

**Zeitschrift:** Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft.  
Wissenschaftlicher und administrativer Teil = Actes de la Société  
Helvétique des Sciences Naturelles. Partie scientifique et administrative  
= Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

**Herausgeber:** Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

**Band:** 155 (1975)

**Artikel:** Sehen, Abbilden, Erkennen : Verhaltensforschung am visuellen System  
der Fruchtfliege Drosophila

**Autor:** Götz, Karl Georg

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-90711>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 17.04.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## B. Hauptvorträge / Conférences générales

Thema „Sehen – Abbilden – Erkennen“

### 1. Sehen, Abbilden, Erkennen – Verhaltensforschung am visuellen System der Fruchtfliege *Drosophila*

Karl Georg Götz (Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik, Tübingen)

Ein weitverzweigtes Netz von Bewegungsdetektoren des Sehsystems ermöglicht der winzigen Fruchtfliege eine gezielte Kurs- und Höhensteuerung nach sichtbaren Merkmalen der Umgebung. Die Analyse der Sehvorgänge im Verhaltensexperiment vermittelt eine Vorstellung von Aufbau und Eigenschaften der verwendeten Nervenschaltungen und eröffnet einen Einblick in die Vererbung der neuronalen Schaltpläne.

Das besondere Interesse der Naturforscher und Geisteswissenschaftler an den Geheimnissen des Sehvorgangs lässt sich bis in die Antike zurückverfolgen. Ein Ausspruch Platons ist überliefert, der die Wertschätzung dieses Forschungsgebiets anschaulich hervorhebt: *Unter allen Organen bildeten die Götter die strahlenden Augen zuerst.* Die Beschäftigung mit den Vorgängen im Fliegenauge kann sich natürlich nicht auf eine so weitreichende Tradition berufen. Wir müssen uns mit dem Ausspruch des Physikers, Chemikers und Physiologen Robert Boyle zufriedengeben, der vor etwa 300 Jahren gesagt hat: *Soweit wir das überhaupt beurteilen können, halte ich es für möglich, dass ein Fliegenauge mehr technische Geheimnisse enthält als der ganze Sonnenball.* Trotzdem blieben die Fliegenaugen aber noch etwa 200 Jahre in den Präparatekästen der Mikroskopiker, bis die Physiologen Johannes Müller und später vor allem Sigmund Exner mit der Erforschung der technischen Geheimnisse dieses Abbildungssystems begannen. Am Ende seiner vergleichenden Studien schrieb Exner: *Das Auge der Wirbeltiere könnte jeden langweilen, der den Reichtum und die Mannigfaltigkeit der Augen von Krebsen und Insekten kennengelernt hat.* Angeregt und unterstützt durch Exner, hat Karl v. Frisch am Anfang dieses Jahrhunderts den Nachweis geführt, dass Bienen Farben sehen und Muster unterscheiden können. Nicht zuletzt diese Befunde haben eine vielseitige Forschungsaktivität ausgelöst

und den Eindruck verdichtet, dass Probleme der Informationsaufnahme, der Informationsverarbeitung, der Informationsspeicherung und der Informationsübertragung am übersichtlich strukturierten visuellen System der Insekten erfolgreich untersucht werden können.

Ähnlich wie die Biene und andere sehthichtige Insekten verwendet auch die Fruchtfliege *Drosophila melanogaster* die vom Sehsystem aufgenommene Information über die Helligkeitsumwelt u. a. in einem hochentwickelten neuronalen Prozessrechner zur Stabilisierung ihrer Lauf- und Flugbewegungen. Die Untersuchungen an diesem Prozessrechner lassen in Umrissen die *Konstruktionsprinzipien* der im Sehsystem verwendeten Nervenschaltungen erkennen. Gegenwärtig hofft man durch genetische Eingriffe einen ersten Einblick in die *Instruktionsprinzipien* zu gewinnen, nach denen der Aufbau solcher Nervenschaltungen in der Entwicklungsphase der Fruchtfliegen erfolgt. Die Frage nach der Verschlüsselung, Vererbung und erblichen Störung der neuronalen Schaltpläne führt in weitgehend unerforschtes Neuland, dessen Erkundung aufregende Entdeckungen und wichtige Beiträge zum Verständnis der Erbkrankheiten des menschlichen Nervensystems erwarten lässt.

### Sehtest im stationären Flug

Während die Leistungsfähigkeit des visuellen Systems von Versuchspersonen durch Befragung im Sehtest ermittelt werden kann, ist man bei Versuchstieren auf die Messung von Reaktionen angewiesen, die sich aus der Reizung der Sehelemente ergeben. Die räumliche Verteilung der Sehelemente in den beiden Facettenaugen lässt erwarten, dass die Fliege *Drosophila* etwa 86 % ihrer Umgebung gleichzeitig betrachten kann. Diese Gesamtschau unterscheidet sich wesentlich vom fovealen Sehen des Menschen, bei dem ein Sechstel aller Sehelemente auf einen kleinen Bereich von weniger als 0,04 % der gesamten Umgebung konzentriert sind.

Die Beobachtung Ihrer Umwelt hilft der kleinen Fliege, den gelaufenen oder geflogenen Kurs einzuhalten und ihren Aktionsradius zu erweitern. Kursabweichungen werden durch Horizontalverschiebungen der Umwelt innerhalb des Sehfelds signalisiert. Durch *Wendereaktionen* in Richtung der gesehenen Verschiebung kann die Fliege den Bewegungsreiz unterdrücken und damit unfreiwilligen Kursabweichungen entgegenwirken. In ähnlicher Weise führen Änderungen der Flughöhe zu Vertikalverschiebungen der Umwelt innerhalb des Sehfelds. In diesem Fall kann die Fliege durch *Hubreaktionen* in Richtung der gesehenen Verschiebung unfreiwillige Höhenabweichungen vermeiden [1]. Die genannten Verhaltensleistungen lassen sich bei stationär laufenden oder fliegenden Versuchstieren durch geeignete Musterbewegung im Sehfeld hervorrufen. Die Registrierung der Lauf- oder Flugsteuerreaktionen auf die Bewegung unterschiedlicher Muster liefert dem Experimentator objektive Aussagen über das Sehvermögen des beteiligten Sehsystems. Abb. 1 zeigt eine Einrichtung zur Untersuchung der Wendereaktionen bei stationärem Flug. Der Bewegungsreiz geht von einem vertikalen Streifenmuster aus, das mit konstanter Winkelgeschwindigkeit um das Versuchstier rotiert und dessen Musterperiode unter dem Winkel  $\lambda$  gesehen wird. Die Fliege ist mit Klebwachs am senkrechten Schaft eines mechano-

elektrischen Drehmomentwandlers befestigt. In dem vergeblichen Bestreben, der Musterbewegung zu folgen, erzeugt die Fliege Drehmomente um die Hochachse, deren Richtung und Grösse registriert werden können. Dabei zeigt sich, dass die etwa 1 mg schwere Fliege mit ihrem weit weniger als 0,1 mg schweren Sehsystem Musterbewegungen wahrnehmen kann, die noch unter der Umlaufgeschwindigkeit eines Minutenzeigers bzw. über der Bildwechselgeschwindigkeit eines Tonfilms liegen [2]. Das menschliche Wahrnehmungsvermögen ist unter gleichen Bedingungen auf einen wesentlich schmaleren Geschwindigkeitsbereich beschränkt.

Um die Bewegungen wahrzunehmen, muss eine nichtlineare neuronale Verrechnung von Signalen zwischen wenigstens zwei benachbarten Sehelementen des Fliegenauges stattfinden [3]. Es gibt viele Möglichkeiten, die nacheinander empfangenen Helligkeitssignale benachbarter Sehelemente geeignet miteinander zu verrechnen. Durch Verhaltensversuche lassen sich die Möglichkeiten einschränken und die Eigenschaften der Bewegungsdetektoren spezifizieren. Es ist z.B. denkbar, dass jedes der beiden Fliegenaugen entweder einen unidirektionalen Bewegungsdetektor für Bewegungen von vorn nach hinten oder einen unidirektionalen Bewegungsdetektor für Bewegungen von hinten nach vorn oder aber einen bidirektionalen Bewegungsdetektor zur Unterscheidung beider Bewegungsrichtungen aufweist. Durch Experimente mit einseitiger Reizgebung in der Versuchsanordnung Abb. 1 lassen sich die ersten beiden Möglichkeiten ausschliessen. Dem in Abb. 2 gezeigten Zeitverlauf der Wendereaktionen auf einseitige und beidseitige Musterbewegung ist zu entnehmen, dass den beiden Augen *bidirektionale* Bewegungsdetektoren zugeordnet sind, deren Übertragungseigenschaften nach einer Anfangsphase von wenigen Minuten *asymmetrisch* werden.

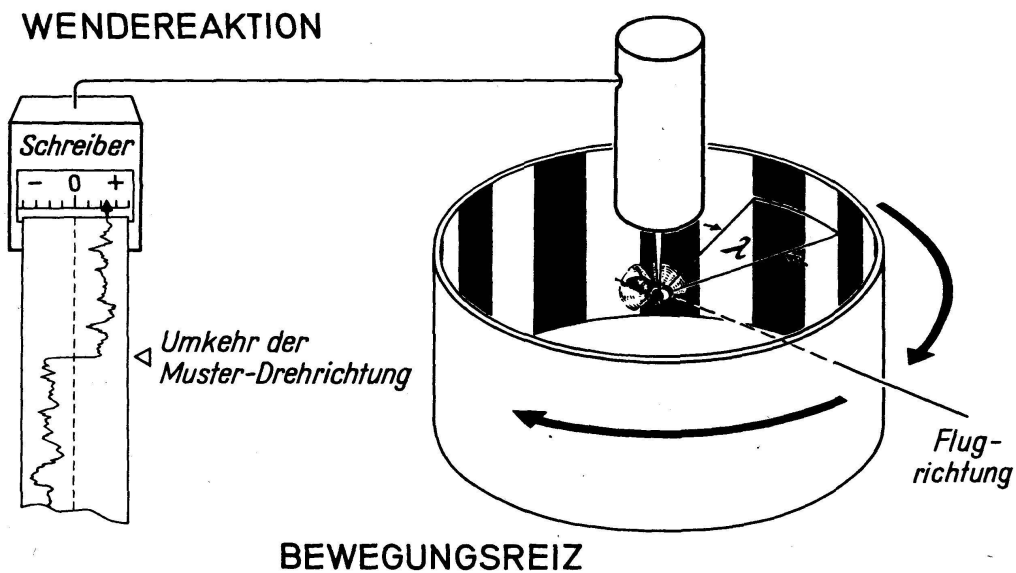


Abb. 1 Versuchsanordnung zur Messung der *Wendereaktion* bei stationärem Flug. Durch die umlaufende Streifenfolge mit der Musterperiode  $\lambda$  wird der *Bewegungsreiz* in den Gesichtsfeldern der beiden Fliegenaugen vorgegeben. Ein mechanoelektrischer Wandler registriert das Drehmoment um die Hochachse, mit dem die fixierte Fliege der Musterbewegung zu folgen versucht.

