

Über eine Anpassung von Amphibien-Augen an das Sehen im Wasser

Mit einer Abbildung

Von Werner Himstedt

(I. Zoologisches Institut der Universität Wien)

Einleitung

Für Amphibien ist der Übergang von aquatischer zu terrestrischer Lebensweise mit einer Reihe physiologischer Umstellungen verbunden. Unter anderem können auch Änderungen in der Sehphysiologie auftreten. Die Netzhäute von Frosch-Kaulquappen enthalten den Sehfärbstoff Porphyropsin, der für Süßwasserfische charakteristisch ist, metamorphosierte Frösche besitzen dagegen den Sehfärbstoff Rhodopsin, der generell bei Landwirbeltieren vorkommt (WALD, 1939; LIEBMAN und ENTINE, 1968; REUTER, 1969). Porphyropsin, dessen prosthetische Gruppe Retinal auf Vitamin A₂ basiert, hat das Absorptionsmaximum bei 523 nm Wellenlänge. Rhodopsin, dessen Retinal aus Vitamin A₁ hervorgeht, absorbiert maximal bei 502 nm. Süßwasserfische und Kaulquappen sind demnach für langwelliges Licht empfindlicher als die Landwirbeltiere. Es ist darauf hingewiesen worden, daß hier eine Anpassung an die Lichtbedingungen im Süßwasser vorliegen könnte (z. B. REUTER, 1969; BRIDGES, 1972).

Im Gegensatz zu den Anuren waren die Urodelen bisher kaum auf ihre spektrale Empfindlichkeit und deren möglichen ökologischen Anpassungswert untersucht worden. WALD (1952) beschreibt lediglich für den Molch *Diemictylus* (= *Triturus*) *viridescens* den Übergang von Porphyropsin zu Rhodopsin während der Metamorphose; adulte wieder im Wasser lebende Tiere besaßen wiederum Porphyropsin. Ökologische Faktoren wurden nicht geprüft.

Die einheimischen Molche der Gattung *Triturus* sollten sich gut eignen, um Beziehungen zwischen Sehphysiologie und Lebensraum zu analysieren. Die Tiere leben als Larven zwei bis drei Monate im Wasser und verlassen es nach der Metamorphose. Adulte Molche kehren in jedem Frühjahr zur Paarung und Eiablage in das Wasser zurück. Anders als die meisten Anuren leben sie dort nicht an der Wasseroberfläche, wo weiterhin Luftsehen vorliegt. Ein Molch muß Partner und Beute im Wasser sehen. Nach Beendigung der Paarungszeit leben die *Triturus*-Arten wieder terrestrisch.

Material und Methode

Untersucht wurden folgende Arten:

Teichmolch *Triturus vulgaris* (L.)

Bergmolch *Triturus alpestris* (Laur.)

Kammolch *Triturus cristatus* (Laur.)

Adulte Tiere wurden im Frühjahr in der Umgebung Wiens gefangen und im Labor bei $18 \pm 1^\circ \text{C}$ und natürlichem Licht-Dunkel-Rhythmus gehalten. Paarung und Eiablage fanden in den Aquarien statt, die Larven wurden im Labor aufgezogen.

Zur Bestimmung der spektralen Empfindlichkeit der Augen wurde das Elektroretinogramm (ERG) bei verschiedenen Wellenlängen gemessen. Das Licht einer Xenonlampe wurde durch Interferenzfilter und Graufilter in Wellenlänge und Intensität definiert, so daß die Reizschwelle für verschiedene Spektralfarben bestimmt werden konnte. Der Kehrwert der Reizschwelle (in relativen Quantenzahlen) wurde als Empfindlichkeit angegeben. (Einzelheiten der Methode siehe HIMSTEDT, im Druck).

Zur Untersuchung der Lebensräume wurden Wasserproben aus jenen Tümpeln entnommen, aus denen die Versuchstiere stammten. Im Photometer wurde die spektrale Transmission im Vergleich zu Luft gemessen. Herrn Dr. HERBERT NOPF danke ich für die Durchführung dieser Messungen. Die erhaltenen Werte wurden anschließend auf die jeweilige Wassertiefe des Tümpels umgerechnet.

Ergebnisse

1. Änderung der spektralen Empfindlichkeit der Augen

Die elektrophysiologischen Untersuchungen ergaben einige Artunterschiede, auf die hier nicht weiter eingegangen werden soll. Wesentlich für die hier gestellte Frage waren Unterschiede, die von Entwicklungsstadium, Jahreszeit oder Lebensraum abhängen.

