

Roland Hengstenberg

Wieso und wie bewahren Insekten einen ruhigen Blick auf die Welt?



1940 geboren in Esslingen/N. Kindheit, Grundschule und neusprachliches Gymnasium ebenda. Studium der Biologie, Chemie, Geographie und Philosophie in Kiel, Freiburg, Stuttgart und Tübingen. 1963 Philosophikum und 1967 erstes Staatsexamen für das Lehramt an Gymnasien, jedoch deutlich größere Neigung zur Forschung als zur Lehre. 1971 Promotion in Zoologie, Botanik und Chemie. 1971 Eheschließung mit Bärbel Köhler und Postdoktoranden-Ausbildung als VW-Stipendiat an den Cold Spring Harbor Laboratories, Long Island, USA. Seit 1971 Wissenschaftler am Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik, Tübingen. 1976-1979 Mitglied des Wissenschaftlichen Rates der Max-Planck-Gesellschaft. 1981-1982 Forschungsaufenthalt an der Australian National University, Canberra. Seit 1978 Gesellschafter und seit 1986 Verwaltungsrat der Rich. Hengstenberg GmbH & Co KG, Esslingen. — Adresse: Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik, Spemannstr. 38, 72076 Tübingen.

Wissenschaftskolleg zu Berlin — ein Traum

Als ich 1993 von Herrn Prof. Wehner gefragt wurde, ob ich Lust hätte, mich um eine Fellowship am Wissenschaftskolleg zu Berlin zu bewerben, war ich sprachlos vor Überraschung, aber es reichte noch zu einem heiseren „Ja, sehr gerne“. Als dann der Rektor schrieb, er würde sich freuen..., waren Freude und Stolz ganz meinerseits. Dann kam unvermeidlich der ganze Schwall von Dingen in meinen Kopf, die ich schon immer tun wollte: in einer großen, sich rapide wandelnden Metropole leben und dennoch Zeit haben, um in stiller Klause mit Muße zu arbeiten. Aufgeschobene Aufsätze endlich schreiben und ein Buch über mein Forschungsgebiet. Hastig überflogene Literatur zum weiteren Fachgebiet sorgfältig lesen. Meine Büro- und Labor-EDV sauber organisieren und ein paar Anwendungsprogramme richtig lernen. Im Gespräch mit den Fellows anderer Fachrichtungen wieder Breite und Tiefe gewinnen. Das reiche Kulturangebot von Berlin wahrnehmen. Die Kunst der

Standardtänze in einem Kurs auffrischen und neue Figuren dazulernen. Den Hobbyführerschein der BVG für Doppeldecker-Busse machen. Ostdeutsche Landschaften und Städte kennenlernen. Und noch vieles mehr.

Und wie war es nun wirklich?

Herrlich und vielspältig! Der Rektor ließ uns immer wieder formvollendet wissen, daß die Exzellenz der Fellows das Tragwerk für die Zukunft des Kollegs darstellt. Es stand auch in der ZEITung und ist deshalb wahr. Das erfreut das Herz und weckt doch den leisen Zweifel: Wirst du den Erwartungen auch genügen? Die Voraussetzungen waren ja gegeben, denn die Mitarbeiter des Kollegs haben uns mit unermüdlicher Freundlichkeit verwöhnt bis an die Grenze der moralischen Zerrüttung. Wie soll man je wieder woanders zurechtkommen?

Die Idee mit der Mönchsklausur war eine krasse Fehleinschätzung. So viele anregende Veranstaltungen am Kolleg und in der Stadt ließen die unbestreitbare Muße nicht bis zur Kreativität aus Langeweile verkommen. Die Spannweite der Dienstags-Kolloquien und anderen Veranstaltungen war überwältigend, ihre Themengebiete teils so weit entfernt von den Inseln des eigenen Wissens, daß die Verständigung manchmal erst in den ausführlichen Diskussionen danach möglich wurde. Trotzdem habe ich es sehr genossen, u. a. mit Alexander Gavrilo über die Bedeutung bestimmter mykenischer Grabbeigaben oder über Probleme der Begriffslexikographie zu diskutieren. Die Beispiele ließen sich mehr und ich hoffe, daß ich einigen Fellows aus den geisteswissenschaftlichen Fächern auch einen Einblick in die Denkweise eines Biologen geben konnte.

