

*Aus Max-Planck-Gesellschaft
Jahrbuch 1994
Arbeitsgruppe Götz
Roland Hengstenberg 201-207*

*Körperhaltung,
Fortbewegung und Sehen*

Fliegen haben, wie die meisten Tiere, eine bevorzugte Körperhaltung: Im Laufen ist sie weitgehend durch die Neigung des Untergrundes bestimmt, im Flug durch die Schwerkraft, die Flugkraft und Trägheitskräfte. Bei „normaler Fluglage“ zeigt die Körperlängsachse vorwärts und ein wenig aufwärts, und der Rücken ist nach oben gerichtet. Im Flug können sich Fliegen beliebig um die Senkrechte drehen (Gieren), ohne das Gleichgewicht zu verlieren. Alle Drehungen um horizontale Achsen (Nicken, Rollen) gefährden aber das Fluggleichgewicht, wenn sie nicht rasch durch Stabilisierungsreflexe korrigiert werden. Die bevorzugte Körperhaltung hat auch zur Folge, daß die Augen und andere Sinnesorgane die meiste Zeit eine bevorzugte Raumorientierung einnehmen. Vermutlich haben sich im Lauf der Evolution ihre Anordnung am Körper, ihre Funktionsstruktur und die nachgeschalteten Teile des Nervensystems an diese mittlere Körperhaltung angepaßt. Dementsprechend werden die besten visuellen Wahrnehmungsleistungen dann erzielt, wenn das Bild der Umwelt auf der Retina aufrecht und zentriert ist und sich außerdem nur wenig bewegt. Kompliziert wird die Situation, wenn während rascher Eigenbewegungen gleichzeitig hohe Sehleistungen gefordert sind: Fliegen brauchen z. B. beim schnellen Kurvenflug extreme Schräglagen, um der Fliehkraft entgegenzuwirken, ähnlich wie der Motorradler in Abb. 1 a. Die visuelle Umgebung behält dabei ihre ursprüngliche Orientie-

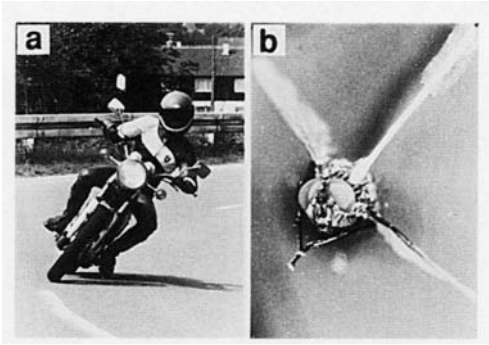


Abb. 1: Blickstabilisierende Kopf-Rollung bei Mensch und Fliege. Schnelle Kursänderungen verlangen z. B. erhebliche Schräglagen um die Fliehkraft aufzufangen. Kompensatorisches Aufrichten des Kopfes in diesem Fall sorgt für stabile, aufrechte Netzhaut-Bilder der Umwelt und erleichtert dadurch das Sehen und Erkennen.

Die Fliege muß also ihren Kopf entgegen der Schräglage ihres Körpers drehen, um die Umgebung weiterhin aufrecht sehen zu können. Ähnliche Korrekturbewegungen sind nötig, wenn die Fluglage durch unerwartete Luftwirbel gestört wird (Abb. 1 b).

Dieses Verhalten zur Optimierung des Sehens und Erkennens ist vom Menschen und anderen Wirbeltieren, von Tintenfischen und von Krebsen bekannt. Bei Insekten wurden blickstabilisierende Kopfbewegungen bisher kaum untersucht, vermutlich wegen der damit verbundenen technischen Schwierigkeiten. Mit dem hier beschriebenen Projekt wollten wir die Leistungsfähigkeit des Kopfstellungs-Regelsystems durch quantitative Verhaltensanalyse feststellen, die charakteristischen Signale des beteiligten Nervensystems auf unterschiedlichen Ebenen des Auswerteprozesses durch elektrophysiologische Messungen aufzeigen und die Struktur der beteiligten Funktionselemente durch lichtmikroskopische und elektronenmikroskopische Verfahren aufklären.

