

Bewegungswahrnehmung und visuelle Orientierung bei Fliegen

Martin Egelhaaf und Alexander Borst

Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik,
D-7400 Tübingen

Visual orientation greatly relies on the evaluation of the motion patterns received by the eyes when the animal moves around. In a combination of both behavioral and neurophysiological analysis and modeling, the mechanisms are established by which the visual system of the fly extracts three types of basic retinal motion patterns: Coherent retinal large-field motion as is induced during deviations of the animal from its course, image expansion occurring when the animal approaches an obstacle, and relative motion which is induced when a nearby object is passed in front of its background. Separate neuronal networks are specifically tuned to each of these motion patterns and make use of them in three different orientation tasks: in compensatory course stabilization, the control of landing behavior, and the fixation of objects.

Für die visuelle Orientierung vieler Tiere ist Bewegungsinformation von großer Bedeutung. Ein Tier wird mit Bewegung konfrontiert, wenn sich ein Objekt in seinem Sehfeld bewegt. Dies ist jedoch nicht die einzige Quelle von Bewegungsinformation. Auch wenn sich kein bewegtes Objekt im Sehfeld befindet, können Bewegungsreize auftreten, und zwar dann, wenn sich das Tier selbst bewegt. Dies führt zu einer kontinuierlichen Verschiebung des Bildes der visuellen Umwelt auf der Netzhaut des Tieres. Die resultierenden retinalen Bewegungsmuster werden im wesentlichen von zwei Faktoren bestimmt: Zum einen hängen sie in charakteristischer Weise von der Bahn ab, die das Tier beschreibt, zum anderen werden sie auch von der dreidimensionalen Struktur der Umwelt bestimmt. Deshalb können die durch Eigenbewegung des Tiers induzierten retinalen Bewegungsmuster vom Nervensystem zur Orientierung im Raum und zur Kurskontrolle benutzt werden. Das visuelle System von sich schnell bewegenden und insbesondere fliegenden Tieren ist deshalb oftmals für die Auswertung solcher Bewegungsmuster spezialisiert. Dies ist einer der Gründe, weshalb die Fliege besonders geeignet für die Untersuchung verschiedener bewegungsabhängiger Orientierungsleistungen ist.

So wurden bei der Fliege die Mechanismen eingehend untersucht, die der Auswertung von drei Typen retinaler Bewegungsmuster zugrunde liegen und diese in geeignete motorische Aktivitätsmuster transformieren (Fig. 1): 1) Wenn ein Tier von seinem Kurs abweicht, wird das Netzhautbild seiner gesamten visuellen Umgebung kohärent in die entgegengesetzte Richtung verschoben. Ein System, das solche rotatorischen Großfeldbewegungen um die Hochachse des Tieres auswertet, könnte als Bestandteil eines Autopiloten Kursabweichungen korrigieren. 2) Nähert sich ein Tier einem Hindernis, entfernen sich alle Bildelemente zentrifugal von dem Punkt, auf den das Tier zusteuert. Ein System, das eine solche Musterexpansion auswertet, könnte z.B. durch Auslösen des Abbremsens eine Landereaktion des Tiers einleiten und so zur Vermeidung von Kollisionen beitragen. 3) Wenn sich ein Tier an einem nahegelegenen Objekt vor einem entfernten Hintergrund vorbeibewegt, verschieben sich deren Netzhautbilder mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten. Ein Mechanismus, der für Relativbewegung im retinalen Bewegungsmuster empfindlich ist, könnte deshalb Objekte im Nahfeld des Tiers signalisieren und als Teil eines Fixationssystems Orientierungsreaktionen zu diesen hin kontrollieren.

Das Nervensystem der Fliege

Diese Transformationen retinaler Bewegungsmuster in entsprechende Verhaltensreaktionen sind, neurophy-

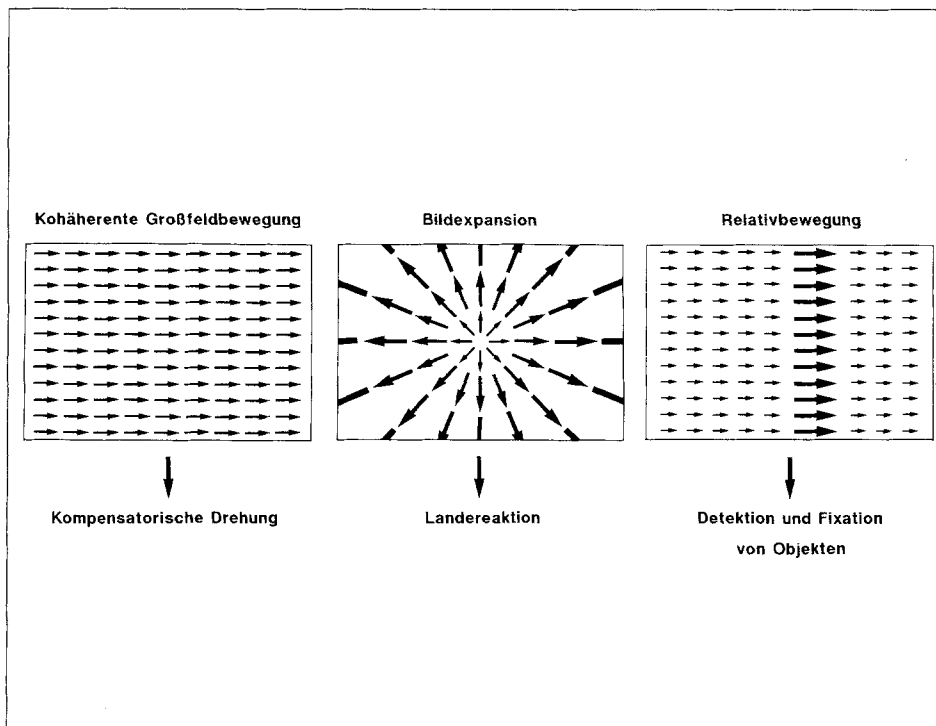


Fig. 1. Schematische Darstellung verschiedener retinaler Bewegungsmuster, die durch Eigenbewegung eines Tiers verursacht werden, sowie die durch sie kontrollierten visuellen Orientierungsreaktionen. Abweichungen des Tiers vom Kurs führen zu kohärenten Verschiebungen des Netzhautbilds beider Augen. Diese Information kann bei der Kontrolle kompensatorischer Drehreaktionen ausgenutzt werden (links). Wenn sich das Tier einem Hindernis nähert, bewegen sich die Elemente des retinalen Bilds in zentrifugaler Richtung; diese Expansion des retinalen Bilds signalisiert die drohende Kollision mit dem Hindernis und kann z.B. die Auslösung von Landereaktionen kontrollieren (Mitte). Wenn sich das Tier an einem nahen Objekt vorbeibewegt, das sich vor einem entfernteren strukturierten Hintergrund befindet, führt dies zu Diskontinuitäten im retinalen Bewegungsmuster. Relativbewegung signalisiert somit kleine Objekte und kann dazu ausgenutzt werden, Drehungen zu diesen hin zu kontrollieren (rechts)