Die Ausbrüche ungezügelter Schaffenskraft sind auch nicht mehr das, was sie früher einmal waren. Oder ich habe mir wieder einmal zuviel vorgenommen. Jedenfalls ist nicht alles fertig geworden, was ich vorhatte. Dafür anderes, was gar nicht vorgesehen war. Muß ich mich nun schämen oder geht es anderen Fellows ähnlich?

Im folgenden möchte ich einen kurzen Einblick in mein Arbeitsgebiet geben. Dabei soll gezeigt werden, auf welche Weise ein „einfaches“ Tier feststellt, wie es augenblicklich im Raum orientiert ist, wohin es sich gerade bewegt und wie diese Wahrnehmungen genutzt werden um den Körper, den Kopf und vor allem die Augen aufrecht und ruhig zu halten.

Blicksteuerung bei Insekten

Einführung. In allen Tiergruppen mit hoher Beweglichkeit und gutem Sehvermögen sind im Laufe der Evolution hochkomplexe und leistungsfähige Blickstabilisierungssysteme entstanden. Offenbar sind solche Systeme sehr nützlich und der hohe Aufwand deshalb rentabel. Warum ist das so? Die Lichtsinneszellen sind zu träge, um schnelle Bewegungen zu übertragen. Wer gut sehen will darf seine Augen relativ zur Umgebung nur langsam bewegen. Bei selbstverursachten Pendelbewegungen der Lokomotion oder bei unbeabsichtigten Störbewegungen (Stolpern, Turbulenz) verringern kompensatorische Augenbewegungen die Bildgeschwindigkeit auf der Retina und ermöglichen dadurch akzeptables Sehen auch während schnellerer Körperbewegungen.

Wenn die Augen durch Stabilisierungsreflexe außerdem auf das natürliche Koordinatensystem der Umgebung ausgerichtet bleiben, müssen nicht alle Bereiche des visuellen Nervensystems für alle vorkommenden Auswertungsprobleme eingerichtet sein. Viele visuelle Aufgaben treten bevorzugt in bestimmten Raumbereichen auf. Sie können im Gehirn durch lokale Netzwerke bearbeitet werden, auf die anderswo verzichtet werden kann. Das geht aber nur, wenn die Augen ihre Standardausrichtung auf die Umwelt beibehalten. Wichtig ist in diesem Zusammenhang, daß die Verringerung der Auswertungsanforderungen, die durch Blickstabilisierung erreicht wird, für beliebige Aufgaben gilt, die sich auf inhomogen verteilte Sehdinge beziehen. In diesem Sinne ist Blickstabilisierung auch eine Voraussetzung für die Evolution neuer visueller Fähigkeiten in abgegrenzten Sehfeldbereichen.

Im Vergleich der Blicksteuersysteme verschiedener Tiergruppen fallen eine Reihe formaler Ähnlichkeiten auf, die vermuten lassen, daß ihre Evolution hauptsächlich durch die Anforderungen der visuellen Datenverarbeitung gelenkt wurde und weniger durch die Anfangsbedingungen der verschiedenen Körpergestalten und Organsysteme. Offenbar gibt es nur wenige Funktionsarchitekturen für visuelle Systeme, die gutes und universelles Sehen bei hoher Beweglichkeit erlauben. Dies könnte auch für die Entwicklung mobiler Roboter und anderer technischer Sehsysteme von Interesse sein.

Fragestellung. Warum studiere ich dieses Verhalten bei Insekten? Ich möchte herausfinden, wie in einem winzigen Gehirn mit sehr begrenzten Mitteln ein ziemlich kompliziertes Problem von allgemeiner biologischer Bedeutung konkret gelöst wird. Dazu muß man zuerst in einer quantitativen Verhaltensuntersuchung zeigen, was das Tier in dieser Aufgabenstellung überhaupt leistet, und danach mit physiologischen

Mikromethoden bestimmen, wie die erforderliche Datenverarbeitung im Gehirn durch Nervenzellen bewerkstelligt wird. Dies ist bei Insekten viel leichter und genauer möglich, als beim Menschen oder anderen Wirbeltieren.