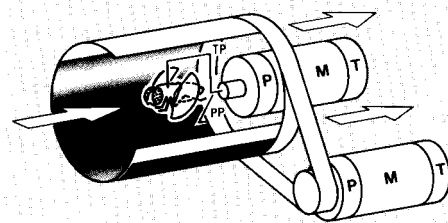
Verhaltensbeobachtungen im Windkanal

Die Versuchsfliegen werden mit Hilfe eines auf den Rücken geklebten Pappschildchens im Zentrum eines Saug-Windkanals am

Ende der Welle eines Servomotors befestigt (Abb. 2). Sie können dort in einem Luftstrom (Abb. 2; Pfeile), scheinbar mit der gewohnten Geschwindigkeit, ortsfest fliegen. Der Windkanal kann mit verschiedenen, von außen gleichmäßig beleuchteten Mustern ausgekleidet werden. Fliege und/oder Muster können durch die Servomotoren unabhängig und fast beliebig um die Körperlängsachse des Tieres gedreht werden (bei Schiffen und Flugzeugen wäre das eine „Rollbewegung“). Reize und Reaktionen werden mit einem kleinen Videoteleskop durch die Einlaßdüse des Windkanals beobachtet und aufgezeichnet. Die Kopfbewegungen (HR), gegenüber dem Rumpf der Fliege, werden durch Einzelbild-Auswertung der Videofilme in Abhängigkeit von den verschiedenen Reizbewegungen gemessen.

Eine Fliege wird zunächst aufrecht im Windkanal montiert und mit einer vereinfachten optischen Umwelt umgeben (heller „Himmel“ und dunkler „Grund“; Abb. 2). Wenn die Fliege während des Fluges sinusförmig hin- und her gerollt wird (Abb. 3 a), antwortet sie mit einer genau darauf abgestimmten Gegenrollung des Kopfes, die ungefähr $\frac{2}{3}$ der Störbewegung ausgleicht (Abb. 3b). Gleichzeitig macht die Fliege auch ein kompensatorisches Flugmanöver (Abb. 1 b). Die gemeinsame Wirkung beider Ausgleichsbewegungen würde im Freiflug

Abb. 2: 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 Video-Teleskop gefilmt und durch Einzelbild-Auswertung rekonstruiert.



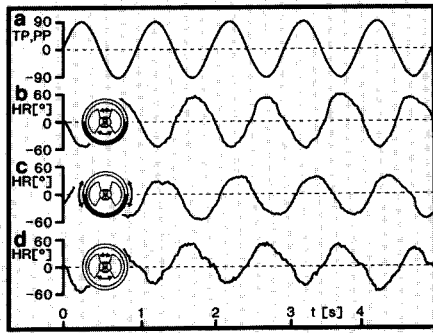


Abb. 3: Blickstabilisierende Kopfbewegungen durch die in (a) gezeigten sinusförmigen Rollreize. (b) Drehung der Fliege in ruhender Umgebung führt zu gegensinnigen blickstabilisierenden Kopfbewegungen, die der aufgezwungenen Schiefelage der Augen entgegenwirken. (c) Drehung des Musters bei nicht gedrehter Fliege führt zu visuell induzierten Folgebewegungen des Kopfes. (d) Drehung der Fliege in strukturloser Umgebung führt aufgrund der wahrgenommenen Eigenbewegung zu gegenläufigen Kopfbewegungen.

die unbeabsichtigte Schrägstellung des Kopfes weitgehend aufheben.

Welche Sinne werden benutzt?

Die Reaktionen könnten einerseits visuell verursacht werden, z. B. durch die Schiefelage der Augen relativ zur optischen Umgebung oder durch die scheinbare Bewegung der ganzen Umwelt. Andererseits könnte die Reaktion auch durch die Wahrnehmung der Schräglage des Körpers bzw. der eigenen Bewegung verursacht werden. Welche der beiden Möglichkeiten zutrifft, kann man durch Modifikation des Grundversuchs herausfinden: Wenn die Fliege nicht gerollt, sondern festgehalten wird, aber statt dessen die optische Umwelt sinusförmig schwankt, dann erzeugt die Fliege eine Kopf-Folgebewegung (Abb. 3c), mit der sie die Fehleinstellung der Augen zur Umwelt verringert. Es gibt also, wie erwartet, eine visuelle Komponente der Kopfstabilisierung. Wird dagegen das Muster mit dunklem Grund gegen ein gleichmäßig helles Muster ausgetauscht, in dem die Fliege keine optischen Anhaltspunkte findet, und - wie im ursprünglichen Experiment -