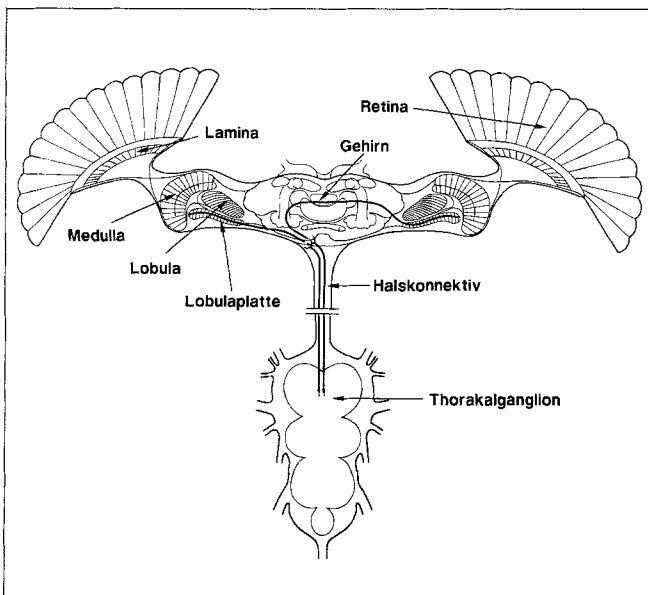


Fig. 2. Horizontalschnitt durch das Nervensystem der Fliege mit der Retina, den drei visuellen Ganglien (Lamina, Medulla und Lobulaplatte, der sich in die anteriore Lobula und die posteriore Lobulaplatte gliedert), dem zentralen Gehirn und dem Thorakalganglion, das die motorischen Kontrollzentren enthält (nach [46])

mit den großen Komplexaugen, den drei visuellen Ganglien und den motorischen Kontrollzentren im Thorakalganglion. Das retinale Bild wird zunächst in einer Sequenz von retinotop organisierten Schichten säulenartig angeordneter Nervenzellen verarbeitet. Im posterioren Teil des dritten visuellen Ganglions, der Lobulaplatte, werden die Ausgangssignale dieser Elemente von den ausgedehnten Dendritenbäumen von Großfeldzellen integriert. Wegen der Retinotopie der Sehbahn erstrecken sich die rezeptiven Felder dieser Zellen über weite Bereiche des visuellen Felds eines Auges. Diese Großfeldzellen stellen entweder Verbindungen zu anderen Gehirngebieten her, oder sie sind über absteigende Neuronen mit den motorischen Kontrollzentren im Thorakalganglion verbunden. Alle diese Zellen antworten selektiv auf Bewegung in eine bestimmte Richtung. Wie wir später sehen werden, spielen sie eine entscheidende Rolle bei der Auswertung der verschiedenen retinalen Bewegungsmuster. Da ihre strukturellen und funktionellen Eigenschaften von Tier zu Tier sehr konstant sind, können diese Großfeldzellen individuell identifiziert werden. Dies ist von großem Vorteil, will man die neuronalen Mechanismen analysieren, die biologischer Informationsverarbeitung zugrunde liegen. Auch das restliche Nervensystem der Fliege ist sehr gut untersucht. Dies gilt sowohl für die Anatomie und die Physiologie verschiedener Verarbeitungszentren von den Photorezeptoren bis hin zu den Muskelsystemen, die die verschiedenen Verhaltensreaktionen vermitteln, als auch für die Verteilung von Neurotransmittern im Gehirn (aktuelle Über-

siologisch gesehen, das Ergebnis spezifischer biophysikalischer Eigenschaften von Nervenzellen und ihren Verschaltungsmustern. Figur 2 faßt die Strukturen des Gehirns der Fliege zusammen, die in dieser Hinsicht von besonderer Bedeutung sind. Gezeigt ist ein schematischer Horizontalschnitt durch das Nervensystem

sichtsartikel zu Struktur und Funktion des Nervensystems von Fliegen finden sich in [1]; s. auch [2, 3]).

Analyse- und Erklärungsebenen von visuellen Orientierungsleistungen

All diese detaillierten Kenntnisse reichen jedoch nicht aus um zu verstehen, welche Verrechnungen durch die verschiedenen neuronalen Netzwerke bewerkstelligt werden. Da sich die Funktionen von Nervensystemen letztendlich in Verhaltensleistungen manifestieren, bedarf es einer sorgfältigen Verhaltensanalyse, bevor Aussagen darüber gemacht werden können, was auf der zugrunde liegenden neuronalen Ebene eigentlich zu erklären ist. In der Regel können jedoch Verhaltensleistungen nicht unmittelbar auf neuronale Schaltkreise zurückgeführt werden. Das Problem der Verarbeitung von Bewegungsinformation wurde deshalb bei der Fliege nicht nur durch eine Verhaltensanalyse und neurophysiologische Experimente angegangen. Zusätzliche theoretische Überlegungen und Modellsimulationen waren ein wesentlicher Teil der Analyse, um die Lücke zwischen der neuronalen und der Verhaltensstufe zu schließen.

Die Leistungen eines sich frei bewegenden Tieres sind ein möglicher Ausgangspunkt für eine Verhaltensanalyse und wurden eingehend in verschiedenen Studien untersucht (z.B. [4–7]). Im Freiflug wird jedoch das, was das Tier sieht, weitgehend vom Tier selbst und nicht vom Experimentator bestimmt. Freiflugverhalten ist aus diesem Grund für eine detaillierte Untersuchung von Reiz-Reaktions-Beziehungen oftmals viel zu komplex. Deshalb wurde ein großer Teil der Verhaltensexperimente bei der Fliege an fixiert fliegenden Tieren unter genau definierten visuellen Reizbedingungen durchgeführt. Glücklicherweise ist die Fliege hinreichend kooperativ, um zumindest einige grundlegende visuelle Orientierungsreaktionen auch unter solch eingeschränkten Bedingungen zu zeigen.

In dieser Weise wurden sowohl das Landeverhalten als auch zwei Typen von visuell induzierten Drehreaktionen, die kompensatorische Kursstabilisierung und die Orientierungsreaktion zu kleinen Objekten hin, quantitativ untersucht. Zur Registrierung der unterschiedlichen Drehreaktionen wurde die fliegende Fliege an einem Drehmomentmeßgerät befestigt und mit Reizmustern unterschiedlicher Größe, Bewegungsrichtung und Geschwindigkeit stimuliert [8–13] (Fig. 3). Unter ähnlichen Reizbedingungen wurde der Auslösemechanismus der Landereaktion untersucht [14, 15]. Als Reaktionsmaß diente hierbei der Zeitpunkt, an dem die Fliege nach Beginn des Bewegungsreizes ihre Vorderbeine ausstreckt und in Landeposition bringt. Dies wurde mit einer Lichtschranke registriert. Der Beinre-

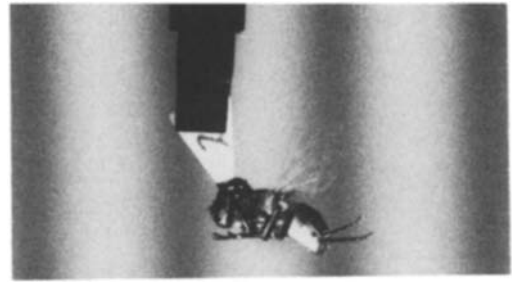


Fig. 3. Reizsituation der Fliege in einem Verhaltensexperiment im fixierten Flug. Die Fliege ist an einem Dreieck aus Karton befestigt und blickt auf bewegte Reizmuster. Über die Halterung ist die Fliege mit einem Drehmomentmeßgerät verbunden (nicht gezeigt), das ihre visuell induzierten Drehreaktionen registriert

flex ist ein stereotypes motorisches Antwortmuster, das die erste Phase der Landereaktion charakterisiert [16, 17] und von einer Abbremsung des Tiers begleitet wird [18].

Aus solchen Verhaltensexperimenten wurden Modelle für die zugrunde liegenden Mechanismen abgeleitet. Diese bewegen sich auf zwei Erklärungsebenen: Teilweise wurden die Mechanismen in Form von phänomenologischen Theorien formuliert, die verschiedene retinale Eingangsgrößen, z.B. die retinale Geschwindigkeit und Position eines Objekts, zu den jeweiligen motorischen Ausgangsvariablen, etwa der Drehgeschwindigkeit der Fliege, *formal* in Beziehung setzen [10, 12, 19, 20]. Teilweise wurden diese Modelle jedoch auch als Netzwerke formuliert, die die verschiedenen Verrechnungsschritte explizit spezifizieren [14, 21–25]. Mit diesen zellulären Modellen konnten Vorhersagen im Hinblick auf das neuronale Substrat gemacht werden. Somit war es in elektrophysiologischen Experimenten möglich, Nervenzellen im Fliegenhirn zu identifizieren, die den Elementen der jeweiligen formalen Modelle entsprechen [13, 22, 26, 27]. In einigen Fällen gelang es sogar, einzelne Verrechnungsschritte durch geeignete synaptische Interaktionen zu modellieren. Diese zunächst hypothetischen synaptischen Mechanismen mußten dann natürlich wieder experimentell getestet werden. Mit pharmakologischen Techniken wurden einzelne Komponenten des Systems funktionell ausgeschaltet und die visuell induzierten Antworten in deren Abwesenheit studiert [28–30]. Einige Ergebnisse dieser vielschichtigen Analyse der verschiedenen Verrechnungsschritte im Bewegungssystems der Fliege werden im folgenden zusammengefaßt.