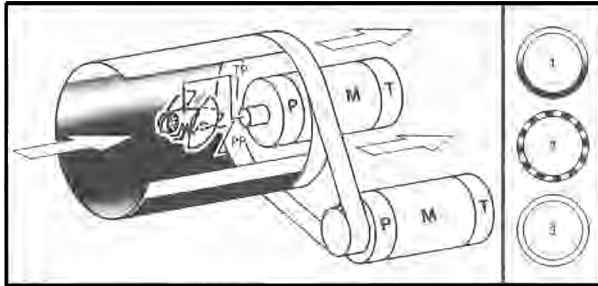


Abb. 1: Windkanal mit Vorrichtungen zur Auslösung und Beobachtung von Kopfbewegungen bei ortsfest fliegenden Insekten. Die Fliege oder ihre visuelle Umgebung können durch Servomotoren um die Körperachse des Tieres gedreht werden (Rollung). Kopfbewegungen werden von vorne mit einem Videoteleskop gefilmt und durch Einzelbild-Auswertung mit einem Rechner rekonstruiert.

Verhaltensuntersuchungen. Insekten haben annähernd halbkugelige „Facettenaugen“, die aus vielen tausend gleichartigen Einheiten, den „Ommatidien“ bestehen. Dadurch überblicken sie fast den gesamten Sehraum gleichzeitig. Die Facettenaugen sind fest mit der Kopfkapsel verwachsen und Blickbewegungen werden durch Kopfdrehungen bewerkstelligt. Fliegen können ihren Kopf horizontal und vertikal um $\pm 20^\circ$ und um die Blickachse (Rollung) um $\pm 90^\circ$ drehen.

An frei fliegenden Insekten können Kopfbewegungen aus technischen Gründen nur schlecht beobachtet werden. Man kann aber eine Fliege im Zentrum eines Windkanals an der Achse eines Servomotors befestigen und mit einem kleinen Videoteleskop durch die Einlaßdüse des Windkanals im ortsfesten Flug von vorne beobachten (Abb. 1, links). Die Fliege kann, für sie unvorhersehbar, mit beliebigen Zeitfunktionen um ihre Körperachse gedreht oder geschüttelt werden, während die visuelle Umgebung, wie in der Natur, stationär gehalten wird. Auf diese Weise kann man unbeabsichtigte Störungen der Fluglage simulieren wie sie im freien Flug, etwa durch Luftwirbel, auftreten können. Die Wand des Windkanals besteht aus durchscheinendem Kunststoff, wird von außen beleuchtet und kann mit verschiedenen Mustern ausgekleidet werden (Abb. 2, rechts). Durch einen zweiten Servomotor

kann auch das Muster gedreht werden, wobei in diesem Fall die Fliege stationär gehalten wird. Der Windkanal wird mit 2 m/s von Luft durchströmt, so daß die Fliege den Eindruck haben muß, mit angenehmer Reisegeschwindigkeit vorwärts zu kommen. Die Videobilder werden zur Auswertung an einen Prozeßrechner übergeben, der auch die Reizbewegungen der Fliege bzw. des Musters steuert.

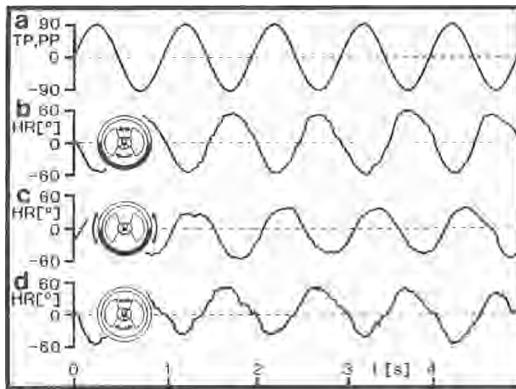


Abb. 2: Blickstabilisierende Kopfbewegungen aufgrund der in (a) gezeigten sinusförmigen Rollreize. (b) Drehungen der Fliege in ruhender Umgebung führen zu gegenseitigen Kopfbewegungen, die der aufgezwungenen Schiefelage der Augen entgegenwirken und ihre normale Ausrichtung auf die visuelle Umgebung stabilisieren. (c) Drehungen des Musters, bei ruhig gehaltener Fliege, führen zu visuell induzierten Folgebewegungen des Kopfes. (d) Drehungen der Fliege in optisch strukturloser Umgebung führen aufgrund der mechanosensorisch wahrgenommenen Eigenbewegungen zu gegenläufigen Stabilisierungsbewegungen des Kopfes.

