzelzapfen, mittlere Einzelzapfen, lange Einzelzapfen, gleiche und ungleiche Doppelzapfen, Dreifach- und in einem Fall sogar Vierfachzapfen. Während bei den Stäbchen keinerlei regelmäßige Anordnung zu erkennen ist, bilden die verschiedenen Zapfentypen im helladaptierten Zustand zumeist hochgeordnete Muster, deren Art und Ausprägung von den auftretenden Zapfentypen, dem Zapfentypenverhältnis, bzw. der Region abhängig ist und eine hohe Artspezifität aufweist (Abb. 13A-K). Im helladaptierten Zustand entspricht in der Regel das auf Ellipsoidniveau beobachtete Zapfenmuster dem auf Kernniveau. Im dunkeladaptierten Zustand dagegen treten bisweilen große Unterschiede zwischen diesen beiden Schichten auf, was eine Beschreibung der Muster auf Ebene der äußeren Körnerschicht unumgänglich macht (siehe hierzu auch

Abb. 13: Schematische Darstellung der bei den untersuchten Atheriniformes vorkommenden Zapfenmuster in Abhängigkeit von Doppel-/Einzelzapfenverhältnis und Einzelzapfentypen. **A-C**, reines Reihemuster, **A**, Doppel-/Einzelzapfenverhältnis 1:1, **B**, Doppel-/Einzelzapfenverhältnis 2:1, **C**, Doppel-/Einzelzapfenverhältnis 1:1, mit langen und kurzen Einzelzapfen; **D-F**, „verdrehtes“ Reihemuster, **D**, Doppel-/Einzelzapfenverhältnis 1:1, **E**, Doppel-/Einzelzapfenverhältnis 2:1, **F**, Doppel-/Einzelzapfenverhältnis 1:1, mit langen und kurzen Einzelzapfen; **G-I**, Viereckmuster, **G**, **H**, Doppel-/Einzelzapfenverhältnis 2:1, **I**, Doppel-/Einzelzapfenverhältnis 1:1, mit langen und kurzen Einzelzapfen; **J**, pentagonales Muster; **K**, hexagonales Muster.

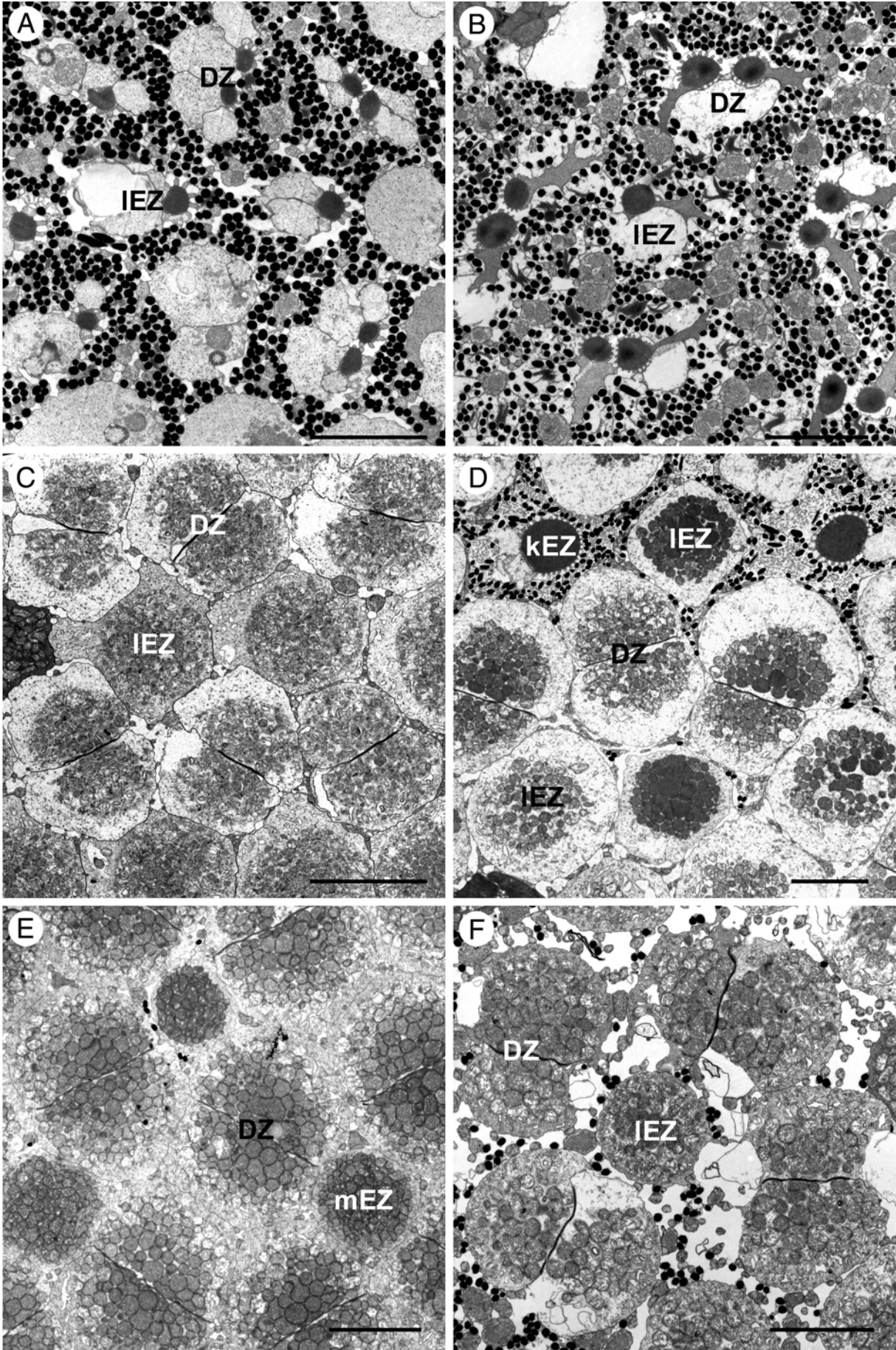


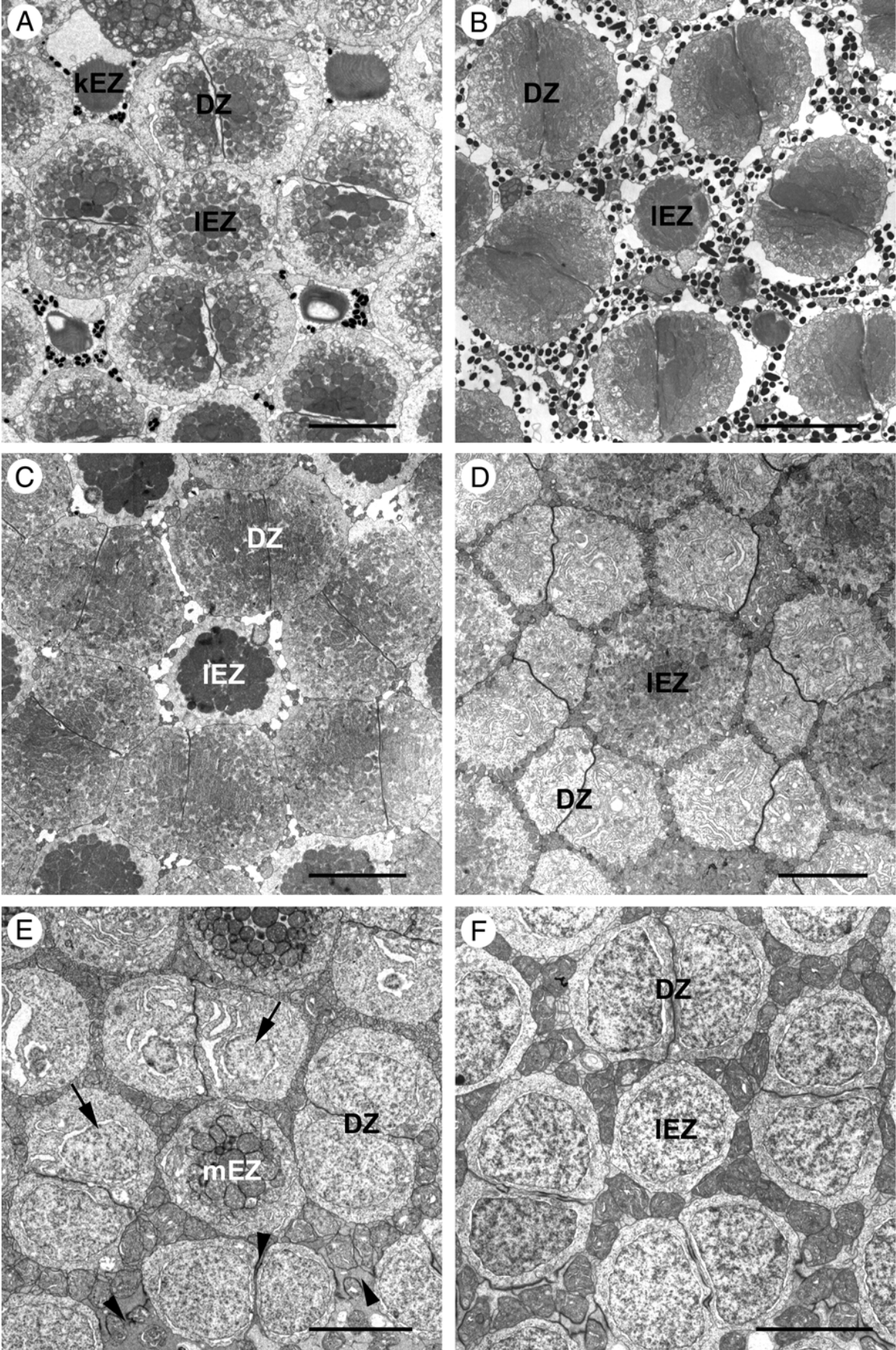
Kap. 4.2.3.1). Bisweilen lässt sich die regelmäßige Photorezeptoranordnung sogar bis in die äußere plexiforme Schicht verfolgen. In der Regel jedoch reduziert sich die Mustervielfalt von Ellipsoid- und Kernbereich auf ein mehr oder weniger geordnetes Reihenmuster auf Synapsenebene und häufiger auf eine weitgehend unregelmäßige Anordnung. Bei den Atheriniformes lassen sich folgende, zum Teil ineinander übergehende Mustertypen unterscheiden:

- **reines Reihenmuster** (Abb. 13A-C, 14A, 16C,E,F): Die entweder in einer Linie oder auf Lücke stehenden, zueinander parallel angeordneten Doppelzapfen bilden parallele Reihen. Die Einzelzapfen stehen in regelmäßigen Abständen zwischen den Doppelzapfenreihen, wobei sich verschiedene Einzelzapfentypen zumeist regelmäßig abwechseln (Ausnahme: Übergangszonen).

Abb. 14: Erscheinungsbild verschiedener Zapfenmuster und –typen auf unterschiedlichen Tangentialschnittebenen (1). **A**, *B. belone*, ventral. Reines Reihenmuster im Übergangsbereich von Außenglied zu Ellipsoid; **B**, *A. boyeri*, temporal. Viereckmuster auf Höhe der Außenglieder; **C**, *B. belone*, ventral. Verdrehtes Reihenmuster im Ellipsoidbereich; **D**, *O. celebenensis*, dorsal. Verdrehtes Reihenmuster auf Höhe der Doppelzapfenellipsoide; **E**, *M. maccullochi*, temporal. Verdrehtes Reihenmuster in der Ellipsoidregion. Beachte die etwas zueinander versetzt stehenden Doppelzapfen; **F**, *A. boyeri*, temporal. Viereckmuster im Bereich der Ellipsoide. *DZ* Doppelzapfen, *kEZ* kurzer Einzelzapfen, *lEZ* langer Einzelzapfen, *mEZ* mittlerer Einzelzapfen. Balken: 5µm. ▶

Abb. 15: Erscheinungsbild verschiedener Zapfenmuster und –typen auf unterschiedlichen Tangentialschnittebenen (2). **A**, *O. celebenensis*, temporal. Viereckmuster auf Höhe der Doppelzapfenellipsoide; **B**, *A. boyeri*, temporal. Pentagonales Muster im Ellipsoidbereich; **C**, **D**, *B. belone*, dorsal. Hexagonales Muster auf Höhe der Ellipsoide (**C**) und Doppelzapfenmyoide (**D**); **E**, *M. maccullochi*, temporal. Viereckmuster knapp skleral der äußeren Grenzmembran (*Pfeilspitzen*). Deutlich sind die skleralen Spitzen der Doppelzapfenkerne (*Pfeile*) im Myoidbereich zu erkennen; **F**, *M. maccullochi*, ventral. Viereckmuster in der äußeren Körnerschicht. *DZ* Doppelzapfen, *kEZ* kurzer Einzelzapfen, *lEZ* langer Einzelzapfen, *mEZ* mittlerer Einzelzapfen. Balken: 5µm. ▶▶





- **verdrehtes Reihemuster** (Abb. 13D-F, 14C-E, 16B): Grundsätzlich sind die einzelnen Zapfentypen hier wie beim reinen Reihemuster angeordnet, mit der Ausnahme, dass die Doppelzapfen mehr oder weniger gegenläufig um ihre Längsachse verdreht sind. Erreicht diese Verdrehung etwa 45° so stehen die Doppelzapfen im 90° -Winkel zueinander und es bildet sich ein Viereckmuster.

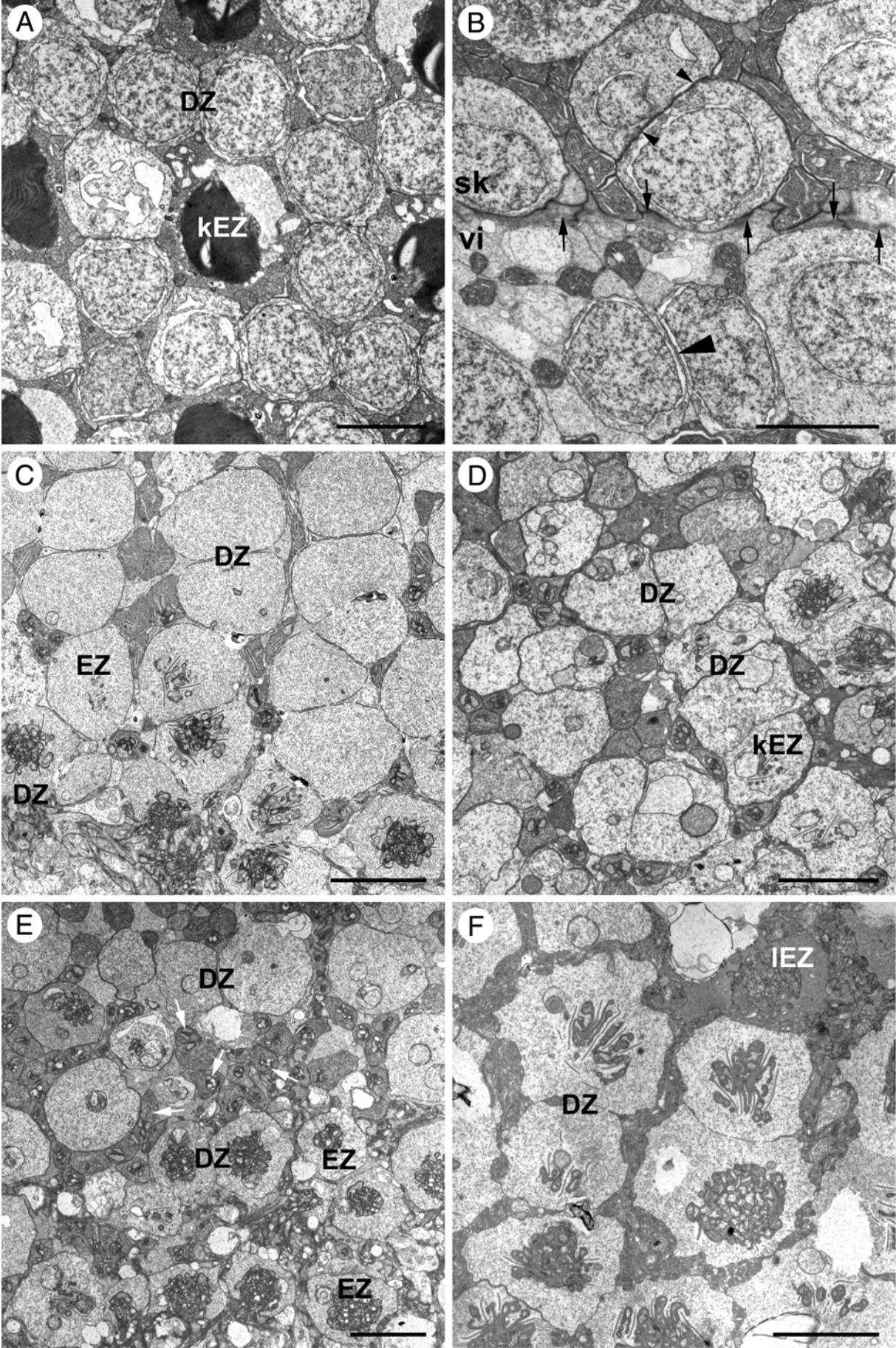
- **Viereckmuster** (Abb. 13G-I, 14B,F, 15A,E,F, 16A,D): Vier im 90° -Winkel zueinander angeordnete Doppelzapfen bilden ein Viereck um einen zentralen Einzelzapfen, der entweder lang, mittel oder kurz sein kann. Bei gleichzeitigem Vorhandensein von langen und kurzen Einzelzapfen steht in der Regel der lange Einzelzapfen im Zentrum und die kurzen Einzelzapfen in den Ecken des Vierecks.

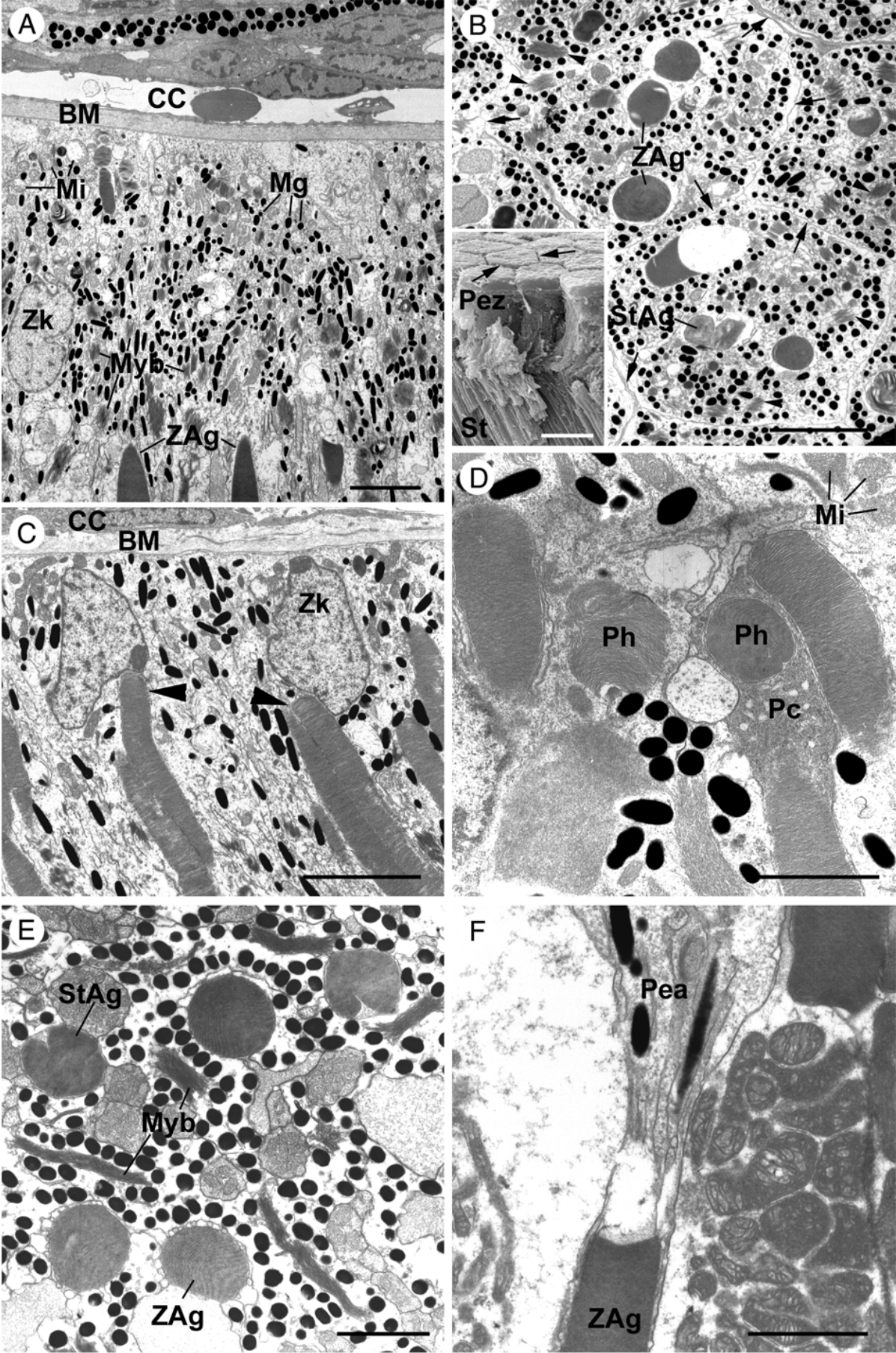
- **pentagonales Muster** (Abb. 13J, 15B): Fünf Doppelzapfen sind um einen zentralen Einzelzapfen angeordnet.

- **hexagonales Muster** (Abb. 13K, 15C,D): Sechs Doppelzapfen sind um einen zentral liegenden Einzelzapfen angeordnet, wobei jeder Doppelzapfen bereits wieder einen Teil der beiden benachbarten hexagonalen Einheiten darstellt.

Abb. 16: Erscheinungsbild verschiedener Zapfenmuster und -typen auf unterschiedlichen Tangentialschnittebenen (3). **A**, *T. ladigesi*, temporal. Viereckmuster im Bereich der äußeren Grenzmembran. Beachte, dass bereits in der Kernregion der Doppelzapfen die Außenglieder der extrem kurzen Einzelzapfen beginnen; **B**, *O. celebenensis*, temporal. Detailaufnahme von Doppelzapfenkernen, die im Bereich der äußeren Grenzmembran (*Pfeile*) ein verdrehtes Reihemuster bilden. Skleral der OLM (*sk*) lassen sich subsurface Cisternae erkennen (*kleine Pfeilspitzen*), die vitreal (*vi*) fehlen (*große Pfeilspitze*); **C**, *D. pusillus*, ventral. Doppelzapfenpedicles, die in der äußeren plexiformen Schicht ein verhältnismäßig dichtes reines Reihemuster bilden; **D**, *T. ladigesi*, temporal. Viereckmuster im Bereich der skleralen äußeren plexiformen Schicht. Beachte den dezentral liegenden Einzelzapfenpedicle; **E**, *A. splendens*, temporal. Relativ locker angeordnetes reines Reihemuster der Zapfenpedicles. Dazwischen lassen sich zahlreiche unregelmäßig verteilte Rodspherules (*Pfeile*) erkennen, **F**, *B. belone*, dorsal. Große Doppelzapfenpedicles, die ein reines Reihemuster bilden. Beachte den Einzelzapfenpedicle mit deutlich höherer Elektronendichte. *DZ* Doppelzapfen, *EZ* Einzelzapfen, *kEZ* kurzer Einzelzapfen, *lEZ* langer Einzelzapfen. Balken: 4µm.

Abb. 17: Organisation und Feinstruktur des Pigmentepithels. **A**, *H. affinis* (dunkeladaptiert). Radialschnitt im Übergangsbereich von Chorioidea (skleral) zu Pigmentepithel (vitreal). Beachte die große Dichte von Melaningranula in diesem Bereich und die weit nach skleral reichenden Zapfenaußenglieder; **B**, *B. belone* (helladaptiert). Tangentialschnitt auf Ebene der skleralen Endungen der Zapfenaußenglieder. Deutlich sind die Zellgrenzen (*Pfeile*) der einzelnen Pigmentepithelzellen zu erkennen. Beachte die zahlreichen und unregelmäßig verteilten Myeloidkörper (*Pfeilspitzen*). Insert: *A. boyeri*, Längsbruch, REM: Pigmentepithelzellen nach Entfernung der Chorioidea. Auch hier sind die hexagonale Form der Zellen und ihre Grenzen (*Pfeile*) deutlich zu erkennen; **C**, *B. belone* (helladaptiert). Radialschnitt im Übergangsbereich von Chorioidea zu Pigmentepithel. Beachte die lockere Anordnung der Melaningranula und die bis in die Nähe der Zellkerne des Pigmentepithels reichenden Stäbchenaußenglieder (*Pfeilspitzen*); **D**, *B. belone* (helladaptiert), Radialschnitt. „Disk-shedding“ von Stäbchenaußengliedern; **E**, *A. boyeri* (helladaptiert). Tangentialschnitt im vitrealen Bereich der Pigmentepithelausläufer; **F**, *H. affinis* (dunkeladaptiert), Radialschnitt. Kontakt zwischen einem Pigmentepithelausläufer und dem Aussenglied eines vitrealer stehenden Einzelzapfens. Balken: A-C 5µm; D-F 2µm; B, Insert: 10µm. *BM* Bruch'sche Membran, *CC* Choriocapillaris, *Mg* Melaningranulum, *Mi* Mitochondrium, *Myk* Myeloidkörper, *Pc* Phagocyt, *Pea* Pigmentepithelausläufer, *Pez* Pigmentepithelzelle, *Ph* Phagosom, *St* Stäbchen, *StAg* Stäbchenaußenglied, *ZAg* Zapfenaußenglied, *Zk* Zellkern.





4.2.1 Feinstruktur der helladaptierten äußeren Retina

4.2.1.1 Pigmentepithel

Das Pigmentepithel stellt die am weitesten skleral gelegene Schicht der äußeren Retina dar und bildet ein geschlossenes Epithel, das nur aus einer Lage von Zellen besteht. Sein Erscheinungsbild ist in hohem Maße vom Adaptationszustand des jeweiligen Individuums abhängig. Skleral, an der Grenze zur Choriocapillaris der Chorioidea, bilden die Pigmentepithelzellen eine extrazelluläre Lamina, die sogenannte Bruch'sche Membran, aus. Sie ist als deutlich sichtbares Band von etwa 1-1.5µm Dicke zu erkennen (Abb. 17A,C). Die Zellkerne der hexagonalen Pigmentepithelzellen (Abb. 17B), deren Durchmesser ca. 10-15µm beträgt, befinden sich zumeist direkt vitreal der Bruch'schen Membran (Abb. 17C).

Neben „typischen“ Zellbestandteilen, wie Mitochondrien und glattem ER, treten im Zytoplasma des Pigmentepithels sowohl im hell- als auch im dunkeladaptierten Zustand sogenannte Myeloidkörper auf. Sie bestehen aus kompakten, aber relativ flachen Membranstapeln mit glatter Oberfläche und sind diffus ohne jegliche Vorzugsorientierung im Cytosol verteilt (Abb. 17A-E). Auffällig ist vor allem die große Zahl an Melaningranula oder Melanosomen, äußerst elektronendichte und daher in elektronenmikroskopischen Aufnahmen schwarz erscheinende Strukturen. Sie sind zumeist rund, mit einem Durchmesser von etwa 240-800nm. Es treten aber auch zylindrische Granula auf, die eine Länge von bis zu 2.5µm erreichen können (Abb. 17A-E). Im helladaptierten Zustand bildet das Pigmentepithel weit nach vitread reichende fingerförmige Fortsätze, in denen der Großteil der Melanosomen lokalisiert ist. Diese Ausläufer umgeben die Zapfenaußenglieder, bisweilen sogar die skleralen Spitzen der Zapfenellipsoide „tütenförmig“. Vor allem in diesem Bereich sind besonders lange, elliptische Melaningranula zu beobachten, die die Außenglieder ringförmig umgeben und abschirmen (Abb. 14A,B,D, 17E, 19A, 20B, 21A). Die Stäbchenaußenglieder erstrecken sich in der Regel zwischen die Ausläufer bis weit in das Pigmentepithel hinein und können bisweilen sogar die Zellkerne an seiner Basis erreichen (Abb. 17C). Im dunkeladaptierten Zustand dagegen sind die Ausläufer weit nach skleral zurückgezogen, bleiben aber in Kontakt mit den Außengliedern der verlängerten Zapfen (Abb. 17A,F). Die Melaningranula konzentrieren sich dann überwiegend skleral im Bereich der Nuclei.

Weiterhin lassen sich sowohl bei der hell- als auch dunkeladaptierten Retina im Pigmentepithel Strukturen und Zellen erkennen, die in Zusammenhang mit dem sogenannten „disk-shedding“ stehen, also dem Abbau und der Regeneration „verbrauchter“ Stäbchendisks

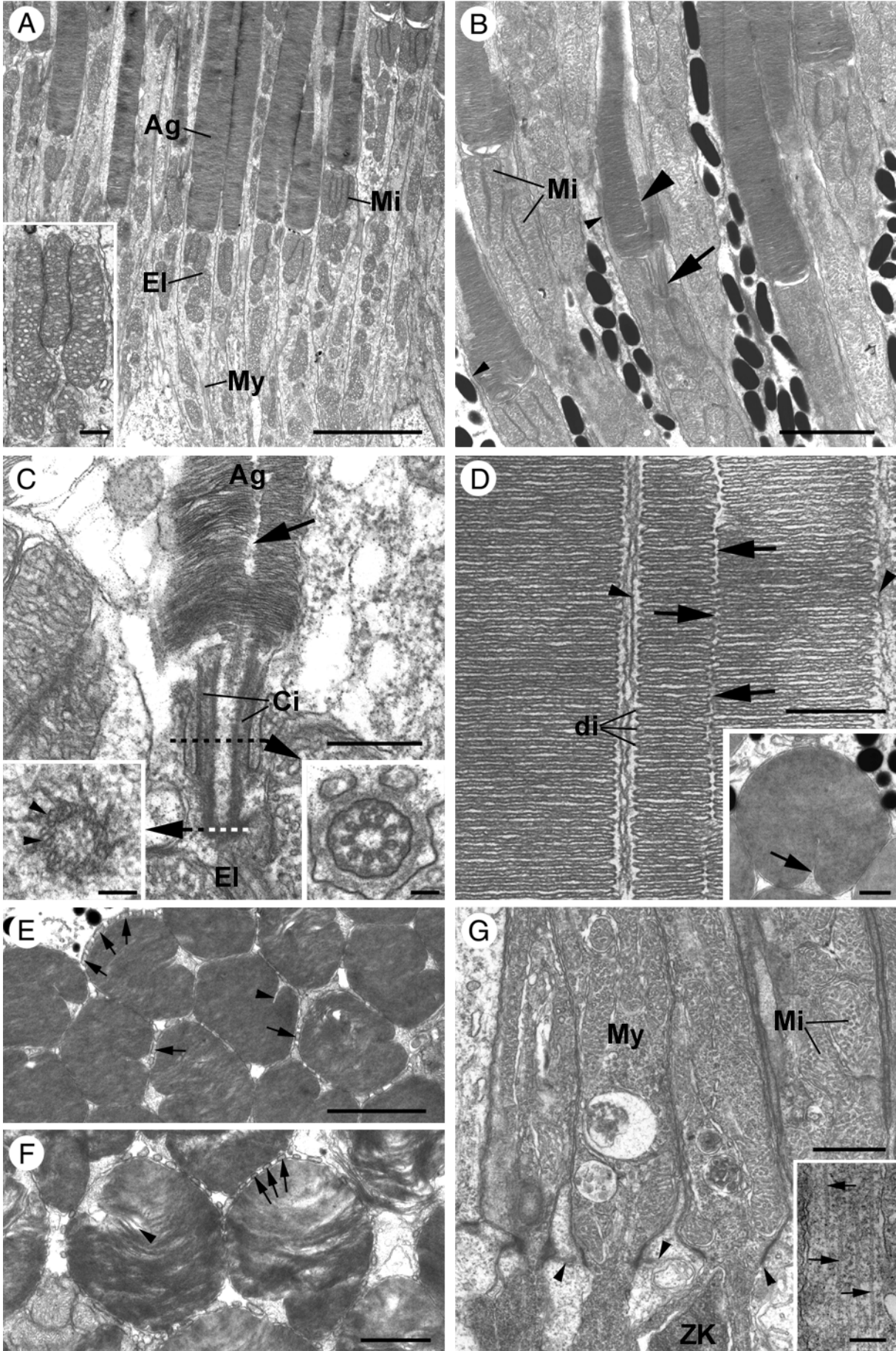
bei Tage und Zapfendisks bei Nacht. Dabei werden einzelne Diskpakete unterschiedlicher Größe, Phagosomen genannt, am skleralen Ende der Photorezeptoraußenglieder abgeschnürt und von den zahlreichen Phagocyten abgebaut und verdaut (Abb. 17D). Die hierbei entstehenden Spaltprodukte werden für die Resynthese der Disks eingesetzt.

4.2.1.2 Photorezeptorschicht

Stäbchen

In der helladaptierten Retina nehmen die verlängerten Stäbchen in der Regel den Raum vitreal der Pigmentepithelzellkörper und skleral der Zapfen ein. Dabei durchziehen sie bisweilen die gesamte äußere Retina (Abb. 17C). Auf der Ebene der Zapfen treten sie hin und wieder gruppenweise zu Bündeln zusammen, wobei ihre stark verdünnten, zwischen den Zapfen verlaufenden Myoide, die äußere Grenzmembran durchdringen (Abb. 19B,C, 20A, 21A).

Abb. 18: Aufbau der Photorezeptorschicht: Feinstruktur der Stäbchen. **A**, *H. affinis*, dorsal. Radialschnitt durch eine Stäbchengruppe. Insert: Außergewöhnlich große, vertikal ausgerichtete Mitochondrien; **B**, *A. boyeri*, ventral. Radialschnitt im Übergangsbereich von Ellipsoid zu Außenglied. Deutlich sind calycale Fortsätze (*kleine Pfeilspitzen*) und eine Einschnürung im Außengliedbereich („Rod-Incisure“) (*große Pfeilspitze*) zu erkennen. Beachte das Cilium (*Pfeil*), aus welchem das Außenglied hervorgeht; **C**, *T. crocodylus*, nasal. Längs getroffenes Cilium. Linkes Insert: Basalkörper quer getroffen mit typischer 9x3+0 Struktur. *Pfeilspitzen*: Tubulitriplets. Rechtes Insert: Querschnitt durch den Cilienschaft mit 9x2+0 Struktur; **D**, *B. belone*, temporal. Radialschnitt durch Stäbchenaußenglieder. Die horizontal angeordneten Disks (*di*) sind auf beiden Seiten durch die Plasmamembran (*Pfeilspitzen*) vom Extrazellularraum abgetrennt. *Pfeile*: Verlauf der „Rod-Incisure“. Insert: *T. ladigesi*, dorsal. Tangentialschnitt durch ein Stäbchenaußenglied mit Diskeinschnürung (*Pfeil*); **E**, *O. celebenensis*, dorsal; **F**, *A. splendens*, temporal. Tangentialschnitte durch eine Gruppe von Stäbchenaußengliedern. Beachte die zahlreichen calycalen Fortsätze (*Pfeile*) und „Rod-Incisure“ (*Pfeilspitzen*); **G**, *A. boyeri*, dorsal. Radialschnitt im Myoidbereich eines Stäbchenbündels. Beachte die Myoidverengung beim Durchtritt durch die äußere Grenzmembran (Verlauf: *Pfeilspitzen*). Insert: längs (radial) verlaufende Mikrofilamente (*Pfeile*) in einem Stäbchenmyoid. Balken: A 5µm; B,E 2µm; C 500nm; D 400nm; G,F 1µm; A,D, Inserts: 500nm; C, Inserts: 100nm; G, Insert: 200nm. *Ag* Außenglied, *Ci* verbindendes Cilium, *El* Ellipsoid, *Mi* Mitochondrium, *My* Myoid, *Zk* Zellkern.



Abgesehen von dieser Gruppierung weist die Stäbchenverteilung bei den Atheriniformes keinerlei Regelmäßigkeiten auf. Bisweilen zeigen die Spitzen der Außenglieder allerdings eine leicht hexagonale Form innerhalb der Stäbchengruppen. Mehrlagige Anordnungen der Stäbchen, sogenannte „multiple Bank Retinae“ wurden bei den hier untersuchten Vertretern der Atheriniformes nicht gefunden.

Die Stäbchen entsprechen in Grundaufbau und Feinstruktur weitgehend denen vieler anderer Teleostier. Der Durchmesser des verhältnismäßig langen und zylindrisch verlaufenden Stäbchenaußengliedes variiert je nach Art zwischen 0.8 und 2.2 μ m (Abb. 18A,B). Es enthält eine große Anzahl dicht gepackter geldrollenartig horizontal angeordneter Membranscheiben, auch Disks genannt (Abb. 18A-D). Der durchschnittliche Disk-Wiederholungsabstand variiert dabei zwischen 24 und 28nm. Die Länge der Stäbchenaußenglieder ist in der Regel stark sowohl von der Retinaregion als auch -dicke abhängig. Generell ist bei vielen Atheriniformes die Tendenz zu beobachten, dass die dorsalen Außenglieder etwas länger erscheinen als die ventralen oder ventro-temporalen.

Im Gegensatz zu den Zapfen sind die Stäbchendisks bis auf eine wenige Membranscheiben umfassende schmale Zone im vitrealsten Bereich des Außengliedes durch die Plasmamembran vom extrazellulären Raum isoliert und flottieren mehr oder weniger frei im Cytoplasma (Abb. 18D). Horizontale Einstülpungen der Diskmembran, sogenannte „Rod-Incises“, die wahrscheinlich der Oberflächenvergrößerung dienen, sind bei den im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Vertretern häufig zu beobachten. Es handelt sich dabei ausschließlich um einfache Einschnürungen (Abb. 18B-F).

Mit dem Innenglied steht das Außenglied lediglich über ein Cilium in Verbindung (Abb. 18B,C). Das Cilium entspringt einem Basalkörper, der die typische 9x3+0 Struktur besitzt (Abb. 18C) und lateral exzentrisch in der skleralen Spitze des Ellipsoids lokalisiert ist. Von ihm ausgehend erstreckt sich der Cilienschaft, der die für bewegungsunfähige Cilien charakteristische 9x2+0 Struktur besitzt und ins Außenglied übergeht (Abb. 18B,C).

Das Stäbchenellipsoid ist verhältnismäßig kurz und besitzt in etwa den gleichen Durchmesser wie das Außenglied. Es enthält nur relativ wenige Mitochondrien, die z.T. allerdings sehr mächtig ausgebildet sein können und dabei häufig eine regelmäßige vertikale Anordnung zeigen (Abb. 18A,B). Bei allen in dieser Arbeit untersuchten Vertretern der Atherinoidei und Cyprinodontoidei sowie bei den Belonidae konnten bei vielen Stäbchen sogenannte calycale Fortsätze identifiziert werden. Dabei handelt es sich um längliche schmale Ausläufer, die ihren Ausgang in der skleralen Ellipsoidspitze nehmen und sich maximal 2-3 μ m nach sklerad

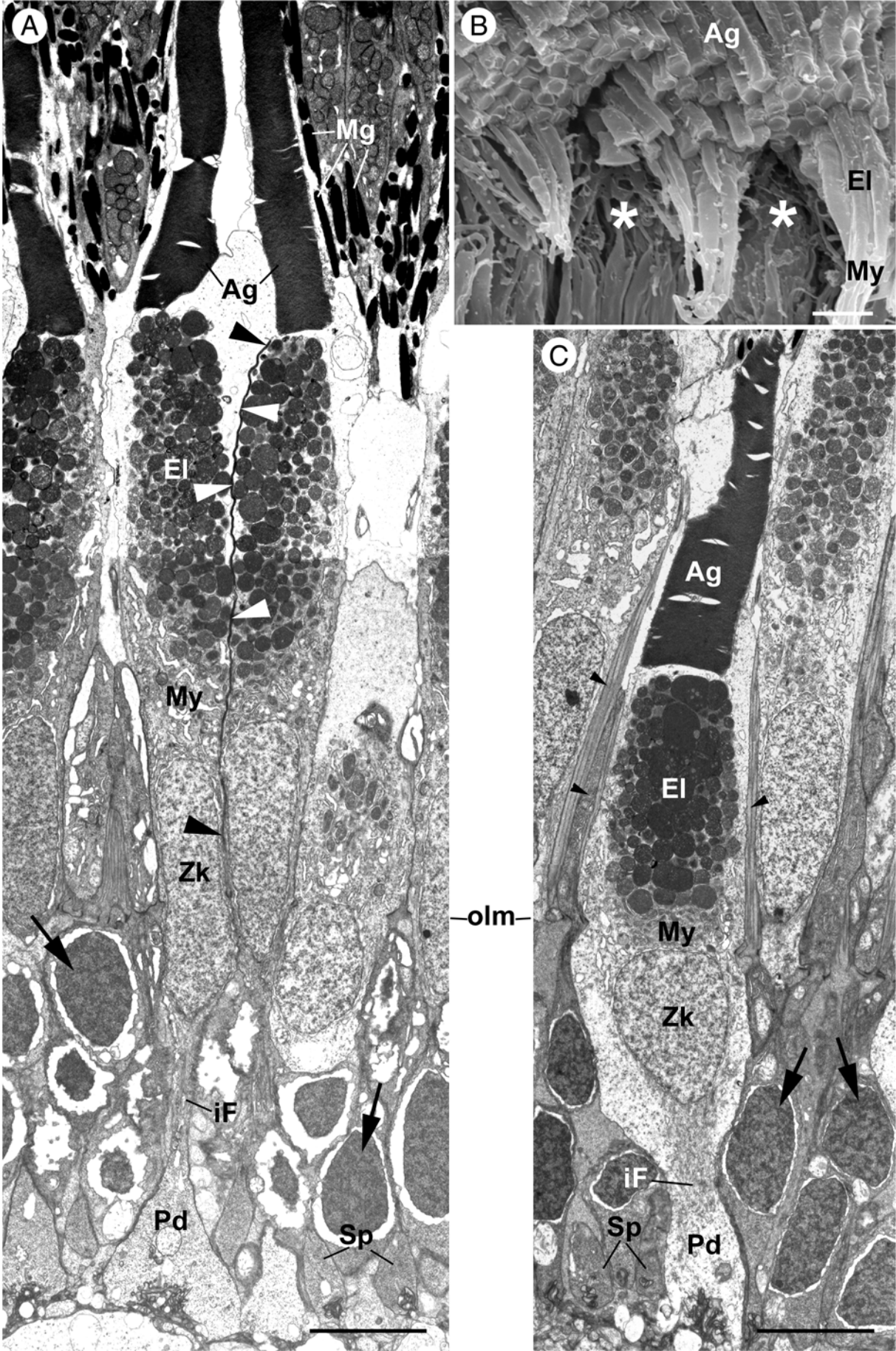
erstrecken (Abb. 18B). Dabei liegen sie dem Außenglied eng an und umgeben es palisadenförmig (Abb. 18E,F). Vitread geht das Ellipsoid direkt in das Myoid über, das neben Mitochondrien und ER auch Mikrofilamente enthält, die bei der Verlängerung und Verkürzung des Myoides im Rahmen der Retinomotorik eine Rolle spielen (Abb. 18G).

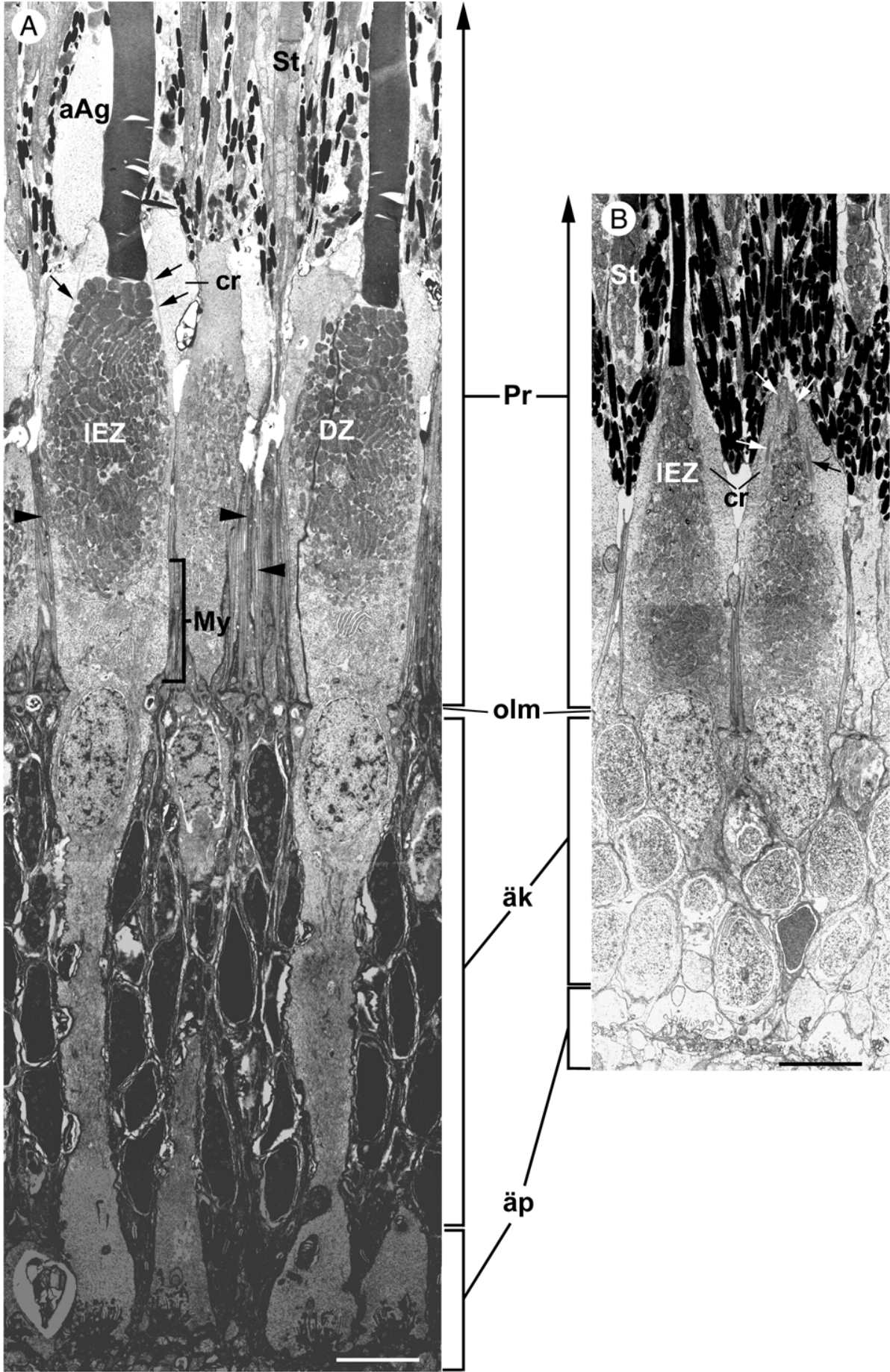
Zapfen

Betrachtet man die elektronenmikroskopischen Übersichtsaufnahmen der wichtigsten Zapfentypen (Abb. 19A,C, 20, 21), so fällt auf, dass sich kurzer, mittlerer und langer Einzelzapfen sowohl im Grundaufbau als auch feinstrukturell kaum unterscheiden. Variationen zeigen sich lediglich in den Dimensionen und in Einzelfällen auch in der Art der Ausprägung einzelner Zellkompartimente und deren Inhalt. Ebenso sind die Doppelzapfenpartner für sich betrachtet nahezu identisch mit langen Einzelzapfen. Aus diesem Grund werden an dieser Stelle exemplarisch Aufbau und Feinstruktur „des

Abb. 19: Aufbau der Photorezeptorschicht: Stäbchenanordnung und Feinstruktur verschiedener Zapfentypen (1). **A, C**, *T. ladigesi*, Radialschnitte, TEM. Durchgehende Längsansicht eines Doppelzapfens (**A**) aus der nasalen und eines kurzen Einzelzapfens (**C**) aus der dorsalen Region vom Außenglied bis zur äußeren plexiformen Schicht (gleiche Vergrößerung!); **B**, *A. boyeri*, Längsbruch, REM. (*) kennzeichnen die Position herausgebrochener Zapfen. Balken: 5µm. *Ag* Außenglied, *El* Ellipsoid, *iF* inner conducting fiber, *Mg* Melaningranulum, *My* Myoid, *olm* äußere Grenzmembran, *Pd* Pedicle, *Sp* Spherule, *Zk* Zellkern; *Pfeile*: Stäbchenkerne, *große Pfeilspitzen (A)*: Verlauf der subsurface Cisternae, *kleine Pfeilspitzen (C)*: Zwischen den Zapfen verlaufende Stäbchenmyoide. ►

Abb. 20: Aufbau der Photorezeptorschicht: Feinstruktur verschiedener Zapfentypen (2). **A, B**, *B. belone*. Zur besseren Vergleichsmöglichkeit wurden beide Aufnahmen auf gleiche Vergrößerung gebracht. **A**, Radialschnitt durch die äußere Retina der dorsalen Region. Hier lässt sich besonders gut der Myoidbereich der Zapfen (*My*) erkennen; **B**, Radialschnitt durch die äußere Retina im ventralen Bereich. Beachte die fast bis zur Mitte des Ellipsoids reichenden Pigmentepithelausläufer, die mit zahlreichen, sehr dicht gepackten Melaningranula gefüllt sind. Balken: 5µm. *aAg* akzessorisches Außenglied, *äk* äußere Körnerschicht, *äp* äußere plexiforme Schicht, *cr* cytoplasmatischer Ring, *DZ* Doppelzapfen, *IEZ* langer Einzelzapfen, *olm* äußere Grenzmembran, *Pr* Photorezeptorschicht, *St* Stäbchen. *Pfeile*: Bündel longitudinal verlaufender Mikrofilamente, *Pfeilspitzen (A)*: Zwischen den Zapfen verlaufende Stäbchenmyoide. ►►





Einzelzapfens“ behandelt, wobei gleichzeitig auch mögliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Einzelzapfentypen und die Besonderheiten der Doppelzapfen berücksichtigt werden. Anschließend wird auf die seltener vorkommenden Drei- und Vierfachzapfen eingegangen.

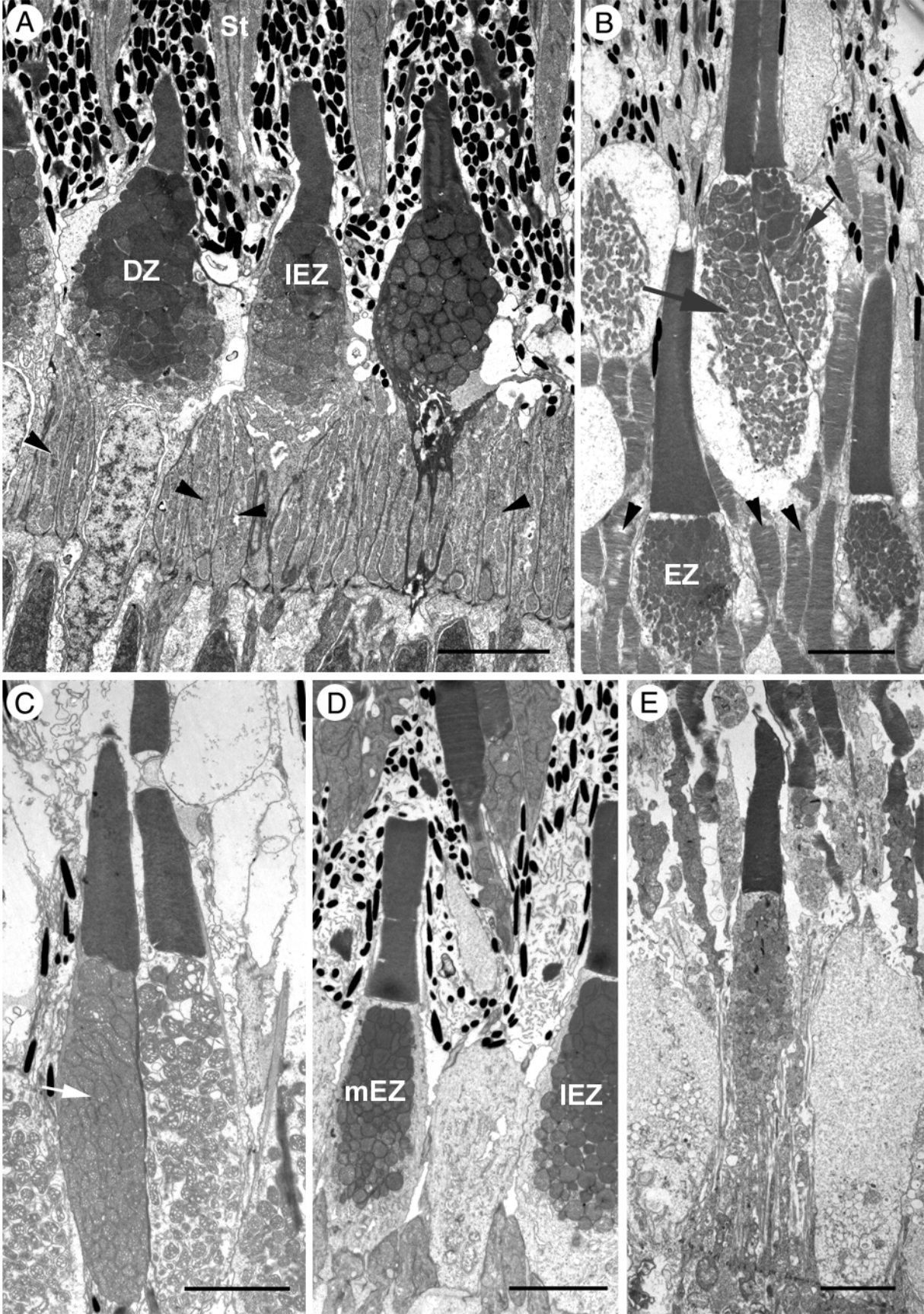
Im helladaptierten Zustand sind die Zapfen aufgrund ihrer kontrahierten Myoide direkt skleral der äußeren Grenzmembran zu finden. Dabei liegen die verschiedenen Zapfentypen mehr oder weniger in der gleichen Ebene der Retina (Abb. 19 A,C, 20). Die langen Einzelzapfen besitzen üblicherweise die gleiche Länge wie die Doppelzapfen, erscheinen bisweilen jedoch auch innerhalb der gleichen Augenregion geringfügig kürzer (Abb. 21A). Die kurzen Einzelzapfen dagegen sind deutlich kürzer als Doppel- und lange Einzelzapfen. So erreichen sie bei *T. ladigesi* beispielsweise manchmal nur etwa 30% der Länge von Doppelzapfen. In diesem Falle waren bereits auf Kernniveau der Doppelzapfen die Außenglieder der kurzen Einzelzapfen zu sehen (Abb. 16A). Eine Sonderstellung nehmen dagegen die Einzelzapfen von *M. maccullochi* ein. Ihre Länge liegt zwischen der von kurzen und der von langen Einzelzapfen, weswegen sie als mittlere Einzelzapfen bezeichnet werden. Näheres hierzu siehe Kapitel 4.2.3.2.

Das Zapfenaußenglied besitzt in der Regel eine sich zum skleralen Ende hin konisch verjüngende Form. Im Gegensatz zu den Stäbchen variieren Durchmesser und vor allem Länge der Zapfenaußenglieder ungeachtet der jeweiligen Retinadicke zwischen den einzelnen Arten, Zapfentypen und Augenregionen bisweilen beträchtlich. So beträgt beispielsweise der Durchmesser der Einzelzapfenaußenglieder bei *B. belone* in der ventralen Region zwischen 0.8 und 1.1 μm , in der dorsalen dagegen um 2.5 μm (gemessen im Basisbereich). Abgesehen von den kurzen Einzelzapfen, deren deutlich größerer Außenglieddurchmesser zwischen 3.2 und 4.4 μm schwankt, bewegen sich die Werte für Doppelzapfen und lange Einzelzapfen in der Regel um 2.5 μm . Die Länge der Zapfenaußenglieder variiert zwischen 10 und 19 μm bei kurzen und kann bis zu 33 μm bei langen Einzelzapfen und Doppelzapfen erreichen.

Die ebenfalls horizontal in den Zapfenaußengliedern angeordneten Disks besitzen einen mit 23 bis 29nm ähnlichen Wiederholungsabstand wie die Disks der Stäbchen. Bildungsweise und Erscheinungsbild weichen jedoch davon ab. So entstehen die Zapfendisks zwar ebenfalls durch eine laterale, horizontal verlaufende, sich abflachende Einstülpung der Plasmamembran, im Gegensatz zu denen der Stäbchen werden sie aber nicht abgeschnürt. Die Folge davon ist, dass sie auf der einen Seite mit dem extrazellulären Raum während ihres gesamten „Lebens“ in Verbindung stehen (Abb. 22A,C), während sie auf der anderen Seite

von Plasmamembran umgeben und folglich vom extrazellulären Raum abgetrennt sind (Abb. 22B). Auch bei den Zapfen ist das Außenglied lediglich über ein verbindendes Cilium mit dem Innenglied verbunden (Abb. 22D). Dieses Cilium besitzt ein etwas von dem der Stäbchen abweichendes Erscheinungsbild, weist jedoch auch die typische $9 \times 2 + 0$ Struktur auf. Es entspringt exzentrisch an der skleralen Spitze des Ellipsoids. Seine Tubulidubletts ziehen allerdings nicht in das Außenglied, sondern in das sogenannte akzessorische Außenglied (Abb. 22D,E,F). Darunter versteht man eine sich oft bis weit nach skleral erstreckende, parallel zum Außenglied verlaufende, sackartige Struktur, die z. T. beträchtliche Ausmaße annehmen kann (Abb. 20A, 22D,E,G). Aufgrund der relativ geringen Elektronendichte des Cytoplasmas im akzessorischen Außenglied erscheint dieses bei niedrigeren Vergrößerungen fälschlicherweise oft leer. Seine Plasmamembran weist bisweilen leicht elektronendichtere Einstülpungen auf (Abb. 22C). Bei den Doppelzapfen lassen sich gemäß der Anordnung der verbindenden Cilien und der daraus resultierenden Position der akzessorischen Außenglieder zwei Typen unterscheiden. In der sogenannten „Trans“-Position stehen sich die Cilien zusammen mit dem jeweiligen akzessorischen Außenglied auf den verschiedenen Seiten der

Abb. 21: Aufbau der Photorezeptorschicht: Feinstruktur verschiedener Zapfentypen (3), Radialschnitte. **A**, *A. boyeri*, dorsal, helladaptiert. Doppelzapfen und langer Einzelzapfen im Bereich der äußeren Grenzmembran. Beachte die zu Bündeln zusammentretenden Stäbchen (*St*) und ihre zwischen den Zapfen verlaufenden Myoide (*Pfeilspitzen*); **B**, *H. affinis*, dorsal, dunkeladaptiert. Skleral zwischen Stäbchenaußengliedern (*Pfeilspitzen*) stehende Zapfen im Bereich der Pigmentepithelzellkerne (nicht im Bild zu sehen). Die Einzelzapfen, wahrscheinlich kurze Einzelzapfen, stehen vitrealer als die Doppelzapfen. Trotz der leichten Verdrehung lassen sich bei diesem ungleichen Doppelzapfen deutlich Haupt- (*großer Pfeil*) und Nebenzapfen (*kleiner Pfeil*) unterscheiden; **C**, *P. mento*, nasal, dunkeladaptiert. Längsansicht eines „typischen“ ungleichen Doppelzapfens. Beachte die höhere Elektronendichte des einen Partners (*Pfeil*); **D**, *M. maccullochi*, dorsal, helladaptiert. Längsansicht eines mittleren und zum Vergleich dazu eines langen Einzelzapfens; **E**, *S. saurus*, nasal, dunkeladaptiert. Kaum verlängerter, unmittelbar skleral der äußeren Grenzmembran stehender Einzelzapfen, möglicherweise ein kurzer Einzelzapfen. Balken: 5µm. *DZ* Doppelzapfen, *EZ* Einzelzapfen, *IEZ* langer Einzelzapfen, *mEZ* mittlerer Einzelzapfen, *St* Stäbchen.



beiden Doppelzapfenpartner gegenüber (Abb. 22F,G), in der „Cis“-Position dagegen befinden sie sich auf derselben Seite (Abb. 23A,B). Bei den akzessorischen Außengliedern der langen und kurzen Einzelzapfen (Abb. 23C) war keinerlei regelmäßige Anordnung erkennbar. Eine Besonderheit zeigen jedoch die skleralen Spitzen der Außenglieder von kurzen Einzelzapfen bei *T. ladigesi*. Auf der vom akzessorischen Außenglied abgewandten Seite ist jeweils eine einzelne „incisureähnliche“ Einschnürung des Außengliedes zu beobachten. Innerhalb dieser Einschnürung zeigt die Plasmamembran der Disks blasenartige Abschnürungen. Zusätzlich sind im extrazellulären Raum an dieser Stelle zahlreiche vesikelähnliche Strukturen zu erkennen (Abb. 23D).

Das Zapfeninnenglied besitzt ein leicht bauchiges, kegelförmiges Aussehen. Selbst bei gleichen Zapfentypen können sowohl seine Länge als auch sein Durchmesser zwischen den einzelnen Arten und sogar innerhalb der verschiedenen Regionen eines Auges beträchtlich variieren (Abb. 19A,C, 20, 21).

Das Innenglied setzt sich aus Ellipsoid und Myoid zusammen, die sich funktionell und bezüglich ihres Inhaltes deutlich voneinander unterscheiden. Das Ellipsoid, das volumenmäßig den größten Teil des Innengliedes einnimmt, enthält zentral eine große Menge dicht gepackter Mitochondrien. Dieser „Mitochondrienkern“ ist etwa von der Mitte des Ellipsoids an bis zu seiner skleralen Spitze von einem Cytoplasmaring niedriger Elektronendichte umgeben (Abb. 20, 22D,F, 23A,G). In diesem Cytoplasmaring verlaufen nahe der Mitochondrien longitudinal orientierte Mikrofilamente, die sich nach sklerad, bis zur Spitze des Ellipsoids erstrecken und der Ellipsoidoberfläche oft eine längsgeriffelte Struktur verleihen (Abb. 20, 22D, 23E-G). Von der Spitze des Ellipsoids aus ziehen zahlreiche calycale Fortsätze nach sklerad, die dem Außenglied aufliegen und es in seinem unteren Drittel palisadenartig umgeben. Dabei verläuft in jedem der Fortsätze je eines der bereits oben beschriebenen Mikrofilamente (Abb. 23B-G). Bei *S. saurus* allerdings können auch mehrere Filamentstränge in einem calycalen Fortsatz verlaufen, der in diesem Fall dann deutlich größer erscheint (Abb. 23G). Sehr häufig stehen die calycalen Fortsätze der Zapfen mit den Ausläufern des Pigmentepithels in enger räumlicher Beziehung, ohne jedoch „echte“ Zell-Zellkontakte auszubilden (Abb. 24A).

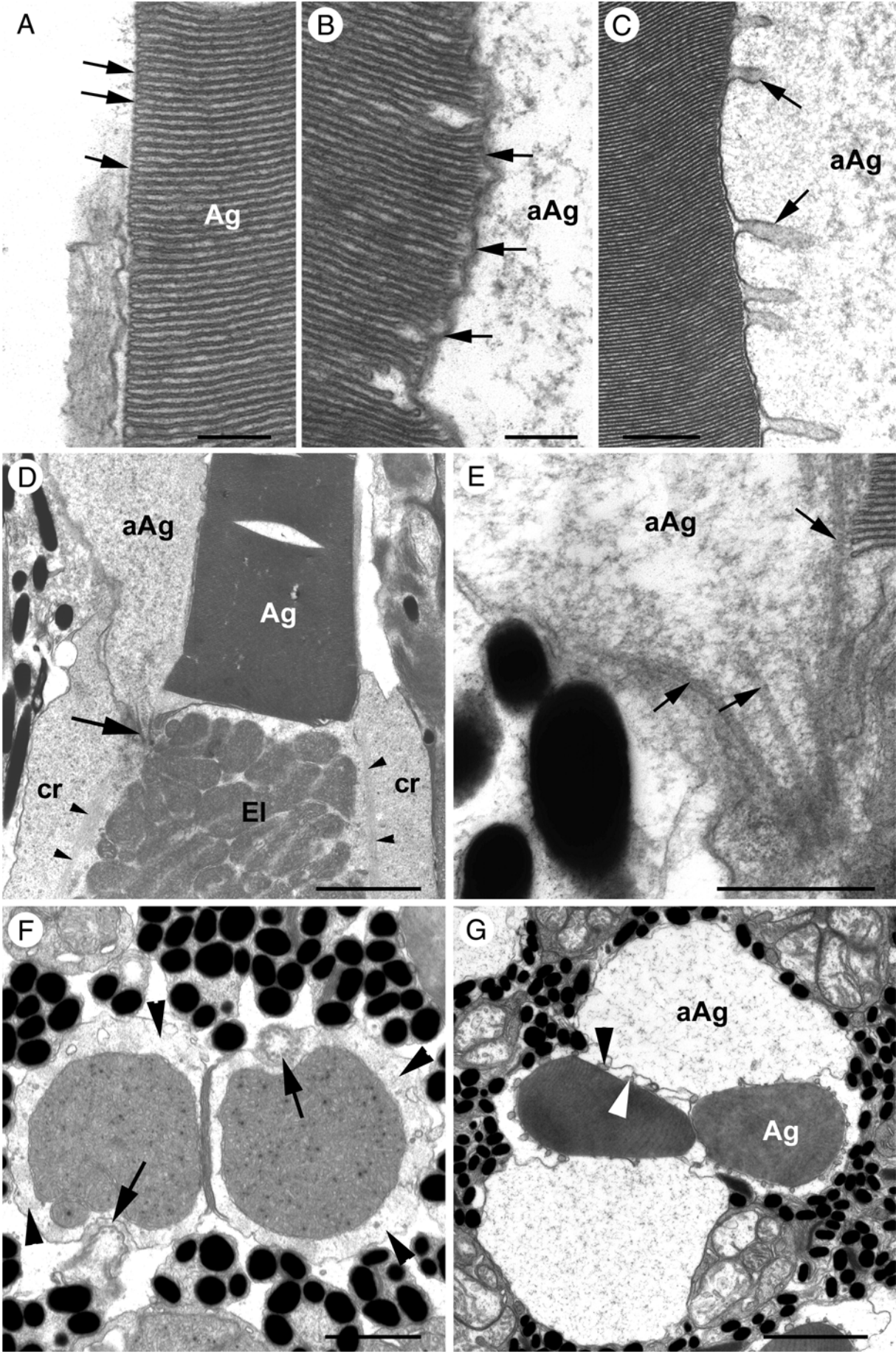
Calycale Fortsätze sind bei allen Zapfen deutlich ausgeprägt. Allerdings hängt ihre Zahl von der Spezies, der Zapfengröße und dem jeweiligen Zapfentyp ab (Abb. 14A,B, 22G, 23B-G). So weisen beispielsweise schlanke, in Bereichen mit hoher Dichte vorkommende Zapfen bei *B. belone* zwischen 5 und 14 Fortsätze auf, in Bereichen mit niedriger Dichte auftretende,

dickere Zapfen dagegen zwischen 16 und 27. Bei *O. celebenensis* sind die Außenglieder der langen Einzelzapfen von 11-15, die der kurzen dagegen von 18-30 Fortsätzen umgeben. Im allgemeinen besitzen die kurzen Einzelzapfen deutlich mehr calycale Fortsätze als lange Einzel- und Doppelzapfen, die diesbezüglich keine großen Unterschiede zeigen.

Sehr häufig weisen die Mitochondrien innerhalb des Ellipsoides einen vitreo-skleralen Dichtegradienten auf, wobei die Mitochondriendichte in Richtung sklerad zunimmt (Abb. 19C, 20, 21A,B,D). Damit verbunden ist bei *B. belone* eine regelmäßige Anordnung der Mitochondrien, die in dieser Form allerdings nur im dorsalen Bereich der Retina zu beobachten ist (Abb. 20A, 24B).

Das Myoid schließt sich übergangslos vitread an das Ellipsoid an (Abb. 19A,B, 20). Da es jedoch im helladaptierten Zustand oft in stark kontrahierter Form vorliegt, ist es zumeist relativ schwer zu erkennen. In der Regel präsentiert sich das Zapfenmyoid als deutlich elektronenlichterer Bereich im Innenglied zwischen Ellipsoid und äußerer Grenzmembran.

Abb. 22: Aufbau der Photorezeptorschicht: Details zur Feinstruktur der Zapfen (1), **A-E** Radial-, **F, G**, Tangentialschnitte. **A**, *S. saurus*, nasal. Teilansicht eines Zapfenaußengliedes. Beachte, dass die Disks hier mit dem extrazellulären Raum in Verbindung stehen (*Pfeile*); **B**, *S. saurus*, nasal. Teilansicht der zum akzessorischen Außenglied hingewandten Seite des selben Außengliedes wie in **A**. In diesem Bereich sind die Disks durch eine Zellmembran (*Pfeile*) vom extrazellulären Raum getrennt; **C**, *B. belone*, dorsal. Teilansicht eines Zapfenaußengliedes mit zugehörigem akzessorischen Außenglied. Beachte die leicht elektronendichteren Einstülpungen (*Pfeile*) der Plasmamembran des akzessorischen Außengliedes; **D**, *B. belone*, dorsal. Übergang von Ellipsoid zu Außenglied. Beachte das in das akzessorische Außenglied ziehende verbindende Cilium (*Pfeil*) sowie die zwischen dem cytoplasmatischen Ring (*cr*) und den Mitochondrien longitudinal verlaufenden Mikrofilamente (*Pfeilspitzen*); **E**, *A. boyeri*, ventral. Längs getroffenes Cilium, dessen Tubulidubletten (*Pfeile*) sich in das akzessorische Außenglied erstrecken; **F**, *A. splendens*, dorsal. Doppelzapfen mit Cilien in „Trans“-Position (*Pfeile*). Deutlich lässt sich der periphere Ring von elektronenlichtem Cytoplasma erkennen (*Pfeilspitzen*); **G**, *T. ladigesi*, dorsal. Ungleicher Doppelzapfen, dessen mächtige akzessorische Außenglieder in „Trans“-Position stehen. Beachte den Kontakt zwischen den calycalen Fortsätzen des einen und dem akzessorischen Außenglied des anderen Zapfens (*Pfeilspitzen*). Balken: A,B 200nm; C,E 500nm; D,G 2µm; F 1µm. *aAg* akzessorisches Außenglied, *Ag* Außenglied, *El* Ellipsoid.