die Fliege hin- und hergerollt, so werden ebenfalls kompensatorische Kopfbewegungen ausgelöst (Abb. 3 d). Sie beruhen offensichtlich auf einer Wahrnehmung der Eigenbewegung und ähneln darin den Augenbewegungen der Wirbeltiere, die durch Aktivierung der Bogengänge im Innenohr ausgelöst werden. Somit sind wenigstens zwei verschiedene Sinne an der Kontrolle der Kopfstellung bei der Fliege beteiligt. Die beiden Teilreaktionen lassen sich durch spezifische Modifikationen der Reize und gezielte Manipulationen verschiedener Sinnesorgane in sensorische Komponenten auflösen, die einer weiteren anatomischen und physiologischen Charakterisierung zugänglich sind.

Abbildung 4 gibt einen Überblick über die bisher isolierten Komponenten mit deren Bezeichnung, dem jeweiligen Sinnesorgan und einem Pictogramm, das die Reizbedingung charakterisiert, die zum Nachweis verwendet wurde: Die visuelle Teilreaktion besteht aus vier Komponenten: Die Muster-Bewegungsreaktion (Abb. 4 a) wird durch Rollbewegungen ausgedehnter Muster veranlaßt. Die Kontur-Orientierungsreaktion (Abb. 4b) wird durch horizontale Kanten im Sehfeld vor der Fliege ausgelöst. Die sogenannte Licht-Rücken-Reaktion, mit der ein Insekt seinen Rücken dem Licht zukehrt, beruht auf Helligkeitsunterschieden im linken und rechten Sehfeld. Sie besteht aus einer von den Komplexaugen gesteuerten Komponente für langsame Veränderungen (Abb. 4c) und einer von den Stirn- und Seitenaugen der Insekten vermittelten Komponente für schnelle Veränderungen (Abb. 4 d, Abb. 6 a, b). Die mechanosensorisch ausgelöste Teilreaktion enthält ebenfalls vier Komponenten: Die Eigenbewegungs-Reaktion (Abb. 4e) wird durch die sogenannten Halteren vermittelt; das sind die zu Schwingkölbchen umgewandelten Hinterflügel der Fliegen. Sie arbeiten paarweise als dreiaxsiges Drehsinnesorgan, aber nach anderen physikalischen Prinzipien als die Statozyten der Tintenfische und Krebse und auch anders als die Bogengänge des Wirbeltierlabyrinths. Unterschiedliche Flügelbelastung (Abb. 4f) löst über Spannungs-Sin-