Abb. 2 zeigt als Beispiel die Reaktionen einer Fliege auf verschiedene, sinusförmige Reizbewegungen (Abb. 2a). Bei Rollung der Fliege in einer stationären optischen Umgebung, die der gewohnten Helligkeitsverteilung zwischen Himmel und Erde ähnelt (Einschaltfigur), rollt die Fliege ihren Kopf (relativ zum Körper dargestellt) entgegen der aufgezwungenen Schaukelbewegung (Abb. 2b). Die Fliege bemüht sich also, ihren Kopf und somit die Augen, relativ zur Umgebung, stabil zu halten. Unklar bleibt aber, welche Art von Sinnesinformation sie dazu benützt. Das wird durch die zwei folgenden Experimente geklärt. Abb. 2c zeigt Kopfbewegungen der Fliege während sie selbst vollkommen still gehalten wird und statt dessen das Muster bewegt wird (Abb. 2a). Hierbei

folgt die Fliege mit ihrem Kopf der Musterbewegung und versucht auf diese Weise ihre Augen relativ zur Umgebung ruhig zu halten. Offenbar „interpretiert“ sie die sichtbare Drehung der gesamten Umwelt als Anzeichen einer unbeabsichtigten Körperdrehung. Abb. 2d zeigt das komplementäre Experiment. Hierzu wurde die gemusterte Tapete aus dem Windtunnel entfernt, so daß die gesamte Umgebung für die Fliege gleichmäßig hell und vollkommen strukturlos erschien. Dann wurde das Tier, wie im ersten Experiment, geschaukelt. Die gegenläufigen Kopfbewegungen (Abb. 2d) beweisen nun aber, daß die Fliege auch ohne visuelle Anhaltspunkte ihre Eigenbewegung wahrnehmen kann. Diese Experimente zeigen, daß Fliegen ihre Augen bei der Fortbewegung raumstabil zu halten versuchen und visuelle und mechanosensorische Informationen zur Steuerung der Ausgleichsbewegungen benutzen.

Durch weitere Experimente, in denen die Reizbewegungen modifiziert und verschiedene Sinnesorgane durch kleine Eingriffe ausgeschaltet wurden, konnte gezeigt werden, daß Fliegen mindestens vier verschiedene visuelle und vier mechanosensorische Teilreaktionen benutzen, um ihre Augen im Lauf und Flug möglichst zuverlässig und genau zu stabilisieren. Das kann hier nicht im Detail ausgeführt werden und ist deshalb nur in einer Übersichtstafel dargestellt (Abb. 3).

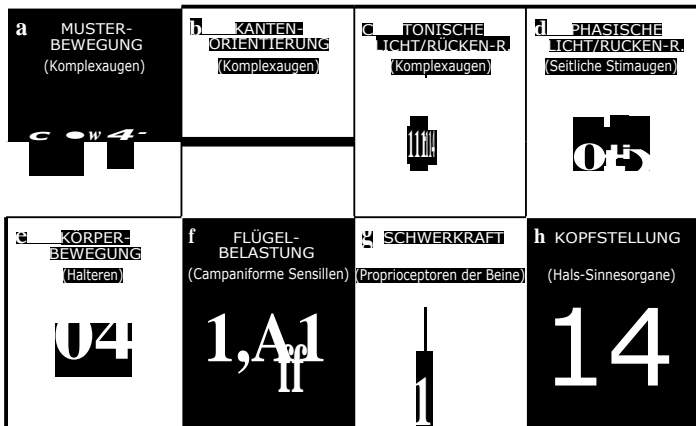


Abb. 3: Sensorische Komponenten der Blickstabilisierung. Die Tafel zeigt vier visuelle (a—d) und vier mechanosensorische Reaktionskomponenten der Fliege, die durch Abwandlung der Reize und Manipulationen an verschiedenen Sinnesorganen identifiziert werden konnten.