Die Empfindlichkeit für Licht verschiedener Wellenlängen war bei den Larven der drei untersuchten Arten praktisch gleich. Dabei entsprachen die Werte von dunkeladaptierten Augen der Absorptionskurve des Porphyropsins mit dem Maximum bei 523 nm Wellenlänge. Nach der Metamorphose änderte sich das Bild. Juvenile Molche, die das Wasser verlassen hatten und bereits einige Wochen terrestrisch lebten, waren für blaues Licht empfindlicher, für rotes dagegen unempfindlicher als die Larven. Die spektrale Empfindlichkeit glich jetzt der Absorptionskurve des Rhodopsins mit dem Maximum bei 502 nm. Es kann daher angenommen werden, daß auch bei Triturus im Laufe der Metamorphose der Sehfärbstoff in den Stäbchen der Netzhaut von Porphyropsin in Rhodopsin umgebaut wird.

Anders als bei den Anuren tritt dieser Umbau, der eine Verschiebung der spektralen Empfindlichkeit bedingt, bei Molchen aber nicht nur einmal im Lauf der Entwicklung auf. Bei den adulten Tieren ist ein jahreszeitlicher Wechsel zu beobachten. Molche, die im Frühjahr zur Paarungszeit im Wasser gefangen wurden, zeigten die gleiche spektrale Empfindlichkeit wie die Larven. Im Herbst, wenn die Tiere wieder terrestrisch lebten, glich ihre Empfindlichkeit der der juvenilen Landtiere, war also wieder zum kurzwelligen Teil des Spektrums verschoben (HIMSTEDT, im Druck).

2. Spektrale Lichtverteilung im Biotop

Um zu prüfen, ob die Verschiebungen der spektralen Empfindlichkeit einen ökologischen Anpassungswert haben, wurde die spektrale Durchlässigkeit der Wohngewässer der Versuchstiere bestimmt. Das Wasser typischer Molchtümpel zeichnet sich meist durch eine gelbliche Färbung aus, d. h. es ist vor allem für langwelliges Licht durchlässig. Abb. 1 zeigt das an zwei Beispielen. Es wurden hier Tümpel aus verschiedenen Landschaften und mit verschiedenem Artenbestand ausgewählt. Der Tümpel bei Parndorf (Burgenland) liegt auf jenem Teil der Parndorfer Heide, der noch heute als Hutweide genutzt wird. Das Gewässer ist vom Teichmolch (*Triturus vulgaris*) und Kammolch (*Triturus cristatus dobrogicus*) besiedelt. Der Tümpel im Wienerwald liegt inmitten eines dichten Buchenbestandes in der Nähe von Au am Kracking. Hier kommt nur der Bergmolch (*Triturus alpestris*) vor.