Schritte der Verarbeitung von Bewegungsinformation

Bewegungsinformation liegt nicht explizit in den Eingangssignalen der Netzhaut vor. Vielmehr muß sie vom Nervensystem aus den zeitabhängigen Hellig-

keitswerten des retinalen Bilds errechnet werden. Die oben angesprochenen retinalen Bewegungsmuster sind also für das Tier nicht unmittelbar gegeben, sondern sind lediglich vom Wissenschaftler vorgenommene geometrische Projektionen der visuellen Umwelt auf das Auge.

Im Kontext dieses Artikels sind v. a. drei grundlegende Verarbeitungsschritte der Bewegungsinformation von Interesse, die die retinalen Eingangssignale in die entsprechenden Verhaltensreaktionen transformieren: 1) Bewegung in verschiedenen Bereichen des retinalen Bilds wird parallel durch zweidimensionale Felder von lokalen Bewegungsdetektoren ausgewertet. 2) Aus diesen Signalen werden die verschiedenen retinalen Bewegungsmuster durch räumliche Integration über geeignet orientierte lokale Bewegungsdetektoren ausgewertet. 3) Die dynamischen Eigenschaften dieser Repräsentationen der retinalen Bewegungsmuster werden schließlich durch eine zeitliche Filterung auf die Belange des Tieres unter natürlichen Bedingungen abgestimmt.

Lokale Bewegungsdetektion

Die Bildelemente in verschiedenen Bereichen des Sehfelds bewegen sich normalerweise nicht in dieselbe Richtung und mit derselben Geschwindigkeit (Fig. 4, oben). Im ersten Schritt einer Bewegungsanalyse wird deshalb eine Repräsentation dieser Bewegungsvektoren errechnet. Dies geschieht parallel durch lokale Bewegungsdetektoren, die als zweidimensionale retinotopie Felder das ganze Sehfeld abdecken (Fig. 4, Mitte). Auf der Basis eingehender Verhaltensuntersuchungen schlugen Reichardt und Hassenstein schon vor vielen Jahren ein formales Modell für einen solchen lokalen Bewegungsdetektor vor (Fig. 4, unten) [31 – 33]. Es besteht aus zwei spiegelsymmetrischen Untereinheiten („Halbdetektoren“), deren Ausgangssignale voneinander abgezogen werden. Jeder Halbdetektor hat zwei Eingangskanäle, die nichtlinear (z. B. durch eine Multiplikation) interagieren, nachdem eines der Signale durch zeitliche Filterung verzögert wurde.

Die Funktionsweise eines solchen Bewegungsdetektors ist in Fig. 5 veranschaulicht, der Übersichtlichkeit halber zunächst für einen Halbdetektor (Fig. 5a, b) und dann erst für den ganzen Detektor (Fig. 5c, d). Schon ein Halbdetektor ist zu einem gewissen Grad richtungsselektiv, da sich seine Antwort auf Bewegung in Vorzugs- bzw. Nullrichtung unterscheidet. Dieser Unterschied rührt daher, daß bei Bewegung in Vorzugsrichtung die Detektoreingangssignale durch das Verzögerungsglied so zueinander verschoben werden, daß sie annähernd gleichzeitig an der Multiplikationsinstanz eintreffen. Dies führt zu einer großen Reaktionsamplitude (Fig. 5a). Im Gegensatz dazu wird das Zeit-

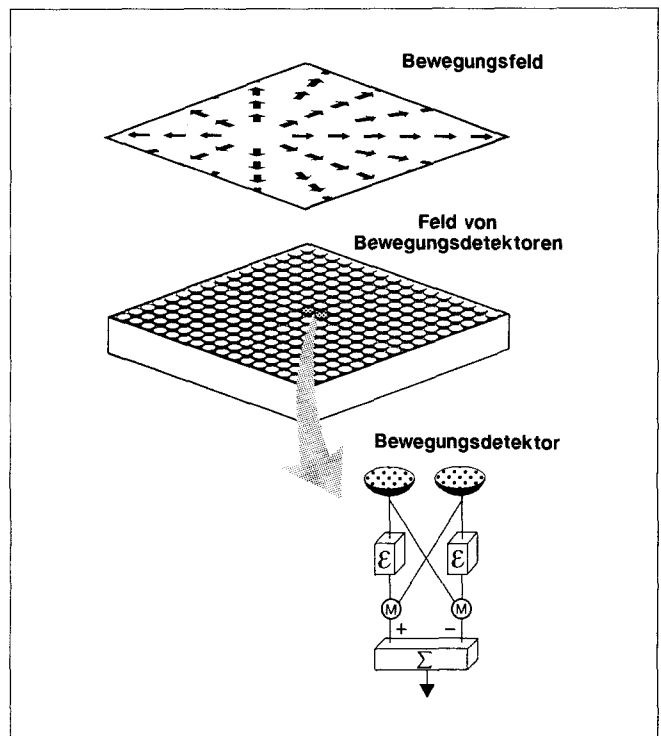


Fig. 4. Im ersten Schritt der Bewegungsanalyse wird die Bewegung in den verschiedenen Bereichen des Sehfelds parallel durch zweidimensionale Felder von lokalen Bewegungsdetektoren ausgewertet. Oben ein Beispiel für ein retinales Bewegungsmuster, Mitte: das zwei-dimensionale Feld von lokalen Bewegungsdetektoren, unten: ein einzelner Bewegungsdetektor. Er besteht aus zwei Untereinheiten („Halbdetektoren“) mit jeweils denselben beiden Eingangskanälen. In jedem der Halbdetektoren werden die Eingangssignale miteinander multipliziert (M), nachdem das eine um ein bestimmtes Zeitintervall (ϵ) verzögert wurde. Das Ausgangssignal des Bewegungsdetektors ergibt sich durch Subtraktion der beiden spiegelsymmetrischen Halbdetektoren

intervall zwischen den entsprechenden Signalen bei Bewegung in Nullrichtung durch das Verzögerungsglied vergrößert, so daß sich nur kleine Antwortamplituden ergeben (Fig. 5b). Ein Halbdetektor antwortet jedoch auch auf korrelierte Eingangssignale, die unabhängig von Bewegung sind, z. B. auf Änderungen der mittleren Helligkeit [34, 35]. Dies wird im hier gezeigten Beispiel dadurch deutlich, daß der Detektor auf Bewegung sowohl in Vorzugs- als auch in Nullrichtung mit positiven Signalen reagiert. Besteht jedoch ein Bewegungsdetektor aus zwei spiegelbildlichen Halbdetektoren, deren Ausgänge voneinander abgezogen werden, werden diese richtungsunabhängigen Antwortkomponenten eliminiert (Fig. 5c, d). Wenn der Detektor perfekt spiegelsymmetrisch ist, antwortet er auf Bewegung in entgegengesetzte Richtungen mit derselben Amplitude, aber mit umgekehrtem Vorzeichen [35]. Die Eigenschaften der lokalen Bewegungsdetektoren im visuellen System der Fliege können überraschend gut durch dieses formale Modell beschrieben werden.