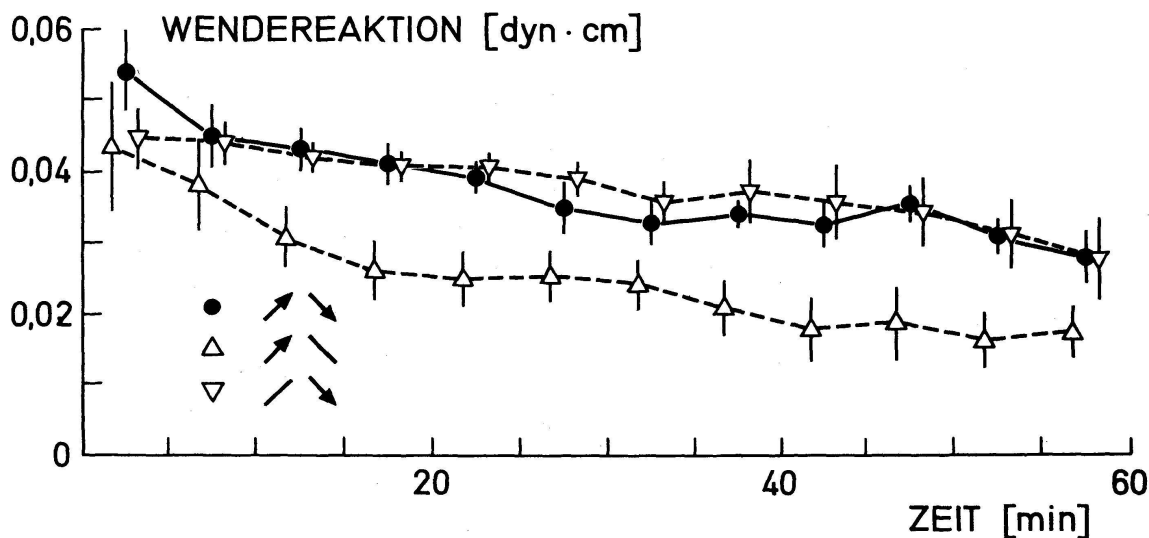


Abb. 2 Zeitverlauf der mittleren Wendereaktionen von sechs Fruchtfliegen bei unterschiedlicher Reizgebung in den Gesichtsfeldern der beiden Facettenaugen. Wenige Minuten nach Flugbeginn entwickelt sich eine *Asymmetrie* der Reaktionen auf vergleichbare einseitige Musterbewegungen ( $\Delta$ ,  $\nabla$ ), die bei weiterer Ermüdung der Fliegen offensichtlich erhalten bleibt. Der Mittelwert der Reaktionen auf beidseitige Musterbewegung ( $\bullet$ ) entspricht etwa dem Drehmoment eines Gewichts von 0,04 Milligramm an einem Hebel von 1 Zentimeter Länge.

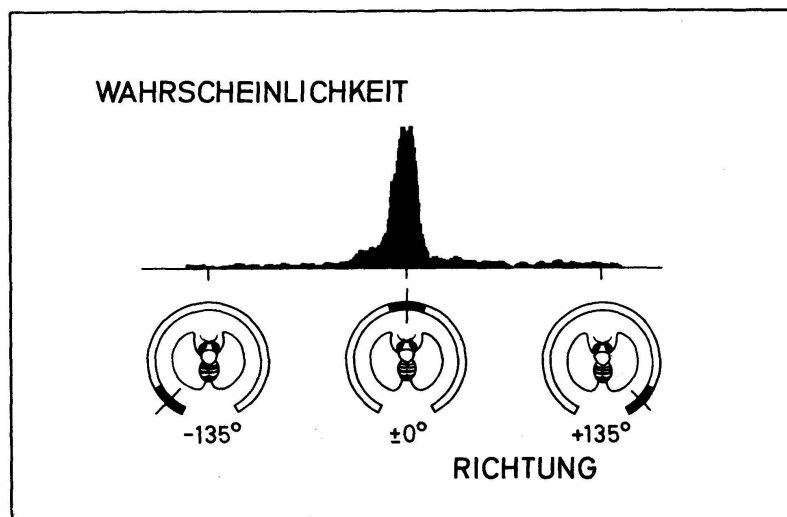


Abb. 3 Bei simuliertem freiem Flug in ruhender Umgebung ist die Aufenthaltswahrscheinlichkeit eines senkrechten schwarzen Streifens im vorderen Sehbereich der Fruchtfliege am grössten. Zur Ermittlung der abgebildeten Wahrscheinlichkeitsverteilung wurde die *Objektbewegung* mit umgekehrtem Drehsinn an die Wendereaktion des stationär fliegenden Versuchstiers gekoppelt und die *Objektverweilzeit* in Abhängigkeit vom Winkelabstand zur Flugrichtung für die Dauer von je einer Minute an zwei Fliegen registriert [5].

Diese Asymmetrie der Wendereaktionen ist nicht auf die Fruchtfliege beschränkt. Aufgrund eingehender Untersuchungen an der etwa vierzigmal schwereren Stubenfliege *Musca* konnten Reichardt und Mitarbeiter nachweisen, dass die Asymmetrie das optomotorische Repertoire der Fliege wesentlich erweitert [4]. Befindet sich nämlich anstelle des Streifenmusters ein markantes Objekt im Gesichtsfeld der Fliege, so ist bei Fluktuationen der Orientierung im freien Flug ein Übergang des Objekts vom hinteren zum vorderen Sehbereich wegen der Asymmetrie optomotorisch weniger behindert und dadurch wahrscheinlicher als ein Übergang vom vorderen zum hinteren Sehbereich. Es ist daher zu erwarten, dass die Fliege das Objekt im vorderen Sehbereich „fixiert“ und als potentiellen Landeplatz ansteuert.

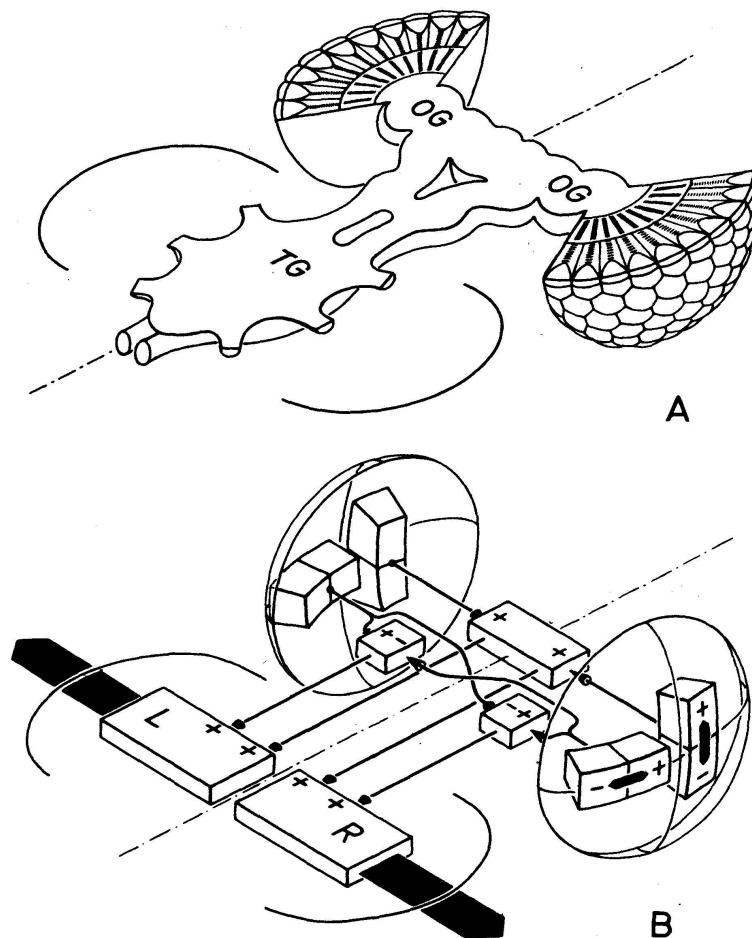


Abb. 4 (A) Vereinfachte Darstellung des Nervensystems zwischen Kopf und Thorax der Fliege. OG: Optische Ganglien, TG: Thorakalganglien. In der Schnittebene durch die Facettenaugen ist die regelmässige Anordnung der Cornea-Linsen, der zugeordneten Rezeptorbündel und der nachgeschalteten Sehelemente angedeutet.

(B) Zur Kurs- und Höhensteuerung müssen Vorzeichen und Grösse der horizontalen und vertikalen Bewegungskomponenten in den Gesichtsfeldern der beiden Facettenaugen ermittelt werden. Hierzu sind mindestens vier verschiedene Gruppen von bidirektionalen Bewegungsdetektoren erforderlich. Das Blockdiagramm veranschaulicht die Übertragung der Bewegungsinformation auf die thorakalen Steuermuskeln des linken (L) und rechten (R) Flügels.

Durch geeignetes Ankoppeln der Objektbewegung an die Wendereaktion der Fliege lässt sich diese Verhaltensleistung unter stationären Bedingungen untersuchen [4] [5]. In der Versuchsanordnung der Abb. 1 wird der freie Flug in ruhender Umgebung simuliert, indem man die elektrische Messgrösse der Wendereaktionen der festgehaltenen Fliege zum Antrieb des Musterzylinders in Gegenrichtung heranzieht. Richtung und Geschwindigkeit der Musterbewegung im Sehfeld der Fliege werden in diesem Fall nicht vom Experimentator, sondern ausschliesslich vom Versuchstier vorgegeben. Befindet sich nun lediglich ein senkrechter schwarzer Streifen auf der Innenseite des Zylinders, so ist nach Abb. 3 die Aufenthaltswahrscheinlichkeit dieses Objekts bei richtiger Ankopplung erwartungsgemäss im vorderen Sehbereich der Fliege *Drosophila* am grössten.

Die angeführten Beziehungen zwischen Bewegungsreiz und Wendereaktion im stationären Flug ermöglichen einen Einblick in die Organisation der Regelsysteme zur Einhaltung eines vorgegebenen Kurses bzw. zum Ansteuern eines visuellen Objekts. Abb. 4 veranschaulicht am schematisch vereinfachten Sehsystem der Fliege die benötigten bidirektionalen Bewegungsdetektoren zur Aufnahme der horizontalen Bewegungskomponenten in den Sehfeldern der beiden Augen. Jeder Bewegungsdetektor erfordert die neuronale Verknüpfung von wenigstens zwei benachbarten Sehelementen unterschiedlicher Blickrichtung. Die in der Abbildung nicht ausgeführte Verknüpfung der würfelförmig gezeichneten Sehelemente muss geeignete nichtlineare Verrechnungseigenschaften aufweisen und die zur Objektsteuerung notwendigen Asymmetriebedingungen erfüllen. Bei der Übertragung der Bewegungsinformation auf die Muskeln des thorakalen Flugsteuerungssystems muss ausserdem eine Verrechnung der Ausgangssignale der horizontalen Bewegungsdetektoren nach dem in Abb. 4B angegebenen Schema erfolgen. Wie man aus der Abbildung leicht ersieht, entsteht durch diese Verrechnung die erforderliche *Differenz* der Schlagamplituden des linken und rechten Flügels, auf der die bewegungsinduzierte Wendereaktion der Fruchtfliege nachweislich beruht.

Während die kleine Fliege bewegungsinduzierte Wendereaktionen nicht nur mit den Flügeln, sondern auch mit sämtlichen Beinpaaren ausführen kann, ist die erwähnte Hubreaktion auf das Flugsystem beschränkt. Die Hubreaktion wird durch die vertikale Bewegungskomponente in den Sehfeldern der beiden Augen hervorgerufen. Eine Bewegung von unten nach oben signalisiert der Fliege abnehmende Flughöhe und vergrössert entsprechend die *Summe* der Flügelschlagamplituden. Verläuft die Bewegung in Gegenrichtung, so wird zunehmende Flughöhe signalisiert und die Summe der Flügelschlagamplituden verkleinert. Die Hubreaktion trägt daher zur Stabilisierung der Flughöhe bei. Die entsprechenden Bewegungsdetektoren und das Verrechnungsschema ihrer Ausgangssignale sind ebenfalls in Abb. 4B enthalten. Die zur unabhängigen Steuerung der Differenz und der Summe der Flügelschlagamplituden erforderliche Mindestzahl der ipsilateralen und kontralateralen Verbindungen zwischen den Augen und den Flugsteuerermuskeln verringert sich um die Hälfte, wenn die Bewegungsdetektoren symmetrische Schräglagen zu den in Abb. 4B gezeigten Richtungen einnehmen [1] [6]. Die entsprechenden Untersuchungen lassen erkennen, dass der Vorteil einer solchen Schaltungsvereinfachung von *Drosophila* genutzt werden könnte [7] [8].