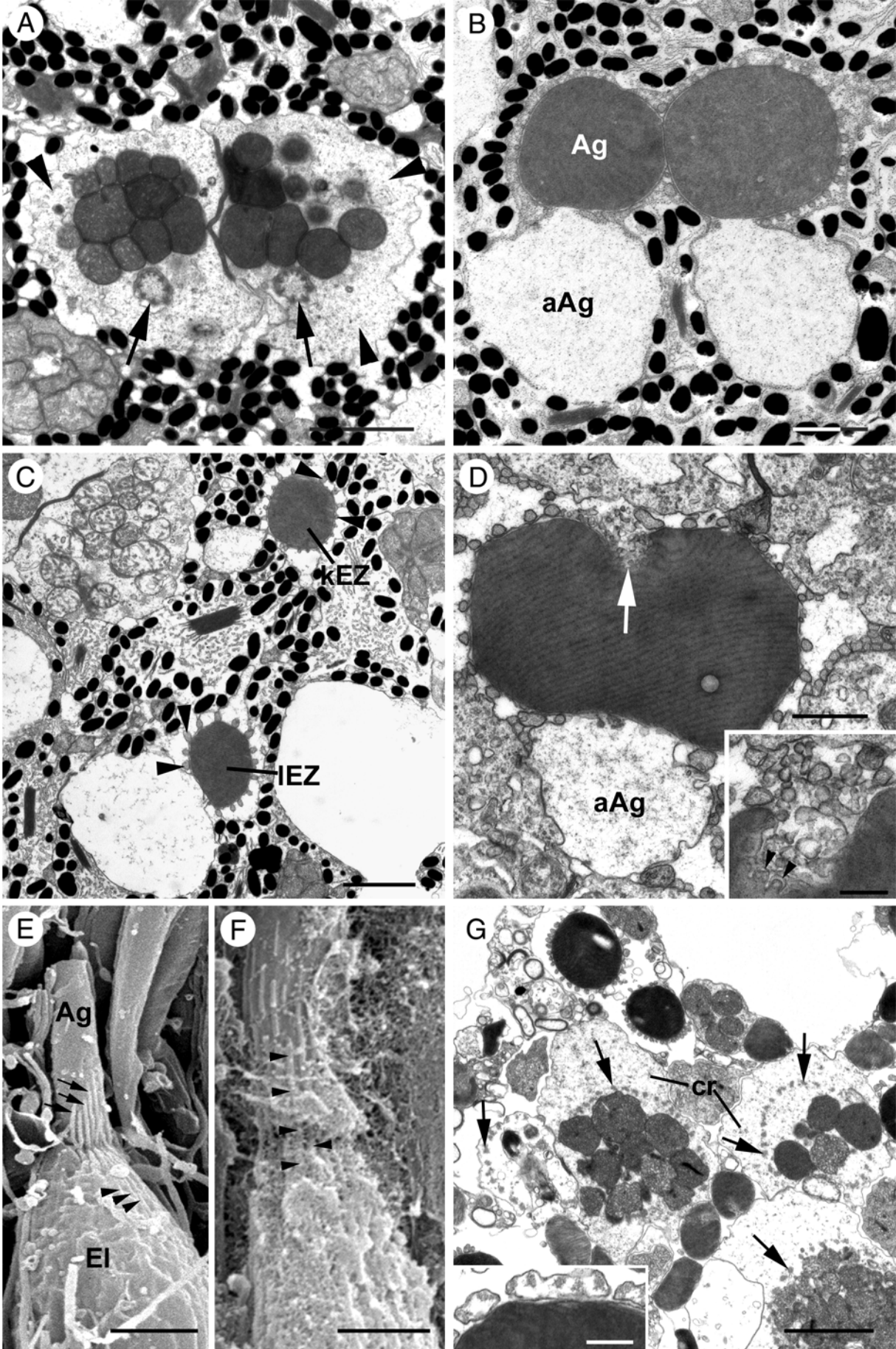
Neben einer sehr geringen Anzahl an Mitochondrien sind in ihm vor allem glattes und rauhes endoplasmatisches Reticulum sowie Mikrofilamente bzw. Mikrotubuli zu finden (Abb. 20A, 24D). Kennzeichnend für das Myoid sind laterale cytoplasmatische Ausläufer, sogenannte „Fins“, die mit den Ausläufern benachbarter Zapfen verzahnt in Kontakt treten. Ihre Länge variiert zwischen etwa 300nm und 1µm. Typische Zell-Zell-Kontakte konnten jedoch nicht nachgewiesen werden (Abb. 24C,D).

Die Doppelzapfen weisen darüber hinaus einige spezifische Besonderheiten auf. So ist an den Berührungsflächen der beiden Zapfenpartner eine ausgeprägte elektronendichte Linie zu erkennen, die von der skleralen Spitze ihrer Ellipsoide bis zur äußeren Grenzmembran verläuft und hier endet (Abb. 19A, 20A, 24B,E). Dabei handelt es sich um sogenannte subsurface Cisternae, vom endoplasmatischen Reticulum gebildete, membranöse Anlagerungen an die Zellmembranen der beiden Partner im Bereich des gegenseitigen Kontaktes (Abb. 24B). An „normalen“ Berührungspunkten zwischen Zapfen, zum Beispiel zwischen langen Einzelzapfen und Doppelzapfen, treten keine subsurface Cisternae auf, weswegen diese als sicheres Identifikationsmerkmal für Doppelzapfen herangezogen werden können, beispielsweise zur Musteranalyse in Regionen mit sehr hoher Dichte. Eine weitere Besonderheit der Doppelzapfen ergibt sich aus Größe, Form und Struktur der jeweiligen Partner. Die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Atheriniformes besitzen sowohl gleiche als auch ungleiche Doppelzapfen. Bei den gleichen Doppelzapfen, die in reiner Form allerdings sehr selten beobachtet werden können, sind beide Doppelzapfenpartner von der Größe, Form und Beschaffenheit des Cytoplasmas her identisch (Abb. 19A). Ungleiche Doppelzapfen zeigen entweder dimensionale oder aber strukturelle Unterschiede. So kann einer der beiden Partner zum Beispiel eine deutlich höhere Elektronendichte des Cytoplasmas im Innenglied aufweisen als der andere (Abb. 21C). Auch stehen die beiden Partner bisweilen vertikal versetzt zueinander. Zusätzlich kann einer der beiden Partner, der Nebenzapfen („accessory Cone“) kleiner sein als der andere, der in diesem Falle als Hauptzapfen („principal Cone“) bezeichnet wird (Abb. 21B).

Zusätzlich zu dem bereits beschriebenen vitreo-skleralen Dichtegradienten der Mitochondrien, der bei allen im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Vertretern mehr oder weniger stark ausgeprägt zu finden ist, weist das Innenglied bestimmter Arten und Familien der Atheriniformes außergewöhnliche Mitochondrienformen beziehungsweise davon ableitbare Organellen auf, sogenannte Ellipsosomen.

So treten bei *A. boyeri* und vor allem im dorso-temporalen Retinabereich bei *H. affinis* bisweilen riesige Mitochondrien mit einem Durchmesser von bis zu 3µm an der skleralen Spitze des Ellipsoids auf, die diese nahezu vollständig ausfüllen. Ihre innere Membran weist eine von der „regulärer“ Mitochondrien etwas abweichende Struktur auf und erscheint leicht vesikulär sowie stärker gefaltet (Abb. 25A). Bei den Melanotaeniidae, Oryziatidae und Goodeidae sind darüber hinaus verschiedene Typen von Ellipsosomen, bzw. deren Vorläuferformen zu beobachten, die entweder in der skleralen Ellipsoidspitze (Abb. 25 B-E, 26A,B,E) oder seltener im Myoidbereich skleral des Kernes zu finden sind (Abb. 25F). Die verschiedenen Ellipsosomen unterscheiden sich bezüglich ihrer Feinstruktur sowie der Ultrastruktur und Elektronendichte ihrer Matrix.

Abb. 23: Aufbau der Photorezeptorschicht: Details zur Feinstruktur der Zapfen (2). **A**, *M. maccullochi*, ventral. Tangentialschnitt durch einen Doppelzapfen mit Cilien (*Pfeile*) in „Cis“-Position. Auch hier werden die zentral liegenden Mitochondrien von einem Ring aus elektronenlichtem Cytoplasma (*Pfeilspitzen*) umgeben; **B**, *D. pusillus*, ventral. Tangentialschnitt durch einen Doppelzapfen, dessen akzessorische Außenglieder in „Cis“-Position stehen; **C**, *O. celebenensis*, temporal. Tangentialschnitt im Außengliedbereich von langen (*IEZ*) und kurzen (*KEZ*) Einzelzapfen. Beachte die unterschiedliche Anzahl an calycalem Fortsätzen (*Pfeilspitzen*) bei beiden Einzelzapfentypen. **D**, *T. ladigesi*, dorsal. Tangentialschnitt durch den skleralen Bereich des Außengliedes eines kurzen Einzelzapfens mit „incisureähnlicher“ horizontaler Einschnürung (*Pfeil*). Insert: Detailansicht einer Einschnürung. Deutlich lassen sich blasenartige Abschnürungen der Diskmembran (*Pfeilspitzen*) und zahlreiche vesikuläre Strukturen (*Pfeile*) erkennen; **E,F** *A. boyeri*, Längsbruch, REM. **E**, Längsansicht eines Einzelzapfens mit intakter Zelloberfläche. Andeutungsweise lässt sich die Längsriffelung (*Pfeilspitzen*) erkennen, die durch unter der Zellmembran verlaufenden Mikrofilamente hervorgerufen wird. *Pfeile*: Calycale Fortsätze; **F**, Längsansicht eines Einzelzapfens mit aufgebrochener Zelloberfläche und sich vom Ellipsoid in die calycalem Fortsätze hinein erstreckenden Mikrofilamenten (*Pfeilspitzen*); **G**, *S. saurus*, temporal. Tangentialschnitt auf Ebene der skleralen Ellipsoidspitzen der Einzelzapfen. Zwischen peripherem Cytoplasmaring (*cr*) und zentralen Mitochondrien sind die quer getroffenen kranzförmig angeordneten Mikrofilamente (*Pfeil*) zu erkennen. Insert: Tangential getroffene calycale Fortsätze, die mehrere Mikrofilamentstränge enthalten. Balken: A,C 2µm; B,D 1µm; E-G 3µm; D, Insert: 300nm, G, Insert: 500nm. *aAg* akzessorisches Außenglied, *Ag* Außenglied, *El* Ellipsoid.



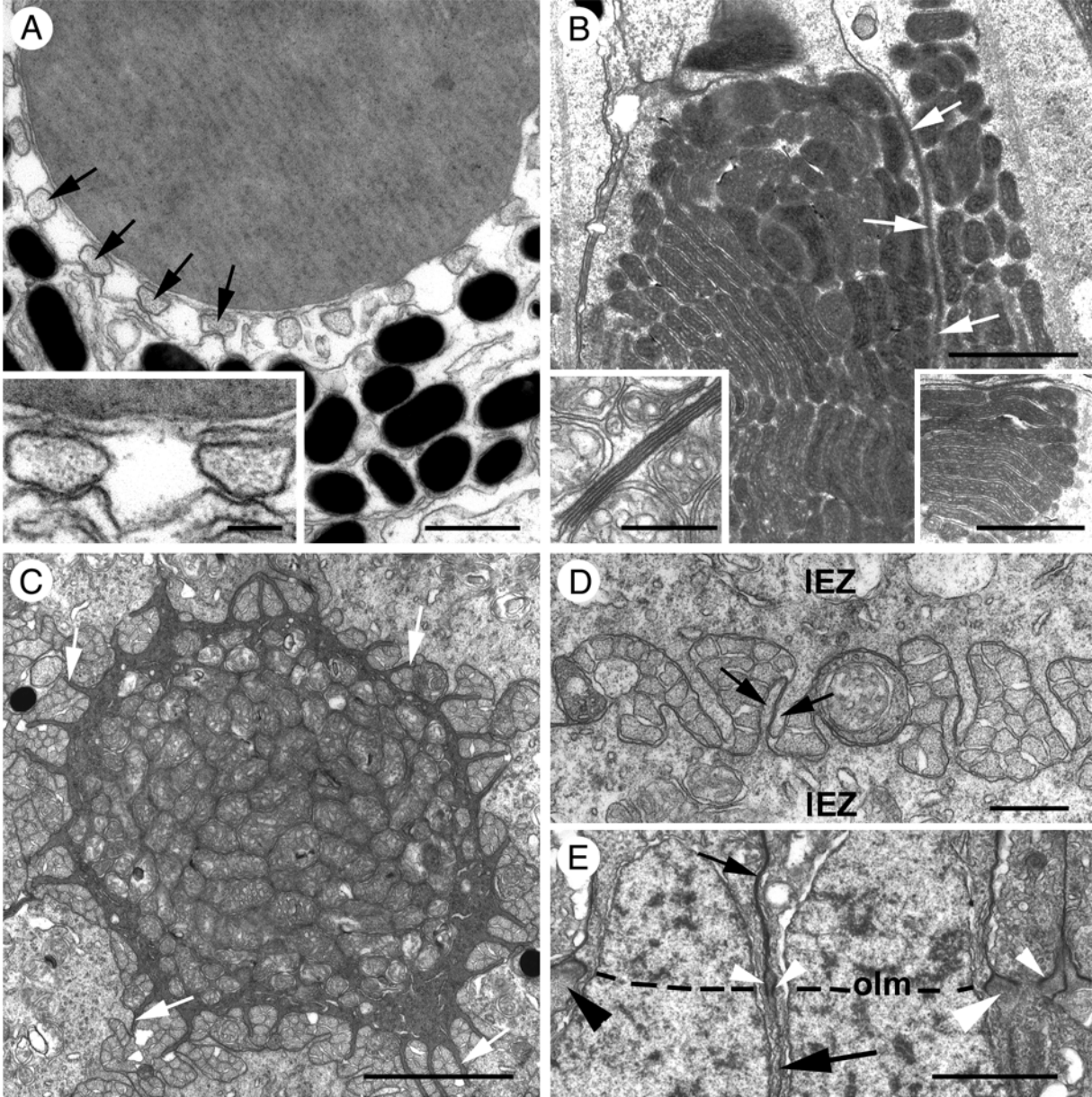
Bei *O. celebenensis* und *M. maccullochi* treten in allen Zapfentypen der verschiedenen Augenregionen Ellipsosomen auf, die noch eine gewisse Ähnlichkeit mit Mitochondrien besitzen. Aus diesem Grund werden sie im weitergehenden Text als E_M -Typ bezeichnet. Sie sind von einer Doppelmembran umgeben, deren Intermembranraum über weite Strecken den gleichen Durchmesser aufweist (Abb. 25D,E). Die Matrix beinhaltet sehr elektronendichtes, leicht granuläres Material, das diese nahezu komplett ausfüllt. Darüber hinaus bildet die innere Membran in die Matrix ziehende christaeähnliche Ausläufer, die aufgrund der kompakten Füllung des Lumens allerdings extrem abgeflacht erscheinen und nicht sehr zahlreich sind (Abb. 25C-E). In der Regel wird der sklerale Ellipsoidbereich von vielen kleineren Ellipsosomen, die eine ovale bis hexagonale Form haben, nahezu komplett eingenommen (Abb. 25C,D). Bisweilen kann jedoch an ihre Stelle ein riesiges einzelnes Ellipsosom treten, das die Ellipsoidspitze nahezu vollständig ausfüllt und an seiner vitrealen Basis von mehreren kleineren Ellipsosomen umgeben ist, von denen einige mit ihm zu verschmelzen scheinen (Abb. 25E). Äußerst selten ist im skleralen Ellipsoidbereich noch eine andere Form zu beobachten. Auch sie besitzt eine Doppelmembran, deren Intermembranraum einen mehr oder weniger konstanten Durchmesser aufweist. Allerdings erscheint die Matrix deutlich elektronenlichter und von eher granulärer Struktur. Die zahlreichen Ausläufer der inneren Membran in das Lumen machen einen vesikulären Eindruck. Zusätzlich sind im Lumen bisweilen kleinere, elektronendichte Körper zu erkennen, die in Aussehen und Struktur sehr stark dem bereits oben beschriebenen E_M -Typ ähneln (Abb. 25B).

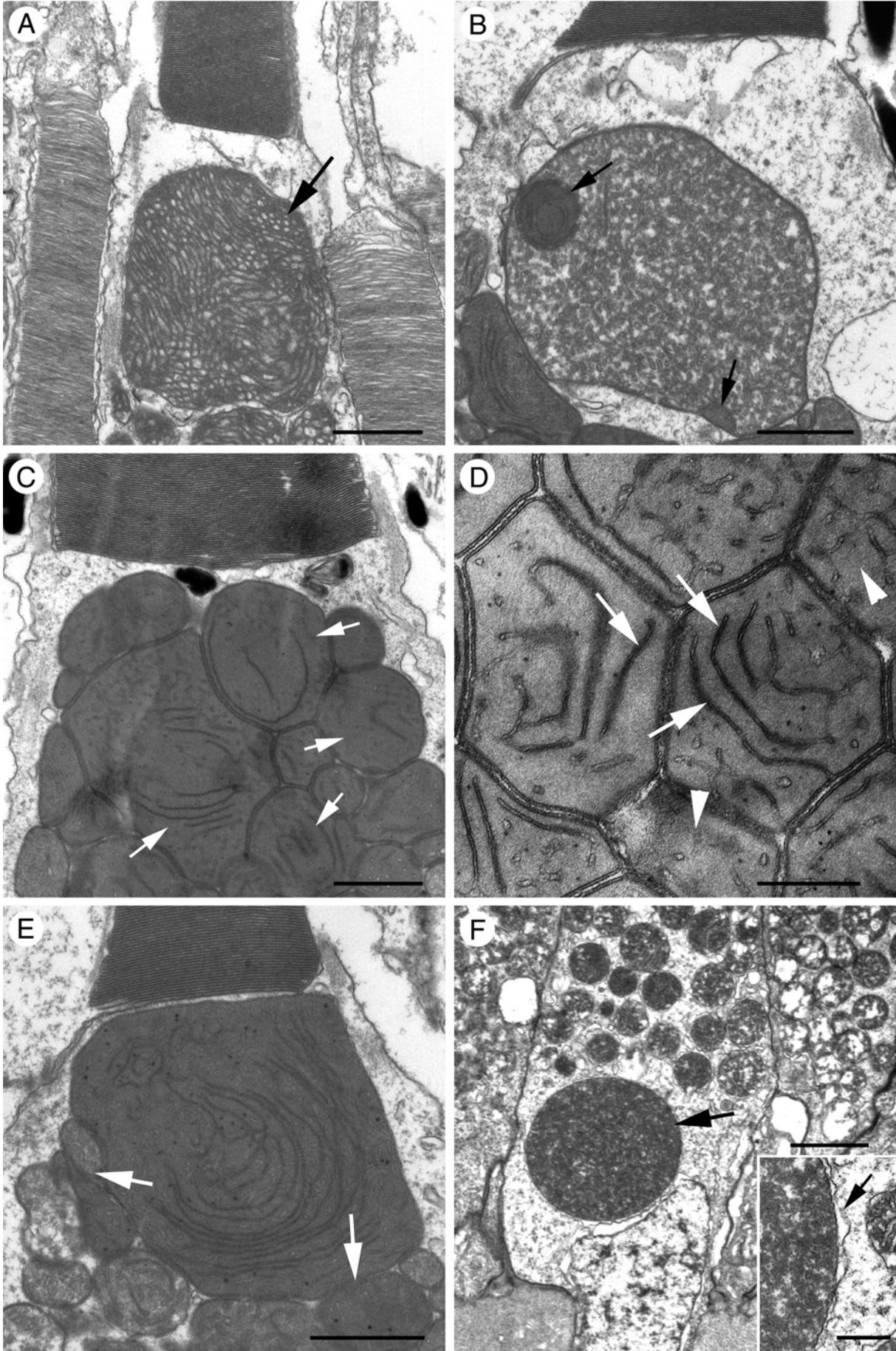
Bei *A. splendens* beinhalten in der Regel vor allem Doppel- und lange Einzelzapfen, seltener kurze Einzelzapfen, typische Ellipsosomen. Dabei lassen sich zwei Typen unterscheiden, die einander zwar sehr ähnlich sind, jedoch Unterschiede bezüglich der Struktur ihres Inhaltes aufweisen (Abb. 26A-F).

Der eine Typ, im weiteren Verlauf als E_B bezeichnet, besitzt eine länglich ovoide, leicht birnenartige Form und kann einen Durchmesser von bis zu $5\mu\text{m}$ und eine Länge von bis zu $7\mu\text{m}$ erreichen. Man findet ihn vor allem in Doppel- und langen Einzelzapfen. Er wird von einer Doppelmembran begrenzt, deren Intermembranraum fibrilläres und elektronenlichtes Material enthält. Der Abstand zwischen innerer und äußerer Membran variiert dabei enorm, zumal die innere Membran stark verzweigte Ausläufer in das Lumen schickt. Diese durchziehen jedoch nicht das gesamte Ellipsosom, sondern bleiben auf einen schmalen peripheren Rand beschränkt, wo sie eine Art schwammigen Cortex bilden, der lediglich am skleralen und/oder vitrealen Ende stärker ausgeprägt ist (Abb. 26A-C). Am vitrealen Ende

Abb. 24: Aufbau der Photorezeptorschicht: Details zur Feinstruktur der Zapfen (3). **A**, *M. maccullochi*, temporal. Tangentialschnitt durch das Außenglied eines Einzelzapfens. Beachte die enge räumliche Beziehung zwischen den calycalen Fortsätzen (*Pfeile*) und den Pigmentepithelausläufern. Insert: Kontaktzone zwischen zwei calycalen Fortsätzen und einem Pigmentepithelausläufer; **B**, *B. belone*, dorsal. Radialschnitt durch den Ellipsoidbereich eines Doppelzapfens mit subsurface Cisternae (*Pfeile*) und regelmäßiger Anordnung der Mitochondrien. Linkes Insert, *T. crocodylus*: Tangential getroffene subsurface Cisternae eines Doppelzapfens. Rechtes Insert: Tangentialschnitt durch das Ellipsoid eines Doppelzapfenpartners im Bereich der regelmäßig angeordneten Mitochondrien; **C,D**, *B. belone*, ventral. **C**, Tangentialschnitt durch den skleralen Myoidbereich eines außergewöhnlich elektronendichten langen Einzelzapfens. Beachte die zahlreichen Ausläufer (*Pfeile*) zu den benachbarten Zellen; **D**, Detailansicht der „Fins“ (*Pfeile*) zwischen zwei langen Einzelzapfen (*IEZ*); **E**, *A. splendens*, dorsal. Teilansicht zweier radial getroffener Doppelzapfenkerne im Bereich der äußeren Grenzmembran (*olm*). Skleral dieser Membran lassen sich subsurface Cisternae erkennen (*kleiner Pfeil*), die vitreal davon fehlen (*großer Pfeil*). *Kleine Pfeilspitzen*: Zonulae adhaerentes, zwischen Müllerzellterminalen (*große Pfeilspitzen*) und Photorezeptoren. Balken: A,B (Insert links), D 500nm; B,B (Insert rechts), C,E 2µm; A, Insert: 100nm. ►

Abb. 25: Feinstruktur besonderer Mitochondrien und Ellipsosomen. **A**, *H. affinis*, temporal. Radialschnitt im Bereich der skleralen Ellipsoidspitze mit außergewöhnlich großem Mitochondrium (*Pfeil*); **B**, *O. celebenensis*, nasal. Radial getroffener Übergang von Ellipsoid zu Außenglied mit skleral liegendem Ellipsosom. Beachte die vesikuläre und granuläre Matrix sowie die beiden elektronendichten Körper (*Pfeile*) im Lumen; **C**, *M. maccullochi*, dorsal. Radialschnitt im Übergangsbereich von Ellipsoid zu Außenglied. Die Ellipsoidspitze ist nahezu vollständig von Ellipsosomen des E_M-Typs ausgefüllt (*Pfeile*); **D**, *M. maccullochi*, dorsal. Detailansicht hexagonaler E_M-Ellipsosomen. Beachte die leicht granuläre elektronendichte Matrix (*Pfeilspitzen*), die von wenigen diskförmigen Christae (*Pfeile*) durchzogen wird; **E**, *O. celebenensis*, nasal. Radial getroffenes riesiges E_M-Ellipsosom. Beachte die zahlreichen kleineren Ellipsosomen an seinem vitrealen Ende, von denen einige mit ihm zu verschmelzen scheinen (*Pfeile*); **F**, *A. splendens*, dorsal. Radialschnitt im Myoidbereich eines Zapfens mit vitreal liegendem granulärem Ellipsosom (*Pfeil*). Beachte den unregelmäßigen Abstand zwischen innerer und äußerer Membran des Ellipsosoms (Insert, *Pfeil*). Balken: A-C, E 1µm; D,F (Insert) 500nm; F 2µm. ►►





sind dabei zahlreiche kleinere Ellipsosomen zu beobachten, die nur noch entfernt an Mitochondrien erinnern. Ihr Lumen weist bereits einen ähnlich elektronendichten Inhalt auf wie das skleraler liegende große Ellipsosom, mit dem sie in engen räumlichen Kontakt treten (Abb. 26A,B,C). In diesem Bereich sind bisweilen Hinweise auf eine Fusion zu erkennen (Abb. 26C).

Tangentialschnitte im vitrealen Cortextbereich offenbaren eine bisweilen regelmäßige gitterartige Struktur von Lumen und Ausläufern des Intermembranraumes (Abb. 26D). Das Lumen selbst erscheint dabei bei niedriger Vergrößerung homogen und strukturlos. Hohe Vergrößerungen zeigen dagegen eine eher granuläre Struktur mit hoher Elektronendichte (Abb. 26C,D).

Der zweite Typ, E_Q , tritt neben Doppel- und langen Einzelzapfen auch bei kurzen Einzelzapfen auf. Er besitzt ebenfalls eine ovoide Form, ist häufig allerdings etwas breiter als lang. Der eigentliche Unterschied liegt jedoch in der Struktur seines Inhaltes. Anders als beim E_B -Typ erscheint beim E_Q -Typ das Lumen leicht elektronendichter und enthält zusätzlich zahlreiche dunkelkontrastierende Elemente, die ihm ein geflecktes Aussehen verleihen. Darüber hinaus beinhaltet auch der Intermembranraum deutlich elektronendichteres Material (Abb. 26A,E,F).

Bezüglich der Ellipsosomen lassen sich bei *A. splendens* nun zwei verschiedene Doppelzapfentypen charakterisieren. Zum einen ungleiche Doppelzapfen, bei denen der eine Partner den E_B - und der andere den E_Q -Typ besitzt, zum anderen gleiche Doppelzapfen, deren Partner beide den E_Q -Typ aufweisen. Dagegen wurden keine Doppelzapfen gefunden, bei denen beide Partner den E_B -Typ zeigen.

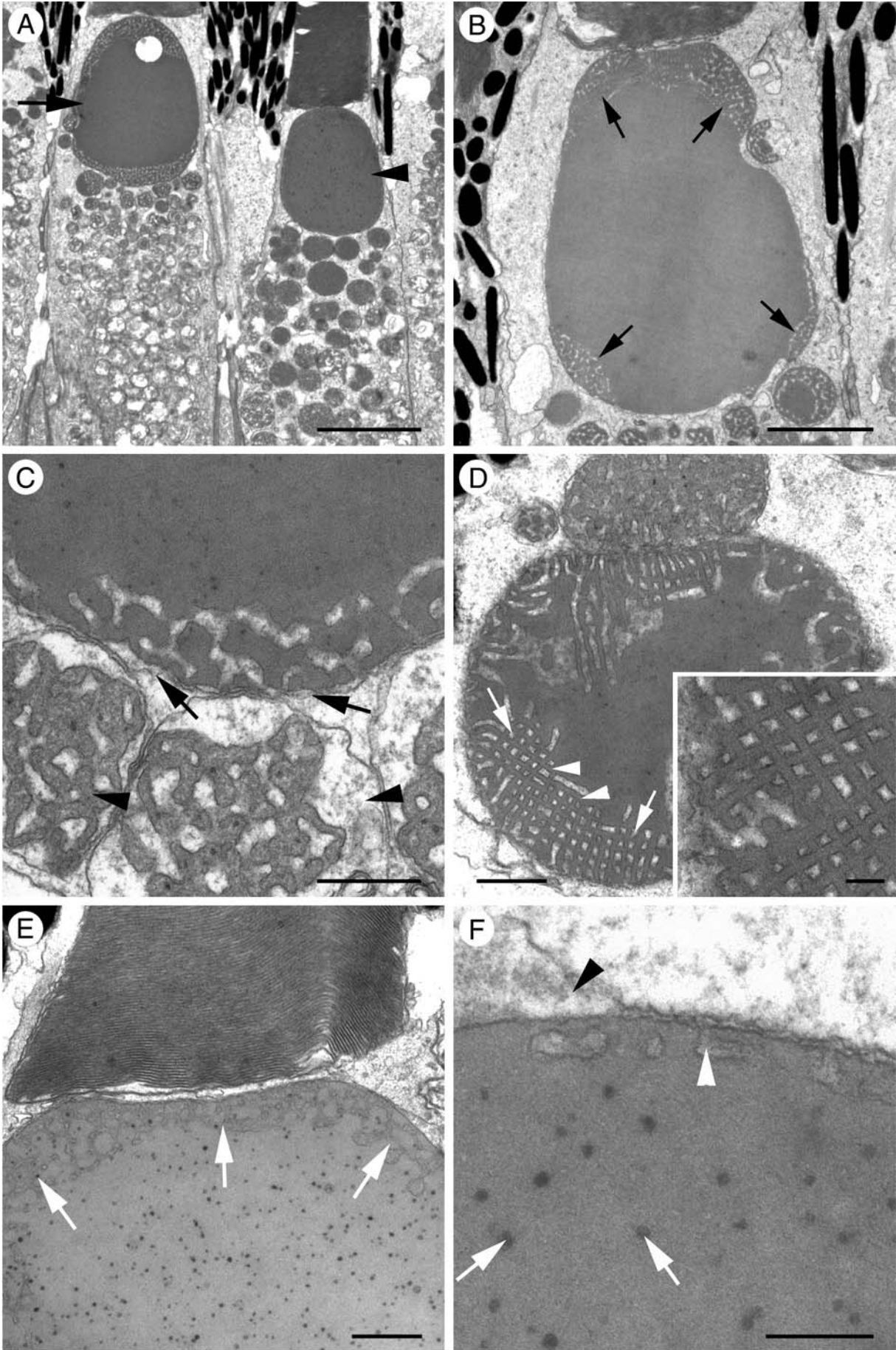
Bei allen im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Arten, die ellipsosomenhaltige Photorezeptoren besitzen, ist festzustellen, dass die vitreal im Ellipsoid liegenden Mitochondrien stets das für sie typische Erscheinungsbild aufweisen. Im weiteren Verlauf nach sklerad nehmen sie jedoch immer mehr Form und Struktur des im jeweiligen Photorezeptor vorkommenden Ellipsosoms an (Abb. 26A).

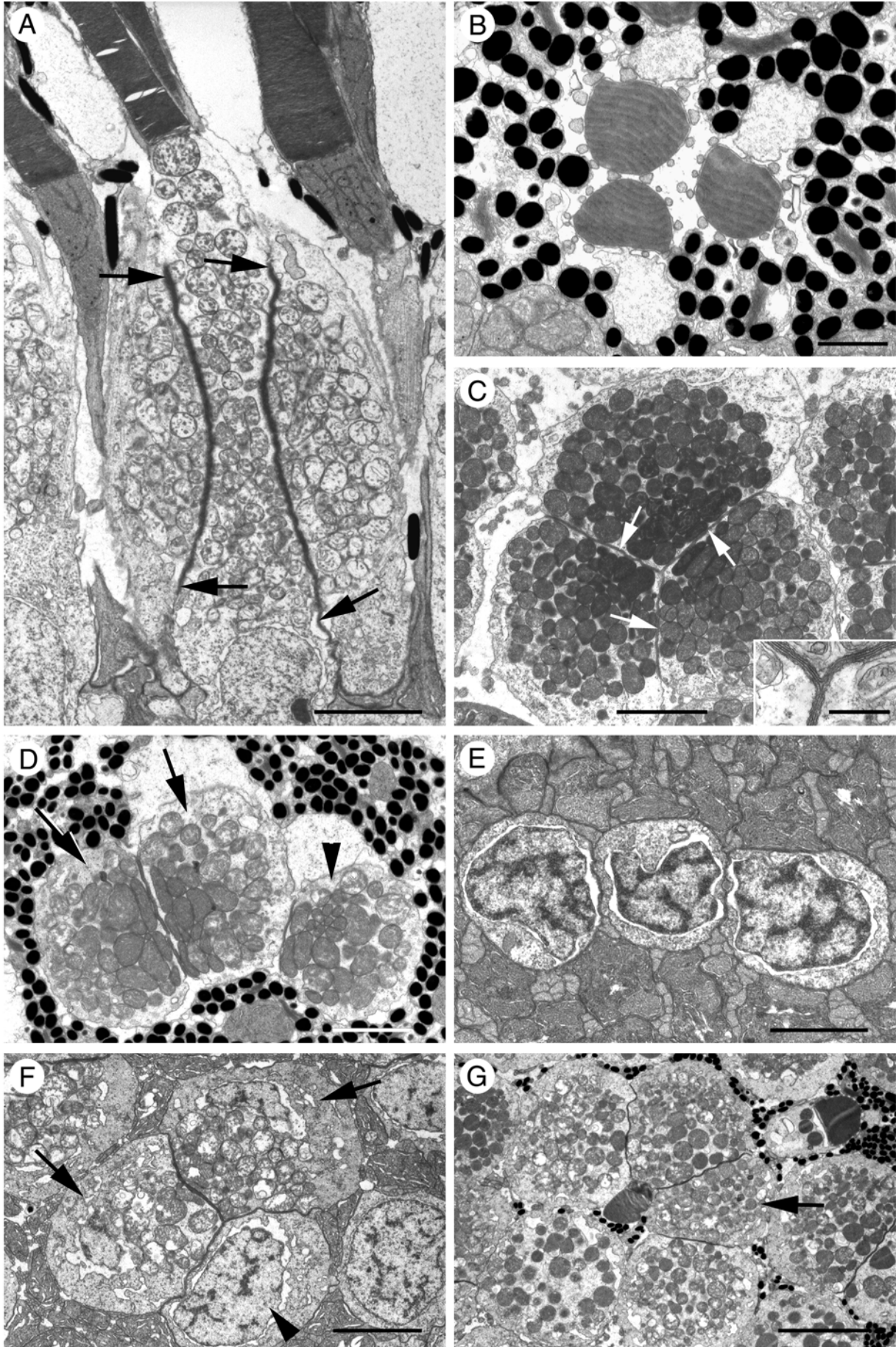
Neben den als regelmäßiges Musterelement sehr häufig vorkommenden Doppelzapfen sind bei den Atheriniformes als weitere Mehrfachzapfentypen Drei- und Vierfachzapfen zu beobachten. Während Dreifachzapfen bei nahezu jeder der untersuchten Arten sporadisch bis lokal häufig zu finden sind, beschränken sich Vierfachzapfen mit einem einzigen beobachteten Exemplar auf *A. splendens*.

Die Atheriniformes weisen zwei verschiedene Formen des Dreifachzapfens auf, den linearen

Abb. 26: Feinstruktur der Ellipsosomen bei *A. splendens*. **A**, Radialschnitt durch einen langen und einen kurzen Einzelzapfen mit skleral positionierten Ellipsosomen vom E_B- (*Pfeil*) und E_Q-Typ (*Pfeilspitze*). Beachte die nach sklerad zunehmende Ähnlichkeit der Mitochondrien mit dem jeweiligen Ellipsosom; **B**, Radial getroffenes riesiges E_B-Ellipsosom. Beachte die cortexartige Struktur der inneren Membran im Randbereich (*Pfeile*); **C**, Detailansicht des vitrealen Endes eines radial getroffenen E_B-Ellipsosoms mit kleinen mitochondrienähnlichen Ellipsosomen (*Pfeilspitzen*). Beachte die beginnende Membranauflösung (*Pfeile*) des großen Ellipsosoms in manchen Bereichen; **D**, Tangentialschnitt durch den vitrealen Bereich eines E_B-Ellipsosoms. Beachte die regelmäßige, gitterartige Anordnung von elektronendichtem Lumen (*Pfeilspitzen*) und elektronenlichteren Ausläufern des Intermembranraumes (*Pfeile*). Insert: Detailansicht der gitterartigen Anordnung; **E**, Radialschnitt durch den skleralen Ellipsoidbereich eines Zapfens mit E_Q-Ellipsosom. Auch hier lässt sich deutlich die cortexähnliche Struktur des Randes erkennen (*Pfeile*); **F**, Detailansicht des Cortexbereiches eines E_Q-Ellipsosoms. Beachte die elektronendichtere Struktur des Intermembranraumes (*Pfeilspitzen*) sowie die fleckenartig dunkel kontrastierenden Stellen im Lumen (*Pfeile*). Balken: A 4µm; B 2µm; C 400nm; D,E 500nm; F 200nm; D, Insert: 100nm. ►

Abb. 27: Feinstruktur von Drei- und Vierfachzapfen. **A**, *O. celebenensis*, temporal. Radial getroffener linearer Dreifachzapfen. Beachte die subsurface Cisternae (*Pfeile*) zwischen den einzelnen Partnern, die wie bei den Doppelzapfen vom skleralen Ellipsoidende bis zur äußeren Grenzmembran verlaufen; **B**, *A. splendens*, ventral. Tangentialschnitt durch den Außengliedbereich eines triangulären Dreifachzapfens; **C**, *D. pusillus*, dorsal. Tangentialschnitt durch den Ellipsoidbereich eines triangulären Dreifachzapfens. Deutlich lassen sich die subsurface Cisternae (*Pfeile*) zwischen den drei Zapfenpartnern erkennen. Insert: Detailansicht der zentral zusammenlaufenden subsurface Cisternae bei einem triangulären Dreifachzapfen; **D**, *T. ladigesi*, ventral. Tangentialschnitt durch den Ellipsoidbereich eines linearen Dreifachzapfens. Beachte die beiden identisch erscheinenden Zapfen (*Pfeile*), die sich von ihrem dritten Partner (*Pfeilspitze*) leicht unterscheiden; **E**, *A. boyeri*, temporal. Tangentialschnitt durch die Kernzone eines linearen Dreifachzapfens; **F**, *A. splendens*, ventral. Tangentialschnitt durch einen triangulären Dreifachzapfen im Bereich der äußeren Grenzmembran. Beachte, dass zwei Zapfen auf Myoidebene getroffen sind (*Pfeile*), während beim dritten bereits das Heterochromatin des Kernes zu erkennen ist (*Pfeilspitze*); **G**, *A. splendens*, dorsal. Tangentialschnitt durch einen Vierfachzapfen. Beachte den sich von seinen drei anderen Partnern leicht unterscheidenden Zapfen (*Pfeil*). Balken: A,C,F 3µm; B 1µm; D,E 2µm; G 5µm; C, Insert: 500nm. ►►





(Abb. 27A,D,E) und den triangulären (Abb. 27B,C,F) Typ, im Gegensatz zur gewinkelten Form des Vierfachzapfens (Abb. 27G). Die Auswertung von sowohl Tangential- als auch Radialschnitten ergab, dass sich die einzelnen Zapfenpartner von Drei- und Vierfachzapfen feinstrukturell nicht von denen der Doppelzapfen oder von langen Einzelzapfen unterscheiden. Als generelles Identifikationsmerkmal der Mehrfachzapfen gelten hierbei die subsurface Cisternae zwischen den jeweiligen Zapfenpartnern, wodurch Verwechslungen mit zum Beispiel nur eng aneinander liegenden Zapfen ausgeschlossen werden.

Beim triangulären Dreifachzapfen steht jeder Partner mit den beiden anderen über subsurface Cisternae in Verbindung (Abb. 27C,F), was diesem Typ ein an ein Kleeblatt erinnerndes Aussehen verleiht. In der Regel erscheinen dabei auf einer Schnittebene zwei der Partner identisch, während der dritte in seinem Erscheinungsbild geringfügig von dem der anderen beiden abweicht (Abb. 27C,F). Die wahrscheinlichste Erklärung dafür ist eine vertikal leicht versetzte Anordnung der unterschiedlichen Elemente, bei der zwei Zapfen auf der gleichen Ebene, der dritte jedoch geringfügig vitrealer oder skleraler versetzt dazu steht. Eine weitere Möglichkeit, die in Radial- und Tangentialschnitten ein ähnliches Bild ergeben würde, wäre die Zusammensetzung eines Dreifachzapfens aus zwei etwas längeren („principal Cones“) und einem etwas kürzeren Nebenzapfen („accessory Cone“).

Der lineare Typ setzt sich dagegen aus drei mehr oder weniger in einer Reihe bis leicht gewinkelt angeordneten Zellen zusammen. Dabei steht ein zentraler Zapfen mit den beiden benachbarten Partnern ebenfalls über subsurface Cisternae in Verbindung, während die beiden „Randzapfen“ keinerlei Kontakte zueinander ausbilden (Abb. 27A,D,E). Auch hier ist zu beobachten, dass auf einer Schnittebene zwei Partner gleich erscheinen, während der Dritte in seinem Aussehen leicht von ihnen abweicht (Abb. 27D).

Die jeweilige Anordnung der Zapfenpartner lässt sich vom Außengliedbereich bis in die äußere Körnerschicht verfolgen (Abb. 27A-F). Synapsen von Dreifachzapfen konnten aufgrund der relativen Seltenheit dieses Typs bei den Atheriniformes nicht identifiziert werden.

Der bei *A. splendens* beobachtete Vierfachzapfen besitzt eine nahezu rechtwinklige Form. Drei der einzelnen Partner sind leicht gewinkelt in Reihe angeordnet, während der vierte stärker gewinkelt dazu ansetzt. Durch diese Verteilung stehen die zwei zentralen Zapfen jeweils mit zwei, die beiden „Randzapfen“ dagegen wiederum nur mit einem Partner über subsurface Cisternae in Verbindung. Dabei gewinnt man den Eindruck, dass drei der Zapfen identisch erscheinen, während einer wiederum leicht abweicht (Abb. 27G). Eine genauere

Untersuchung dieses Mehrfachzapfentyps würde mehrere verschiedene Vierfachzapfen in unterschiedlichen Schnittebenen erfordern, was allerdings im Rahmen dieser Untersuchung aufgrund der Seltenheit dieses Typs nicht möglich war.

4.2.1.3 Äußere Grenzmembran und äußere Körnerschicht

Äußere Grenzmembran und äußere Körnerschicht stehen in engem räumlichen Kontakt zueinander und lassen sich daher nicht immer klar voneinander abtrennen. Aus diesem Grund werden sie an dieser Stelle zusammengefasst beschrieben.

Die äußere Grenzmembran oder *Membrana limitans externa* bildet eine sowohl im Licht- als auch im Elektronenmikroskop deutlich erkennbare, elektronendichte, horizontal verlaufende Linie, die zwischen Photorezeptorschicht und äußerer Körnerschicht liegt. Allerdings wird sie von den Zapfenkernen in der Regel mehr oder weniger häufig „durchbrochen“, wodurch sich die Schwierigkeit der klaren Abgrenzung ergibt (Abb. 19A,C, 20, 21A). Sie stellt keine biologische Membran im herkömmlichen Sinne dar, sondern entsteht dadurch, dass in dieser Zone die skleralen Ausläufer der Müllerzellen mit der Photorezeptormembran in Kontakt treten und sogenannte „*Zonulae adhaerentes*“ ausbilden. Dabei werden speziell die „*outer conducting Fibers*“ der Stäbchen bisweilen stark eingeschnürt (Abb. 24E).

Direkt vitreal an die äußere Grenzmembran schließt sich die äußere Körnerschicht an, die von den Nuclei der Zapfen und Stäbchen gebildet wird. Ihre Mächtigkeit hängt im wesentlichen von der Stäbchendichte und der damit verbundenen Zahl von Stäbchenkernen ab und variiert dementsprechend stark zwischen den einzelnen Arten und Regionen. Stäbchen- und Zapfenkerne lassen sich aufgrund ihrer unterschiedlichen Größe und Ultrastruktur sowie ihrer unterschiedlichen relativen Position innerhalb der äußeren Körnerschicht deutlich voneinander unterscheiden. Die zahlenmäßig geringeren, in einer Schicht angeordneten Zapfenkerne besitzen in der Regel eine ovoide, bisweilen jedoch auch langgestreckte Form. Darüber hinaus weisen sie eine relativ niedrige Elektronendichte auf und erscheinen erheblich größer als die Stäbchenkerne. Ebenso sind sie wesentlich skleraler als die Stäbchenkerne positioniert. Allerdings können bei langgestreckten Zapfenkernen spornartige Ausläufer bis zwischen die Stäbchenkerne reichen (Abb. 19A,C, 20). Ein weiteres Kennzeichen der Zapfenkerne ist die Verlagerung von Heterochromatin durch die äußere Grenzmembran hindurch, die vor allem im Rahmen von retinomotorischen Bewegungen augenscheinlich wird. So befindet sich bei extrem kontrahierten Zapfen der Großteil des Heterochromatins

vitreal der Membrana limitans externa (Abb. 20), bei leicht gestreckten oder gar verlängerten Zapfen jedoch skleral (Abb. 19A, 21A). Bei den vitrealer liegenden Stäbchenkernen dagegen ist keinerlei Kernwanderung zu beobachten. Sie besitzen eine elliptische bis leicht gestreckte Form sowie ein sehr elektronendichtes Nucleoplasma. Aufgrund der in der Regel deutlich höheren Stäbchendichten sind sie in mehreren „Etagen“ angeordnet (Abb. 19A,C, 20). Neben zahlreichen „outer conducting Fibers“, die zu den entsprechenden Stäbchenkernen ziehen, und den „inner conducting Fibers“ der Zapfen und Stäbchen, die die Verbindung zwischen Nucleus und den vitrealeren Synapsenfüßen darstellen, durchlaufen vor allem Müllerzellausläufer die äußere Körnerschicht. Diese als diffuses retinales Stützgerüst dienenden Zellen bewirken durch ihre zahlreichen Ausläufer und deren Verbindungen mit der Plasmamembran der Photorezeptoren im Bereich der äußeren Grenzmembran eine Stabilisierung des Gefüges und damit auch der Zapfenkernanordnung.

4.2.1.4 Äußere plexiforme Schicht

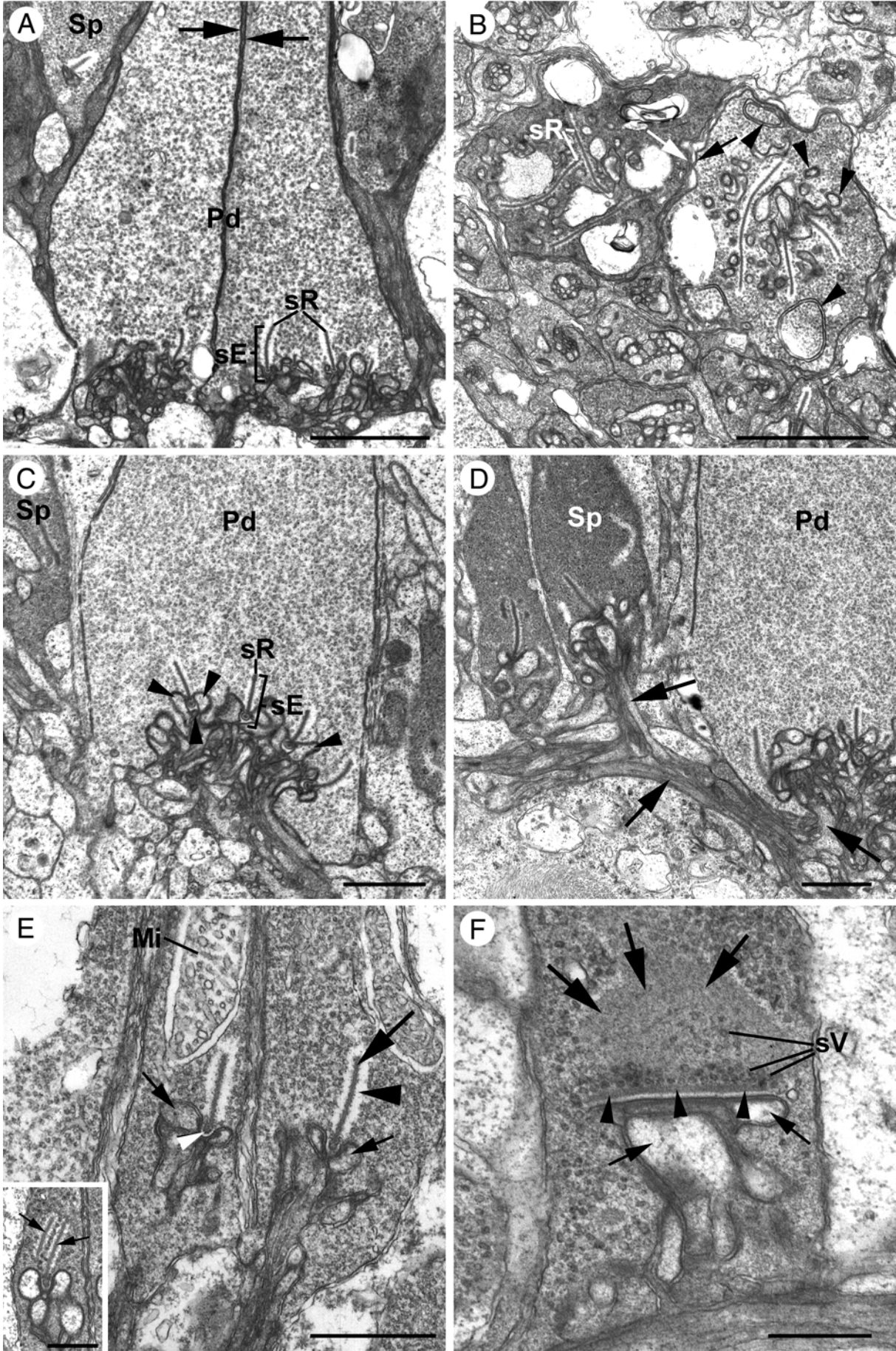
Die äußere plexiforme Schicht stellt die vitrealste Schicht der äußeren Retina dar. Hier erfolgt die Verschaltung der Photorezeptorsynapsen mit den Dendriten von Horizontal- und Bipolarzellen, beides Sekundärneuronen, deren Zellkerne weiter vitreal in der inneren Körnerschicht liegen.

Auffälligster Bestandteil der äußeren plexiformen Schicht sind die Synapsenfüße der Zapfen, die sogenannten „Pedicles“, und die der Stäbchen, sogenannte „Spherules“. Ebenso wie die Zellkerne lassen sich die Synapsen beider Photorezeptortypen sowohl anhand ihrer Ultrastruktur, Größe und Form als auch anhand ihrer relativen Position innerhalb der äußeren plexiformen Schicht eindeutig voneinander unterscheiden (Abb. 16C-F, 19A,C, 20, 28). Bisweilen ist es auch möglich in Tangentialschnitten verschiedene Pedicletypen bestimmten Zapfentypen zuzuordnen, was allerdings in den meisten Fällen aufgrund der scheinbar ungeordneten Verteilung der Zapfensynapsen in der äußeren plexiformen Schicht und dem identischen Aussehen der Synapsenfüße von langen und kurzen Einzelzapfen scheitert. Nur in ganz seltenen Fällen ist in der äußeren plexiformen Schicht eine der Ellipsoidebene- oder äußeren Körnerschicht entsprechende Anordnung der Zapfensynapsen zu beobachten, anhand derer dann auch einzelne Pedicletypen identifiziert werden können (Abb. 16C-F).

Die Synapsen der Zapfen terminieren mehr oder weniger auf gleicher Ebene innerhalb der äußeren plexiformen Schicht, in der Regel vitrealer als die Stäbchensynapsen, und fallen

bereits aufgrund ihrer Größe auf (Abb. 19A,C, 20B, 28A,C,D). Sie besitzen eine eher pyramidenartige Form und ein relativ elektronenlichtes Cytoplasma. Ihr Durchmesser an der Basis variiert dabei zwischen 5.8 und 9µm bei Doppelzapfen, über 3.6 und 5µm bei langen und schließlich ca. 3.4µm bei kurzen Einzelzapfen. Die Synapsenfüße von Doppelzapfen treten dabei in der Regel in enger räumlicher Nähe zueinander auf, ohne jedoch über Zell-Zell-Kontakte miteinander verbunden zu sein. Vitrealer können sie bisweilen etwas auseinander weichen. In Radial- und Tangentialschnitten lassen sich deutlich die jeweiligen Zellgrenzen erkennen, was die Eigenständigkeit der einzelnen Partner unterstreicht. Subsurface cisternae zwischen den Doppelzapfenpartnern treten im Bereich der äußeren

Abb. 28: Feinstruktur der äußeren plexiformen Schicht (1). **A**, *P. mento*, nasal. Radialschnitt durch den Synapsenbereich. Die skleraler terminierenden Stäbchensynapsen (*Sp*) unterscheiden sich in vielerlei Hinsicht von den Zapfensynapsen (*Pd*), in diesem Falle eines Doppelzapfens. Beachte die deutlich sichtbaren Zellmembranen (*Pfeile*), die die beiden Synapsenfüße voneinander trennen; **B**, *A. boyeri*, temporal. Tangentialschnitt durch die Synapse eines ungleichen Doppelzapfens. Auch hier sind deutlich die Zellgrenzen (*Pfeile*) zwischen den beiden Partnern zu sehen. Beachte die zahlreichen von doppelten Membranen umgebenen Invaginationen (*Pfeilspitzen*); **C**, *D. pusillus*, dorsal. Radialschnitt durch einen Einzelzapfenpedicle mit fünf synaptischen Einheiten, die Triaden ausbilden. *Pfeilspitzen*: Dendriten von Sekundärneuronen; **D**, *D. pusillus*, dorsal. Radialschnitt durch den Synapsenbereich. Beachte die zahlreichen Ausläufer nachgeschalteter Neuronen (*Pfeile*), die sowohl zu den Pedicles als auch den Spherules ziehen; **E**, *A. boyeri*, temporal. Radialschnitt durch zwei Stäbchensynapsen. Der synaptic Ribbon (*großer Pfeil*) ist von einem elektronenlichten Hof (*große Pfeilspitze*) umgeben. Beachte die Dendriten der Sekundärneuronen (*kleine Pfeile*), die sich im Bereich der arciform Density (*kleine Pfeilspitze*) dicht an den Ribbon anlagern. Insert: *O. celebenensis*, temporal: Radialschnitt durch einen Spherule mit zwei synaptic Ribbons (*Pfeile*); **F**, *O. celebenensis*, dorsal. Radialschnitt durch einen Spherule. Die homogener wirkende flächige Struktur (*große Pfeile*) stellt einen longitudinal getroffenen Ribbon dar, durch den bereits synaptische Vesikel (*sV*) scheinen. Beachte die Konzentration von synaptischen Vesikeln skleral der arciform Density (*Pfeilspitzen*). *Kleine Pfeile*: Dendriten von Sekundärneuronen. Balken: A,B 2µm; C-E 1µm; F, E (Insert) 500nm. *Mi* Mitochondrium, *Pd* Zapfensynapse (Pedicle), *sE* synaptische Einheit, *Sp* Stäbchensynapse (Spherule), *sR* synaptic Ribbon.



plexiformen Schicht nicht mehr auf (Abb. 28A,B). Darüber hinaus weisen die Synapsen der jeweiligen Partner einzeln gesehen in etwa die gleiche Größe sowie die gleiche Organisation und Feinstruktur auf wie die der Einzelzapfen (Abb. 16C-F, 19A, 28A,B). Bei ungleichen Doppelzapfen ist selbst noch im Bereich der Synapsen eine unterschiedliche Elektronendichte zu beobachten (Abb. 28B).

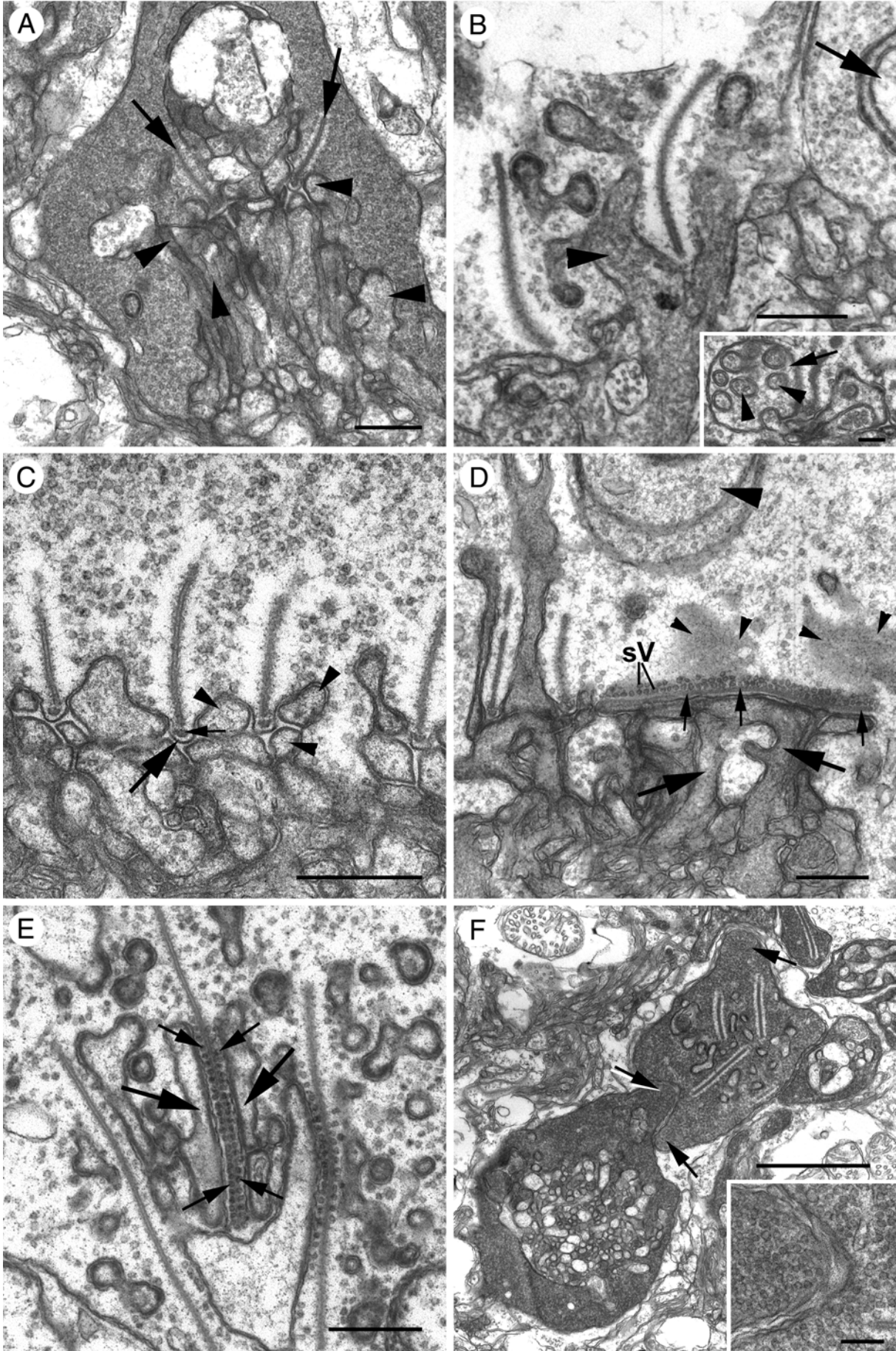
Im Gegensatz zu den Zapfenfüßen besitzen die Stäbchensynapsen eine zumeist weitaus höhere Elektronendichte und eine mehr länglich ovale bis rundliche Form. Auch sind sie mit einem basalen Durchmesser zwischen 0.8 und 1.4 μm deutlich kleiner und terminieren auf mehreren Ebenen zwischen 0.7 und 5 μm , in der Regel jedoch um die 3 μm skleraler als diese (Abb. 19A,B, 28C-F).

Die Synapsen der Photorezeptoren beinhalten eine enorme Zahl an synaptischen Vesikeln (Abb. 28, 29), die ihnen ein körneliges Aussehen verleihen. Zusätzlich weisen sie an ihrem vitrealen Ende die sogenannten synaptischen Einheiten auf, die Bereiche der eigentlichen Verschaltung mit den Sekundärneuronen (Abb. 28A,C-E). Hierbei darf man sich die Basis einer Synapse nicht abgeplattet flächig, mit eben auf einem Niveau angeordneten synaptischen Einheiten vorstellen. Vielmehr bildet der Synapsenfuß eine nach innen (skleral) zeigende mehr oder weniger halbkugelförmige Wölbung mit zahlreichen, zum Teil tief nach innen reichenden Invaginationen, in die die Dendriten der Sekundärneuronen hineinziehen (Abb. 28C,E,F, 29A).

Die charakteristische Struktur einer synaptischen Einheit ist der für die Ribbon-Synapsen von Vertebratenphotorezeptoren typische „synaptic Ribbon“. Dabei handelt es sich um eine flächige, plattenförmige, bisweilen gekrümmt verlaufende Struktur mit relativ hoher Elektronendichte, die bei den Atheriniformes einen Durchmesser von ungefähr 20nm besitzt (28B,E,F, 29B-E). Sie weist eine Kantenlänge und -höhe von maximal 900nm bei Stäbchen und eine maximale Kantenlänge von 2.6 μm sowie -höhe von 700nm bei Zapfen auf. Darüber hinaus ist der Ribbon in der Regel von einem schmalen, etwa 90-100nm breiten elektronenlichten Hof umgeben (Abb. 28A-C,E, 29A-C,F). An seiner vitrealen Basis befindet sich die sogenannte „arciform Density“ oder Ankerstruktur, eine vom eigentlichen Ribbon etwas abgesetzte, rinnenförmige Bildung mit höherer Elektronendichte (Abb. 28E,F, 29C,D). An dieser Stelle bildet die Zellmembran der Synapse einen schmalen, leistenförmigen Vorsprung aus, in dem die Ankerstruktur zu liegen kommt (Abb. 28E, 29C). Lateral zu beiden Seiten des synaptic Ribbons, skleral der arciform Density lässt sich eine erhöhte Konzentration der synaptischen Vesikel beobachten (Abb. 28F, 29D,E). In diesem Bereich

sind zahlreiche Ausläufer der Sekundärneuronen zu beobachten, die mit dem synaptic Ribbon jeweils zu sogenannten Triaden zusammentreten (Abb. 28C,E, 29A,C). Eine Triade setzt sich dabei aus zentralen Elementen, wahrscheinlich bipolaren Ursprungs, und zwei lateralen Elementen, wahrscheinlich Ausläufer von Horizontalzellen, zusammen, die sich dem vitrealen Ende des Ribbons bis auf wenige Nanometer annähern und sich ihm eng anlagern (Abb. 29B,C). Während die Stäbchensynapsen überwiegend eine, ganz selten zwei (Abb. 28E) synaptische Einheiten ausbilden, weisen die Zapfensynapsen der Atheriniformes zwischen

Abb. 29: Feinstruktur der äußeren plexiformen Schicht (2). **A**, *A. boyeri*, dorsal. Radialschnitt durch einen relativ elektronendichten Einzelzapfenpedicle. Andeutungsweise lässt sich die nach innen (skleral) zeigende Wölbung des Synapsenfußes erkennen, in den zahlreiche Dendriten der Sekundärneuronen (*Pfeilspitzen*) zu den synaptic Ribbons (*Pfeile*) ziehen; **B**, *B. belone*, ventro-temporal. Tangentialschnitt durch eine Zapfensynapse mit einem Ausläufer eines Sekundärneurons (*Pfeilspitze*), der einen Ribbon eng umfasst. Beachte die von einer doppelten Membran umgebene Struktur im rechten oberen Bildrand (*Pfeil*). Insert, *H. affinis*: Detailansicht einer Invagination (*Pfeil*), die offenbar selbst wiederum zahlreiche, von doppelten Membranen umgebene sekundäre Invaginationen aufweist (*Pfeilspitzen*); **C**, *B. belone*, dorsal. Radialschnitt durch vier synaptische Einheiten eines Zapfens. Deutlich lassen sich die zu sogenannten Triaden angeordneten sekundären Neuronen (*Pfeilspitzen*) erkennen. Beachte die leistenartige Vorwölbung der präsynaptischen Membran (*großer Pfeil*) in der die arciform Density (*kleiner Pfeil*) liegt; **D**, *B. belone*, dorsal. Detailansicht eines longitudinal getroffenen Zapfen-synaptic Ribbons. Die dunkler kontrastierten flächigen Bereiche (*kleine Pfeilspitzen*) stellen Teile der Seitenfläche des Ribbons dar. Skleral der arciform Density (*kleine Pfeile*) ist wiederum eine Aggregation von synaptischen Vesikeln (*sV*) zu beobachten. Beachte die Ausläufer der Sekundärneuronen (*große Pfeile*), die dicht entlang der Density verlaufen sowie am oberen Bildrand die von einer doppelten Membran umgebenen Invagination (*große Pfeilspitze*); **E**, *T. ladiges*, temporal. Detailansicht eines Tangentialschnittes durch drei synaptische Einheiten. Beachte die beiderseits neben dem Ribbon liegenden synaptischen Vesikel (*kleine Pfeile*) sowie die dazu parallel verlaufenden Dendriten von Sekundärneuronen (*große Pfeile*); **F**, *A. boyeri*, temporal. Tangentialschnitt durch zwei Einzelzapfenpedicles, die über Telodendriten (*Pfeile*) miteinander und mit anderen Photorezeptoren in Kontakt treten. Insert: Detailansicht des Kontaktes zwischen zwei Telodendriten. Balken: A-E 500nm; F 2 μ m; B,F, Inserts: 200nm.



drei und neun synaptische Einheiten auf (Abb. 16C,F, 28B,C, 29F). Abgesehen von einer bisweilen sternförmigen Anordnung konnte dabei keine Vorzugsorientierung beobachtet werden. In Tangential-, seltener auch Radialschnitten lassen sich bisweilen rundliche Strukturen erkennen, deren Inhalt sich vom Cytoplasma der Synapse unterscheiden kann und die nicht direkt mit den synaptischen Einheiten in Kontakt treten. Bei hoher Vergrößerung fällt auf, dass diese Strukturen von einer doppelten Doppelmembran umgeben sind (Abb. 28B, 29B,D-F). Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um Invaginationen der praesynaptischen Membran, in die wiederum Ausläufer der Sekundärneuronen hineinziehen. Dabei weisen die Invaginationen oft selbst wiederum Invaginationen auf, was ein verwirrendes Bild von rundlichen Strukturen und doppelten Membranen ergibt (Abb. 29B). Darüber hinaus besitzen die Zapfensynapsen zahlreiche laterale Ausläufer, sogenannte Telodendriten, über die sie mit den Synapsen benachbarter Photorezeptoren in Kontakt treten (Abb. 29F).

4.2.2 Organisation und Feinstruktur des intraokularen Septums bei *Belone belone* sowie des pigmentierten Zapfens bei *Hyporhamphus affinis* und *Parexocoetus mento*

Im ventralen Bereich der Augenkammer fällt bei *B. belone* ein horizontales vorhangähnliches Septum auf, das seinen Ursprung in der Papille hat und die ventrale Retina „überspannt“. Sein Durchmesser beträgt etwa 20 bis 25µm. An seiner Basis besitzt es eine Art Stiel, bestehend aus Nervenfasern und Gewebe chorioidalen Ursprungs, die durch den fötalen Augenspalt in die Augenkammer dringen. Sowohl Stiel als auch Septum sind von einem sich ebenfalls in den Glaskörper erstreckenden Ausläufer des Pigmentepithels bedeckt. Im unteren Drittel der Augenhöhle spreitet sich der Stiel flächig auf und bildet ein im Glaskörper horizontal liegendes Septum, das im distalen Bereich des Augenbechers an der Retina befestigt ist (Abb. 30A,B, 61B). Hier, im Bereich der Kontaktstelle, zeigt die Retina eine kleine Einschnürung, was als schwache horizontal verlaufende Linie zu erkennen ist (Abb. 30B). Dorsal der Einschnürung weist die Retina, neben einem unterschiedlichen Doppel-/Einzelzapfenverhältnis, mit 280-490µm eine deutlich höhere Dicke auf als ventral mit 170-250µm, wobei zwischen den einzelnen Retinaschichten keine auffälligen Unterschiede gefunden werden können (vgl. Kap. 4.2.3.1). Lateral, an beiden Seiten der Pupille, ist der „Vorhang“ über zwei Bänder an der Innenseite der ventralen Iris befestigt. Dabei umschließt er die Linse in ihrem unteren Fünftel halbmondförmig (Abb. 30B), was gewährleistet, dass Licht von oben (dorsal) durch die Linse dringen und die ventrale Retina erreichen kann. Ein distal noch durch den Stiel verlaufendes stark pigmentiertes Blutgefäß tritt weiter proximal auf der Unterseite des Septums aus und zieht durch den Glaskörper zum mächtig ausgebildeten, kegelförmigen und ebenfalls weitgehend pigmentierten Linsenmuskel, an dessen oberen Drittel es ansetzt. Das intraokulare Septum wird von Blutgefäßen durchzogen und enthält stark pigmentierte Zellen, deren Melaningranula in Größe und Aussehen denen des Pigmentepithels entsprechen (Abb. 30C). In der extrazellulären Matrix treten häufig Kollagenfibrillen auf (Abb. 30D). Spektrophotometrische Untersuchungen haben ergeben, dass der „Vorhang“ für Wellenlängen im gemessenen Spektrum zwischen 350nm und 870nm nahezu lichtundurchlässig ist.