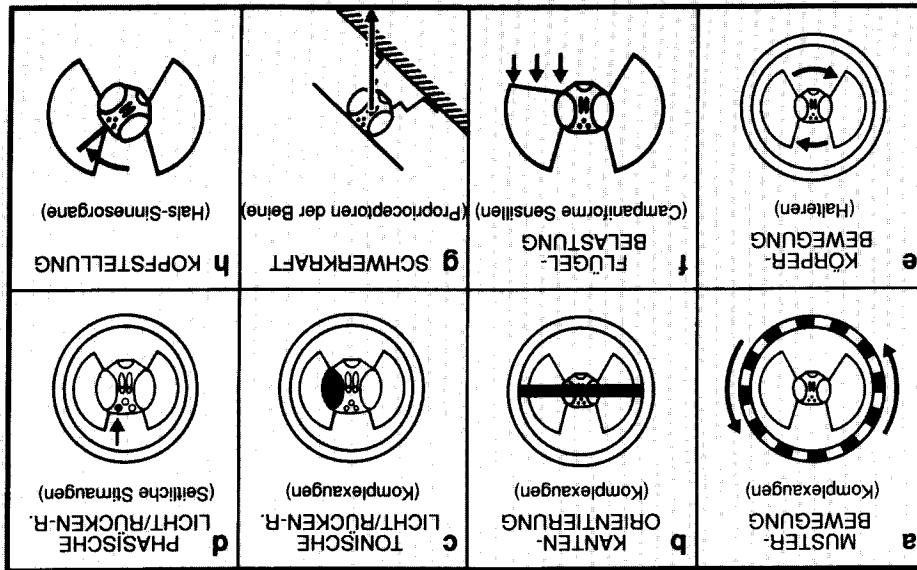


Abb. 4: Sie haben gerade eine kompensatorische Buch-Drehung gemacht, um die Schrift aufrecht lesen zu können und die graphischen Symbole gut zu erkennen! Die Tafel zeigt vier visuelle (a-d) und vier mechanosensorische (e-h) Reaktionskomponenten der Fliege, die durch Abwandlung der Reize und Manipulation an verschiedenen Sinnesorganen identifiziert werden konnten.

nesorgane an der Flügelbasis eine vorübergehende Kopf-Rollung aus. Die Schwerkraft (Abb. 4g) wird nur von laufenden Fliegen durch Sinnesorgane in den Beinen wahrgenommen, welche die Verteilung des Körpergewichts über die sechs Beine messen. Im Flug hat die Schwerkraft keinen nachweisbaren Einfluß auf die Kopfstellung. Schließlich hängt die Kopfstellung auch von Hals-Sinnesorganen ab, die der Fliege den Winkel zwischen Kopf und Rumpf melden (Abb. 4h), und außerdem auf die Flugsteuerung Einfluß nehmen. Die Aufzählung der vielen nachgewiesenen Reaktionskomponenten zeigt, daß Fliegen jede nur einigermaßen geeignete Information ausnutzen, um ihre Raumlage zu kontrollieren und die Raumorientierung ihres Kopfes zu stabilisieren.

Offensichtlich gewinnt die Fliege durch die Bündelung un-

abhängig gewonnener Informationen von mehreren, mitunter nicht ganz verlässlichen Sinnes-Systemen genauere Angaben über die Richtung und Geschwindigkeit ihrer Bewegung im Raum, als von einem einzigen hochgezüchteten Sinnes-System allein. Es fällt besonders auf, daß Fliegen ihren Schwesinn nur im Laufen, aber nicht im Flug benutzen, obwohl man gerade das Gegenteil erwartet hätte. Auf den zweiten Blick erscheint dies aber zweckmäßig, weil die im Tierreich verbreiteten Schwere-Sinnesorgane (Statozysten) bei raschem Kurvenflug durch die Zentrifugalkraft getäuscht würden und deshalb die Senkrechte unbeständig und fast immer falsch anzeigen würden. Es ist deshalb sinnvoll, die in den Beinen gelegenen „Schwere-Sinnesorgane“ beim Flugstart mit dem Abheben vom Untergrund automatisch abzuschalten.

Geschwindigkeitsbereiche der Teilsysteme

Quantitative Untersuchungen haben gezeigt, daß die verschiedenen Reaktionskomponenten in unterschiedlichen Drehgeschwindigkeitsbereichen optimal funktionieren: Die Halteren (Abb. 4 e, 6 a) arbeiten besonders gut bei hohen Geschwindigkeiten

und ergeben sehr kurze Reaktionszeiten. Die Musterbewegungsreaktion (Abb. 4a) ist bei mittleren Geschwindigkeiten am empfindlichsten. Die Licht/Rücken-Reaktion (Abb. 4c) eignet sich vor allem, um langsame Drehungen anzuzeigen. Sie ist auch die einzige Komponente, die eine anhaltende Fehlorientierung dauerhaft anzeigen kann. Die Verschiebung der Arbeitsbereiche der Reaktionskomponenten auf der Drehgeschwindigkeitsskala (bei weitreichender Überlappung) sorgt dafür, daß die Fliege ihre Drehgeschwindigkeit in jeder möglichen Flugsituation zuverlässig und hinreichend schnell messen kann.