Verhaltensexperimente mit lokaler Reizgebung haben gezeigt, dass das Bewegungssehen der Fruchtfliege nicht auf begrenzte Bereiche der Sehfelder

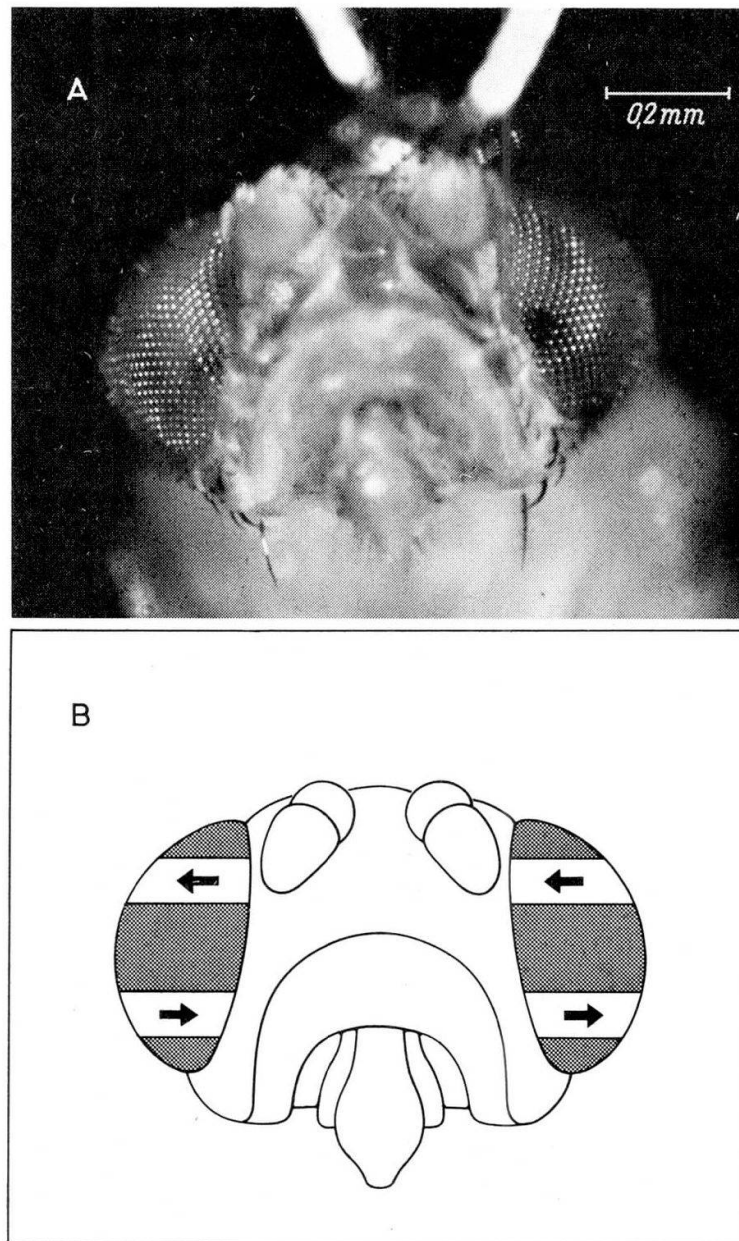


Abb. 5 (A) Vorderansicht der Fruchtfliege *Drosophila melanogaster* ♀. Zur raumfesten Aufhängung während des Fluges wurde ein V-förmiger Drahtbügel (oberer Bildrand) durch einen Stromimpuls für den Bruchteil einer Sekunde erwärmt und mit einer geringen Menge Klebwachs an Kopf und Thorax des etwa 1 Milligramm schweren Versuchstiers angeschmolzen. Auf dem Bild ist das Raster der Cornealinsen in den beiden Facettenaugen zu erkennen.

(B) Vereinfachte Darstellung der Reizbedingungen im vorderen Augenbereich der Fruchtfliege bei gleichzeitigem Musterumlauf im Uhrzeigersinn (oben) bzw. Gegenuhreigersinn (unten). Das Verhaltensexperiment liefert Aussagen über die Verrechnung der Signale von Bewegungsdetektoren in verschiedenen Augenzone.

beschränkt ist. Die Befunde aus verhaltensphysiologischen [2] [7] [9] [10], elektrophysiologischen [11] [12] und neuroanatomischen [13] [14] Untersuchungen an *Drosophila* und vor allem an den grösseren Fliegenarten *Musca* und *Calliphora* stützen die Vermutung, dass die rund 1400 Sehelemente der Fruchtfliege ein umfassendes, regelmässiges Netzwerk von homologen Bewegungsdetektoren bilden.

Nach welchem Verrechnungsprinzip werden die Ausgangssignale der homologen Bewegungsdetektoren des gesamten Sehfelds zusammengefasst? Eine Antwort auf diese Frage liefern Verhaltensexperimente in der Anordnung Abb. 1, bei der die Drehbewegung eines horizontal geteilten Musterzylinders im unteren und oberen Zylinderabschnitt bei gleicher Umlaufgeschwindigkeit in entgegengesetzter Richtung verläuft. Durch diese in Abb. 5 veranschaulichten Reizbedingungen werden zugeordnete Bewegungsdetektoren der beiden Augen jeweils paarweise gereizt, so dass sich die in Abb. 2 behandelten Asymmetrieeigenschaften der Reaktionsbeiträge aufheben. Befinden sich z.B.  $n_R$  Sehelemente in der durch Rechtsumlauf gereizten Augenzone und gleichzeitig  $n_L$  Sehelemente in der durch Linksumlauf gereizten Augenzone, so versucht die Fliege dem überwiegenden Bewegungsreiz zu folgen. Nach den vorliegenden Ergebnissen ist die Wendereaktion von Grösse und Anordnung der gereizten Zonen weitgehend unabhängig. Stärke und Richtung der gemessenen Reaktionen folgen im wesentlichen aus dem Zahlenunterschied  $n_R - n_L$  der beteiligten Sehelemente. Werden gleich viele Sehelemente durch gegenläufige Musterbewegungen gereizt, so lässt sich in keinem der untersuchten Fälle eine signifikante Wendereaktion nachweisen. Man kann daraus schliessen, dass die Signale der über das gesamte Gesichtsfeld verteilten Bewegungsdetektoren mit gleichem Gewicht in die Wendereaktionen der Fliege eingehen. Während der Mensch seine Aufmerksamkeit vor allem auf Bewegungen im fovealen Teil seines Gesichtsfelds konzentriert, reagiert die Fliege in den beschriebenen Versuchen offensichtlich auf den mittleren Bewegungszustand des gesamten Umfelds.

In dem bisher gegebenen Überblick wurde das Zustandekommen der bewegungsinduzierten Reaktionen der Fruchtfliege von den thorakalen Muskelsystemen der Flügel und Beine über die Verrechnung der Bewegungsinformationen beider Augen, die Verschaltung der Netzwerke der richtungsspezifischen Bewegungsdetektoren in den optischen Ganglien dieser Augen bis zur Verknüpfung benachbarter Sehelemente in den einzelnen Bewegungsdetektoren zurückverfolgt. Obwohl die Kenntnisse über die Verarbeitung der Bewegungsinformation im Sehsystem der Fliege noch an manchen Stellen unvollständig sind, deutet sich hier bereits das Konstruktionsprinzip der verwendeten Nervenschaltung an. Diese Schaltung hat mit mehreren tausend Nervenzellen einen beachtlichen Anteil am gesamten Nervensystem der Fruchtfliege, das nach neuroanatomischen Schätzungen rund 100 000 Nervenzellen enthält.

## Aufbau und Eigenschaften des abbildenden Systems

Die Fliege *Drosophila* besitzt zwei halbkugelförmige Facettenaugen von etwa 0,3 mm Durchmesser. Jedes der beiden Augen ist aus etwa 700 opti-

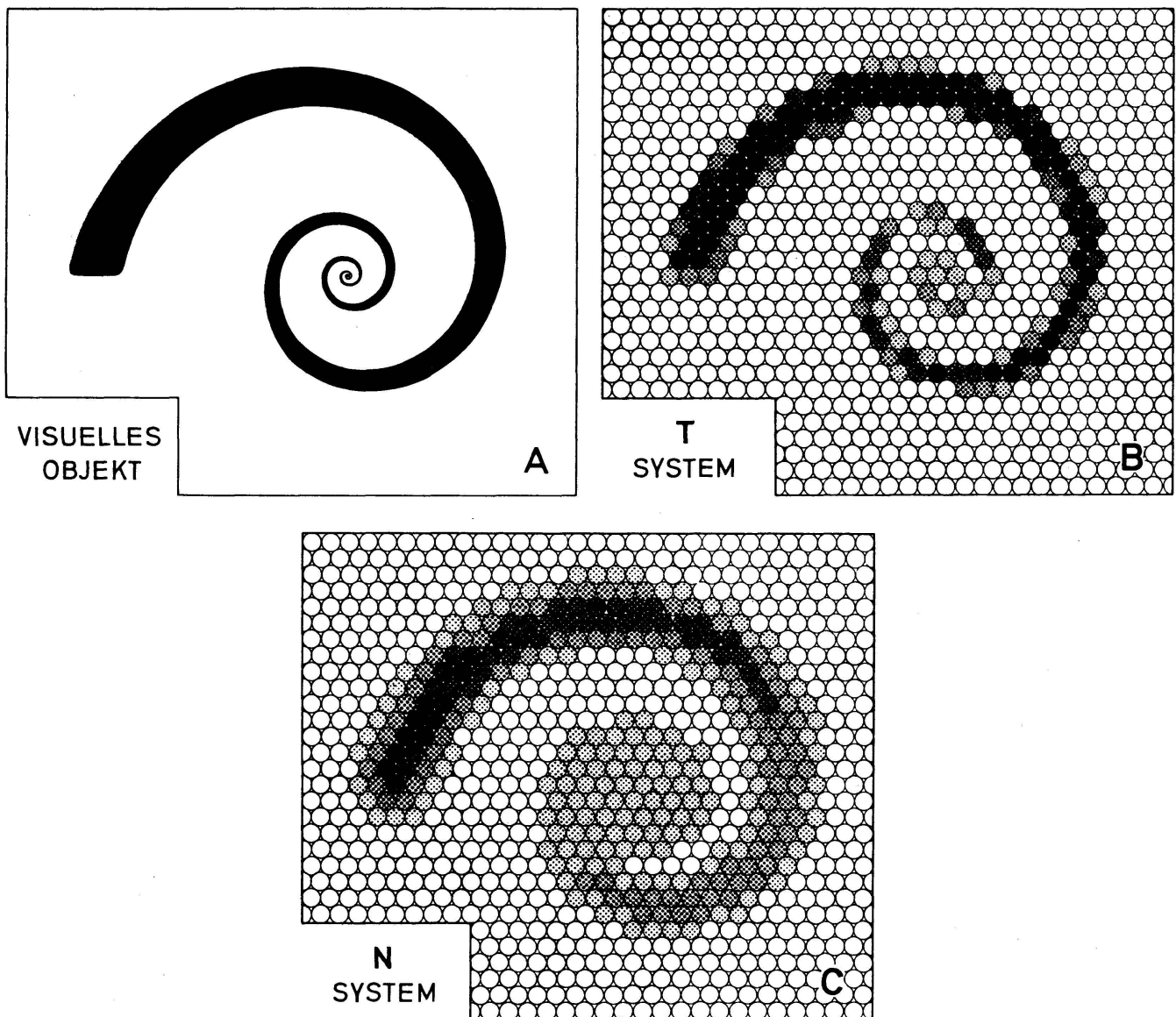


Abb. 6 Errechnete Übertragung eines Spiralmusters (A) durch die beiden Sehsysteme des *Drosophila*-Auges. Das Sehvermögen der Fliege wird bei starker Beleuchtung durch die Sehschärfe des *Tagsystems* (B) und bei schwacher Beleuchtung durch die Lichtempfindlichkeit des *Nachtsystems* (C) bestimmt.