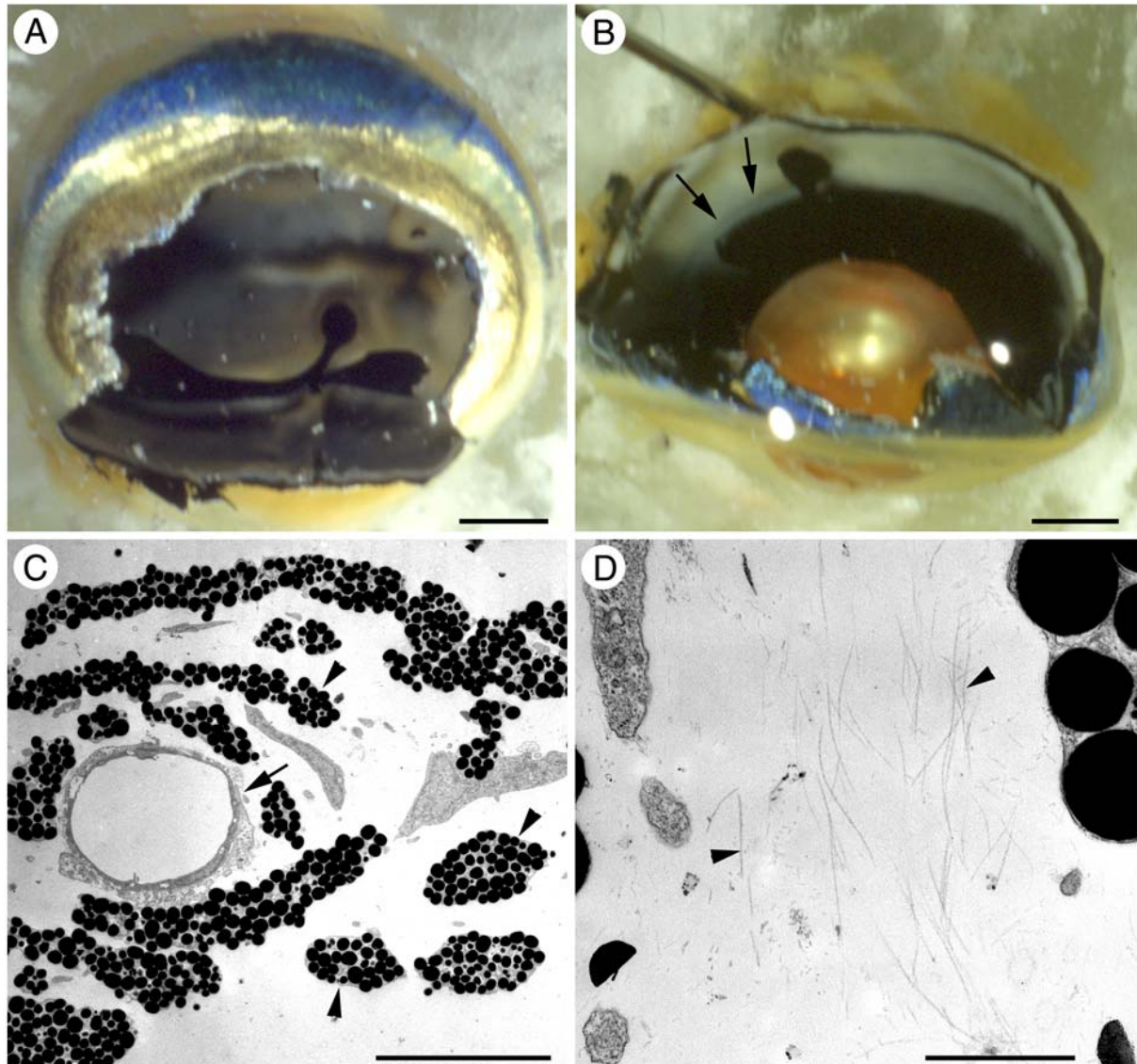
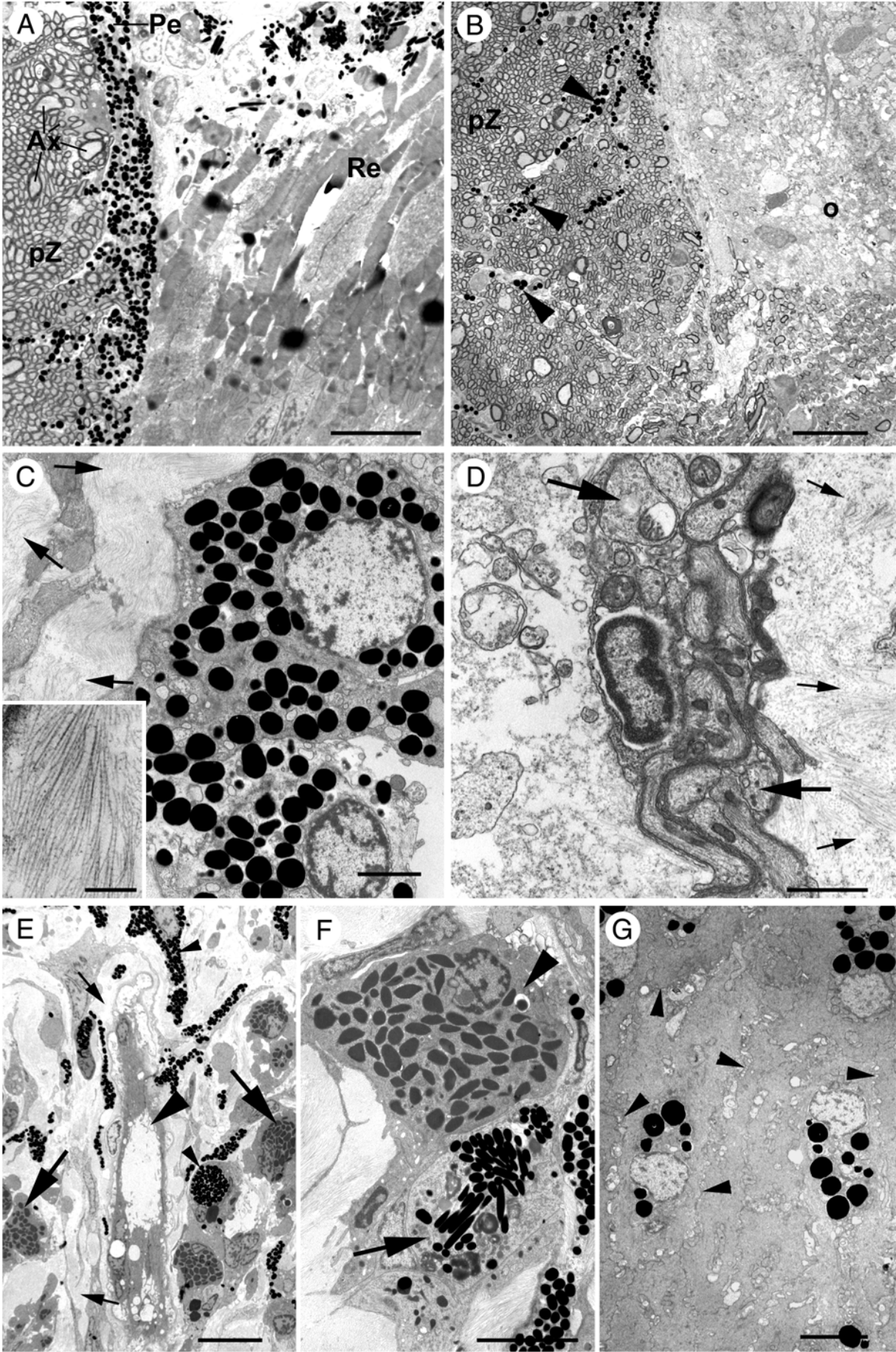


Abb. 30: Lage, Aufbau und mögliche Funktion der vorhangähnlichen Struktur (intraokulares Septum) im Auge von *Belone belone*. **A, B**, Wholemound-Makroaufnahmen am aufpräparierten Auge. **A**, laterale Ansicht des linken Auges, Cornea und Linse entfernt. **B**, dorsale Aufsicht auf das rechte Auge, dorsale Hälfte des Augenbeckens entfernt. Beachte die dünne, dunkel gefärbte Linie (*Pfeile*), deren Verlauf die horizontale Einschnürung der Retina anzeigt; **C, D**, TEM-Aufnahmen der vorhangähnlichen Struktur. **C**, Querschnitt durch das Gewebe mit Blutgefäß (*Pfeil*) und Packungen von Melaningranula (*Pfeilspitzen*). **D**, Detailaufnahme von Kollagenfasern in der extrazellulären Matrix. Balken: A, B 2mm; C 10 μ m; D 1 μ m. (aus Reckel et al. 2001)

H. affinis und *P. mento* weisen im Gegensatz zu *B. belone* einen mehr oder weniger stark pigmentierten Zapfen auf, der seinen Ursprung im blinden Fleck besitzt und sich in den Glaskörper erstreckt. Von diesem Conus papillaris ausgehend, ziehen ein oder zwei, zum Teil stark pigmentierte Blutgefäße zum Linsenmuskel (vgl. Kap. 4.2.2 und 4.3).

Basal, im Bereich seines Eintritts in die Augenkammer, zeigt der Conus eine massive Ansammlung von Axonen, die teilweise einen Durchmesser von bis zu 3µm aufweisen. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei sowohl um auf- als auch absteigende Nervenfasern der sensorischen und motorischen Bahn (Abb. 31A). In diesem Bereich verläuft zwischen Conus und retinalem Gewebe das Pigmentepithel, welches dem Zapfengewebe dicht aufliegt und sich nach innen in den Glaskörper erstreckt. Weiter vitread, auf Höhe der Opticusfaserschicht, bildet das Pigmentepithel allerdings keine geschlossene Zelllage mehr, sondern zeigt eine leicht zerrissene Struktur. In den dabei entstandenen „Lücken“ lassen sich Bereiche erkennen, durch die Axone der Opticusfaserschicht in das Innere des Conus ziehen (Abb. 31B). Weiter distal zeigt das Pigmentepithel wieder seine geschlossene Struktur, wobei es das Zapfengewebe mehr oder weniger dicht ummantelt. Nach innen, an das Pigmentepithel anschließend, ist an der Position, die im Bereich der Retina von der Bruch'schen Membran eingenommen wird, eine durchgehende, relativ großflächige, mäandrierende Struktur zu erkennen, die zahlreiche Kollagenfasern enthält (Abb. 31C). Darauf folgt eine zweite Schicht eines bindegewebsartigen Zellverbandes (Abb. 31D). Der eigentliche Innenbereich des Conus papillaris zeigt eine lockere Anordnung von Blutgefäßen, pigmentepithelähnlichen Zellen und bindegewebsartigem Material der extrazellulären Matrix (Abb. 31E). Zusätzlich lässt sich hier ein Zelltyp beobachten, der an Melanosomen erinnernde Granula enthält. Allerdings besitzen diese eine deutlich niedrigere Elektronendichte als „echte“ Melanosomen. Darüber hinaus weist das Cytoplasma dieses Zelltyps eine von dem der Pigmentepithelzelle abweichende Struktur auf (Abb. 31F). Möglicherweise handelt es sich hierbei um Mastzellen des Bindegewebes. Weiter distal im Innenbereich wirkt das Gewebe dann deutlich kompakter und homogener. In diesem Bereich liegen dicht an dicht pigmentepithelähnliche Zellen, deren Cytoplasma mittlerer Elektronendichte neben Ribosomen, Golgi-Vesikeln und Melaningranula zahlreiche Mitochondrien sowie mikrofilamentöse Strukturen und Bestandteile des Cytoskeletts enthält (Abb. 31G).

Abb. 31: Organisation und Feinstruktur des pigmentierten Zapfens bei *H. affinis* und *P. mento*. **A, B, E, F** *H. affinis*, **C, D, G** *P. mento*. **A**, Radialschnitt im Basisbereich des pigmentierten Zapfens; **B**, Radialschnitt durch den Zapfen auf Höhe der Opticusfaserschicht (*o*). Beachte die lockere Struktur des Pigmentepithels (*Pfeilspitzen*); **C**, Radialschnitt durch den Randbereich des Zapfens. Anstelle der Bruch'schen Membran auf der Basalseite des Pigmentepithels tritt eine mäandrierende, großflächige Struktur (*Pfeile*), die zahlreiche Kollagenfasern enthält. Insert: Detailansicht von Kollagenfasern; **D**, Detailansicht des nach innen auf den Kollagenfaserbereich aus **C** (*kleine Pfeile*) folgenden, bindegewebsartigen Verbandes (*große Pfeile*); **E**, Überblick des Innenbereiches des pigmentierten Zapfens. In relativ lockerer Anordnung lassen sich Pigmentepithelzellen (*kleine Pfeilspitzen*), ein Blutgefäß (*große Pfeilspitze*) sowie Bindegewebe (*kleine Pfeile*) und wahrscheinlich Mastzellen (*große Pfeile*) erkennen; **F**, Vergleich zwischen einer Pigmentepithelzelle (*Pfeil*) und einem ähnlichen, unbekanntem Zelltyp (*Pfeilspitze*), der wahrscheinlich eine Mastzelle darstellt. Beachte die geringere Elektronendichte der Granula sowie die unterschiedliche Struktur des Cytoplasmas dieser Zelle; **G**, Innenbereich des pigmentierten Zapfens bei *P. mento*. Beachte die relativ homogene und kompakte Zusammensetzung des Gewebes. *Pfeilspitzen*: Zellgrenzen. Balken: A,B,E 10µm; C 2µm; D 1µm; F,G 5µm; C, Insert: 500nm. *Ax* Axon, *pZ* pigmentierter Zapfen, *Pe* Pigmentepithel, *Re* Retina.



4.2.3 Gesamtmorphologie der äußeren Atheriniformes-Retina

Im Gegensatz zur eher einheitlich erscheinenden Feinstruktur der äußeren Retina stellt sich die Gesamtmorphologie der Retina bei den Atheriniformes als deutlich heterogener dar. So sind diesbezüglich zwischen den einzelnen Gattungen und Familien bisweilen große Unterschiede zu beobachten. Darüber hinaus zeigt die Retina in der Regel eine deutliche Regionierung. Darunter versteht man, dass zwischen den verschiedenen Regionen innerhalb eines Auges Unterschiede sowohl hinsichtlich des Zapfenrepertoires, der von ihnen gebildeten Muster, der Zapfendichten, der Retinagesamtdicke als auch der Dimensionen der einzelnen Retinaschichten bestehen.

Bei den dunkeladaptierten Arten *H. affinis*, *P. mento*, *T. crocodylus* und *S. saurus* können leider nur eingeschränkte Aussagen über eventuell verschiedene Einzelzapfentypen gemacht werden, da die in Verbindung mit der Retinomotorik stehende Zapfenverlängerung keine eindeutige Klassifizierung in kurze oder lange Einzelzapfen erlaubt. Auch erfolgte die Musterbestimmung bei diesen Arten nicht auf Ellipsoid-, sondern auf Kernebene, um fehlerhafte Aussagen aufgrund des Adaptationszustandes zu vermeiden.

In der bei den Atheriniformes vorhandenen Duplexretina lassen sich in Semidünnschnitten radialer Orientierung bereits auf lichtmikroskopischer Ebene die einzelnen Retinaschichten mehr oder weniger deutlich erkennen. Die auf die bereits beschriebene äußere Retina vitread folgende innere Körnerschicht beinhaltet die Zellkerne der verschiedenen Sekundärneuronen, die in mehr oder weniger drei Ebenen angeordnet sind. Skleral sind die Somata der Horizontalzellen zu erkennen, die einen relativ großen, flach-elliptischen Zellkern aufweisen und in ein bis mehreren Lagen auftreten können. Mittig befinden sich die Zellkörper der Bipolarzellen, während die etwas größeren Somata der Amakrinen die dritte und vitrealste Lage bilden. Die Ausdehnung der inneren plexiformen Schicht übertrifft die der äußeren bei weitem und kann je nach Region bis zu 25% der Retinagesamtdicke erreichen. Im Gegensatz dazu erweist sich die Mächtigkeit der einlagigen Ganglienzellschicht als relativ gleichmäßig innerhalb der verschiedenen Retinaregionen. Die Dicke der Opticusfaserschicht wiederum ist im Randbereich relativ gering (1-2% Anteil an der Retinagesamtdicke), nimmt jedoch in Richtung Fundus, bzw. blinden Fleck deutlich an Mächtigkeit zu (bis zu 30% Anteil an der Retinagesamtdicke).

Alle untersuchten Vertreter weisen darüber hinaus eine ausgeprägte Retinomotorik im Zusammenhang mit Hell- und Dunkeladaptation auf.

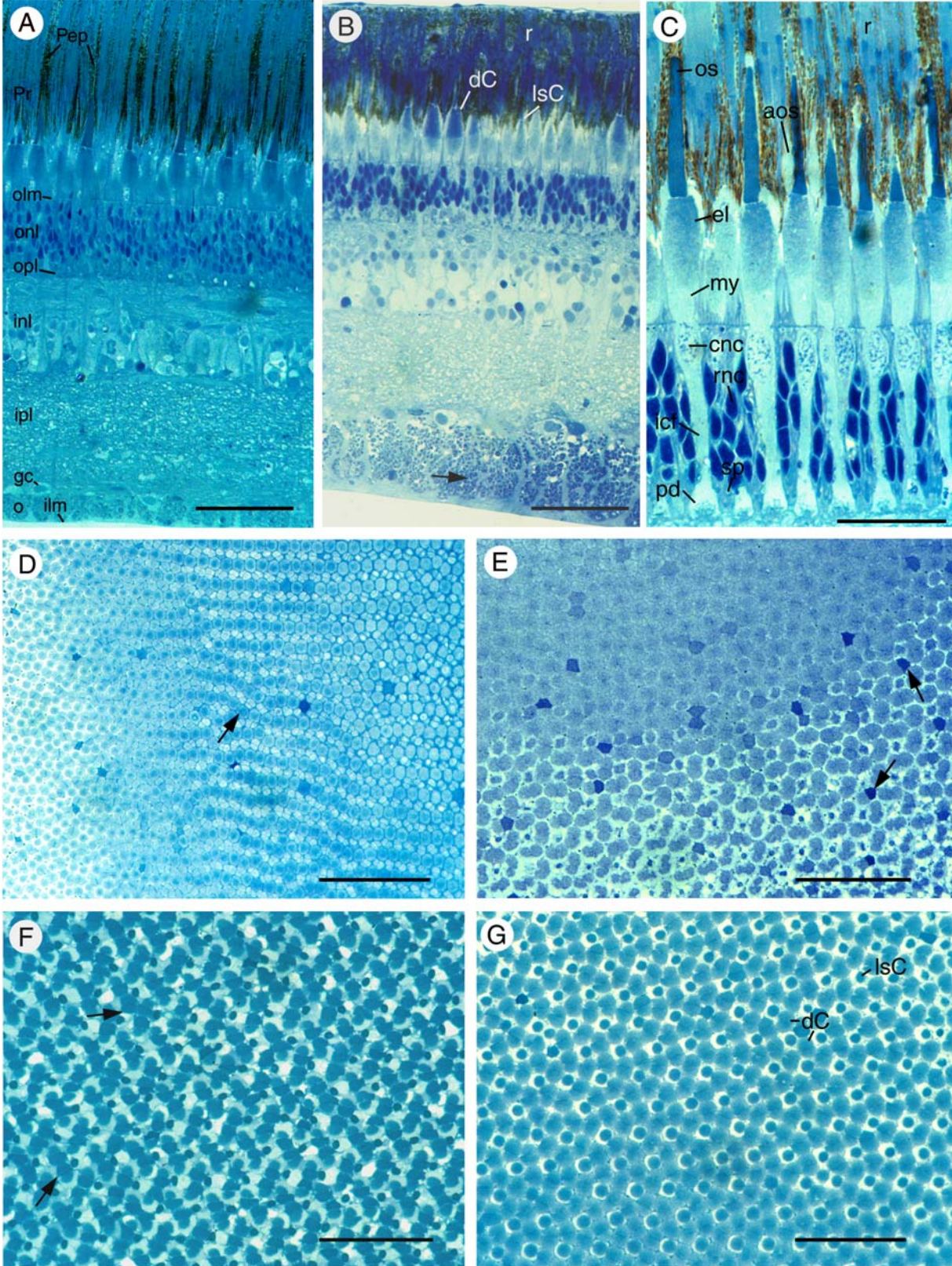
4.2.3.1 Exocoetoidei

Belonidae

Belone belone besitzt insgesamt sechs morphologisch verschiedene Photorezeptortypen. Neben den Stäbchen lassen sich gleiche und ungleiche Doppelzapfen, lange Einzelzapfen sowie trianguläre und lineare Dreifachzapfen beobachten, letztere in der Regel sporadisch, im ventralen bis temporalen Bereich allerdings leicht gehäuft. Die Stäbchen bilden stets eine Lage, die zwischen 38% dorsal und 21% temporal der Retinagesamtdicke einnehmen kann. Im Gegensatz zu den Stäbchen sind die Zapfen im helladaptierten Zustand in regelmäßigen Mustern angeordnet, mit Doppel- und langen Einzelzapfen als Hauptelementen (Abb. 32A-G, 33A). Bei *B. belone* lassen sich folgende fünf verschiedene Mustertypen beobachten (die genaue räumliche Verteilung kann hierbei Abbildung 33A entnommen werden):

- reines Reihenmuster (Abb. 13A, 14A)
- verdrehtes Reihenmuster (Abb. 13D, 14C, 32D)
- Viereckmuster (Abb. 13G, 32E)
- pentagonales Muster (Abb. 13J, 32F)
- hexagonales Muster (Abb. 13K, 15C,D, 32G)

Abb. 32: Morphologie und regionale Unterschiede der Retina von *Belone belone* im helladaptierten Zustand, Lichtmikroskopie. **A-C**, Radial-, **D-G**, Tangentialschnitte. **A**, dorsal, peripher; **B**, temporal, peripher. Beachte die verhältnismäßig dicke Opticusfaserschicht (*Pfeil*), wie sie normalerweise in Fundusnähe zu beobachten ist; **C**, dorsal, Fundusnähe; **D**, verdrehtes Reihenmuster ventro-temporal zentral. Beachte die sich mitunter aufgabelnden Reihen der langen Einzelzapfen (*Pfeil*); **E**, Viereckmuster im Bereich des temporalen Retinarandes. Beachte die sich stärker anfärbenden Partner der ungleichen Doppelzapfen (*Pfeile*); **F**, pentagonales Muster im Bereich des dorsalen Retinarandes (*Pfeile*), zwischen zahlreichen Übergängen zum hexagonalen Muster; **G**, hexagonales Muster, dorsal, peripher. Balken: A, B, D-G 50µm; C 25µm. *aos* akzessorisches Außenglied, *cnc* Zapfenkern, *dC* Doppelzapfen, *el* Ellipsoid, *gc* Ganglienzellschicht, *icf* innere „Cone Fiber“, *ilm* innere Grenzmembran, *inl* innere Körnerschicht, *ipl* innere plexiforme Schicht, *lsC* langer Einzelzapfen, *my* Myoid, *o* Opticusfaserschicht, *olm* äußere Grenzmembran, *onl* äußere Körnerschicht, *opl* äußere plexiforme Schicht, *os* Außenglied, *pd* Zapfensynapse, *Pep* Pigmentepithelzellausläufer, *Pr* Photorezeptorschicht, *r* Stäbchen, *rnc* Stäbchenkern, *sp* Stäbchensynapse (aus Reckel et al. 2001).



Aus Abbildung 33A geht hervor, dass im gesamten ventro-nasalen bis ventro-temporalen Bereich ein verdrehtes Reihemuster vorherrscht, während sich das hexagonale Muster ausschließlich auf die dorsale Region beschränkt. Im Fundusbereich ist dagegen vorwiegend ein Viereckmuster zu beobachten. Das Verhältnis von Doppelzapfen zu langen Einzelzapfen beträgt hierbei 2:1 (jeder Doppelzapfen als einzelne funktionelle Einheit gerechnet!) mit Ausnahme der gesamten, vom intraokularen Septum überspannten, ventralen Region, wo sich ein Verhältnis von 1:1 ergibt (Abb. 33A). Zusätzlich weisen die verschiedenen Retinaregionen zum Teil beträchtliche Unterschiede sowohl hinsichtlich Dimension und Form der jeweiligen Zapfen auf als auch hinsichtlich der unterschiedlichen Dichte ihrer Anordnung (Abb. 20, 32A-C, 33B, Tab. 4). Die größten Doppelzapfendichten finden sich in einer bandartigen peripher von dorso-nasal über ventral nach dorso-temporal verlaufenden Region. Die Dichtekarte (Abb. 33B) offenbart dabei drei lokale Doppelzapfen-Maxima im ventro-nasalen (18000 Doppelzapfen/mm²), ventro-temporalen (18000 Doppelzapfen/mm²) und

Tabelle 4: Photorezeptorgrößen ausgewählter Regionen bei *B. belone*.

DZ Doppelzapfen, **IEZ** langer Einzelzapfen, **md** Durchmesser in μm (Mittelwert) (gemessen in der Ellipsoidmitte bei Zapfen und in der Mitte des Außengliedes bei Stäbchen, **ml** durchschnittliche Länge (gemessen von der vitrealsten Stelle der Kernmembran bis zum skleralsten Punkt des Außengliedes), **mn** Messung nicht möglich, **n** Anzahl der gemessenen Zapfen, **s** Standardabweichung, **St** Stäbchen (aus Reckel et al. 2001 verändert).

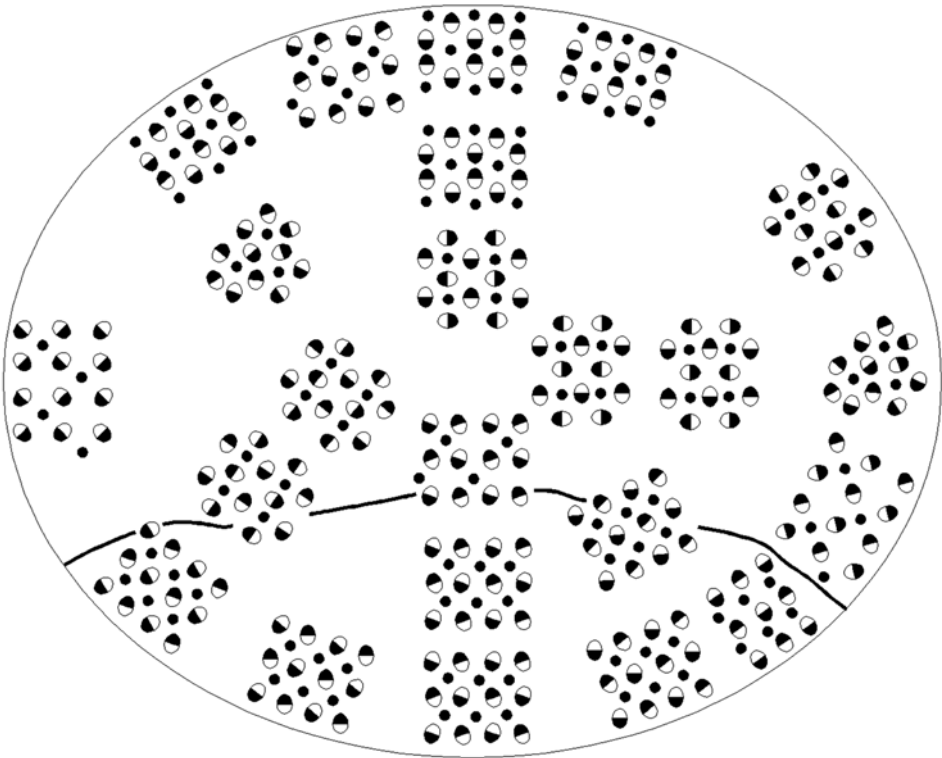
¹ die Stäbchenschicht wurde ungefähr von der vitrealsten Stelle der Kernmembran bis zum skleralsten Punkt des Außengliedes bestimmt

	dorsal						ventro-temporal					
	peripher			zentral			peripher			zentral		
	DZ	IEZ	St	DZ	IEZ	St	DZ	IEZ	St	DZ	IEZ	St
n	40	40	30	30	30	30	40	40	16	40	40	30
md	11.0	8.6	1.4	11.5	6.3	1.4	5.8	3.1	1.3	7.2	5.2	1.4
s	0.8	0.8	0.2	1.2	1.0	0.2	0.9	0.7	0.2	0.6	0.6	0.1
n	20	10	-	13	4	-	-	2	-	6	6	-
ml	66.4	50.8	124-140 ¹	65.2	56.3	128-140 ¹	mn	69	60-70 ¹	60	56.7	88-105 ¹
s	4.2	5.0	-	3.1	3.2	-	-	-	-	7.4	1.7	-

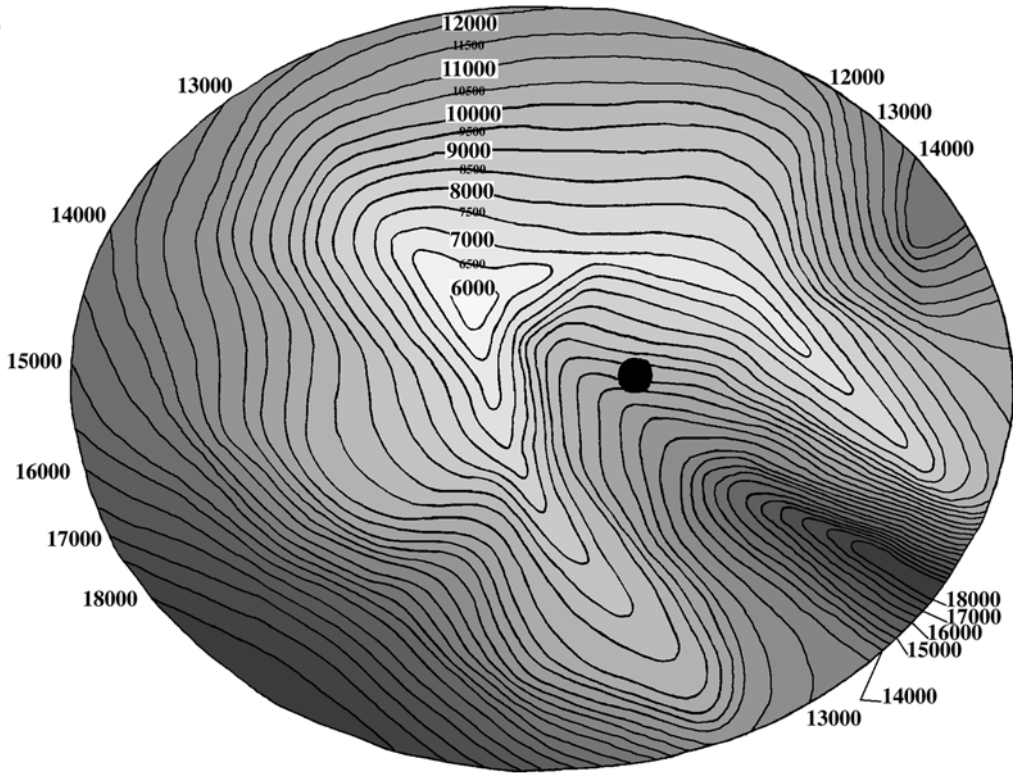
dorso-temporalen (14000 Doppelzapfen/mm²) Bereich. Damit einhergehend ist ein Anstieg der relativen Mächtigkeit der inneren Körnerschicht auf 13.8% bis 16.4% (in Bezug auf die Retinagesamtdicke) zu beobachten, verglichen mit Bereichen niedrigerer Dichten, die Werte zwischen 4.9% und 11% aufweisen. Die niedrigsten Doppelzapfendichten finden sich mit 6000 Doppelzapfen/mm² in der zentralen dorso-nasalen Region. Generell wurden in Richtung der Ora serrata höhere Zapfendichten gezählt als in den entsprechenden zentralen Bereichen, wobei sich ein Zusammenhang zwischen Zapfenform und -größe einerseits sowie Region und Dichte andererseits erkennen lässt. In der Peripherie erscheinen die Zapfen schlanker und dichter gepackt als in Richtung Fundus, wo die Zapfen für gewöhnlich länger und massiger wirken. Dies gilt besonders für den zentralen dorsalen Bereich, in dem nicht nur die Zapfenellipsoide, sondern auch die Außenglieder relativ groß erscheinen, verglichen mit den weitaus schlankeren, aber außergewöhnlich langen Außengliedern der ventralen und ventro-temporalen Zapfen (Abb. 20), die hier bis zu 130 % der Ellipsoidlänge erreichen können. Eine exakte Längenbestimmung der Zapfen in diesem ventralen bis ventro-temporalen Bereich ist allerdings relativ schwierig, da aufgrund ihres geringen Durchmessers die Außengliedspitzen leicht abbrechen und vollständige Zapfen nur äußerst selten zu sehen sind. Die genauen Größenverhältnisse von Stäbchen und Zapfen ausgewählter Regionen ist aus Tabelle 4 ersichtlich. Bemerkenswert ist, dass in manchen Regionen die langen Einzelzapfen sowohl etwas länger, aber auch bisweilen leicht kürzer als die Doppelzapfen erscheinen können.

Abb. 33: Schematisierte Dichte- und Musterkarte zur Verdeutlichung regionaler Unterschiede in der Retina von *B. belone*. **A**, Verteilung der unterschiedlichen Zapfenmuster innerhalb der Retina. Die dickere schwarze Linie stellt die Grenze zwischen zwei morphologisch verschiedenen Retinabereichen dar. Dorsal von ihr beträgt das Verhältnis zwischen Doppel- und langen Einzelzapfen 2:1, ventral davon 1:1. Beachte die bemerkenswerte Übereinstimmung mit Ansatz und Verlauf des intraokularen Septums (vgl. Abb. 30A); **B**, Verteilung der unterschiedlichen Zapfendichten in Doppelzapfen/mm². Der Zwischenraum zwischen zwei benachbarten Linien repräsentiert eine Differenz von 500 Doppelzapfen/mm². Der schwarze Fleck stellt die Austrittsstelle des Tractus opticus dar. *D* dorsal, *N* nasal, *T* temporal, *V* ventral. Symbolerklärung für die verschiedenen Zapfentypen bei A, siehe Abb. 13 (aus Reckel et al. 2001).

A



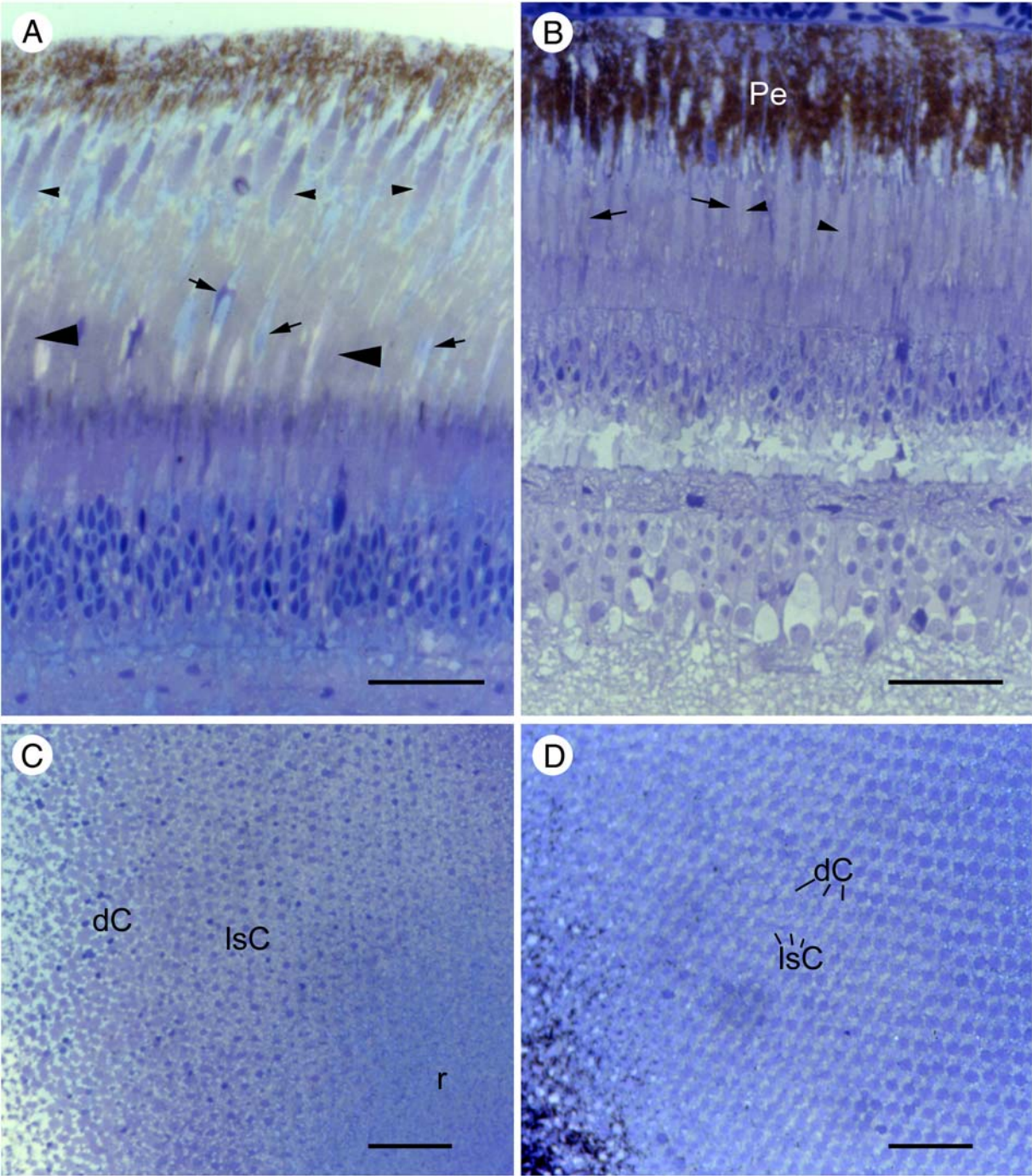
B



Die dunkeladaptierte Retina der Exocoetoidei und Atherinidae weist neben der bereits beschriebenen typischen Retinomotorik von Pigmentepithel und Photorezeptoren einige Besonderheiten auf, die bei *B. belone* besonders ausgeprägt zu beobachten sind. So stehen beispielsweise die verlängerten Zapfen nicht auf einer Höhe, sondern bilden vielmehr zwei Etagen, wobei sich die Doppelzapfen deutlich weiter nach skleral erstrecken als die langen Einzelzapfen, die maximal etwa zur Hälfte der Stäbchenaußenglieder reichen (Abb. 34A,C). Folglich ist in der Regel keinerlei reguläre Zapfenanordnung auf Ellipsoidebene zu beobachten, mit Ausnahme einiger weniger Regionen, die ein reines Reihenmuster zeigen (Abb. 34C). Auf Ebene der äußeren Körnerschicht treten dagegen regelmäßige Zapfenmuster auf, die den Mustern auf Ellipsoidebene im helladaptierten Zustand in dieser Region entsprechen.

Eine typische Dunkeladaptation fehlt in der gesamten peripheren ventralen und Teilen der zentralen ventralen Retina (Abb. 34B,D). Stattdessen kann hier sowohl auf Ellipsoid- als auch Kernebene ein verdrehtes Reihenmuster beobachtet werden (Abb. 34D). Zwar erscheinen die in einer Etage angeordneten Zapfen deutlich gestreckter als im helladaptierten Zustand, allerdings unterbleibt die für die Dunkeladaptation typische sklero-vitreale Zapfen-Stäbchen Schichtung und die Stäbchen stehen zwischen den Zapfen. Sogar das Pigmentepithel bildet kleinere Ausläufer aus, die bis zu den Außengliedern der Zapfen reichen (Abb. 34B).

Abb. 34: Überblick der Morphologie und regionalen Unterschiede der Retina von *Belone belone* im dunkeladaptierten Zustand, Lichtmikroskopie. **A, B**, Radial-, **C, D**, Tangentialschnitte. **A**, Typische Dunkeladaptation im dorsalen peripheren Bereich. Die Stäbchen (*große Pfeilspitzen*) liegen vitreal der Zapfen. Beachte die unterschiedliche Position der einzelnen Zapfentypen. Die langen Einzelzapfen (*Pfeile*) stehen deutlich vitrealer als die Doppelzapfen (*kleine Pfeilspitzen*); **B**, Unvollständige Dunkeladaptation in der ventralen peripheren Region. Das Pigmentepithel ist zwar skleral lokalisiert, aber die Stäbchen (*Pfeile*) befinden sich zwischen den Zapfen (*Pfeilspitzen*); **C**, Typische Dunkeladaptation in der temporalen peripheren Retina. Beachte, dass die Doppelzapfen ein Reihenmuster bilden, im Gegensatz zum Viereckmuster, wie es im helladaptierten Zustand in dieser Region zu beobachten ist; **D**, gleiche Region wie B. Die Zapfen bilden ein typisches verdrehtes Reihenmuster. Balken: A, B, D 40µm; C 60µm. *dC* Doppelzapfen, *lsC* langer Einzelzapfen, *Pe* Pigmentepithel, *r* Stäbchen (aus Reckel et al. 2001).

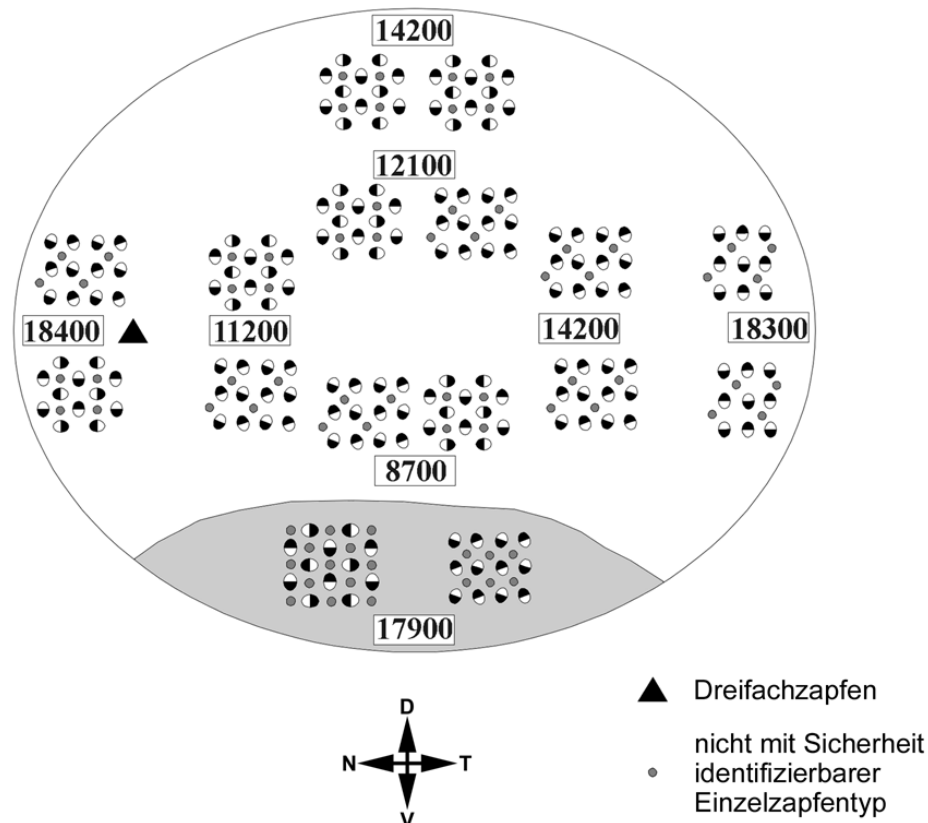


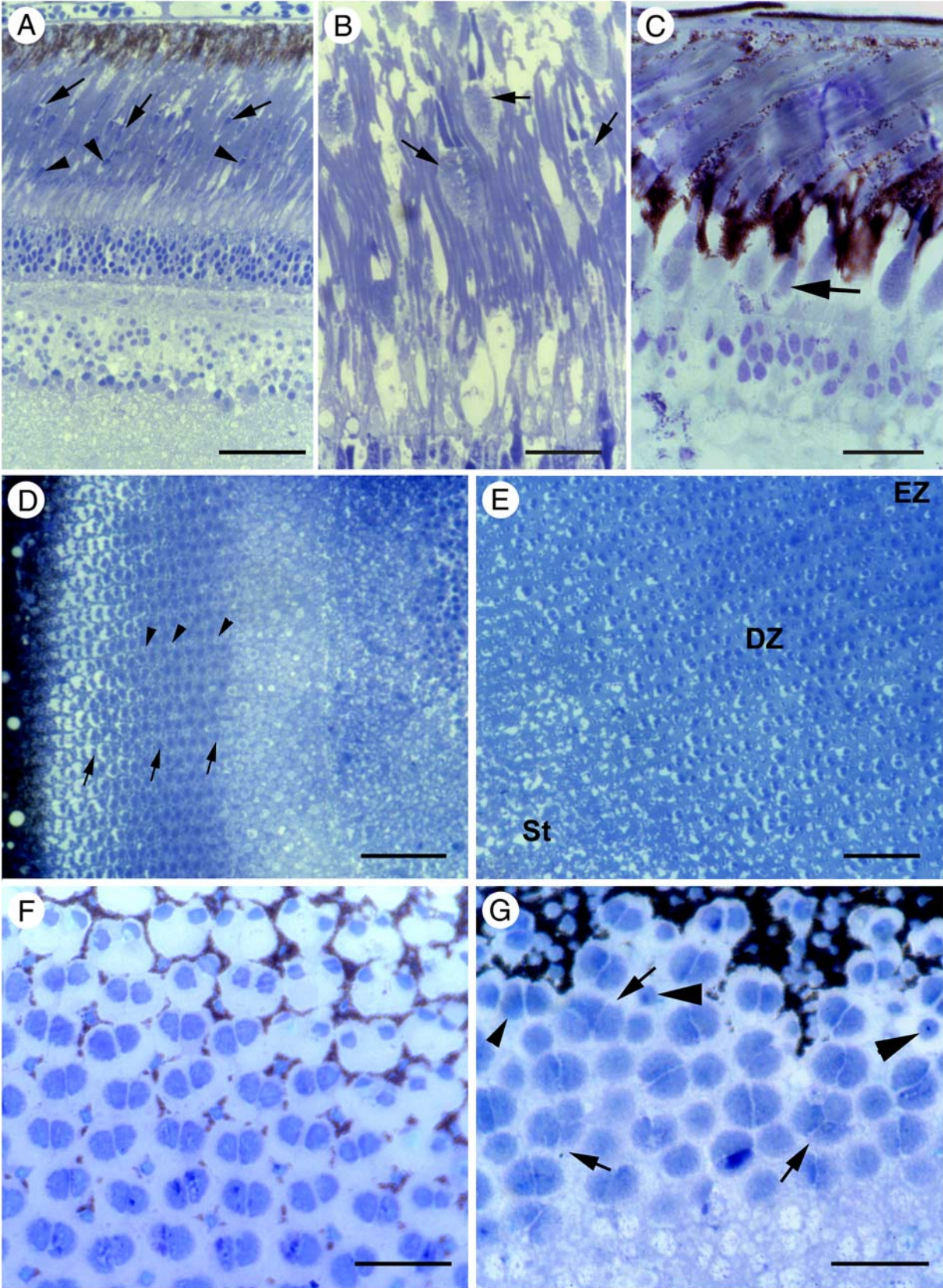
Die Retina von *Tylosurus crocodylus* ähnelt in vielen Eigenschaften der von *B. belone*. Als Hauptelemente des Musters treten gleiche und ungleiche Doppelzapfen sowie Einzelzapfen auf, die aufgrund ihres äußeren Erscheinungsbildes zwar eher den langen Einzelzapfen zuzuordnen sind, in der Regel aber etwas kürzer erscheinen als die Doppelzapfen (Abb. 35A,B,D,E). Zusätzlich wurden im nasalen Bereich, allerdings äußerst selten, Dreifachzapfen beobachtet. Als häufigste Mustertypen treten ein reines Reihemuster im temporalen Bereich, ein verdrehtes Reihemuster in der ventro-temporalen bis zentralen temporalen Retina und ein Viereckmuster in der ventro-nasalen und dorsalen Region sowie im Fundusbereich auf (Abb. 36). Mit Ausnahme eines Doppelzapfen-/Einzelzapfenverhältnisses von 1:1 in der ventralen Retina herrscht in allen übrigen Bereichen ein Verhältnis von 2:1. Dabei lassen sich generell relativ hohe Zapfendichten in fast allen Regionen beobachten, wobei sich ein Dichtemaximum im peripheren nasalen, ventralen und temporalen Bereich andeutet. In Richtung Zentrum dagegen nimmt die Zapfendichte deutlich ab (Abb. 36).

Bei *Xenentodon cancila* können als Photorezeptoren neben den Stäbchen gleiche und ungleiche Doppelzapfen sowie lange Einzelzapfen identifiziert werden, die gegenüber den Doppelzapfen zumeist leicht, im dorsalen Bereich dagegen stärker verkürzt erscheinen (Abb. 35C,F,G). Dabei sind bisweilen Einzelzapfen zu beobachten, die entfernt an mittlere Einzelzapfen erinnern (Abb. 35C). Die ventralen Zapfen, insbesondere die langen Einzelzapfen, besitzen, verglichen mit den dorsalen Zapfen, eine deutlich gestrecktere Form und häufig außergewöhnlich schmale, sklerad spitz zulaufende Ellipsoide (Abb. 35G). Bemerkenswert ist auch die verhältnismäßig große Anzahl sowohl an linearen als auch triangulären Dreifachzapfen im ventralen Bereich (Abb. 35G). In der dorsalen Region herrscht ein reines bis verdrehtes Reihemuster (Abb. 35F), seltener ein Viereckmuster vor, die ventrale Retina zeigt dagegen ausschließlich ein verdrehtes Reihemuster (Abb. 35G). Das Doppelzapfen/ Einzelzapfenverhältnis beträgt dorsal und größtenteils auch ventral 2:1. Allerdings weisen in der ventralen Retina einzelne Bereiche Übergänge zu einem 1:1-Verhältnis auf.

Abb. 35: Morphologie und regionale Unterschiede der Retina von *Tylosurus crocodylus* (dunkeladaptiert) (A,B,D,E) und *Xenentodon cancila* (helladaptiert) (C,F,G), Lichtmikroskopie. **A**, Radialschnitt durch die periphere nasale Retina. Die Doppelzapfen (*Pfeile*) stehen deutlich skleraler als die Einzelzapfen (*Pfeilspitzen*); **B**, Radial getroffene ungleiche Doppelzapfen (*Pfeile*) in der zentralen nasalen Retina; **C**, Radialschnitt durch die äußere Retina der dorsalen Region. Beachte den relativ kurzen Einzelzapfen (*Pfeil*); **D**, Tangentialschnitt durch den peripheren temporalen Retinabereich. Doppelzapfen (*Pfeile*) und Einzelzapfen (*Pfeilspitzen*) bilden trotz des dunkeladaptierten Zustandes ein reines Reihenmuster aus; **E**, Tangentialschnitt durch die periphere nasale Region mit der für die Dunkeladaptation typischen Photorezeptorabfolge; **F**, Tangentialschnitt durch die dorsale Retina. Die Doppelzapfen bilden ein verdrehtes Reihenmuster; **G**, Tangentialschnitt im ventralen Bereich. Neben den zahlreichen triangulären (*Pfeile*) und linearen (*kleine Pfeilspitze*) Dreifachzapfen sind einige extrem schmale Ellipsoidspitzen von Einzelzapfen zu erkennen (*große Pfeilspitzen*). Balken: A 50µm; B,C,F,G 20µm; D,E 40µm. DZ Doppelzapfen, EZ Einzelzapfen, St Stäbchen. ►

Abb. 36: Schematisierte Kombination aus Dichte- und Musterkarte zur Verdeutlichung regionaler Unterschiede in der Retina von *T. crocodylus*. Die Zahlen geben die ermittelten Dichtewerte in Doppelzapfen/mm² an. Beachte den ventralen Bereich (grau schraffiert) in dem ein Doppel-/Einzelzapfenverhältnis von 1:1 vorherrscht. D dorsal, N nasal, T temporal, V ventral. Weitere Symbolerklärung für die verschiedenen Zapfentypen, siehe Abb. 13.





Scomberesocidae

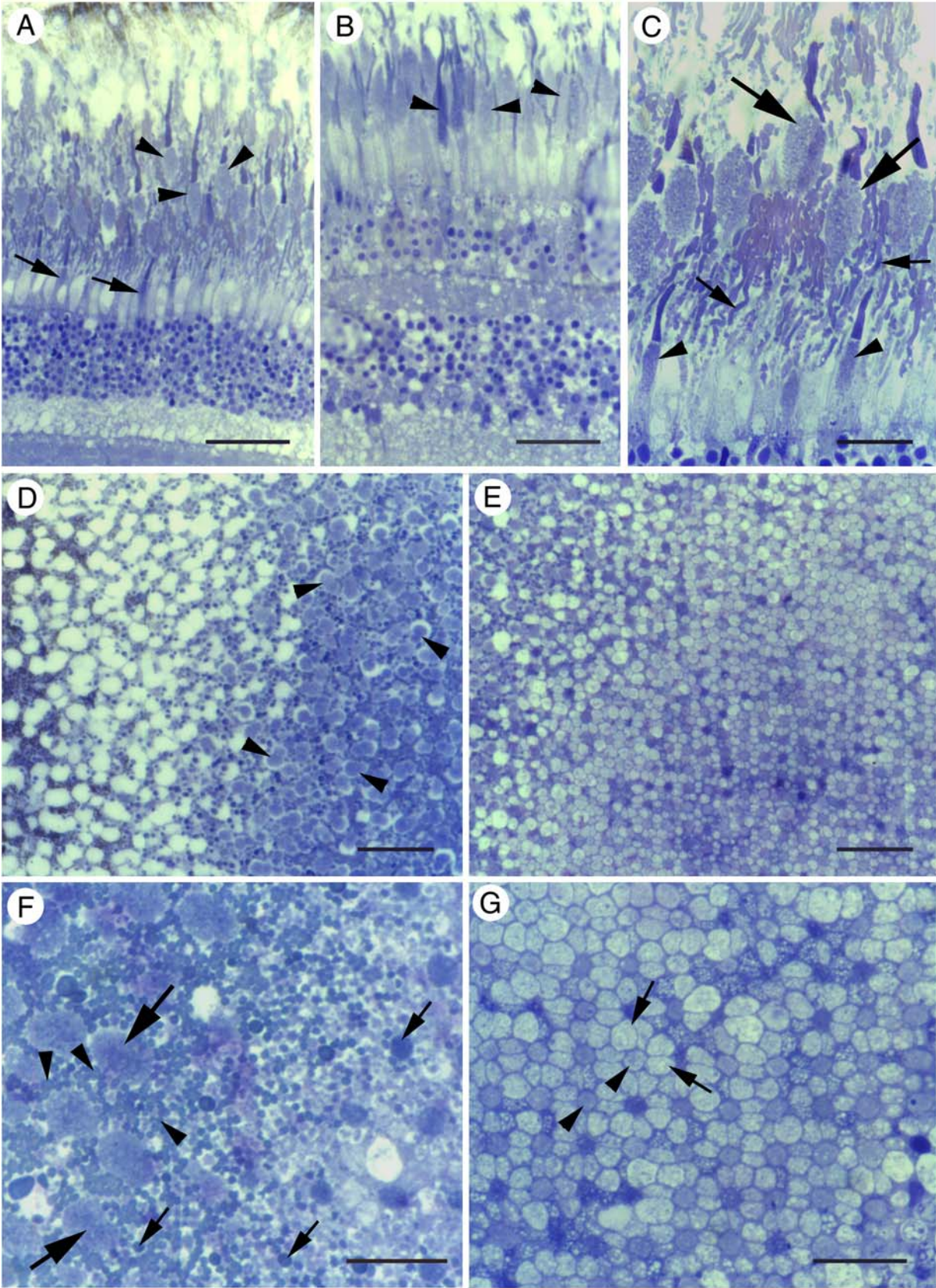
Bei *Scomberesox saurus* können neben den Stäbchen drei verschiedene Zapfentypen unterschieden werden: gleiche Doppelzapfen (relativ selten), ungleiche Doppelzapfen (häufig) und Einzelzapfen (Abb. 37A-G). Äußeres Erscheinungsbild und Ellipsoidgröße der Einzelzapfen deuten auf lange Einzelzapfen hin, die gegenüber den Doppelzapfen leicht verkürzt erscheinen. Tangentialschnitte zeigen, dass in allen Retinabereichen die vitreal der Doppelzapfen stehenden Einzelzapfen regelmäßige Abstände zueinander aufweisen. Dabei ist bei den sich mehr oder weniger auf einer Ebene befindlichen Einzelzapfen nur ein Typ zu erkennen (Abb. 37F). Regelmäßige Lücken, die auf in einer anderen Ebene stehende Zapfentypen hindeuten würden, lassen sich nicht finden, so dass diese allenfalls sporadisch als unregelmäßiger Musterbestandteil auftreten können. Auch in Tangentialschnitten auf Ebene der äußeren Körnerschicht ergeben sich keinerlei Hinweise auf zwei oder mehr unterschiedliche Einzelzapfentypen (Abb. 37E,G).

Mit Ausnahme des nasalen Bereiches, in dem sich ein verdrehtes Reihemuster erkennen lässt, weist der gesamte übrige Teil der Retina ein Viereckmuster auf. Die Grenze zwischen beiden Mustertypen verläuft dabei dorso-ventrad, etwa im vorderen Drittel der Auges. Abgesehen von einem kleinen Bereich in der ventro-nasalen Retina, in dem sich ein 1:1-Verhältnis ergibt, überwiegt in der Netzhaut von *S. saurus* ein Doppel-/Einzelzapfenverhältnis von 2:1 (Abb. 38A).

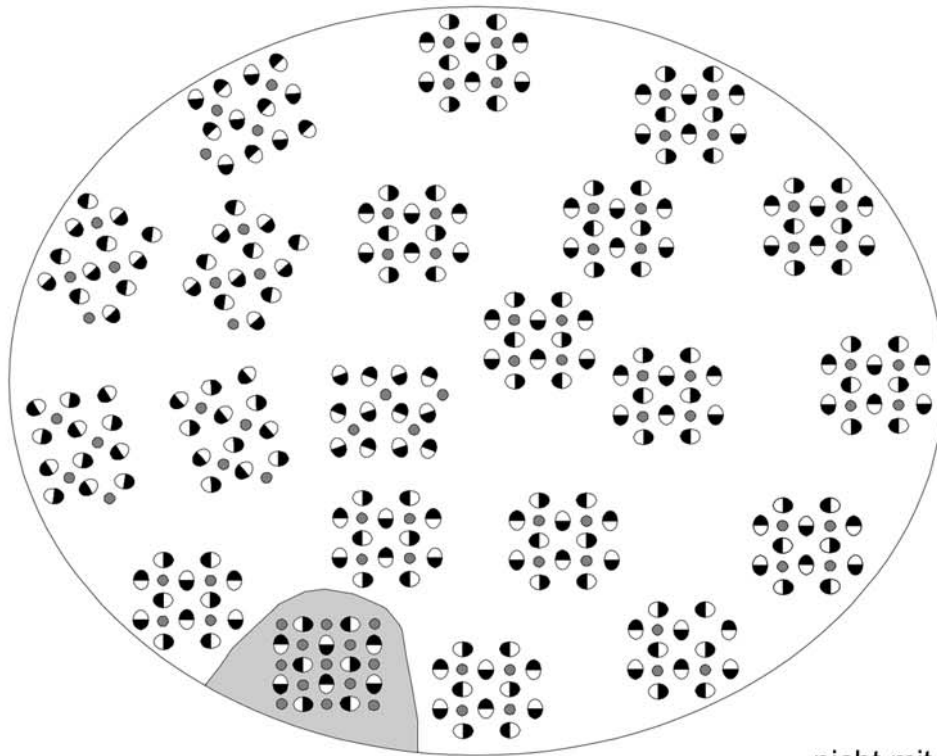
Die größten Doppelzapfendichten finden sich temporal einer imaginären dorso-ventrad verlaufenden Linie im hinteren Drittel des Auges. Innerhalb dieser mehr oder weniger vertikal verlaufenden, bandartigen Zone mit hohen Dichtewerten fallen drei lokale Maxima ins Auge: ventro-temporal, zentral (18000 Doppelzapfen/mm²), ventro-temporal, peripher (18500 Doppelzapfen/mm²) und dorso-temporal, zentral (18000 Doppelzapfen/mm²). Darüber hinaus weist der periphere nasale Bereich mit 13000 Doppelzapfen/mm² ein zusätzliches Dichtemaximum auf. Die geringste Doppelzapfendichte ergibt sich mit 6000 Doppelzapfen/mm² in der zentralen dorsalen bis dorso-nasalen Region (Abb. 38B).

Abb. 37: Morphologie und regionale Unterschiede der Retina von *S. saurus*. **A**, Radialschnitt durch die zentrale nasale Retina. Die Einzelzapfen (*Pfeile*) stehen vitrealer als die Doppelzapfen (*Pfeilspitzen*); **B**, Überblick der radial getroffenen, peripheren ventro-temporalen Retina mit relativ lang gestreckten schlanken Zapfen (*Pfeile*); **C**, Radialschnitt durch die Photorezeptorschicht der zentralen nasalen Retina. Deutlich lassen sich ungleiche Doppelzapfen (*große Pfeile*) sowie Einzelzapfen (*Pfeilspitzen*) und Stäbchen (*kleine Pfeile*) erkennen; **D**, Tangentialschnitt durch die zentrale temporale Retina im Übergangsbereich von Außenglied zu Ellipsoid. Die Doppelzapfen (*Pfeilspitzen*) zeigen keinerlei regelmäßige Anordnung; **E**, Tangentialschnitt durch die äußere Körnerschicht der peripheren temporalen Retina; **F**, Tangential getroffene Doppelzapfenellipsoide (*große Pfeile*), Stäbchen (*Pfeilspitzen*) und Einzelzapfenaußenglieder, bzw. -ellipsoide (*kleine Pfeile*) in der zentralen nasalen Retinaregion; **G**, Detailansicht der äußeren Körnerschicht aus E. Doppelzapfen (*Pfeile*) und Einzelzapfen (*Pfeilspitzen*) bilden ein Viereckmuster. Balken: A 50µm; B,D,E 40µm; C,F,G 20µm. ▶

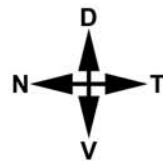
Abb. 38: Schematisierte Dichte- und Musterkarte zur Verdeutlichung regionaler Unterschiede in der Retina von *S. saurus*. **A**, Verteilung der unterschiedlichen Zapfenmuster innerhalb der Retina. Grau unterlegt: Region mit einem Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis von 1:1; **B**, Verteilung der unterschiedlichen Zapfendichten in Doppelzapfen/mm². Erläuterung und Abkürzungen siehe Abb. 33B, weitere Symbole siehe Abb. 13. ▶▶



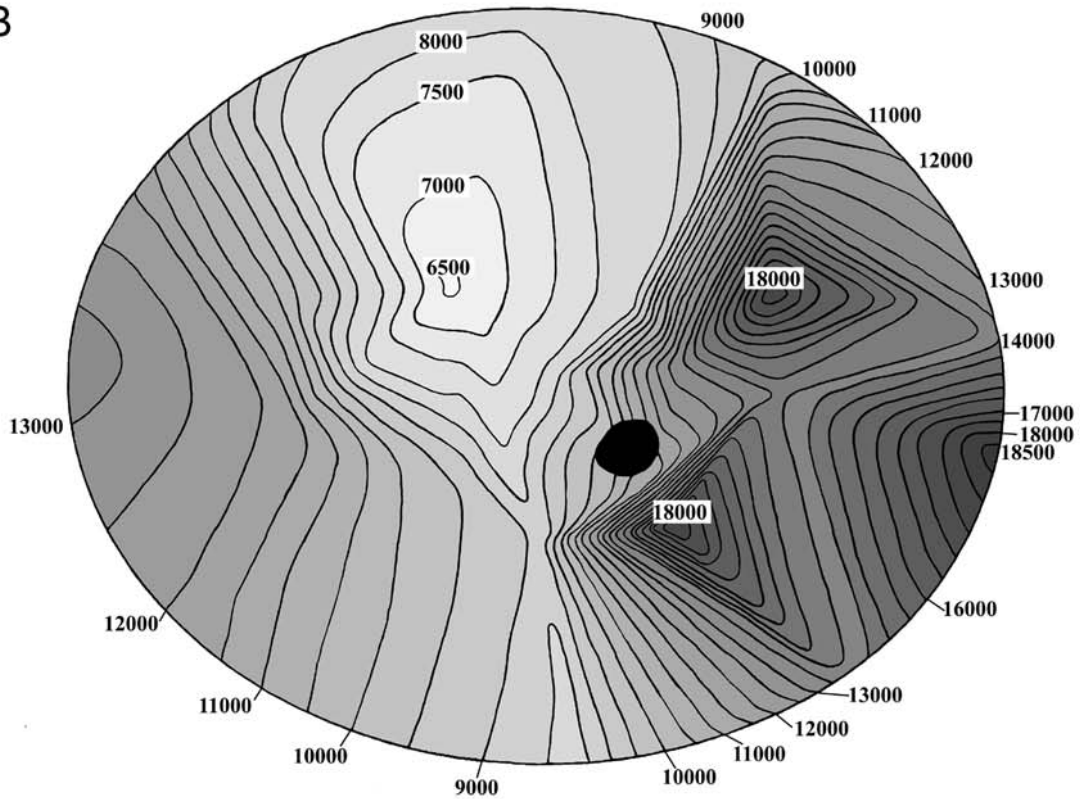
A



nicht mit Sicherheit
• identifizierbarer
Einzelzapfentyp



B

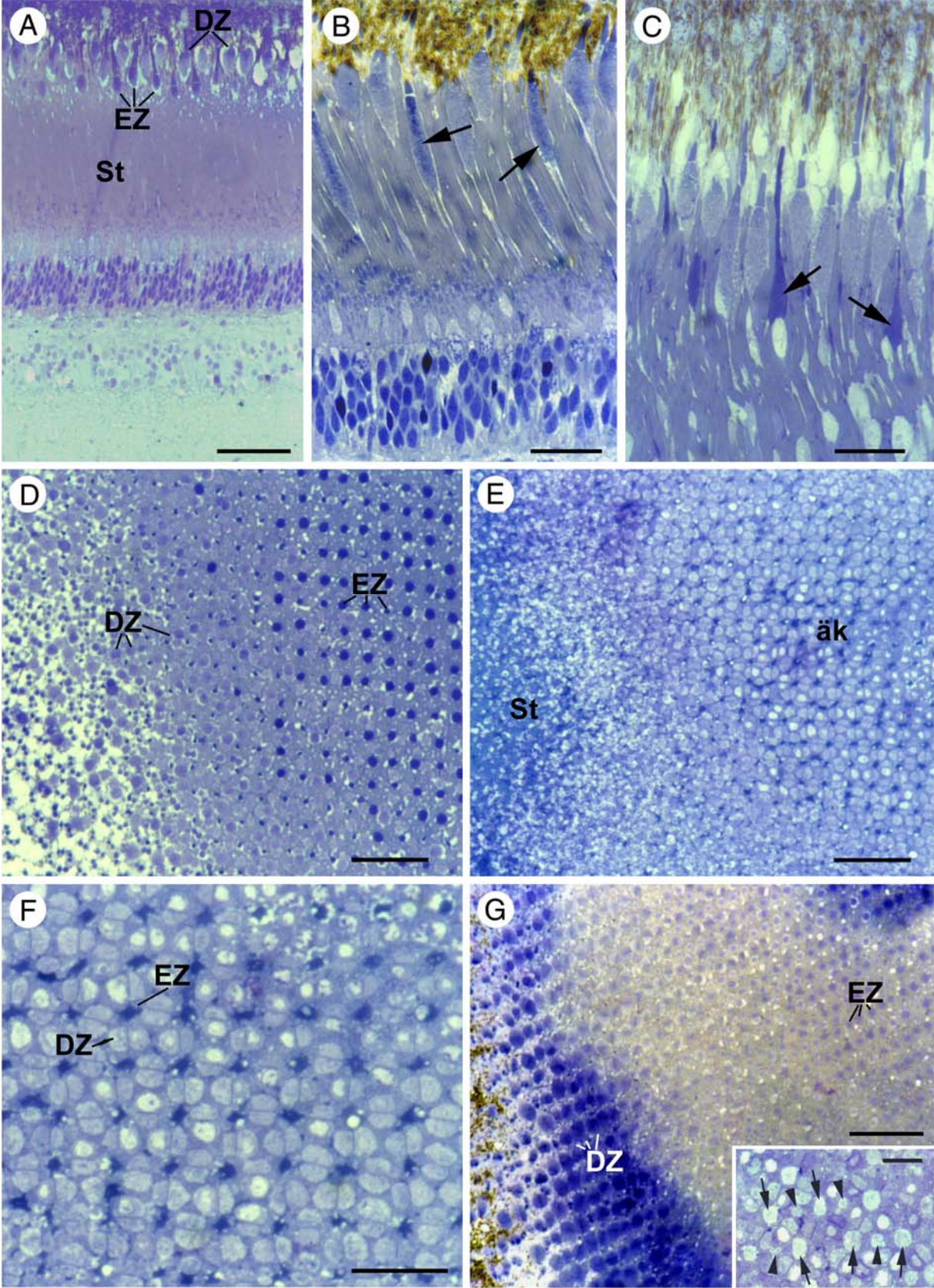


Hemiramphidae

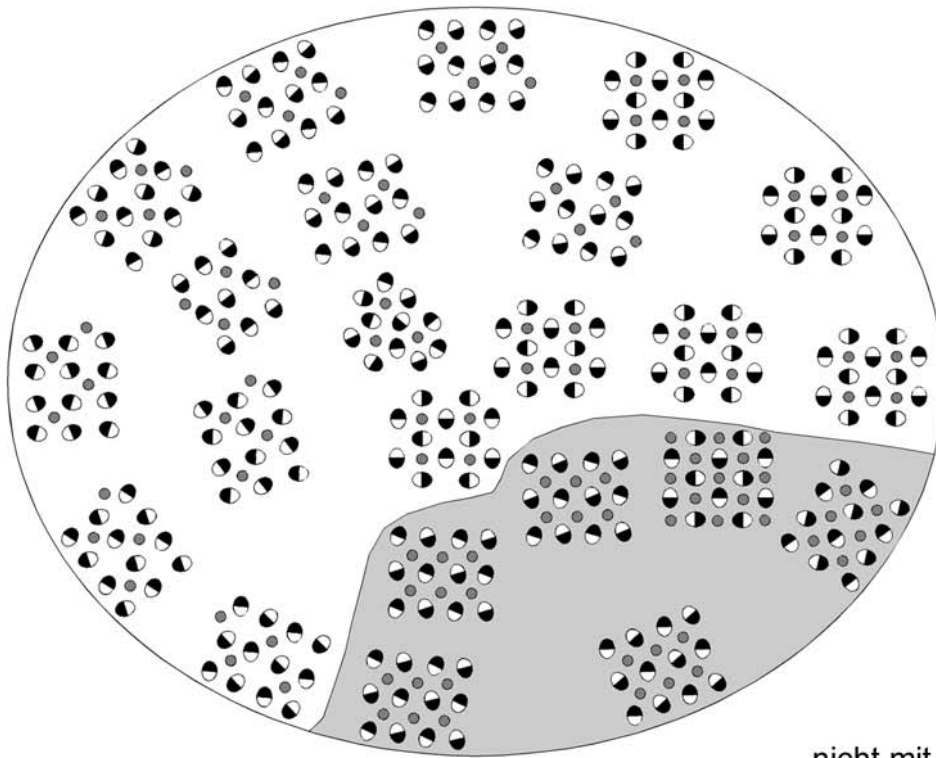
Bei *Hyporampus affinis* lassen sich vier verschiedene Photorezeptortypen mit Sicherheit identifizieren: Stäbchen, ungleiche Doppelzapfen, gleiche Doppelzapfen, die allerdings relativ selten auftreten, und Einzelzapfen (Abb. 39A-G), deren genauere Klassifizierung sich bei dieser Art als verhältnismäßig schwierig erweist. So sind in Radialschnitten durch den dorso-temporalen und dorsalen bis naso-ventralen Bereich vitreal stehende Einzelzapfen zu beobachten, die in Aussehen und Ellipsoidgröße auf kurze Einzelzapfen hindeuten (Abb. 39A,C). Speziell im peripheren temporalen Bereich besitzen diese Einzelzapfen relativ lange Außenglieder und lassen sich mit Toluidinblau stark anfärben (Abb. 39C,D). In Tangentialschnitten durch diese Regionen ist sowohl auf Ellipsoid- als auch auf Kernniveau zu erkennen, dass die Einzelzapfen in regelmäßigen Abständen zueinander angeordnet sind, wobei zwischen ihnen keinerlei Lücken auftreten, die auf einen anderen zusätzlichen Typ hindeuten würden (Abb. 39D-F). In der gesamten ventralen bis ventro-temporalen Region

Abb. 39: Morphologie und regionale Unterschiede der Retina von *H. affinis*. **A**, Radialschnitt durch die zentrale dorsale Retina; **B**, Radialschnitt durch die Photorezeptorschicht der zentralen ventro-temporalen Retina. Beachte die vitreal stehenden, an lange Einzelzapfen erinnernden Einzelzapfentypen (*Pfeile*); **C**, Radialschnitt durch die Photorezeptorschicht im Bereich der peripheren temporalen Retina. Beachte die vitreal stehenden, eher an kurze Einzelzapfen erinnernden Einzelzapfentypen (*Pfeile*); **D-F**, Tangentialschnitte durch die periphere temporale Region, im Ellipsoidbereich von Doppel- und Einzelzapfen (**D**), im Bereich der äußeren Grenzmembran (**E**) und der äußeren Körnerschicht (**F**); **G**, Tangentialschnitt durch den Ellipsoidbereich der peripheren ventro-temporalen Retina. Insert: Tangentialschnitt durch die äußere Körnerschicht derselben Region. Beachte die unterschiedlich erscheinenden Einzelzapfentypen (*Pfeile* und *Pfeilspitzen*). Balken: A 50µm; B,C,F 20µm; D,E,G 40µm; G, Insert: 10µm. *äk* äußere Körnerschicht, *DZ* Doppelzapfen, *EZ* Einzelzapfen, *St* Stäbchen. ►

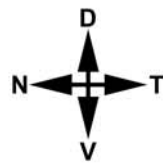
Abb. 40: Schematisierte Dichte- und Musterkarte zur Verdeutlichung regionaler Unterschiede in der Retina von *H. affinis*. **A**, Verteilung der unterschiedlichen Zapfenmuster innerhalb der Retina. Grau unterlegt: Region mit einem Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis von 1:1; **B**, Verteilung der unterschiedlichen Zapfendichten in Doppelzapfen/mm². Erläuterung und Abkürzungen siehe Abb. 33B, weitere Symbole siehe Abb. 13. ►►



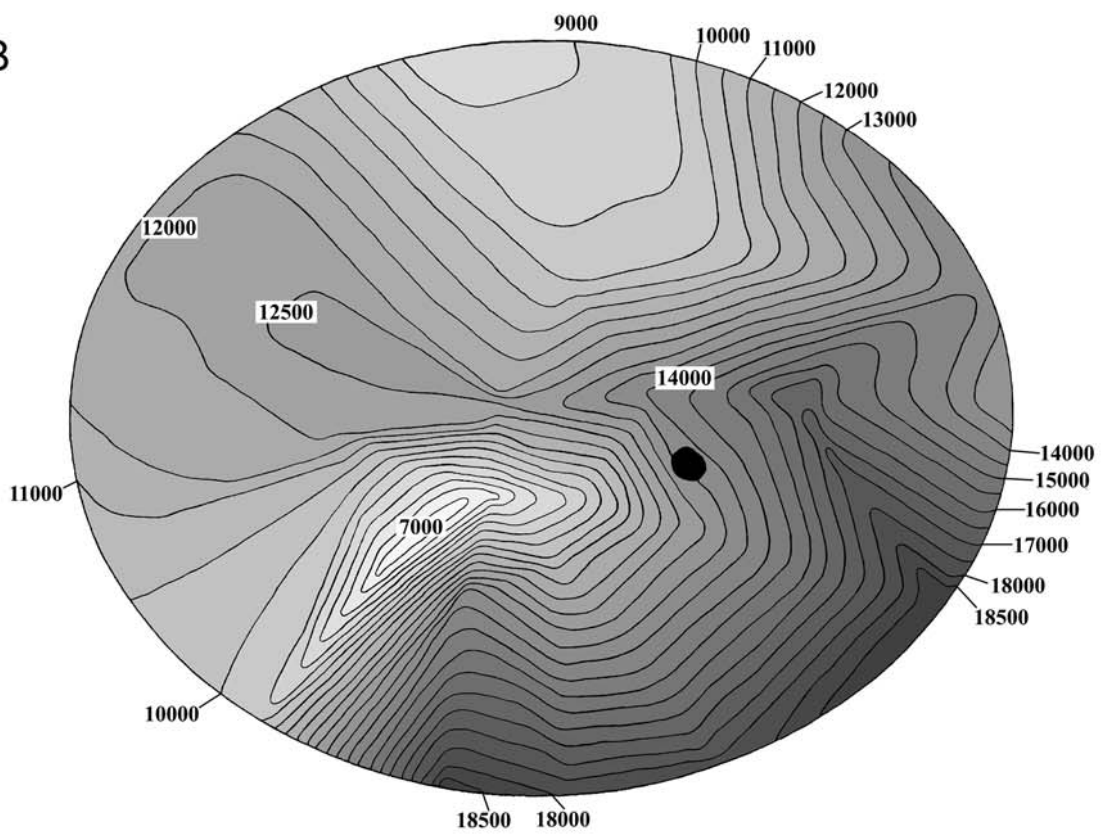
A



nicht mit Sicherheit
• identifizierbarer
Einzelzapfentyp



B



dagegen treten überwiegend Einzelzapfen auf, deren Größe und Morphologie sowohl in Radial- als auch Tangentialschnitten an leicht verkürzte lange Einzelzapfen erinnern (Abb. 39B,G). In diesen Bereichen lassen sich mit Ausnahme einer kleinen ventro-temporalen Zone, in der abwechselnd zwei verschiedene Einzelzapfentypen zu beobachten sind (Abb. 39G), keinerlei Hinweise auf kurze Einzelzapfen finden. Zwischen den beiden großen Arealen mit jeweils langen oder kurzen Einzelzapfen tritt eine in etwa horizontale naso-temporad verlaufende Zone auf, in der in Radialschnitten verschiedene Einzelzapfen zu erkennen sind, die sowohl an lange als auch an kurze Einzelzapfen erinnern. Tangentialschnitte in den entsprechenden Bereichen bestätigen diesen Befund jedoch nicht. Trotz der teilweise kontroversen Ergebnisse ist insgesamt nicht auszuschließen und eher wahrscheinlich, dass *H. affinis* sowohl lange als auch kurze Einzelzapfen besitzt, wobei die verschiedenen Typen zwischen den einzelnen Retinaregionen unterschiedlich verteilt sind.