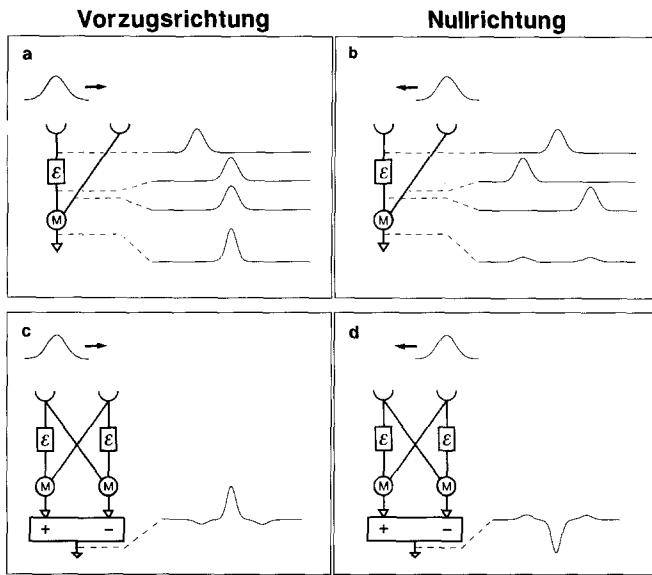


Fig. 5. Verarbeitungsschritte eines lokalen Bewegungsdetektors. a, b) Die Signale an einen Halbdetektor während Bewegung in Vorzugs- bzw. Nullrichtung sind jeweils rechts vom Modell gezeigt. Bewegt sich das Muster vor einem Bewegungsdetektor, werden seine beiden Eingangskanäle nacheinander aktiviert. Bei Bewegung in Vorzugsrichtung wird das Zeitintervall zwischen beiden Signalen durch das Verzögerungsglied reduziert oder verschwindet ganz. Dies führt zu einer großen Antwort. Bei Bewegung in Nullrichtung wird das Zeitintervall vergrößert. Dies hat kleine Antwortamplituden zur Folge. c, d) Durch Subtraktion zweier spiegelbildlich angeordneter Halbdetektoren werden alle Reaktionskomponenten der Halbdetektoren eliminiert, die unabhängig von der Bewegungsrichtung sind. Ist die Subtraktionsinstanz mathematisch perfekt, antwortet der Detektor auf Bewegung in entgegengesetzte Richtung mit demselben Signal, aber mit unterschiedlichem Vorzeichen

Dies gilt sowohl für den eingeschwungenen als auch für den transienten Zustand des Systems [10, 33, 35–42]. Die verschiedenen Verrechnungsschritte des Bewegungsdetektors müssen im Gehirn auf geeignete synaptische Interaktionen zwischen verschiedenen Nervenzellen zurückzuführen sein. Diese zellulären Mechanismen werden zur Zeit eingehend untersucht. Bislang konnte durch pharmakologische Experimente gezeigt werden, daß der inhibitorische Neurotransmitter GABA sehr wahrscheinlich an der Subtraktion der beiden Halbdetektoren beteiligt ist. Der für die Multiplikation zuständige synaptische Mechanismus ist jedoch noch ungeklärt [29].

Welche Information über die visuelle Umwelt wird durch diese Bewegungsdetektoren repräsentiert? Der hier beschriebene Mechanismus liefert keine exakten Messungen der lokalen Mustergeschwindigkeit [8, 10, 33, 40]. Dies manifestiert sich am überzeugendsten im Zeitverlauf der Detektorantwort. Figur 6 stellt Modellvorhersagen den entsprechenden elektrophysiologisch bestimmten Antworten lokaler Bewegungsdetektoren im visuellen System der Fliege gegenüber. Der Reiz besteht aus einem Streifenmuster mit sinusförmiger Hel-

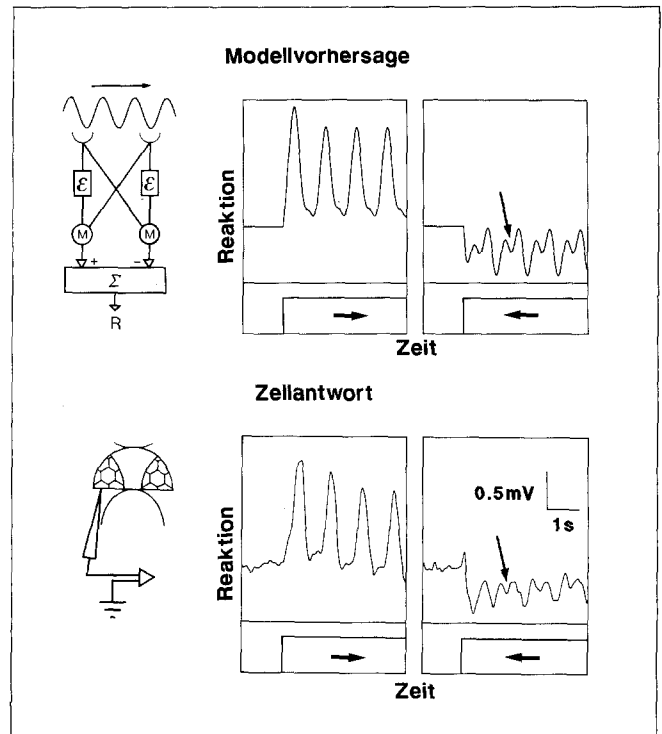


Fig. 6. Antworten lokaler Bewegungsdetektoren auf Bewegung eines Streifenmusters mit sinusförmiger Helligkeitsmodulation mit konstanter Geschwindigkeit in Vorzugs- und Nullrichtung. Oben: Modellsimulation eines einzelnen Bewegungsdetektors (siehe Einschaltbild). Unten: Elektrophysiologisch bestimmte Antworten im visuellen System der Schmeißfliege *Calliphora erythrocephala*. Die Antworten stellen die graduierten Membranpotentialänderungen einer richtungselektiven HS-Zelle in der Lobulaplatte dar. Da diese Zellen über lokale Bewegungsdetektoren in großen Teilen des Sehfelds räumlich integrieren, kann die Antwort lokaler Bewegungsdetektoren aus ihrem Signal nur dann erschlossen werden, wenn die räumliche Integration weitgehend unterbunden wird. Dies wurde dadurch erreicht, daß das Reizmuster hinter einem hinreichend schmalen vertikalen Schlitz vorbeibewegt wurde, so daß nur ein Bruchteil einer räumlichen Periode von der Fliege zu jedem Zeitpunkt gesehen werden konnte. Wie durch das Modell vorhergesagt, sind die Antworten zeitlich moduliert, und zwar im wesentlichen mit der Grundfrequenz und der doppelten Frequenz der Kontrastfrequenz des Reizmusters, hier 1 Hz. Die doppelte Frequenzkomponente ist durch Pfeile angedeutet (Daten aus [35])

ligkeitsmodulation, das mit konstanter Geschwindigkeit abwechselnd in Vorzugs- und in Nullrichtung des Detektors bewegt wurde. Trotz konstanter Mustergeschwindigkeit ist die Detektorantwort in einer charakteristischen, von der Struktur des Reizmusters abhängigen Weise zeitlich moduliert. Wie für eine multiplikative Interaktion der Detektoreingangskanäle vorhergesagt, setzen sich diese Modulationen im wesentlichen aus der Grund- und der doppelten Frequenz der Helligkeitsmodulationen zusammen, die durch das bewegte Muster vor den Photorezeptoren verursacht werden [35]. Die mittlere Reaktionsamplitude signalisiert jedoch zu einem gewissen Grad die korrekte Bewegungsrichtung. Die große Ähnlichkeit der vorherge-

sagten und der experimentell bestimmten Reaktionskurven zeigt die außergewöhnliche Vorhersagekraft des formalen Bewegungsdetektormodells.