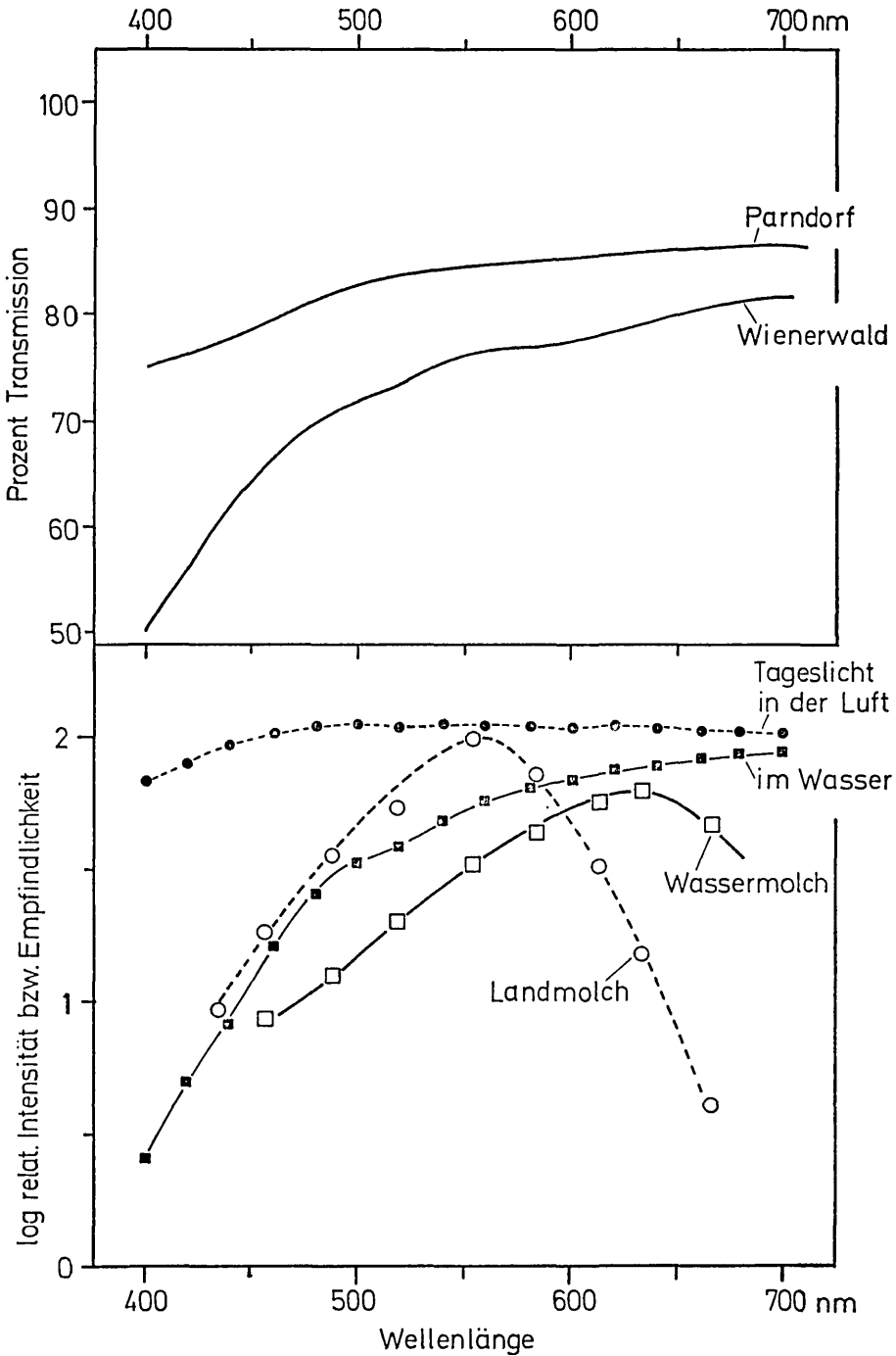


Abb. 1. Spektrale Lichtverteilung im Tümpel und Empfindlichkeit von Molchaugen. Oben: Durchlässigkeit von 1 cm dicken Wasserproben aus zwei verschiedenen Tümpeln. Unten: Spektrale Empfindlichkeit helladaptierter adulter Teichmolche (*Triturus vulgaris*) während des Wasseraufenthaltes im Frühjahr (offene Quadrate) und während des Landlebens im Herbst (offene Kreise) verglichen mit der Lichtverteilung in der Luft (gefüllte Kreise) und in 20 cm Tiefe des Parndorfer Tümpels (gefüllte Quadrate).

Proben aus beiden Tümpeln wurden unfiltriert im Photometer durchgemessen. Wie die Abb. zeigt, ist die Transmission in beiden Gewässern im langwelligen Teil des Spektrums größer als im kurzwelligen. Der Waldtümpel ist allgemein undurchlässiger und der Abfall der Transmission bei kürzeren Wellenlängen ist ausgeprägter. Im Blauen bei 400 nm beträgt die Durchlässigkeit einer 1 cm dicken Schicht nur 50%. Die Ursache dieser starken Gelbfärbung dürften vor allem gelöste pflanzliche Abbauprodukte sein. Der Boden des Waldtümpels war mit einer dicken Schicht Fallaub bedeckt. Ein Torfextrakt zeigt eine sehr ähnliche Transmissionskurve. Plankton oder Schwebstoffe haben hier einen sehr geringen Anteil an der Lichtabsorption. Nach Zentrifugieren (20 min bei 9.000 g) änderte sich die spektrale Transmission praktisch nicht. Das Wasser des Parndorfer Tümpels wurde hingegen durch Zentrifugieren etwas durchlässiger im grünen und blaugrünen Bereich, was offenbar auf das stärker entwickelte Phytoplankton zurückzuführen ist.