Als vorherrschender Mustertyp ist in fast allen Bereichen der Retina ein verdrehtes Reihenmuster zu beobachten, mit Ausnahme der peripheren dorso-temporalen und gesamten temporalen Region sowie in Fundusnähe, die ein Viereckmuster bzw. innerhalb eines kleinen Abschnittes ein im Ansatz pentagonales Muster zeigen. Dabei weist die ventrale bis ventro-temporale Retina ein Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis von 1:1 auf, im Gegensatz zur übrigen Retina, in der das Verhältnis 2:1 beträgt (Abb. 40A).

Die größten Doppelzapfendichten treten peripher in einer bandartigen Zone auf, die sich von ventral nach temporad erstreckt und sich in etwa mit dem Bereich des Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnisses von 1:1 deckt. Dabei ist sowohl ventral als auch ventro-temporal je ein lokales Maximum mit 18500 Doppelzapfen/mm² zu beobachten. Auch der Fundus besitzt mit 12000 bis 14000 Doppelzapfen/mm² noch relativ hohe Dichtewerte. Die niedrigsten Dichten zeigen sich dorsal peripher (9000 Doppelzapfen/mm²) sowie ventro-nasal zentral (7000 Doppelzapfen/mm²) (Abb. 40B).

Die Retina von *Dermogenys pusillus* weist insgesamt sechs verschiedene Photorezeptortypen auf. Neben den Stäbchen konnten gleiche und ungleiche Doppelzapfen, lange und kurze Einzelzapfen sowie, vor allem in der ventralen Region, sporadisch Dreifachzapfen identifiziert werden (Abb. 27C, 41A-D). Darüber hinaus zeigt die Retina von *D. pusillus* einige Besonderheiten. So sind lediglich im peripheren temporalen Bereich sowie in der gesamten ventralen und zentralen nasalen Region regelmäßige Doppelzapfenmuster zu beobachten. Dabei handelt es sich ausschließlich um reine oder verdrehte Reihenmuster, die sich bisweilen bis in die äußere plexiforme Schicht verfolgen lassen (Abb. 16C, 41C, 42). In

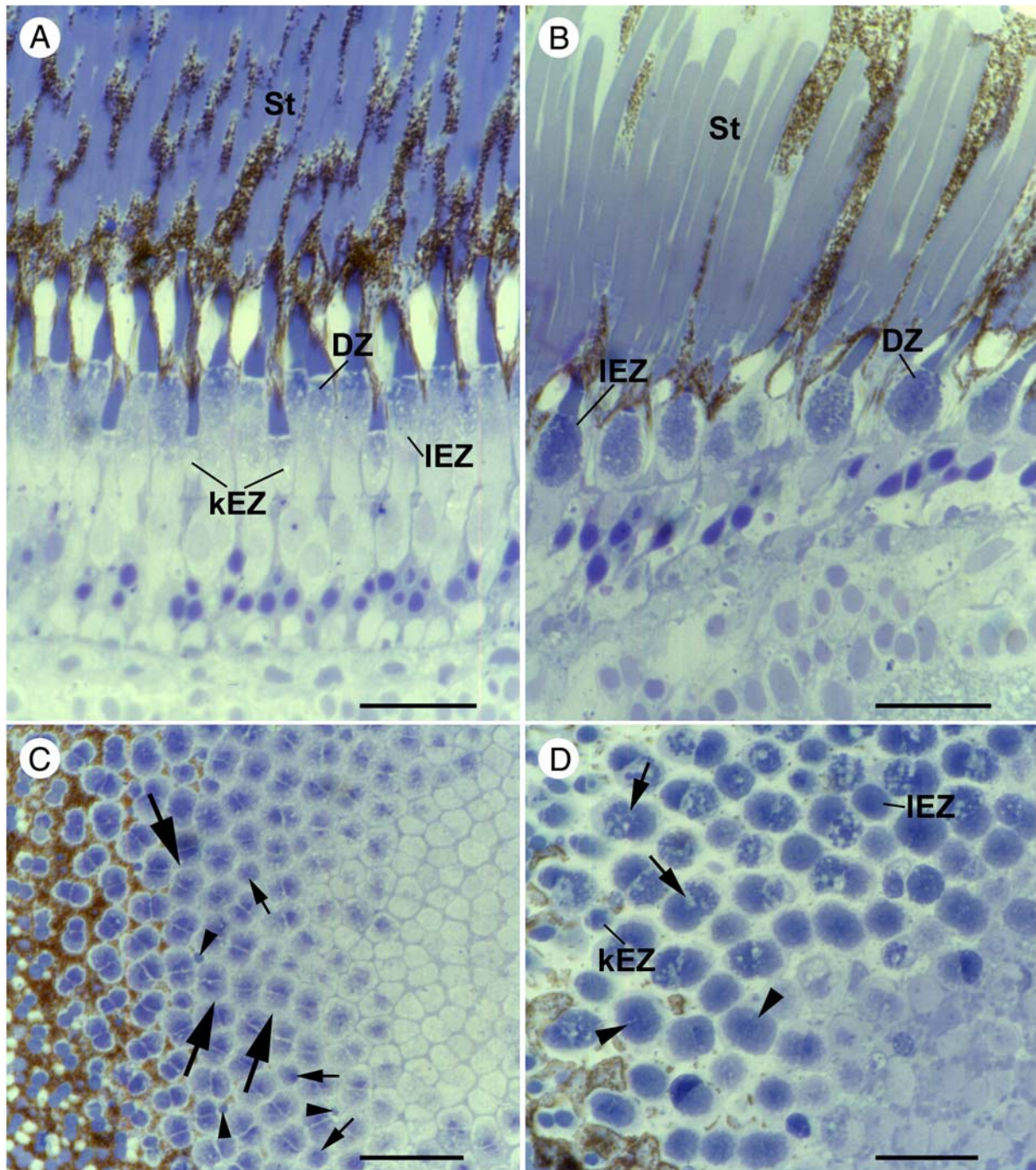
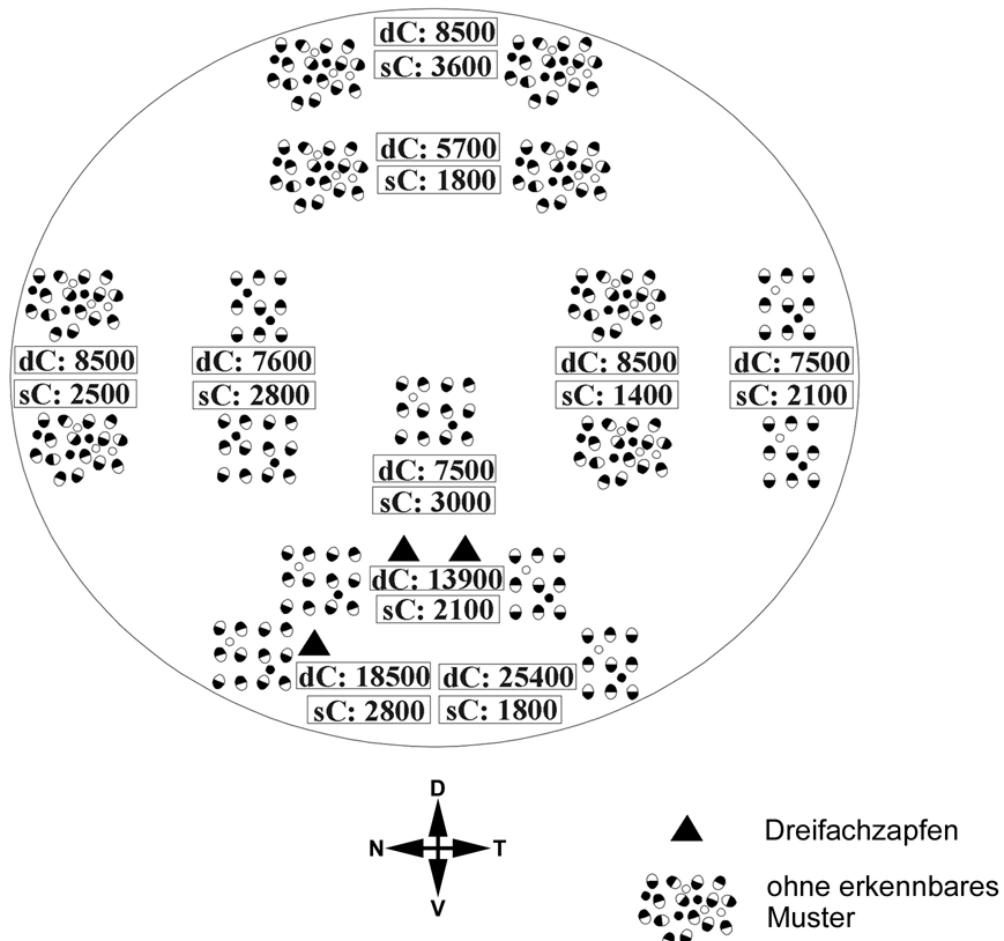


Abb. 41: Morphologie und regionale Unterschiede der Retina von *D. pusillus*. **A**, Radialschnitt durch die periphere nasale äußere Retina; **B**, Radialschnitt durch die periphere dorsale Retina; **C**, Tangentialschnitt durch die periphere ventrale Retina im Übergangsbereich von Ellipsoid zu Myoid. Die Photorezeptoren bilden ein reines bis leicht verdrehtes Reihenmuster aus. Beachte die zwischen den Doppelzapfenreihen (*große Pfeile*) unregelmäßig auftretenden langen (*kleine Pfeile*) und kurzen (*Pfeilspitzen*) Einzelzapfen; **D**, Tangential getroffene Zapfenellipsoide in der peripheren dorsalen Region. Ein regelmäßiges Muster ist hier nicht zu erkennen. Beachte die gleichen (*Pfeilspitzen*) und ungleichen (*Pfeile*) Doppelzapfen. Balken: 20 μ m. *DZ* Doppelzapfen, *kEZ* kurzer Einzelzapfen, *IEZ* langer Einzelzapfen, *St* Stäbchen.

den übrigen Abschnitten treten dagegen keinerlei erkennbare geordnete Zapfenarrangements auf (Abb. 41D, 42). Ebenso zeigen auch lange und kurze Einzelzapfen kaum eine regelmäßige Verteilung, sondern treten sporadisch, die langen Einzelzapfen häufiger als die kurzen, selbst im Bereich der geordneten Doppelzapfenmuster relativ willkürlich zwischen den Doppelzapfenreihen auf (Abb. 41C). Damit einhergehend ist eine relativ unregelmäßige Verteilung der Zapfenverhältnisse zu beobachten, die zwischen den einzelnen Regionen ausgesprochen große Unterschiede aufweisen. So treten in Bereichen niedriger Dichte Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnisse von beispielsweise 2:1 (zentral, ventral) oder 3:1 (dorso-nasal) auf, in Regionen mit höheren Zapfendichten dagegen Verhältnisse von 7:1 bis 14:1 (ventral). Die höchsten Doppelzapfendichten finden sich mit Werten zwischen 13900 und 25400 Doppelzapfen/mm² ventral peripher. Alle übrigen Bereiche zeigen dagegen mit

Abb. 42: Schematisierte Kombination aus Dichte- und Musterkarte zur Verdeutlichung regionaler Unterschiede in der Retina von *D. pusillus*. Die Zahlen geben die ermittelten Dichtewerte in Doppelzapfen/mm² an. *D* dorsal, *dC* Doppelzapfen, *N* nasal, *sC* Einzelzapfen, *T* temporal, *V* ventral. Weitere Symbole siehe Abb. 13.



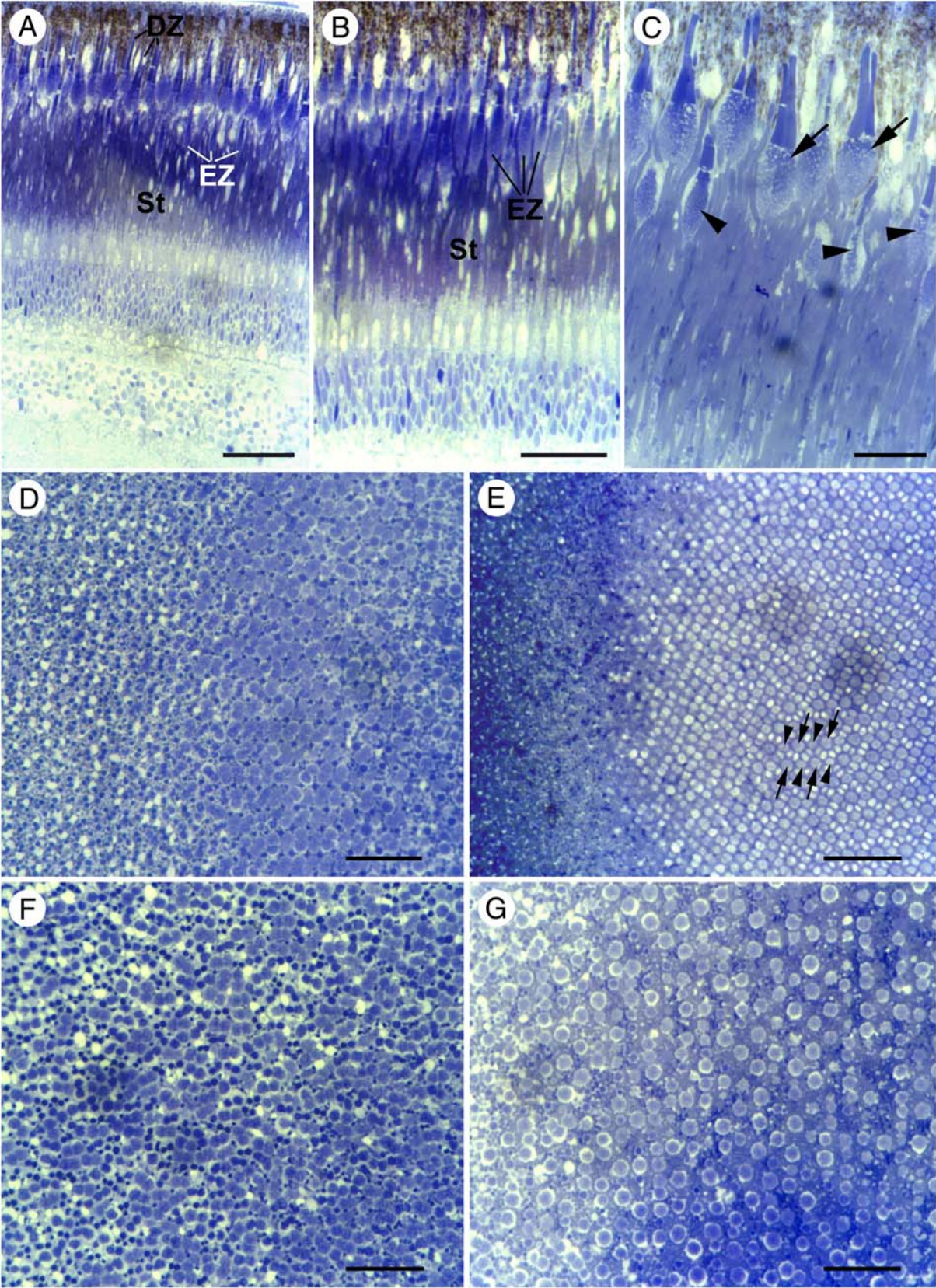
Werten zwischen 7500 und 8500 Doppelzapfen/mm² kaum Dichteunterschiede. Ein lokales Minimum lässt sich zentral dorsal mit 5700 Doppelzapfen/mm² erkennen (Abb. 42). Aufgrund der unregelmäßigen Einzelzapfenverteilung wurde darauf verzichtet bei den Dichteangaben zusätzlich zwischen langen und kurzen Einzelzapfen zu unterscheiden, da solche Unregelmäßigkeiten eine nicht abschätzbare Fehlerquelle darstellen.

Exocoetidae

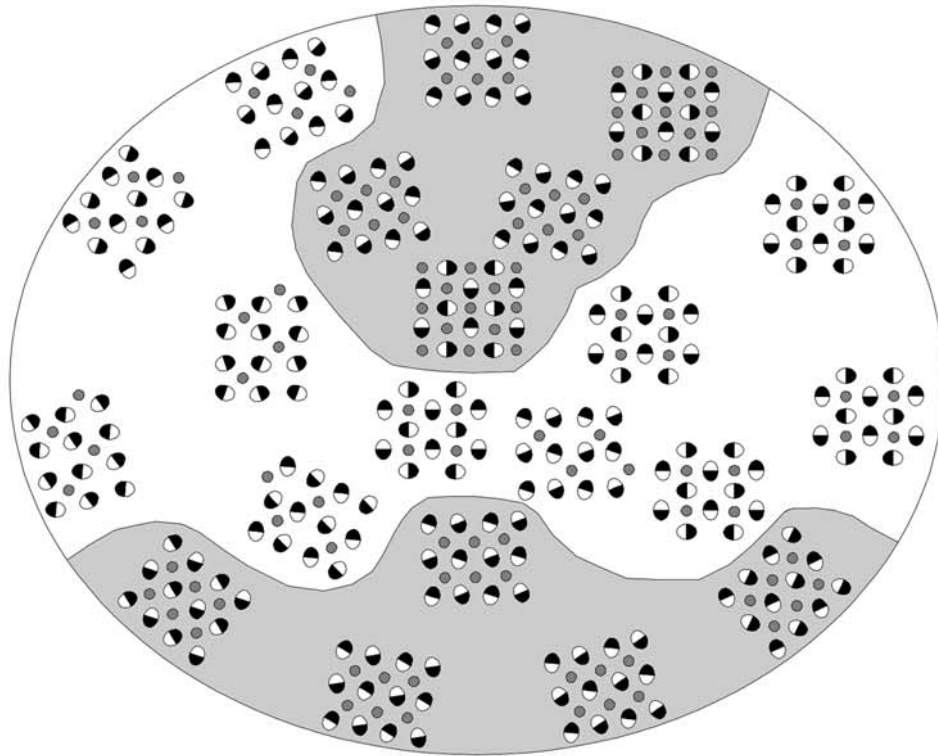
Parexocoetus mento besitzt als Photorezeptoren neben Stäbchen gleiche und ungleiche Doppelzapfen sowie Einzelzapfen (Abb. 43A-G). Bezüglich der genaueren Klassifizierung der Einzelzapfen ergeben sich hier ähnliche Probleme, wie bei *H. affinis*. So erinnern in nahezu allen Retinaregionen die radial getroffenen Einzelzapfen überwiegend an lange Einzelzapfen (Abb. 43A-C). Allerdings treten in der peripheren dorsalen und temporalen Retina Bereiche auf, die in Tangentialschnitten zwei verschiedene Zapfentypen erkennen lassen, die, regelmäßig aufeinander folgend, unterschiedliche Ellipsoiddurchmesser aufweisen. Da dieser Befund auch auf Ebene der äußeren Körnerschicht zu beobachten ist,

Abb. 43: Morphologie und regionale Unterschiede der Retina von *P. mento*. **A**, Radialschnitt durch die zentrale nasale Retina; **B**, Radialschnitt durch die periphere dorsale äußere Retina; **C**, Radialschnitt durch die Photorezeptorschicht des zentralen nasalen Retinabereiches. Beachte die ungleichen Doppelzapfen (*Pfeile*) und die an lange Einzelzapfen erinnernden Einzelzapfentypen (*Pfeilspitzen*); **D**, **E**, Tangentialschnitt durch die periphere dorsale Retinaregion im Übergangsbereich von Außenglied zu Ellipsoid der Doppelzapfen (**D**) und im Bereich der äußeren Körnerschicht (**E**). Beachte die beiden unterschiedlichen Einzelzapfentypen (*Pfeile* und *Pfeilspitzen*) in **E**; **F**, **G**, Tangentialschnitt durch die periphere temporale Region auf Ellipsoidebene der Doppelzapfen (**F**) und der vitreal stehenden Einzelzapfen (**G**). Balken: A 50µm; B,D-G 40µm; C 20µm. *DZ* Doppelzapfen, *EZ* Einzelzapfen, *St* Stäbchen. ►

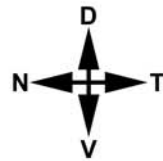
Abb. 44: Schematisierte Dichte- und Musterkarte zur Verdeutlichung regionaler Unterschiede in der Retina von *P. mento*. **A**, Verteilung der unterschiedlichen Zapfenmuster innerhalb der Retina. Grau unterlegt: Regionen mit einem Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis von 1:1; **B**, Verteilung der unterschiedlichen Zapfendichten in Doppelzapfen/mm². Erläuterung und Abkürzungen siehe Abb. 33B, weitere Symbole siehe Abb. 13. ►►



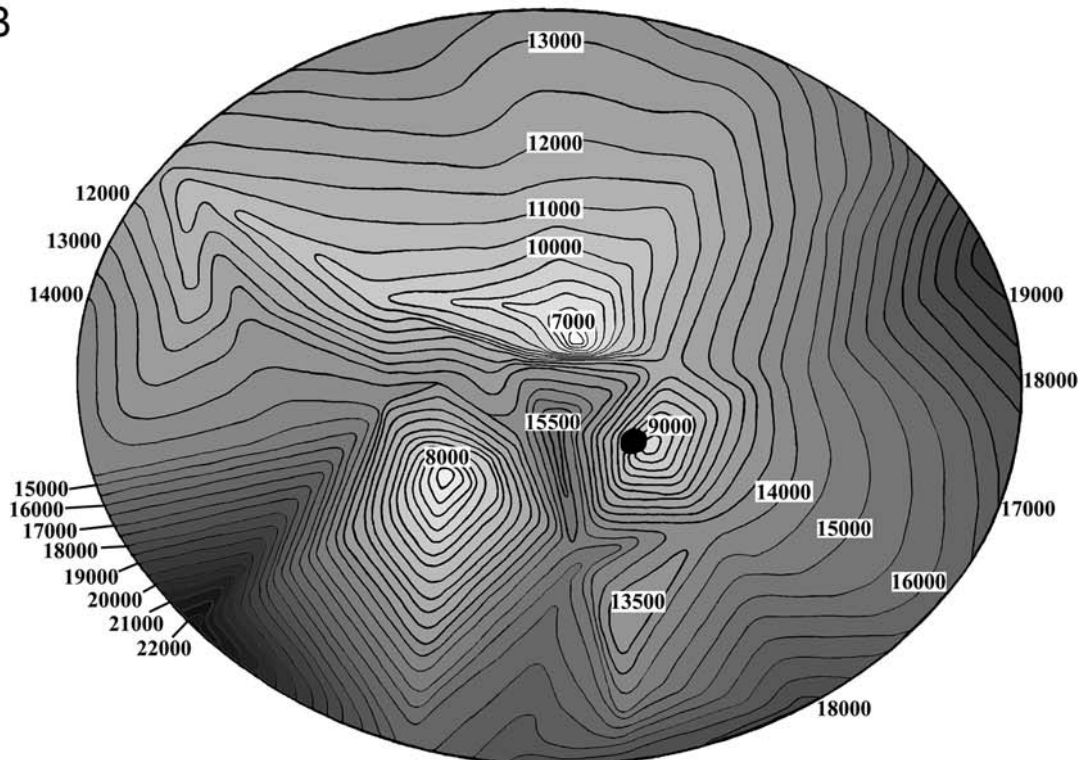
A



nicht mit Sicherheit
• identifizierbarer
Einzelzapfentyp



B



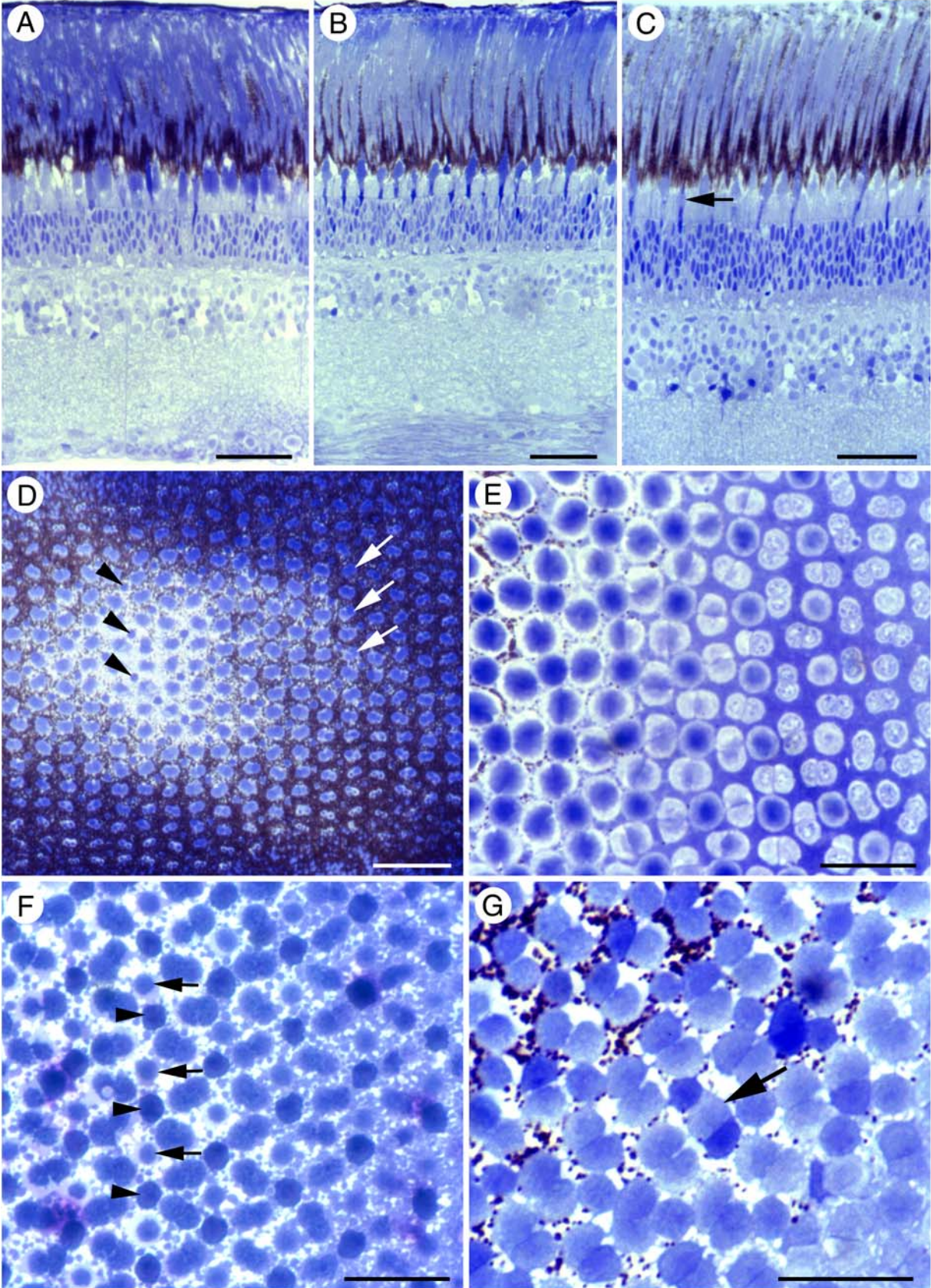
kann ausgeschlossen werden, dass es sich hierbei „nur“ um vertikal versetzt angeordnete Einzelzapfen handelt (Abb. 43E). Ob *P. mento* nun lange *und* kurze Einzelzapfen aufweist oder nur etwas in ihrem Aussehen variierende lange Einzelzapfen, kann anhand der vorliegenden Ergebnisse nicht mit Sicherheit geklärt werden.

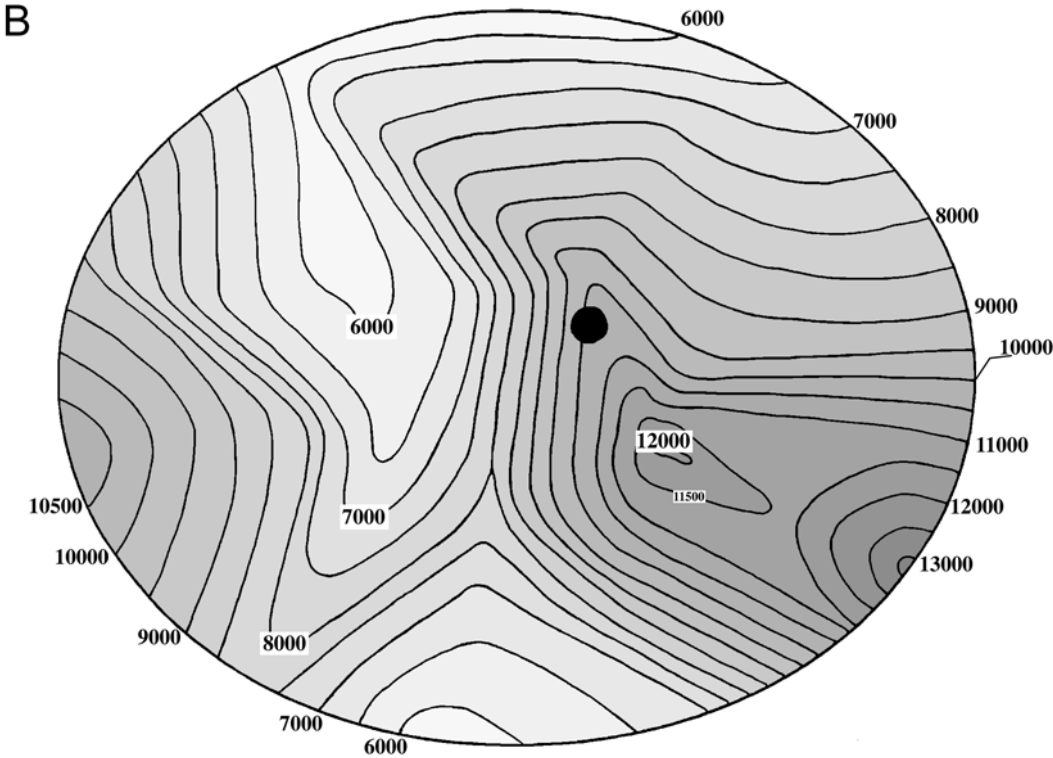
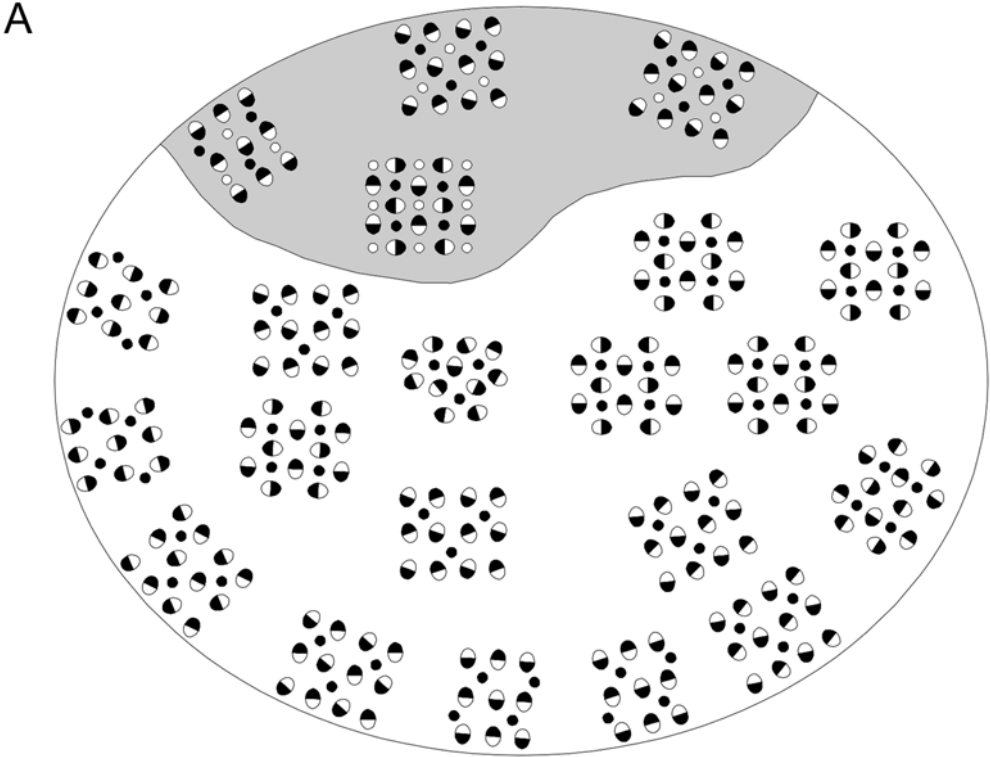
Mit Ausnahme der temporalen Region und des Fundus, wo überwiegend ein Viereckmuster vorherrscht, dominiert in der Retina ein verdrehtes Reihemuster. Auffallend sind die beiden Bereiche dorsal und ventral, die ein Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis von 1:1 aufweisen und durch eine horizontal verlaufende, bandartige, sich dorso-nasal und dorso-temporal stark verbreiternde Zone mit einem 2:1 Verhältnis getrennt werden (Abb. 44A).

Die Retina von *P. mento* zeigt generell sehr hohe Doppelzapfendichten. In einer bandartigen Zone mit ausnahmslos hohen Dichtewerten, die sich von ventro-nasal über ventral nach temporal erstreckt und mehr oder weniger drei lokale Dichtemaxima ventro-nasal peripher (22000 Doppelzapfen/mm²), ventral bis ventro-temporal (18000 Doppelzapfen/mm²) und temporal (19000 Doppelzapfen/mm²) besitzt, tritt auch im Fundus ein punktförmiges Maximum von 15500 Doppelzapfen/mm² auf. Zusätzlich weist auch die periphere dorsale Retina mit etwa 13000 Doppelzapfen/mm² noch eine relativ hohe Dichte auf. Die niedrigsten Werte finden sich mit 7000-9000 Doppelzapfen/mm², das zentrale Maximum umgebend, im Fundusbereich (Abb. 44B).

Abb. 45: Morphologie und regionale Unterschiede der Retina von *A. boyeri*. **A**, Radialschnitt durch die periphere nasale Retina; **B**, Radialschnitt im Bereich der zentralen nasalen Retina; **C**, Radialschnitt durch die periphere dorso-temporale Retinaregion. Beachte den kurzen Einzelzapfen (*Pfeil*); **D**, Tangentialschnitt durch den peripheren ventralen Retinabereich. Doppelzapfen (*Pfeile*) und lange Einzelzapfen (*Pfeilspitzen*) bilden ein reines Reihemuster; **E**, Viereckmuster im Übergangsbereich von Ellipsoid zu Myoid in der zentralen dorsalen Retina; **F**, Tangential getroffene Zapfenellipsoide der dorsalen Region, die ein verdrehtes Reihemuster bilden. Beachte die regelmäßig alternierenden langen (*Pfeile*) und kurzen (*Pfeilspitzen*) Einzelzapfen; **G**, Tangentialschnitt durch die periphere nasale Region. Beachte den linearen Dreifachzapfen (*Pfeil*). Balken: A-D 40µm; E-G 20µm. ►

Abb. 46: Schematisierte Dichte- und Musterkarte zur Verdeutlichung regionaler Unterschiede in der Retina von *A. boyeri*. **A**, Verteilung der unterschiedlichen Zapfenmuster innerhalb der Retina. Grau unterlegt: Region mit einem Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis von 1:1; **B**, Verteilung der unterschiedlichen Zapfendichten in Doppelzapfen/mm². Erläuterung und Abkürzungen siehe Abb. 33B, weitere Symbole siehe Abb. 13. ►►





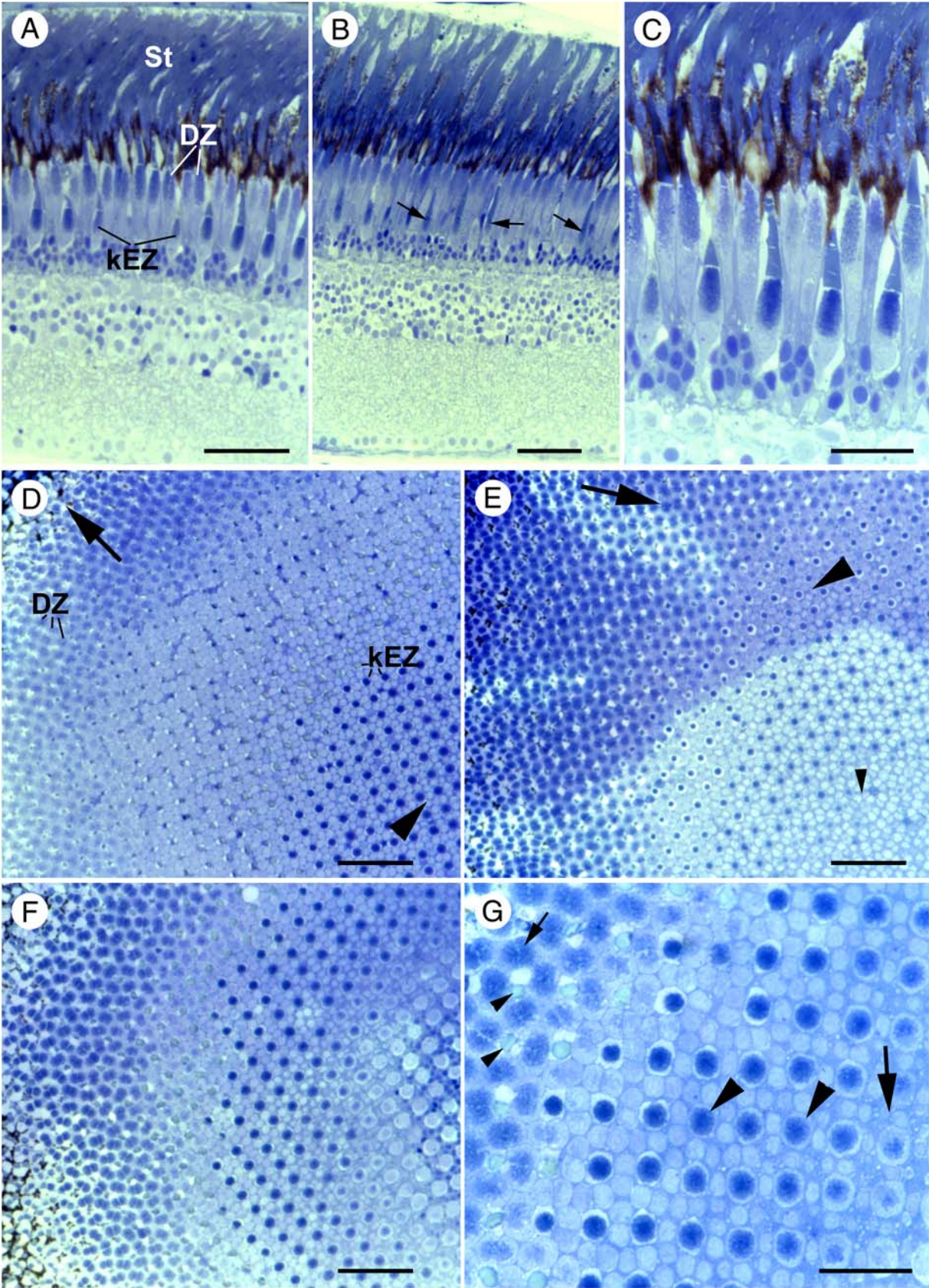
4.2.3.2 Atherinoidei

Atherinidae

In der Retina von *Atherina boyeri* treten insgesamt sieben verschiedene Photorezeptortypen auf: Stäbchen, gleiche und ungleiche Doppelzapfen, lange und kurze Einzelzapfen sowie lineare und trianguläre Dreifachzapfen (Abb. 27E, 45A-G). Während sich die Muster in allen Retinaregionen überwiegend aus Doppelzapfen und langen Einzelzapfen zusammensetzen, finden sich kurze Einzelzapfen als regelmäßiger Musterbestandteil lediglich in der Peripherie der dorsalen Retina (Abb. 45F). Damit einhergehend ist ein Doppelzapfen/ Einzelzapfenverhältnis von 1:1 in diesem Bereich zu beobachten, im Gegensatz zu einem 2:1 Verhältnis in der übrigen Retina (Abb. 46B). In den anderen Regionen treten kurze Einzelzapfen lediglich sporadisch auf (Abb. 45C). Die langen Einzelzapfen sind im Gegensatz zu den kurzen Einzelzapfen bei *A. boyeri* relativ schlank und in der Regel gegenüber den Doppelzapfen leicht verkürzt. Dreifachzapfen kommen bei dieser Art relativ selten vor. Eine Beschränkung auf eine bestimmten Region ist hierbei nicht zu erkennen.

In der peripheren dorsalen, nasalen und ventralen Netzhaut herrschen überwiegend reine bis verdrehte Reihenmuster vor (Abb. 45D,F,G, 46A). Temporal jedoch sowie im Fundusbereich dominieren Viereckmuster (Abb. 14F, 45E). Nasal, in Fundusnähe ist zusätzlich ein pentagonales Muster zu beobachten (Abb. 15B, 46A).

Abb. 47: Morphologie und regionale Unterschiede der Retina von *T. ladigesii*. **A**, Radialschnitt durch die periphere dorsale Retina; **B**, Radialschnitt durch den peripheren temporalen Bereich der Retina. Beachte die in dieser Region extrem kleinen kurzen Einzelzapfen (*Pfeile*); **C**, Detailansicht eines Ausschnittes aus **A**; **D**, Tangentialschnitt, der sich vom Außengliedbereich (*Pfeil*) bis in den Myoidbereich (*Pfeilspitze*) der peripheren temporalen Retina erstreckt; **E**, Tangentialschnitt in der peripheren ventralen Retinaregion. Im skleralen Ellipsoidbereich der Doppelzapfen ist ein reines bis verdrehtes Reihenmuster zu erkennen (*Pfeil*). Erst auf Höhe der Ellipsoide der kurzen Einzelzapfen bildet sich das Viereckmuster aus (*große Pfeilspitze*), das auch im Kernbereich (*kleine Pfeilspitze*) vorherrscht; **F**, Tangentialschnitt durch die periphere dorsale Retina; **G**, Detailansicht des Übergangsbereiches von Doppelzapfenellipsoid- (*kleiner Pfeil*) zur Kernregion (*großer Pfeil*) aus **F**. Zwischen den Doppelzapfen lassen sich die Außenglieder (*kleine Pfeilspitzen*) und vitrealer die Ellipsoide (*große Pfeilspitzen*) der kurzen Einzelzapfen erkennen. Balken: A,B,D-F 40µm; C,G 20µm. DZ Doppelzapfen, kEZ kurze Einzelzapfen, St Stäbchen.



Die größten Doppelzapfendichten finden sich als lokale, eher punktförmige Maxima nasal (10500 Doppelzapfen/mm²) und ventro-temporal (12000-13000 Doppelzapfen/mm²) (Abb. 46B). Parallel dazu lässt sich in diesen Regionen eine leichte Dickenzunahme der inneren plexiformen Schicht auf 18.5%–23.5% (in Bezug auf die Retinagesamtdicke) beobachten, im Gegensatz zu Bereichen niedrigerer Dichten, die Werte zwischen 16% und 19% aufweisen. Die geringsten Dichtewerte ergeben sich mit 6000 Doppelzapfen/mm² ventral sowie dorso-nasal (Abb. 46B).

Bei *Telmatherina ladigesi* können neben den Stäbchen sechs morphologisch verschiedene Zapfentypen differenziert werden: gleiche Doppelzapfen, ungleiche Doppelzapfen (selten), lange und kurze Einzelzapfen, sowie trianguläre und lineare Dreifachzapfen (Abb. 16A, 19, 27D, 47A-G). Als feste Musterelemente in allen Regionen treten Doppelzapfen und kurze Einzelzapfen auf. Das regelmäßige Vorkommen von langen Einzelzapfen beschränkt sich dagegen auf ein schmales, vertikal verlaufendes Band in der peripheren nasalen Retina. In

Tabelle 5: Photorezeptorgrößen ausgewählter Regionen bei *T. ladigesi*.

DZ Doppelzapfen, **kEZ** kurzer Einzelzapfen, **md** Durchmesser in μm (Mittelwert) (gemessen in der Ellipsoidmitte bei Zapfen und in der Mitte des Außengliedes bei Stäbchen, **ml** durchschnittliche Länge (gemessen von der vitrealsten Stelle der Kernmembran bis zum skleralsten Punkt des Außengliedes), **n** Anzahl der gemessenen Zapfen, **s** Standardabweichung, **St** Stäbchen.

¹ die Stäbchenschicht wurde ungefähr von der vitrealsten Stelle der Kernmembran bis zum skleralsten Punkt des Außengliedes bestimmt

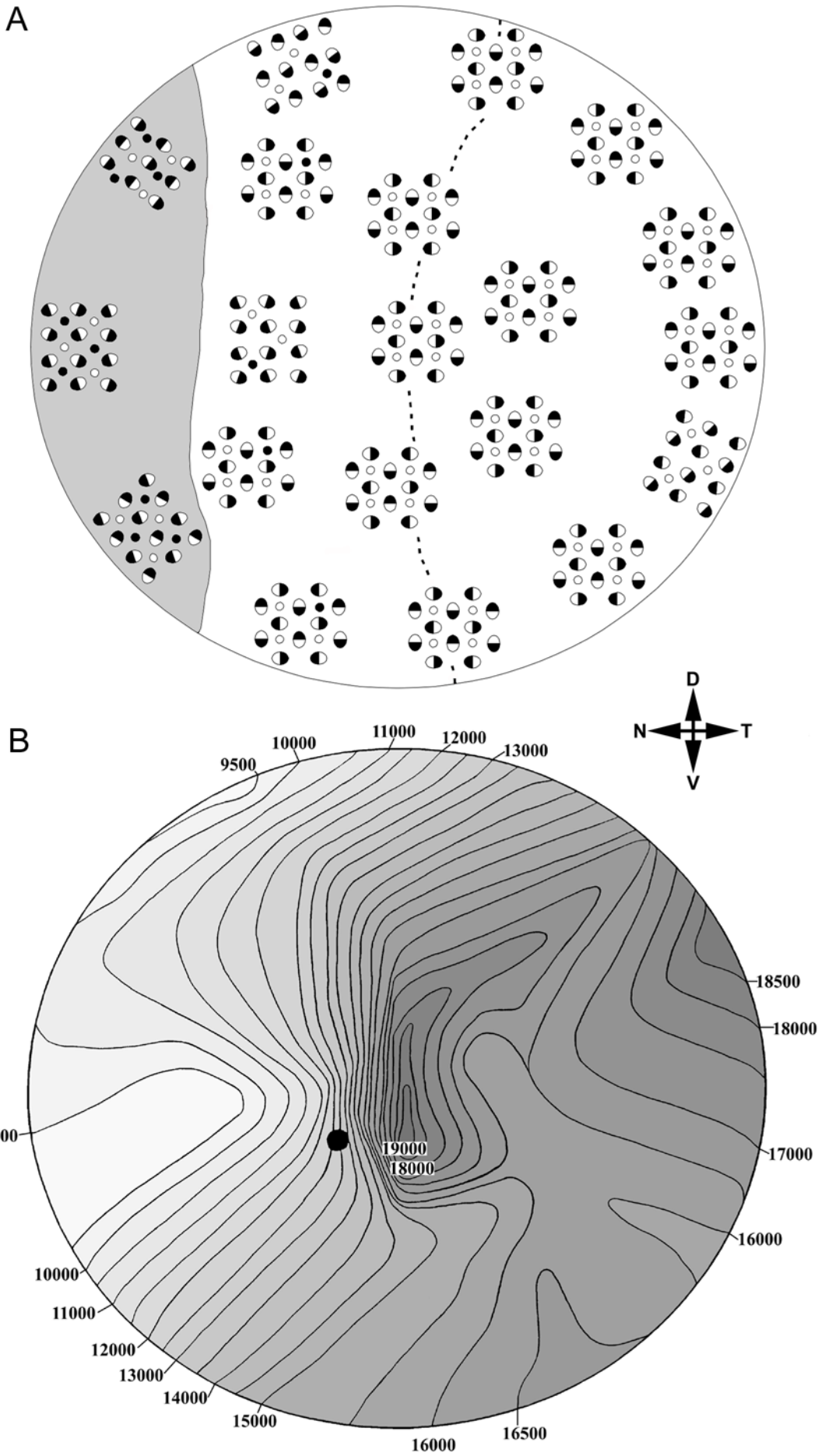
	dorsal						ventro-temporal					
	peripher			zentral			peripher			zentral		
	DZ	kEZ	St	DZ	kEZ	St	DZ	kEZ	St	DZ	kEZ	St
n	40	40	20	40	40	20	40	40	20	40	40	20
md	10.7	7.4	2.4	9.1	8.2	2.6	8.7	5.8	2.6	9.1	6.9	2.6
s	1.1	0.6	0.3	1.1	0.9	0.2	0.5	0.3	0.3	0.8	0.5	0.2
n	16	16	-	20	20	-	8	9	-	13	11	-
ml	50.9	36.4	115-120 ¹	50.5	33.0	130-140 ¹	59.2	31.9	116-135 ¹	60.5	30.4	139 ¹
s	5.9	3.6	-	3.5	2.2	-	3.5	4.4	-	4.7	1.4	-

diesem Bereich sind, regelmäßig alternierend, sowohl lange als auch kurze Einzelzapfen anzutreffen, die hier zusammen mit den Doppelzapfen ein reines bis verdrehtes Reihemuster bilden. Das Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis beträgt hierbei 1:1. Dazwischen liegt eine bis etwas über die Augenmitte reichende, ebenfalls vertikal verlaufende, relativ breite Übergangszone, in der lange Einzelzapfen sporadisch *anstelle* von kurzen Einzelzapfen auftreten (Abb. 48A). Weiter temporad kommen dann ausschließlich nur mehr kurze Einzelzapfen vor. Somit lässt sich auch das in der restlichen Retina auftretende Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis von 2:1 erklären. Neben sporadisch in der peripheren nasalen Retina auftretenden Dreifachzapfen, lässt sich dieser Mehrfachzapfentyp vermehrt im peripheren ventralen Bereich beobachten.

Während die langen Einzelzapfen in etwa die gleiche Länge besitzen wie die Doppelzapfen, erscheinen die kurzen Einzelzapfen außergewöhnlich klein und erreichen, die oft relativ langen Außenglieder mit eingerechnet, bisweilen nur 50% der Länge von Doppelzapfen (Abb. 47B). Generell kann man die Tendenz beobachten, dass die dorsal gelegenen Zapfen geringfügig größere Durchmesser aufweisen als die ventro-temporalen, bei allerdings bisweilen etwas geringeren Längen. Die Mächtigkeit der Stäbchenschicht weist in allen untersuchten Regionen in etwa denselben Wert auf. Dabei bleibt der Durchmesser der Stäbchen über die gesamten Bereiche bemerkenswert konstant. Die genauen Größenverhältnisse von Stäbchen und Zapfen ausgewählter Regionen können Tabelle 5 entnommen werden.

Mit Ausnahme des bereits erwähnten nasalen Bandes dominieren in den meisten Bereichen der Retina von *T. ladigesi* Viereckmuster. Dabei ist zu beachten, dass die skleralen Abschnitte der Doppelzapfenellipsoide oft ein reines bis verdrehtes Reihemuster aufweisen. Erst auf Ellipsoidebene der kurzen Einzelzapfen zeigt sich das eigentliche Viereckmuster, welches auch im Bereich der äußeren Körnerschicht zu beobachten ist (Abb. 47E) und sich zum Teil

Abb. 48: Schematisierte Dichte- und Musterkarte zur Verdeutlichung regionaler Unterschiede in der Retina von *T. ladigesi*. **A**, Verteilung der unterschiedlichen Zapfenmuster innerhalb der Retina. Grau unterlegt: Region mit einem Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis von 1:1. Die gestrichelte Linie markiert die Verbreitungsgrenze der kurzen Einzelzapfen. Temporal von ihr können keine kurzen Einzelzapfen mehr beobachtet werden; **B**, Verteilung der unterschiedlichen Zapfendichten in Doppelzapfen/mm². Erläuterung und Abkürzungen siehe Abb. 33B, weitere Symbole siehe Abb. 13.



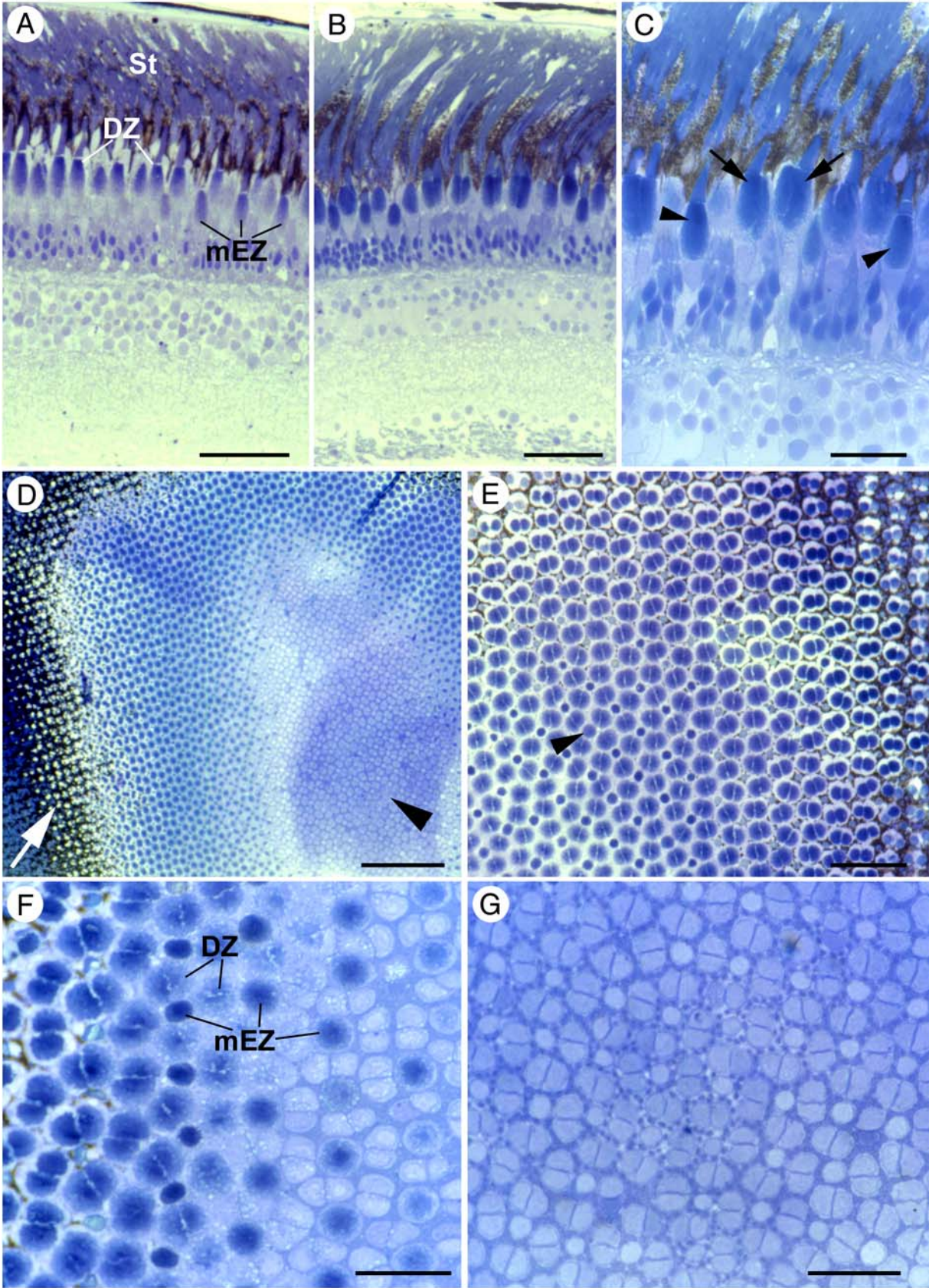
bis in die äußere plexiforme Schicht verfolgen lässt (Abb. 16D).

Auch bei der Dichteverteilung setzt sich die, sich bereits bei Muster und Einzelzapfen andeutende, vertikal gerichtete naso-temporal verlaufende Regionierung fort. So steigt die Doppelzapfendichte sukzessive nach temporal an, wobei sich hier drei lokale Maxima zentral (19000 Doppelzapfen/mm²), ventro-temporal (16500 Doppelzapfen/mm²) sowie dorso-temporal (18500 Doppelzapfen/mm²) beobachten lassen. Die geringsten Dichtewerte treten mit 9500 Doppelzapfen/mm² im dorso-nasalen bis nasalen Bereich auf (Abb. 48B).

Melanotaeniidae

Ohne Schwierigkeiten lassen sich innerhalb der Retina von *M. maccullochi* gleiche und ungleiche Doppelzapfen (selten), lineare und trianguläre Dreifachzapfen sowie Einzelzapfen identifizieren (Abb. 49A-G). Eine genauere Klassifizierung der Einzelzapfen mit morphometrischen Methoden scheitert jedoch an der großen Längendiversität dieses Zapfentyps bei *M. maccullochi* (Tab. 6). So erscheinen die Einzelzapfen auf den ersten Blick wie kurze Einzelzapfen (Abb. 49A-C), weisen jedoch im Verhältnis zu diesen (gerechnet in prozentualen Anteil an der Doppelzapfenlänge) eine größere Länge auf. Verglichen mit langen Einzelzapfen sind sie jedoch deutlich kürzer, auch wenn man die bisweilen leichte Verkürzung der langen Einzelzapfen gegenüber den Doppelzapfen mit einbezieht. Unter Berücksichtigung dieser Befunde erscheint es sinnvoll die Einzelzapfen von *M. maccullochi* morphologisch als mittlere Einzelzapfen zu bezeichnen. Doppelzapfen und mittlere

Abb. 49: Morphologie und regionale Unterschiede der Retina von *M. maccullochi*. **A**, Radialschnitt durch die periphere temporale Retina; **B**, Radialschnitt im Bereich der zentralen dorsalen Retina; **C**, Radialschnitt durch die zentrale äußere Retina mit mittleren Einzelzapfen (*Pfeilspitzen*) und ungleichen Doppelzapfen (*Pfeile*); **D**, Überblick der tangential getroffenen peripheren ventralen Retina vom Außengliedbereich der Doppelzapfen (*Pfeil*) bis zur Myoidregion (*Pfeilspitze*); **E**, Tangentialschnitt durch die zentrale nasale Retina. Beachte den leicht skleraler positionierten Einzelzapfen, der ein scheinbar unterschiedliches morphologisches Erscheinungsbild aufweist (*Pfeil*); **F**, Tangentialschnitt im Übergangsbereich der zentralen ventralen Region von Ellipsoid zu Myoid; **G**, Detailansicht der Zapfenmyoide aus **D** die hier ein Viereckmuster bilden. Balken; A,B,E 40µm; C,F,G 20µm; D 80µm. *DZ* Doppelzapfen, *mEZ* mittlerer Einzelzapfen, *St* Stäbchen.



Einzelzapfen bilden in allen Retinaregionen die Hauptelemente der Zapfenmuster, wobei sich hier ein Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis von 2:1 beobachten lässt. Lediglich in einem sehr kleinen Bereich der nasalen Retina, die hier mit 1:1 ein gegenüber der übrigen Retina abweichendes Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis aufweist, tritt, streckenweise bisweilen regelmäßig alternierend, ein scheinbar auf Ellipsoidebene morphologisch leicht abweichender Einzelzapfentyp auf (Abb. 49E). Da dieser Befund allerdings weder durch Radialschnitte, noch durch Tangentialschnitte auf Kernebene bestätigt werden kann, muss davon ausgegangen werden, dass es sich hierbei um denselben, vertikal leicht versetzt angeordneten Zapfentyp handelt. Ein vergleichender Blick auf die Photorezeptorgrößen zeigt, dass bei *M. maccullochi* die dorsalen Zapfen durchschnittlich höhere Durchmesser aufweisen als die ventro-temporalen sowie tendenziell in der Peripherie kleiner erscheinen als zentral. Die Mächtigkeit der Stäbchenschicht liegt im dorsalen Bereich deutlich höher als ventro-temporal, wobei sich der Stäbchendurchmesser selbst in allen untersuchten Regionen als mehr oder weniger konstant erweist. Die genauen Größenverhältnisse von Stäbchen und Zapfen

Tabelle 6: Photorezeptorgrößen ausgewählter Regionen bei *M. maccullochi*.

DZ Doppelzapfen, **md** durchschnittlicher Durchmesser in μm (gemessen in der Ellipsoidmitte bei Zapfen und in der Mitte des Außengliedes bei Stäbchen), **mEZ** mittlerer Einzelzapfen, **ml** durchschnittliche Länge (gemessen von der vitrealsten Stelle der Kernmembran bis zum skleralsten Punkt des Außengliedes), **n** Anzahl der gemessenen Zapfen, **s** Standardabweichung, **St** Stäbchen.

¹ die Stäbchenschicht wurde ungefähr von der vitrealsten Stelle der Kernmembran bis zum skleralsten Punkt des Außengliedes bestimmt

	dorsal						ventro-temporal					
	peripher			zentral			peripher			zentral		
	DZ	mEZ	St	DZ	mEZ	St	DZ	mEZ	St	DZ	mEZ	St
n	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	20
md	13.8	9.5	2.6	15.9	9.3	2.3	11.8	6.5	2.2	10.4	7.8	2.6
s	1.0	0.8	0.3	1.3	1.1	0.2	0.6	0.6	0.4	0.6	0.7	0.3
n	25	11	-	12	9	-	12	5	-	9	9	-
ml	34.0	27.2	100-104 ¹	38.6	28.3	114-121 ¹	31.7	24.9	73-76 ¹	40.6	32.3	109 ¹
s	1.5	2.1	-	2.8	3.9	-	4.3	4.3	-	1.3	4.3	-

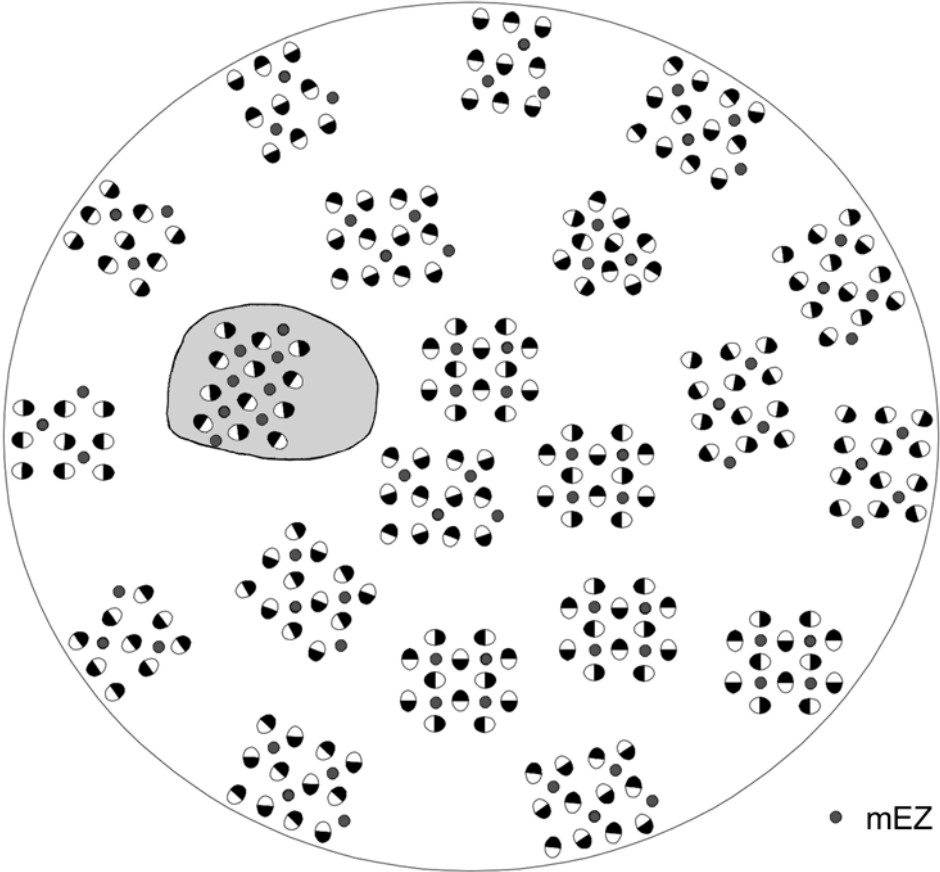
ausgewählter Regionen sind aus Tabelle 6 zu entnehmen.

In der Peripherie und nasal zentral dominieren reine bis verdrehte Reihenmuster (Abb. 14E, 49E). Ventro-temporal dagegen sowie in weiten Bereichen des Fundus tritt in der Regel ein Viereckmuster auf (Abb. 15E,F, 49D,F,G). In der zentralen dorso-temporalen Region ist zusätzlich ein in Ansätzen pentagonales Muster zu beobachten (Abb. 50A). Betrachtet man die Dichteverteilung, so fällt auf, dass, ausgehend von sehr niedrigen Werten in der nasalen und dorsalen Retina (4000-6000 Doppelzapfen/mm²) die Doppelzapfendichte sukzessive nach ventro-temporal ansteigt und hier, im zentralen ventro-temporalen Bereich, mit 12500 Doppelzapfen/mm² ein mehr oder weniger punktförmiges Maximum bildet (Abb. 50B).

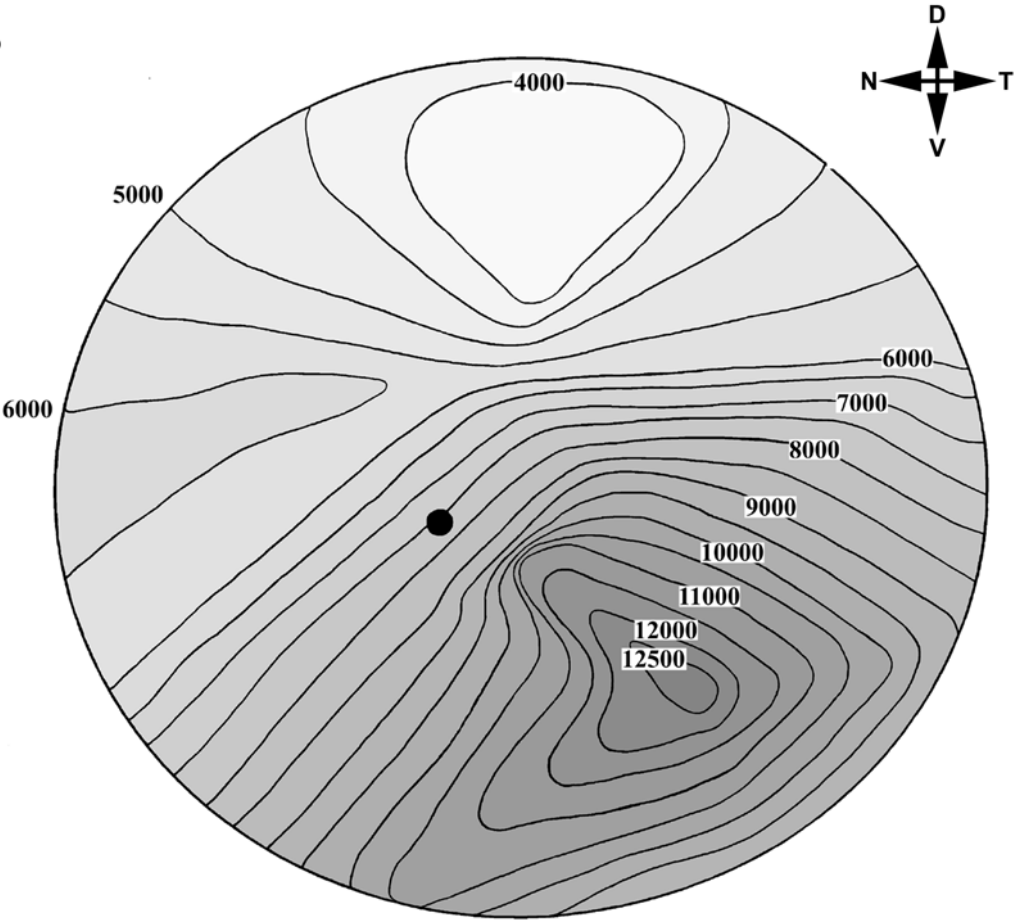
Über die andere untersuchte Art *Glossolepis incisus* können wegen ihres dunkeladaptierten Zustandes und aufgrund fehlerhaften Kunstharzes lediglich eingeschränkte Aussagen getroffen werden. So lassen sich mit Sicherheit Stäbchen, gleiche und ungleiche Doppelzapfen, sowie Einzelzapfen identifizieren, die von ihrer Größe her an mittlere Einzelzapfen erinnern. In den untersuchten Regionen ergeben sich keinerlei Hinweise auf zwei verschiedene Einzelzapfentypen. Die Stäbchenschicht weist in der dorsalen Retina eine deutlich größere Mächtigkeit auf als im ventralen Bereich. *G. incisus* besitzt sowohl dorsal als auch ventral ein Viereckmuster, wobei sich in der dorsalen Region ein Doppelzapfen/ Einzelzapfenverhältnis von 1:1, in der ventralen dagegen ein Verhältnis von 2:1 ergibt.