Nach diesen experimentellen und theoretischen Ergebnissen signalisiert die Antwort lokaler Bewegungsdetektoren nicht die korrekte Geschwindigkeit. Natürlich hat diese Eigenschaft Konsequenzen für die Repräsentation retinaler Bewegungsmuster durch zweidimensionale Felder von Bewegungsdetektoren: Deren zeitabhängige Aktivität kodiert nicht getreu die geometrisch berechneten retinalen Bewegungsmuster [40, 43, 44]. Deshalb sind zusätzliche Verarbeitungsschritte notwendig, um aus den Ausgangssignalen der lokalen Bewegungsdetektoren brauchbare Repräsentationen der retinalen Bewegungsmuster zu gewinnen.

Räumliche Integration

Funktionelle Bedeutung von räumlicher Integration für die Auswertung retinaler Bewegungsmuster

Spezifische Information über die verschiedenen retinalen Bewegungsmuster kann durch räumliche Integration über geeignet orientierte Bewegungsdetektoren extrahiert werden. Diese einfache Strategie kann deshalb angewandt werden, weil wenige motorische Ausgangsvariablen, z.B. die verschiedenen Rotations- bzw. Translationsgeschwindigkeiten oder die Beinbewegungen, durch viele lokale Bewegungsdetektoren kontrolliert werden. Dies macht ohnehin eine räumliche Konvergenz der lokalen Bewegungsdetektoren auf die jeweiligen motorischen Ausgänge erforderlich.

Als Konsequenz einer räumlichen Integration über ein Feld lokaler Bewegungsdetektoren verschwinden die zeitlichen Modulationen, die in den Antworten der einzelnen Detektoren auftreten (Fig. 7). Dies liegt daran, daß benachbarte Bewegungsdetektoren auf unterschiedliche räumliche Phasen des Reizmusters „schauen“ und deshalb zeitlich phasenverschoben reagieren [35]. Räumliche Integration ist also ein einfaches Mittel, um eine Repräsentation von Bewegungsinformation zu erhalten, deren Zeitverlauf zumindest in einem bestimmten Dynamikbereich proportional der Mustergeschwindigkeit ist [42]. Allerdings wird die Amplitude auch der räumlich integrierten Reaktion nicht eindeutig von der Geschwindigkeit bestimmt, sondern hängt zusätzlich in charakteristischer Weise von der Struktur des Reizmusters ab [8, 10, 33, 36, 40].

Wie wird nun über die lokalen Bewegungsdetektoren räumlich integriert? Da die retinalen Bewegungsmuster durch unterschiedliche Geschwindigkeiten und Bewe-

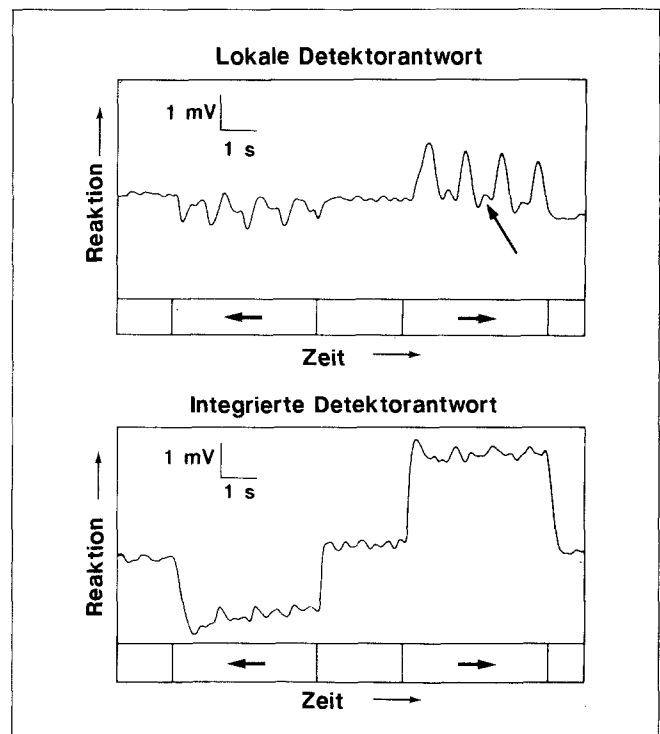


Fig. 7. Lokale und räumlich integrierte Bewegungsdetektorantwort während Bewegung eines Streifenmusters mit sinusförmiger Helligkeitsmodulation mit konstanter Geschwindigkeit in Vorzugs- und Nullrichtung. Die graduierten Membranpotentialänderungen einer HS-Zelle von *Calliphora* wurden intrazellulär abgeleitet. Oben: Die lokale Detektorantwort wurde wie in Fig. 6 gewonnen. Die Antworten zeigen wieder die charakteristischen zeitlichen Modulationen. Unten: Wenn große Teile des Rezeptiven Felds durch das Reizmuster gereizt werden und das ganzzahlige Vielfache einer räumlichen Periode vom Tier gesehen werden kann, verschwinden die zeitlichen Modulationen weitgehend. Der Zeitverlauf der Reaktion ist etwa proportional der Mustergeschwindigkeit (Daten aus [35] und [33])

gungsrichtungen in den verschiedenen Sehfeldbereichen gekennzeichnet sind (Fig. 1), wäre es am einfachsten, solche lokalen Bewegungsdetektoren zusammenzufassen, deren Vorzugsrichtungen etwa entlang der jeweiligen Bewegungsrichtungen orientiert sind. Dies führt zu folgenden Vorhersagen: Elemente, die kohärente rotatorische Großfeldbewegung um die Hochachse des Tieres extrahieren, sollten durch nach hinten gerichtete Bewegung vor dem einen Auge und nach vorne gerichtete Bewegung vor dem anderen Auge aktiviert werden. Elemente, die v.a. auf Musterexpansion reagieren, sollten dementsprechend durch zentrifugal gerichtete Bewegung vor beiden Augen besonders stark aktiviert werden. Die Selektivität solcher Systeme für die entsprechenden retinalen Bewegungsmuster könnte dadurch erhöht werden, daß sie durch Bewegung in die jeweils entgegengesetzte Richtung gehemmt werden. Die Vorhersagen für Elemente, die Kleinfeld- bzw. Relativbewegung auswerten, sind etwas komplizierter: Einerseits werden diese durch Be-

wegungsdetektoren, z.B. für nach hinten gerichtete Bewegung, vor einem Auge aktiviert; damit sie jedoch nicht auch durch gleichsinnig gerichtete Großfeldbewegung aktiviert werden, sollten sie außerdem durch Großfeldelemente mit der entsprechenden Vorzugsrichtung gehemmt werden.

Nervenzellen, empfindlich für Großfeldbewegung, Relativbewegung und Musterexpansion

Aus elektrophysiologischen Untersuchungen sind visuelle Interneuronen bekannt, die den zuvor gemachten Vorhersagen entsprechen und die jeweiligen retinalen Bewegungsmuster repräsentieren. Diese Elemente wurden v.a. im posterioren Teil des dritten visuellen Ganglions, der Lobulaplatte, gefunden (Fig. 2). Dort integrieren sie mit ihren ausgedehnten Dendritenbäumen über die zweidimensionalen Felder von lokalen Bewegungsdetektoren mit den jeweils geeigneten Vorzugsrichtungen. Somit werden sie durch Bewegung in eine bestimmte Richtung aktiviert und durch Bewegung in Gegenrichtung inhibiert. Ein Teil dieser Neuronen sind Ausgangselemente der visuellen Ganglien; ein anderer Teil von ihnen ist mit der kontralateralen

Gehirnhälfte verbunden; wieder andere projizieren vom Gehirn zurück in die visuellen Ganglien, wo sie die Antworteigenschaften bestimmter räumlich integrierender Zellen modifizieren [23, 26, 45–51]. Die Lobulaplatte stellt also ein Hauptzentrum für die Verarbeitung von Bewegungsinformation im Fliegengehirn dar. Zwei Typen von Ausgangszellen der Lobulaplatte sind im Kontext dieses Artikels von besonderem Interesse, nämlich die auf rotatorische Großfeldbewegung abgestimmten *Horizontal(HS)-Zellen* [47, 48] sowie die für Relativ- und Kleinfeldbewegung empfindlichen '*figure detection*' (*FD*)-Zellen [26].