Funktion-Schema

Aus den so gewonnenen Erkenntnissen kann ein Signalflußdiagramm erstellt werden (Abb. 5), das die Komponenten des Raumlage-Regelsystems und ihre Verknüpfungen untereinander veranschaulicht. Dabei ist zu berücksichtigen, daß bei verschiedenen Fortbewegungsweisen (Lauf, Flug) nicht alle Sinnesorgane gleichmäßig benutzt werden können und die Korrektursignale auf verschiedene Muskelsysteme umgelenkt und umkonfiguriert werden müssen. Anhand des Signalflußdiagramms dieser z. T. komplizierten Zusammenhänge lassen sich neue Fragestellungen definieren und eingrenzen.

Neuroanatomischer Schaltplan

Ein wichtiger Schritt zum Verständnis dieses biologischen Regelsystems ist die Identifikation der Strukturelemente im Zentralnervensystem der Fliege, mit denen die geforderten Leistungen erbracht werden sowie die Aufklärung ihrer physiologischen Funktionsweise.

In den vergangenen Jahren wurde die Struktur der Augen und anderer Sinnesorgane des Zentralnervensystems sowie der Muskeln und des Bewegungsapparates der Fliegen eingehend untersucht. Außerdem konnten zum ersten Mal die elektrischen Signale von bestimmten Nervenzellen im Zentralnervensystem gemessen werden, von denen vermutet wurde, daß sie zur Raum

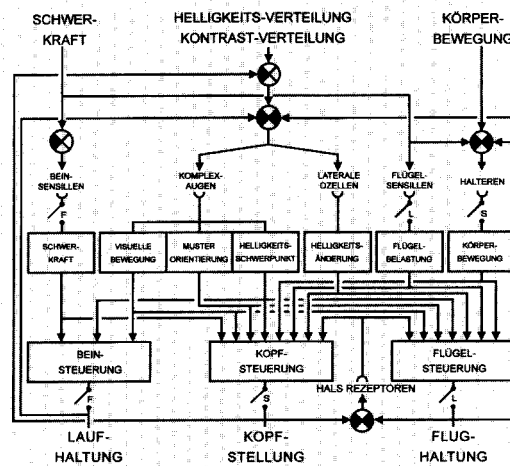


Abb. 5: Signalflußdiagramm der Rollregelung der Fliege. Symbolisch gezeigt werden die wirksamen Reize, die beteiligten Sinnesorgane, die logisch separierbaren Signalauswertungsinstanzen, die Verteilung der spezifischen Sinnesinformationen auf motorische Koordinationszentren sowie die kompensatorische Wirkung (schwarze Sektoren der Signal-Summationspunkte) der resultierenden Korrekturbewegungen auf die Eingangs-Signale. Schaltersymbole bezeichnen Unterbrechungen des Signalflusses bei den angegebenen Fortbewegungsweisen Stand (S), Lauf (L) und Flug (F).

lage-Stabilisierung beitragen. Durch Kombination dieser Resultate konnte ein neuroanatomischer Schaltplan des Raumlage-Regelsystems für Kopf und Rumpf der Fliege aufgestellt werden.

Abbildung 6 a zeigt von oben gesehen eine Fliege mit den wichtigsten beteiligten Sinnesorganen, d. h. den Stirn- und Komplexaugen (Ozellen), den Schwingkölbchen (Halteren). Außerdem ist im Brustraum der Fliege das Thorakalganglion (TCG) dargestellt, das zusammen mit dem im Kopf gelegenen Gehirn (nicht abgebildet) das Zentralnervensystem der Fliege bildet.

Die vergrößerte Darstellung (Abb. 6b) zeigt eine Reihe von visuellen Verarbeitungszentren (oben links) und einige der dort untersuchten Nervenzelltypen (oben rechts). Bewegungs-Signale von den Komplexaugen konvergieren mit Helligkeits-Signalen von den Stirn- und Komplexaugen auf absteigenden