Abb. 50: Schematisierte Dichte- und Musterkarte zur Verdeutlichung regionaler Unterschiede in der Retina von *M. maccullochi*. **A**, Verteilung der unterschiedlichen Zapfenmuster innerhalb der Retina. Grau unterlegt: Region mit einem Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis von 1:1; **B**, Verteilung der unterschiedlichen Zapfendichten in Doppelzapfen/mm². *mEZ* mittlerer Einzelzapfen. Erläuterung und weitere Abkürzungen siehe Abb. 33B, weitere Symbole siehe Abb. 13.

A



B



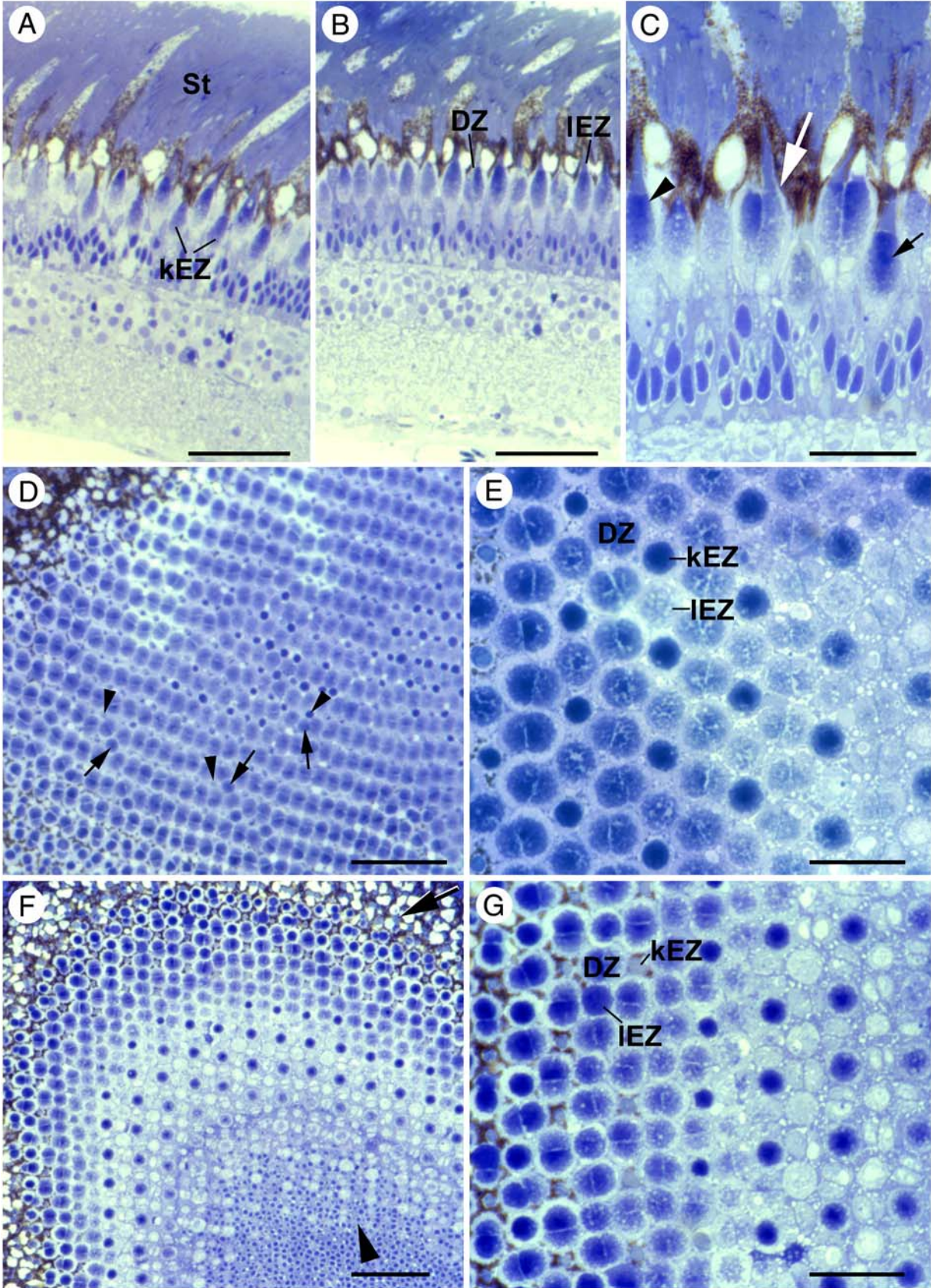
4.2.3.3 Cyprinodontoidei

Oryziatidae

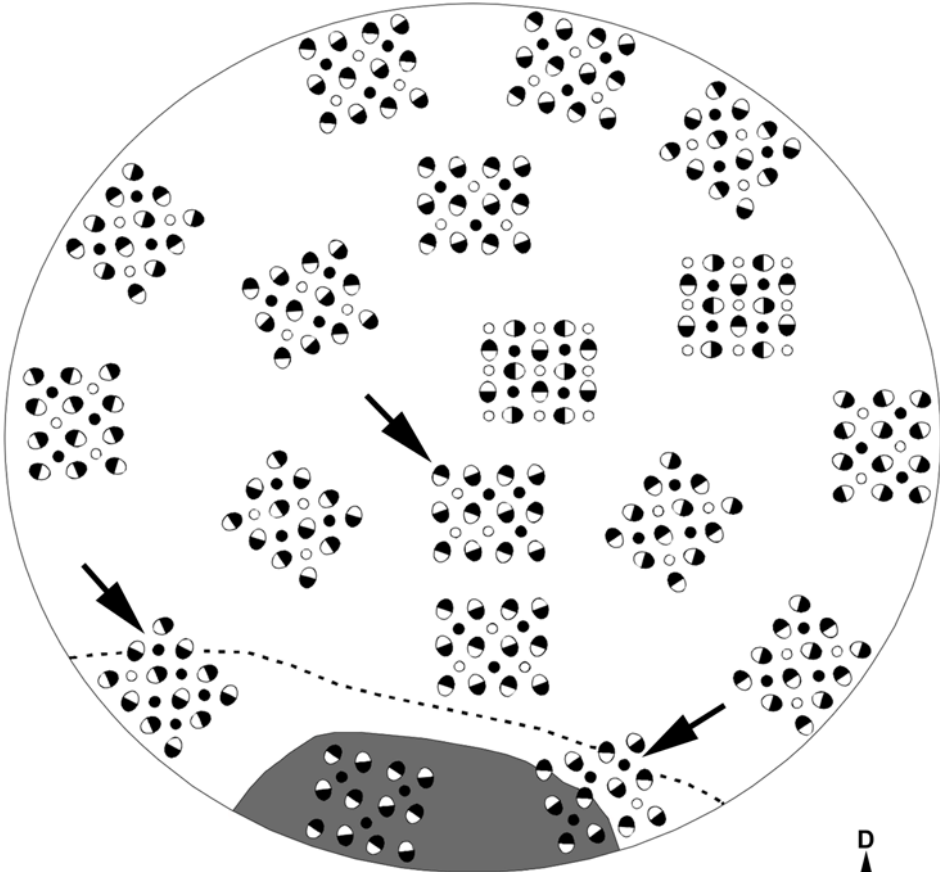
Bei *O. celebenensis* treten neben den Stäbchen fünf morphologisch verschiedene Zapfentypen auf: gleiche und ungleiche Doppelzapfen, lange und kurze Einzelzapfen sowie, allerdings äußerst selten, Dreifachzapfen (Abb. 51A-G). Die Muster setzen sich in der Regel aus Doppelzapfen und regelmäßig alternierenden langen und kurzen Einzelzapfen zusammen. Damit in Verbindung steht ein Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis von 1:1. Eine Ausnahme hierzu stellt ein kleiner Abschnitt der peripheren ventralen Region dar, wo ausschließlich Doppel- und lange Einzelzapfen zu beobachten sind sowie eine etwas zentraler gelegene,

Abb. 51: Morphologie und regionale Unterschiede der Retina von *O. celebenensis*. **A**, Radialschnitt durch die periphere temporale Retina; **B**, Radialschnitt durch den peripheren nasalen Bereich der Retina; **C**, Detailansicht der radial getroffenen äußeren Retina der zentralen temporalen Region mit ungleichen Doppelzapfen (*großer Pfeil*), kurzen (*kleiner Pfeil*) und langen (*Pfeilspitze*) Einzelzapfen; **D**, Tangentialschnitt durch die periphere ventro-nasale Retina mit reinem Reihemuster. Beachte die unregelmäßige Verteilung von langen (*Pfeile*) und kurzen (*Pfeilspitzen*) Einzelzapfen zwischen den Doppelzapfenreihen; **E**, Tangential getroffener Übergangsbereich von Ellipsoid zu Myoid der zentralen dorsalen Retina; **F**, Überblick der tangential getroffenen zentralen temporalen Retinaregion vom Außengliedbereich (*Pfeil*) bis zur äußeren Körnerschicht (*Pfeilspitze*); **G**, Detailansicht des Übergangs von Ellipsoid zu Myoid aus **F**. Balken: A,B,D,F 40µm; C,E,G 20µm. *DZ* Doppelzapfen, *kEZ* kurzer Einzelzapfen, *lEZ* langer Einzelzapfen, *St* Stäbchen. ►

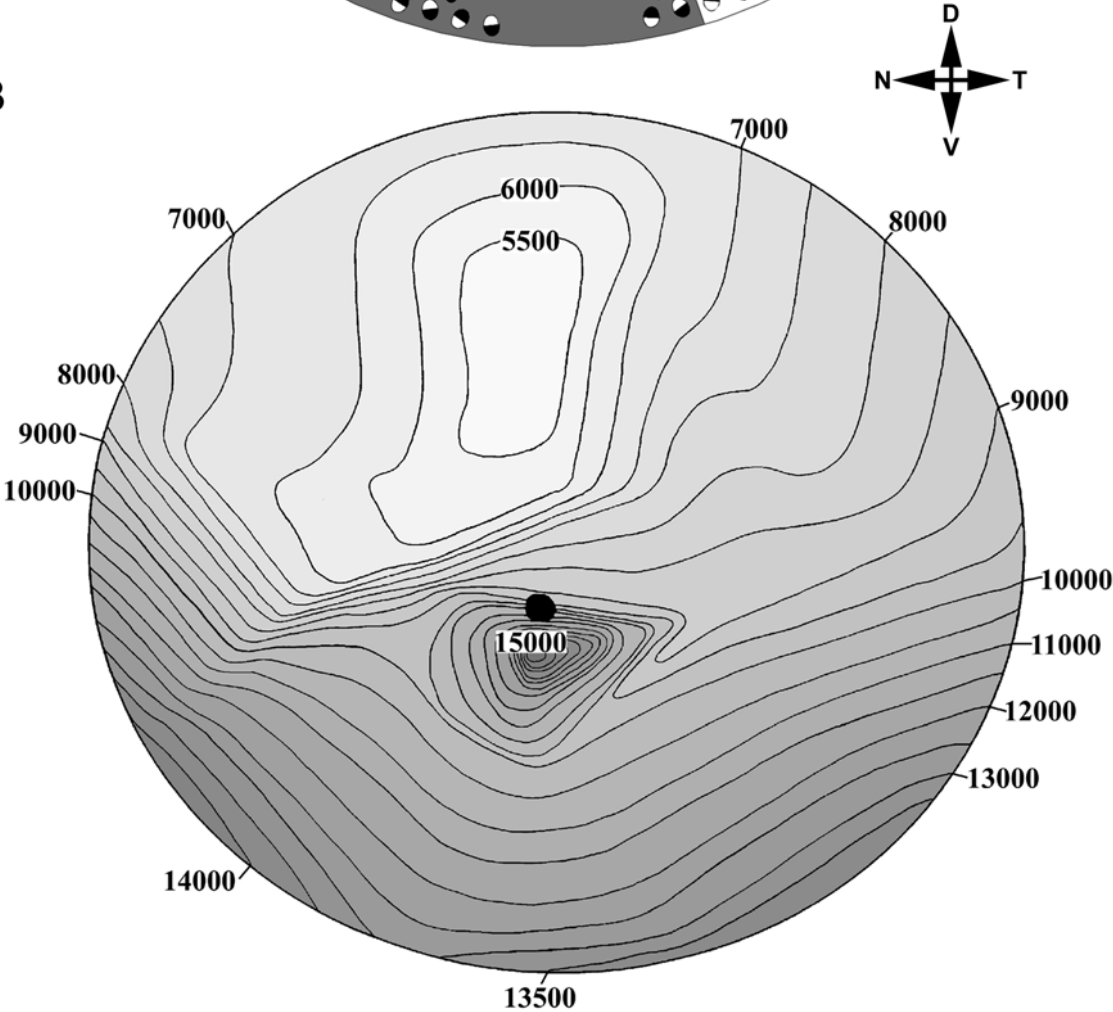
Abb. 52: Schematisierte Dichte- und Musterkarte zur Verdeutlichung regionaler Unterschiede in der Retina von *O. celebenensis*. **A**, Verteilung der unterschiedlichen Zapfenmuster innerhalb der Retina. Dunkelgrau unterlegt: Region mit einem Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis von 2:1(!). Die gestrichelte Linie markiert ungefähr die Verbreitungsgrenze der kurzen Einzelzapfen. Ventral von ihr kommen ausschließlich lange Einzelzapfen vor. Beachte die drei Bereiche (*Pfeile*), in denen lange Einzel- und Doppelzapfen zwar parallel aber unregelmäßig alternierend auftreten; **B**, Verteilung der unterschiedlichen Zapfendichten in Doppelzapfen/mm². Erläuterung und Abkürzungen siehe Abb. 33B, weitere Symbole siehe Abb. 13. ►►



A



B



relativ schmale Übergangszone mit unregelmäßig angeordneten langen und kurzen Einzelzapfen (Abb. 52A). Hier herrscht ein Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis von 2:1, bzw. 1.6:1 im Übergangsbereich. Die langen Einzelzapfen weisen bisweilen eine größere Länge auf als die Doppelzapfen (Abb. 51B, Tab. 7). Darüber hinaus besitzen die Zapfen der dorsalen Retina einen größeren Durchmesser als die des ventro-temporalen Bereiches, wobei innerhalb einer Region die Tendenz zu erkennen ist, dass zentrale Zapfen geringfügig länger erscheinen als periphere. Die Stäbchendurchmesser sind auch bei dieser Art in allen untersuchten Regionen nahezu konstant, die Stäbchenschicht dagegen weist im dorsalen Bereich eine größere Mächtigkeit auf als im ventro-temporalen. Die genauen Größenverhältnisse von Stäbchen und Zapfen ausgewählter Regionen können Tabelle 7 entnommen werden.

Tabelle 7: Photorezeptorgrößen ausgewählter Regionen bei *O. celebenensis*.

DZ Doppelzapfen, **kEZ** kurzer Einzelzapfen, **IEZ** langer Einzelzapfen, **md** Durchmesser in μm (Mittelwert) (gemessen in der Ellipsoidmitte bei Zapfen und in der Mitte des Außengliedes bei Stäbchen, **ml** durchschnittliche Länge (gemessen von der vitrealsten Stelle der Kernmembran bis zum skleralsten Punkt des Außengliedes), **n** Anzahl der gemessenen Zapfen, **s** Standardabweichung, **St** Stäbchen.

¹ die Stäbchenschicht wurde ungefähr von der vitrealsten Stelle der Kernmembran bis zum skleralsten Punkt des Außengliedes bestimmt

	dorsal						ventro-temporal					
	peripher			zentral			peripher			zentral		
	DZ	k/IEZ	St	DZ	k/IEZ	St	DZ	k/IEZ	St	DZ	k/IEZ	St
n	40	20/20	40	40	20/20	40	40	20/20	20	40	20/20	20
md	12.1	10.0/9.4	2.4	14.1	8.5/9.9	2.3	9.0	7.1/6.9	2.5	11.0	7.0/7.8	2.2
s	0.6	0.7/0.6	0.3	0.9	0.7/0.8	0.2	0.8	0.9/0.8	0.2	0.8	0.3/0.8	0.3
n	13	15/7	-	8	11/4	-	4	2/4	-	2	5/2	-
ml	34.4	26.8/31.1	108 ¹	32.8	26.8/35.5	107 ¹	28.9	24.8/31.5	75 ¹	36.7	26.2/31.3	96 ¹
s	2.6	1.9/1.5	-	3.6	2.3/4.3	-	2.3	-1.9	-	-	2.0/-	-

In der Retina von *O. clebenensis* überwiegt ein verdrehtes Reihenmuster (Abb. 51E), mit Ausnahme eines kleinen dorso-temporalen Bereiches, der ein Viereckmuster aufweist (Abb. 51F,G, 52A). Ganz selten lässt sich innerhalb eines verdrehten Reihenmusters stellenweise ein reines Reihenmuster erkennen (Abb. 51D).

Die größten Doppelzapfendichten ergeben sich in der ventralen Retinahälfte. Neben einem zentralen ventralen, punktförmigen Maximum von 15000 Doppelzapfen/mm² treten die größten Dichtewerte hier peripher, nahezu bandartig auf und schwanken zwischen 13000 und 14000 Doppelzapfen/mm². Die niedrigsten Werte finden sich dagegen mit 5500 Doppelzapfen/mm² in der zentralen dorsalen Region (Abb. 52B).

Goodeidae

In der Retina von *Ameca splendens* können insgesamt acht (!) morphologisch verschiedene Photorezeptortypen nachgewiesen werden: Stäbchen, gleiche und ungleiche Doppelzapfen, lange und kurze Einzelzapfen, lineare und trianguläre Dreifachzapfen sowie Vierfachzapfen, von letzteren allerdings nur ein Exemplar (Abb. 27B,F,G, 53A-G). Während die Doppelzapfen in allen Retinaregionen dominieren, treten bei der Verteilung von langen und kurzen Einzelzapfen regionale Unterschiede auf. Im überwiegenden Teil der Retina kommen beide Typen gleichzeitig und mehr oder weniger regelmäßig alternierend vor. Im peripheren ventro-nasalen bis ventralen Bereich können dagegen ausschließlich lange Einzelzapfen identifiziert werden. Dazwischen existiert eine schmale Zone, in der beide Einzelzapfentypen, allerdings unregelmäßig aufeinander folgend, zu beobachten sind (Abb. 54A). Die langen Einzelzapfen können auch bei dieser Art bisweilen leicht kürzer sein als die Doppelzapfen. Dreifachzapfen treten deutlich vermehrt in der peripheren dorsalen sowie in der peripheren ventralen bis ventro-temporalen Retina auf. Hierbei konnten bis zu elf Dreifachzapfen auf engstem Raum identifiziert werden, wobei keiner der beiden Dreifachzapfentypen vorzuherrschen scheint. Der Vierfachzapfen beschränkt sich dagegen auf nur ein sicher nachgewiesenes Exemplar in der peripheren dorsalen Region.

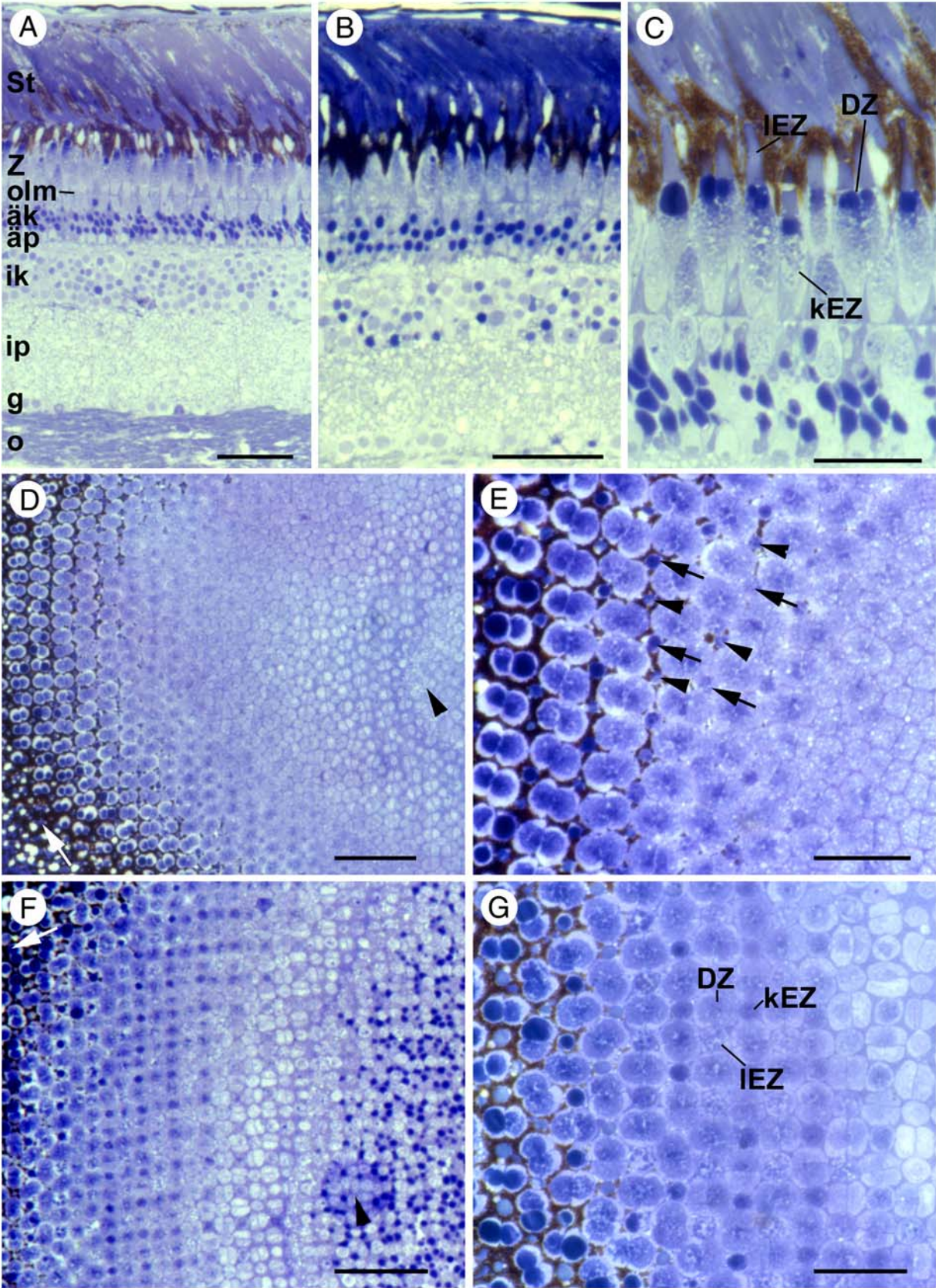
In der nasalen Retina dominiert ein reines Reihenmuster (Abb. 53D,E, 54A), in der gesamten ventralen sowie peripheren temporalen und dorsalen Region dagegen ein verdrehtes Reihenmuster. Viereckmuster treten ausschließlich im Fundusbereich auf (Abb. 53F,G, 54A). Dabei herrscht in der gesamten Retina ein Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis von 1:1.

Bezüglich der Doppelzapfendichte weist die Retina von *A. splendens* keine besonders ausgeprägte Regionierung auf. Generell sind bei dieser Art eher durchschnittlich hohe

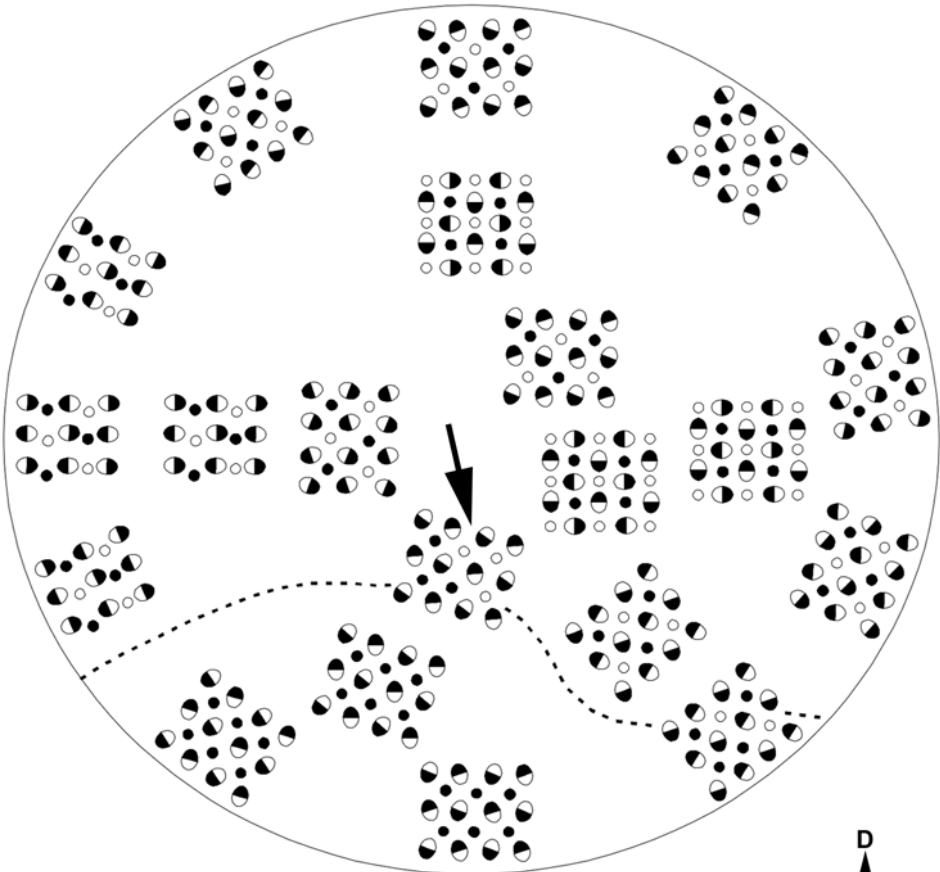
Dichtewerte zu beobachten. Lediglich im temporalen und im nasalen Bereich lassen sich mit 10000 Doppelzapfen/mm², respektive 11500 Doppelzapfen/mm² zwei relativ schwache lokale Dichtemaxima erkennen. Die geringsten Doppelzapfendichten treten mit 6500 Doppelzapfen/mm² dorsal und in der zentralen ventralen Retinaregion auf, wobei zur peripheren ventralen Retina hin die Dichte wiederum leicht ansteigt (Abb. 54B).

Abb. 53: Morphologie und regionale Unterschiede der Retina von *A. splendens*. **A**, Radialschnitt durch die zentrale temporale Retina; **B**, Radialschnitt durch die periphere nasale Retina; **C**, Radialschnitt im Bereich der äußeren Retina der zentralen temporalen Region; **D**, Tangentialschnitt durch die periphere nasale Retina mit reinem Reihemuster, das vom Außengliedbereich (*Pfeil*) bis in die äußere Körnerschicht (*Pfeilspitze*) verfolgt werden kann; **E**, Detailansicht des reinen Reihemusters aus D auf Ellipsoidebene. Beachte die regelmäßig alternierenden langen (*Pfeile*) und kurzen (*Pfeilspitzen*) Einzelzapfen; **F**, Tangentialschnitt durch die zentrale temporale Region mit Viereckmuster, das wiederum vom Außengliedbereich (*Pfeil*) bis in die äußere Körnerschicht (*Pfeilspitze*) verfolgt werden kann; **G**, Detailansicht des Viereckmusters aus F auf Ellipsoidebene. Balken: A,B,D,F 40µm; C,E,G 20µm. *äk* äußere Körnerschicht, *äp* äußere plexiforme Schicht, *DZ* Doppelzapfen, *g* Ganglienzellschicht, *ik* innere Körnerschicht, *ip* innere plexiforme Schicht, *kEZ* kurzer Einzelzapfen, *lEZ* langer Einzelzapfen, *o* Opticusfaserschicht, *olm* äußere Grenzmembran, *St* Stäbchen, *Z* Zapfen. ►

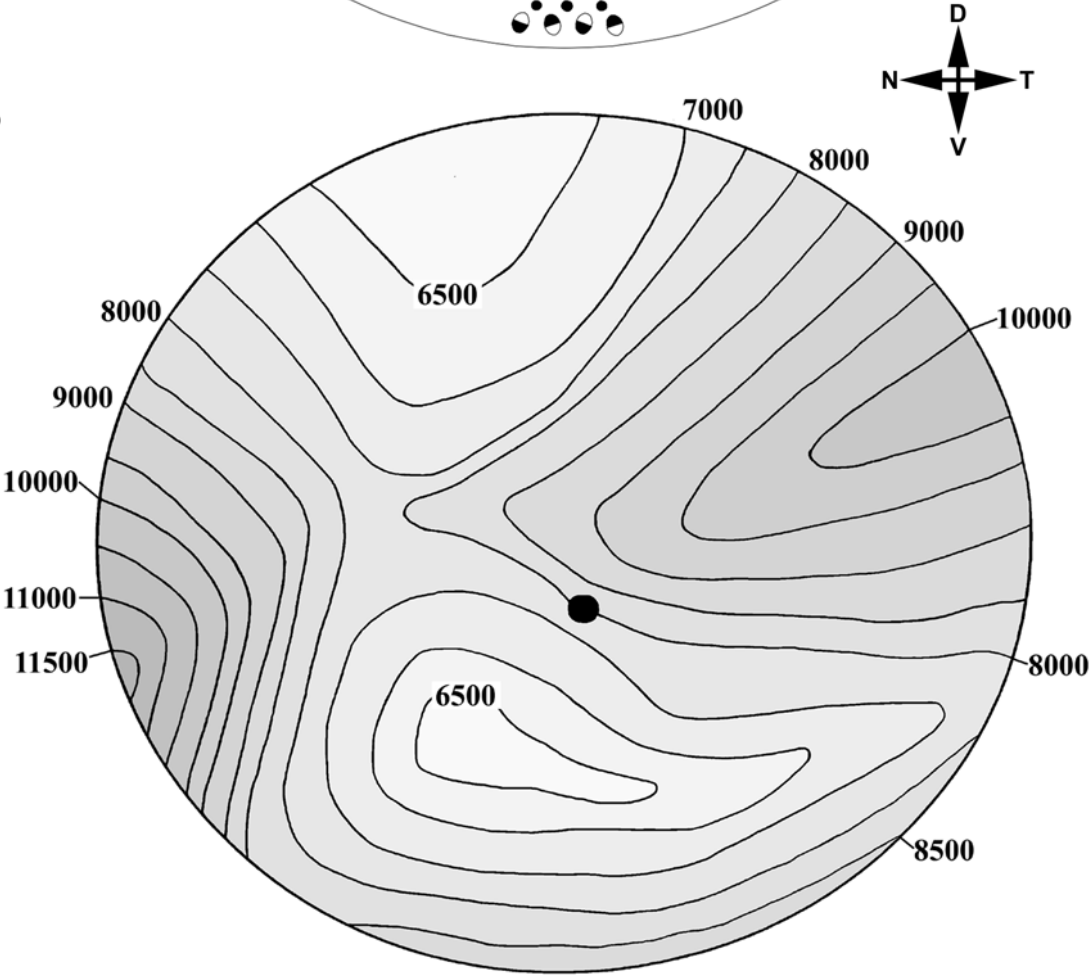
Abb. 54: Schematisierte Dichte- und Musterkarte zur Verdeutlichung regionaler Unterschiede in der Retina von *A. splendens*. **A**, Verteilung der unterschiedlichen Zapfenmuster innerhalb der Retina. Die gestrichelte Linie markiert den Übergang zwischen mehr oder weniger regelmäßig alternierenden langen *und* kurzen Einzelzapfen dorsal und ausschließlich langen Einzelzapfen ventral davon. In dieser Übergangszone ist keinerlei regelmäßige Anordnung der beiden Einzelzapfentypen zu erkennen (*Pfeil*); **B**, Verteilung der unterschiedlichen Zapfendichten in Doppelzapfen/mm². Erläuterung und Abkürzungen siehe Abb. 33B, weitere Symbole siehe Abb. 13. ►►



A



B



4.2.4 Abhängigkeit der Hell- und Dunkeladaptation von Lichtverhältnissen und endogener Rhythmik bei *Atherina boyeri*

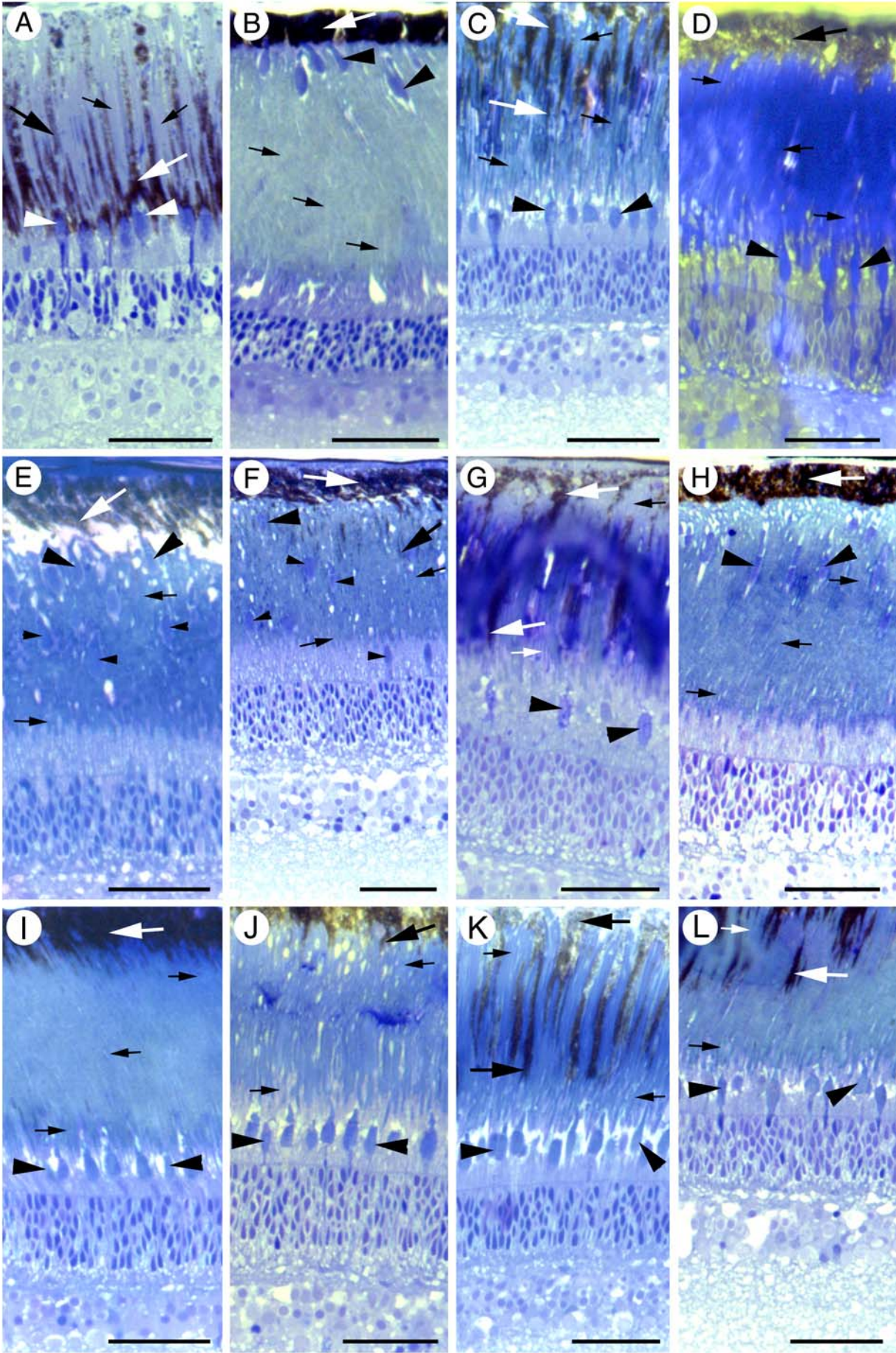
Eine zur besseren Vergleichbarkeit stichpunktartige Zusammenfassung der in Abbildung 55 dargestellten Ergebnisse der einzelnen Adaptationsexperimente bietet Tabelle 8.

Für eine Zusammenfassung der unterschiedlichen Versuchsparameter-Kombinationen (Belichtung, Verdunkelung, Dauer, Tageszeit), sei an dieser Stelle noch einmal auf Tabelle 3 (Kap. 3.1) hingewiesen.

Um Zwischenstadien und Unterschiede im Verlauf der Hell- und Dunkeladaptation in der dorsalen Retina bei *A. boyeri* überhaupt erkennen und besser beschreiben zu können, ist es zunächst notwendig sowohl den hell- als auch dunkeladaptierten Zustand per se als Referenzen zu definieren.

In der natürlich helladaptierten Retina sind die Melaningranula des Pigmentepithels median (locker) bis vitreal (sehr stark) konzentriert und umgeben die Zapfenaußenglieder bzw. die skleralen Spitzen der Zapfenellipsoide tütenartig. Diese Pigmentepithelausläufer können dabei den Großteil der Photorezeptorschicht durchziehen und bis zu 40% der Retinagesamtdicke erreichen. Die Stäbchen, deren Myoide stark verlängert sind, stehen skleral der Zapfen, deren Myoide sich im helladaptierten Zustand stark kontrahieren. Hierbei erreichen die Zapfen maximal einen Anteil von 22% der Mächtigkeit der Photorezeptorschicht. Weiterhin bilden die Zapfen ein regelmäßiges Muster aus (verdrehtes Reihemuster). Der überwiegende Teil

Abb. 55: Adaptationsexperimente bei *A. boyeri*, Lichtmikroskopie, Radialschnitte. **A**, Referenz hell; **B**, Referenz dunkel; **C**, Natürlich helladaptiert, 30' experimentell im Dunkeln gehalten; **D**, Natürlich hell adaptiert, 120' experimentell im Dunkeln gehalten; **E**, Natürlich dunkeladaptiert, 5' experimentell im Hellen gehalten; **F**, Natürlich dunkeladaptiert, 11' experimentell im Hellen gehalten; **G**, Natürlich dunkeladaptiert, 65' experimentell im Hellen gehalten; **H**, Natürlich dunkeladaptiert, bis 12 Uhr mittags in Verdunklung gehalten; **I**, Morgendämmerung, kurz vor Sonnenaufgang; **J**, Morgendämmerung, kurz nach Sonnenaufgang; **K**, Abenddämmerung, kurz vor Sonnenuntergang; **L**, Abenddämmerung, kurz nach Sonnenuntergang. *Große Pfeile:* Pigmentepithel und Ausläufer, *kleine Pfeile:* Stäbchen, *große Pfeilspitzen:* Zapfen, *kleine Pfeilspitzen:* vitrealer stehende Zapfen. Balken: 40µm.



des Heterochromatins der Zapfenkerne befindet sich vitreal der äußeren Grenzmembran (Abb. 55A). Die natürlich dunkeladaptierte Retina zeigt eine extreme sklerale Konzentration des Pigmentepithels und seiner Melaningranula. Ausläufer nach vitread fehlen völlig, weswegen das Pigmentepithel maximal 6% der Retinagesamtdicke erreicht. Die Stäbchenmyoide sind kontrahiert, die der Zapfen hingegen verlängert. Folglich stehen die Zapfen skleral der Stäbchen, sind aber bisweilen noch von deren Außengliedern umgeben. Der durchschnittliche Zapfenanteil an der Dicke der Photorezeptorschicht beträgt 92-100%. Ein regelmäßiges Zapfenmuster ist nicht erkennbar, lediglich in manchen Bereichen die leichte Andeutung eines verdrehten Reihenmusters. Der Großteil des Heterochromatins der Zapfenkerne ist skleral der äußeren Grenzmembran lokalisiert (Abb. 55B).

Nach Auswertung der Einzelerperimente lassen sich folgende weitere Aussagen treffen:

- Neben Hell- und Dunkeladaptation als Antwort auf die Änderung der natürlichen Lichtverhältnisse lassen sich retinomotorische Bewegungen generell auch experimentell und entgegengesetzt zum diurnalen Rhythmus auslösen, wobei die experimentell induzierte Helladaptation deutlich schneller abläuft (ca. 65') als die Dunkeladaptation (>>120').
- Zum circadianen Rhythmus synchron verlaufende Adaptationen vollziehen sich schneller als konträr verlaufende.
- Sowohl bei der natürlichen als auch bei der experimentell induzierten Dunkeladaptation reagiert das Pigmentepithel vor den Photorezeptoren.
- Bei experimentell induzierter Helladaptation reagieren Photorezeptoren und Pigmentepithel in etwa gleich schnell, bei natürlicher Helladaptation hingegen die Photorezeptoren deutlich schneller. So zeigte sich bereits vor Sonnenaufgang (noch bei Dunkelheit!) die für die Helladaptation typische Stäbchen-/Zapfenschichtung, in der die Stäbchen skleral der Zapfen stehen, während das Pigmentepithel gerade erst anfing, Ausläufer nach vitread zu bilden.
- Die Reaktion der Zapfen im Laufe der Helladaptation erfolgt nicht einheitlich, sondern graduiert. Einzelzapfen reagieren deutlich schneller und wandern zuerst nach vitread, wo sie ihre typische Hellposition einnehmen.
- Bereits bei leichter Helladaptation treten im dorsalen Bereich der Retina erste schwache Anzeichen von Musterbildung bei den Zapfen auf.

Tab. 8: Zusammenfassung der Ergebnisse der Adaptationsexperimente bei *A. boyeri*. Die Prozentangaben in der Spalte „Pigmentepithelausläufer“ beziehen sich auf den Anteil des Pigmentepithels an der Retinagesamtdicke, die Prozentangaben in der Spalte „Zapfen“ dagegen auf den Anteil der Zapfen an der Mächtigkeit der Photorezeptorschicht. **fe** fehlend, **nSA** nach Sonnenaufgang, **nSU** nach Sonnenuntergang, **olm** äußere Grenzmembran, **Pe** Pigmentepithel, **St** Stäbchen, **vSA** vor Sonnenaufgang, **vSU** vor Sonnenuntergang, **vo** vorhanden, **Z** Zapfen.

Bezeichnung	Melaningranula	Pigmentepithelausläufer	Stäbchen	Zapfen	Muster	Zapfenuclei
Referenz hell (Abb. 55A)	vitreal (sehr stark) - median (mittelstark)	vorhanden; bilden „Tüten“ um Zapfenaußenglieder und sklerale Ellipsoidspitzen, Anteil: ca. 40%	Myoide verlängert, St stehen skleral der Z	Myoide kontrahiert, Z stehen vitreal der St, Anteil: ca. 22%	verdrehtes Reihemuster	Großteil des Heterochromatins vitreal der olm
Referenz dunkel (Abb. 55B)	skleral (stark konzentriert)	fehlend; Anteil : ca. 6%	Myoide kontrahiert, St stehen vitreal der Z	Myoide verlängert, Z stehen skleral der St, Anteil: ca. 92-100%	fehlend; selten Andeutung eines verdrehten Reihemusters	Großteil des Heterochromatins skleral der olm
Versuch 1 hell (30' dunkel) (Abb. 55C)	median (mittelstark)	vorhanden, leicht verkürzt, Anteil: ca. 29%	St stehen skleral der Z	Z stehen vitreal der St, Anteil: ca. 22%	verdrehtes Reihemuster	Großteil des Heterochromatins vitreal der olm
Versuch 2 hell (120' dunkel) (Abb. 55D)	skleral (mittelstark)	vorhanden, sehr stark verkürzt, Anteil: ca. 12.5%	St stehen skleral der Z	Z-Myoide etwas verlängert, Z stehen vitreal der St, Anteil: ca. 32%	verdrehtes Reihemuster	Großteil des Heterochromatins vitreal der olm
Versuch 1 dunkel (5' hell) (Abb. 55E)	skleral (mittelstark)	ansatzweise vorhanden, noch sehr kurz, Anteil: ca. 10%	St stehen vitreal der Z	Großteil der Z in typischer Dunkelstellung, Anteil: ca. 100%, einzelne Zapfen stehen bereits deutlich vitrealer zwischen St (ca. 59%)	verdrehtes Reihemuster wenn auch schwach ausgeprägt !!	Großteil des Heterochromatins skleral der olm

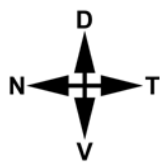
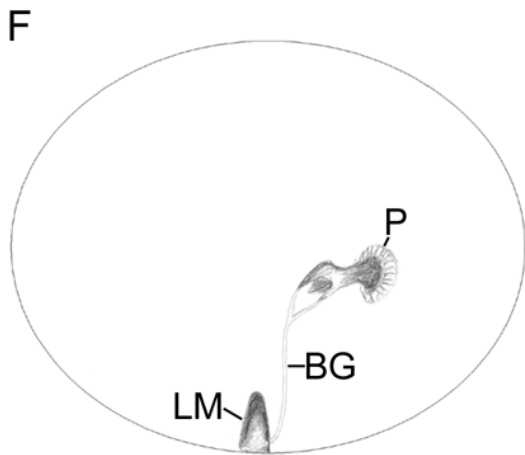
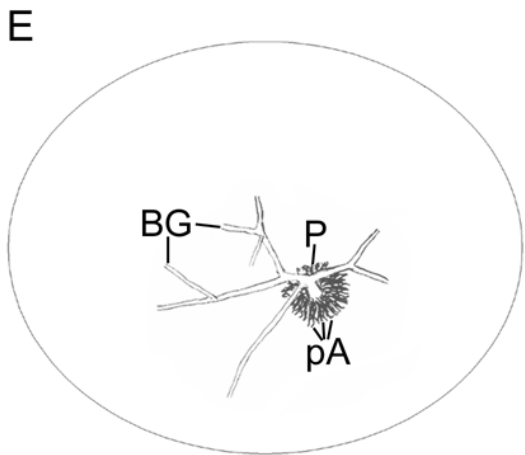
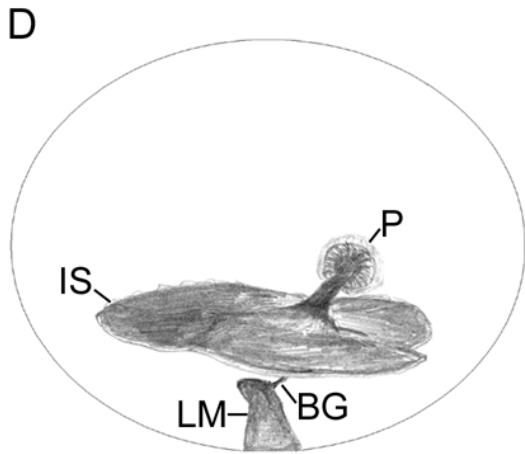
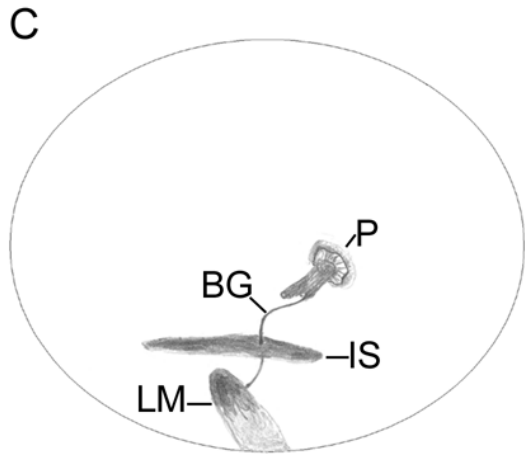
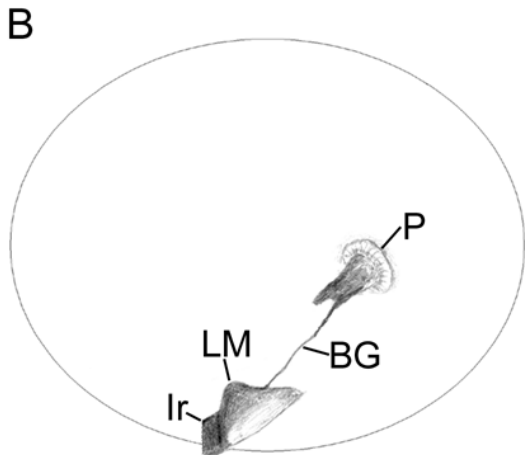
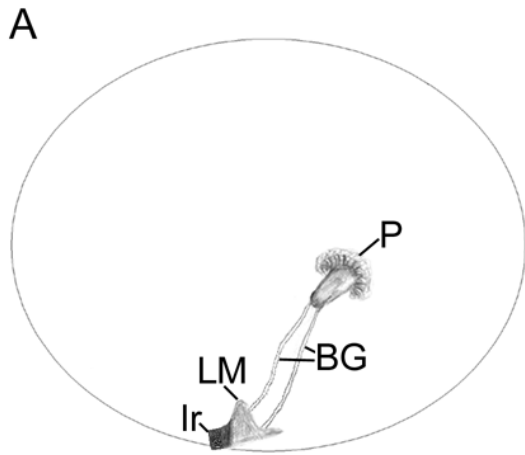
Versuch 2 dunkel (11' hell) (Abb. 55F)	skleral (mittelstark)-median (mittelstark)	vorhanden, weiter verlängert, Anteil: ca. 20%	St-Ellipsoide größtenteils noch vitreal der Z	Z bilden ± 4 Lagen: - nahezu reine Dunkelstellung (ca. 92%) - Mittelstellung (68%) - Mittelstellung (42%) - nahezu reine Hellstellung (24%)	verdrehtes Reihemuster, z.T. unregelmäßig	-
Versuch 3 dunkel (65' hell) (Abb. 55G)	skleral (schwach), median (stark), vitreal (mittelstark)	vorhanden, bereits sehr weit nach vitread reichend, noch nicht völlig in Hellstellung, Anteil: ca. 32%	St stehen skleral der Z	Z stehen vitreal der St, noch leicht verlängert, Anteil: ca. 25%	verdrehtes Reihemuster	Großteil des Heterochromatins vitreal der olm
Morgendämmerung, vSA (Abb. 55I)	skleral (stark)	beginnende Pe-Ausläufer, Anteil: ca. 11%, enthalten Melaningranula (stark konzentriert)	St stehen skleral der Z !!	Z stehen vitreal der St, praktisch in Hellstellung, Anteil: ca. 24% !!	verdrehtes Reihemuster !!	Großteil des Heterochromatins vitreal der olm
Morgendämmerung, nSA (Abb. 55J)	skleral (stark)	beginnende Pe-Ausläufer, Anteil: ca. 10%	St stehen skleral der Z	Z stehen vitreal der St, praktisch in Hellstellung, Anteil: ca. 27%	verdrehtes Reihemuster	Großteil des Heterochromatins vitreal der olm
Abenddämmerung, vSU (Abb. 55K)	median (stark), skleral (schwach)	zwar noch sehr ausgeprägt, aber bereits beginnende Verkürzung, Anteil: ca. 34% !!	St stehen skleral der Z	Z stehen vitreal der St, leicht verlängert, Anteil: ca. 30%	verdrehtes Reihemuster	Großteil des Heterochromatins vitreal der olm
Abenddämmerung nSU (Abb. 55L)	median-skleral (stark)	weitere Verkürzung, Anteil: ca. 20%	St stehen skleral der Z !!	Z stehen vitreal der St, kaum verlängert, Anteil: ca. 25%	verdrehtes Reihemuster	Großteil des Heterochromatins vitreal der olm
Dauerdunkel (Abb. 55H)	skleral (stark)	fehlend, Anteil mit ca. 6,3% praktisch identisch mit Wert von Referenz dunkel	St stehen vitreal der Z	Z nicht völlig in Dunkelstellung (ca. 86%), einzelne Zapfen stärker verkürzt (ca. 69%) !!	teilweise verdrehtes Reihemuster	Heterochromatin eher skleral der olm

4.3 Sonderbildungen im Augenbinnenraum

Wie bereits erwähnt, lassen sich innerhalb der Augenkammer der Exocoetoidei familienspezifisch organisierte, pigmentierte Strukturen beobachten, die den Vertretern der Atherinoidei sowie Cyprinodontoidei fehlen. Hierbei können drei verschiedene Grundtypen unterschieden werden.

Bei den Hemiramphidae und Exocoetidae (Typ 1) tritt an der mehr oder weniger kreisförmigen Austrittsstelle des Nervus opticus ein stark pigmentierter kegelförmiger Zapfen auf, der in die Augenkammer hineinragt. Von diesem Zapfen ausgehend ziehen ein oder mehrere, zum Teil ebenfalls pigmentierte Blutgefäße frei durch den Glaskörper oder, der Retina aufliegend, zum seitlich komprimierten massiven Linsenmuskel. Dieser ist über einen schmalen und stark pigmentierten Ausläufer der Iris mit deren Innenseite verbunden und setzt im ventralen Bereich der Retina an (Abb. 56A,B). Seine Spitze ist ebenfalls pigmentiert. Während die Größe des Zapfens bzw. Zahl, Größe und Grad der Pigmentierung der Blutgefäße zwischen den einzelnen Arten variieren kann, ist die grundsätzliche Organisation stets die gleiche. Eine Ausnahme hierzu stellt *Dermogenys pusillus* dar. Hier sind im Bereich der Papille lediglich feine, fädige, stark pigmentierte Ausläufer zu beobachten, die den blinden Fleck kreisförmig, ähnlich dem Tentakelkranz einer Anemone, umgeben. Von der Austrittsstelle des Nervus opticus ausgehend, erstreckt sich darüber hinaus ein weit verzweigtes dreidimensionales Netz von unpigmentierten Blutgefäßen in den Glaskörper (Abb. 56E). Bei den untersuchten vier Exemplaren wurde kein Linsenmuskel gefunden. Aufgrund der geringen Größe der Augen (ca. 2mm) kann nicht völlig ausgeschlossen werden, dass dieser bei der Präparation zerstört wurde. Allerdings wurden zwei Augenbecher bewusst mit größter Vorsicht von dorsal her aufpräpariert, sodass im Falle des Vorhandenseins zu-

Abb. 56: Schematische Darstellung der Organisation unterschiedlicher Typen von pigmentierten Strukturen in der Augenkammer bei den verschiedenen Familien der Exocoetoidei aus lateraler bis dorso-temporalen Sicht, linkes Auge. **A**, Exocoetidae (*Parexocoetus mento*), Typ 1; **B**, Hemiramphidae (*Hyporamphus affinis*), Typ 1; **C**, Scomberesocidae (*Scomberesox saurus*), Typ 2; **D**, Belonidae (*Belone belone*), Typ 3; **E**, Sonderform bei *Dermogenys pusillus* (Hemiramphidae); **F**, Sonderform bei *Xenentodon cancila* (Belonidae). *BG* Blutgefäß, *Ir* Iris, *IS* intraokulares Septum, *LM* Linsenmuskel, *P* Papille (blinder Fleck), *pA* pigmentierte Ausläufer.



mindest Anzeichen für einen Linsenmuskel hätten auftreten müssen.

Auch *Scomberesox saurus* (Typ 2) besitzt im Bereich der Papille einen kegelförmigen pigmentierten Zapfen, von dem aus ein stark pigmentiertes Blutgefäß durch die Augenkammer zum mächtigen, kegelförmigen und ebenso ventral ansetzenden Linsenmuskel zieht. Die Spitze des Linsenmuskels ist ebenfalls pigmentiert. Auffälliger jedoch ist ein feines, horizontal im Augenbinnenraum liegendes, flächiges und stark pigmentiertes Septum, welches sich über der ventralen Retina erstreckt und von dem oben beschriebenen Blutgefäß durchdrungen wird. Diese flächige Struktur liegt mehr oder weniger frei im Glaskörper und umgibt die Linse proximal halbmondförmig (Abb. 56C).

Wie bereits bei *B. belone* beschrieben, ist bei den meisten Belonidae das pigmentierte, vorhangähnliche horizontale Septum weitaus massiver ausgeprägt und „überspannt“ die gesamte ventrale Retina (Typ 3). Auch hier hat es seinen Ursprung im blinden Fleck. An seiner Basis bildet das Septum eine Art Stiel, der sich im unteren Drittel des Augenbeckers flächig aufspreitet und horizontal in den Glaskörper erstreckt. Die Linse wird hierbei halbmondförmig umschlossen. Das Septum ist sowohl lateral an der Iris als auch distal an der Retina befestigt. Im oberen Bereich des massiven und kegelförmigen, weitgehend pigmentierten Linsenmuskels mündet ein ebenfalls stark pigmentiertes Blutgefäß, welches durch den Stiel der vorhangähnlichen Struktur verläuft und auf deren Unterseite austritt (Abb. 56D). Während diese grundsätzliche Organisation bei allen in dieser Arbeit untersuchten marinen und einer limnischen Form beobachtet werden kann, weisen zwei weitere Süßwasserformen eine deutlich hiervon abweichende Morphologie auf. Bei *Pseudotylosurus angusticeps* ist lediglich der punktförmige Austritt des N. opticus zu sehen. *Xenentodon cancila* hingegen zeigt die eigentlich für Exocoetidae und Hemiramphidae charakteristische Organisation, mit der Ausnahme, dass der im Bereich der Papille auftretende Zapfen etwas flächiger und faseriger erscheint (Abb. 56F).

Eine Zusammenstellung der bislang in Bezug auf ihre pigmentierten Strukturen untersuchten Arten und der jeweiligen Befunde bietet Tabelle 9.

Tabelle 9: Verteilung der unterschiedlich organisierten pigmentierten Strukturen innerhalb der Augenkammer bei verschiedenen Vertretern der Exocoetoidei.

Familie	Art	Fundort	Typ	Bemerkung
Exocoetidae	<i>Parexocoetus mento</i> (n=2)	Fidji	1	-
	<i>Exocoetus obtusirostris</i> (n=2)	Atlantik	1	-
	<i>Exocoetus volitans</i> * ¹		1	-
	<i>Hirundichtys affinis</i> (n=1)	Mexico	1	Zapfen an Austrittsstelle von T. opticus mit kleinen Auswüchsen
	<i>Fodiator acutus</i> (n=1)	Ghana	1	-
	<i>Cypselurus lutkeni</i> (n=1)	O-Atlantik	1	-
Hemiramphidae	<i>Hyporamphus affinis</i> (n=2)	Fidji	1	-
	<i>Hemiramphus far</i> (n=1)	Fidji	1	-
	<i>Hemiramphus brasiliensis</i> (n=1)	Ghana	1	-
	<i>Hemiramphus sajori</i> * ¹		1	-
	<i>Zenarchopterus dispar</i> (n=1)	Kenya, Lagune	1	-
	<i>Dermogenys pusillus</i> (n=4)	Indonesien	Sonderform	zahlreiche pigmentierte Ausläufer mit Ursprung im blinden Fleck, umgeben Papille anemonenartig
Scomberesocidae	<i>Scomberesox saurus</i>	Bretagne, Atlantik	2	-
Belonidae	<i>Belone belone</i> (n= 10)	Kroatien/Bretagne	3	großflächiges Septum mit langem dickem Stiel, überspannt ventrale Retina, mächtig ausgebildet
	<i>Tylosurus crocodylus</i> (n=2)	Fidji/Elfenbeinküste	3	Septum mit kürzerem Stiel, da T. opticus ventraler austritt, nicht so großflächig wie bei <i>B. belone</i>
	<i>Strongylura notata</i> (n= 1)	Florida	3	siehe <i>T. crocodylus</i>
	<i>Strongylura marina</i> (n=1)	Brasilien	3	siehe <i>T. crocodylus</i>
	<i>Potamorhaphis guianensis</i> (n=1)		3	limnisch; Septum mächtig, ausgebildet wie bei <i>B. belone</i> , aber eher gabelförmig

Familie	Art	Fundort	Typ	Bemerkung
	<i>Pseudotylosurus angusticeps</i> (n=1)	Brasilien (Parana)	punktförmiger Austritt des T. opticus	limnisch
	<i>Xenentodon cancila</i> (n=3)	Nepal, Rapital; Bangladesh	1(!)	limnisch; Zapfen flächiger strukturiert als bei Exocoetidae, bzw. Hemiramphidae
	<i>Ablennes hians</i> * ¹		3	“horizontales reich pigmentiertes Band, das Augenkammer unvollständig teilt”

*¹ Literatur: Hanyu (1959)

4.4 Analyse der Nahrungsaufnahme von der Oberfläche bei *Telmatherina ladiges* und *Melanotaenia maccullochi*

Bei der Fütterung der Versuchstiere fiel immer wieder auf, dass *T. ladiges* und *M. maccullochi* ihre Beute sehr oft aus einer bestimmten Tiefe, in einem mehr oder weniger bestimmten Winkel mit hoher Geschwindigkeit anschwimmen und diese dabei nur sehr selten verfehlen. Aus diesem Grund wurden zur genaueren Analyse des Vorganges Videoaufzeichnungen gemacht. Die Auswertungen haben gezeigt, dass die Art und Weise der Nahrungsaufnahme von der Oberfläche bei beiden Arten im wesentlichen übereinstimmt. Hierbei wird ein Objekt an der Oberfläche, von einer mehr oder weniger horizontalen Schwimmposition ausgehend, aus etwa 15-20cm Tiefe, entweder nach leichter Schrägstellung zur Oberfläche (fixieren) oder direkt aus der Horizontalen mit großer Geschwindigkeit angeschwommen und zielsicher genommen (Abb. 57). Oberflächlich gesehen beträgt der Anschwimmwinkel ungefähr 45°. Bei genauerer Betrachtung jedoch zeigt es sich, dass die Nahrung überwiegend in einem steileren Winkel als 41.5° und damit *innerhalb* des Snellius'schen Fensters angeschwommen wird. So lagen bei *T. ladiges* 41 von 62 Anschwimmversuchen innerhalb des Fensters, was einer Quote von etwa 66% entspricht. Noch deutlicher ist das Ergebnis bei *M. maccullochi*. Hier lagen 20 von 24 Versuchen innerhalb des Fensters. Daraus ergibt sich eine Quote von 83%.

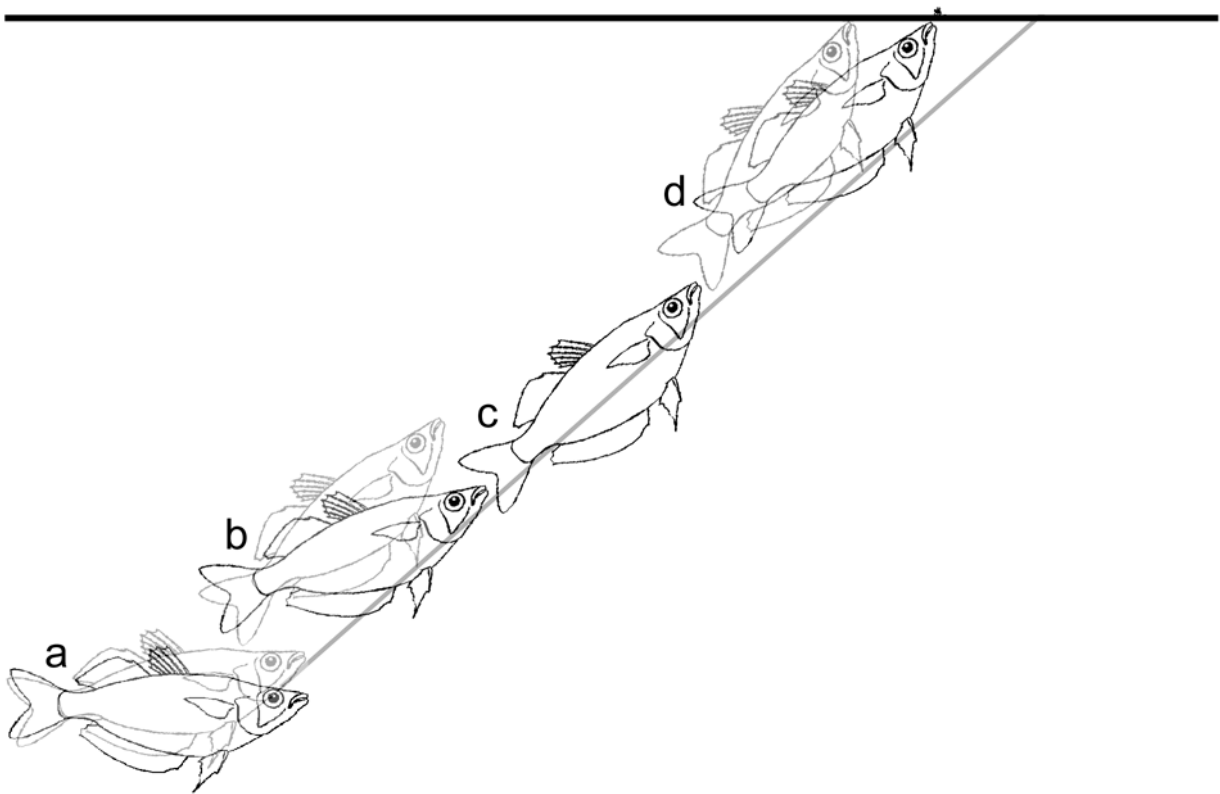


Abb. 57: Nahrungsaufnahme von der Oberfläche bei *Telmatherina ladiges* und *Melanotaenia maccullochi*. Von einer mehr oder weniger horizontalen Schwimmposition (a) ausgehend, wird die Nahrung innerhalb des Snellius'schen Fensters (transparente durchgehende Linie) direkt oder nach „Fixieren“ (b) mit hoher Geschwindigkeit angeschwommen (c) und von der Oberfläche genommen (d).

4.5 Spektrale Analyse der Photorezeptoren ausgewählter Vertreter

Die nachfolgend verwendeten Bezeichnungen für die verschiedenen Zapfentypen beziehen sich, soweit nicht anders vermerkt, ausschließlich auf deren *spektrale* Eigenschaften. So werden als „Zwillingszapfen“ oder „gleiche Doppelzapfen“ beispielsweise nur diejenigen Doppelzapfen bezeichnet, die auch identische Zapfenpigmente besitzen, ungeachtet ihres morphologischen Erscheinungsbildes. Ebenso wird, soweit nicht zusätzlich vergleichbare genaue Angaben über das Absorptionsmaximum vorliegen, eine rein farbliche Klassifizierung (rot, blau, grün) vermieden, da dies zu Ungenauigkeiten und somit schnell zu Missverständnissen und Fehlinterpretationen führen kann. Stattdessen orientiert sich die Nomenklatur in der Regel am Absorptionsmaximum (λ_{\max}) des jeweiligen Photorezeptors, bzw. in welchem Bereich des Spektrums die maximale Empfindlichkeit des Photopigments liegt (ultraviolett (UVS), violett (VS), kurz- (SWS), mittel (MWS)- oder langwellig (LWS)).

4.5.1 Mikrospektrophotometrie

Die mikrospektrophotometrische Untersuchung offenbart eine große Vielfalt an Sehpigmenten bei den Atheriniformes. Darüber hinaus zeigt sie jedoch auch, dass bei dieser Ordnung die Zapfenmorphologie kein Indikator für die spektrale Empfindlichkeit sein kann und umgekehrt. So haben viele der Einzelzapfen ihr Absorptionsmaximum zwar im kürzerwelligen oder UV-Bereich des Spektrums, allerdings wurden sowohl morphologisch lange, als auch kurze Einzelzapfen gemessen, die sich als blau- oder UV-empfindlich erwiesen. Zusätzlich wurden aber auch Einzelzapfen identifiziert, deren maximale spektrale Empfindlichkeit im mittel- und sogar längerwelligen Bereich des Spektrums liegt. Eine Zusammenfassung der Ergebnisse bietet Tabelle 10.

Belonidae

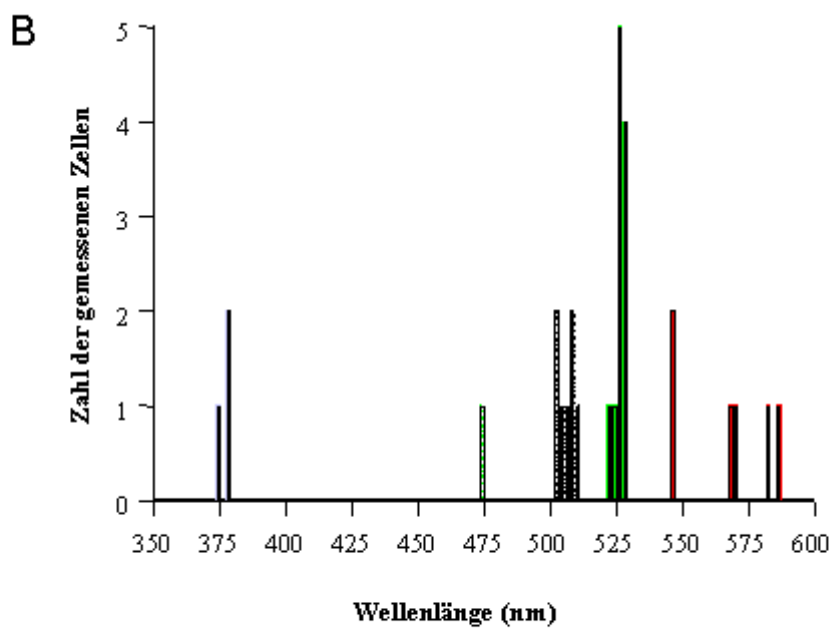
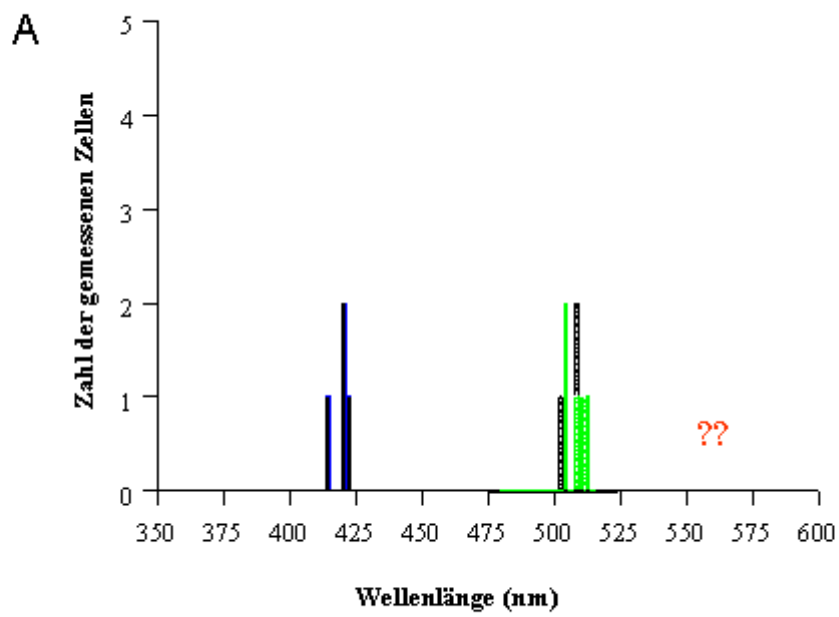
Bei *Belone belone* wurden zwei verschiedene Einzelzapfentypen gefunden, die sich morphologisch nicht unterscheiden ließen. Zum einen SWS-Einzelzapfen ($\lambda_{\max}=422 \pm 3\text{nm}$, blau), aber auch MWS-Typen, ($\lambda_{\max}=508 \pm 4\text{nm}$, grün).