Es gibt drei HS-Zellen in jeder Gehirnhälfte, deren receptive Felder im dorsalen, medialen bzw. ventralen Bereich des Sehfelds liegen. Wegen der Retinotopie der Sehbahn bedecken ihre Dendritenbäume die entsprechenden Bereiche der Lobulaplatte (Fig. 8a). Die HS-Zellen sind im ipsilateralen Gehirn mit absteigenden Neuronen verbunden, die zu den motorischen Kontrollzentren in den Thorakalganglien projizieren. Aktiviert werden die HS-Zellen durch Bewegung von vorne nach hinten im ipsilateralen Sehfeld. Ihre Antwortamplitude nimmt mit der Breite des Reizmusters zu (Fig. 8b) [47, 48]. Da ein Teil der HS-Zellen postsynaptisch zu anderen identifizierten Großfeldelementen der kontralateralen Lobulaplatte sind, werden sie auch

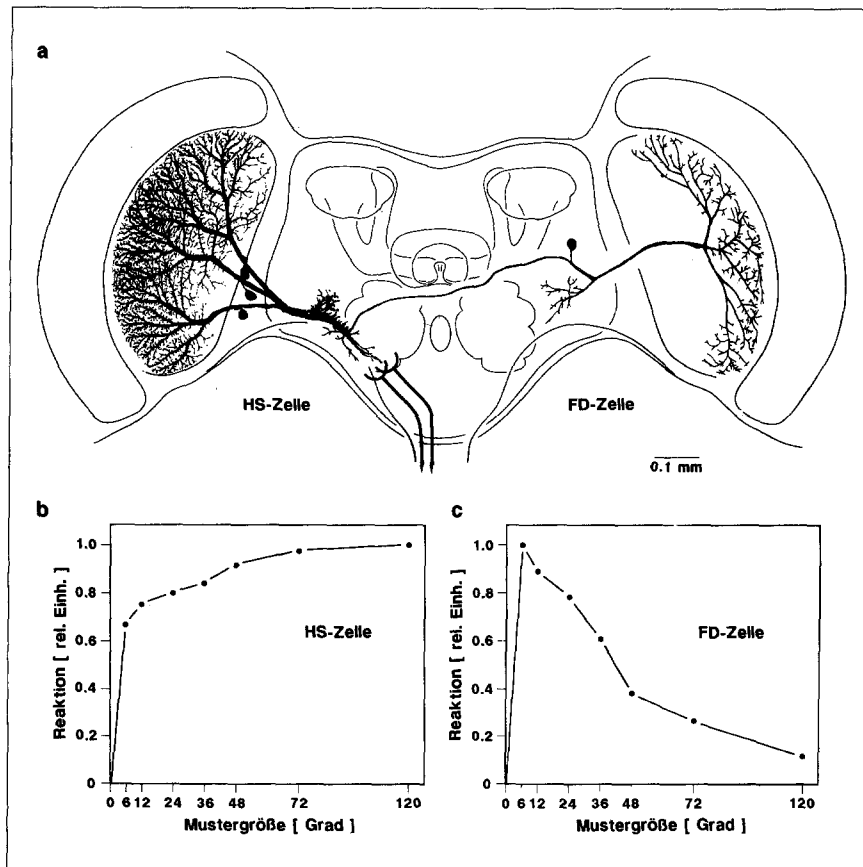


Fig. 8. Anatomie und räumliche Integrationseigenschaften von visuellen Interneuronen in der Lobulaplatte von *Calliphora*, die kohärente Großfeldbewegung (HS-Zellen) und Kleinfeld- bzw. Relativbewegung (FD1-Zelle) aus dem retinalen Bewegungsfeld extrahieren. a) Frontale Projektion der Verzweigungen der drei HS-Zellen (in der linken Gehirnhälfte) und einer der FD-Zellen, der FD1-Zelle (in der rechten Gehirnhälfte). Die HS-Zellen sind Rekonstruktionen von extrazellulären Kobaltfärbungen von K. Hausen, die FD1-Zelle wurde intrazellulär mit Lucifer Yellow gefärbt (aus [26]). b, c) Abhängigkeit der mittleren Reaktionsamplitude einer HS- und einer FD1-Zelle von der Größe des Reizmusters (technische Details s. [23]; (b) Egelhaaf unveröffentlicht; (c) aus [23]). Während die HS-Zelle am stärksten auf Bewegung eines ausgedehnten Reizmusters antwortet, ist die Antwort der FD-Zelle bei Bewegung eines kleinen Objekts in ihrem receptiven Feld maximal

durch nach vorne gerichtete Bewegung im kontralateralen Sehfeld aktiviert [47]. Dadurch sind die HS-Zellen besonders empfindlich für kohärente rotatorische Großfeldbewegung um die Hochachse des Tiers und signalisieren somit Abweichungen von dessen Flugkurs. Als Bestandteil des Autopiloten der Fliege spielen die HS-Zellen eine wichtige Rolle bei der Kompensation unwillkürlicher Kursabweichungen. Diese Schlußfolgerung stützt sich zum einen auf die Ähnlichkeit der Antworteigenschaften der HS-Zellen mit entsprechenden Verhaltensantworten intakter Tiere [13, 21, 24, 45, 49, 52, 53], zum anderen auf die charakteristischen Verhaltensdefizite von Tieren, bei denen die HS-Zellen chirurgisch [54], durch Laserbestrahlung [55] oder genetisch [11, 56] ausgeschaltet wurden.

Die FD-Zellen sind eine anatomisch heterogene Gruppe von mindestens vier Ausgangselementen der Lobulaplatte. Als Beispiel ist in Fig. 8a die FD1-Zelle gezeigt. Sie bedeckt mit ihrem Dendritenbaum große Teile der lateralen Lobulaplatte und wird durch von vorne nach hinten gerichtete Bewegung in großen Teilen des frontolateralen visuellen Feldes erregt. Alle FD-Zellen sind spezifisch abgestimmt auf Kleinfeldbewegung: Sie antworten maximal auf Bewegung kleiner Objekte; für größere Reizmuster nimmt ihre Antwort ab (Fig. 8c) [26]. Dies legt nahe, daß die FD-Zellen entsprechend der obigen Vorhersagen durch Großfeldbewegung gehemmt werden. Dieser inhibitorische Einfluß stammt jedoch nicht nur von Großfeldbewegung vor dem ipsilateralen Auge: Auch Großfeldbewegung vor dem kontralateralen Auge reduziert die Antwort der FD-Zellen auf gleichzeitige Bewegung eines kleinen Objekts in ihrem rezeptiven Feld [26]. Eingehende Modellsimulationen haben gezeigt, daß diese Art der Hemmung am einfachsten durch die Annahme von inhibierenden Großfeldelementen erklärt werden kann [23]. In kombinierten pharmakologischen und elektrophysiologischen Experimenten konnte, zumindest für die FD1-Zelle, dieser Großfeldinhibitor identifiziert werden [30]. Es handelt sich um die sog. CH-Zelle, ein identifiziertes [45, 50] GABAerges [57] visuelles Interneuron. Dessen pharmakologische Ausschaltung hebt die Empfindlichkeit der FD1-Zelle für Kleinfeldbewegung auf [30]. Da die Antworten der FD-Zellen in ähnlicher Weise von der Größe und anderen Charakteristika des Bewegungsreizes abhängen wie die visuellen Drehreaktionen des Tiers zu kleinen Objekten hin, liegt der Schluß nahe, daß diese Zellen tatsächlich für die Detektion von Objekten vor ihrem Hintergrund verantwortlich sind und z.B. die Fixation und Verfolgung von Zielen kontrollieren [13, 23, 24, 26].