schen Abbildungssystemen zusammengesetzt, deren Cornealinsen entsprechend Abb. 5A ein regelmässiges Raster auf der Augenoberfläche bilden. Abb. 4A veranschaulicht die Struktur der Sehsysteme in den unteren Augenhälften. Im Abbildungsbereich jeder Linse befindet sich die in Abb. 18 gezeigte, für Fliegen charakteristische Anordnung von acht Lichtrezeptoren R1–8, die das Licht aus sieben verschiedenen Raumrichtungen aufnehmen und in elektrische Signale für das reizverarbeitende Nervensystem umsetzen. Die pigmentierten Randzellen der Abbildungssysteme verhindern das Ein-

dringen von Seitenlicht und verleihen dem Auge seine auffallende Färbung. Jedem der Abbildungssysteme des Auges ist im ersten optischen Ganglion des anschliessenden Nervensystems ein *Sehelement* aus zwei Untereinheiten zugeordnet, bei dem die Signale von acht Lichtrezeptoren aus sieben benachbarten Abbildungssystemen innerhalb einer komplexen Faserschicht zusammenlaufen. Die Bedeutung dieses Verrechnungsschritts für das Sehvermögen der Fliegen konnte vor einiger Zeit aufgeklärt werden. Die grundlegenden Untersuchungen von Braitenberg, Kirschfeld und ihren Mitarbeitern [9] [13] haben gezeigt, dass Fliegen – ähnlich wie der Mensch – zwei unterschiedliche Sehsysteme besitzen. Das lichtunempfindlichere *Tagsystem* (T) wird von der Menge der Doppelrezeptoren R7–8 gebildet, die einen verhältnismässig kleinen Wirkungsquerschnitt und daher eine entsprechend hohe Sehschärfe aufweisen. In den gleich dicht angeordneten Sehelementen des lichtempfindlicheren *Nachtsystems* (N) werden dagegen die Signale von sechs Rezeptoren R1–6 zusammengefasst, die verschiedenen Abbildungssystemen angehören, aber Licht aus der gleichen Richtung empfangen. Der verhältnismässig grosse Wirkungsquerschnitt dieser Rezeptoren führt zu einer entsprechend geringeren Sehschärfe des Nachtsystems. Die unterschiedlichen Übertragungseigenschaften der beiden Sehsysteme des *Drosophila*-Auges sind in Abb. 6 veranschaulicht. Bei starker Beleuchtung kann die Fliege die etwa zweimal höhere Sehschärfe des Tagsystems ausnutzen, während bei schwacher Beleuchtung das rund 30 mal lichtempfindlichere Nachtsystem die günstigeren Übertragungseigenschaften aufweist.

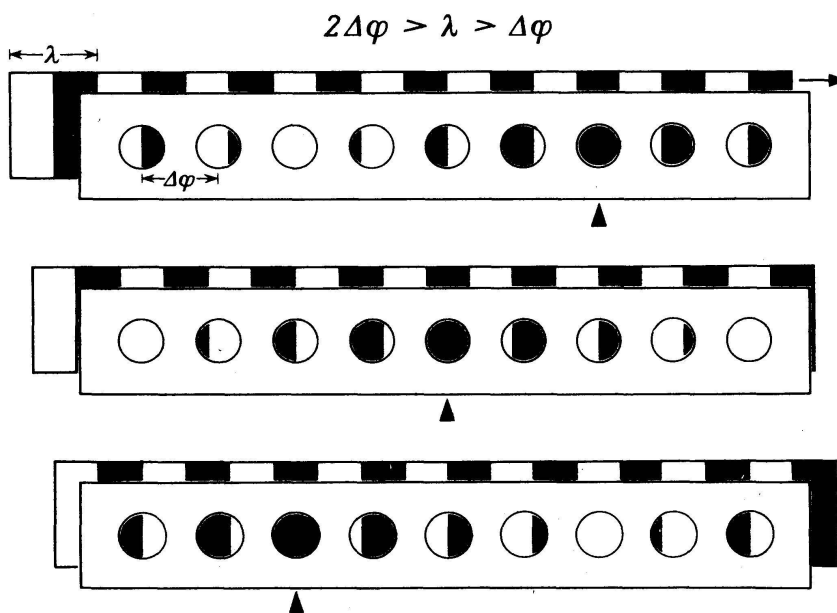


Abb. 7 Unvollständige Übertragung einer Streifenfolge der Musterperiode  $\lambda$  durch eine Reihe von Rasterelementen mit dem Abstand  $\Delta\varphi$ . Geometrische Interferenz zwischen dem periodischen Muster und dem periodischen Raster erzeugt eine Helligkeitsverteilung im Raster, die sich bei einer Musterverschiebung in entgegengesetzter Richtung bewegt. Die Markierung (▲) bezeichnet das Rasterelement mit der niedrigsten mittleren Sehfeldhelligkeit bei schrittweiser Verschiebung des vorgegebenen Musters in Pfeilrichtung.

Die bisher dargelegten Vorstellungen über die Abbildungseigenschaften des Sehsystems der Fruchtfliege wurden im wesentlichen durch die mikroskopischen Untersuchungen am lebenden Auge und an Augenschnittpräparaten gewonnen [10]. Es ist naheliegend, im Verhaltensexperiment zu prüfen, wie weit diese potentiellen Abbildungseigenschaften für das Bewegungssehen genutzt werden. Die Grundlagen dieses Verfahrens seien hier kurz angedeutet. In der Versuchsanordnung Abb. 1 wurde als reizgebendes Muster eine Streifenfolge der Musterperiode  $\lambda = 30^\circ$  durch das Sehfeld der Fliege bewegt. Der räumliche Helligkeitsverlauf einer solchen Streifenfolge kann mit dem zeitlichen Druckverlauf einer Schallwelle verglichen werden. Die Musterperiode  $\lambda$  erhält hierdurch die Bedeutung einer Wellenlänge. Mit abnehmender Wellenlänge erhöht sich die räumliche Frequenz der Streifenfolge bzw. die zeitliche Frequenz der Schallwellen. Durch Verwendung von Mustern unterschiedlicher räumlicher Frequenz lassen sich die optischen Übertragungseigenschaften des Fliegenauges im Verhaltensexperiment ermitteln. Dabei ist zu erwarten, dass mit zunehmender Streifendichte zwei Effekte auftreten, die für die endlichen Übertragungseigenschaften von Facettenrastern bezeichnend sind:

- (1) Unterschreitet die Streifenbreite  $\lambda/2$  den Winkelabstand  $\Delta\varphi$  zwischen den Zentren der Sehfelder benachbarter Rasterelemente, so wird das Muster nicht mehr vollständig übertragen. Abb. 7 veranschaulicht die übertragene Helligkeitsverteilung in einer Reihe von Rasterelementen bei schrittweiser Verschiebung eines Streifenmusters, dessen Musterperiode  $\lambda$  den angegebenen Bedingungen entspricht. Da sich die übertragene Helligkeitsverteilung entlang der Markierung ( $\blacktriangle$ ) in der Gegenrichtung verschiebt, ist unter diesen Bedingungen eine Vorzeichenumkehr der Wendereaktion zu erwarten. Es lässt sich leicht zeigen, dass eine weitere Zunahme der Streifendichte zu wiederholtem Vorzeichenwechsel führen muss.
- (2) Unterschreitet die Streifenbreite  $\lambda/2$  die Winkelbreite  $\Delta\rho$  des Sehfelds der Rasterelemente, so wird der Musterkontrast nicht mehr vollständig übertragen. Wie Abb. 8 zeigt, befinden sich in diesem Fall stets helle und dunkle Musteranteile im Sehfeld des Rasterelements. Folglich erreicht die vom Rasterelement übertragene mittlere Sehfeldhelligkeit bei einer Musterverschiebung nicht mehr die extremen Helligkeitswerte des vorgegebenen Musters. Es ist daher eine Abschwächung der Wendereaktion zu erwarten, die mit zunehmender Streifendichte zum vollständigen Ausbleiben der Reaktion führen muss.

In Abb. 9 ist die Wendereaktion der Fruchtfliege in Abhängigkeit von der Musterperiode  $\lambda$  der verwendeten Streifenfolgen bei optimaler Reizbewegung aufgetragen. Unterhalb von etwa  $10^\circ$  ist sowohl der erwartete Vorzeichenwechsel als auch die erwartete Abschwächung der Wendereaktion zu beobachten. Diese Grenze markiert daher den Bereich, in dem die Auflösung des Musters durch das Rastersystem und die Übertragung des Musterkontrasts durch die Rasterelemente im Verhaltensexperiment unvollständig wird. Eine verfeinerte Analyse der Verhaltensdaten, auf die hier nicht eingegangen werden soll, liefert genauere Abschätzungen für die Rasterparameter der

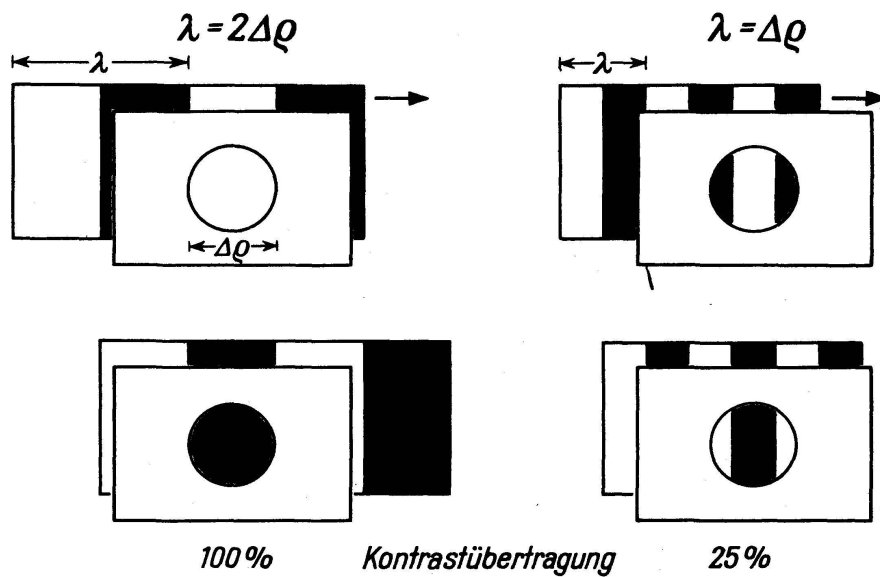


Abb. 8 Vollständige und unvollständige Kontrastübertragung durch ein Rasterelement mit der Sehfeldbreite  $\Delta\rho$ . Kontrastverluste im Raster sind dann zu erwarten, wenn die mittlere Sehfeldhelligkeit bei Musterverschiebungen nicht mehr die maximalen und minimalen Helligkeitswerte des vorgegebenen Musters erreicht.