Der eine Partner der ungleichen Doppelzapfen beinhaltet ein Pigment, das dem MWS-Typ der Einzelzapfen entspricht, wogegen der andere Partner „leer“ erscheint, was bedeutet, dass in

Tab. 10: Zusammenfassung der durch MSP ermittelten Absorptionsmaxima verschiedener Photorezeptortypen bei ausgewählten Vertretern der Atheriniformes. Die Zahlen geben die ermittelten λ_{\max} nebst Standardabweichung in nm an, die Ziffern in Klammern die Anzahl der gemessenen Zellen. **LWS** langwellenempfindlich, **M** marin, **MWS** mittelwellenempfindlich, **SW** Süßwasser, **T** tropisch, **D** Doppelzapfenpartner, **S** Einzelzapfen, **SWS** kurzwellenempfindlich, **UVS** ultraviolett empfindlich, **VS** violett empfindlich ?? „leere“ Photorezeptorzellen.

Familie/Art	UVS	VS	SWS	MWS	LWS	St
Atherinidae						
<i>Atherina boyeri</i> (M)	-	-	466±4 D(6)	528±2 D,S(16)	-	509±3 (4)
<i>Telmatherina ladigesi</i> (T, SW)	369±4 S(3)	-	453-464 D,S(6)	529-570 D,S(18)		507±4 (2)
Melanotaeniidae						
<i>Melanotaenia maccullochi</i> (T, SW)	378±3 S(8)	409±5 S (3)	442±4 S(7)	494±8 D(3) 529±3 D,S(14)	576±5 D(11)	506±3 (8)
Hemiramphidae						
<i>Dermogenys pusillus</i> (T, SW)	376±3 S(3)		?475 D(1)? ⇔	527±2 D,S(11)	547 D(2) 576±9 D,S(4)	506±3 (7)
Belonidae						
<i>Belone belone</i> (M)	-	422±3 S(4)		508±4 D,S(5)	??D	507±4 (4)

Abb. 58: Mikrospektrophotometrische Untersuchungen an Vertretern der Exocoetoidei. Die Säulendiagramme zeigen das Absorptionsmaximum der einzelnen Photorezeptoren zusammen mit der Anzahl der gemessenen Zellen ungeachtet ihres morphologischen Erscheinungsbildes. Die Farbkodierung der Säulen entspricht der jeweiligen spektralen Empfindlichkeit der Zapfen. Die Stäbchen werden durch schwarz-weiß gefüllte Säulen dargestellt. **A**, *Belone belone*. Beachte die große Ähnlichkeit von λ_{\max} zwischen den Stäbchen und „grünempfindlichen“ Zapfen (gestrichelte grüne Säulen); **B**, *Dermogenys pusillus*. Beachte das mit $\lambda_{\max} = 475\text{nm}$ deutlich in den kürzeren Bereich des Spektrums verschobene Absorptionsmaximum einer Partnerzelle eines Doppelzapfens (gestrichelte grüne Säule). ?? leere Photorezeptorzellen, deren λ_{\max} nicht bestimmt werden konnten. Positionierung auf der x-Achse und Farbkodierung entsprechen der vermuteten spektralen Empfindlichkeit.



einer Photorezeptorzelle kein photosensitives Pigment nachgewiesen werden kann. Dafür kommen zwei mögliche Ursachen in Betracht. Zum einen, dass das entsprechende Pigment durch äußere Umstände (Lichteinfall o.ä.) gebleicht wurde, was in diesem Fall ausgeschlossen werden kann. Wahrscheinlich ist dagegen ein Fixierungsartefakt, verursacht durch Glutardialdehyd, auf den speziell LWS-Pigmente besonders empfindlich reagieren (Persönliche Mitteilung Prof. Bowmaker). Aus diesem Grund ist anzunehmen, dass sich das λ_{\max} des zweiten Doppelzapfenpartners im längerwelligen (roten) Bereich des Spektrums befindet. Das Absorptionsmaximum der Stäbchen ähnelt mit $\lambda_{\max} = 507 \pm 4\text{nm}$ sehr stark dem der MWS-Einzelzapfen (Abb. 58A).

Hemiramphidae

In den Einzelzapfen von *Dermogenys pusillus* wurden drei verschiedene Sehpigmente identifiziert. Ein UVS-Pigment mit $\lambda_{\max} = 376 \pm 3\text{nm}$, ein MWS-Pigment mit $\lambda_{\max} = 527 \pm 2\text{nm}$ (grün) und schließlich ein LWS-Pigment mit $\lambda_{\max} = 576 \pm 9\text{nm}$ (rot). Der Großteil der ungleichen Doppelzapfen besteht aus LWS ($\lambda_{\max} = 576 \pm 9\text{nm}$)/MWS ($\lambda_{\max} = 527 \pm 2\text{nm}$) Partnern, die somit die gleiche spektrale Empfindlichkeit zeigen wie die entsprechenden Einzelzapfen. Allerdings waren auch zwei Doppelzapfen zu beobachten, bei denen das LWS-Pigment des einen Partners mit $\lambda_{\max} = 547\text{nm}$ deutlich kürzer lag. Zusätzlich wurde ein Doppelzapfen gefunden, bei dem das λ_{\max} des einen Partners mit 475nm deutlich in den kürzeren Bereich des Spektrums verschoben war, wobei der andere Partner das bereits beschriebene LWS-Pigment von $\lambda_{\max} = 576 \pm 9\text{nm}$ besaß. Das Absorptionsmaximum der Stäbchen betrug $506 \pm 3\text{nm}$. Als Besonderheit bei *D. pusillus* ergab sich, dass auch ein Dreifachzapfen sicher identifiziert und gemessen werden konnte. Hierbei wies ein Partner das 527er MWS-Pigment auf, wobei die beiden anderen Partner „leer“ waren. Da es sich jedoch auch hier um fixiertes Material handelte, ist anzunehmen, dass ihre spektrale Empfindlichkeit im längerwelligen (roten) Bereich des Spektrums lag (Abb. 58B).

Atherinidae

Die untersuchten Einzelzapfen von *Atherina boyeri* enthielten ausschließlich ein MWS-Pigment ($\lambda_{\max} = 528 \pm 2\text{nm}$, grün). Das gleiche Pigment war bei einem der Doppelzapfenpartner enthalten, während der andere Partner ein SWS-Pigment aufwies ($\lambda_{\max} = 466 \pm 4\text{nm}$, blau). Mit $\lambda_{\max} = 509 \pm 3\text{nm}$ liegt die spektrale Empfindlichkeit der Stäbchen bei *A. boyeri* geringfügig höher als bei den übrigen untersuchten Arten (Abb. 59A).

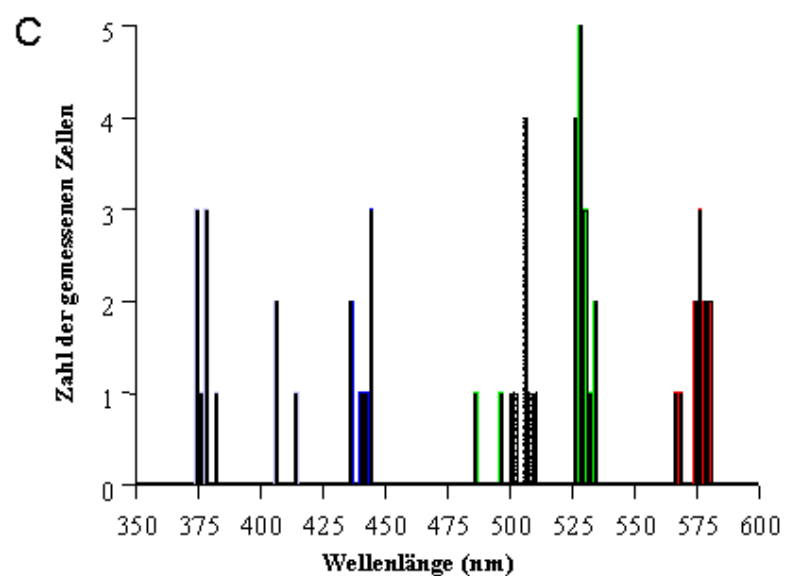
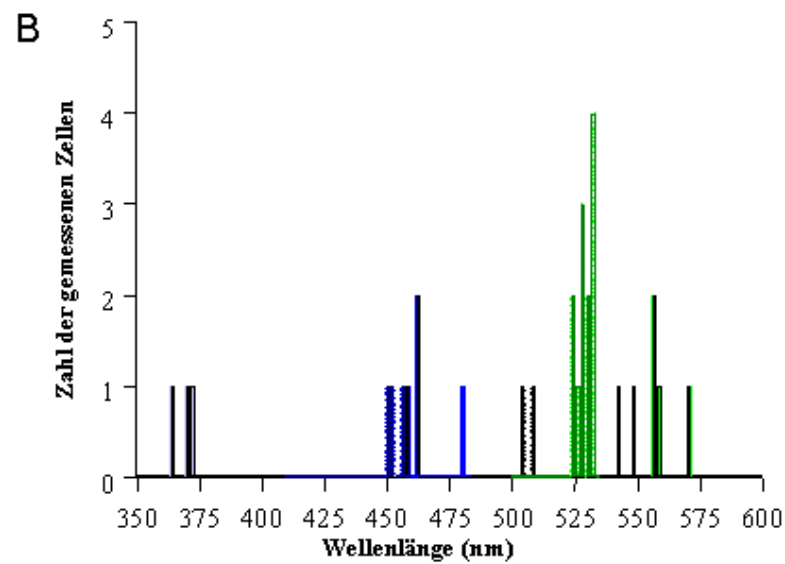
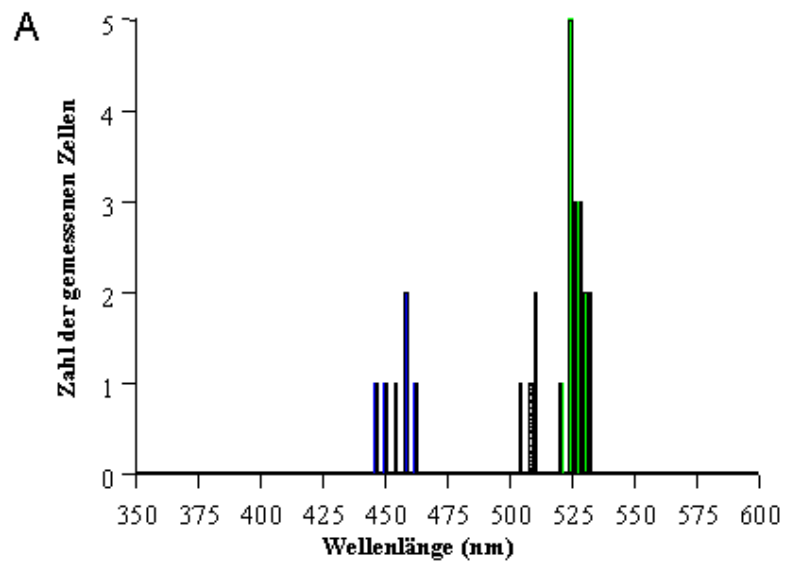
Etwas vielfältiger erwies sich die Verteilung der Absorptionsmaxima bei *Telmatherina ladigesi*. In den Einzelzapfen konnten neben UVS-Pigmenten ($\lambda_{\max} = 369 \pm 4\text{nm}$) auch SWS- ($\lambda_{\max} = 453\text{-}464\text{nm}$, blau) und MWS-Pigmente ($\lambda_{\max} = 529\text{-}570\text{nm}$, grün) nachgewiesen werden. Die ungleichen Doppelzapfen setzen sich aus SWS- und MWS-Partnern zusammen, deren Sehpigmente denen der Einzelzapfen entsprechen. Das Absorptionsmaximum der Stäbchen liegt bei $507 \pm 4\text{nm}$ (Abb. 59B).

Melanotaeniidae

Bei *Melanotaenia maccullochi* konnte als einzige der untersuchten Arten mit Sicherheit die Voraussetzung für tetrachromatisches Sehen nachgewiesen werden, wobei sich die spektrale Verteilung der jeweiligen Absorptionsmaxima bei den Zapfen als ziemlich komplex erweist. So sind allein bei den Einzelzapfen neben einem MWS-Pigment ($\lambda_{\max} = 529 \pm 3\text{nm}$, grün) drei im kurzwelligen Bereich des Spektrums absorbierende Pigmente mit $\lambda_{\max} = 378 \pm 3\text{nm}$ (UVS), $\lambda_{\max} = 409 \pm 5\text{nm}$ (VS) und $\lambda_{\max} = 442 \pm 4\text{nm}$ (SWS, blau) zu beobachten, die ausschließlich bei den (morphologisch) langen, mittleren und kurzen Einzelzapfen auftreten. Der Großteil der ungleichen Doppelzapfen besteht aus LWS- ($\lambda_{\max} = 576 \pm 5\text{nm}$, rot)/ MWS- ($\lambda_{\max} = 529 \pm 3\text{nm}$, grün) Partnern. Bei einem Fisch jedoch wurden davon abweichende LWS/ MWS Paare mit $\lambda_{\max} = 576 \pm 5\text{nm}$ (rot) und $\lambda_{\max} = 494 \pm 8\text{nm}$ (grün) nachgewiesen. Die Stäbchen hingegen zeigen ein konstantes Absorptionsmaximum im Bereich von $506 \pm 3\text{nm}$ (Abb. 59C).

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die maximale Empfindlichkeit der untersuchten Zapfenpigmente über den gesamten Bereich des sichtbaren Spektrums bis in den UV-Bereich hinein verteilt ist, während sich das Absorptionsmaximum der Stäbchen generell um 506nm und damit im mittleren Wellenlängenbereich des Spektrums bewegt. Weiterhin unterscheiden

Abb. 59: Mikrospektrophotometrische Untersuchungen an Vertretern der Atherinoidei. Die Säulendiagramme zeigen das Absorptionsmaximum der einzelnen Photorezeptoren zusammen mit der Anzahl der gemessenen Zellen ungeachtet ihres morphologischen Erscheinungsbildes. Die Farbkodierung der Säulen entspricht der spektralen Empfindlichkeit der jeweiligen Zapfen. Die Stäbchen werden durch schwarz-weiß gestrichelte Säulen dargestellt. **A**, *Atherina boyeri*; **B**, *Telmatherina ladigesi*. Beachte die breite Streuung von λ_{\max} im kürzeren (blauen) und mittleren (grünen) Bereich des Spektrums, bedingt durch eine Mischung von auf Vitamin A₁ (gestrichelte farbige Säulen) und Vitamin A₂ (durchgehende farbige Säulen) basierenden Sehpigmenten; **C**, *Melanotaenia maccullochi*.



sich die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Vertreter der Atherinidae in spektraler Hinsicht beträchtlich von denen der anderen drei Familien. Sie besitzen blau/grüne Doppelzapfen und grüne (*Atherina*), bzw. blaue, grüne und UV Einzelzapfen (*Telmatherina*), wogegen die anderen drei Familien allesamt rot/grüne Doppelzapfen und eine größere Vielfalt an Einzelzapfen aufweisen. Obwohl lediglich bei *M. maccullochi* eine tetrachromatische Empfindlichkeit des Zapfenrepertoires direkt nachgewiesen werden konnte, lässt sich nicht mit Sicherheit ausschließen (und ist eher anzunehmen), dass dies auch bei den anderen Vertretern der Fall ist.

4.5.2 NBT-Färbungen

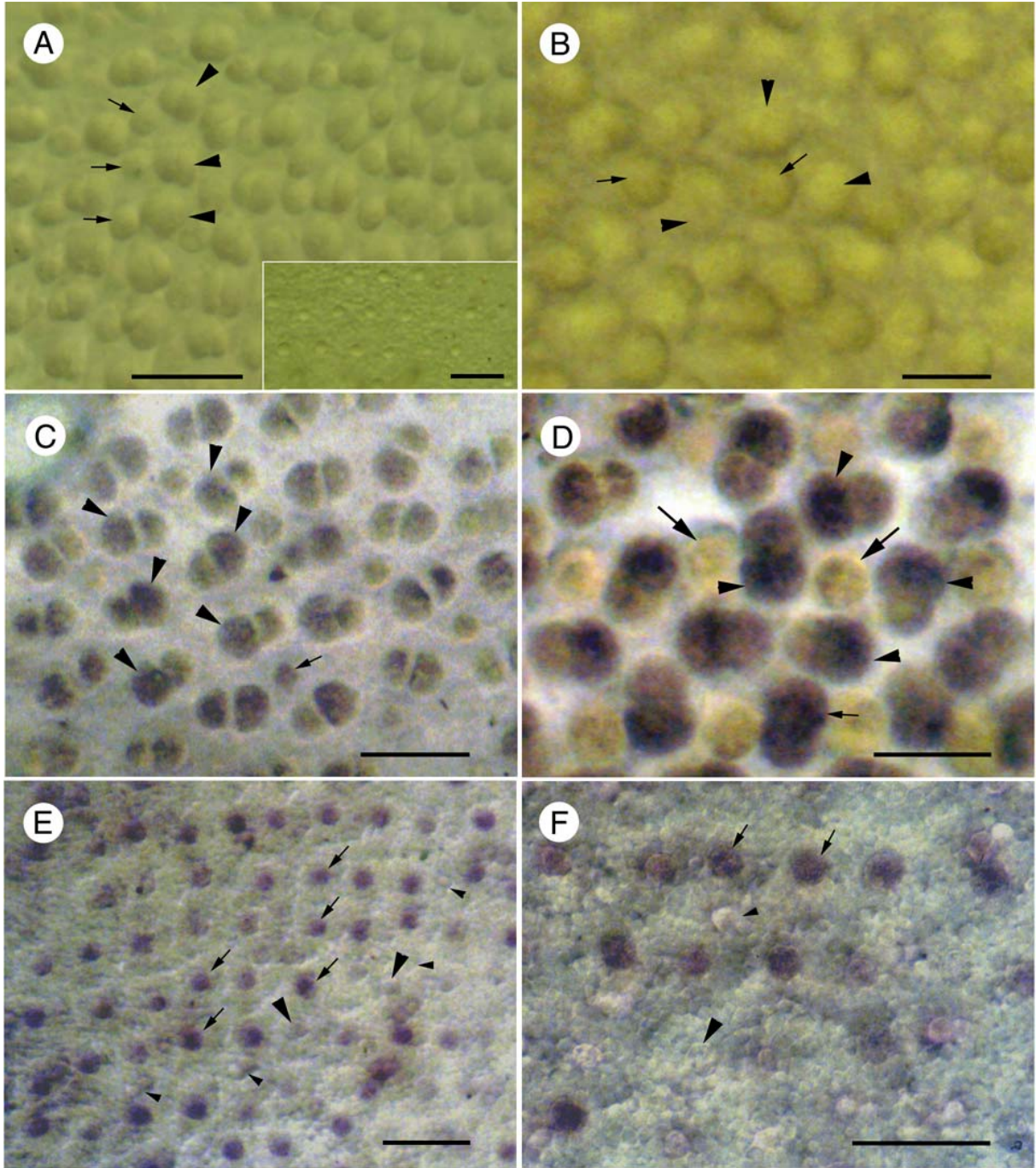
Zur Untersuchung der räumlichen Verteilung der verschiedenen spektralen Klassen der Photorezeptoren wurden bei *Melanotaenia maccullochi* NBT-Färbungen durchgeführt. Dabei stellte sich schnell heraus, dass eine Anpassung der Versuchsparameter an die Anforderungen der Melanotaeniidenretina unumgänglich war, um verwertbare Resultate zu erzielen. So bewirken beispielsweise mechanische Einwirkungen auf die Retina unspezifische artefaktische Färbungen, die einen Vergleich von Präparat und Kontrolle unmöglich machen. Durch Belassen der Retina im Augenbecher konnte dieses Problem bis auf einen schmalen Streifen, der dem Schnittverlauf bei der Teilung des Auges entsprach, reduziert werden. Ebenso führten zu starke Lichtintensitäten, zu lange Belichtungszeiten (vor allem bei Blaulicht!) und/oder zu lange Inkubationszeiten zu einer unspezifischen Färbung, bzw. Überfärbung der Präparate. Generell hat es sich gezeigt, dass Belichtungszeiten von länger als 20 Minuten bei Rot- und Grünlicht, bzw. 5 Minuten bei Blaulicht und Inkubationszeiten von über 10 Minuten zu vermeiden sind. Eine erfolgreiche Färbung der SWS-Zapfen (blau) erforderte darüber hinaus eine Senkung der Lichtintensität um etwa das 1800fache (!) verglichen mit der des Rotlichtes.

Nach der Bestrahlung der Retina mit 523nm-Grünlicht (Lichtintensität 1.5lx) ließ sich, verglichen mit den Kontrollen (Abb. 60A,B), violettblaues NBT-DF abwechselnd in den Ellipsoiden eines der beiden Doppelzapfenpartner und vereinzelt von Einzelzapfen nachweisen (Abb. 60C).

Bei Bestrahlung mit 582nm-Rotlicht (Lichtintensität 292lx) reagierten wiederum abwechselnd einer der beiden Doppelzapfenpartner, sehr selten auch beide Partner, die Einzelzapfen hingegen blieben neutral (Abb. 60D).

Eine selektive Färbung des Großteils der Einzelzapfen hingegen ergab die Bestrahlung mit 442nm-Blaulicht (Lichtintensität 0.17lx), während die Doppelzapfen bei dieser Wellenlänge keinerlei Reaktion zeigten. Darüber hinaus treten auch vereinzelt Einzelzapfen auf, die ebenfalls bei dieser Wellenlänge nicht reagiert haben (Abb. 60E,F).

Abb. 60: NBT-Färbungen an der Retina von *Melanotaenia maccullochi*. **A**, Kontrolle zu Versuch mit $\lambda = 442\text{nm}$. Reihenmuster bestehend aus Doppelzapfen (*Pfeilspitzen*) und Einzelzapfen (*Pfeile*). Bei keinem Zapfentyp ist eine Färbung zu beobachten. Insert: Detailaufnahme mit Fokus auf den Einzelzapfen; **B**, Kontrolle zu Versuch mit $\lambda = 582\text{nm}$. Viereckmuster aus Doppelzapfen (*Pfeilspitzen*) und Einzelzapfen (*Pfeile*). Auch hier tritt keinerlei Färbung auf; **C**, Photorezeptorschicht mit Zapfen in Reihenmuster nach Bestrahlung mit 523nm Licht. Deutlich ist eine schwache aber selektive abwechselnde Färbung eines der beiden Doppelzapfenpartner mit NBT-DF zu erkennen (*Pfeilspitzen*). Beachte die ebenfalls schwache Färbung eines Einzelzapfens (*Pfeil*); **D**, Photorezeptorschicht mit Zapfen in Viereckmuster nach Bestrahlung mit 582nm Licht. Das violettblaue NBT-DF ist wiederum abwechselnd in einem der beiden Doppelzapfenpartner (*Pfeilspitzen*) lokalisiert. Die Einzelzapfen (*große Pfeile*) haben nicht reagiert. Beachte den Doppelzapfen (*kleiner Pfeil*), bei dem beide Partner NBT-DF aufweisen; **E**, Photorezeptorschicht nach Bestrahlung mit 442nm Licht. Der Großteil der Einzelzapfen (*Pfeile*) enthält NBT-DF, während die Doppelzapfen (*kleine Pfeilspitzen*) keinerlei Färbung zeigen. Beachte einzelne Einzelzapfen (*große Pfeilspitzen*), die ebenfalls nicht reagiert haben; **F**, Gleiches Präparat wie E aber andere Stelle mit stärkerer Vergrößerung. Symbole wie bei E. Balken: A-F 20 μm .



5. Diskussion

In den letzten 50 Jahren hat sich eine sehr große Anzahl von Arbeiten mit der morphologischen Untersuchung der Retina verschiedener Knochenfischgruppen befasst. So finden sich beispielsweise sehr gute zusammenfassende Abhandlungen über die Feinstruktur der Vertebratenretina, bzw. -photorezeptoren in Cohen (1972), Borwein (1981) und Ali & Klyne (1985). An dieser Stelle wird bewusst auf deren neuerliche Diskussion verzichtet, da die im Rahmen dieser Untersuchung bei den Atheriniformes festgestellten feinstrukturellen Befunde dem bisherigen Wissenstand entsprechen und hinsichtlich fein- und ultrastruktureller Fragen keine neuen außergewöhnlichen Ergebnisse vorliegen. Demzufolge beschränkt sich der Großteil der Diskussion auf die Interpretation der gesamtmorphologischen und spektralen Befunde. Eine Ausnahme hierzu stellen allerdings die bei einigen Vertretern vorhandenen Ellipsosomen dar, da es sich hierbei um außergewöhnliche, auch in funktioneller Hinsicht äußerst interessante Strukturen handelt.

5.1 Retinamorphologie und Regionierung

Die Ergebnisse zeigen, dass neben der spektralen Empfindlichkeit auch viele morphologische Charakteristika der Retina wie zum Beispiel die bisweilen ausgesprochen starken regionalen Unterschiede bezüglich Muster- und Zapfentypen sowie Zapfendichten und Photorezeptordimensionen als Anpassung des jeweiligen Vertreters an die Lichtbedingungen im Habitat und an die Art des Nahrungserwerbs interpretiert werden können.

5.1.1 Zapfendichten

Einige Vertreter der Atheriniformes wie z. B. *Belone*, *Tylosurus* und *Parexocoetus* besitzen generell relativ hohe Doppelzapfendichten, die in bestimmten Bereichen lokale Maxima aufweisen. Andere Arten wie beispielsweise *Dermogenys*, *Scomberesox*, *Hyporamphus* und *Telmatherina* zeigen ausschließlich in einzelnen Regionen mehr oder weniger punktuell sehr hohe Zapfendichten. Die Dichtewerte dieser mit Ausnahme von *Telmatherina* und

Dermogenys in der Regel schnell umher schwimmenden und aktiv ihre Beute suchenden Prädatoren sind deutlich höher als beispielsweise bei bodennah lebenden oder nicht aktiv jagenden Fischen und sogar höher als beim Schied *Aspius aspius*, einem räuberischen Cypriniden (Zaunreiter et al. 1991) und einigen Salmonidenarten (Engström 1963b; Reckel et al. 1999b). Die Dichten entsprechen denen vieler anderer visuell orientierter Räuber wie zum Beispiel dem nordamerikanischen Zander *Stizostedion lucioperca* oder der kleinen Maräne *Coregonus albula* (Ahlbert 1969), erweisen sich aber als bei weitem niedriger, als bei einigen typischen Riffischen, die sich von extrem kleinen Organismen wie zum Beispiel Korallenpolypen ernähren (Munz & McFarland 1973). Im Durchschnitt niedrigere Zapfendichten als die oben genannten Atheriniformes besitzen *Melanotaenia*, *Atherina*, *Oryzias* und *Ameca*. Mit Ausnahme von *Ameca* entsprechen die Werte in etwa denen anderer sich von Plankton- und Oberflächennahrung ernähernder Kleinfische wie beispielsweise *Fundulus heteroclitus* (Novales Flamarique & Hárosi 2000). *Ameca* hingegen erinnert mit seinen relativ niedrigen Dichtewerten eher an bodennah lebende Fische wie den Karpfen oder die Ziege *Pelecus cultratus* (Zaunreiter et al. 1991).

Hohe Zapfendichten stellen die Grundvoraussetzung für ein erhöhtes Auflösungsvermögen und damit eine größere Sehschärfe dar. Allerdings spielen noch weitere Faktoren wie zum Beispiel der Verschaltungsmodus der Zapfen mit den Sekundärneuronen oder die Ganglienzelldichte in diesem Bereich eine wichtige Rolle.

Typische Areae mit einer erhöhten Retinadicke, einer Dickenzunahme der inneren Körnerschicht sowie einem Anstieg der Ganglienzell- und Zapfendichte, wie sie von Munk (1970) beschrieben wurden, konnten bei den Atheriniformes nicht direkt nachgewiesen werden. Jedoch treten die bei den einzelnen Vertretern zu beobachtenden Dichtemaxima der Doppelzapfen zumeist in den Retinaregionen auf, die die visuellen Reize aus den jeweiligen vermuteten oder durch Beobachtung ermittelten Hauptsehrichtungen verarbeiten. So finden sich beispielsweise bei *B. belone* die Doppelzapfenmaxima ventro-nasal, ventro-temporal und dorso-temporal. Diese Retinaregionen verarbeiten die Informationen aus den dorsalen, anterioren und ventro-anterioren Bereichen des Sehfeldes, die für einen visuell orientierten Räuber wie *Belone* die Hauptsehrichtungen darstellen. Diese Annahme konnte durch persönliche Beobachtungen des Jagdverhaltens der Belonidae bestätigt werden. Demnach attackieren Hornhechte ihre Beute, in der Regel schwarmbildende Kleinfische wie zum Beispiel Ährenfische, entweder horizontal oder schräg unterhalb von hinten (Abb. 61A). Aus diesem Grund sind gerade in der ventralen und ventro-temporalen Retina Anpassungen zur

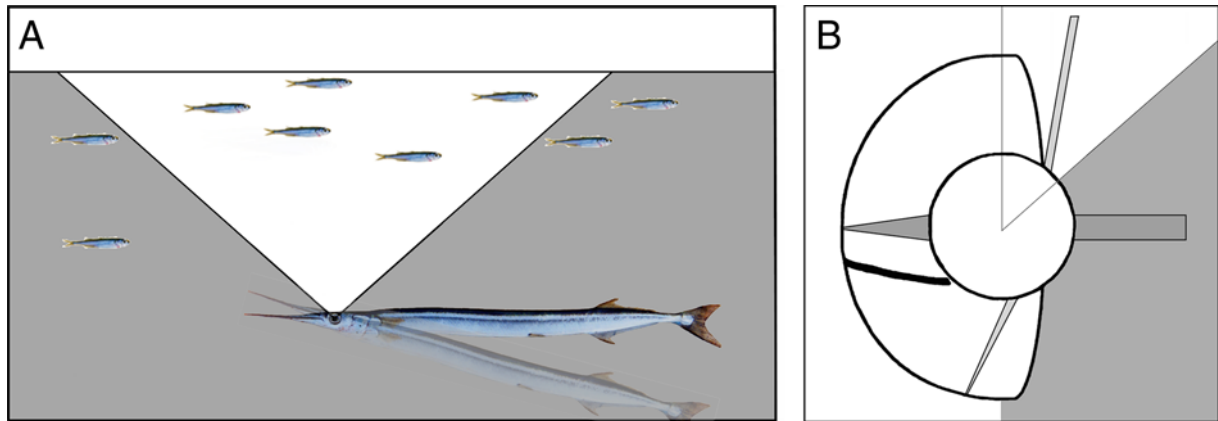


Abb. 61: Schematische Darstellung des Snellius'schen Fensters und seine Auswirkungen auf das visuelle Feld des Hornhechtes. **A**, *B. belone* beim Rauben auf Ährenfische in ruhigem Wasser nahe der Oberfläche. Das weiße Dreieck stellt den Bereich großer Helligkeit innerhalb des Fensters dar, das einen Winkel von 97.5° umfasst. Der graue Bereich repräsentiert die Zone mit niedrigeren Lichtintensitäten außerhalb des Fensters. Die transparente Abbildung zeigt eine zweite mögliche beobachtete Position, aus der der Hornhecht seine Beute attackiert; **B**, Vertikaler meridionaler Schnitt durch das linke Auge, von anterior betrachtet. Die Darstellung verdeutlicht die Abbildung des Snellius'schen Fensters auf der Retina und die Lage der vorhangähnlichen Struktur (dicke schwarze Linie) im Grenzbereich des Fensters (aus Reckel et al. 2001).

Verbesserung des Bewegungssehens und zur Erhöhung des Auflösungsvermögens zu erwarten. Das ventro-nasale Maximum wiederum könnte es dem Hornhecht ermöglichen, potentielle Prädatoren wie zum Beispiel aus der Luft angreifende Vögel zu entdecken.

Eine relativ ähnliche Dichteverteilung wie *Belone* besitzt der fliegende Fisch *P. mento*, auch ein Bewohner der oberen Wasserschichten. Er stellt seiner Beute ebenfalls aktiv nach, ernährt sich im Gegensatz zum Hornhecht allerdings von Zooplankton. Bei *Parexocoetus*, der eine rein neritische Spezies darstellt, ist das ventro-nasale Maximum besonders stark ausgeprägt. In Küstennähe besteht, verglichen mit dem offenen Meer, eine relativ große Gefahr aus der Luft attackiert zu werden. Aus diesem Grund könnte dieses Maximum eine ähnliche Funktion haben wie bei *Belone*.

Andere Vertreter wie beispielsweise *Scomberesox* weisen eine eher horizontale, nach anterior gerichtete oder wie *Hyporamphus* eine mehr nach dorsad bzw. anterior-dorsad gerichtete Hauptblickrichtung auf. Allerdings lässt die relativ hohe zentrale Doppelzapfendichte bei dieser Art darauf schließen, dass auch der laterale Bereich des Sehfeldes eine wichtige Rolle spielt, womöglich in Zusammenhang mit den seitlichen Schnappbewegungen dieser Art bei der Nahrungsaufnahme. Besonders prägnant erscheinen die Dichteverhältnisse beim extrem oberflächennah lebenden Halbschnäbler *Dermogenys*, der sich zumeist nur wenige Millimeter (!) bis maximal 10 Zentimeter unterhalb der Wasseroberfläche aufhält und auch nur ein einziges ventrales, von der Peripherie bis leicht zentral reichendes Dichtemaximum besitzt. Daraus ergibt sich eine nach dorsad bis leicht lateral gerichtete Hauptsehrichtung, die unter Berücksichtigung der Lebensweise von *Dermogenys* ideal für das Erkennen von Anflug- und Oberflächennahrung sowie für das beobachtete seitliche Zuschnappen beim Beutefang erscheint. Mit Einschränkungen mag dies auch für die hohen Doppelzapfendichten in der ventralen Retina von *Oryzias* gelten.

Besonders deutlich wird der Zusammenhang zwischen Ernährungsweise und Verteilung der Dichtemaxima bei einem Vergleich von *T. ladigesi* und *M. maccullochi* mit *A. splendens*. Bei allen drei Arten ließ sich das Fressverhalten über längere Zeit im Aquarium beobachten. Das einzige im ventro-temporalen Retinabereich liegende, mehr oder weniger punktförmige Maximum bei *Melanotaenia* und die daraus resultierende Hauptsehrichtung nach anterior-dorsad bis leicht lateral ermöglicht es dem Fisch seine Nahrung ungefähr im Grenzbereich oder innerhalb des Snellius'schen Fensters zu lokalisieren. In etwa derselben Richtung erfolgt dann auch das Anschwimmen der Beute, das mit sehr hoher Geschwindigkeit durchgeführt wird (vgl. Kap. 4.4). Dabei garantiert die leicht abnehmende Doppelzapfendichte eine

offenbar noch ausreichende Sehschärfe, um das anvisierte Objekt nicht zu verlieren. Ähnliches gilt für *Telmatherina*, mit dem Unterschied, dass zum einen das ventro-temporale Maximum etwas zentraler liegt und zudem noch dorso-temporal ein lokales Maximum zu erkennen ist, was auf eine weitere Hauptblickrichtung in den anterio-ventralen Bereich hindeutet.

Bei *Amecca* dagegen können keinerlei Präferenzen bezüglich Wassertiefe oder Positionierung beim Nahrungserwerb beobachtet werden. Die Nahrungsaufnahme erfolgt sowohl am Grund als auch im Mittelwasser sowie an der Oberfläche, ohne dass dabei ein besonderes Verhalten wie zum Beispiel eine erhöhte Anschwimmgeschwindigkeit festgestellt werden kann. Parallel dazu wirkt die Dichteverteilung der Doppelzapfen innerhalb der Retina deutlich homogener, wobei die Dichtewerte selbst relativ gering erscheinen. Die Hauptblickrichtungen könnten, sofern überhaupt vorhanden, nach anterior bzw. dorso-posterior gerichtet sein.

Dichtemaxima oder Areae innerhalb der Retina von Teleostei können auf zwei mehr oder weniger unterschiedliche Weisen ausgebildet sein: runde, bzw. ovale punktförmige Maxima wie sie zum Beispiel bei *Melanotaenia* und *Atherina* zu beobachten sind oder eher horizontale bzw. vertikale bandförmige Maxima wie sie besonders ausgeprägt bei *Parexocoetus* oder *Oryzias* erscheinen. Man geht davon aus, dass erstere das Auflösungsvermögen in kleineren aber wichtigen Abschnitten des Sehfeldes verbessern und zudem in Verbindung mit binokularem Sehen auftreten. Letztere werden in Zusammenhang mit einer Erleichterung der Wahrnehmung von Bewegungen aufgrund einer höheren Empfindlichkeit diskutiert (Munk 1970; Collin & Pettigrew 1988a,b).

Unter den zahlreichen Beispielen für diese Anpassung verdient neben den beiden Cyprinodontidae *Fundulus heteroclitus* und *Aplocheilichthys lineatus* (Munk 1970) vor allen der Knochenhecht *Lepisosteus platyrhincus* besondere Beachtung. Bei diesem Vertreter, der ein ähnliches Aussehen und eine ähnlich räuberische oberflächennahe Lebensweise wie *Belone* besitzt, allerdings eine Gruppe mit weitaus ursprünglicheren Merkmalen repräsentiert, fanden Collin & Northcutt (1993) Spezialisierungen der Retina und Maxima von Ganglienzelldichten in ähnlichen Retinaregionen, in denen auch bei *Belone* die Maxima der Doppelzapfendichten zu beobachten sind.

Ein weiterer Parameter der möglicherweise die Sehqualität beeinflusst ist das Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis. So könnte eine Erhöhung der Einzelzapfenzahl eine Verbesserung des Auflösungsvermögens bzw. der Sehschärfe bewirken. Was die Beurteilung allerdings erschwert, ist die Tatsache, dass 1:1 Verhältnisse nicht bei allen Vertretern in

direkter Beziehung zu Hauptblickrichtungen oder Dichtemaxima stehen. Bei den Exocoetoidei ist dies jedoch in der Regel der Fall. In diesem Zusammenhang erscheint das 1:1 Verhältnis in der dorsalen Retinaregion von *Parexocoetus* besonders erwähnenswert, da dadurch die Zapfendichte in einem Bereich erhöht wird, der von Haus aus eher niedrigere Doppelzapfendichten aufweist. Die dorsale Retinaregion, die von ventral her kommende visuelle Reize verarbeitet, spielt bei den Exocoetidae sicherlich eine entscheidende Rolle während des Fluges bei der Räubervermeidung, da einige Raubfische wie beispielsweise der Mahimahi *Coryphaena hippurus* darauf spezialisiert sind, fliegende Fische beim Wiedereintritt in das Wasser zu erbeuten.

Eine andere mögliche Erklärung für das Auftreten lokaler 1:1 Verhältnisse wäre die Erweiterung der spektralen Empfindlichkeit gewisser Retinabereiche durch einen weiteren Einzelzapfentyp mit unterschiedlichem Absorptionsmaximum. Dies würde beispielsweise eine Anpassung bestimmter Retinaregionen an spezifische, nur in bestimmten Abschnitten der Retina wirkende Lichtbedingungen ermöglichen. In diesem Zusammenhang sei auf die von Munz & McFarland (1977) erwähnte Abhängigkeit der Intensität und der spektralen Zusammensetzung des Hintergrundlichtes von der Blickrichtung innerhalb der Wassersäule hingewiesen. Zur Klärung dieser Frage wären allerdings zusätzliche regional vergleichende mikrospektrophotometrische Untersuchungen notwendig.

5.1.2 Zapfenmuster

Ausgeprägte regionale Unterschiede der Retinastruktur bei den Atheriniformes lassen sich nicht nur bezüglich der Photorezeptordichten, sondern auch hinsichtlich der Anordnung ihrer Photorezeptoren erkennen. Das hat mitunter zur Folge, dass unterschiedliche Retinaregionen häufig unterschiedliche, spezifische Zapfenmuster aufweisen.

In den Bereichen der Doppelzapfenmaxima dominiert bei einem Teil dieser Ordnung, wie z. B. *Melanotaenia*, *Telmatherina* und *Scomberesox* ein Viereckmuster. Diese Tendenz lässt sich auch bei vielen anderen Teleostei beobachten (Lyll 1957b; Engström 1963b; Ahlbert 1973). Andere Vertreter dagegen wie beispielsweise *Belone*, *Hyporamphus* oder *Dermogenys* weisen in den Regionen mit höchsten Doppelzapfendichten ein verdrehtes Reihenmuster auf. Offensichtlich schaffen nicht nur Viereckmuster die Voraussetzungen für ein verbessertes Bewegungssehen, eine erhöhte Sehschärfe und ähnliche Eigenschaften (Kunz 1980; Collin &

Collin 1999; Shand et al. 1999), sondern auch verdrehte Reihenmuster, wie sie bei letzteren Arten zu finden sind. Darüber hinaus könnte die Anordnung der Zapfen in verdrehten Reihenmustern eine weitere effektive Alternative darstellen, die verschiedenen Zapfentypen in Bereichen von Dichtemaxima äußerst dicht und dabei geordnet zu arrangieren. Dies würde die Annahme von Fernald (1988) stützen, wonach Reihenmuster u. a. der Verbesserung der Bewegungsdetektion dienen. So ist dieser Mustertyp beispielsweise bei typischen räuberischen Freiwasserfischen wie der Makrele (*Scomber scombrus*) zu beobachten (Engström 1963b). Für die besondere Bedeutung einer regelmäßigen Zapfenanordnung spricht mit Sicherheit auch die Tatsache, dass bei *Dermogenys* gerade die ventrale Region, die bei dieser Art mit hoher Wahrscheinlichkeit eine wichtige Aufgabe im Rahmen der optischen Wahrnehmung erfüllt, ein reines bis verdrehtes Reihenmuster aufweist, während die restliche Retina so gut wie kein reguläres Zapfenmosaik erkennen lässt. Diese Musterausbildung steht offenbar auch in Zusammenhang mit den außergewöhnlich hohen Zapfendichten in diesem Bereich (vgl. 5.1.1), was die Bedeutung dieser Region für die visuelle Reizverarbeitung von *Dermogenys* unterstreicht. Die Ergebnisse insgesamt zeigen, dass die bei den Atheriniformes für die Verarbeitung aus den Hauptblickrichtungen verantwortlichen Retinaregionen in der Regel auch Dichtemaxima, gepaart mit hochgeordneten Zapfenmustern, aufweisen. Da alle untersuchten Vertreter sich entweder plankti-, insekti- oder piscivor ernähren, was in der Regel eine sich relativ schnell bewegende Beute bedeutet, liegt der Schluss nahe, dass reguläre Zapfenarrangements in Verbindung mit hohen Doppelzapfendichten eine Anpassung an den aktiven Nahrungserwerb und die damit verbundenen Anforderungen an das Sehsystem darstellen. Auf eine ähnliche Bedeutung der Muster weisen Lyall (1957b) und Engström (1963b) hin, die bei bodennah lebenden, nachtaktiven und nicht aktiv ihrer Beute nachstellenden Fischarten keine oder kaum geordnete Muster vorfanden.

Darüber hinaus lässt sich bei den Atheriniformes in einigen Retinaregionen bisweilen die Tendenz beobachten, dass im Retinarandbereich eher reine bis verdrehte Reihenmuster dominieren, die in Richtung Fundus dann allmählich in ein Viereckmuster übergehen. Diese Erhöhung des Musterordnungsgrades von der Peripherie zum Fundus hin ist auch bei anderen Teleostei zu beobachten (Müller 1952; Lyall 1957b; Engström 1963a). In diesem Zusammenhang erscheint auch der Ablauf der Musterausbildung bzw. die Entstehung bestimmter Mustertypen von Bedeutung. Knochenfischretinae wachsen ihr ganzes Leben hindurch, indem von einer zumeist peripher liegenden Wachstumszone ständig neue Zapfen gebildet und nach innen abgegeben werden (Lyall 1957a; Fernald 1991; Zygar et al. 1999).

Bei den meisten im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Atheriniformes fällt auf, dass peripher und zentral gelegene Zapfenmuster sich oft unterscheiden und häufig sogar direkt benachbarte periphere Retinaregionen unterschiedliche Zapfenmosaik aufweisen. Das deutet darauf hin, dass die für die Ausbildung von Zapfenmustern verantwortlichen Mechanismen ortsabhängig sind. Cameron & Easter (1995) ziehen als mögliche Mechanismen zur Kontrolle der räumlichen Organisation der Zapfenmuster Wechselwirkungen zwischen zentraler und peripherer Retina, Signale der Ora serrata selbst oder eine Induktion von Seiten des Pigmentepithels in Betracht. Raymond et al. (1995) dagegen vermuten, dass direkte Wechselwirkungen zwischen den einzelnen Zapfentypen dafür verantwortlich sind, dass das im Bereich der Bildungszone auftretende „Protomosaik“ in ein voll ausgebildetes Zapfenmuster umgewandelt wird. Die Befunde dieser Untersuchung deuten darauf hin, dass der für die Musterbildung verantwortliche Mechanismus unabhängig von seiner Funktionsweise spezifisch in relativ kleinen Retinaregionen exprimiert werden kann, was zur Folge hat, dass sogar in direkt benachbarten peripheren Regionen unterschiedliche Mustertypen ausgebildet werden können.

Besondere Beachtung verdient das hexagonale Zapfenmuster in der Retina von *B. belone*. Dieser Mustertyp tritt bei Teleostei äußerst selten auf. Lyall (1957b) beschreibt eine Art hexagonales Muster beim Hecht *Esox lucius*, das sich von triangulären Einheiten ableiten lässt, in denen die Doppelzapfen eine sternförmige Anordnung um einen zentralen Einzelzapfen zeigen. Das bei *B. belone* zu beobachtende hexagonale Muster stellt sich jedoch anders dar. Es lässt sich von einem reinen Reihemuster ableiten, in dem die einzelnen Doppelzapfen in regelmäßigen Abständen gegeneinander versetzt angeordnet sind. Zwei dieser versetzten Doppelzapfenreihen mit den dazwischen befindlichen langen Einzelzapfen stellen die Ausgangsbasis für die jeweiligen hexagonalen Einheiten dar, die letztendlich durch eine mehr oder weniger stark ausgeprägte Verdrehung der Doppelzapfen um ihre Längsachse ihr endgültiges Arrangement einnehmen. Daraus folgt, dass die Doppelzapfen im hexagonalen Muster von *B. belone* gegenüber denen von *E. lucius* zwischen 45° und 90° verdreht erscheinen. Dieser spezielle Mustertyp beim Hornhecht ähnelt sehr stark der hexagonalen Anordnung von Rhabdomeren, genauer gesagt den mikrovillären Strukturen der Sehzellen bestimmter Arthropoden, die die Sehpigmente in den Ommatidien von Komplexaugen enthalten (Meinertzhagen 1991). Jeder Doppelzapfen einer hexagonalen Einheit ist gleichzeitig Teil von zwei weiteren Einheiten, was das rechnerische Doppelzapfen/ Einzelzapfenverhältnis von 2:1 in dieser Region erklärt. Unklarheit besteht allerdings

weiterhin über eine mögliche Funktion dieses Mustertyps. Hexagonale Muster lassen sich bei *B. belone* ausschließlich in der dorsalen Region finden, in einem Bereich also, in dem die Zapfen den niedrigsten Lichtintensitäten während des Tages ausgesetzt sind. Demzufolge stellt das hexagonale Arrangement möglicherweise eine Anpassung an das Sehen bei Schwachlicht dar. Collin et al. (1998) schlagen beispielsweise vor, dass hexagonale Stäbchenmuster in der Retina des Perlauges *Scopelarchus*, eines Tiefseefisches, der Maximierung der Photonenausbeute dienen. Auch Shand et al. (1999) deuten eine hexagonale Anordnung der Einzelzapfen bei der juvenilen Meerbrasse *Acanthopagrus butcheri* als Anpassung an die vorherrschenden Lichtverhältnisse. Darüber hinaus nimmt bei *B. belone* die Stäbchenschicht in der dorsalen Retina, die nach ventrad gerichtet in relativ niedrige Lichtintensitäten blickt, einen hohen Anteil an der Retinagesamtdicke ein. Weiterhin besitzen die dorsalen Zapfen einen deutlich größeren Durchmesser als die ventralen, was ebenfalls als Anpassung an niedrigere Lichtintensitäten gesehen werden kann (Munz & McFarland 1973, vgl. Kap. 5.1.3). Die einzelnen Befunde weisen die dorsale Retina als eine generell an niedrige Lichtintensitäten angepasste Region aus. Aus diesem Grund ist es nicht abwegig, dass bei *Belone* mit dem hexagonalen Muster eine weitere Möglichkeit realisiert wurde, die Photonenausbeute bei Schwachlicht zu erhöhen.

5.1.3 Zapfentypen

Zusätzlich zu den zwischen den einzelnen Retinaregionen variierenden unterschiedlichen Zapfenmustern und Zapfendichten weist das große Zapfenrepertoire, bestehend aus vorwiegend Doppelzapfen (gleich und ungleich), langen, mittleren und/oder kurzen Einzelzapfen die Angehörigen der Atheriniformes als typische visuell orientierte Prädatoren aus. Wie bei vielen anderen Teleostiergruppen auch gehen die unterschiedlichen Zapfenmorphologien einher mit bestimmten spektralen Empfindlichkeiten (Marc & Sperling 1976a,b; Robinson et al. 1993; Raymond et al. 1993). Im Gegensatz zu anderen Gruppen lässt sich allerdings bei dieser Ordnung kein definitiver Zusammenhang zwischen Absorptionsmaximum und Zapfenmorphologie erkennen. Ebenfalls treten auch innerhalb einer Familie, bisweilen sogar innerhalb einer Art, deutliche spektrale Unterschiede auf. Für eine ausführlichere Darstellung sei an dieser Stelle auf die entsprechenden Kapitel 4.5.1 und 5.4 hingewiesen.

Ein weiterer Zapfentyp, der sporadisch bis lokal häufig bei den Atheriniformes auftritt, ist der Dreifachzapfen. Generell ist über diesen Photorezeptortyp relativ wenig bekannt, auch wenn er zusehends häufiger in der Retina von Teleostiern gefunden wird (Engström 1963a; Ali & Anctil 1976; Collins & McNichol 1979; Heß et al. 1998b; Reckel et al. 1999). Wahrscheinlich sind Dreifachzapfen innerhalb der Knochenfische weiter verbreitet als bisher angenommen. Da sie in der Regel jedoch nicht als regelmäßiger Musterbestandteil zu beobachten sind, werden sie bei oberflächlicher Untersuchung zumeist übersehen. Bei der europäischen Sardelle *Engraulis encrasiolus* stellen dagegen Dreifachzapfen in etwas abgewandelter Form in einzelnen Regionen ein regelmäßiges Musterelement dar (Heß et al. 1998b). Die Meinungen über Bildungsweise und mögliche Funktion von Dreifachzapfen reichen von Makrorezeptoren mit erhöhter Lichtempfindlichkeit oder Verbesserung des räumlichen Auflösungsvermögens (Kunz et al. 1985) bis hin zum Resultat mechanischer Einwirkung auf die Retina (Cameron & Easter 1995). Eine weitere Funktion von Dreifachzapfen als Vorläuferstadium von Doppel- und Einzelzapfen diskutieren Shand et al. (1999). Auffällig erscheint das verhältnismäßig häufige Auftreten von Dreifachzapfen in der ventralen Retina bei den verschiedenen Arten, was eine zufällige Bildung aufgrund von z. B. fehlerhafter Zellteilung ausschließt und eher auf einen funktionellen Zusammenhang hindeutet, über den allerdings weiterhin spekuliert werden muss. Die spektrale Übereinstimmung des bei *Dermogenys* mikrospektrophotometrisch untersuchten rot-rot-grünen Dreifachzapfens mit den Absorptionsmaxima von Doppel- und Einzelzapfen deutet jedenfalls darauf hin, dass es sich bei Dreifachzapfen mit Sicherheit nicht um eine isolierte Rezeptorklasse handelt.

Noch seltener innerhalb der Teleostier lassen sich Vierfachzapfen beobachten. So wurde dieser Zapfentyp bislang lediglich bei der Elritze *Phoxinus laevis* (Lyll 1957b), einigen Cottidae, dem Plattfisch *Pleuronectes kitt*, dem Steinpicker *Agonus cataphractus* (Engström 1963b) sowie dem juvenilen Meerbrassen *Acanthopagrus butcheri* (Shand et al. 1999) beschrieben. Aufgrund der Seltenheit dieses Typs erübrigt sich eine funktionelle Diskussion. Boehlert (1978) sowie Shand et al. (1999) weisen auf eine mögliche Vorläuferfunktion von Vierfachzapfen bei juvenilen Teleostei ähnlich der von Dreifachzapfen hin. Dieser Erklärungsansatz berücksichtigt jedoch nicht, dass sowohl Drei- als auch Vierfachzapfen ebenso bei adulten Vertretern zu finden sind.

Die Ergebnisse dieser Untersuchung zeigen, dass jeder Photorezeptortyp sich von seinem Außenglied aus von skleral nach vitread bis in die äußere Körnerschicht und manchmal sogar bis in die äußere plexiforme Schicht verfolgen lässt. Hier können die Synapsenfüße der

verschiedenen Photorezeptoren anhand morphologischer Kriterien wie z. B. der relativen Position in der äußeren plexiformen Schicht, Elektronendichte und Anzahl bzw. Anordnung der „synaptic Ribbons“ identifiziert werden (vgl. Goede & Kolb 1994, 1995). Um zwischen den Synapsen von langen bzw. kurzen Einzelzapfen und denen der einzelnen Doppelzapfenpartner unterscheiden zu können, ist es jedoch notwendig, ihre jeweilige Position innerhalb des Musters zu berücksichtigen, da praktisch keine klaren morphologischen Unterschiede zwischen ihnen bestehen (vgl. Braekevelt 1992; Collin & Collin 1998).

In mehrlagigen Geweben wie der Retina existieren neben den in Kapitel 5.1.4 ausführlich diskutierten Ellipsosomen zahlreiche Wege und Möglichkeiten, den Lichtweg zu den photosensitiven Bereichen der Retina, das heißt zu den Außengliedern, zu verändern und zu beeinflussen. So erwägen beispielsweise Novales Flamarique et al. (1998), dass die membranartigen Anlagerungen im Bereich der Kontaktzonen bei Doppelzapfen als dielektrische Spiegel dienen und eine entscheidende Rolle bei der Wahrnehmung von polarisiertem Licht spielen. In diesem Zusammenhang erscheint es interessant, dass Waterman & Forward (1970) und Forward & Waterman (1973) für die beiden Halbschnäbler *Zenarchopterus sp.* und *Dermogenys pusillus* tatsächlich das erste Mal bei Vertebraten die Wahrnehmung von polarisiertem Licht nachgewiesen haben. Ob der Besitz von subsurface Cisternae in Doppelzapfen generell zur Wahrnehmung von polarisiertem Licht befähigt, bleibt abzuwarten, da in diesem Fall der Großteil der Teleostier die Voraussetzung für Polarisationssehen erfüllen würde. Eine entsprechend weite Verbreitung der Polarisationsempfindlichkeit konnte bislang allerdings noch nicht belegt werden.

Darüber hinaus könnte der bei vielen Arten auftretende vitreo-sklerale Dichtegradient in Verbindung mit einer geordneten Ausrichtung der Mitochondrien, wie es beispielsweise bei *Belone* speziell im dorsalen Retinabereich zu sehen ist, eine lichtleitende Rolle spielen. Solch eine Art Lichtsammelfalle zur Verbesserung der Photonenausbeute könnte auch in Zusammenhang mit dem häufig relativ großen Durchmesser von dorsalen Zapfen stehen, wie er bereits von Bathelt (1970) für einige Teleostei beschrieben wurde, da die lichtabsorbierende Oberfläche der Zapfen in einem Bereich vergrößert erscheint, in dem die Retina den niedrigsten Lichtintensitäten ausgesetzt ist. Diese Annahme wird unterstützt durch die Beobachtungen von Munz & McFarland (1973, 1977) die herausfanden, dass diurnale, aktiv ihrer Beute nachstellende Teleostier häufig kleinere und schlankere Zapfen besitzen, als nachtaktive. Ähnlich orientierte und regelmäßig angeordnete Mitochondrien wie bei *B. belone*

finden sich beim Salamanderfisch *Lepidogalaxias salamandroides*, einer Art, deren visuelles System ebenfalls schwierige Lichtbedingungen bewältigen muss (Collin & Collin 1998).

Die mögliche Funktion des cytoplasmatischen Ringes, der die dicht mit Mitochondrien gefüllte zentrale Region des Ellipsoids umgibt, bleibt weiterhin unklar. Eine ähnliche Aufgabe als Cytoplasmareservoir, z. B. für die Zapfenverlängerung im Rahmen der retinomotorischen Bewegungen, wie es für die „Fins“ von Zapfeninnengliedern diskutiert wird (Burnside 1978) kann jedoch ausgeschlossen werden, da die Ringe sowohl im hell- als auch im dunkeladaptierten Zustand auftreten und mehr oder weniger die gleiche Dimension aufweisen.

Letztendlich deuten die morphologischen Befunde darauf hin, dass neben der dorsalen Retina, die eher niedrigeren Lichtintensitäten ausgesetzt ist, vor allem der ventrale bis ventro-temporale Bereich, der nach dorsal respektive antero-dorsal in Richtung der Wasseroberfläche blickt, bei vielen Vertretern der Atheriniformes eine wichtige Rolle in Bezug auf die visuelle Wahrnehmung spielt und dementsprechende Anpassungen zeigt. Die Bedeutung der ventralen Region erscheint dabei umso größer, je näher die jeweilige Art an der Oberfläche vorkommt. Hier finden sich in der Regel die höchsten Doppelzapfendichten und bei den Exocoetoidei oft Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnisse von 1:1. Bei *Scomberesox* und den Belonidae ist die ventrale Region darüber hinaus von einem horizontalen vorhangähnlichen Septum überspannt, dessen mögliche Funktion in Kapitel 5.3 näher erläutert wird. In der Retina von *D. pusillus* weist lediglich der ventrale Bereich, zusätzlich zu den enorm hohen Doppelzapfendichten ein geordnetes Zapfenarrangement auf. Bemerkenswert erscheinen auch die ventral bisweilen relativ häufig zu beobachtenden Dreifachzapfen, die ansonsten in der übrigen Retina verhältnismäßig selten auftreten. Auf die fehlende Dunkeladaptation im ventralen Bereich und die daraus resultierenden Schlussfolgerungen wird in Kapitel 5.2 gesondert eingegangen.

5.1.4 Außergewöhnliche Mitochondrien und Ellipsosomen - Bildung und Funktion

Es gilt als gesichert, dass Ellipsosomen sich von Mitochondrien ableiten lassen, die einer Art vitreo-skleraden Reifungsprozess unterliegen. Im Verlauf dieses Prozesses findet eine fortschreitende Verdichtung der Mitochondrien durch Einlagerung von granulärem oder

fibrillärem Material in die Matrix oder den Intermembranraum statt, wobei letztendlich durch Verschmelzung der umstrukturierten Mitochondrien im skleralen Ellipsoidbereich ein mehr oder weniger „reifes“ Ellipsosom entsteht (Berger 1966; Anctil & Ali 1976; Bowmaker 1990). Für einen solchen Reifungsprozess sprechen auch die Befunde bei einigen Atheriniformes. So ist der vitreale Ellipsoidbereich häufig dicht gefüllt mit Mitochondrien, deren Erscheinungsbild sich nach sklerad immer mehr dem jeweiligen Ellipsosomentyp angleicht. Der enge räumliche Kontakt zwischen diesen skleralen kleinen Ellipsosomen und dem vitrealen Cortex des reifen Ellipsosoms bei *Amea* sowie die in diesem Bereich erkennbare lokale Auflösung der Membranen deuten darauf hin, dass in dieser Region wahrscheinlich die Verschmelzung erfolgt. Dabei kann der Reifungsprozess offenbar auf unterschiedliche Art und Weise ablaufen, wodurch entweder unterschiedliche Ellipsosomentypen oder außergewöhnliche Mitochondrien entstehen.

Die bei *Atherina* und *Hyporamphus* zu beobachtenden auffallend großen Organellen am skleralen Ellipsoidende stellen mit Sicherheit Riesenmitochondrien dar. Sowohl ihr Aussehen, als auch ihre Feinstruktur weisen sie eindeutig als solche aus. Bisweilen erscheint ihre Matrix allerdings leicht granulär. Sie dürften den von Novales Flamarique & Hárosi (2000) beschriebenen „mitochondrienähnlichen“ Ellipsosomen bei *Fundulus heteroclitus* entsprechen. Möglicherweise entstehen diese Riesenmitochondrien durch eine additive Verschmelzung von kleinen Mitochondrien in skleraleren Ellipsoidregionen, ohne dass parallel dazu eine Verdichtung der Matrix stattfindet.

Die bei *Oryzias* und *Melanotaenia* auftretenden E_M -Typen dagegen scheinen eine Art Übergangsform zwischen „echten“ Mitochondrien und „echten“ Ellipsosomen darzustellen. So sind in der Regel innerhalb der Matrix die für Mitochondrien charakteristischen Christae zu erkennen, die allerdings relativ abgeflacht erscheinen. Die Struktur der sehr elektronendichten Matrix hingegen entspricht eher der eines typischen Ellipsosoms.

Am stärksten ausdifferenziert erscheinen die bei *Amea splendens* zu beobachtenden E_B - und E_Q -Typen. Sie ähneln morphologisch sehr stark den von Novales Flamarique & Hárosi (2000) beschriebenen echten („true“) und „pseudo“ Ellipsosomen, die sich vor allem aufgrund ihrer Absorptionsmaxima unterscheiden. Da aber keinerlei spektrale Daten über die Ellipsosomen von *Amea* vorliegen, kann an dieser Stelle keine genauere Zuordnung getroffen werden.

Bei allen drei beschriebenen Ellipsosomentypen läuft die Reifung anscheinend mehr oder weniger nach dem gleichen Grundprinzip ab. Allerdings können dabei, je nach Art des Verlaufs, auch unterschiedliche Endprodukte entstehen. Da ausnahmslos adulte Tiere

untersucht wurden, kann ausgeschlossen werden, dass es sich bei den beobachteten Riesenmitochondrien und E_M - Ellipsosomen um „juvenile“ Strukturen handelt, die erst noch mit zunehmendem Alter das typische Erscheinungsbild eines „echten“ Ellipsosoms ausbilden. Wahrscheinlich stellen sie bereits die Endstufe des jeweiligen Prozesses dar, wobei im Rahmen dieser Arbeit nicht geklärt werden konnte, ob diese Organellen auch spezifische Funktionen erfüllen. Diese Frage ließe sich nur durch weiterführende spektrale oder biochemische Untersuchungen klären.

„Echte“ Ellipsosomen wurden innerhalb der Teleostei bislang nur bei Vertretern der Cyprinodontidae und Poeciliidae beschrieben, die zusammen mit den Goodeidae, zu denen auch *Ameia* zählt, der gleichen Unterordnung angehören. Möglicherweise stellt der Besitz von Ellipsosomen ein gemeinsames Merkmal der Zahnkarpfenverwandten dar. Um diese Frage beantworten zu können, müssten allerdings noch mehr Arten aus weiteren Familien untersucht werden.

Ellipsosomenähnliche bzw. elektronendichte Strukturen im skleralen Ellipsoidbereich wurden bereits häufiger auch bei anderen, zumeist ursprünglicheren Ordnungen beschrieben (Anctil & Ali 1976; Ali & Anctil 1976). Ebenso erwähnen Garcia & de Juan (1999) beim Forellenbarsch *Micropterus salmoides* elektronendichtere Mitochondrien. In einer Abbildung zeigen diese „Mitochondrien“ eine gewisse Ähnlichkeit mit den bei *Melanotaenia* oder *Oryzias* beobachteten E_M -Ellipsosomen. Allerdings liefert die Untersuchung weder eine genauere Beschreibung, noch einen Hinweis auf die Entstehung oder mögliche Funktion dieser Organellen. Insgesamt kann nur durch eine vergleichende, kombinierte elektronenmikroskopisch- spektrale Untersuchung geklärt werden, ob und wenn ja welche der bislang beschriebenen Strukturen einem bestimmten Organellentyp zugeordnet werden kann und ob diese dann auch eine ähnliche Funktion wie die Ellipsosomen der Cyprinodontiformes besitzen.

Darüber hinaus herrscht bei der Nomenklatur bisweilen einige Begriffsverwirrung. So hielt man lange Zeit die Ellipsosomen für Öltropfen, die an gleicher Stelle in den Zapfen von vielen Reptilien und Vögeln zu beobachten sind und häufig eine bunte Färbung zeigen (Muntz 1972; Lythgoe 1979; Bowmaker 1990; Bowmaker et al. 1997). Erst McNichol et al. (1978) weisen auf die deutlichen Unterschiede zwischen „echten“ Öltropfen und den bei Teleostei zu beobachtenden Organellen hin. Öltropfen sind demnach in ihrem Inneren homogen strukturlos und enthalten Carotinoide, während der Inhalt von Ellipsosomen unter hohen Vergrößerungen eine granuläre Struktur aufweist, von einer Doppelmembran umgeben

ist und eine Substanz enthält, deren Absorptionsspektrum dem von Cytochrom C ähnelt (McNichol et al. 1978; Bowmaker 1984).

Aus diesem Grund ist die Aussage von Anctil & Ali (1976) irritierend, dass auch fliegende Fische Ellipsosomen besitzen, da diese Studie ohne eine spektrale Analyse des Inhaltes auf rein lichtmikroskopischer Ebene mit niedrigen Vergrößerungen durchgeführt wurde (vgl. Anctil & Ali 1970). Dieser Befund lässt sich durch die vorliegende elektronenmikroskopische Untersuchung nicht bestätigen. So ist zwar wie bei fast allen Atheriniformes auch bei *Parexocoetus* der bereits beschriebene vitreo-sklerale Dichtegradient zu beobachten, die skleral befindlichen Mitochondrien stellen jedoch unzweifelhaft „echte“ Mitochondrien dar, die bisweilen allenfalls leicht verdichtet erscheinen.

Sowohl Ellipsosomen als auch Riesenmitochondrien werden im Zusammenhang mit verschiedenen Funktionen diskutiert. So könnten beide beispielsweise eine metabolische Rolle in der Elektronentransportkette spielen (McNichol et al. 1978). Die Lage dieser Organellen an der skleralen Ellipsoidspitze kurz „vor“ dem Außenglied macht jedoch eher eine optische Funktion ähnlich der der Öltropfen wahrscheinlich. Young & Martin (1984) erwägen die Möglichkeit, dass Öltropfen als eine Art Mikrolinsen dienen, um das einfallende Licht auf die Außenglieder zu fokussieren. Die Variabilität des Inhaltes bei Öltropfen (unterschiedliche Farben!) und Ellipsosomen deutet jedoch eher auf eine Rolle als Mikrofilter hin, der ein bestimmtes Spektrum des zum Außenglied gelangenden Lichtes herausfiltert und so unter Umständen der Kontrastverstärkung oder einer Verbesserung der Wellenlängendiskriminierung dient (McNichol et al. 1978; Avery & Bowmaker 1982; Bowmaker et al. 1997; Novales Flamarique & Hárosi 2000).

5.2 Abhängigkeit der Hell- und Dunkeladaptation von Lichtverhältnissen bzw. endogener Rhythmik und Besonderheiten bei der Dunkel- adaptation

Retinomotorische Bewegungen von Photorezeptoren und Pigmentepithel in Zusammenhang mit der Hell- und Dunkeladaptation von Duplexretinae sind bei Fischen nahezu ausschließlich auf Teleostei beschränkt. Innerhalb dieser Gruppe sind sie allerdings sehr häufig zu beobachten (Ali & Wagner 1975a). Die Retinomotorik erfüllt unterschiedliche Funktionen. Da Knochenfische in der Regel die Menge des Lichteinfalls in das Auge aufgrund des Fehlens

von kontraktile Elementen innerhalb der Iris nicht durch Verengung oder Erweiterung der Pupille regeln können (Fiedler 1991), wird durch eine vitreo-sklerale Verschiebung der Photorezeptoren der den jeweiligen Lichtverhältnissen entsprechenden Rezeptortyp in eine optimale Position innerhalb des Lichtweges gebracht. Ein weiterer Effekt der Verschiebung ist die Abschirmung der äußerst lichtempfindlichen Stäbchen vom direkten Tageslicht (Ali & Wagner 1975a; Douglas 1982). Darüber hinaus ermöglicht die „Ruhestellung“ des gerade nicht benötigten Photorezeptortyps den Abbau sowie die Regeneration von Disks und Sehpigmenten (O'Day & Young 1978). Erreicht werden die Bewegungen der Photorezeptoren durch Verlängerung oder Kontraktion des Myoides, der entsprechende mikrotubuläre und filamentöse Strukturen wie zum Beispiel Aktin beinhaltet (Warren & Burnside 1978; Burnside 1978; Nagle et al. 1986; Pagh-Roehl et al. 1992). Für die Wanderbewegungen der Melanosomen innerhalb der Pigmentepithelausläufer sind wahrscheinlich ebenfalls Mikrotubuli und Mikrofilamente verantwortlich (Klyne & Ali 1981; Ali & Klyne 1985).

Initiation und Art der Ausprägung von retinomotorischen Bewegungen werden durch eine Vielzahl an Faktoren wie zum Beispiel Alter, Hormone, Stress oder Temperatur beeinflusst (Ali 1975; Ali & Klyne 1985), die je nach Art und Lebensweise unterschiedlich stark gewichtet sein können. Die Ergebnisse der Adaptationsexperimente bei *Atherina boyeri* geben Hinweise darauf, dass die photomechanischen Bewegungen bei dieser Art überwiegend lichtinduziert sind. Allerdings spielen auch endogene Faktoren wie z.B. der circadiane Rhythmus eine gewisse, je nach Synchronisationsgrad fördernde oder der Adaptation mehr oder weniger entgegenwirkende Rolle. So ist beispielsweise bei dem bis Mittag in Verdunkelung gehaltenen Exemplar trotz einer Dunkelexposition von 11.5 Stunden keine vollständige typische Dunkeladaptation zu beobachten. Darüber hinaus lassen sich lichtinduzierte retinomotorische Bewegungen bei *Atherina* leichter in Übereinstimmung mit dem diurnalen Rhythmus auslösen, als konträr dazu, wobei eine zum Rhythmus synchron verlaufende Adaptation deutlich schneller abläuft. Unter diesem Gesichtspunkt lassen sich auch zwei fehlgeschlagene Dunkeladaptationsexperimente aus der Vergangenheit erklären. So waren beispielsweise bei einem um 4⁰⁰ morgens präparierten, die ganze Nacht über dunkeladaptierten Individuum bereits einzelne Zapfen nach vitread gewandert. Hierfür kommen zwei mögliche Erklärungen in Betracht. Zum einen könnte die extrem kurze und schwache Belichtung während der Präparation die Wanderung ausgelöst haben, was aufgrund der sehr kurzen Dauer (1-2') eher unwahrscheinlich ist. Wahrscheinlicher dagegen ist, dass

die Zapfen aufgrund des bevorstehenden Sonnenaufgangs konform zum circadianen Rhythmus bereits damit begonnen hatten, sich in Hellposition zu begeben. Bei einem anderen Experiment reichten dagegen um 9³⁰ morgens zwei Stunden in völliger Verdunkelung nicht aus, um auch nur annähernd eine Dunkeladaptation zu erzielen. Douglas & Wagner (1982), Kunz & Ennis (1983), Ali & Klyne (1985), sowie Burnside & Ackland (1984) weisen auf den Einfluss des internen circadianen Rhythmus auf die Retinomotorik z.T. sogar unter Laborbedingungen hin, wobei letztere beim Sonnenbarsch *Lepomis cyanellus* ebenfalls noch vor Sonnenaufgang Zapfen in Hellstellung beobachten konnten.