Visuelle Interneuronen, die Information über Musterexpansion aus der Aktivitätsverteilung der lokalen Bewegungsdetektoren extrahieren, konnten bislang nur im Halskonnektiv (Fig. 2), nicht jedoch in der Lobula-

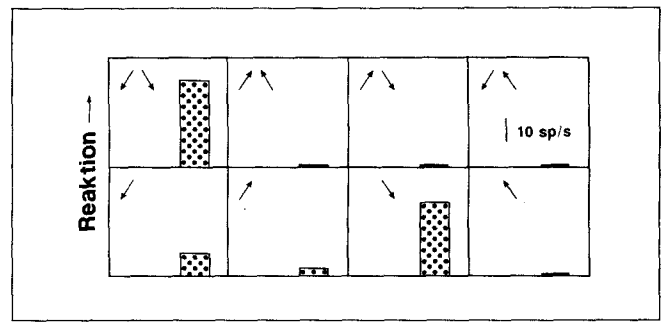


Fig. 9. Räumliche Integrationseigenschaften einer Nervenzelle im Halskonnektiv der Schmeißfliege *Calliphora*, die am stärksten auf Musterexpansion reagiert. Der Reiz besteht aus zwei symmetrisch vor den Augen angeordneten Streifenmustern. In den oberen Diagrammen wurden beide Reizmuster bewegt, in den unteren nur eines. Die Bewegungsrichtungen sind jeweils durch die Einschaltbilder angegeben. Die Zelle wird durch nach hinten gerichtete Bewegung vor jedem Auge erregt und durch nach vorne gerichtete Bewegung gehemmt. Als Konsequenz antwortet die Zelle nicht während rotatorischer Großfeldbewegung und reagiert am besten auf Musterexpansion (Daten aus [27])

platte gefunden werden [27, 58]. Diese Elemente antworten zwar auch auf monokulare Bewegung von vorne nach hinten, sie reagieren jedoch stärker, wenn der entsprechende Reiz vor beiden Augen geboten wird. Nach vorne gerichtete Bewegung inhibiert diese Zellen. Dies wird dadurch nahegelegt, daß die Antwort der Zellen auf rotatorische Bewegung um die Hochachse des Tiers wesentlich schwächer ist als auf von vorne nach hinten gerichtete Bewegung vor einem Auge (Fig. 9). Diese Elemente würden somit am stärksten antworten, wenn sich die Fliege einem in ihrer Flugrichtung liegenden Objekt, z.B. einem potentiellen Landeplatz, nähert. Da die Antworten dieser Zellen in sehr ähnlicher Weise von den verschiedenen Parametern des Bewegungsreizes abhängen wie die Landereaktion, kann angenommen werden, daß diese Zellen Teil des neuronalen Netzwerks sind, das das Landeverhalten der Fliege kontrolliert [15, 27].

Zeitliche Filterung

Die verschiedenen retinalen Bewegungsmuster sind nicht nur durch unterschiedliche geometrische Eigenschaften charakterisiert; sie unterscheiden sich auch in ihrem Zeitverlauf. Da diese dynamischen Aspekte weitgehend durch Richtung und Geschwindigkeit der Eigenbewegung des Tiers bestimmt werden, müssen Erwartungen für den Bildfluß aus dem Verhalten des ganzen Tiers abgeleitet werden. So sind z.B. kohärente rotatorische Verschiebungen des retinalen Bildes beider Augen bei der Fliege im Freiflug schnell und kurz, wenn sie aktiv durch Eigenbewegung verursacht werden. Dies liegt daran, daß das Tier beim Kurvenfliegen

nicht langsam und kontinuierlich seine Körperachse dreht, sondern ruckartig einzelne Drehungen ausführt, die bei größeren Kurven auch in Sequenzen auftreten können [59].

Sind die dynamischen Eigenschaften des Bewegungssystems spezifisch auf die Zeitstruktur der retinalen Bewegungsmuster abgestimmt oder hängen sie im wesentlichen von den Eigenschaften der lokalen Bewegungsdetektoren ab? Auf der Ebene der Lobulaplatte werden die dynamischen Eigenschaften der bewegungsempfindlichen Elemente noch weitgehend von den ihnen vorgeschalteten lokalen Bewegungsdetektoren bestimmt [41, 42]. Im Gegensatz dazu unterscheiden sich auf der Verhaltensebene die Kontrollsysteme im Hinblick auf ihre dynamischen Eigenschaften erheblich. Im Gegensatz zum Kontrollsystem, das Orientierungsreaktionen zu kleinen Objekten hin vermittelt, wird sowohl im Autopiloten als auch im Landesystem der Fliege die Zeitstruktur der Signale nach der räumlichen Integration durch einen zeitlichen Integrator mit Leck bzw., was formal gesehen äquivalent ist, durch eine Art Tiefpaßfilter noch erheblich verändert [25, 60, 61]. Die Evidenz für eine solche zeitliche Verarbeitungsinstanz beruht bei beiden Kontrollsystemen auf recht unterschiedlichen Experimenten.

In Fig. 10a werden die dynamischen Eigenschaften von kompensatorischen Drehreaktionen, die im fixierten Flug aufgezeichnet wurden, denen der HS-Zellen

gegenübergestellt. Der visuelle Reiz besteht aus einem Streifenzyylinder, der um die Fliege herum mit verschiedenen Frequenzen oszilliert. Während die Verhaltensreaktion ihre größten Amplituden bei kleinen Oszillationsfrequenzen hat, zeigen die entsprechenden Zellantworten bei wesentlich größeren Frequenzen ihr Maximum. Dies läßt vermuten, daß in der auf rotatorische Großfeldbewegung abgestimmten Bahn des Sehsystems die hohen Frequenzkomponenten durch einen zeitlichen Tiefpaßfilter abgeschwächt werden [60]. Eine elektrophysiologische Analyse der Flugsteuerermuskeln zeigt, daß die zeitliche Filterung durch einen neuronalen Verrechnungsschritt zwischen der Lobulaplatte und den entsprechenden Flugsteuerermuskeln durchgeführt wird und nicht durch die mechanischen Eigenschaften des Flugapparats. Die Flugsteuerermuskeln fallen nämlich in zwei funktionelle Klassen entsprechend den Reaktionskomponenten, die sie vermitteln: Die Muskeln für kompensatorische Drehreaktionen haben andere dynamische Eigenschaften als die Muskeln, die in erster Linie Orientierungsreaktionen zu kleinen Objekten hin kontrollieren. Diese unterschiedlichen dynamischen Eigenschaften finden in den entsprechenden Komponenten der Verhaltensreaktion ihre genaue Entsprechung [62].

Die Experimente, die zu Evidenzen für einen zeitlichen Integrator im Landesystem führten, sind notwendigerweise anders geartet. Dies liegt daran, daß im Gegen-