Im unteren Teil der Abbildung sind die elektrophysiologisch bestimmten Empfindlichkeiten helladaptierter adulter Teichmolchaugen, bezogen auf ein Spektrum gleicher Quantenzahlen, aufgetragen. Die Meßwerte von je 10 Wasser- bzw. Landtieren wurden gemittelt. Es wurden nicht die Kurven für Dunkeladaptation gezeichnet, die dem Porphyropsin bzw. Rhodopsin entsprechen, da die Verhältnisse bei Tageslicht dargestellt werden sollten. Im Frühjahr während des Wasseraufenthaltes liegt das Maximum für das Tagessehen bei etwa 620 nm. Landmolche im Herbst sind bei 560 nm maximal empfindlich. Es wird also nicht nur das Pigment der Stäbchen von Porphyropsin in Rhodopsin umgebaut, auch die Rezeptoren, die für das Tagessehen verantwortlich sind, unterliegen dem jahreszeitlichen Wandel. Auf Grund der Purkinje-Verschiebung liegen die Empfindlichkeits-Maxima für das Tagessehen bei längeren Wellenlängen als für das Dämmerungssehen.

Dazu wurden die Kurven der spektralen Lichtverteilung gezeichnet. Die Intensitäten wurden gleichfalls auf relative Quantenzahlen umgerechnet, da für den Sehvorgang die Zahl der absorbierten Quanten und nicht die Energie der Strahlung entscheidend ist. Die Daten für das Tageslicht außerhalb des Wassers stammen von ЛУТНОВЕ (1972), der die Meßwerte von verschiedenen Autoren, die zu unterschiedlichen Tages- und Jahreszeiten gewonnen wurden, zusammengefaßt hat. Die Kurve entspricht der durchschnittlichen Strahlung über dem Erdboden bei bedecktem Himmel. Das Licht ist über den sichtbaren Bereich nahezu gleichmäßig verteilt, unterhalb von 450 nm sinkt die Zahl der Quanten ab. Das Maximum der Strahlungsenergie bei ca. 500 nm wird bei der Umrechnung in Quantenzahlen undeutlich. Ausgehend von diesen Werten wurde die spektrale Verteilung des Tageslichtes in 20 cm Tiefe des Parndorfer Tümpels berechnet (die Versuchstiere stammten aus dieser Wassertiefe). Es ist deutlich, daß die Wassermolche an diese Kurve besser angepaßt sind als die Landmolche.

Mit zunehmender Wassertiefe wird die Absorption der kurzwelligen Strahlung immer stärker, der Kurvenverlauf also steiler werden. Noch ausgeprägter ist dies beim Wasser des Wienerwald-Tümpels. Hier ist es für die Tiere noch sinnvoller, gerade für langwelliges Licht empfindlich zu sein. Auch andere natürliche Lichtfilter, die hier nicht berücksichtigt wurden, wie das Laub von Bäumen, deren Äste sich über dem Wasser befinden, oder Wasserpflanzen, die in eutrophen Tümpeln sehr dicht stehen können, ändern nichts daran, daß die Intensität der kurzwelligen Strahlung im Biotop der Wassermolche relativ geringer als die langwellige ist. Die Jahreszeitliche Verschiebung der spektralen Empfindlichkeit erlaubt es den Molchen also, das vorhandene Licht im Tümpel besser auszunutzen.

Literatur

- BRIDGES, C. D. B., 1972: The rhodopsin-porphyrin visual system. In: Handbook of Sensory Physiology, Vol. VII/1, 417–480, Berlin–Heidelberg–New York: Springer.
- HIMSTEDT, W., (im Druck): Die spektrale Empfindlichkeit von Urodelen in Abhängigkeit von Metamorphose, Jahreszeit und Lebensraum. Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.
- LIEBMAN, P., and ENTINE, G., 1968: Visual pigments of frog and tadpole (*Rana pipiens*). Vision Res. 8, 761–775.
- LYTHGOE, J. N., 1972: The adaptation of visual pigments to the photic environment. In: Handbook of Sensory Physiology, Vol. VII/1, 566–603, Berlin–Heidelberg–New-York: Springer.
- REUTER, T., 1969: Visual pigments and ganglion cell activity in the retinae of tadpoles and adult frogs (*Rana temporaria* L.). Acta zool. Fenn. 122, 1–64.
- WALD, G., 1939: On the distribution of Vitamins A₁ and A₂. J. gen. Physiol. 22, 391–415.
- 1952: Biochemical evolution. In: Modern Trends in Physiology and Biochemistry. New York: Academic Press.

Anschrift des Vorfassers: Dr. WERNER HIMSTEDT, I. Zoologisches Institut der Universität Wien, Dr. Karl Lueger Ring 1, A-1010 Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1973

Band/Volume: [113](#)

Autor(en)/Author(s): Himstedt Werner

Artikel/Article: [Über eine Anpassung von Amphibien-Augen an das sehen im Wasser 75-79](#)