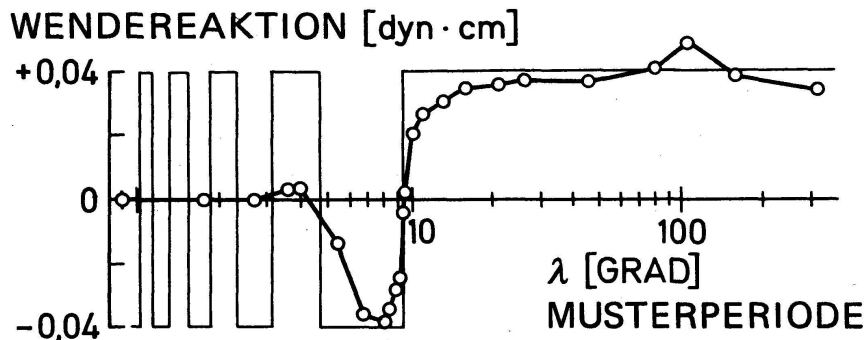


Abb. 9 Mittlere Wendereaktion von neun Fruchtfliegen in Abhängigkeit von der Musterperiode der Streifenfolgen. Die Versuche wurden mit der Schirmpigmentmutante *white apricot* bei optimaler Reizbewegung von 1 Musterperiode/sec. durchgeführt. Vorzeichenwechsel und Abschwächung der Reaktionen bei Musterperioden unterhalb von etwa  $10^\circ$  sind auf unvollständige Musterübertragung nach Abb. 7 und 8 zurückzuführen. Die mäanderförmige Interferenzfunktion wurde für eine Rasterkonstante  $\Delta\varphi = 4,6^\circ$  berechnet. Sie zeigt an, ob das gerasterte Bild eines bewegten Musters in gleicher (+) oder entgegengesetzter (-) Richtung über die Sehelemente der Bewegungsdetektoren läuft.

Facettenaugen, die den optisch und anatomisch ermittelten Grössen weitgehend entsprechen, aber noch keine gesicherten Aussagen über die Beteiligung der beiden Sehsysteme am Bewegungssehen zulassen [2] [7] [10] [15].

#### Die Verarbeitung von Musterkomponenten

Aus der Kenntnis der Übertragungseigenschaften für einfache Streifenfolgen mit unterschiedlicher Musterperiode  $\lambda$  lassen sich in bestimmten

Fällen Aussagen über die Bewertung von Helligkeitsfolgen gewinnen, die nicht mehr der Klasse der einfachen periodischen Muster angehören. So, wie man aus einfachen Grund- und Obertönen beliebige Klänge zusammensetzen kann, lassen sich auch durch Überlagerung einfacher periodischer Streifenmuster beliebige Helligkeitsfolgen herstellen. Zur Veranschaulichung solcher Helligkeitsfolgen zeigt Abb. 10A den Helligkeitsverlauf entlang dem inneren Umfang zweier Musterzylinder zur Reizgebung nach Abb. 1. Als auffälligen Unterschied besitzt das obere Muster z.B. zwei Helligkeitsminima, während das untere Muster nur ein Helligkeitsminimum aufweist. Bemerkenswert an diesen Mustern ist, dass beide aus der Überlagerung der gleichen, in Abb. 10B zusammengestellten Grund- und Oberwellen hervorgegangen sind. Der Musterunterschied entsteht lediglich durch *Phasenverschiebung* der ersten Oberwelle um ein Viertel ihrer Wellenlänge. Durch Rotation der Musterzylinder erhalten die Sehelemente der Fliege repetitive Reizfolgen, die mit dem Schalldruckverlauf bei der Überlagerung der entsprechenden Grund- und Obertöne vergleichbar sind.

Die Untersuchung des Bewegungssehens der Fruchtfliege hat ergeben, dass die beiden unterschiedlichen Reizfolgen in Abb. 10A bei gleicher Um-

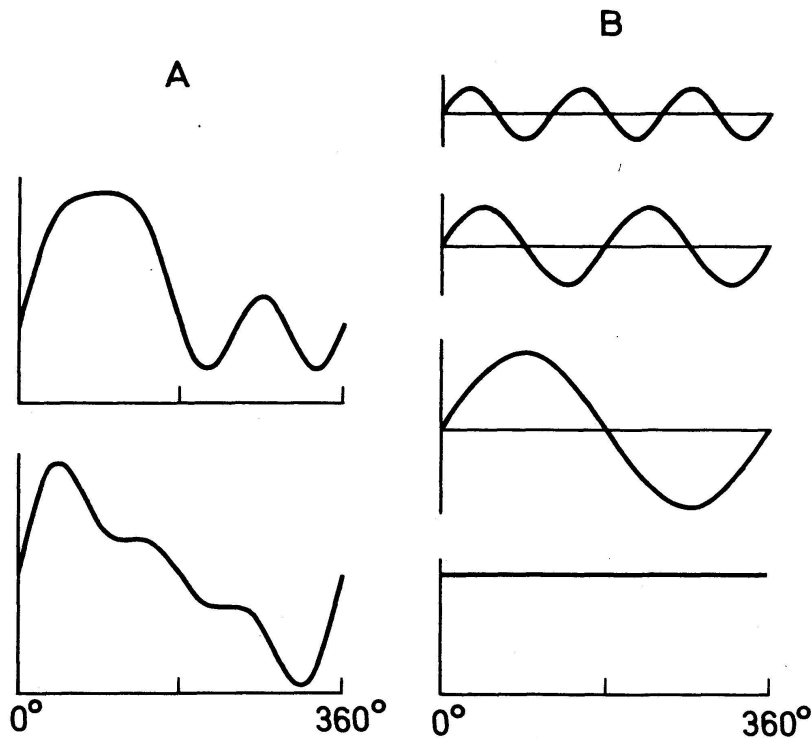


Abb. 10 (A) Helligkeitsverlauf zweier in sich geschlossener Muster zur Reizgebung nach Abb. 1. Dem unteren Diagramm entspricht ein Musterzylinder mit einem, dem oberen Diagramm ein Zylinder mit zwei dunklen Streifen.

(B) Gemeinsame Fourier-Komponenten der beiden Muster. Durch Phasenverschiebung der zweitobersten Komponente um  $45^\circ$  nach rechts lässt sich das Einstreifenmuster in das Zweistreifenmuster überführen. Durch die Phasenverschiebung der Musterkomponente werden die *objektinduzierten* Wendereaktionen der Fruchtfliege drastisch verändert, während die *bewegungsinduzierten* Wendereaktionen im zeitlichen Mittel konstant bleiben [5] [16] [17] [20].

laufgeschwindigkeit Wendereaktionen mit gleichem zeitlichem Mittelwert hervorrufen [5] [16]. Die in den Phasenbeziehungen der Musterkomponenten enthaltene Bildinformation hat unter diesen Bedingungen keinen Einfluss auf das Bewegungssehen; die bewegungsinduzierten Wendereaktionen der Fruchtfliege sind allem Anschein nach phaseninvariant. Dieses Ergebnis liefert einschränkende Bedingungen für das Verrechnungsprinzip der beteiligten Bewegungsdetektoren und ermöglicht bei hinreichend schwachen Reizstärken die Berechnung der mittleren Wendereaktionen aus der Summe der Beiträge der Musterkomponenten [3] [7] [17]. *Die Phaseninvarianz des Bewegungssehens* lässt ausserdem eine gewisse Analogie zum menschlichen Hören erkennen. In seiner 1863 erschienenen „Lehre von den Tonempfindungen“ hat Hermann v. Helmholtz die Unabhängigkeit des Klangeindrucks von den Phasenbeziehungen der Klangkomponenten nachgewiesen. Wegen der *Phaseninvarianz des menschlichen Hörens* können z.B. Klänge mit repetitivem Schalldruckverlauf nach Abb. 10A nicht ohne weiteres unterschieden werden.

Während die Phasenbeziehungen der Musterkomponenten im Sehfeld der Fliege für die Kurssteuerung keine besondere Bedeutung besitzen, ist die Verwertung der Phaseninformation für das Ansteuern eines visuellen Objekts unerlässlich. Wiederholt man den in Abb. 3 beschriebenen Versuch zur Messung der objektinduzierten Wendereaktionen mit den zuvor beschriebenen Musterzylindern nach Abb. 10A, so wird der Einfluss der Phaseninformation auf das Verhalten der Fruchtfliege deutlich. Entsprechend der unterschiedlichen Zahl der Helligkeitsminima liefert das obere Muster eine zweigipflige, das untere Muster dagegen eine eingipflige Häufigkeitsverteilung der Musterposition im Sehfeld der Fliege [5]. Bei der hier erfolgten Simulation des freien Flugs in ruhender Umgebung reagiert die Fliege auf die unterschiedliche Phasenlage einer gemeinsamen Musterkomponente. Die objektinduzierten Wendereaktionen von frei laufenden Fruchtfliegen [18] lassen ähnliche Ergebnisse erwarten.

#### Das Erkennen von Mustermerkmalen

In den bisher behandelten Verhaltensuntersuchungen wurden ausschliesslich Muster mit *eindimensionaler* Helligkeitsverteilung angewendet, die entsprechend den Beispielen in Abb. 10 aus Frequenzkomponenten bestimmter Amplitude und Phase zusammengesetzt werden können. Im allgemeinen werden Muster im Sehfeld der Fliege *zweidimensionale* Helligkeitsverteilungen aufweisen. Solche Muster kann man sich aus zwei eindimensionalen Helligkeitsverteilungen zusammengesetzt denken, von denen z.B. die eine in Horizontalrichtung und die andere in Vertikalrichtung verläuft. Anhand dieser Zerlegung könnte man erneut nach den Bedingungen fragen, unter denen die Wirkung eines Musters auf die Fliege aus der Summe der Wirkungen der Musterkomponenten hervorgeht. Prozesse der Musterbewertung, in denen die Phaseninformation eine wichtige Rolle spielt, können auf diese Weise nicht erfasst werden. Obwohl die Grundlagen zur Untersuchung derartiger Prozesse bereits geschaffen wurden [17] [19] [20] [21], gibt es z.Z. noch keine gesicherten Vorstellungen über das Musterunterscheidungsvermögen der Fruchtfliege. Erste Ansätze in dieser Richtung gehen auf die folgenden Überlegungen zurück.

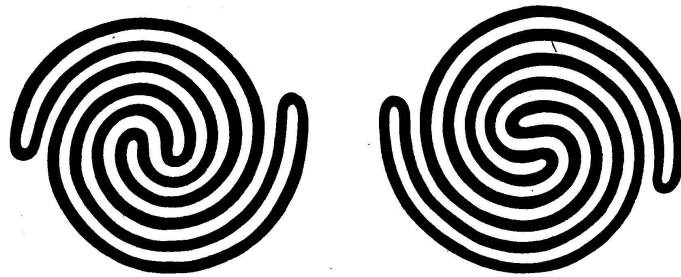


Abb. 11 In dem von Minsky und Papert 1968 entworfenen Musterpaar zeigt sich die unterschiedliche Zahl der Musterelemente gewöhnlich erst bei näherer Inspektion des Linienverlaufs. Das linke Muster enthält eine, das rechte Muster dagegen zwei in sich geschlossene Schlingen.