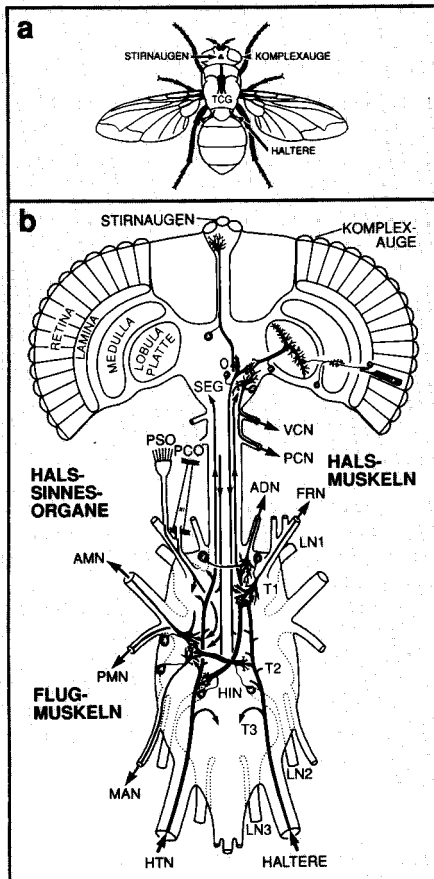


Abb. 6: Neurale Basis der Raumlagereregulation. (a) Fliege von oben, wichtigste Sinnesorgane und Brustabschnitt des Bauchmarks (TCG). (b) Vereinfachter Schaltplan. Gezeigt wird, welche Verarbeitungsschritte verschiedene Raumlageinformationen durchlaufen müssen, bevor sie zu den motorischen Koordinations-Zentren für Kopfstellung, Körperhaltung und Flugsteuerung geleitet werden.

Projektionsneuronen, die vom Gehirn durch den Hals zum Thorakalganglion ziehen. Dort verzweigen sie sich im ersten Abschnitt (T1), in dem u. a. die meisten Motoneurone der Halsmuskulatur liegen. Sie ziehen weiter zum dorsalen Teil des mittleren Abschnitts (T2), wo die Motoneurone der Flugmuskeln liegen. Hier werden offenbar die Signale der visuellen

Wahrnehmung in motorische Kommandos zur Kopfbewegung und Flugsteuerung umgesetzt. Sinnesinformationen über Eigenbewegungen der Fliege (Abb. 4e) fließen von den Halteren (Abb. 6a) in entgegengesetzter Richtung durch das Brustganglion (Abb. 6b; HTN) zum Gehirn. Diese Nervenfasern ziehen durch die Verzweigungsgebiete der vorher erwähnten Motoneurone. Dort speisen sie über lokale Faserabzweigungen ihre Signale über Körperdrehungen der Fliege in die motorischen Schaltkreise ein. Die Fasern der Kopfstellungs-Sinnesorgane (Abb. 6b: PSO, PCO) projizieren ebenfalls in die schon erwähnten Gebiete von T1 und T2 und werden so in die Steuersignale für Kopf und Rumpf integriert. Trotz der vereinfachten Abbildung und der verkürzten Darstellung der bereits bekannten Nervenzellen und ihrer Verbindungen in Abbildung 6b sieht man sofort, daß die verschiedenen Funktionen des Raumlage-Regelsystems der Fliege über weite Bereiche des Zentralnervensystems verteilt sind. Es ist nicht so, daß zuerst alle Sinnesinformationen in einem hypothetischen „Raumlage-Zentrum“ zusammengefaßt werden, von dem dann die notwendig erscheinenden Korrekturmaßnahmen ausgehen. Eher wird jede erforderliche neuronale Verschaltung so früh und so peripher wie möglich realisiert. Dadurch wird der Schaltplan der Raumlage-Regulation für den Untersuchenden weniger übersichtlich und explizit, aber für die Fliege funktionell einfach und anpassungsfähig.

Schlußbemerkungen

Diese Untersuchung zeigt, daß Fliegen ein aufwendiges und leistungsfähiges Regelsystem für die Raumlage von Kopf und Rumpf besitzen. Seine funktionelle Organisation weist verblüffende Ähnlichkeiten mit den entsprechenden Systemen anderer Tierstämme auf, obwohl deren Sinnesorgane, Nervensysteme, Gelenke und Muskeln völlig anders gebaut sind und fast keine Verwandtschaftsbeziehungen zu den Insekten bestehen. Demnach wird Sehen und Erkennen durch eine Stabilisierung der Augen in

aufrechter Lage grundsätzlich erleichtert. Für die Lösung dieser Aufgabe hat sich in der Natur offenbar ein einheitliches Organisationsschema durchgesetzt. Dies könnte auch für die Steuerung autonomer Roboter von Interesse sein.