Eine mögliche Ursache für die „Dominanz“ der Helladaptation (Retina befindet sich bereits vor Sonnenaufgang und auch noch nach Sonnenuntergang in nahezu helladaptiertem Zustand), mag neben endogenen Faktoren auch in einer eventuell höheren Lichtempfindlichkeit des Sehsystems der Fische liegen. Unter Umständen würde dann schon eine sehr geringe Lichtmenge, die dem menschlichen Auge bereits als dunkel erscheint, ausreichen, um die Helladaptation auszulösen, bzw. diese bis in die Dämmerung hinein zu halten. Allerdings ist auch ein funktioneller Zusammenhang denkbar. So könnte der bei *Atherina* während den Dämmerungszeiten zu beobachtende „beinahe“ helladaptierte Zustand mit einem sowohl funktionsbereiten skotopischen als auch photopischen System eher den Anforderungen des Sehens im Zwielflicht der Dämmerung entsprechen, als es der komplett dunkeladaptierte Zustand allein ermöglichen würde, zumal das die Stäbchen abschirmende Pigmentepithel im Laufe der Dunkeladaptation zuerst auf die wechselnden Lichtbedingungen reagiert und sich nach skleral zurückzieht. So sind die noch skleral liegenden Stäbchen nicht mehr optisch isoliert und werden durch die bereits relativ niedrigen Lichtintensitäten auch nicht geblendet. Beim umgekehrt ablaufenden Adaptationsprozess von dunkel nach hell dagegen behindern die beginnenden Ausläufer des später als die Photorezeptoren reagierenden Pigmentepithels den Photonenfluss noch nicht, sodass die bereits skleraler stehenden Stäbchen noch eine ausreichende Menge an Lichtquanten erhalten. Dabei kann nicht ausgeschlossen werden, dass auch bei *Atherina* bestimmte Zapfentypen wie beispielsweise die als erstes nach vitread wandernden Zapfen, einen Beitrag zum Dämmerungssehen leisten.

Die unterschiedliche Reaktionsreihenfolge von Zapfen und Pigmentepithel im Laufe von Hell- und Dunkeladaptation beim Ährenfisch schließen einen induzierenden oder steuernden Einfluss von Seiten des Pigmentepithels durch eine passive Bewegung der Photorezeptoren (Couillard 1975) aus. Dagegen gibt es Hinweise darauf, dass die Kontraktion von Zapfen im

Rahmen der Helladaptation indirekt über einen in seinen Einzelheiten bislang noch weitgehend unbekanntem Mechanismus durch Lichtabsorption in Stäbchen induziert wird, wie es bei *Aequidens pulcher* der Fall ist (Kirsch et al. 1989). Bei manchen Arten kann die Induktion allerdings auch direkt, durch eine der spektralen Empfindlichkeit des Zapfens entsprechende Wellenlänge erfolgen, wie es für den Katzenwels *Kryptopterus bicirrhis* von Douglas und Wagner (1984) beschrieben wurde. Sowohl die morphologischen als auch die physiologischen Voraussetzungen für eine Zapfen-Stäbchen Interaktion wären hierbei vorhanden (Kirsch et al. 1989). Für eine Induktion durch Stäbchen spräche auch die Tatsache, dass die Retinae vieler juveniler Teleostier so lange sie nur einen Photorezeptortyp aufweisen, der in der Regel eher Zapfen ähnelt, keine Retinomotorik zeigen. Erst nach Ausdifferenzierung der Stäbchen treten die typischen photomechanischen Bewegungen auf (Ali 1975; Ali & Wagner 1975a). Darüber hinaus erweist sich das Aktionsspektrum des Pigmentepithels dem Absorptionsmaximum des skotopischen Systems als sehr ähnlich, was ebenfalls auf eine auslösende bzw. regulierende Rolle der Stäbchen hindeutet (Liebmann et al. 1969; Ali 1975; Kirsch et al. 1989).

Für eine Induktion von Seiten der Stäbchen spräche auch der Befund, dass bei allen untersuchten dunkeladaptierten Vertretern der Atheriniformes der ventrale Bereich, der sowohl bezüglich der Dichte als auch der relativen Mächtigkeit einen relativ geringen Stäbchenanteil aufweist, nur eine unvollständige Dunkeladaptation zeigt.

Andererseits ist auch zu berücksichtigen, dass bei Vorhandensein nur eines Photorezeptortyps bzw. bei starker Reduzierung eines der Photorezeptortypen schlichtweg die Notwendigkeit retinomotorischer Bewegungen von Zapfen und Stäbchen entfällt.

Indes ist beim Hornhecht in diesem Zusammenhang auch eine funktionelle Interpretation denkbar. Da die ventrale Retina bei Schwachlicht in der Regel den höchsten Lichtintensitäten ausgesetzt ist, könnte der unter diesen Verhältnissen beibehaltene, nahezu helladaptierte Zustand mit einem entsprechenden Mustertyp wie beispielsweise dem bei *Belone* zu beobachtenden verdrehten Reihemuster, die Fische dazu befähigen, auch bei Nacht ihrer Beute nachzustellen. Dies entspräche auch den im Rahmen dieser Untersuchung gemachten persönlichen Beobachtungen. So wurden einige Hornhechte auch deutlich nach Sonnenuntergang gefangen, bzw. bei der Jagd während der Nacht im Bereich von Fischerbooten beobachtet. Demnach könnte Mond- oder Sternenlicht ausreichen, um in der zur Wasseroberfläche blickenden ventralen Retina den nahezu helladaptierten Zustand zu erhalten. Unter diesem Gesichtspunkt erscheint auch die spektrale Empfindlichkeit von

Interesse. Die ventrale Retina von *Belone* beinhaltet eine sehr große Anzahl von Einzelzapfen, die ihr λ_{\max} im mittelwelligen (grünen) und kurzwelligen (blauen) Bereich des Spektrums aufweisen. Dabei fällt auf, dass das Absorptionsmaximum der grünempfindlichen Zapfen praktisch identisch ist mit dem der Stäbchen. Ebenso zeigen auch blauempfindliche Zapfen unter Schwachlichtbedingungen eine weitaus höhere Lichtempfindlichkeit als beispielsweise rot empfindliche Zapfen (Purkinje shift) (Lythgoe 1979), ein Befund, der durch die im Rahmen der NBT-Versuche ermittelten, zur Reizung notwendigen Lichtintensitäten bestätigt wird. Somit besäße auch das photopische System der ventralen Retina rein spektral gesehen eine ausreichende Empfindlichkeit selbst bei niedrigen Lichtintensitäten. Um weitere und gesichertere Aussagen diesbezüglich treffen zu können, wären allerdings weitergehende Untersuchungen notwendig.

Für die deutlich vitrealere Position bestimmter Einzelzapfen verglichen mit der von Doppelzapfen während des dunkeladaptierten Zustandes existieren zwei plausible Erklärungen. Zum einen könnten die beiden unterschiedlichen Zapfentypen rein aus räumlichen Gründen zur optimalen Platzausnutzung in zwei Schichten angeordnet sein. Die zweite Möglichkeit wäre, dass bei einigen Arten die jeweiligen Einzelzapfen in gewisser Weise aktiv am Sehen bei Schwachlicht beteiligt sind und demzufolge eine günstigere Position im Lichtweg einnehmen. Unter Berücksichtigung der spektralen Empfindlichkeiten der Einzelzapfen, deren Sehpigmente überwiegend im mittel- bis kurzwelligen Bereich des Spektrums absorbieren, läge auch dies durchaus im Bereich des Möglichen. Eine Anordnung der unterschiedlichen Zapfentypen in verschiedenen Ebenen während der Dunkeladaptation kann auch bei anderen Teleostern beobachtet werden. So berichtet Kunz (1980), dass beim Guppy die kurzen Einzelzapfen ihre vitreale Position nahe der äußeren Grenzmembran beibehalten, während sich die langen Einzelzapfen nach skleral erstrecken, allerdings nicht so weit wie die Doppelzapfen. Dabei erwägt sie eine funktionelle Bedeutung dieser Anordnung, indem die vitrealen Zapfenellipsoide als optische Lichtleiter für die darüber liegenden Stäbchen dienen.

Das Fehlen von Zapfenmustern im dunkeladaptierten Zustand in bestimmten Regionen bei *Belone*, *Hyporampus* oder *Parexoxoetus* steht im Widerspruch zu den Beobachtungen von Kunz (1980) und Kunz & Ennis (1983). Demnach zeigen die Retinabereiche bei *Poecilia reticulata*, die im helladaptierten Zustand ein Viereckmuster aufweisen im dunkeladaptierten Zustand stets reine Reihenumuster. Dies gilt für o. g. Vertreter jedoch nur in wenigen Regionen. Eine vom Adaptationszustand des Auges unabhängige Anordnung der Zapfen ist

hingegen im Bereich der äußeren Körnerschicht zu beobachten. Während die Zapfen sich offensichtlich mit der Myoidverlängerung im Laufe der retinomotorischen Bewegung um ihre Längsachse verdrehen können und somit die Muster auf Ellipsoidebene einer periodischen Veränderung ausgesetzt sind, behalten die Zapfennuclei stets ihre feste Position bei. Dies ist wahrscheinlich den stabilisierenden Fortsätzen der Müllerzellen zu verdanken, die im Bereich der äußeren Grenzmembran auf Höhe der Zapfenkerne in Kontakt mit den Photorezeptoren treten (Burnside 1978; Kunz 1980). Entsprechende Befunde finden sich auch bei anderen Teleostern. So beschreiben beispielsweise Kunz (1983) sowie Wahl (1994) eine ähnliche, durch Verdrehung um die Längsachse hervorgerufene periodische Musterveränderung beim Guppy, respektive dem nordamerikanischen Zander. Darüber hinaus weisen Engström (1963a) bei Lippfischen sowie Kunz (1980) beim Guppy darauf hin, dass das auf Kernebene zu beobachtende Zapfenmosaik dem im helladaptierten Zustand auf Ellipsoidniveau beobachteten Muster in der jeweiligen Retinaregion entspricht. Allerdings stellt die circadiane periodische Veränderung der Zapfenmuster kein gemeinsames Merkmal von Knochenfischen dar. So ist beispielsweise beim Piranha *Serrasalmus spilopleura* kein Zusammenhang zwischen Lichtintensität und Zapfenmuster festzustellen (Rossetto et al. 1992). Auch Kunz et al. (1983) sowie Braekevelt et al. (1998) konnten bei der überwiegend dämmerungsaktiven Vipernqueise *Trachinus vipera* bzw. beim Buntbarsch *Oreochromis niloticus* keine Veränderung des Zapfenmusters in Abhängigkeit der Lichtverhältnisse erkennen. Diese Beobachtung steht dabei in direktem Zusammenhang mit dem Fehlen einer Doppelzapfenverlängerung bei *Trachinus*, respektive jeglicher Zapfenverlängerung bei *Oreochromis* im Laufe der Dunkeladaptation.

5.3 Sonderstrukturen im Augenbinnenraum

Der überwiegende Teil der in dieser Arbeit untersuchten Vertreter der Exocoetoidei weist eine auffällige Struktur im Augenbinnenraum auf, die den Angehörigen der Atherinoidei und Cyprinodontoidei fehlt. Bei den fliegenden Fischen und Halbschnäblern handelt es sich dabei um einen mehr oder weniger stark pigmentierten, in die Augenkammer ragenden Zapfen, wie er bereits von Hanyu (1959) bei *Exocoetus volitans* und *Hemiramphus sajori* beschrieben worden ist. Die Süßwasserart *Dermogenys pusillus* nimmt allerdings aufgrund ihrer anemonenartigen kranzförmigen Anordnung von pigmentierten Ausläufern, möglicherweise

Blutgefäßen, dem reich verzweigten Netz an unpigmentierten Blutgefäßen anstelle eines pigmentierten Zapfens und dem offensichtlichen Fehlen des Linsenmuskels eine Sonderstellung unter den Hemiramphidae ein. Eine Rückbildung des Linsenmuskels tritt innerhalb der Teleostei hin und wieder auf. So besitzen der Wels *Silurus glanis* und der europäische Flußaal *Anguilla anguilla* lediglich einen rudimentären Linsenmuskel, beim Meeraal *Conger conger* fehlt er gänzlich (Fiedler 1991).

Horizontale, pigmentierte, flächige Strukturen im Augenbinnenraum lassen sich ausschließlich bei *Scomberesox saurus* und, mit Ausnahme von *P. angusticeps* und *X. cancila*, zweier Süßwasserformen, bei allen übrigen untersuchten marinen und limnischen Angehörigen der Hornhechte beobachten. Hanyu (1959) erwähnt bei *Ablennes hians*, einem weiteren Vertreter der Belonidae, einen horizontalen, stark pigmentierten „dorsalen Anhang“. Er entspricht offensichtlich dem intraokularen Septum, das bei den im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Belonidae auftritt. Eine ähnliche Struktur wurde bislang nur von Schwartz (1971), Saidel & Braford (1985) und Saidel (1987) für *Pantodon buchholzi* und andere Osteoglossidae, einer Knochenfischfamilie mit relativ ursprünglichen Merkmalen, beschrieben, deren Vertreter ebenfalls in Oberflächennähe leben.

Ihre relative Position im Auge, der gemeinsame Ursprung im blinden Fleck und nicht zuletzt die ähnliche Feinstruktur mit zahlreichen pigmentepithelähnlichen Zellen, Melaningranula, Blutgefäßen und kollagenfaserhaltigem Bindegewebe machen einen chorioidalen Ursprung von pigmentiertem Zapfen und intraokularem Septum wahrscheinlich. Möglicherweise stellen sie einen modifizierten Processus falciformis dar. Dabei handelt es sich um einen feinen, bei vielen Teleostiern zu beobachtenden Ausläufer der Chorioidea, der durch den fötalen Augenspalt in die Augenkammer eindringt und sich bis zum Linsenmuskel erstreckt (Locket 1977; Fiedler 1991). Dafür sprächen auch die Blutgefäße, die sowohl das intraokulare Septum als auch den pigmentierten Zapfen durchlaufen. Hinsichtlich seiner Struktur sowie seiner Organisation weist der P. falciformis zwischen den verschiedenen Arten und Familien eine große Diversität von Merkmalsausprägungen auf (Hanyu 1959).

Hierbei stellt sich die Frage nach der Funktion der pigmentierten Strukturen im Augenbinnenraum der Exocoetidae. Der P. falciformis gilt sowohl als homolog zum Conus papillaris, der bei verschiedenen Reptilien zu beobachten ist, als auch zum Pecten oculi, der bei einigen Vogelarten auftritt. Diesen beiden Organen wird eine nutritive Funktion zugeschrieben (Braekevelt 1989, 1994; Braekevelt & Richardson 1996). Der pigmentierte Zapfen der Exocoetidae und Hemiramphidae ist sowohl in Aussehen, Position und

Feinstruktur dem *C. papillaris* relativ ähnlich und besitzt möglicherweise eine ähnliche Aufgabe. Jedoch lassen sich die auffällige Form und Ausdehnung des intraokularen Septums nicht ausreichend und ausschließlich mit nutritiver Funktion erklären. Silver & Sapiro (1981) diskutieren u.a. die mögliche Einflussnahme pigmentierter Gewebe auf die retinale Organisation. Eine ähnliche Funktion kommt für das intraokulare Septum jedoch nicht in Betracht, da diese Struktur zwei Süßwasserformen der Belonidae gänzlich fehlt. Angesichts der Wichtigkeit eines solch elementaren Prozesses wie der Retinaorganisation ist eine partielle Nichtausbildung oder gar ein sekundärer Verlust eines derartigen, möglichen Steuerelementes wenig wahrscheinlich.

Auf den ersten Blick erscheint der Besitz einer horizontal verlaufenden vorhangähnlichen Struktur innerhalb der Augenkammer, die die ventrale Retina mehr oder weniger überspannt und nahezu lichtundurchlässig ist, der Funktionalität eines Auges eher abträglich. Unter bestimmten Voraussetzungen jedoch könnte ein solcher „Vorhang“ das Sehen unter Wasser verbessern, wie am Beispiel von *B. belone* dargelegt werden soll.

Wie bereits in Kapitel 4.2.2 und 4.2.3.1 erwähnt, teilt das intraokulare Septum die Retina in zwei morphologisch verschiedene Bereiche. Dabei besitzt die dünnere ventrale Retina im Vergleich zur dickeren dorsalen weitaus höhere Doppelzapfendichten sowie ein Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis von 1:1 gegenüber 2:1 dorsal. Ebenso weisen die ventralen Zapfen deutlich geringere Außenglied- und Ellipsoiddurchmesser auf als ventral. Diese und weitere Besonderheiten der ventralen Retina wurden bereits in Kapitel 5.1.1 in Zusammenhang mit der Verbesserung des Auflösungsvermögens und der Verarbeitung von höheren Lichtintensitäten diskutiert. Mit Sicherheit spielt die ventrale Retinaregion, die visuelle Reize aus dorsaler Richtung, also aus Richtung der Wasseroberfläche her kommend, verarbeitet, bei der optischen Wahrnehmung vieler Exocoetoidei eine wichtige Rolle.

In ruhigem klarem Wasser nahe der Oberfläche existiert eine relativ scharfe Grenze zwischen dem Bereich hoher Lichtintensitäten innerhalb des Snellius'schen Fensters und deutlich niedrigeren Intensitäten außerhalb. Diese fällt mit dem sich nach dem Snellius'schen Brechungsgesetz berechnenden Grenzwinkel für Totalreflexion zusammen. Das bedeutet, dass Lichtstrahlen unter einem Einfallswinkel von $>48.5^\circ$ an der Unterseite der Wasseroberfläche ins Wasser zurück totalreflektiert werden (Lythgoe 1979) (vgl. Kap. 2.3).

Ein Vergleich des Strahlenganges im dioptrischen Apparat eines Knochenfischauges, der von dorsal her einfallendes Licht auf die ventrale und von lateral her einfallendes Licht auf die zentrale Retina fokussiert, mit den morphologischen Befunden lässt die Schlussfolgerung zu,

dass die ventrale Retina auf hohe Lichtintensitäten innerhalb des Snellius'schen Fensters spezialisiert ist, die restlichen Regionen dagegen auf das Sehen bei niedrigeren Lichtintensitäten innerhalb des verbleibenden Sehfeldes. Das zwischen beiden Retinazonen liegende intraokulare Septum absorbiert dagegen Lichtreize aus dem Grenzbereich des Snellius'schen Fensters. Seine Funktion könnte somit als eine Art Schild angesehen werden, der zwei morphologisch verschiedene Regionen trennt (Abb. 61B).

Bei *P. buchholzi*, einer direkt unter und häufig sogar über der Wasseroberfläche jagenden Spezies, äußert Schwartz (1971) die Vermutung, dass es der Vorhang dem Fisch ermöglicht, mit seiner spezialisierten ventralen Retina innerhalb des Snellius'schen Fensters zur Beutelokalisation durch die Wasseroberfläche zu blicken. *B. belone* jagt jedoch, wie generell alle Hornhechte, ausschließlich unter Wasser und muss demzufolge in der Lage sein, vorbeischwimmende Schwarmfische in der Wassersäule auch gegen den hellen Hintergrund des Snellius'schen Fensters zu erkennen und zu fixieren (Abb. 61A), wofür die ventrale bis ventro-temporale Retina mit ihren relativ kleinen Zapfen und hohen Dichten besonders geeignet erscheint. Im Grenzbereich des Snellius'schen Fensters erfahren die Lichtbedingungen jedoch abrupte Veränderungen. Hier setzt an der entsprechenden Stelle der Retina, die die Lichtreize aus gerade diesem Grenzbereich verarbeitet, bei *B. belone* der Vorhang an. Schwartz (1971) äußert darüber hinaus die Vorstellung, dass das Septum bei *P. buchholzi* das Sehfeld zweiteilt, wobei die Wasseroberfläche direkt auf das Septum abgebildet wird. Eine Erhöhung der Photorezeptorempfindlichkeit und damit eine Verbesserung des Sehens im Grenzbereich des Snellius'schen Fensters vorausgesetzt, lässt sich für *B. belone* die Schlussfolgerung ziehen, dass es der Vorhang den Lichtreizen erlaubt, ohne Störung die adäquate Retinaregion zu erreichen und gleichzeitig den Bereich der dorsalen lichtempfindlicheren Retina vor zu starken Lichtintensitäten schützt, der die visuellen Reize aus dem Grenzbereich des Snellius'schen Fensters verarbeitet (Abb. 61A,B). Somit wird die Blendung eines nicht unerheblichen Teils der Retina minimiert.

Ebenfalls als Anpassung zur Vermeidung von Blendung einer bestimmten Retinaregion könnte der bei starker Lichteinstrahlung auftretende dorsale Irislappen von *D. pusillus* gedeutet werden, der das Auge bis auf einen sehr schmalen Spalt verschließen kann und somit die ventrale Retina vor zu hohen Lichtintensitäten von dorsad her schützt.

Beispiele für weitere Anpassungen an das Sehen im Bereich des Snellius'schen Fensters finden sich in Horváth & Varjú (1995) für die Garnele *Palaemonetes vulgaris* und die Regenbogenforelle *Oncorhynchus mykiss*. Eine Teilung der Retina in verschiedene Bereiche,

nicht nur aufgrund von regionalen Unterschieden durch variierende Photorezeptortypen oder Muster, sondern aufgrund der Ausbildung spezieller Strukturen im Auge, wurde auch bei Tiefseefischen beobachtet, beispielsweise bei den Scopelarchidae (Lockett 1971; Collin et al. 1998) sowie beim Vieraugenfisch *Anableps anableps* (Borwein & Hollenberg 1973). Eine ergänzende, nicht zu unterschätzende Funktion eines horizontalen Vorhanges könnte auch die Absorption von störendem Streulicht sein. Gerade der kurzwellige, blaue bis violette Bereich des Spektrums wird sowohl im Wasser als auch innerhalb des Auges besonders stark gestreut. Da aber die maximale Empfindlichkeit eines Teils der in der ventralen Region außergewöhnlich häufig vorkommenden Einzelzapfen (1:1-Verhältnis!) bei *B. belone* im Bereich von 422nm (blau!) liegt, würde kurzwelliges Streulicht innerhalb des Auges die Abbildungsqualität in einer Retinaregion verschlechtern, die visuelle Reize aus einer der Hauptsehrichtungen verarbeitet. Eine ähnliche ergänzende streulichtabsorbierende Funktion des Septums ziehen Saidel & Braford (1985) bei verschiedenen Vertretern der Osteoglossidae in Betracht. Die Entwicklung von Mechanismen zur Streulichtreduzierung, die der qualitativen Verbesserung der optischen Abbildung dient, ist bei vielen Teleostiergruppen zu beobachten. So weisen beispielsweise viele in höheren Wasserschichten lebende Fischarten oder Korallenfische, wie zum Beispiel Papageien-, Drücker- oder Lippfische, Einlagerungen von gelben Pigmenten in Cornea oder Linse auf, die dadurch einen Gelbfilter darstellen, der den kurzwelligen Anteil des in das Auge einfallenden Spektrums reduziert (Ali & Klyne 1985; Fernald 1988). Weitere Strukturen, deren Funktion in Zusammenhang mit der Absorption von kurzwelligem Licht und damit der qualitativen Veränderung des einfallenden Lichtes diskutiert werden sind Ellipsosomen, die bei *Anableps anableps* beispielsweise einen relativ schmalen Bereich des Spektrums um 415nm herausfiltern (Avery & Bowmaker 1982; Bowmaker 1984) (vgl. Kap. 5.1.4).

Einen plausiblen Grund für das Fehlen des intraokularen Septums bei *P. angusticeps* und *X. cancila* lässt sich nicht ohne weiteres finden, da sie die gleiche räuberische Ernährungsweise besitzen wie ihre Verwandten. Möglicherweise unterscheiden sich jedoch die Lichtbedingungen in ihrem Habitat von denen der übrigen limnischen und marinen Formen dahingehend, dass sich die Ausbildung eines Blend- oder Streulichtschutzes erübrigt. *P. angusticeps* kommt im Einzugsgebiet des Parana vor, eines äußerst schwebstoffreichen und damit trüben Gewässers, das selbst in Oberflächennähe keine großen Lichtintensitäten aufweisen dürfte. Unter diesen Bedingungen ist das Snellius'sche Fenster nur äußerst

schwach und undeutlich zu sehen. Dementsprechend wäre eine Anpassung an das Sehen im Grenzbereich dieses Fensters auch nicht notwendig.

Spektrale Untersuchungen von Levine & McNichol (1979) an der Retina von *X. cancellus* (*cancila?*) zeigen zudem, dass diese Art keinerlei kurzwellen-, bzw. blauempfindliche Zapfentypen besitzt, was eine Vorrichtung zur Streulichtabsorption schlichtweg überflüssig machen würde. Um diese Frage zu klären wäre es notwendig, die spektrale Empfindlichkeit der Photorezeptoren der übrigen Belonidae sowie von *S. saurus* zu bestimmen, um so eine eventuelle Korrelation zwischen Blauzapfen und intraokularem Septum sicher zu belegen. *P. buchholzi* besitzt zwar eine Einzelzapfenempfindlichkeit von 503nm, die damit im Übergangsbereich von mittel- zu kurzwelligem Licht liegt, von einer typischen Kurzwellenempfindlichkeit, wie sie mit 422nm bei *B. belone* zu beobachten ist, unterscheidet sie sich jedoch relativ deutlich.

Abschließend soll noch einmal betont werden, dass die beiden Ordnungen in denen horizontale Septen im Augeninnenraum beobachtet werden können, zwei verwandtschaftlich voneinander völlig unabhängige Gruppen repräsentieren. Übereinstimmungen ergeben sich lediglich aus der Lebensweise als direkt in Oberflächennähe lebende Vertreter, den damit verbundenen Lichtverhältnissen im Habitat und den daraus resultierenden Einflüssen, die auf das Sehsystem einwirken. Aus diesem Grund ist wahrscheinlich, dass das intraokulare Septum in beiden Gruppen unabhängig voneinander aus dem *P. falciformis* hervorgegangen ist und eine Anpassung an die im Habitat vorherrschenden Lichtbedingungen darstellt.

5.4 Spektrale Analyse der Retina

5.4.1 Zapfenmorphologie und Absorptionsmaximum

In vielen vor allem älteren Arbeiten stützt sich die Photorezeptor-, insbesondere die Zapfennomenklatur auf rein morphologische Kriterien, wobei keine festgelegte einheitliche Namensgebung existiert. Vielmehr tritt eine Vielzahl an Bezeichnungen auf, die von verschiedenen Autoren eingeführt wurden und den Leser bisweilen eher verwirren, als Klarheit zu schaffen. So werden gepaarte Zellen generell als Doppelzapfen („double Cones“) bezeichnet (Engström 1963b; Kunz 1980), wobei häufig unterschieden wird, ob die beiden Partner morphologisch identisch sind („equal double Cones“, „twin Cones“, gleiche

Doppelzapfen, Zwillingszapfen) oder verschieden („unequal double Cones“, ungleiche Doppelzapfen) (Friis 1879; Müller 1952; Lyall 1957b; Engström 1961, 1963a; Anctil & Ali 1970; Ali & Anctil 1976). Darüber hinaus wird ebenfalls auf rein morphologischer Ebene zwischen sogenannten langen Einzelzapfen („long oder large single Cones“) und kurzen Einzelzapfen („short oder small single Cones“) unterschieden, wobei bisweilen die langen Einzelzapfen nach ihrer Position im Viereckmuster auch als zentrale Einzelzapfen („central single Cones“) oder Innenzapfen bezeichnet werden und die kurzen Einzelzapfen als Eckzapfen oder Innenzapfen („additional Cones“ oder „corner Cones“) (Müller 1952; Lyall 1957b; Engström 1963b; Bowmaker & Kunz 1987).

Vergleicht man nun bei den im Rahmen dieser Arbeit auch mikrospektrophotometrisch untersuchten Arten die morphologischen mit den spektralen Befunden, so ist festzustellen, dass bei allen Vertretern *morphologisch* gesehen sowohl gleiche als auch ungleiche Doppelzapfen vorkommen, auf *spektraler* Ebene dagegen ausschließlich ungleiche Doppelzapfen beobachtet werden können, deren Partner stets eine unterschiedliche spektrale Empfindlichkeit aufweisen. Das bedeutet, dass auch morphologisch identisch erscheinende Doppelzapfenpartner spektral gesehen „ungleich“ sein können. Zu einem ähnlichen Schluss kommen Loew & Lythgoe (1978), Levine & MacNichol (1979) sowie Levine et al. (1979), wobei die ersteren beiden wiederum zwei unterschiedliche Alternativen zur Nomenklatur vorschlagen. Um eine Vergleichbarkeit von Ergebnissen neuerer Untersuchungen mit denen älterer Arbeiten zu gewährleisten ist es jedoch auch durchaus möglich, die bisher verwendeten Bezeichnungen beizubehalten. Es muss allerdings unmissverständlich klar gemacht werden, ob die Namensgebung auf morphologischer oder spektraler Analyse basiert, um Missverständnisse, wie sie in der Vergangenheit öfter aufgetreten sind, zu vermeiden.

Eine weitere Problematik betrifft den Zusammenhang zwischen Morphologie und spektraler Empfindlichkeit bei Einzelzapfen. In Kapitel 4.5.1 des Ergebnisteils wird bewusst eine Auflistung der gemessenen Spektren getrennt nach den verschiedenen Einzelzapfentypen vermieden. Bei *M. maccullochi* beispielsweise, der morphologisch betrachtet nur einen Einzelzapfentyp, nämlich mittlere Einzelzapfen, besitzt, lassen sich spektral gesehen vier verschiedene Einzelzapfentypen klassifizieren, deren Empfindlichkeiten sich vom UV-Bereich bis in den mittelwelligen (grünen) Bereich erstrecken. Ebenso treten bei *B. belone* zwei verschiedene spektrale Klassen von morphologisch gleich erscheinenden, langen Einzelzapfen auf. Somit ist es bei den Ährenfischartigen nicht möglich, ohne weiteres Rückschlüsse vom morphologischen Erscheinungsbild auf die spektrale Empfindlichkeit der

Einzelzapfen zu ziehen, wie es bei anderen Arten, wie zum Beispiel der Bachforelle *Salmo trutta* (Bowmaker & Kunz 1987), dem Goldfisch *Carassius auratus* oder der Rotfeder *Scardinius erythrophthalmus* (Loew & Lythgoe 1978) möglich ist. Dementsprechend muss auch generell die Möglichkeit in Frage gestellt werden, die spektrale Empfindlichkeit von Einzelzapfen aufgrund von Erfahrungswerten anhand der Position im Muster zu bestimmen sowie interspezifisch zu extrapolieren, wie es von Loew & Lythgoe (1978) in Erwägung gezogen wurde. Neben dem bereits erwähnten Nachteil, dass morphologisch identisch erscheinende aber spektral verschiedene Photorezeptortypen fälschlicherweise zu einer spektralen Klasse zusammengefasst werden könnten, bestünde bei Extrapolation die Gefahr, dass relativ selten auftretende Einzelzapfentypen, die kein regelmäßiges Musterelement bilden, nicht erfasst würden. Zu groß sind häufig sowohl die morphologischen als auch die spektralen Unterschiede nicht nur zwischen den einzelnen Familien, sondern bisweilen auch zwischen verschiedenen Gattungen.

Zwar offenbaren die NBT-Färbungen bei *Melanotaenia* eine sehr regelmäßige Verteilung der unterschiedlichen spektralen Zapfentypen, insbesondere der Doppelzapfen, allerdings sollte dabei berücksichtigt werden, dass die Verteilung der verschiedenen Zapfentypen sehr stark von der jeweiligen Retinaregion abhängig ist. Darüber hinaus ist es aufgrund des relativ breiten Verlaufs der Absorptionskurven von Sehpigmenten mit der NBT-Methode nicht möglich Zapfentypen zu unterscheiden, deren Absorptionsmaxima relativ nah beieinander liegen. Dadurch lässt sich auch die große Anzahl an positiv auf 442nm reagierenden Einzelzapfen bei dieser Art erklären.

5.4.2 Chromophore Gruppe

Die bei den Atheriniformes vorkommenden Sehpigmente lassen sich bezüglich ihrer chromophoren Gruppen nicht vollständig klassifizieren. Allein aus dem Verlauf der Absorptionskurven können aufgrund der teilweise relativ eng beieinander liegenden Werte keine sicheren Erkenntnisse über die genaue Zusammensetzung der Pigmente gewonnen werden. Für eine genauere Untersuchung des Chromophors wären zahlreiche spezifische Messungen mit Hilfe von partieller Bleichung und weitaus größere Probenumfänge nötig gewesen. Trotzdem geben Lage und Verteilung der einzelnen Absorptionsmaxima erste Hinweise auf die Natur der chromophoren Gruppe.

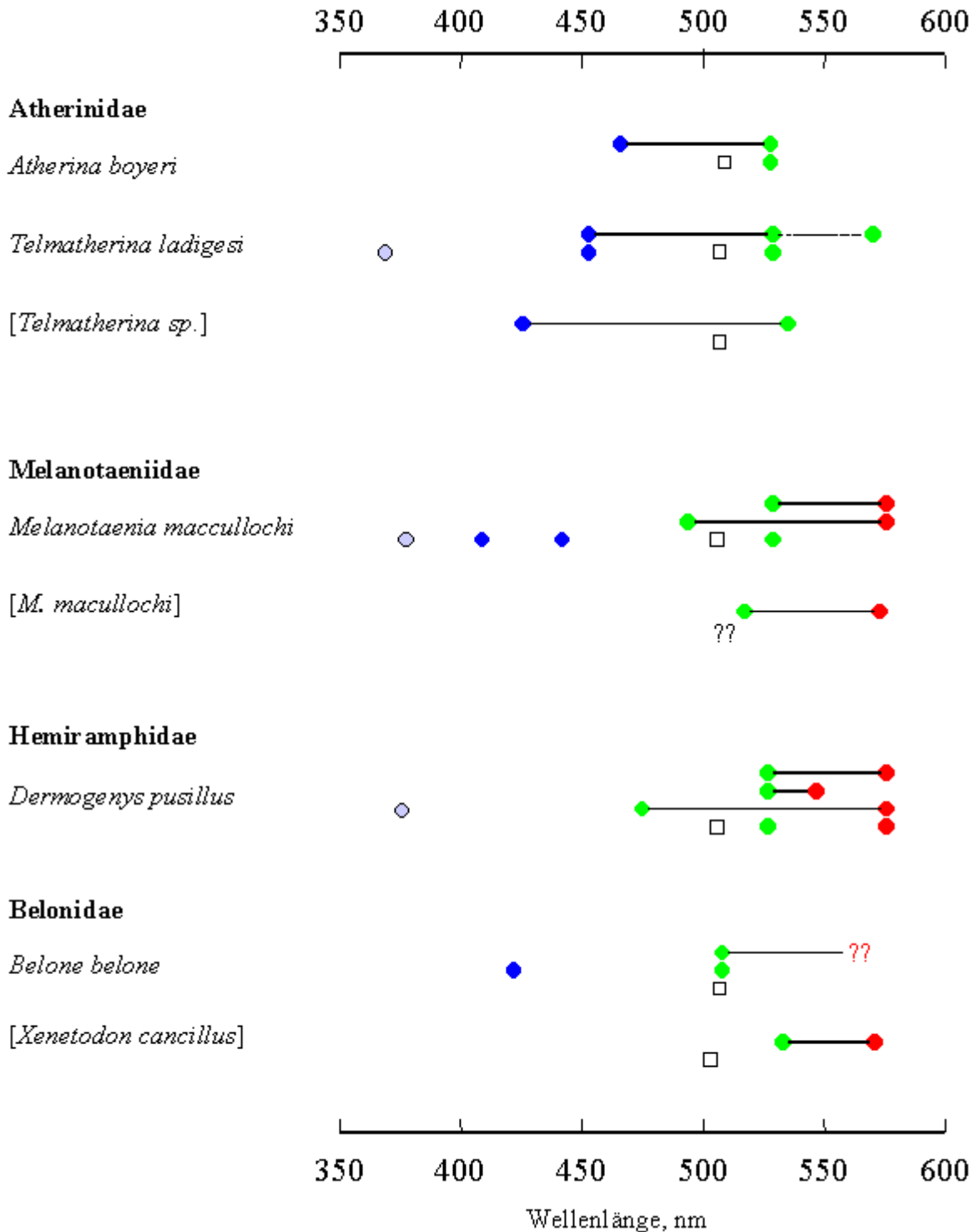


Abb. 62: Graphische vergleichende Darstellung der durch MSP ermittelten spektralen Empfindlichkeiten bei ausgewählten Vertretern der Atheriniformes. Die in eckigen Klammern aufgeführten Namen stellen drei von Levine & McNichol (1979) untersuchte Arten dar.

Die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Süßwasserarten *D. pusillus* und *M. maccullochi* besitzen höchstwahrscheinlich, zumindest in einigen Regionen, Mischungen aus den auf Vitamin A₁ basierenden Rhodopsinen und den auf Vitamin A₂ basierenden Porphyropsinen. Rhodopsin-Porphyropsin-Mischungen sind dadurch charakterisiert, dass beide Pigmentgruppen dasselbe Opsin teilen und sich lediglich in der Natur ihrer chromophoren Gruppe unterscheiden. Dafür spräche, dass sich das Absorptionsmaximum der LWS-Zapfen um 575nm bewegt. Im allgemeinen beträgt die maximale Empfindlichkeit typischer reiner A₁-Pigmente im LWS-Bereich höchstens 565nm. Andererseits ist es auch unwahrscheinlich, dass reine A₂-Pigmente vorliegen, da dies in der Regel das Absorptionsmaximum des jeweiligen Sehpigmentes in den längerwelligen Bereich auf Werte von bis zu 620nm verschieben würde. Diese „Grenzwerte“ gelten jedoch ausschließlich für LWS-Photorezeptoren (persönliche Mitteilung Prof. Bowmaker).

Die Absorptionsmaxima der marinen Arten *B. belone* und *A. boyeri* deuten an, dass beide Vertreter überwiegend auf Vitamin A₁ basierende Sehpigmente, also Rhodopsine besitzen. Allerdings wäre es bei *B. belone* notwendig, das genaue Absorptionsmaximum des LWS-Pigmentes zu kennen, um ein mögliches Vorhandensein eines A₂-Pigmentes mit Sicherheit ausschließen zu können. Zum anderen besteht bei *A. boyeri* die Möglichkeit, dass das SWS-Pigment auf Vitamin A₂ basiert, da das Absorptionsmaximum mit 466nm im relativ langwelligen Bereich liegt. Insgesamt deckt sich der Befund jedoch weitgehend mit den Ergebnissen von beispielsweise Ali & Heumann (1970), die bei einer Vielzahl von marinen Teleostiern überwiegend Rhodopsine identifizierten.

Eine Sonderstellung innerhalb der Süßwasserarten nimmt *T. ladiges* ein. Aus den Abbildungen 59B und 62 wird deutlich, dass die spektrale Empfindlichkeit des MWS-Pigments (grün) eine gewisse Streuung zeigt, deren Werte sich zwischen 529 und 570nm bewegen. Da die „Eckwerte“ relativ weit auseinander liegen, und sich die gemessenen Absorptionskurven nicht auf einen Wert vereinigen lassen, kann mit ziemlicher Sicherheit davon ausgegangen werden, dass es sich hierbei um zwei getrennte Pigmentpopulationen handelt, wovon die eine mehr im langwelligen Bereich absorbiert, das Spektrum der anderen dagegen mehr in den kürzerwelligen Bereich verschoben ist. Somit besäße *T. ladiges* genau genommen zwei verschiedene MWS-Pigmente, von denen das eine, das 529nm-Pigment, fast ausschließlich auf Vitamin A₁, das andere, das 570nm-Pigment, dagegen fast ausschließlich auf Vitamin A₂ basieren würde. Mischungen aus zwei verschiedenen Pigmentfamilien sind für Süßwasserarten nicht ungewöhnlich. So wiesen Bridges & Yoshikami (1970) für eine

Reihe von Coregonidae (Renken), Salmonidae (Lachse, Forellen und Saiblinge) sowie Thymallidae (Äschen) Rhodopsin-Porphyrpsin-Mischungen in verschiedenen Verhältnissen nach. Die Befunde sprechen dafür, dass bei *T. ladigesi* sogar Variationen innerhalb eines Auges zwischen den verschiedenen Retinaregionen auftreten, mit bestimmten Bereichen, in denen entweder Rhodopsine oder Porphyrpsine dominieren. Um diese Frage zu klären wären allerdings spezielle vergleichende mikrospektrophotometrische Untersuchungen an den verschiedenen Retinaregionen erforderlich. Die Variation der chromophoren Gruppe ist u. a. als Anpassung an die Lichtbedingungen des entsprechenden Gewässertyps anzusehen. Mit Ausnahme der Küstenbereiche oder besonders nährstoffreicher Abschnitte besitzt Meerwasser seine größte Transmission im blauen Bereich des Spektrums. Aus diesem Grund zeigen marine Vertreter in der Regel auch eine eher zum kurzwelligen Bereich des Spektrums hin verschobene Empfindlichkeit und besitzen folglich überwiegend Rhodopsine. In schweb- und nährstoffreichen Gewässern dagegen, wie es Süßwasser in der Regel darstellt, wird der Großteil des kurzwelligen (blauen!) Lichtes, je nach Trübungsgrad unterschiedlich stark, durch z.B. Gelbstoffe absorbiert. Dadurch verschiebt sich die Transmission des Wasserkörpers in solchen Gewässern in den langwelligen (roten) Bereich. Folglich dominiert bei limnischen Vertretern Phorphyropsin, dessen maximale Empfindlichkeit in den roten Bereich des Spektrums verschoben ist (Bridges & Yoshikami 1970; Lythgoe 1979).

Dauerhafte, weiterreichende sowie unabhängige Anpassungen können nur durch Veränderung der Opsinkomponente auf genetischer Ebene durch Mutationen erreicht werden. Die Änderung des Rhodopsin/Porphyrpsinverhältnisses dagegen stellt für das visuelle System eine Möglichkeit dar, relativ schnell auf kurzfristige photische Veränderungen des Lebensraumes im kleineren Rahmen reagieren zu können (Levine & McNichol 1979). Knowles & Dartnall (1977) weisen beispielsweise bei der Rotfeder *Scardinius erythrophthalmus* auf jahreszeitlich bedingte Variationen des Rhodopsin/Porphyrpsinverhältnisses nach, die in Zusammenhang mit der Tageslänge und der Wassertemperatur stehen. Zu einem ähnlichen Ergebnis kamen Muntz & Mouat (1984) bei der Bachforelle *Salmo trutta*. Auch Saszik & Bilotta (1999) stellten beim Zebrafisch *Danio rerio* einen Einfluss der Wassertemperatur auf die Zusammensetzung der Pigmentproportionen fest. Bridges (1972), Munz & McFarland (1977) sowie Archer et al. (1995) weisen auf die Veränderungen der A₁/A₂-Pigmentverhältnisse beim europäischen Flusssaal *Anguilla anguilla* in Zusammenhang mit den durch den katadromen Wanderzyklus bedingten Metamorphosen

hin. Darüber hinaus beeinflussen auch Alter und Hormone die Rhodopsin/Porphyropsinproportion (Kusmic & Gualtieri 2000).

5.4.3 Spektrale Empfindlichkeit der Sehpigmente

Die Beurteilung der spektralen Empfindlichkeit und des Pigmentrepertoires als Ergebnis einer Anpassung an unterschiedliche Umweltbedingungen gestaltet sich als relativ schwierig, da neben ökologischen Faktoren auch das Alter und phylogenetische Aspekte eine Rolle spielen (Bowmaker 1990). Ein weiterer Grund für die Schwierigkeit ist sicherlich die große Anzahl der auf das visuelle System einflussnehmenden ökologischen Faktoren, von denen sich nur wenige ohne größere Schwierigkeiten charakterisieren lassen. Darüber hinaus ist bei Knochenfischen eine Vielzahl an Anpassungen und Entwicklungen verwirklicht, um den Anforderungen des aquatischen Lebensraumes zu genügen, der sich in photischer Hinsicht als äußerst variabel erweist. Zwei wichtige Parameter, die Eigenschaft und Zusammensetzung des photischen Pigmentrepertoires bestimmen, sind sicherlich die Farbe des Wassers im entsprechenden Mikrohabitat, genauer gesagt seine spektrale Zusammensetzung sowie die im Wasser auftretenden Lichtintensitäten (Levine & McNichol 1979). Diese hängen wiederum von weiteren Faktoren ab, wie z.B. der Reinheit des Wassers sowie der Ausgangsintensität und der spektralen Zusammensetzung des in den Wasserkörper einfallenden Lichtes (Levine & McNichol 1979; Lythgoe 1979). Da die Funktionsweise der Sehpigmente weniger der eines Radiometers als der eines Photonenzählers entspricht, führten McFarland & Munz (1975a,b) den sogenannten λ_{p50} -Wert ein, der die Wellenlänge angibt, die die Hälfte der insgesamt in einer bestimmten spektralen Verteilung zwischen 400nm und 700nm vorhandenen Photonen aufweist, um Messungen und Vergleiche auf einer für Sehpigmente relevanteren Ebene zu ermöglichen. Dabei stellte sich heraus, dass die spektrale Zusammensetzung des Hintergrundlichtes in einer gegebenen Tiefe auch von der Blickrichtung des Betrachters abhängt (Munz & McFarland 1977), was die Beurteilung einer Beziehung zwischen Lichtverhältnissen und Sehpigmenten noch zusätzlich erschwert.

Für eine genaue Charakterisierung der im Lebensraum einer bestimmten Atheriniformes-Art vorherrschenden photischen Parameter wären umfangreiche Messungen im Stammgewässer dieser Art, möglicherweise sogar in ganz bestimmten Gewässerabschnitten, notwendig gewesen. Dieses Unterfangen war jedoch aus zeitlichen, technischen und logistischen

Gründen im Rahmen dieser Untersuchung nicht durchführbar. Mit Ausnahme von *A. boyeri* und *B. belone*, die während einzelner Tauchgänge in ihrem natürlichen Habitat beobachtet werden konnten, stützt sich die Beurteilung der Lichtbedingungen bei den tropischen Süßwasserarten auf allgemeine Angaben, die der spärlichen Literatur zu entnehmen waren.

Vorab noch eine kurze Bemerkung zu der in diesem Kapitel als Hauptreferenz verwendete Untersuchung von Levine & McNichol (1979). Es handelt sich hierbei um eine vergleichende Untersuchung, in der die spektrale Empfindlichkeit der Zapfenpigmente bei über 60 Arten, darunter auch *M. maccullochi* und *Telmatherina sp.*, aus elf verschiedenen Ordnungen bestimmt wurde. Allerdings war es zu dieser Zeit aus technischen Gründen noch nicht möglich UV-empfindliche Pigmente nachzuweisen. Aus diesem Grund macht eine neuerliche spektrale Untersuchung dieser beiden Vertreter durchaus Sinn.

5.4.3.1 Lichtbedingungen im Habitat, Verhalten und Absorptionsmaxima der Photorezeptoren

Während sich die Absorptionsmaxima der Stäbchen bei den im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Arten mehr oder weniger konstant um 506nm bewegen, erstreckt sich die Empfindlichkeit des photopischen Systems bei den verschiedenen Vertretern insgesamt gesehen von 369nm bis 576nm. Dabei verteilt sich die spektrale Empfindlichkeit der limnischen Arten über eine wesentlich größere Bandbreite als die der marinen. Bezüglich der Absorptionsmaxima der skotopischen Systeme konnten allerdings keine Unterschiede zwischen den marinen und limnischen Vertretern festgestellt werden.

Die mikrospektrophotometrisch untersuchten Vertreter der Atheriniformes fügen sich nur mit Einschränkungen in bereits bestehende Schemata zur Klassifizierung von Arten bezüglich ihres Zapfenpigmentrepertoires und Lebensraumes ein.

A) Marine Vertreter

A. boyeri und *B. belone* lassen sich im westlichen Mittelmeer etwas mehr als die Hälfte des Jahres über nebeneinander in Küstennähe beobachten. Hierbei bewohnt *B. belone* die obersten Wasserschichten (v. a. direkt an der Oberfläche bis maximal 4m Tiefe), *A. boyeri* dagegen kommt auch noch in etwas tieferen Abschnitten bis ca. 6m Tiefe vor. *Atherina* repräsentiert dabei eine typische diurnale Art, bei *Belone* wurde zusätzlich dazu eine gewisse, im

Widerspruch zu Literaturangaben stehende, Dämmerungs-, bzw. Nachtaktivität beobachtet (siehe Kap. 2.1).

In den Küstenbereichen der Meere dominiert in der Regel grün-blaues Licht, da, mit Ausnahme in Oberflächennähe, sowohl längere als auch kürzere Wellenlängen vom Wasserkörper, bzw. den in ihm enthaltenen Schwebstoffen (Gelbstoffe, Phytoplankton) herausgefiltert werden (Lythgoe 1979; Bowmaker 1990). Dementsprechend zeigt sich *Atherina* mit seinem grün/blauen, dichromatischen Farbsehen an das in seinem Lebensraum vorherrschende Spektrum relativ gut angepasst. Von anderen in ähnlichen Habitaten vorkommenden Vertretern unterscheidet er sich jedoch aufgrund der Tatsache, dass die Sehpigmente zwar ähnliche Absorptionsmaxima wie diese aufweisen, jedoch in anderen Zapfentypen lokalisiert sind. So besitzen bei *Atherina* die Einzelzapfen ihr Absorptionsmaximum im mittelwelligen (grünen) Bereich im Gegensatz zu den sonst zu beobachtenden blauempfindlichen Einzelzapfen. Ebenso weichen die bei *Atherina* ungleichen (grün/blauen) Doppelzapfen von den in der Regel identischen Zwillingzapfen (grün/grün) der anderen Arten ab (vgl. Lythgoe 1984; Bowmaker 1990). Ob allerdings beispielsweise aufgrund von unterschiedlicher Verschaltung ein funktioneller Unterschied zwischen „blauen“ Einzelzapfen sowie „grünen“ Zwillingzapfen einerseits und „grünen“ Einzelzapfen sowie „grün/blauen“ ungleichen Doppelzapfen andererseits besteht, kann an dieser Stelle nicht geklärt werden.

Zusätzlich ist zu berücksichtigen, dass trotz des Fehlens eines typischen LWS-Pigmentes durchaus eine gewisse Langwellenempfindlichkeit bestehen kann, da die Angaben der spektralen Empfindlichkeiten sich auf Absorptionsmaxima berufen. Folglich kann sich die Empfindlichkeit eines MWS-Pigmentes aufgrund des breiten Verlaufs seiner Absorptionskurve bis in den roten Bereich des Spektrums erstrecken, in dem es dann, allerdings mit zunehmender Abschwächung absorbiert.

In spektraler Hinsicht unterscheidet sich *B. belone* in zwei wesentlichen Punkten von *A. boyeri*. Zum einen besitzt er aufgrund seiner Blau-, Grün-, und höchstwahrscheinlich auch Rotempfindlichkeit ein trichromatisches Sehen, zum anderen sind die Absorptionsmaxima der entsprechenden Pigmentgruppen, verglichen mit denen von *Atherina*, deutlich in den kürzerwelligen Bereich des Spektrums verschoben.

B. belone weicht aufgrund seiner Lebensweise von den in früheren Arbeiten untersuchten marinen Arten deutlich ab. So verbringt er den Winter über auf dem offenen Meer im Pelagial, wobei spekuliert wird, dass er während dieser Zeit tiefere Wasserschichten aufsucht.

Von Frühjahr bis Herbst bewohnt er den Oberflächenbereich in Küstennähe, einen hinsichtlich seiner photischen Bedingungen relativ extremen Lebensraum (Bauchot 1987). An der Wasseroberfläche präsentiert sich das einfallende Licht weitgehend unbeeinflusst von Absorption und Streuung, sodass in dieser Zone eine relativ große spektrale Bandbreite vom UV- bis in den langwelligen Bereich in Verbindung mit hohen Lichtintensitäten erwartet werden kann. Dementsprechend ist auch das kurze (blaue) und lange (rote) Spektrum ausreichend vertreten. Somit wäre eine Erweiterung der spektralen Empfindlichkeit sowohl in den kurzwelligen als auch in den langwelligen Bereich des Spektrums durchaus sinnvoll. Einen weiteren Grund für die mit 422nm relativ kurzwellige spektrale Empfindlichkeit des SWS-Pigmentes, verglichen mit der anderer küstennah aber tiefer lebenden Arten (440-460nm), stellt möglicherweise die zum Teil pelagische Lebensweise von *Belone* dar, da auf dem offenen Meer die spektrale Zusammensetzung des Lichtes, aufgrund des weitgehenden Fehlens von blaulichtabsorbierenden Schwebstoffen, deutlich in den kürzerwelligen (blauen) Bereich des Spektrums verschoben ist (Bowmaker 1990).

Generell als Besonderheit ist das Vorkommen von LWS-Pigmenten bei marinen Teleostei anzusehen. Üblicherweise fehlen marinen Arten aufgrund ihres überwiegend von blauem Licht dominierten Lebensraumes entsprechende langwellige Empfindlichkeiten. Eine Ausnahme hierzu stellen die von Levine & McNichol (1979) erwähnten Heringsarten *Brevoortia tyrannus* und *Pomolobus pseudoharengus* sowie die von Novales Flamarique & Hárosi (1999) untersuchten *Menidia menidia* (Atherinidae) und *Alosa aestivalis* (Clupeidae) dar, wobei jedoch in keiner von beiden Arbeiten auf eine mögliche Funktion dieses Pigmenttyps eingegangen wird. Möglicherweise stellt das Vorhandensein eines LWS-ähnlichen Pigmentes bei *Belone* eine Anpassung an die mitunter zu beobachtende Dämmerungs-, und Nachtaktivität oder zumindest an seine bevorzugte, aufgrund des niedrigen Sonnenstandes von langwelligem (rotem) Licht dominierte Jagdzeit am frühen Morgen oder frühen Abend dar. In einem ähnlichen Zusammenhang werden auch die allerdings noch etwas mehr im längerwelligen Bereich des Spektrums absorbierenden LWS-Pigmente typischer dämmerungsaktiver Süßwasserfische mittlerer Wasserschichten diskutiert (Levine & McNichol 1979; Bowmaker 1990). Für eine Anpassung an das Sehen im Tag/Nacht-Übergangsbereich spräche auch die nahezu identische spektrale Empfindlichkeit von Stäbchen und MWS-Zapfen beim Hornhecht, ein Befund, der ebenfalls bei vielen dämmerungsaktiven Süßwasserfischen zu beobachten ist (Levine & McNichol 1979; Bowmaker 1990). Allerdings muss betont werden, dass es sich bei *Belone* keinesfalls um

einen nachtaktiven Vertreter im klassischen Sinne handelt. Aus spektraler Sicht fehlen ihm auch die dafür typischen LWS-Zapfen mit einer spektralen Empfindlichkeit von 600nm und mehr. Interessanterweise zeigen auch beim Knochenzüngler *P. buchholzi*, einer Art die sowohl morphologisch als auch bezüglich des Mikrohabitats einige Gemeinsamkeiten mit *Belone* aufweist (siehe Kap. 5.3), Einzelzapfen und Stäbchen mit ca. 503nm mehr oder weniger die gleiche spektrale Empfindlichkeit (Levine & McNichol 1979). Hinweise auf Dämmerungs- oder Nachtaktivität von *Pantodon* konnten jedoch keine gefunden werden.

Wie bereits erwähnt, weisen die skotopischen Systeme von *A. boyeri* und *B. belone* keinen nennenswerten Unterschied hinsichtlich ihrer spektralen Empfindlichkeit auf. Überdies besitzen sie ähnliche, geringfügig längerwellenempfindliche Absorptionsmaxima verglichen mit den von Munz & McFarland (1973) untersuchten tropischen Vertreter der Atheriniformes (Exocoetidae, Belonidae, Scomberesocidae) sowie anderer oberflächennah und zum Teil pelagisch lebender Arten. Allerdings muss hierbei zu berücksichtigen werden, dass die spektrale Empfindlichkeit des skotopischen Systems tropischer mariner Arten generell gegenüber der gemäßiger mariner Arten etwas in den kürzerwelligen Bereich des Spektrums verschoben ist (Loew & Lythgoe 1978) und zum anderen, dass die von Munz & McFarland (1973) gemessenen Absorptionsmaxima auf Retinaextraktion und nicht Mikrospektrophotometrie beruhen.

B) Limnische Vertreter

T. ladigesi, *M. maccullochi* und *D. pusillus* bewohnen die extremen Flachwasserbereiche tropischer Süßgewässer und sind ausschließlich rein tagaktiv. Damit können sie zumindest aufgrund ihres Lebensraumes und ihrer Lebensweise zu Süßwassergruppe 1 der bei Levine & McNichol (1979) aufgeführten Klassifizierung gerechnet werden. Bei *D. pusillus* tritt allerdings die Besonderheit auf, dass er bisweilen auch in Brackwasser anzutreffen ist und sich überwiegend extrem oberflächennah aufhält, wobei er maximal auf 20-30 cm abtaucht (Sterba 1998, persönliche Beobachtung). Obwohl die photischen Voraussetzungen in den Stammgewässern der drei Arten nicht genau bekannt sind, können doch einige allgemeine Aussagen zu den Lichtbedingungen im Habitat getroffen werden. So ist im Süßwasser die maximale Transmission generell noch weiter in den langwelligen Bereich des Spektrums hinein verschoben als in den marinen Küstenbereichen, weil hier das kurzwellige Licht von der relativ großen Menge an Gelb- und Schwebstoffen stärker absorbiert wird (Bowmaker 1990). Weitere Annahmen würden pure Spekulation darstellen, da die genaue spektrale

Zusammensetzung sowie die Ausgangsintensität des einfallenden Lichtes von vielen weiteren Faktoren abhängen, auf die wegen fehlender Informationen nicht näher eingegangen werden kann. Davon abgesehen ist allerdings anzunehmen, dass den oberflächennah lebenden Arten ein relativ breites Spektrum zur Verfügung steht, das sich durchaus vom UV bis in den langwelligen roten Bereich erstrecken kann (Bowmaker 1990).

Dementsprechend zeigt das photopische System aller drei untersuchten Vertreter im Gegensatz zum skotopischen System auch eine große Bandbreite spektraler Empfindlichkeiten, die sich von der der marinen Arten deutlich unterscheiden. Eine weitere Gemeinsamkeit aller drei Arten ist das Vorhandensein von UV-empfindlichen Einzelzapfen im Bereich von 369 bis 378nm, die *Belone* und *Atherina* ebenfalls fehlen. Darüber hinaus weist jeder der drei Vertreter gewisse Besonderheiten auf.

Bei der trichromatischen (UV, blau, grün) Art *T. ladiges* wird das Fehlen eines „echten“ LWS-Pigmentes offenbar durch ein innerhalb der Retina variierendes MWS-Pigment mit unterschiedlichem Rhodopsin/Porphyropsinverhältnis ersetzt, dessen höchstes gemessenes Absorptionsmaximum von 570nm den LWS-Pigmenten von *Melanotaenia* und *Dermogenys* sehr nahe kommt (vgl. Kap. 5.4.2). Trotzdem stellen die eher bei einem marinen Vertreter zu erwartenden grün-blauen Doppelzapfen von *Telmatherina* innerhalb der Atheriniformes eine Besonderheit dar (vgl. Levine & McNichol 1979). Die im Rahmen dieser Untersuchung bei *Telmatherina* bestimmten Absorptionsmaxima entsprechen mit zwei Ausnahmen in etwa den Werten von Levine & McNichol (1979). Zum einen wurde bei der neueren Untersuchung zweifelsfrei ein UVS-Pigment identifiziert, zum anderen erscheint das in der älteren Studie beschriebene 426nm SWS-Pigment außergewöhnlich kurzwellenempfindlich. Möglicherweise handelt es sich hier um einen Polymorphismus des SWS-Pigmentes oder aber schlichtweg um einen Schreibfehler wie es bei einigen in dieser Tabelle aufgeführten Werten der Fall ist (persönliche Mitteilung Prof. Bowmaker). Ein 462nm anstelle eines 426nm-Pigmentes würde den neueren Ergebnissen eher entsprechen.

Als ebenfalls trichromatisch (UV, grün, rot) erweist sich *D. pusillus*. Allerdings stellt sich hierbei die Frage nach Ursache und Herkunft der bei dieser Art auftretenden Pigmentvariationen, die nicht endgültig geklärt werden kann. Beim Großteil der rot/grünen Doppelzapfen weisen die jeweiligen Partner eine Pigmentkombination von 576nm/527nm (LWS/MWS) auf. Einige besitzen dagegen ein kürzerwellenempfindliches LWS-Pigment (547nm/527nm) und ein Doppelzapfen ein relativ kurzwellenempfindliches MWS-Pigment (576nm/475nm). Das 547nm-Pigment könnte durch Polymorphismus aus dem 575nm-

Pigment hervorgegangen sein. Eine andere Möglichkeit wäre, dass sowohl das 575nm als auch das 527nm-Pigment zu der LWS-Familie der Opsine gehören wie es beispielsweise beim Höhlenfisch *Astyanax* und bei Primaten der Fall ist, und das 547nm-Pigment eine Art Hybridpigment darstellt wie es bei einigen Formen der Farbenblindheit zu beobachten ist.

Das 475nm-Pigment wiederum, das nicht unbedingt der SWS-Opselfamilie zugerechnet werden kann, könnte durch Polymorphismus aus dem 527nm-Pigment hervorgegangen sein. In diesem Falle müsste allerdings das 527nm-Pigment zur MWS-Familie der Opsine gehören, was wiederum der Hybridtheorie widerspräche.

Darüber hinaus erscheint das Fehlen von „echten“ SWS-Pigmenten (blau) für eine extrem oberflächennah lebende Art wie *Dermogenys* unwahrscheinlich, zumal nahezu alle anderen bislang untersuchten limnischen tropischen Vertreter der Atheriniformes eine solche Empfindlichkeit zeigen (Levine & McNichol 1979). Aus diesem Grund kann nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden, dass *Dermogenys* nicht doch relativ selten auftretende und unregelmäßig verteilte blauempfindliche Zapfen besitzt.

Ähnlich komplex zeigt sich das photopische Pigmentrepertoire bei *M. maccullochi*, der einzigen in dieser Studie untersuchten Art, die von der spektralen Empfindlichkeit her die Voraussetzung für ein tetrachromatisches Farbsehen aufweist. Die hierbei gemessenen Daten stimmen mit denen von Levine & McNichol (1979) im allgemeinen überein, wobei deren Ergebnisse eine deutlich geringere Vielfalt an Absorptionsmaxima zeigen. Bei der Variation des MWS-Pigmentes innerhalb der rot/grünen Doppelzapfen (normal: 576/529, ein Fisch: 576/494) handelt es sich wahrscheinlich ebenfalls um einen Polymorphismus des MWS-Opsins. Äußerst ungewöhnlich sind die drei verschiedenen Absorptionsmaxima der kurzwellenempfindlichen Einzelzapfen um 378nm, 409nm und 442nm. Dabei stellen weniger die an sich für Teleostier nicht ungewöhnlichen spektralen Positionen eine Besonderheit dar, sondern die Tatsache, dass alle drei Empfindlichkeiten bei einer einzigen Art auftreten. Das 440nm-Pigment (blau) ist der SWS-Familie der Opsine zuzurechnen sowie das 380nm-Pigment der UVS-Familie. Schwierigkeiten ergeben sich allerdings bei der Beurteilung der Zugehörigkeit des 410nm-Pigmentes (violett), das mehr oder weniger zwischen den anderen beiden spektralen Positionen liegt, was eine genaue Zuordnung zur einen oder anderen Opsin-Familie verhindert.

Was sind die Ursachen für eine derartig vielfältige Farbdiskriminierung im UV- bis kurzwelligen Bereich des Spektrums, und welchen Sinn könnte sie für einen Fisch wie *Melanotaenia* haben? Sicherlich spielen die Lichtbedingungen im Mikrohabitat und die

Wasserfarbe eine große Rolle. In Oberflächennähe ist kurzwelliges Licht in ausreichenden Intensitäten vorhanden, so dass sich eine Erweiterung der spektralen Empfindlichkeit in diesen Bereich hinein durchaus „lohnen“ würde. Das allein jedoch würde nur die SWS-Empfindlichkeit an sich erklären, aber nicht unbedingt die zu beobachtende Vielfalt bei kürzeren Wellenlängen, zumal *T. ladigesi* in einem ähnlichen, *D. pusillus* dagegen aufgrund seiner extrem oberflächennahen Lebensweise in einem eher noch stärker kurzwellendominierten Lebensraum vorkommen und diese Vielfalt nicht zeigen. Im allgemeinen weisen Teleostier eher selten eine Empfindlichkeit im violetten Bereich des Spektrums auf. Eine der wenigen Gruppen, bei denen sich teilweise Violettempfindlichkeit beobachten lässt, stellen die ebenfalls zu den Atheriniformes gehörigen Cyprinodontidae und Poeciliidae dar. Levine & McNichol (1979) interpretieren deren Violettempfindlichkeit als Anpassung an das durch sexuelle Auswahl von Seiten des Weibchens bestimmte männliche Balzverhalten, in dessen Verlauf der Milchner häufig eine sehr auffällige Färbung und Musterung zeigt. Um den dadurch bedingten Nachteil der möglichen Auffälligkeit gegenüber Prädatoren ausgleichen zu können oder gar nicht erst relevant werden zu lassen, könnte Violett eine Art „geheime“ Wellenlänge zur intraspezifischen Kommunikation darstellen. Auch Melanotaeniidae (Regenbogenfische!) und Telmatherinidae besitzen ein ausgeprägtes Balzritual, in dessen Verlauf das Männchen ein äußerst auffälliges und prächtig gefärbtes Balzkleid zeigt, um das unscheinbare Weibchen durch Breitseitimonieren, bzw. Abspreizen der prächtig gefärbten Flossen zum Ablachen zu bewegen. Dabei erweisen sie sich gegenüber anderen Männchen, die das Balzkleid aufweisen, als unverträglich oder territorial. Somit besteht durchaus die Möglichkeit, dass die Violettempfindlichkeit bei den Regenbogenfischen eine ähnliche Ursache und Funktion hat wie bei den Poeciliidae und Cyprinodontidae.

Ähnliches mag für die UV-empfindlichen Zapfen gelten. Unsere Wahrnehmung von kurzwelligem Licht erstreckt sich bis maximal etwa 400nm. Aus diesem Grund besitzt der Mensch auch kaum eine Vorstellung davon wie die Unterwasserwelt oder beispielsweise eine bestimmte Fischfärbung dem UV-empfindlichen Auge erscheinen mag. Unter Umständen erweisen sich bestimmte Farben und Muster, die dem nicht UV-empfindlichen Auge eher unscheinbar vorkommen, gerade im UV-Bereich des Spektrums als besonders auffällig wie es beispielsweise bei zahlreichen Blüten von Landpflanzen im Zusammenhang mit der Insektenbestäubung der Fall ist (Lythgoe 1979). Darüber hinaus ergaben vergleichende Untersuchungen, dass die Farben vieler Riffische für uns unsichtbare, UV-reflektierende Komponenten aufweisen. Entgegen der früheren Meinung ist es auch als erwiesen anzusehen,

dass vor allem in klaren tropischen Gewässern in Oberflächennähe UVA-Licht einen großen Beitrag zur Gesamtmenge der für das Sehen relevanten Photonenzahl leistet, und die Intensitäten zumeist weit über der Reizschwelle des photopischen Systems von Teleostiern liegen (Losey et al. 1999). Sowohl *Melanotaenia* als auch *Telmatherina* weisen in ihrer Zeichnung unter anderem irisierend schillernde Streifen oder Flächen auf, von denen man bei tropischen pelagischen Meeresfischen annimmt, dass sie eine Rolle im Rahmen der intraspezifischen Kommunikation spielen (Novales Flamarique & Hárosi 2000). Somit könnten im ultravioletten Bereich des Spektrums kontrastreich erscheinende Färbungen bei beiden Arten mitunter ebenfalls der intraspezifischen Kommunikation über kurze Distanz dienen wie es sich beispielsweise bei der Balz beider Spezies ergibt. Dabei besäße diese Art von Färbung den großen Vorteil, dass sie aufgrund der starken Streuung des UV-Lichtes mit zunehmender Entfernung verschleiert werden würde (Losey et al. 1999). Ähnliche „private“ Wellenlängen mit Anpassung der eigenen spektralen Empfindlichkeit an ein bestimmtes, allerdings durch „Rotlichtscheinwerfer“ selbst erzeugtes Spektrum wurden in Zusammenhang mit der Beutelokalisation bei den beiden Tiefseefischen *Malacosteus* und *Pachystomias* beschrieben. (Bone & Marshall 1985). Auf die große Bedeutung der visuellen Kommunikation bei Fischen und die damit in Verbindung stehenden komplexen Zusammenhänge zwischen Umwelt, Verhalten und Sehsystem weisen Levine et al. (1980) hin.

Gerade in den letzten Jahren wurden UV-empfindliche Zapfen zunehmend auch bei limnischen Vertretern der Teleostier nachgewiesen wie zum Beispiel dem Weißfisch *Tribolodon hakonensis* (Hárosi & Hashimoto 1983), dem Karpfen *Cyprinus carpio* (Hawryshyn & Harosi 1990), dem Goldfisch *Carassius auratus* (Bowmaker et al. 1991b; Palacios et al. 1998) sowie beim Zebrafisch *Brachydanio rerio* (Robinson et al. 1993) und dem Blaubandkärpfling *Fundulus heteroclitus* (Novales Flamarique & Hárosi 2000). Bei rein marinen Vertretern dagegen beschränkt sich die bis dato festgestellte UV-Empfindlichkeit auf verhältnismäßig wenige Vertreter (McFarland & Loew 1994; Novales Flamarique & Hárosi 1999). Interessanterweise weisen auch viele Salmonidenarten wie zum Beispiel die Bachforelle *Salmo trutta* und einige anadrom wandernde Arten wie beispielsweise der Rot- oder Silberlachs, aber auch der amerikanische Flussbarsch *Perca flavescens* im Jugendstadium UV-empfindliche kurze Einzelzapfen auf, die während fortgeschrittener Stadien, z.B. im Laufe der Smoltifikation (= Metamorphose des Jungfisches zur ins Meer absteigenden Wanderform bei anadrom wandernden Salmoniden) wieder verschwinden

(Bowmaker & Kunz 1987; Loew & Wahl 1991; Novales Flamarique 2000). Neuere Untersuchungen haben jedoch ergeben, dass bei einigen Vertretern die adulten Individuen einige Zeit vor Beginn des Laichgeschäftes wieder die bekannte UV-Empfindlichkeit zeigen (Beaudet et al. 1997; Novales Flamarique 2000). Ausgelöst werden die Veränderungen höchstwahrscheinlich durch Konzentrationsveränderungen des Hormons Thyroxin und durch Retinsäure (Browman & Hawryshyn 1992, 1994; Novales Flamarique 2000). Dabei lässt sich ein Zusammenhang zwischen dem Vorhandensein UV-empfindlicher Photorezeptoren einerseits und den Stadien andererseits erkennen, in denen sich die Fische überwiegend von Zooplankton und/oder kleinen Fischen ernähren. Aus diesem Grund wird vermutet, dass UV-Empfindlichkeit zusätzlich zur bloßen Erweiterung des Spektrums eine Möglichkeit zu Kontrastverstärkung darstellt, da sie es dem Räuber ermöglicht, seine Beute unter bestimmten Bedingungen als dunklere Silhouette gegen einen hellen UV-Hintergrund zu erkennen (Bowmaker & Kunz 1987; Loew & Wahl 1991; Browman et al. 1994; Losey et al. 1999; Novales Flamarique 2000). Vor allem *Melanotaenia* und *Telmatherina* ernähren sich neben Anflughahrung in der Regel von größeren Zooplanktern, die sowohl an der Wasseroberfläche als auch innerhalb der Wassersäule fixiert, direkt angeschwommen und gezielt genommen werden.