Werden einer Versuchsperson zwei Muster zum Vergleich vorgelegt, so erfolgt die Musterunterscheidung nach bestimmten *Merkmalen*. Entsprechend den perzeptiven und kognitiven Fähigkeiten unterscheidet man auffällige Merkmale, die unmittelbar ins Auge fallen, und unauffällige Merk-

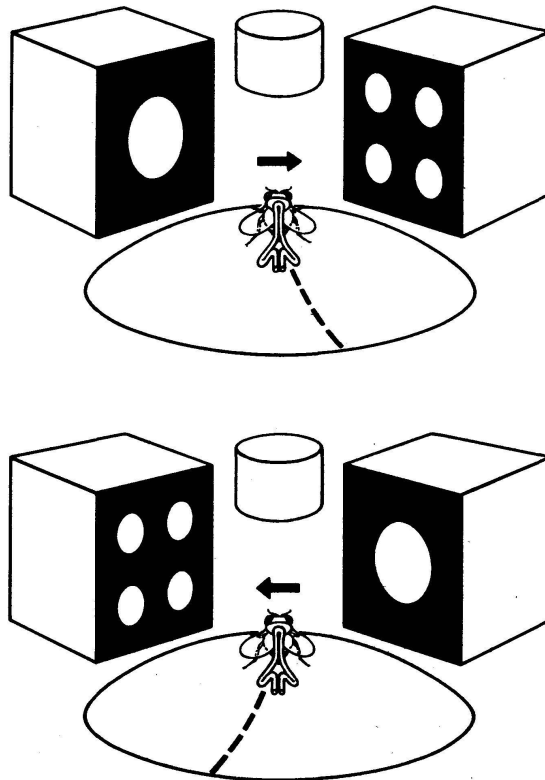


Abb. 12 Bewegungskompensator zur Messung der Wendereaktionen bei stationärem Lauf. Das Versuchstier wird durch einen Schlitten am Fliegen gehindert und läuft im übrigen frei auf einem Ball, dessen Drehbewegungen von einem elektromagnetischen Sensor oberhalb des Schlittens gesteuert werden. Die Drehbewegungen des Balls halten die Fliege in einer vorgegebenen Position und Orientierung zu den Musterprojektoren und ermöglichen gleichzeitig die Registrierung ihrer Wendereaktion. Zur Ermittlung der Musterpräferenz werden die Muster nach jeweils 5 Minuten Messzeit gegeneinander vertauscht.

male, die eine eingehende Inspektion der Musterdetails erfordern [22]. Dass sogar die einfachsten Mustermerkmale unauffällig sein können, zeigt das von Minsky und Papert entworfene Musterpaar in Abb. 11. Ohne nähere Inspektion des Linienverlaufs ist für uns kaum zu erkennen, dass das linke Muster aus einer, das rechte Muster dagegen aus zwei in sich geschlossenen Schlingen besteht.

Die Eigenschaften der objektinduzierten Wendereaktionen lassen erwarten, dass die für Fliegen auffälligen Merkmalsunterschiede von Musterpaaren aus der unterschiedlichen Musterbewertung in entsprechenden Verhaltensexperimenten ermittelt werden können. Abb. 12 veranschaulicht eine Versuchsanordnung zur Messung der Wendereaktionen beim stationären Lauf. Das Versuchstier ist mit einem kleinen Schlitten verbunden und bewegt sich mehrere Stunden frei auf der Oberfläche eines beliebig drehbaren Balls mit Servoantrieb. Die Drehungen werden von einem Sensor oberhalb des Balls gesteuert, der Position und Richtung der Fliege zu den Musterprojektoren in den Sehfeldern der beiden Augen innerhalb gewisser Schwankungsbereiche konstant hält. Die gemessenen Kompensationsbewegungen des Balls entsprechen den Wendereaktionen der Fliege. Zur Ermittlung der Musterpräferenz werden die Muster in regelmässigen Zeitabständen gegeneinander vertauscht. Die mittlere Krümmung des Laufwegs in Richtung auf das bevorzugte Muster wird in Umdrehungen pro Meter Weglänge angegeben. Die auf dunklem Hintergrund gebotenen Muster stimmen in der Gesamtfläche ihrer hellen Musterbestandteile überein, so dass die beiden Fliegenaugen stets etwa gleich stark beleuchtet werden. Durch die Fluktuation der Muster innerhalb der Sehfelder der Augen werden auch solche Instanzen des Sehsystems der Fliege an der Musterbewertung beteiligt, die speziell auf Lichtreizänderungen ansprechen [6] [23]. Bietet man dem Versuchstier die in Abb. 12 gezeigten Muster zur Wahl, so ergibt sich entsprechend der angedeuteten durchschnittlichen Laufspur eine schwache signifikante Präferenz für

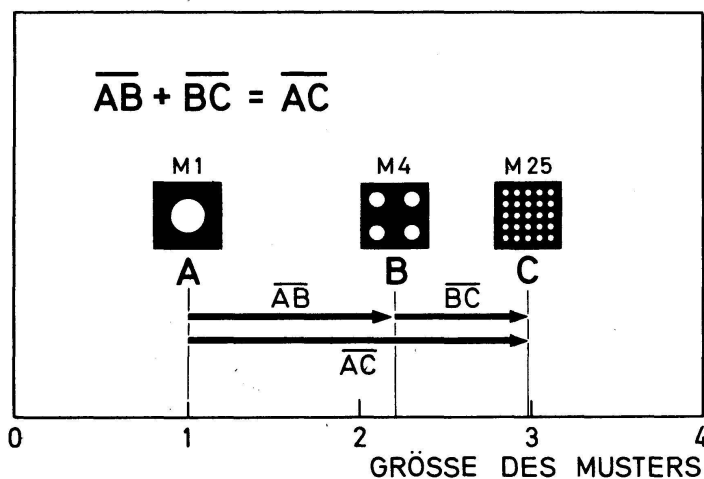


Abb. 13 Zur Veranschaulichung der *Additivität* der Präferenzen wurde jedem der drei Muster ein willkürlich gewähltes Merkmal als Bewertungsgrösse zugeordnet, und es wurde angenommen, dass der Vergleich von je zwei Mustern im Verhaltensexperiment der Abb. 12 Präferenzen liefert, die den *Differenzen* der Bewertungsgrössen dieser Muster entsprechen.

das Muster mit der grösseren Ausdehnung; ein Befund, der z.B. mit den Eigenschaften des Bewegungsehens erklärbar wäre.

Der Vergleich zweier Muster kann auf vielfältige Weise erfolgen. Ein besonders einfacher Fall liegt vor, wenn zu jedem Muster einer Musterreihe eine *Bewertungsgrösse* A, B, C, . . . so gefunden werden kann, dass die *Präferenzen* innerhalb der verschiedenen Musterpaare durch die *Differenzen*  $\overline{AB}$ ,  $\overline{BC}$ ,  $\overline{AC}$ , . . . der zugehörigen Bewertungsgrössen gegeben sind. Zur Veranschaulichung dieser Bedingung wurde in Abb. 13 die relative Musterfläche als willkürliche Bewertungsgrösse der Musterreihe gewählt; die Bewertungsgrösse könnte ebensogut eine beliebige Funktion verschiedenartiger Unterscheidungsmerkmale sein. Besitzt sie die genannten Eigenschaften, so ist innerhalb der Musterreihe die aus Abb. 13 ersichtliche Additivität der Bewertungsunterschiede und damit die *Additivität der Musterpräferenzen* erfüllt. Durch Überprüfung der gemessenen Präferenzen in einem Additivitätstest kann man feststellen, ob die Muster in entsprechend einfacher Weise miteinander verglichen werden.

Sind die Additivitätsbedingungen im Verhaltensexperiment nicht erfüllt, so lassen sich die Musterpräferenzen nicht mehr als Differenzen geeigneter Bewertungsgrössen darstellen. Zur Veranschaulichung eines solchen Falls wurde die willkürlich gewählte Bewertungsgrösse der Punktmusterreihe in Abb. 14 nach zwei unabhängigen Mustermerkmalen aufgetragen. Dabei wurde angenommen, dass die Präferenzen den *Abständen* der zugehörigen Bewertungsgrössen in diesem Diagramm entsprechen. Diese Annahme schliesst die Additivität der Bewertungsunterschiede aus, sofern die drei Bewertungsgrössen nicht zufällig auf einer Geraden liegen.

Um eine ungeeignete Musterwahl zu vermeiden, wurde der Additivitätstest mit vier verschiedenen Kombinationen von Punktmustern durchgeführt,

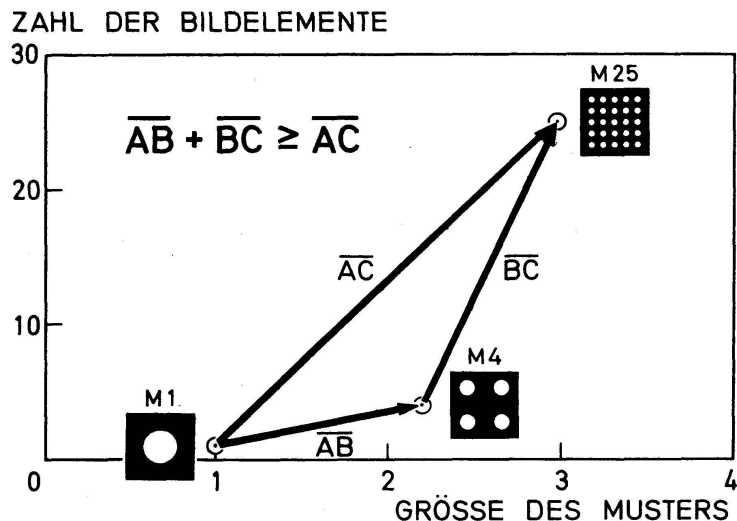
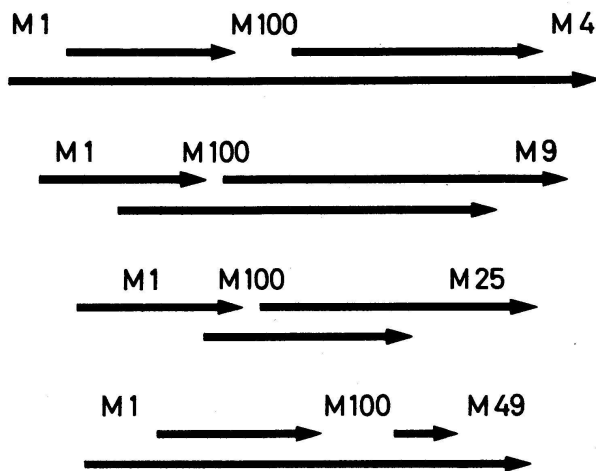


Abb. 14 Zur Veranschaulichung der *Nichtadditivität* der Präferenzen wurde jedem der drei Muster eine willkürlich gewählte Merkmalskombination als Bewertungsgrösse zugeordnet, und es wurde angenommen, dass der Vergleich von je zwei Mustern im Verhaltensexperiment Präferenzen liefert, die den *Abständen* der Bewertungsgrössen dieser Muster entsprechen.

## MUSTERPRÄFERENZ



## MITTELWERTE [U/MTR.]

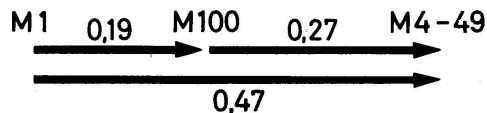


Abb. 15 Zusammenstellung der experimentell ermittelten Präferenzen innerhalb einer Reihe von Punktmustern (M) mit 1, 4, 9, 25, 49 und 100 Musterelementen. Die Verbindungspfeile zwischen je zwei Musterbezeichnungen entsprechen den Umdrehungen pro Meter Laufweg, die *Drosophila* auf dem Bewegungskompensator Abb. 12 in Richtung auf das bevorzugte Muster ausführt. Während die Additivitätstests innerhalb der vier Mustergruppen wegen der Streuung der Messwerte kein einheitliches Bild ergeben, lassen die gewichteten Mittelwerte aus der gesamten Musterreihe die Additivität der Präferenzen innerhalb des Fehlerbereichs erwarten.

deren Punktzahl zwischen eins (M1) und hundert (M100) lag. Insgesamt wurden 7547 m Weglänge von 183 Fliegen ausgewertet. Vorzeichen und Grösse der in Umdrehungen pro Meter Weglänge gemessenen Musterpräferenzen sind durch Richtung und Länge der Pfeile in Abb. 15 wiedergegeben. Während die Einzeltests wegen der Streuung der Messwerte kein einheitliches Bild ergeben, lassen die gewichteten Mittelwerte der gesamten Versuchsserie auf eine Additivität der Präferenzen im Verhaltensversuch schliessen. Innerhalb der Punktmusterreihe sind die Präferenzen daher in einfacher Weise als Differenzen einer Musterbewertungsgrösse darstellbar. Der Vergleich zweier Muster dieser Reihe im Sehsystem der Fruchtfliege lässt sich unter diesen Bedingungen innerhalb der Fehlergrenzen auf die Ermittlung der Differenz zweier Bewertungsgrössen zurückführen. Ob diese Bewertungsgrössen auch für andere Musterreihen existieren und welche Musterunterscheidungsmerkmale sie enthalten, kann nur durch zusätzliche Experimente entschieden werden.

