

## **Zur Bedeutung der Ozellen für die Roll-Wahrnehmung bei *Calliphora*** **The significance of ocelli for roll perception in the blowfly, *Calliphora***

R. HENGSTENBERG

Max-Planck-Institut für Biologische Kybernetik Spemannstr. 38, D-7400 Tübingen

Die meisten Insekten haben neben Komplexaugen drei Stirn-Ozellen mit je einer Weitwinkel-Linse. Ozellare Retinae enthalten je einige hundert bis tausend Photorezeptoren, deren Rhabdomere im allgemeinen nicht in der Brennebene liegen. Außerdem konvergieren die Photorezeptoraxone auf sehr wenige nachgeschaltete Neurone.

Demnach sind Ozellen für ein Bildsehen mit hoher räumlicher Auflösung ungeeignet (rev. Goodman LJ 1981: Hdb Sens Physiol VII/6c, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 201).

Dieselben Eigenschaften ermöglichen aber eine empfindliche Messung der mittleren Helligkeit im Sehfeld. Wenn die Sehfeldachsen der drei Ozellen annähernd horizontal liegen und vorwärts (medianer Ozele) bzw. seitwärts (laterale Ozellen) weisen, erzeugen Nick- und Rollbewegungen im Flug über ebenem Gelände Helligkeitsänderungen in den Ozellen, die für korrigierende Flugmanöver ausgenutzt werden können (Hesse R 1908: Z wiss Zool 70, 347; Wilson M 1978: J Comp Physiol 124, 297).

Bei Libellen (Stange G, Howard J 1979: J Exp Biol 93, 1) und Heuschrecken (Taylor CP 1981: J Exp Biol 93, 1) lösen solche Ozellenreize kompensatorische Kopfbewegungen und entsprechende Flugmanöver aus. Interneurone dieses Systems und ihre Verschaltungen sind z.T. bekannt (cf Goodman LJ: loc cit; Rowell CHF, Pearson KG 1983: J Exp Biol 103, 265).

Schmeißfliegen (*Calliphora erythrocephala* L) haben einen komplizierten Reflex zur Raumlagestabilisierung ihres Kopfes und Körpers (Hengstenberg R 1984. In: Varjú D, Schnitzler H-U (eds) Orientation and localization in biology and engineering. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 121).

Mechanosensorische Signale von den Halteren und verschiedene visuelle Signale beeinflussen Kopfstellung und Körperhaltung. Kompensatorische Kopfbewegungen um die Körperlängsachse (Rollen) werden u. a. durch großflächige Musterbewegungen, durch die Orientierung länglicher Gegenstände (Srinivasan M 1977: J Comp Physiol 119, 1), und durch die Helligkeitsverteilung in der Umwelt ausgelöst.

Auch dieser «Licht-Rücken-Reflex (LRR)» könnte über die lateralen Ozellen gesteuert werden. Bei Blendung der Ozellen bleibt er jedoch erhalten. Er verschwindet mit der Blendung der Komplexaugen, wird also von diesen angesteuert.

Wie die Untersuchungen an Heuschrecken und Libellen zeigen (Goodman LJ 1965: J Exp Biol 42, 385; Mittelstaedt H 1950: Z Vergl Physiol 32, 422), ist eine zusätzliche Beteiligung der Ozellen nicht ausgeschlossen.

Ozellengesteuerte Kopfbewegungen der Fliege könnten aus verschiedenen Gründen bisher verborgen geblieben sein: (1) wegen inadeguater Reizung der Ozellen (Sehfeld, Bewegungsrichtung, Helligkeit, Beleuchtungsspektrum); Summenableitungen vom lateralen Ozellenneuropil zufolge führen die für die Verhaltensversuche verwendeten Reize (Hengstenberg 1984: loc. cit.) zur Erregung der Ozellen. (2) Wegen Spezialisierung des Ozellensystems auf die Wahrnehmung sehr schneller Bewegungen, z.B. durch rasche

Adaptation der großen L-Neurone und/oder (3) wegen einer Blockierung der Ozellensignale bei Komplexaugenblendung: Die Axone der L-Neurone projizieren nicht direkt in das Thorakalganglion, sondern konvergieren im lateralen Protocerebrum auf absteigende Neurone, die zusätzliche Signale von den Komplexaugen erhalten (Strausfeld NJ 1976: Atlas of an Insect Brain, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo; Hengstenberg R et. al 1982: J Comp Physiol 149, 163).

Im Falle von (2) und (3) wäre eine transiente Kopfbewegung zu erwarten, wenn man durch Blendung eines lateralen Ozellus und stufenförmige Änderung der homogen verteilten Umwelthelligkeit eine sehr schnelle Scheinbewegung erzeugt, die nur auf die Ozellen wirkt. 120 solche Versuche (24 Tiere) ergeben im Mittel eine schwache, aber statistisch ungesicherte Kopfbewegung in der erwarteten Richtung.

Im Vergleich zu den übrigen visuell induzierten Reaktionen ist bei *Calliphora* der Einfluß der Ozellen auf Kopfbewegungen um die Rollachse zu vernachlässigen. Möglicherweise hat die Bedeutung der Ozellen für diese Funktion bei Dipteren im Laufe der Evolution abgenommen, weil die Halteren dasselbe zuverlässiger leisten.