Dynamische Komplementierung. Man mag sich fragen, warum ein kleines Tier mit einem noch viel kleineren und „einfachen“ Gehirn so viele verschiedene Sinnesorgane einsetzt um seine Augen raumstabil zu halten. Man weiß, daß visuelle Systeme tendenziell langsam sind, einmal wegen der schon oben erwähnten Trägheit der Photorezeptoren und andererseits, weil die Richtung und Größe der erforderlichen Kompensationsbewegungen ja nicht im retinalen Bild enthalten sind, sondern erst mühsam berechnet werden müssen. Mechanosensorische Systeme sind hingegen ihrer Natur nach schnell, aber oft nicht so genau. Die gleichzeitige Benutzung vieler verschiedener Sinnesinformationen erhöht die Zuverlässigkeit und Genauigkeit der Lagewahrnehmung und vergrößert den Geschwindigkeitsbereich der Bewegungswahrnehmung.

Parallele und serielle Kontrolle. Kopf und Rumpf einer Fliege können sich natürlich nicht völlig unabhängig voneinander bewegen. Lagestörungen des Kopfes zeigen meist auch eine entsprechende Lagestörung des Körpers an. Deshalb werden dieselben Sinnessignale, mutatis mutandis, auch für die Kontrolle der Körperhaltung benutzt. Die Steuersignale werden gleichzeitig und parallel an die Kopfstellmuskeln und die Muskulatur für die Körperhaltung geleitet, so daß alle Korrekturbewegungen gleichzeitig erfolgen können. Die relative Lage des Kopfes zum Rumpf wird durch besondere Kopfstellungssinnesorgane überwacht und geregelt. Beim Wechsel vom Laufen zum Fliegen ändert die Plattform, die das Kopfstellsystem trägt, ihre Eigenschaften fundamental. Wie die Umlenkung der Steuersignale auf verschiedene Muskelsysteme geschieht und die Abstimmung der Bewegungsgrößen für eine optimale Blickstabilisierung bewerkstelligt wird, ist derzeit leider noch weitgehend unbekannt.

Neurale Signalverarbeitung. Die visuelle Wahrnehmung von Eigenbewegungen ist ein ungemein kompliziertes Problem. Jede Bewegung von Menschen, Tieren oder Robotern in einer strukturierten Umgebung erzeugt in ihren Augen komplizierte, ständig wechselnde Bewegungsmuster. Deren momentane Struktur hängt von der Bewegungsart (Rotation, Translation), von der jeweiligen Bewegungsrichtung, von der Geschwindigkeit und von der Anordnung der Objekte in der Umgebung ab. Die verschiedenen „optischen Bewegungsmuster“ können nicht direkt wahrgenommen werden, weil die Bewegungsinformation nicht im retinalen Bild enthalten ist, sondern aus aufeinanderfolgenden Bildern berechnet werden muß. Elementare Bewegungsdetektion beruht auf einer Verrechnung von Signalen aus benachbarten Ommatidien. Sie umfaßt nur einen winzigen Bereich des Sehfeldes (bei der Fliege 1/12 000). Diese Berechnung wird kontinuierlich für alle Ommatidienpaare parallel ausgeführt und liefert zigtausende von lokalen Bewe-

gungssignalen von unterschiedlicher Richtung und Stärke. Aus diesem Gewimmel muß die zugrundeliegende Eigenbewegung des Tieres nach Richtung und Geschwindigkeit rekonstruiert werden, um die „richtige“ Information für adäquate Korrekturbewegungen zu erhalten. Bei Fliegen ist es vor kurzem gelungen jene 2x13 Neuronen zu identifizieren, die bestimmte Drehbewegungen aus dem optischen Fluß extrahieren, und im Detail aufzuzeigen, wie dies geschieht (Krapp und Hengstenberg 1996, 1997). Damit ist ein physiologischer Mechanismus aufgezeigt, mit dem ein respektables "Erkenntnisproblem" durch ein kleines Netzwerk aus realen Nervenzellen äußerst elegant gelöst wird.