Die bisher gewonnenen Erkenntnisse über das Musterunterscheidungsvermögen von Insekten stammen vor allem aus Dressurversuchen an Bienen. Diese Tatsache zeigt bereits, dass die Musterbewertung bei diesen Insekten plastisch ist und durch Erfahrungen beeinflusst werden kann. Bei *Drosophila* hatte sich eine gewisse Plastizität der neuronalen Schaltung für das Bewegungssehen bereits in Abb. 2 abgezeichnet. Die für die Objektansteuerung notwendige Asymmetrie der Wendereaktionen fehlt bisweilen in der Anfangsphase des stationären Flugs, in der die Fliege möglicherweise noch keinen Landeplatz anstrebt. Die Plastizität der Musterbewertung konnte dagegen bisher nur in einem Fall nachgewiesen werden, indem sich Dressur- und Testmuster in verschiedener Höhe über dem Horizont der Fliege befanden.

### Die Vererbung der Schaltpläne des visuellen Systems

Unter den zahllosen Insektenarten, an denen man Sehvorgänge studieren könnte, nimmt die Fruchtfliege *Drosophila melanogaster* eine Sonderstellung ein. Die klassische Genetik verdankt diesem Tier wesentliche Erkenntnisse über die Eigenschaften von Erbfaktoren, ihren Austausch in Kreuzungsexperimenten und ihre Veränderung durch Mutation. Mit den Methoden der molekularen Genetik konnte inzwischen die im Erbgut der Zellen gespeicherte Informationsmenge abgeschätzt werden. Das gesamte Genom, in dem die Instruktion zum Aufbau der Fruchtfliege in einer nur für die Zellorganellen verständlichen Computersprache enthalten ist, umfasst nach J. Bonner [24] rund 125 Millionen Basenpaare des Informationsträgermoleküls DNS. Das entspricht einer Informationsmenge von etwa 250 Millionen bit oder Ja-Nein-Aussagen, zu deren Speicherung das längste der in der

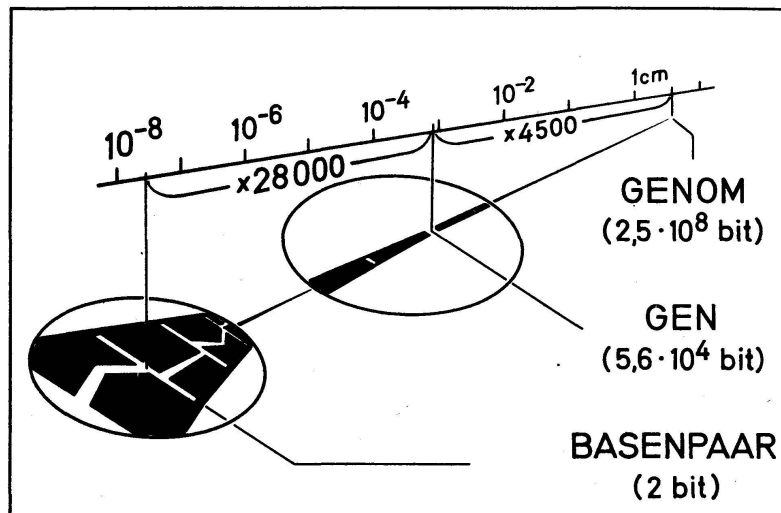


Abb. 16 Quantitative Angaben zum Nukleinsäuregehalt der Chromosomen von *Drosophila melanogaster* [24] verhelfen zu einer vorläufigen Abschätzung der Informationsmenge im Erbgut einer Zelle. Gestreckt und aneinandergereiht, würden die Informationsträgermoleküle den veranschaulichten submikroskopisch dünnen Faden mit einer Speicherkapazität von etwa 250 000 000 Ja-Nein-Aussagen ergeben.

Computertechnik verwendeten Magnetbänder immerhin ausreichen würde. Nur etwa 20 % davon können zur Vererbung der Schaltpläne genutzt werden (Y. Hotta, persönliche Mitteilung). Die Informationsmenge ist auf vier Chromosomen untergebracht, deren DNS-Moleküle – gestreckt und aneinander gereiht – den in Abb. 16 schematisch verkürzt gezeichneten, submikroskopisch dünnen Faden von etwa 4 cm Länge ergeben würden. Nach vorläufig ungesicherten Vorstellungen ist das Genom der Fruchtfliege in schätzungsweise 4500 Untereinheiten aufgeteilt, die möglicherweise den Erbfaktoren oder Genen entsprechen. Die Schädigung eines Gens durch Mutation führt zu genspezifischen erblichen Defekten. Besonders eingehend studiert wurden Mutationen, die eine Veränderung sichtbarer Merkmale, z.B. der Körperfärbung, der Augenstruktur oder der Borstenform, bewirken. Bis heute konnten viele hundert Mutationen dieser Art beschrieben und bestimmten Abschnitten des Genoms zugeordnet werden. Durch systematische Suche nach Verhaltensstörungen bei den Nachkommen bestrahlter oder mutagenbehandelter Fruchtfliegen wurden in den letzten Jahren spezifische *Verhaltensmutanten* entdeckt, deren unsichtbare Abnormitäten auf der Veränderung je eines Gens beruhen [25]. Störungen im sensorischen Bereich der Fliegen finden sich vorwiegend bei Mutanten, die z.B. auf Lichtreiz [26] [27] [28] [29] oder Schwerkrafteinwirkung [30] abnormal reagieren. Bei veränderter Tagesrhythmik [31] oder abnormalem Paarungsverhalten [32] liegen die Störungen eher im zentralnervösen Bereich der Fliegen. Andere Symptome, z.B. Muskelträgheit oder Muskelunruhe [33], lassen sich dagegen vorwiegend auf Störungen im motorischen Bereich der Fliegen zurückführen. In einigen Fällen ist die Ausprägung der genannten Verhaltensmerkmale von veränderlichen Parametern abhängig. Es wurden z.B. Mutanten isoliert, bei denen die Verhaltensstörungen erst in höherem Alter bzw. erst oberhalb oder unterhalb bestimmter Temperaturen auftreten [34] [35]. Durch *Gen-Rekombination* lassen sich unterschiedliche Verhaltensdefekte der Fliege in einem Genom vereinigen [25] [27]. Die *Mosaiktechnik* ermöglicht u.a. die Gewinnung von lokalen Mutanten, in denen die Ausprägung der Defekte nur in einem Teilbereich des Zellverbands erfolgt, der durch sichtbare Merkmale kenntlich gemacht werden kann. Mit diesem mikrochirurgischen Hilfsmittel lassen sich Komponenten von Verhaltensstörungen und Verhaltensleistungen innerhalb des Nerven- und Muskelsystems der Fliege lokalisieren [25] [34]. Durch Anwendung dieser verhaltensgenetischen Methoden hofft man gegenwärtig, die Eigenschaften funktionsfähiger Nervenschaltungen der Fliege zu ermitteln, das Entstehen der Schaltungen im Entwicklungsstadium aufzuklären und den Entstehungsprozess auf die entsprechenden genetischen Instruktionen zurückzuführen.

Günstige Ausgangsbedingungen für derartige Vorhaben bietet das weitverzweigte Sehsystem der Fruchtfliege. Die wesentlichen Verknüpfungen zwischen den sensorischen Eingängen und den motorischen Ausgängen eines solchen Systems sind in Abb. 17 schematisch vereinfacht dargestellt. Jedes der beiden black-box-Diagramme veranschaulicht z.B. die nichtlineare Verrechnung der Signale benachbarter Sehelemente in den lokalen Bewegungsdetektoren der Augen sowie die Zusammenfassung der Signale dieser Detektoren im gesamten Augenbereich. Es ist nicht wahrscheinlich, dass ein genetischer Defekt zum Ausfall nur einer von vielen homologen Verknüpfungen des Bewegungsehsystems führt. Eine einfache Rechnung zeigt, dass die

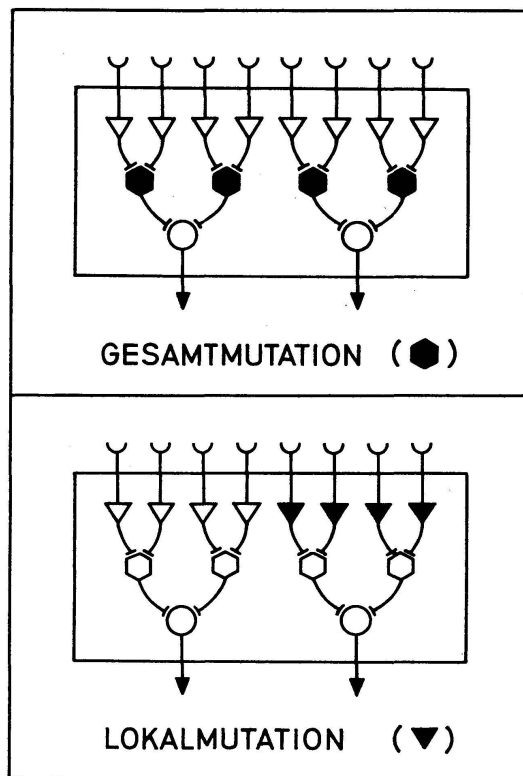


Abb. 17 Genetische Defekte des Nervensystems, veranschaulicht an einem einfachen Schaltschema mit acht sensorischen Eingängen und zwei motorischen Ausgängen. Die begrenzte Informationskapazität des Genoms lässt erwarten, dass die Mutation eines Verhaltensgens den Ausfall homologer Verknüpfungen eines bestimmten Typs entweder im gesamten Nervensystem (oberes Beispiel) oder, besonders bei Anwendung der Mosaiktechnik, in lokalen Bereichen des Nervensystems (unteres Beispiel) zur Folge hat.

Informationskapazität des Genoms zur individuellen Programmierung der Verknüpfung von 100 000 Nervenzellen nicht ohne weiteres ausreicht. Folglich kann man annehmen, dass ein genetischer Defekt entsprechend den Beispielen in Abb. 17 den Ausfall einer grösseren Gruppe homologer Verknüpfungen bewirkt und vollständige Bewegungsblindheit dann hervorruft, wenn diese Gruppe *alle* homologen Verknüpfungen eines bestimmten Typs enthält.