Darüber hinaus wird die Funktion von UV-Empfindlichkeit auch in Zusammenhang mit Orientierung und Navigation mit Hilfe von Polarisationsmustern diskutiert (Parkyn & Hawryshyn 1993).

Ein weiterer Mechanismus zur Kontrastverstärkung liegt möglicherweise im Besitz von Doppelzapfen (Levine & McNichol 1979), die auch bei den Atheriniformes einen regelmäßigen Bestandteil der Retina bilden. In bestimmten Situationen wie beispielsweise dem Erkennen von dunkleren Objekten in größeren Wassertiefen oder auf weitere Entfernungen ist ein der maximalen Transmission des Wassers und somit dem Hintergrundlicht angepasstes Sehpigment am besten geeignet („matched Pigment“). Für die Wahrnehmung von näheren, hellen und stark reflektierenden Objekten in höheren Wasserschichten dagegen erweist sich ein gegenüber der maximalen Transmission des Wassers leicht verschobenes Pigment am sinnvollsten („offset Pigment“) (Lythgoe 1979). Daraus folgerten Munz & McFarland (1975) in Zusammenhang mit entsprechenden Messungen des λ_{p50} -Wertes in Abhängigkeit von verschiedenen Blickrichtungen, dass ein vielseitig einsetzbares Auge, um den unterschiedlichen spektralen Anforderungen genügen zu können, sowohl ein der Wellenlänge des Hintergrundlichts entsprechendes Pigment besitzen

sollte als auch eines zu kürzeren und zu längeren Wellenlängen hin verschobenes. Dies wäre durch die je nach Art verschiedenen Doppelzapfentypen in Verbindung mit einer entsprechenden Verteilung innerhalb der Retina gewährleistet (Levine & McNichol 1979).

5.4.3.2 Verwandtschaftliche Beziehungen und spektrale Empfindlichkeit

Ein Teil der Befunde bei den Atheriniformes lässt sich nicht ausschließlich durch Anpassung an ökologische Gegebenheiten wie zum Beispiel Lichtverhältnisse erklären. So weichen *A. boyeri* und *T. ladigesi* als Angehörige der Atherinidae mit ihren grün/blauen Doppelzapfen von den Vertretern der übrigen Familien (rot/grün) deutlich ab. Dies ist insofern bemerkenswert, als die eine Art dem marinen, die andere dagegen dem limnischen Lebensraum zuzurechnen ist. Abgesehen von den durch das Rhodopsin/Porphyropsin-Gemisch bei *Telmatherina* bedingten Unterschieden weisen beide Arten trotz unterschiedlicher Lebensräume auch eine relativ ähnliche Verteilung der einzelnen Absorptionsmaxima auf. Zumal nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden kann, dass *Atherina* nicht doch vereinzelt UV-Zapfen besitzt, die nur bei entsprechend größerem Messungsumfang entdeckt werden würden.

Grün/blau Doppelzapfen stellen allerdings kein gemeinsames familienspezifisches Merkmal der Atherinidae dar. So besitzen die Doppelzapfen des marinen Gezeitenährenfisches *Menidia menidia* mit 472nm (grün-blau) und 580nm (rot) ein deutlich kürzeres MWS-, bzw. längeres LWS-Pigment, wobei sich generell *Menidia* und vor allem *Atherina* relativ stark hinsichtlich der Verteilung ihrer spektralen Empfindlichkeiten unterscheiden (Novales Flamarique & Hárosi 1999). Ähnlich große Unterschiede zeigen sich bei einem Vergleich der Absorptionsmaxima der beiden Belonidae *B. belone* und *X. cancellus (cancilia?)*, die in unterschiedlichen Lebensräumen vorkommen (vgl. Levine & McNichol 1979).

Unter Miteinbeziehung der oben angeführten Befunde und eines Vergleiches der spektralen Empfindlichkeiten innerhalb der Atheriniformes wird klar, dass bei dieser Gruppe nicht grundsätzlich von der Verwandtschaft auf das Zapfenpigmentrepertoire geschlossen werden kann. Eine vergleichende Zusammenstellung der bis dato durch MSP bestimmten spektralen Empfindlichkeiten bei Atheriniformes bietet Tabelle 11.

Vergleiche zwischen verschiedenen Knochenfischordnungen im größeren Rahmen zeigen häufig relativ große Übereinstimmungen bezüglich der jeweiligen Absorptionsmaxima

Tabelle 11: Übersicht der bis dato mikrospektrophotometrisch untersuchten Atheriniformes. Die Zahlenwerte geben das jeweilige Absorptionsmaximum nebst Standardabweichung in nm an. Fett unterlegte Arten: eigene spektrale Untersuchungen.

GE gemäßigt, **LWS** langwellenempfindlich, **MA** marin, **MWS** mittelwellenempfindlich, **O** oberflächennah, **St** Stäbchen, **SW** limnisch, **SWS** kurzwellenempfindlich, **TR** tropisch, **UVS** ultravioletttempfindlich, **VS** violetttempfindlich.

Taxon	Habitat	UVS	VS	SWS	MWS	LWS	St
Oryziatidae							
<i>Oryzias sp.</i> ¹	TR, SW, O	-	-	456±5	-	576±2	504±5
Cyprinodontidae							
<i>Cynolebias sp.</i> ¹	TR, SW	-	410±2	-	511±7	566±4	506±2
<i>Cyprinodon macularius</i> ¹	GE, SW	-	415±4	473±5		570±5	508±2
<i>Fundulus heteroclitus</i> ¹	GE, SW, O	-	415±6	468±4	-	570±7	-
<i>Fundulus heteroclitus</i> ²	GE, SW, O	363±4	400±5	463±9	-	563±7	503±4
<i>Jordanella floridae</i> ¹	GE, SW	-	-	-	526±3 546±4	619±5	526±3
Anablepidae							
<i>Anableps anableps</i> ³	TR, SW, O		409	463	-	576	506
Poeciliidae							
<i>Belonesox sp.</i> ¹	TR, SW, O	-	418±3	481±3		570±3	500±2
<i>Gambusia sp.</i> ¹	TR, SW, O	-	420±6	472±3	534±3		505±4
<i>Poecilia latipinna</i> ¹	TR, SW	-	412±3	481±4		565±5	-
<i>P. reticulata</i> ¹	TR, SW, O	-	411±5	472±3		551±9	505±2
Melanotaeniidae							
<i>Melanotaenia maccullochi</i> ¹	TR, SW	-	-	-	517±7	573±5	-
<i>Melanotaenia maccullochi</i>	TR, SW	378±3	409±5	442±4	494±8 529±3	576±5	506±3

Taxon	Habitat	UVS	VS	SWS	MWS	LWS	St
Atherinidae							
<i>Telmatherina sp.</i> ¹	TR, SW	-	426±5		535±6	-	507±4
<i>Telmatherina ladigesi</i>	TR, SW	369±4	-	453-464	529-570		507±4
<i>Atherina boyeri</i>	GE, MA	-	-	466±4	528±2	-	509±3
<i>Menidia menidia</i> ⁴	GE, MA	365	410	472		580	511
Belonidae							
<i>Xenentodon cancillus</i> ¹ (<i>cancila</i> ?)	TR, SW, O	-	-	-	533±2	571±5	503±2
<i>Belone belone</i>	GE, MA, O	-	422±3		508±4	??	507±4
Hemiramphidae							
<i>Dermogenys pusillus</i>	TR, SW, O	376±3		475	527±2	547 576±9	506±3

¹ Levine & McNichol (1979)² Novales Flamarique & Hárosi (2000)³ Avery & Bowmaker (1982)⁴ Novales Flamarique & Hárosi (1999)

zwischen Arten geringem Verwandtschaftsgrades, die aber Lebensräume mit ähnlichen photischen Verhältnissen bewohnen sowie bisweilen relativ große Unterschiede auch zwischen nahe verwandten Arten. Somit liegt der Schluss nahe, dass generell innerhalb der Teleostei verwandtschaftliche Beziehungen nur relativ selten eine genauere Aussage über die spektrale Empfindlichkeit der Sehpigmente zulassen (Levine & McNichol 1979; Bowmaker 1990, vgl. Kap. 5.5).

Tab. 12: Zusammenfassend vergleichende Darstellung der morphologischen Ergebnisse.

Bes. Besonderheit, **D** dorsal, **dom** innerhalb der jeweiligen Retina dominierend, **Els** Ellipsosom, **gDZ** gleicher Doppelzapfen, **H** hexagonales Muster, **IS** intraokulares Septum, **kEZ** kurzer Einzelzapfen, **IEZ** langer Einzelzapfen, **mEZ** mittlerer Einzelzapfen, **N** nasal, **P** pentagonales Muster, **Pe** peripher, **pZ** pigmentierter Zapfen, **QZ** Vierfachzapfen, **rR** reines Reihemuster, **T** temporal, **TZ** Dreifachzapfen, **uDZ** ungleicher Doppelzapfen, **V** ventral, **VM** Viereckmuster, **vR** verdrehtes Reihemuster, **VT** ventro-temporal, **Z** zentral, **+?** mit gewisser Wahrscheinlichkeit vorhanden, **?** möglicherweise vorhanden, **1:1** bzw. **2:1** Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis.

U.Ordnung Familie Art* ¹	Zapfentypen							Mustertypen/Region					DZ/EZ-Verhältnis		Dichte- maxima	Bes.
	kEZ	mEZ	IEZ	gDZ	uDZ	TZ	QZ	rR	vR	VM	P	H	1:1	2:1		
Exocoetoidei																
Hemiramphidae																
<i>Dermogenys pusillus</i>	+		+	+	+	+		+ T Pe/V Pe,Z	+ V Pe,Z				-	+ V Z	V Pe	-
<i>Hyporamphus affinis</i>	+? DT/D -NV		+? V-VT	+	+				+ D/N/V	+ DT Pe/ T/Z	+ Z		+ V-VT	+ dom	V/VT/Z	pZ
Exocoetidae																
<i>Parexocoetus mento</i>	? D,T Pe		+? N/V/ D,T Z	+	+				+ D/N/V	+ DT Pe/ T/Z			+ D/V	+ N-DN/Z/T bandartig	VN/V-VT/T/Z	pZ
Belonidae																
<i>Belone belone</i>			+	+	+	+		+ VT	+ VN-VT	+ Z	+ DN/T	+ D	+ V	+ dom	VN/VT/DT	IS
<i>Tylosurus crocodylus</i>			+?	+	+	+		+ T	+ VT/ZT	+ VN/D/Z			+ V	+ dom	N/V/T Pe	IS

<i>Xenentodon cancila</i>		?	+	+	+	+	+	+	+	D	D/V	D			+	+		-
Scomberesocidae																		
<i>Scomberesox saurus</i>			+?	+	+						+	+			+	+	VT Pe/ VT Z/ DT Z/N	IS
Cyprinodontoidei																		
Oryziatidae																		
<i>Oryzias celebenensis</i>	+		+	+	+	+			+	+	+				+	+	V Z, Pe	Els?
			V Pe „-“							D/N/T/ V		DT			dom	V Pe		
Goodeidae																		
<i>Ameca splendens</i>	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+				+	-	T/N	Els
	VN- V „-“								N	V/T,D Pe	Z				dom			
Atherinoidei																		
Melanotaeniidae																		
<i>Melanotaenia maccullochi</i>		+		+	+	+			+	+	+	+			+	+	VT	Els?
								Pe/N Z	Pe/N Z	VT/Z	N Z				N Z	dom.		
<i>Glossolepis incisus</i>		+?		+	+						+				+	+		
															D	V		
Atherinidae																		
<i>Atherina boyeri</i>	+		+	+	+	+			+	+	+	+			+	+	N/VT	-
	D							D,N,V Pe	D,N,V Pe	T/Z	Z				D	dom		
<i>Telmatherina ladigesi</i>	+		+	+	+	+			+	+	+				+	+	VT/DT/Z	-
			N Pe					N	N	D/T/V				N	dom			

*¹ nach Rosen (1964)

5.5 Vergleich der Retinastruktur und der spektralen Empfindlichkeiten

Die Auswertung der morphologischen Befunde sowie der Absorptionsmaxima macht deutlich, dass die im Rahmen dieser Untersuchung gewonnenen Daten z. T. nur eingeschränkt vergleichende Aussagen zulassen. Selbst in Kombination mit früheren, deutlich umfangreicheren Studien wie der von Engström (1963b), Ali & Anctil (1976) oder Levine & McNichol (1979), die zahlreiche, verschiedene Teleostierordnungen berücksichtigen, bleiben einzelne Sachverhalte ungeklärt. Häufig liegen nicht genügend oder bisweilen zu ungenaue Angaben zu einzelnen Vertretern oder Familien vor.

Ein weiterer Punkt, der eine vergleichende Beurteilung erschwert, ist die bis heute noch stark variierende Systematik innerhalb der Gruppe, entsprechend sich wandelnder Vorstellungen der phylogenetischen Zusammenhänge. Das von Rosen (1964) eingeführte System wurde vielfach dahingehend geändert, dass die Ordnung Atheriniformes mit ihren drei Unterordnungen (vgl. Tab. 1) aufgelöst und durch die Überordnung Atherinomorpha mit den beiden Ordnungen Beloniformes und Cyprinodontiformes sowie der paraphyletischen „Division I“ (Atherinidae, Melanotaeniidae u. ä.) ersetzt wurde (Rosen & Parenti 1981; Dyer & Chernoff 1996). Eine „Dreiteilung“ dieser Gruppe bleibt dabei jedoch stets erhalten. Weitaus komplexer und unübersichtlicher stellt sich die Situation auf Überfamilien bzw. Familienniveau dar, wie aus der in Dyer & Chernoff (1996) präsentierten Historie der Nomenklatur der „Atherinomorpha“ entnommen werden kann. Besonders deutlich wird diese Problematik bei den Adrianichthyoidei (Reisfischen und Verwandten), die zunächst als Überfamilie Adrianichthyoidea zu den Cyprinodontiformes gerechnet (Rosen 1964), und später den Beloniformes zugeordnet wurden (Rosen & Parenti 1981). Noch unübersichtlicher erscheinen die Verhältnisse z. B. bei *Telmatherina* bzw. den Telmatherinidae (vgl. Dyer & Chernoff 1996; Aarn et al. 1998).

Betrachtet man die in Tabelle 11 und 12 aufgeführten morphologischen Ergebnisse und Absorptionsmaxima, so wird deutlich, dass die Merkmalsausprägungen innerhalb des visuellen Systems der Atheriniformes in drei Kategorien unterteilt werden können. So treten sehr konservative Merkmale auf, die innerhalb der gesamten Ordnung beobachtet werden können, wie etwa Reihen- oder Viereckmuster. Sie gehören zum Grundplan der Atheriniformes und vieler anderer Teleostier. Bestimmte Merkmale bleiben bisweilen auf einzelne Gruppen beschränkt und stellen unter Umständen Synapomorphien dar. Dazu gehört

beispielsweise der Besitz von Ellipsosomen. Echte Ellipsosomen konnten innerhalb der Atheriniformes bislang lediglich bei Angehörigen der von Rosen (1964) eingeführten Überfamilie der Cyprinodontoidea nachgewiesen werden. Vertreter der Exocoetoidei, Atherinoidei sowie die andere zur Unterordnung der Cyprinodontoidei gehörende Überfamilie der Adrianichthyoidea, zu denen auch die Oryziatidae zählen, weisen dagegen außergewöhnlich große Mitochondrien oder allenfalls ellipsosomenähnliche Körper auf. Möglicherweise stellt dies einen Hinweis auf die Eigenständigkeit dieser Gruppe dar. Allerdings besitzen Adrianichthyoidea und Cyprinodontoidea auch einige gemeinsame Merkmale. So ist für beide Überfamilien das mit Ausnahme weniger, kleiner Bereiche häufige und sehr regelmäßige Auftreten von sowohl langen als auch kurzen Einzelzapfen charakteristisch. Damit unterscheidet sich diese Unterordnung mehr oder weniger klar von den Exocoetoidei und Atherinoidei, wobei sich die Melanotaeniidae ihrerseits wiederum aufgrund ihrer mittleren Einzelzapfen von den Atherinidae abheben. Ebenso dominiert in der Retina der untersuchten Angehörigen der Cyprinodontoidei ein Doppelzapfen/Einzelzapfenverhältnis von 1:1, ein Befund, der auch durch die Ergebnisse von Novales Flamarique (2000) bei *Fundulus heteroclitus*, einem weiteren Vertreter der Cyprinodontidae, bestätigt wird. In der Retina der anderen beiden Unterordnungen herrscht dagegen, mit Ausnahme von *Dermogenys*, ein 2:1-Verhältnis vor.

Als ein weiteres gemeinsames, wahrscheinlich apomorphes Merkmal ist das Vorkommen von auffälligen pigmentierten Bildungen des P. falciformis in der Augenkammer anzusehen, das ausschließlich auf die Unterordnung der Exocoetoidei beschränkt bleibt. Innerhalb dieser Gruppe besitzen die Exocoetidae und Hemiramphidae einen pigmentierten Zapfen und lediglich *Scomberesox* sowie der überwiegende Teil der Belonidae ein mehr oder weniger flächiges intraokulares Septum (vgl. Tab. 9). Obwohl über andere Gattungen der Makrelenhechte diesbezüglich keine weiteren Daten vorliegen, ist aufgrund der weitgehenden Kontinuität pigmentierter Strukturen innerhalb der jeweiligen Familien davon auszugehen, dass das intraokulare Septum ein Grundplanmerkmal der Scomberesocidae darstellt. Ausgehend von der Annahme, dass Exocoetidae und Hemiramphidae an der Basis des Beloniformes-Stammbaumes stehen (Lovejoy 2000), stellen pigmentierte Zapfen möglicherweise ein plesiomorphes Merkmal innerhalb der Exocoetoidei dar, aus dem sich im Laufe der Phylogenie flächige Strukturen bei den Scomberesocidae und Belonidae entwickelt haben. Die bei den verwandtschaftlich weit entfernt stehenden Osteoglossidae ebenfalls zu beobachtenden intraokularen Septen sind demzufolge als Homoiologien anzusehen.

Weitere Indizien, die auf eine engere Verwandtschaft zwischen Belonidae und Scomberesocidae einerseits sowie Exocoetidae und Hemiramphidae andererseits hindeuten, ergeben sich aus morphologischen Befunden der Retina. So stellt der ausschließliche Besitz von langen Einzelzapfen und das Fehlen von kurzen Einzelzapfen als regelmäßig auftretendes Retinaelement ein gemeinsames Merkmal von Belonidae und *Scomberesox* dar, auch wenn die Klassifizierung bei diesem an der dunkeladaptierten Retina erfolgte. Dagegen besitzen die Hemiramphidae und möglicherweise auch Exocoetidae zum einen sowohl lange als auch kurze Einzelzapfen, zum anderen weist die Retinamorphologie beider Familien generell relativ große Übereinstimmungen auf (vgl. Tab. 12). Die Befunde entsprechen der Klassifizierung von Rosen (1964), der die Belonidae und Scomberesocidae zur Überfamilie der Scomberesocoidea sowie die Hemiramphidae und Exocoetidae zur Überfamilie der Exocoetoidea zusammenfasst, eine Einteilung, die auch durch neuere kombinierte morphologisch-genetische Untersuchungen belegt wird (Lovejoy 2000). Die im Rahmen dieser Untersuchung erhaltenen Ergebnisse unterstreichen darüber hinaus die von Lovejoy (2000) hervorgehobene enge Verwandtschaft von Belonidae und Scomberesocidae.

Daneben sind auch Merkmale zu beobachten, die offensichtlich einem sehr starken evolutiven Wandel unterliegen. Als Beispiel hierfür lassen sich die spektralen Empfindlichkeiten anführen. Allerdings treten auch bezüglich der Absorptionsmaxima z. T. gewisse Gemeinsamkeiten bei einzelnen Gruppen auf, die auf den ersten Blick überraschend erscheinen mögen. So ist zum einen das offensichtliche Fehlen von UV-empfindlichen Zapfen bei den Belonidae auffällig. Ebenso stellen die blau/grünen Doppelzapfen von *Atherina* und *Telmatherina* eine Besonderheit dar (vgl. Kap. 5.4.3 II). Sie können allerdings nicht als gemeinsames Merkmal der Atherinidae angesehen werden, da *Menidia menidia* rot/grüne Doppelzapfen aufweist und sich auch bezüglich des weiteren Zapfenpigmentrepertoires stark von ersteren beiden Arten unterscheidet. Hierbei ist jedoch zu beachten, dass bereits Rosen (1964) *Menidia* als Neuwelt-Atheriniden bezeichnet, und neuere Untersuchungen die Menidiidae als eigene Familie ausweisen (vgl. Dyer & Chernoff 1996), was eine mögliche Erklärung für die Abweichungen des Pigmentrepertoires darstellen würde. Leider ermöglicht der gegenwärtige Forschungsstand keine genauere Auflösung der als „Division I“ bezeichneten Gruppe.

Abschließend ist zu betonen, dass trotz der auf den ersten Blick bisweilen unübersichtlich erscheinenden Vielfalt an Merkmalsausprägungen sich bei genauerer Betrachtung durchaus gemeinsame Kennzeichen und Tendenzen bezüglich verwandtschaftlicher Beziehungen erkennen lassen. Eine vergleichende Untersuchung innerhalb einer so vielschichtigen Ordnung wie den Atheriniformes zwischen Familien und sogar Gattungen stellt bei bestimmten Fragestellungen allerdings ein zu grobes „Raster“ dar. Weitergehende ergänzende und reproduzierbare Untersuchungen einzelner Familien auf Artniveau sind daher notwendig, um die Zahl an Daten zu erhöhen und somit die bisher gewonnenen Erkenntnisse bezüglich der Retinamorphologie bzw. der spektralen Empfindlichkeit zu vertiefen.

6. Literaturverzeichnis

- Aarn, W. Ivantsoff, M. Kottelat** (1998) Phylogenetic analysis of telmatherinidae (Teleostei: Atherinomorpha), with description of *Marosatherina*, a new genus from Sulawesi. Ichthyol. Explor. Freshwaters 9: 311-323.
- Ahlbert, I. B.** (1969) The organization of the cone cells in the retinae of four teleosts with different feeding habits (*Perca fluviatilis* L., *Lucioperca lucioperca* L., *Acerina cernua* L. and *Coregonus albula* L.). Arkiv för Zoologi. 22: 445-481.
- Ahlbert, I. B.** (1973) Ontogeny of double cones in the retina of Perch fry (*Perca fluviatilis*, Teleostei). Acta Zool. 54: 241-254.
- Ahlbert, I. B.** (1976) Organisation of the cone cells in the retinae of salmon (*Salmo salar*) and trout (*Salmo trutta trutta*) in relation to their feeding habits. Acta Zool. 57: 13-35
- Ali, M. A.** (1975) Retinomotor responses. In: Ali, M. A. (ed.): Vision in fishes. New approaches in research. Plenum Pr., New York, London: pp. 313-355.
- Ali, M. A., M. Anctil** (1976) Retinas of fishes, An Atlas. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: pp. 284.
- Ali, M. A., M. Anctil, N. Raymond** (1973) La rétine de quelques poissons marins du littoral brésilien. Rev. Biol. Lisb. 9: 101-114.
- Ali, M. A., W. R. Heumann** (1970) Distribution of vitamins A₁ and A₂ in the retinas of some marine fishes from the Gulf of California. Vis. Res. 10: 1307-1310.
- Ali M. A., M. A. Klyne** (1985) Vision in vertebrates. Plenum-Press, New York, London: pp 272.
- Ali, M. A., H.-J. Wagner** (1975a) Distribution and development of retinomotor responses. In: Ali, M. A. (ed.): Vision in fishes. New approaches in research. Plenum Pr., New York, London: pp. 369-396.
- Ali, M. A., H.-J. Wagner** (1975b) Visual Pigments: phylogeny and ecology. In: Ali, M. A. (ed.): Vision in fishes. New approaches in research. Plenum Pr., New York, London: pp. 481-516.
- Altmann, F. P.** (1974) Studies on the reduction of tetrazolium salts. III. The products of chemical and enzymic reduction. Histochemistry 38: 155-171.
- Altmann, F. P., R. G. Butcher** (1973) Studies on the reduction of tetrazolium salts. I. The isolation and characterisation of a half-formazan intermediate produced during the reduction of neotetrazolium chloride. Histochemie 37: 333-350.

- Anctil, M., M. A. Ali** (1970) Retina of *Exocoetus volitans* and *Fodiator acutus* (Pisces: Ecocoetidae). *Copeia* 1: 43-48.
- Anctil, M., M. A. Ali** (1976) Cone droplets of mitochondrial origin in the retina of *Fundulus heteroclitus* (Pisces: Cyprinodontidae). *Zoomorphologie* 84: 103-111.
- Archer, S., A. Hope, J. C. Partridge** (1995) The molecular basis for the green-blue sensitivity shift in the rod visual pigments of the European eel. *Proc. R. Soc. Lond. B* 262: 289-295.
- Avery, J. A., J. K. Bowmaker** (1982) Visual pigments in the four-eyed fish, *Anableps anableps*. *Nature* 298: 62-63.
- Bathelt, D.** (1970) Experimentelle und vergleichend morphologische Untersuchungen am visuellen System von Teleostiern. *Zool. Jahrb. (Anatomie und Ontogenie)* 87: 402-470.
- Bauchot, M. L.** (1987) Poissons osseux. In: W. Fischer, M. L. Bauchot, M. Schneider (eds.). Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. (Révision 1). Méditerranée et mer Noire. Zone de pêche 37. Vol. II. Vertébrés. Rome: pp. 891-1422.
- Beatty, D. D.** (1975) Visual pigments of the American eel *Anguilla rostrata*. *Vis. Res.* 15: 771-776.
- Beaudet, L., I. Novales Flamarique, C. W. Hawryshyn** (1997) Cone photoreceptor topography in the retina of sexually mature pacific salmonid fishes. *J. Comp. Neurol.* 383: 49-59.
- Berger, E. R.** (1966) On the mitochondrial origin of oil drops in the retinal double cone inner segments. *J. Ultrastruct. Res.* 14: 143-157.
- Berger, E. R.** (1967) Subsurface membranes in paired cone photoreceptor inner segments of adult and neonatal *Lebistes* retinae. *J. Ultrastruct. Res.* 17: 220-232.
- Boehlert, G. W.** (1978) Intraspecific evidence for the function of single and double cones in the teleost retina. *Science* 202: 309-311.
- Bone, Q., N. B. Marshall** (1985) *Biologie der Fische*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York: pp. 235.
- Borwein, B.** (1981) The retinal receptor: A description. In: Enoch (ed.): *Vertebrate photoreceptor optics*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: pp. 11-81.
- Borwein, B., M. J. Hollenberg** (1973) The photoreceptors of the „four-eyed“ fish, *Anableps anableps* L.. *J. Morph.* 140: 405-441.
- Bowmaker, J. K.** (1984) Microspectrophotometry of vertebrate photoreceptors. A brief review. *Vis. Res.* 24: 1641-1650.

- Bowmaker, J. K.** (1990) Visual pigments of fishes. In: Douglas, R. H., M. B. A. Djamgoz (eds.): *The Visual System of Fish*. Chapman and Hall, London: pp. 81-107.
- Bowmaker, J. K., S. Astell, D. M. Hunt, J. D. Mollon** (1991a) Photosensitive and photostable pigments in the retinæ of old world monkeys. *J. Exp. Biol.* 156: 1-19.
- Bowmaker, J. K., L. A. Heath, S. A. Wilkie, D. M. Hunt** (1997) Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retinas of birds. *Vis. Res.* 37: 2183-2194.
- Bowmaker, J. K., Y. W. Kunz** (1987) Ultraviolet receptors, tetrachromatic colour vision and retinal mosaics in the Brown Trout (*Salmo Trutta*): Age-dependent changes. *Vis. Res.* 27: 2101-2108.
- Bowmaker, J. K., A. Thorpe, R. H. Douglas** (1991b) Ultraviolet-sensitive cones in the goldfish. *Vis. Res.* 31: 349-352.
- Braekevelt, C. R.** (1989) Fine structure of the conus papillaris in the bobtail goanna (*Tiliqua rugosa*). *Histol. Histopathol.* 4: 287-293.
- Braekevelt, C. R.** (1992) Retinal photoreceptor fine structure in the velvet cichlid (*Astronotus ocellatus*). *Anat. Embryol.* 186: 363-370.
- Braekevelt, C. R.** (1994) Fine structure of the pecten oculi in the american crow (*Corvus brachyrhynchos*). *Anat. Histol. Embryol.* 23: 357-366.
- Braekevelt, C. R., K. C. Richardson** (1996) Fine structure of the pecten oculi in the Australian Galah (*Eolophus roseicapillus*) (Aves). *Histol. Histopathol.* 11: 565-571.
- Braekevelt, C. R., S. A. Smith, B. J. Smith** (1998) Photoreceptor fine structure in *Oreochromis niloticus* L. (Cichlidae; Teleostei) in light- and dark- adaptation. *Anat. Rec.* 252: 453-461.
- Bridges, C. D. B.** (1972) The rhodopsin-porphyrpsin visual system. In: H. J. A. Dartnall (ed.): *Handbook of sensory physiology* 7 (1). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: pp. 417-480.
- Bridges, C. D. B. and S. Yoshikami** (1970) Distribution and evolution of visual pigments in salmonid fishes. *Vis. Res.* 10: 609-626.
- Browman, H. I., C. W. Hawryshyn** (1992) Thyroxine induces a precocial loss of ultraviolet photosensitivity in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Vis. Res.* 32: 2303-2312.
- Browman, H. I., C. W. Hawryshyn** (1994) The development trajectory of ultraviolet photosensitivity in rainbow trout is altered by thyroxine. *Vis. Res.* 34: 1397-1406.

- Browman, H. I., I. Novales Flamarique, C. W. Hawryshyn** (1994) Ultraviolet photoreception contributes to prey search behaviour in two species of zooplanktivorous fishes. *J. Exp. Biol.* 186: 187-198.
- Burkhardt, D. A., G. Hassin, J. S. Levine, E. F. MacNichol Jr.** (1980) Electrical responses and photopigments of twin cones in the retina of the walleye. *J. Physiol.* 309: 215-228.
- Burnside, B.** (1978) Thin (Actin) and thick (Myosinlike) filaments in cone contraction in the teleost retina. *J. Cell Biology* 78: 227-246.
- Burnside, B., N. Ackland** (1984) Effects of circadian rhythm and c AMP on retinomotor movements in the green sunfish, *Lepomis cyanellus*. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 25: 539-545.
- Burnside, B., B. Nagle** (1983) Retinomotor movements of photoreceptors and retinal pigment epithelium: Mechanisms and regulation. In: Osborne N. and Gerald Chader eds.): *Progress in retinal research Vol.2*. Pergamon Press, Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt: pp. 67-109.
- Butcher, R. G.** (1972a) Succinate oxidation in intact tissue sections: the effect of oxidation in the cytoplasm. *Histochemie* 32: 369-378.
- Butcher, R. G.** (1972b) Precise cytochemical measurement of Neotetrazolium formazan by scanning and integrating microdensitometry. *Histochemie* 32: 171-190.
- Butcher, R. G., F. P. Altmann** (1973) Studies on the reduction of tetrazolium salts. II. The measurement of the half reduced and fully reduced formazans of neotetrazolium chloride in tissue sections. *Histochemie* 37: 351-363.
- Cameron, D. A., S. S. Easter Jr.** (1995) Cone photoreceptor regeneration in adult fish retina: Phenotypic determination and mosaic pattern formation. *J. Neurosci.* 15: 2255-2271.
- Cohen, A. I.** (1968) New evidence supporting the linkage to extracellular space of outer segment saccules of frog cones but no rods. *J. Cell Biol.* 37: 424-444.
- Cohen, A. I.** (1972) Rods and Cones. In: M. G. F. Fuortes (ed.): *Handbook of sensory physiology 7 (2)–physiology of photoreceptor organs*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: pp. 63-110.
- Collin, S. P., H. B. Collin** (1998) Retinal and lenticular ultrastructure in the aestivating salamanderfish, *Lepidogalaxias salamandroides* (Galaxiidae, Teleostei) with special reference to a new type of photoreceptor mosaic. *Histol. Histopathol.* 13: 1037-1048.
- Collin, S. P., H. B. Collin** (1999) The foveal photoreceptor mosaic in the pipefish, *Corythoichthyes paxtoni* (Syngnathidae, Teleostei). *Histol. Histopathol.* 14: 369-382.

- Collin, S. P., R. V. Hoskins, J. C. Partridge** (1998) Seven retinal specializations in the tubular eye of the deep-sea pearleye, *Scopelarchus michaelsarsi*: a case study in visual optimization. *Brain Behav. Evol.* 51: 291-314.
- Collin, S. P., R. G. Northcutt** (1993) The visual system of the florida garfish, *Lepisosteus platyrhincus* (Ginglymodi). III Retinal ganglion cells. *Brain Behav. Evol.* 42: 295-320.
- Collin, S. P., J. D. Pettigrew** (1988a) Retinal topography in reef teleosts. I. Some species with well-developed areae but poorly-developed streaks. *Brain Behav. Evol.* 31: 269-282.
- Collin, S. P., J. D. Pettigrew** (1988b) Retinal topography in reef teleosts. II. Some species with prominent horizontal streaks and high-density areae. *Brain Behav. Evol.* 31: 283-295.
- Collins, B. A., E. F. MacNichol Jr.** (1979) Triple Cones found in retinas of 3 fish species. *Experientia* 35: 106-108.
- Copeland, D. E.** (1982) The anatomy and fine structure of the eye in fish. VI. Ciliary type tissue in nine species of teleosts. *Biol. Bull.* 163: 131-143.
- Couillard, P.** (1975) Approaches to the study of contractility in the rods and cones. In: Ali, M. A. (ed.): *Vision in fishes. New approaches in research.* Plenum Pr., New York, London: pp. 357-368.
- Douglas, R. H.** (1982) The function of photomechanical movements in the retina of the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Exp. Biol.* 96: 389-403.
- Douglas, R. H., N. J. Marshall** (1999) A review of vertebrate and invertebrate ocular filters. In: S. N. Archer, M. B. A. Djamgoz, E. R. Loew, J. C. Partridge, S. Vallerga (eds.): *Adaptive Mechanisms in the Ecology of Vision.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London: pp. 95-162.
- Douglas, R. H., H.-J. Wagner** (1982) Endogenous patterns of photomechanical movements in teleosts and their relation to activity rhythms. *Cell Tissue Res.* 266: 133-144.
- Douglas, R. H., H.-J. Wagner** (1984) Action spectrum of photomechanical cone contraction in the catfish retina. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 25: 534-538.
- Dowling, J. E.** (1987) *The retina.* The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London: pp. 282.
- Dutta, S. P. S., Y. R. Malhotra** (1991) Food and feeding habits of some fishes of Gadigarh stream, Jammu. *Proc. Nat. Acad. Sci. India (B)* 61: 163-168.
- Dyer, B. S., B. Chernoff** (1996) Phylogenetic relationships among the atheriniform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Zool. J. Linnean Soc.* 117: 1-69.

- Eigenmann, C. H., G. D. Shafer** (1900) The mosaic of single and twin cones in the retina of fishes. *Amer. Nat.* 34: 109-118.
- Engström, K.** (1961) Cone types and cone arrangement in the retina of some gadids. *Acta Zool.* 42: 227-243.
- Engström, K.** (1963 a) Structure, organization and ultrastructure of the visual cells in the teleost family Labridae. *Acta Zool.* 44: 1-41.
- Engström, K.** (1963 b) Cone types and cone arrangements in teleost retinæ. *Acta Zool.* 44: 179-243.
- Engström, K. and I. B. Ahlbert** (1963) Cone types and cone arrangement in the retina of some flatfishes. *Acta Zool.* 44: 119-129.
- Enoch, J. M.** (1963) The use of tetrazolium to distinguish between retinal receptors exposed and not exposed to light. *Invest. Ophthalmol.* 2: 16-23.
- Enoch, J. M.** (1964) Validation of an indicator of mammalian retinal receptor response: action spectrum. *J. Opt. Soc. Am.* 54: 368-374.
- Fernald, R. D.** (1988) Aquatic adaptations in fish eyes. In: Atema J., R. R. Fay, A. N. Popper, W. N. Tavolga (eds.): *Sensory biology of aquatic animals*. Springer-Verlag, New York: pp. 435-466.
- Fernald, R. D.** (1989) Fish vision. In: Finlay, B. L., D. R. Sengelaub (eds.): *Development of the Vertebrate Retina. (Perspectives in Vision Research, C. Blakemore (Series Editor))*. Plenum Press, New York, London: pp. 247-265.
- Fernald, R. D.** (1991) Teleost vision: seeing while growing. *J. Exp. Zool., Suppl.* 5: 167-180.
- Fiedler, K.** (1991) Fische. In: Stark D. (ed.): *Lehrbuch der speziellen Zoologie, Begründet von A. Kästner, Band II: Wirbeltiere 2. Teil*. Gustav Fischer Verlag, Jena: 498 pp.
- Forward Jr., R. B., T. H. Waterman** (1973) Evidence for e-vector and light intensity pattern discrimination by the teleost *Dermogenys*. *J. Comp. Physiol.* 87: 189-202.
- Friis, G.** (1879) *FiskeØiet*. Köpenhamn, pp.90.
- Garcia, M., J. de Juan** (1999) Fine structure of the retina of black bass, *Micropterus salmoides* (Centrarchidae, Teleostei). *Histol. Histopathol.* 14: 1053-1065.
- Goede, P., H. Kolb** (1994) Identification of the synaptic pedicles belonging to the different spectral types of photoreceptor in the turtle retina. *Vis. Res.* 34: 2801- 2811.
- Goede, P., H. Kolb** (1995) Three-dimensional reconstruction and surface rendering of the five different spectral types of cone pedicle in the turtle retina. *J. Neurosci. Methods* 62: 83-88.

- Grzimek, B.** (1993) Grzimeks Tierleben – Enzyklopädie des Tierreiches Bd 4: Fische 1. Deutscher Taschenbuchverlag, München: pp. 556.
- Hanyu, I.** (1959) On the falciform process, vitreal vessels and other related structures of the teleost eye. I. Various types and their interrelationship. B. Jpn. Soc. Sci. Fisheries (NSUGAF) 25: 595-613.
- Hannover, A.** (1843) Mikroskopiske Undersøgelser af Nervesystemet. Vid. Sel. Naturvid.og Mathem. Afh. X: 9-112.
- Hárosi, F. I., Y. Hashimoto** (1983) Ultraviolet visual pigment in a vertebrate: A tetrachromatic cone system in the dace. Science 222: 1021-1023.
- Hawryshyn, C. W., F. I. Harosi** (1991) Ultraviolet photoreception in carp: Microspectrophotometry and behaviorally determined action spectra. Vis. Res. 31: 567-576.
- Heß, M., R. R. Melzer, U. Smola** (1998a) The photoreceptors of *Muraena helena* and *Ariosoma balearicum*- a comparison of multiple bank retinae in anguilliform eels (Teleostei). Zool. Anz. 237: 127-137.
- Heß, M., R. R. Melzer, U. Smola** (1998b) Density map and patterns of cone photoreceptors in the retina of the European anchovy *Engraulis encrasiolus* L. (Engraulidae, Clupeiformes). Zoology-analysis of complex systems 101 (Suppl. 1): 38.
- Hope, A. J., J. C. Partridge, P. K. Hayes** (1998) Switch in rod opsin gene expression in the European eel, *Anguilla anguilla* (L.). Proc. R. Soc.Lond. B 265: 869-874.
- Horváth, G., D. Varjú** (1995) Underwater refraction-polarization patterns of skylight perceived by aquatic animals through snell's window of the flat water surface. Vis. Res. 35: 1651-1666.
- Jagger W. S.** (1992) The optics of the spherical fish lens. Vis. Res. 32: 1271-1284.
- Kirsch, M., H.-J. Wagner, R. H. Douglas** (1989) Rods trigger light adaptive retinomotor movements in all spectral cone types of a teleost fish. Vis. Res. 29: 389-396.
- Klyne M. A., M. A. Ali** (1981) Microtubules and 10nm filaments in the retinal pigment epithelium during the diurnal light-dark-cycle. Cell Tissue Res. 214: 397-405.
- Knowles, A., H. Dartnall** (1977) The photobiology of vision. In: H. Davson (ed): The eye (Vol. 2B). Academic Press, London: pp. 689.
- Kreuzer, R. O., J. G. Sivak** (1985) Chromatic aberration of the vertebrate lens. Ophthal. Physiol. Opt. 5: 33-41.
- Kunz, Y. W.** (1980) Cone mosaics in a teleost retina: Changes during light and dark adaptation. Experientia 36: 1371-1374.

- Kunz, Y. W.** (1983) Diurnal changes of cone mosaic in a teleost retina. *Experientia* 39: 1049-1050.
- Kunz, Y. W., S. Ennis** (1983) Ultrastructural diurnal changes of the retinal photoreceptors in the embryo of a viviparous teleost (*Poecilia reticulata* P.). *Cell Different.* 13: 115-123.
- Kunz, Y. W., S. Ennis, C. Wise** (1983) Ontogeny of the photoreceptors in the embryonic retina of the viviparous guppy, *Poecilia reticulata* P. (Teleostei). *Cell Tissue Res.* 230: 469-486.
- Kunz, Y. W., M. Ni Shuilleabhain, E. Callaghan** (1985) The eye of the venomous marine teleost *Trachinus vipera* with special reference to the structure and ultrastructure of visual cells and pigment epithelium. *Exp. Biol.* 43: 161-178.
- Kusmic, C., P. Gualtieri** (2000) Morphology and spectral sensitivities of retinal and extraretinal photoreceptors in freshwater teleosts. *Micron* 31:183-200.
- Levine, J. S., P. S. Lobel, E. F. MacNichol Jr.** (1980) Visual communication in fishes. In: Ali M. A. (ed.): *Environmental physiology of fishes*. Plenum Pr., New York, London: pp. 447-475.
- Levine J. S., E. F. MacNichol Jr.** (1979) Visual pigments in teleost fishes: Effects of habitat, microhabitat, and behavior on visual system evolution. *Sens. Process.* 3: 95-131.
- Levine, J. S., E. F. MacNichol Jr., T. Kraft, B. A. Collins** (1979) Intraretinal distribution of cone pigments in certain teleost fishes. *Science* 204: 523-526.
- Liebmann, P. A., G. Entine** (1964) Sensitive low-light-level microspectrophotometer detection of photosensitive pigments of retinal cones. *J. Opt. Soc. Am.* 54: 1451-1459.
- Liebmann. P. A., S. Caroll, A. Laties** (1969) Spectral sensitivity of retinal screening pigment migration in the frog. *Vis. Res.* 9: 377-384.
- Locket, N. A.** (1971) Retinal anatomy in some scopelarchid deep-sea fishes. *Proc. R. Soc.Lond. B* 178: 161-184.
- Locket, N. A.** (1977) Adaptions to the deep sea environment. In: F. Crescitelli (ed.): *Handbook of sensory physiology 7 (5) - the visual system in vertebrates*. Springer-Verlag, Berlin: pp. 67-192.
- Loew, E. R., J. N. Lythgoe** (1978) The ecology of cone pigments in teleost fishes. *Vi. Res.* 18: 715—722.
- Loew, E. R., C. M. Wahl** (1991) A short-wavelength sensitive cone mechanism in juvenile yellow perch, *Perca flavescens*. *Vis. Res.* 31: 353-360.
- Losey, G. S., T. W. Cronin, T. H. Goldsmith, D. Hyde, N. J. Marshall, W. N. McFarland** (1999) The UV visual world of fishes: a review. *J. Fish Biol.* 54: 921-943.

- Losey, G. S., P. A. Nelson, J. P. Zamzow** (2000) Ontogeny of spectral transmission in the eye of the tropical damselfish, *Dascyllus albisella* (Pomacentridae), and possible effects on UV vision. *Environ. Biol. Fishes* 59: 21-28.
- Lovejoy, N. R.** (2000) Reinterpreting recapitulation: Systematics of needlefishes and their allies (Teleostei: Beloniformes). *Evolution* 54: 1349-1362.
- Lyall, A. H.** (1957a) The growth of the trout retina. *Q. J. Micr. Sci.* 98: 101-110.
- Lyall, A. H.** (1957b) Cone arrangements in teleost retinæ. *Q. J. Micr. Sci.* 98: 189-201.
- Lythgoe, J. N.** (1979) *The ecology of vision*. Oxford University Press, Oxford: pp. 244.
- Lythgoe, J. N.** (1980) Vision in fishes: ecological adaptations. In: Ali M. A. (ed.): *Environmental physiology of fishes*. Plenum Pr., New York, London: pp. 431-445.
- Lythgoe, J. N.** (1984) Visual pigments and environmental light. *Vis. Res.* 24: 1539-1550.
- Lythgoe, J. N.** (1988) Light and vision in the aquatic environment. In: Atema J., R. R. Fay, A. N. Popper, W. N. Tavolga (eds.): *Sensory biology of aquatic animals*. Springer-Verlag, New York: pp. 57-82.
- MacNichol Jr., E. F., Y. W. Kunz, J. S. Levine, F. I. Hárosi, B. A. Collins** (1978) Ellipsosomes: Organelles containing a cytochrome-like pigment in the retinal cones of certain fishes. *Science* 200: 549-552.
- Marc, R. E., H. G. Sperling** (1976a) Color receptor identities of goldfish cones. *Science* 191: 487-489.
- Marc, R. E., H. G. Sperling** (1976b) The chromatic organization of the goldfish cone mosaic. *Vis. Res.* 16: 1211-1224.
- McFarland, W. N., E. R. Loew** (1994) Ultraviolet visual pigments in marine fishes of the family Pomacentridae. *Vis. Res.* 34: 1393-1396.
- McFarland, W. N., F. W. Munz** (1975a) Part II. The photopic environment of clear tropical seas during day. *Vis. Res.* 15: 1063-1070.
- McFarland, W. N., F. W. Munz** (1975b) Part III. The evolution of photopic visual pigments in fishes. *Vis. Res.* 15: 1071-1080.
- Meinertzhagen, I. A.** (1991) Evolution of the cellular organization of the arthropod compound eye and optic lobe. In: Cronly-Dillon J. R., Gregory R. (eds.): *Vision and visual dysfunction*, vol.2. Macmillan, London, England: pp. 341-363.
- Mollon, J. D., J. K. Bowmaker, G. H. Jacobs** (1984) Variations of colour vision in a New World primate can be explained by a polymorphism of retinal photopigments. *Proc. R. Soc. Lond. B* 222: 373-399.

- Müller, H.** (1951) Über das Zapfenmosaik in der Netzhaut des „Guppy“ (*Lebistes reticulatus*). Naturwiss. 38: 459-460.
- Müller, H.** (1952) Bau und Wachstum der Netzhaut des Guppy (*Lebistes reticulatus*). Zool. Jahrb. (Zoologie und Physiologie) 63: 275-324.
- Munk, O.** (1970) On the occurrence and significance of horizontal band-shaped retinal areas in teleosts. Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorik Forening i Kjöbenhavn 133: 85-120.
- Muntz, W. R. A.** (1972) Inert absorbing and reflecting pigments. In: H. J. A. Dartnall (ed.): Handbook of sensory physiology 7 (1). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: pp. 529-565.
- Muntz, W. R. A., G. S. V. Mouat** (1984) Annual variations in the visual pigments of brown trout inhabiting lochs providing different light environments. Vis. Res. 24: 1575-80.
- Munz, F. W., W. N. McFarland** (1973) The significance of spectral position in the rhodopsins of tropical marine fishes. Vis. Res. 13: 1829-1874.
- Munz, F. W., W. N. McFarland** (1975) Part I. Presumptive cone pigments extracted from tropical marine fishes. Vis. Res. 15: 1045-1062.
- Munz, F. W., W. N. McFarland** (1977) Evolutionary adaptations of fishes to the photic environment. In: F. Crescitelli (ed.): Handbook of sensory physiology 7 (5)-the visual system in vertebrates. Springer-Verlag, Berlin: pp. 193-274.
- Nagle, B. W., C. Okamoto, B. Taggart, B. Burnside** (1986) The teleost cone cytoskeleton. Localisation of actin, microtubules and intermediate filaments. Invest. Ophthalm. Vis. Sci. 27: 689-710.
- Novalés Flamarique, I.** (2000) The ontogeny of ultraviolet sensitivity, cone disappearance and regeneration in the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*. J. Exp. Biol. 203: 1161-1172.
- Novalés Flamarique, I., F. I. Hárosi** (1999) Photoreceptor pigments of the blueback herring (*Alosa aestivalis*, Clupeidae) and the atlantic silverside (*Menidia menidia*, Atherinidae). Biol. Bull. 197: 235-236.
- Novalés Flamarique, I., F. I. Hárosi** (2000) Photoreceptors, visual pigments, and ellipsosomes in the killifish, *Fundulus heteroclitus*: a microspectrophotometric and histological study. Vis. Neurosci. 17: 403-420.
- Novalés Flamarique, I., C. W. Hawryshyn, F. I. Hárosi** (1998) Double-cone internal reflection as a basis for polarization detection in fish. J. Opt. Soc. Am. A 15: 349-358.
- O'Day, W. T., R. W. Young** (1978) Rhythmic daily shedding of outer-segment membranes by visual cells in the goldfish. J. Cell Biol. 76: 593-604.

- Pagh-Roehl, K., J. Brandenburger, E. Wang, B. Burnside** (1992) Actin-dependent myoid elongation in teleost rod inner/outer segments occurs in the absence of net actin polymerization. *Cell Motil. Cytoskeleton* 21: 235-251.
- Palacios, A. G., F. J. Varela, R. Srivastava, T. H. Goldsmith** (1998) Spectral sensitivity of cones in the goldfish, *Carassius auratus*. *Vis. Res.* 38: 2135-2146.
- Parkyn, D. C., C. W. Hawryshyn** (1993) Polarized-light sensitivity in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): characterization from multi-unit responses in the optic nerve. *J. Comp. Physiol. A* 172: 1-8.
- Raymond, P. A., L. K. Barthel, G. A. Curran** (1995) Developmental patterning of rod and cone photoreceptors in embryonic Zebrafisch. *J. Comp. Neurol.* 359: 537-550
- Raymond, P. A., L. K. Barthel, M. E. Rounsifer, S. A. Sullivan, J. K. Knight** (1993) Expression of rod and cone visual pigments in goldfish and zebrafish: a rhodopsin-like gene is expressed in cones. *Neuron* 10: 1161-1174.
- Reckel, F., R. R. Melzer, U. Smola** (1999a) Photoreceptor fine structure, patterns and densities in the retina of the garfish *Belone belone* (Belonidae, Teleostei) during light and dark adaption. *Zoology* 102 (Suppl. II) (DZG 92.1): 44.
- Reckel, F., R. R. Melzer, U. Smola** (1999b) Ultrastructure of the retina of two subspecies of *Coregonus lavaretus* (Teleostei) from Lake Constance (Germany). *Acta Zool.* 80: 153-162.
- Reckel, F., R. R. Melzer, U. Smola** (2001) Outer retinal fine structure of the garfish *Belone belone* (L.) (Belonidae, Teleostei) during light and dark adaptation - photoreceptors, cone patterns and densities. *Acta Zool.* 82: 89-105.
- Robinson, J., E. A. Schmitt, F. I. Hárosi, R. J. Reece, J. E. Dowling** (1993) Zebrafish ultraviolet visual pigment: absorption spectrum, sequence, and localization. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90: 6009-6012.
- Romer, A. S., T. S. Parsons** (1991) *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin: pp. 624.
- Rosen, D. E.** (1964) The relationships and taxonomic position of the halfbeaks, killifishes, silversides, and their relatives. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 127: 217-268.
- Rosen, D. E., L. R. Parenti** (1981) Relationships of *Oryzias* and the groups of atherinomorph fishes. *Am. Mus. Novit.* 2719: 1-25.
- Rossetto, E. S., H. Dolder, I. Sazima** (1992) Double cone mosaic pattern in the retina of larval and adult Piranha, *Serrasalmus spilopleura*. *Experientia* 48: 597-599.
- Sabatini, D. D., K. Bensch, R. J. Barnett** (1963) Cytochemistry and electron microscopy . The preservation of cellular ultrastructure and enzymatic activity by aldehyde fixation. *J. Cell Biol.* 17: 19-58

- Saidel, W. M.** (1987) An unusual optic fiber pattern in the retina of the primitive fish *Pantodon buchholzi*, *Peters. Vis. Res.* 27: 511-516.
- Saidel, W. M., M. R. Braford Jr.** (1985) Fundal variations in the eyes of the osteoglossomorph fishes. *Brain Behav. Evol.* 27: 80-92.
- Saszik, S., J. Bilotta** (1999) The effects of temperature on the dark-adapted spectral sensitivity function of the adult zebrafish. *Vis. Res.* 39: 1051-1058.
- Satoh, T., O. Hisatomi, O. F. Tokunaga** (1999) Topographic variations of opsin expression of the cone photoreceptors in Medaka (*Oryzias latipes*) retina. *Zool. Sci.* 16 (Suppl.): 98.
- Schwartz, E.** (1971) Ein Septum papillaris im Auge von *Pantodon buchholzi* Pet. (Teleostei, Osteoglossiformes). *Z. Morph. Tiere* 70: 119-127.
- Shand, J., M. A. Archer, S. P. Collin** (1999) Ontogenetic changes in the retinal photoreceptor mosaic in a fish, the black bream, *Acanthopagrus butcheri*. *J. Comp. Neurol.* 412: 203-217.
- Silver, J., J. Sapiro** (1981) Axonal guidance during development of the optic nerve: the role of pigmented epithelia and other extrinsic factors. *J. Comp. Neurol.* 202: 521-538.
- Sivak, J. G., W. R. Bobier** (1978a) Chromatic aberration of the fish eye and its effect on refractive state. *Vis. Res.* 18: 453-455.
- Sivak, J. G., W. R. Bobier** (1978b) Effect of a yellow ocular filter on chromatic aberration: the fish eye as an example. *Am. J. Optom. Physiol. Opt.* 55: 813-817.
- Sivak, J. G., R. O. Kreuzer** (1983) Spherical aberration of the crystalline lens. *Vis. Res.* 23: 59-70.
- Smith, M. M., P. C. Heemstra** (1986) *Smiths' Sea Fishes*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo: pp. 1047.
- Sterba, G.** (1998) *Süßwasserfische der Welt*. Weltbildverlag GmbH, Augsburg: pp. 914.
- Thorpe, A., R. H. Douglas, R. J. W. Truscott** (1993) Spectral transmission and short-wave absorbing pigments in the fish lens - I. phylogenetic distribution and identity. *Vis. Res.* 33: 289-300.
- Wagner, H. J.** (1972) Vergleichende Untersuchungen über das Muster der Sehzellen und Horizontalen in der Teleostier-Retina (Pisces). *Z. Morph. Tiere* 72: 77-130.
- Wagner, H. J.** (1975) Comparative analysis of the patterns of receptor and horizontal cells in teleost fishes. In: Ali, M. A. (ed.): *Vision in fishes. New approaches in research*. Plenum Pr., New York, London: 517-524.

- Wagner, H. J., M. A. Ali** (1977) Cone synaptic ribbons and retinomotor changes in the brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Salmonidae, Teleostei), under various experimental conditions. *Can. J. Zool.* 55: 1684-1691.
- Wahl, C. M.** (1994) Periodic cone cell twists in the walleye, *Stizostedion vitreum*; a new type of retinomotor activity. *Vis. Res.* 34: 11-18.
- Warren, R. H., B. Burnside** (1978) Microtubules in cone myoid elongation in the teleost retina. *J. Cell Biol.* 78: 247-259.
- Waterman, T. H., R. B. Forward Jr.** (1970) Field evidence for polarized light sensitivity in the fish *Zenarchopterus*. *Nature* 228: 85-87.
- Wehner, R., W. Gehring** (1990) *Zoologie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York: pp. 816.
- Yacob, A., C. Wiese, Y. W. Kunz** (1977) The accessory outer segment of rods and cones in the retina of the Guppy, *Poecilia reticulata* P. (Teleostei). *Cell Tissue Res.* 177: 181-193.
- Young, S. R., G. R. Martin** (1984) Optics of retinal oil droplets: a model of light collection and polarization detection in the avian retina. *Vis. Res.* 24: 129-137.
- Zaunreiter, M., H. Junger, K. Kotrschal** (1991) Retinal morphology of cyprinid fishes: a quantitative histological study of ontogenetic changes and interspecific variation. *Vis. Res.* 31: 383-394.
- Zygar, C. A., M. J. Lee, R. D. Fernald** (1999) Nasotemporal asymmetry during teleost retinal growth: preserving an area of specialization. *J. Neurobiol.* 41: 435-442.

Erklärung

Hiermit versichere ich, die vorliegende Dissertation selbständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet zu haben.

München, Mai 2001

Frank Reckel

Dank

An dieser Stelle möchte ich all denjenigen meinen Dank aussprechen, die mich bei der Anfertigung dieser Arbeit unterstützt haben und somit direkt oder indirekt zu ihrem Gelingen beigetragen haben.

PD Dr. Roland Melzer, der mich seit nahezu 6 Jahren meines Studienlebens begleitet, der mir die Faszination der Elektronenmikroskopie offenbarte, mir auch in schwierigen Momenten mit Rat und Tat zur Seite stand, mir jegliche Freiheiten ließ und das Vertrauen in meine Arbeit nie verlor. Danke ROM.

Prof. Dr. Ulrich Smola, für seine wertvollen Anregungen, Hinweise und Diskussionen, die nicht zuletzt das NBT-Experiment ermöglichten. Ferner für die unkonventionelle Möglichkeit im Rahmen der Rovinj-Exkursion Experimente durchführen und Material beschaffen zu können.

Prof. Dr. Jim Bowmaker und **Dr. Juliet Andrews** (Institute of Ophthalmology, London), für die spontane Zusage und Hilfe bei der Ausführung und Auswertung der MSP Experimente.

Dr. Marie-Henriette du Buit (Laboratoire de Biologie Marine du Collège de France, Concarneau), ohne deren Hilfe und Organisation der entscheidende Makrelenhecht noch immer im Atlantik schwimmen würde, sowie den Sardinenfischern von Concarneau.

Dr. Frank Glaw (Zoologische Staatssammlung, München), für die Möglichkeit Augen aus Sammlungsmaterial untersuchen zu dürfen.

Dr. Stanley Flavel und **Dr. Seeto Johnson** (University of South Pacific, Fidji), für die Mithilfe beim Fang von Halbschnäblern und Fliegenden Fischen.

Dr. Ralph Tollrian und **Christian Laforsch** für die Möglichkeit die Fressversuche in ihrem Labor durchführen zu dürfen.

Daniela Nicastro, für ihre Energie im Urlaub Halbschnäbler und Fliegende Fische zu fangen, sowie ihre Wegbegleitung über viele Jahre meines Studiums.

Stefan Beisler, für die vielen Tips, Hilfe bei der Materialbeschaffung und des Transports nach London und nicht zuletzt für die schönen Hydrocynus Abende.

All den Weggefährten und guten Geistern in der Abteilung, **Peter Ludwig, Timo Zimmermann, Christine Dunkel, Hedwig Gebhardt, Yvonne Mannes, Harro Hieninger, Ariane Groß und Martin Heß (Fischaue bleib wachsam)** für ihre Hilfe und gute Zusammenarbeit.

„**Dr. Hans**“ der sich nicht scheute mit einem Fischverrückten nach Concarneau und nach London zu fahren, morgens um 4 den Fischmarkt zu durchstöbern und für die vielen unvergessenen Kultabende.

Daniela und Sabine Schiedlmeier, die die Last auf sich nahmen, das Skript Korrektur zu lesen.

Der Ludwig-Maximilians-Universität für die finanzielle Unterstützung im Rahmen eines Stipendiums zur Förderung des künstlerischen und wissenschaftlichen Nachwuchses über den maximalen Bewilligungszeitraum.

Am Ende möchte ich den drei wichtigsten Menschen in meinem Leben danken - meinen Eltern und Julia. Für was alles, das würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen, das sage ich Euch persönlich.

Lebenslauf

Persönliche Daten:

Name: Frank Reckel
Geburtsdatum: 21.04.1969
Familienstand: ledig
Staatsangehörigkeit: deutsch

Schulbildung:

1975-1979 Grundschule München
1979-1980 Hauptschule München
1980-1989 Gymnasium München Moosach
Abschluß Allgemeine Hochschulreife

Wehrdienst:

1989-1991 Bundeswehr (SAZ II, Reserveoffizierslaufbahn)

Studium:

1991-1997 Studium der Biologie and der LMU München
XI. 1993 Vordiplom
1996 Diplomarbeit am Zoologischen Institut der LMU München;
Thema: Vergleichende Untersuchungen an der Retina zweier
Formen des Bodenseefelchens, *Coregonus lavaretus wartmanni*
(Bloch, 1783) (Blaufelchen) und *C. lavaretus macrophthalmus*
(Nüsslin, 1882) (Gangfisch) (Coregonidae, Teleostei).
II. 1997 Diplom in Biologie (Prüfungsfächer: Zoologie, Ökologie,
Fischereibiologie, Botanik)
III. – VI. 1997 Planung und Vorbereitung der Dissertation
VII. – IX. 1997 Dreimonatiger Auslandsaufenthalt in Australien und den USA

X. 1997 - Anfertigung der Dissertation am Zoologischen Institut der LMU München mit Unterstützung durch ein dreijähriges „Stipendium zur Förderung des künstlerischen und wissenschaftlichen Nachwuchses“ der LMU München.

Publikationen:

Melzer, R. R., A. Panzinger, F. Reckel, U. Smola (1995) Central nervous system of brachyceran larvae (Insecta, Diptera). Zool. Anz. 234: 113-123.

Reckel, F., R. R. Melzer, U. Smola (1999) Ultrastructure of the retina of two subspecies of *Coregonus lavaretus* (Teleostei) from Lake Constance (Germany). Acta Zoologica 80: 153-162.

Reckel, F., R. R. Melzer, U. Smola (1999) Photoreceptor fine structure, patterns and densities in the retina of the garfish *Belone belone* (Belonidae, Teleostei) during light and dark adaptation. ZACS 102 Suppl. II (DZG 92.1): 44.

Reckel, F., R. R. Melzer, U. Smola (2001) Outer retinal fine structure of the garfish *Belone belone* L. (Belonidae, Teleostei) during light and dark adaptation – photoreceptors, cone patterns and densities. Acta Zoologica 82: 89-105.

Vorträge:

Die äußere Retina der Atheriniformes (Ährenfische und Verwandte): Morphologie und spektrale Empfindlichkeit der Photorezeptoren. Kolloquium am Zoologischen Institut der Ludwig-Maximilians-Universität München, 06.02.2001.

Anhang

Im Rahmen dieser Arbeit wurden folgende Puffer, Lösungen und Ansätze verwendet:

Mikroskopische Untersuchungen

- **0.2 M Cacodylat-Stammpuffer** (pH 7.2-7.3)
Cacodylsäure-Natriumsalz-Trihydrat (Fa. Roth) 4.28 g /100ml Aqua bidest..
Mit 0.1 n HCl-Lösung auf entsprechenden pH-Wert einstellen und nach einem Tag nachjustieren.
- **0.1 M Cacodylat-Waschpuffer** (pH 7.2-7.3)
Verdünnung des Stammpuffers mit Aqua bidest. im Verhältnis 1:1.
- **0.2 M Sörensen-Phosphatpuffer** (Stammpuffer), pH 7.2-7.3:
g/100ml Aqua bidest.
 - KH_2PO_4 (Fa. Roth) 2.75
 - $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \times 2 \text{H}_2\text{O}$ (Fa. Roth) 3.56Einstellen des gewünschten pH-Wertes mit der entsprechenden Salzlösung.
- **0.1 M Sörensen-Phosphatpuffer** (Waschpuffer), pH 7.2-7.3: Verdünnung des Stammpuffers mit Aqua bidest. im Verhältnis 1:1.
- **Fixierlösung A:** 4% Glutardialdehyd in 0.1 M Cacodylat- oder Phosphatpuffer => 4 ml 25% Glutardialdehyd puriss. (Fa. Roth) + 21 ml 0.1 M Cacodylat- oder Phosphatpuffer. Bei manchen Ansätzen Zugabe von 3% Saccharose.
- **Fixierlösung B:** 1% Osmiumtetroxid-Lösung in 0.1 M Cacodylat- oder Phosphatpuffer => 2% OsO_4 in Wasser (Fa. Roth) + 0.2 M Cacodylat- oder Phosphatstammpuffer.
- **Kunstharzansatz** (Epoxy-Polyesterharz Epon, alle Komponenten Fa. Roth):
 - Glycidether 100 (Kunstharzmonomer) 45.6 ml
 - Härter DBA (= DDSA) 30.9 ml
 - Härter MNA 23.5 ml
 - Beschleuniger DMP-30 1.8 g

Die verwendeten Komponenten müssen absolut wasserfrei sein (Flaschen vor dem Öffnen auf Zimmertemperatur bringen) und sorgfältig für mindestens 30' vermischt werden. Durch o.g. Ansatz erhält man ein Kunstharz mit relativ großer Härte, wie es sich bei der Verwendung von Diamantmessern empfiehlt.

- **Formvarfolie zum Beschichten der Grids:** 1.2 g Formvar (Polyvinylformal, Fa. Agar Scientia Ltd.) in 100 ml Chloroform p.a.
- **Toluidinblau nach Jäger (persönliche Mitteilung):**

	g/100ml Aqua bidest.
➤ 1% Toluidinblau O	1
➤ 2,5% Na ₂ CO ₃ x 10 H ₂ O	2,5
➤ 20-40% Saccharose	20-40

Die Zugabe von Saccharose lässt die Schnitte besser am Objektträger haften. Bewährt bei Kunstharz größerer Härte hat sich die Verwendung von etwa 25% Saccharose. Die Lösung sollte vor der Verwendung filtriert und gekühlt aufbewahrt werden.

Mikrospektrophotometrie

- **„Vogel/Säugetier“-Ringer**, (pH 7.15): Bei Vorversuchen wurde festgestellt, dass dieser Ringer bei Atheriniformes am wenigsten osmotisch bedingte Artefakte verursacht (alle Bestandteile Fa. Roth).

	g/l Aqua bidest.
➤ NaCl	9
➤ KCl	0.4
➤ Na ₂ HPO ₄ x 2 H ₂ O	3.12
➤ NaH ₂ PO ₄ x 2 H ₂ O	1.15
➤ Glucose	1.8

- **MSP-Fixierlösung:** 2% Glutardialdehyd in Vogel/Säugetier-Ringer => 4 ml 25% Glutardialdehyd puriss. (Fa. Roth) in 46 ml Ringerlösung.
- **Dextranlösung:** 5% Dextran in Vogel/Säugetier-Ringer => 0.5 g Dextran T 40 (Fa. Roth) in 10 ml Ringer.

NBT-Versuche

- **Phosphatpuffer, 0.08 M, pH 7.4:**

g/l Aqua bidest.

- $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \times \text{H}_2\text{O}$ (Fa. Merck) 4.31
- $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \times 2 \text{H}_2\text{O}$ (Fa. Roth) 8.70

Tiefgefroren ist die Aufbewahrung von Phosphatpuffer über mehrere Wochen möglich.

- **„Teleost-Ringer“, pH 7.6 :**

g/l Aqua bidest.

- NaCl (Fa. Merck) 8.24
- NaHCO_3 (Fa. Roth) 2.184
- $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \times \text{H}_2\text{O}$ (Fa. Merck) 0.138
- KCl (Fa. Roth) 0.179
- MgSO_4 (Fa. Merck) 0.148
- $\text{CaCl}_2 \times 2 \text{H}_2\text{O}$ (Fa. Merck) 0.118
- Dextrose (Fa. Roth) 1.09

Auf Zugabe von Aminosäure-Cocktails oder Vitamin-Supplemente wurde verzichtet. Tiefgefroren kann „Teleost-Ringer“ über mehrere Wochen aufbewahrt werden.

- **Na_2 -Succinatlösung, 75mM:** $\text{C}_4\text{H}_4\text{O}_4\text{Na}_2 \times 6\text{H}_2\text{O}$ (Fa. Sigma) => 20.26 g/l Aqua bidest.

- **Stammlösung:**

- 35% Phosphatpuffer
- 35% Teleost-Ringer
- 30% Na_2 -Succinat

- **Reaktionslösung:** 5 mg Nitro-Blau-Tetrazoliumchlorid ($\text{C}_{40}\text{H}_{30}\text{Cl}_2\text{N}_{10}\text{O}_6$, Fa. Sigma) in 1 ml Stammlösung.

Na_2 -Succinatlösung, Stammlösung und Reaktionslösung sind vor jedem Versuch *unbedingt* frisch anzusetzen. Die Reaktionslösung muss bis zur Inkubation verdunkelt auf Eis aufbewahrt werden, da NBT lichtempfindlich ist.

- **Fixierlösung:** 10% Formaldehyd (HCHO; Fa. Roth) in isoosmotischem Phosphatpuffer, pH 7.4.

Abkürzungen

aAg	akzessorisches Außenglied	LM	Lichtmikroskopie, Linsenmuskel (Abb. 56)
Ag	Außenglied	LWS	langwellenempfindlich
äk	äußere Körnerschicht	M	marin
äp	äußere plexiforme Schicht	MA	marin
Ax	Axon	md	mittlerer Durchmesser
BG	Blutgefäß	mEZ	mittlerer Einzelzapfen
BM	Bruch'sche Membran	Mg	Melaningranulum
CC	Choriocapillaris	Mi	Mitochondrium
cF	calycaler Fortsatz	ml	durchschnittliche Länge
Ci	verbindendes Cilium	MSP	Mikrospektrophotometrie
cr	cytoplasmatischer Ring	MWS	mittelwellenlängenempfindlich
D	dorsal	My	Myoid
di	Disk	Myk	Myeloidkörper
DZ	Doppelzapfen	n	Anzahl
EI	Ellipsoid	N	nasal
Els	Ellipsosom	NBT	Nitro-Blau-Tetrazoliumchlorid
EZ	Einzelzapfen	nSA	nach Sonnenaufgang
g	Ganglienzellschicht	nSU	nach Sonnenuntergang
gDZ	gleicher Doppelzapfen	o	Opticusfaserschicht
GE	gemäßigt	Öl	Öltropfen
iF	inner conducting Fiber	olm	membrana limitans externa, äußere Grenzmembran
ik	innere Körnerschicht	P	Papille (blinder Fleck)
ilm	innere Grenzmembran	pA	pigmentierte Ausläufer
ip	innere plexiforme Schicht	Pc	Phagocyt
Ir	Iris	Pd	Pedicle, Synapsenfuß eines Zapfens
IS	intraokulares Septum	Pe	Pigmentepithel
kEZ	kurzer Einzelzapfen		
L	limnisch		
IEZ	langer Einzelzapfen		

Pea	Pigmentepithelausläufer	T	temporal
Pez	Pigmentepithelzelle	TEM	Transmissionselektronen- mikroskopie
Ph	Phagosom	TL	Totallänge
Pr	Photorezeptorschicht	TR	tropisch
pZ	pigmentierter Zapfen	uDZ	ungleicher Doppelzapfen
Re	Retina	UVS	ultraviolett empfindlich
REM	Rasterelektronenmikroskopie	V	ventral
s	Standardabweichung	v. a.	vor allem
SE	synaptische Einheit	vgl	vergleiche
Sp	Spherule, Synapsenfuß eines Stäbchens	VS	violett empfindlich
sR	Synaptic Ribbon, synaptisches Band	vSA	vor Sonnenaufgang
St	Stäbchen	vSU	vor Sonnenuntergang
StAg	Stäbchenaußenglied	VT	ventrotemporal
sV	synaptische Vesikel	Z	Zapfen
SW	limnisch	ZAg	Zapfenaußenglied
SWS	kurzwellenempfindlich	Zk	Zellkern
syn	synonym	λ_{\max}	Absorptionsmaximum
		'	Minute