Auf längere Sicht sollen die Teilnetzwerke, die auf diese Art und Weise aufgeklärt wurden, in ein anatomisches Schema des gesamten Nervensystems der Fliege eingefügt werden. So kann die neurale Architektur des Raumlagereregelsystems der Fliege anschaulich dargestellt werden. Abb. 4 zeigt dessen momentanen Entwicklungsstand. Darin sind auch einige Teilsysteme gezeigt, die hier nicht besprochen werden konnten. Der „biologische Schaltplan“ soll helfen, die Integration vieler verschiedener Informationen zu verstehen, die schließlich zu einem einheitlichen und in seiner Zielsetzung gut verständlichen Verhalten führt.

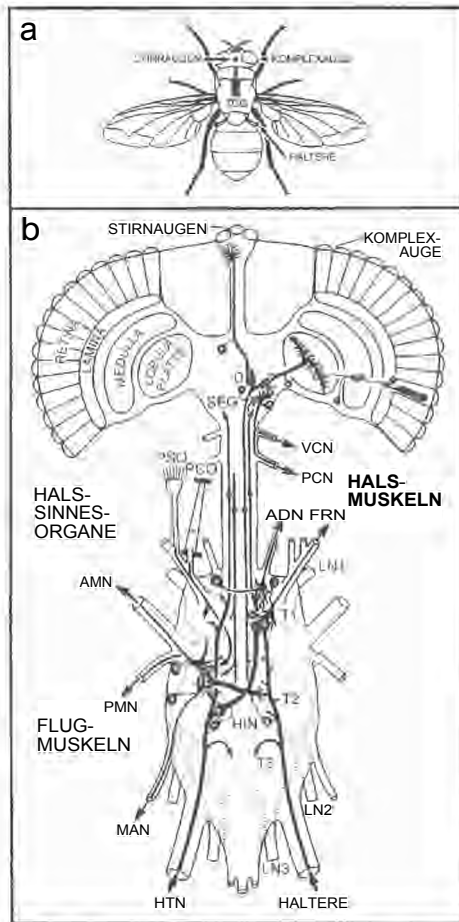


Abb. 4: Neuroanatomischer Schaltplan der Raumlagerung bei der Fliege. (a) Fliege von oben, wichtigste Sinnesorgane und Brustabschnitt des Bauchmarks (TCG). (b) Vereinfachter Schaltplan. Signale von diversen Sinnesorganen werden an verschiedenen Stellen im Zentralnervensystem verarbeitet, bevor deren Ergebnisse zu den motorischen Koordinationszentren für die Kopfstellung, Körperhaltung und Flugsteuerung geleitet werden. Ein besonderes „Raumlagezentrum“ ist nicht erkennbar und wahrscheinlich überflüssig.

Stand der Dinge

Mit meinem Projekt bin ich nicht so weit gekommen, wie ich wollte, weil ich mich unvorhergesehen der Projektgruppe „Active Vision“ angeschlossen und ein Kapitel für deren Buch geschrieben habe. Das eigene Buch wird also zuhause fertiggestellt werden müssen. Ebenfalls außer Plan mußten noch mehrere Manuskripte für Fachzeitschriften gründlich überarbeitet werden; zwei sind inzwischen publiziert und der Bibliothek des Wissenschaftskollegs einverleibt. Gutachten für Fachzeitschriften über Manuskripte fremder Autoren haben mehr Zeit gebraucht, als mir lieb war. Seminarvorträge bei den befreundeten Kollegen an der Freien Universität (R. Menzel, H.J. Pflüger) und Humboldt Universität (B. Ronacher) waren ein Vergnügen und gaben Gelegenheit zu interessanten Diskussionen mit ihnen und ihren Mitarbeitern.

Dank an die Menschen des Wissenschaftskollegs

Die zehn Monate am Kolleg und in Berlin waren äußerst anregend, manchmal aufregend und zeitweise anstrengend. Ich möchte keinen Tag davon missen. Im Gegenteil, noch viele Tage mehr wären mir sehr willkommen. Ich möchte Herrn Professor W. Lepenies, Herrn Professor R. Wehner, dem Beirat und den Geldgebern des Kollegs sehr herzlich für die Einladung nach Berlin danken. Allen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des Kollegs möchte ich von Herzen dafür danken, daß sie sich so viel Mühe gemacht haben, meiner Frau und mir den Aufenthalt am Kolleg so überaus behaglich zu machen. Meinen Mit-Fellowegs und -Fellows danke ich für zahllose interessante Gespräche und neue Freundschaften.