Unter den zahlreichen Lichtrezeptormutanten ist eine Gruppe von besonderem Interesse, bei der bestimmte Rezeptortypen im gesamten Augenbereich nahezu vollständig degenerieren oder ausfallen. Abb. 18 veranschaulicht die Anordnung des Sehpigments in den zentralen Tandemrezeptoren R7–8 des Tagsystems und den umgebenden Rezeptoren R1–6 des Nachtsystems innerhalb eines Rasterelements der Facettenaugen von *Drosophila* [10]. In den Mutanten *ord* (outer receptors degenerating) bzw. *ora* (outer receptors absent) degenerieren bzw. fehlen die Pigmentstrukturen R1–6 des Nachtsystems. In der Mutante *sev* (sevenless) fehlt das Pigment des Rezeptors R7. Die Untersuchung dieser Mutanten hat bereits Aufschluss über die spektralen Eigenschaften der beiden Sehsysteme geliefert und lässt Einblicke in die Beteiligung dieser Systeme am Bewegungssehen erwarten [27]

[28] [29]. Von den zahlreichen bewegungssehgestörten Verhaltensmutanten mit intaktem Rezeptorsystem seien als Beispiele die Mutanten *nonA<sup>H2</sup>* (No on-transient) und S129 (M. Heisenberg et al.) erwähnt, in denen die zur Objektsteuerung erforderliche Asymmetrie der Wendereaktionen nach Abb. 2 im gesamten Augenbereich (*nonA<sup>H2</sup>*), bzw. im oberen Augenbereich (S129) stark beeinträchtigt ist [26] [27] [36]. Als Beispiel für zentrale Störungen der Informationsverarbeitung im Sehsystem sei die Mutante *dunce* genannt, deren Lernvermögen erblich gestört ist. Im Gegensatz zum *Drosophila*-Wildtyp ist diese Mutante nicht auf Farben dressierbar, obwohl sie ein normales Farbunterscheidungsvermögen besitzt [37].

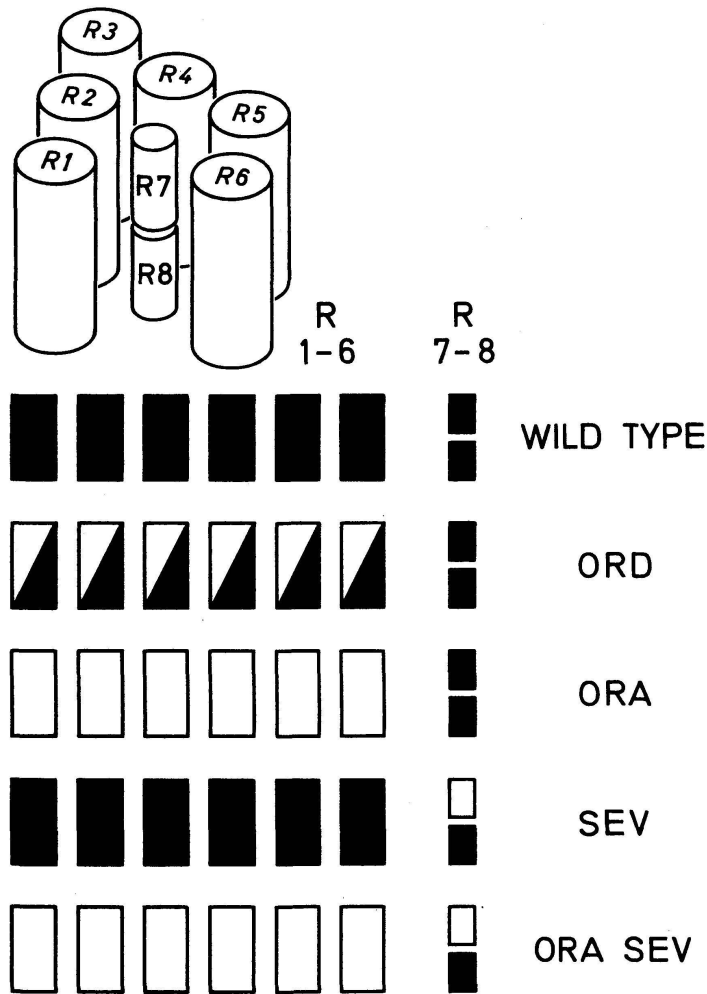


Abb. 18 Säulenförmige Anordnung des Sehpigments der Lichtrezeptoren R1–8 in den rund 1400 Rasterelementen der Facettenaugen von *Drosophila*. Beim Wildtyp sind die äusseren (R1–6) und inneren (R7–8) Rezeptoren überall vollständig ausgebildet. In allen Rasterelementen der Mutanten *ord* (*outer receptors degenerating*, *rdg BKS222*) und *ora* (*outer receptors absent*, JK84) degeneriert bzw. fehlt die Pigmentierung der äusseren Rezeptoren R1–6 nahezu vollständig. In allen Rasterelementen der Mutante *sev* (*sevenless* LY3) bildet der Lichtrezeptor R7 kein Sehpigment. Die Rasterelemente der Doppelmutante *ora sev* enthalten nur noch den Lichtrezeptor R8 [28] [29].

Die Anwendung der verhaltensgenetischen Methoden auf das Sehsystem der kleinen Fruchtfliege ist gegenwärtig in einem vielversprechenden Anfangsstadium. Mit dem vorliegenden Bericht über den Stand der Verhaltensuntersuchungen an diesem System sollte nicht so sehr gezeigt werden, was getan wurde, sondern was getan werden kann, um in die schaltungstechnischen Geheimnisse der Sehvorgänge einzudringen.

Freunden und Mitarbeitern möchte ich für die Durchsicht des Manuskripts danken. Ebenso Fräulein C. Hanser und Herrn E. Freiberg für die sorgfältige Bearbeitung des Manuskripts und der Zeichnungen. Die Wiedergabe der Abbildungen 4, 7 und 10 sowie 2, 3, 6, 16 und 17 erfolgt mit freundlicher Genehmigung der Verlage Karger, Basel, und Springer, Heidelberg.

#### Bibliographie

- 1 Götz, K.G.: Flight control in *Drosophila* by visual perception of motion. *Kybernetik* 4, 199–208 (1968).
- 2 Götz, K.G.: Optomotorische Untersuchung des visuellen Systems einiger Augenmutanten der Fruchtfliege *Drosophila*. *Kybernetik* 2, 77–92 (1964).
- 3 Poggio, T., Reichardt, W.: Considerations on models of movement detection. *Kybernetik* 13, 223–227 (1973).
- 4 Reichardt, W.: Musterinduzierte Flugorientierung; Verhaltensversuche an der Fliege *Musca domestica*. *Naturwissenschaften* 60, 122–138 (1973).
- 5 Zimmermann, G.: Der Einfluss stehender und bewegter Musteranteile auf die optomotorische Reaktion der Fliege *Drosophila*. Dissertation, Tübingen 1973.
- 6 Götz, K.G., Wenking, H.: Visual control of locomotion in the walking fruitfly *Drosophila*. *J. comp. Physiol.* 85, 235–266 (1973).
- 7 Buchner, E.: Elementary movement detectors in an insect visual system. *Biol. Cybernetics* 24, 85–101 (1976).
- 8 Buchner, E., et al.: (In Vorbereitung).
- 9 Kirschfeld, K.: Das neurale Superpositionsauge. *Fortschritte der Zoologie*, Bd. 21, Heft 2/3, 227–257 (1973).
- 10 Franceschini, N.: Sampling of the visual environment by the compound eye of the fly: Fundamentals and application. In: *Photoreceptor Optics*, ed. by A.W. Snyder and R. Menzel. S. 98–125. Berlin–Heidelberg–New York: Springer 1975.
- 11 Hengstenberg, R.: The effect of pattern movement on the impulse activity of the cervical connective of *Drosophila melanogaster*. *Z. Naturforsch.* 28c, 593–596 (1973).
- 12 Hausen, K.: Functional characterization and anatomical identification of motion sensitive neurons in the lobula plate of the blowfly *Calliphora erythrocephala*. *Z. Naturforsch.* 31c, 629–633 (1976).
- 13 Braitenberg, V., Strausfeld, N.S.: Principles of the mosaic organisation in the visual system's neuropil of *Musca domestica* L. In: *Handbook of Sensory Physiology*, Bd.

- VII/3A, ed. by H. Autrum et al., 631–659. Berlin–Heidelberg–New York: Springer 1973.
- 14 Strausfeld, N.: Atlas of an Insect Brain. Berlin–Heidelberg–New York: Springer 1976.
  - 15 Götz, K.G.: Die optischen Übertragungseigenschaften der Komplexaugen von *Drosophila*. Kbyernetik 2, 215–221 (1965).
  - 16 Götz, K.G.: Principles of optomotor reactions in insects, *Bibl.ophthalm.* 82, 251–259 (1972).
  - 17 Varjú, D.: Optomotorische Reaktionen auf die Bewegung periodischer Helligkeitsmuster. *Z. Naturforsch.* 14b, 724–735 (1959).
  - 18 Horn, E., Wehner, R.: The mechanism of visual pattern fixation in the walking fly, *Drosophila melanogaster*. *J. comp. Physiol.* 101, 39–56 (1975).
  - 19 Reichardt, W., Poggio, T.: Visual control of orientation behaviour in the fly. Part I. A quantitative analysis. *Quarterly Reviews of Biophysics* 9,3, 1–65 (1976).
  - 20 Poggio, T., Reichardt, W.: Visual control of orientation behaviour in the fly. Part II. Towards the underlying neural interactions. *Quarterly Reviews of Biophysics* 9,3, 67–128 (1976).
  - 21 Julesz, B.: Foundation of Cyclopean Perception. Chicago–London: University of Chicago Press 1971.
  - 22 Julesz, B.: Experiments in the visual perception of texture. *Sci. Amer.* 232, No. 4, 34–43 (1975).
  - 23 Götz, K.G.: Spontaneous preferences of visual objects in *Drosophila*. *Drosophila Inform. Service* 46, 62 (1971).
  - 24 Bonner, J., Wu, J.-R.: A proposal for the structure of the *Drosophila* genome. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 70, 535–537 (1973).
  - 25 Benzer, S.: Genetic dissection of behavior. *Sci. Amer.* 229, No. 6, 24–37 (1973).
  - 26 Pak, W.L.: Visual mutants of *Drosophila melanogaster*. In: *Handbook of Genetics*, Vol. 3, ed. by R.C. King, S. 703–733. New York: Plenum Publishing Corp. 1976.
  - 27 Heisenberg, M.: Genetic approach to a visual system. In: *Handbook of Sensory Physiology*, ed. by H. Autrum et al., Berlin–Heidelberg–New York: Springer (in Vorbereitung).
  - 28 Harris, W.A., Stark, W.S., Walker, J.A.: Genetic dissection of the photoreceptor system in the compound eye of *Drosophila melanogaster*. *J. comp. Physiol.* 256, 415–439 (1976).
  - 29 Koenig, J.H., Merriam, J.R.: Isolation of the R7+8 visual pathway in mutant *Drosophila melanogaster*. Behavioural selection of autosomal mutants with abnormal ERGs in *Drosophila melanogaster*. *Austral. J. Biol. Sciences* (im Druck).
  - 30 Benzer, S.: From a gene to behavior. *J. Amer. Med. Association* 218, 1015–1022 (1971).
  - 31 Konopka, R.J., Benzer, S.: Clock mutants of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 68, 2112–2116 (1971).
  - 32 Gill, K.S.: A mutation causing abnormal mating behavior. *Drosophila Inform. Serv.* 38, 33 (1963).
  - 33 Kaplan, W.D.: Genetic and behavioral studies of *Drosophila* neurological mutants. In: *The Biology of Behavior*, ed. by J.A. Kiger jr., 133–157. Oregon: Oregon State University Press 1972.
  - 34 Hotta, Y., Benzer, S.: Mapping of behaviour in *Drosophila* mosaics. *Nature* 240, 527–535 (1972).
  - 35 Grigliatti, T.A., Hall, L., Rosenbluth, R., Suzuki, D.T.: Temperature-sensitive mutations in *Drosophila melanogaster* XIV. A selection of immobile adults. *Molec. gen. Genet.* 120, 107–114 (1973).
  - 36 Heisenberg, M., Götz, K.G.: The use of mutations for the partial degradation of vision in *Drosophila melanogaster*. *J. comp. Physiol.* 98, 217–241 (1975).
  - 37 Dudai, Y., Jan, Y.-N., Byers, D., Quinn, W.G., Benzer, S.: *Dunce*, a mutant of *Drosophila* deficient of learning. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 73, 1684–1688 (1976).

Leere Seite  
Blank page  
Page vide