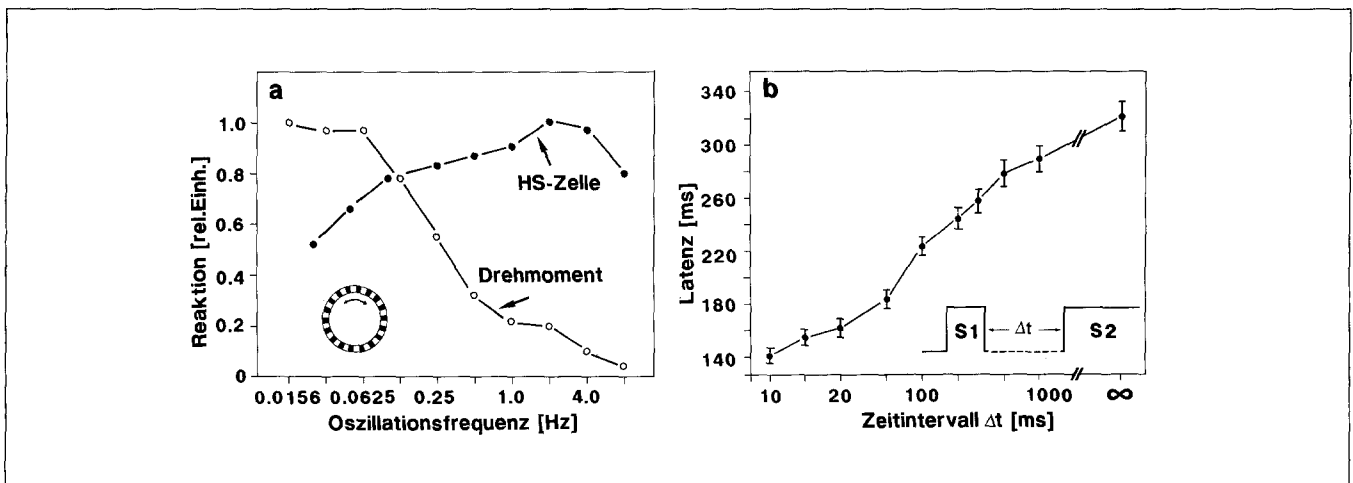


Fig. 10. Zeitliche Filterung der Kontrollsysteme für kompensatorische Drehreaktionen (a) und Landereaktionen (b). a) Mittlere Amplitude der optomotorischen Drehreaktion der Stubenfliege *Musca domestica* (○) und der Antwort einer HS-Zelle der Schmeißfliege *Calliphora erythrocephala* (●) als Funktion der Oszillationsfrequenz eines Streifenzyinders (siehe Einschaltfigur). Die Verhaltensreaktion und die Zellantwort hängen unterschiedlich von der Frequenz ab. Während die Drehreaktion ihre maximale Amplitude bei niedrigen Frequenzen hat, antwortet die Zelle am stärksten bei 2 Hz. Dieser Unterschied weist auf eine Art Tiefpaßfilter zwischen der Lobulaplatte und dem motorischen Ausgang für kompensatorische Drehreaktionen hin (Verhaltensreaktionen aus [60]; elektro-

physiologische Daten: Egelhaaf, unveröffentlicht). b) Latenz der Landereaktion von *Musca* als Funktion des Zeitintervalls zwischen einem unterschwelligem Vorreiz S_1 von 150 ms Dauer und einem Testreiz S_2 . Bei beiden Reizen wurde das Muster von vorne nach hinten bewegt. Für ein Zeitintervall von 5 ms verkürzt sich die Latenz, verglichen mit der Situation ohne Vorreiz, von 310 ms (Datenpunkt auf der rechten Seite des Diagramms) auf 140 ms. Der Einfluß des Vorreizes nimmt mit zunehmendem Zeitintervall ab. Nach 1 s kann jedoch immer noch ein kleiner, aber signifikanter Effekt gemessen werden. Dies legt die Annahme eines zeitlichen Integrators mit Leck im Landesystem der Fliege nahe (Daten aus [61])

satz zu den Kontrollsystemen der Drehreaktionen im Landeverhalten keine kontinuierliche zeitabhängige Ausgangsvariable meßbar ist. Das Ausstrecken der Beine (siehe oben) erlaubt es lediglich, den Zeitpunkt des Auftretens dieser Alles-oder-Nichts-Reaktion zu registrieren. Man kann sich vorstellen, daß diese immer dann ausgelöst wird, wenn ein internes Signal eine bestimmte Schwelle überschreitet [25]. Die Latenz des Beinreflexes variiert jedoch graduert in Abhängigkeit von der Reizstärke. In dem Experiment von Fig. 10b wird die Latenz der Landereaktion auf einen Testreiz durch einen vorausgehenden unterschweligen Vorreiz verkürzt. Dieser verkürzende Einfluß nimmt mit zunehmendem Zeitintervall zwischen Vor- und Testreiz ab [14, 15, 61]. Dieses Resultat wäre ohne einen zeitlichen Integrator im Landesystem kaum zu erklären. Zieht man nämlich die dynamischen Eigenschaften der lokalen Bewegungsdetektoren in Betracht [42, 63], sollte der Vorreiz die Latenz auf den nachfolgenden Testreiz nicht über einen Zeitraum von mehreren hundert Millisekunden beeinflussen. Interessanterweise ist diese Art zeitlicher Integration im Gegensatz zu den bewegungsempfindlichen Elementen der Lobulaplatte in denjenigen Neuronen des Halskonnektivs repräsentiert, die ähnlich wie das Landeverhalten vorzugsweise durch expandierende Reizmuster aktiviert werden [27].

Obwohl die zeitliche Verarbeitung der Bewegungsinformation im Autopiloten und im Landesystem formal durch dieselben Operationen charakterisiert werden können, scheint sich ihre funktionelle Bedeutung erheblich zu unterscheiden. Weil die selbsterzeugten Drehungen der Fliege im Freiflug kurz und schnell sind [59], ändern auch die mit ihnen einhergehenden Großfeldbewegungen schnell ihre Richtung. Dank der dynamischen Eigenschaften des Autopiloten werden jedoch diese aktiven Abweichungen vom Kurs kaum durch kompensatorische Drehungen behindert [60]. Die spezifische dynamische Filterung der Signale im Autopiloten der Fliege scheint somit zu verhindern, daß aktive Drehungen optomotorisch kompensiert werden. Dies zeigt, daß das visuelle System sorgfältig auf die dynamischen Eigenschaften der retinalen Bewegungsmuster abgestimmt ist, die unter natürlichen Bedingungen aktiv von der Fliege erzeugt werden. Im Gegensatz hierzu scheint die funktionelle Bedeutung eines zeitlichen Integrators im Landesystem (zusammen mit einer Schwellenoperation) darin zu liegen, daß unterschiedliche Reizstärken graduert über einen großen Bereich in Reaktionszeiten umgesetzt werden können. So führt ein schwacher Reiz, z. B. ein langsam expandierendes Reizmuster, nur zu einem langsamen Anwachsen des zeitlich integrierten Signals und deshalb zu einer großen Latenz, während ein starker Reiz, wie ein schnell expandierendes Muster, eine viel kürze-

re Zeit braucht, um die Schwelle zu erreichen. Ein zeitlicher Integrator ermöglicht somit auf einfache Weise eine um so frühere Auslösung der Landereaktion, je höher die Anfluggeschwindigkeit der Fliege auf ein potentiell Landeobjekt ist. Dies gewährleistet eine sichere Landung.

Schlußfolgerungen

Die für die Flugkontrolle wichtigen Charakteristika der retinalen Bewegungsmuster werden in einer Sequenz von Verarbeitungsschritten ausgewertet (Fig. 11): 1) Die erste explizite Repräsentation von Bewegung wird parallel durch zweidimensionale retinotopie Felder von lokalen Bewegungsdetektoren gewonnen. 2) Diese Repräsentation von Bewegung spaltet sich in verschiedene Bahnen auf, die spezifisch auf unterschiedliche retinale Bewegungsmuster abgestimmt sind und verschiedene Kontrollsysteme des Orientierungsverhaltens mit visueller Information versorgen. Die geometrischen Eigenschaften der jeweiligen Bewegungsmuster werden durch intra- und interokuläre räumliche Integration von lokaler Bewegungsinformation extrahiert. 3) Bevor jedoch diese Systeme ihren Einfluß auf die entsprechenden motorischen Kontrollzentren ausüben, werden ihre Signale durch zeitliche Filterung auf die charakteristischen dynamischen Eigenschaften der retinalen Bewegungsmuster abgestimmt, die in den Flugmanövern auftreten.

Drei Kontrollsysteme wurden hier beschrieben. Eines von ihnen antwortet am stärksten auf kohärente rotatorische Großfeldbewegung der gesamten visuellen Umwelt des Tiers; als Teil des Autopiloten der Fliege signalisiert es unwillkürliche Abweichungen vom Kurs und führt zu deren Korrektur durch kompensatorische Drehreaktionen. Ein anderes System signalisiert die retinalen Bildverschiebungen kleiner Objekte; es detektiert also diese Objekte und kontrolliert Orientierungsreaktionen zu ihnen hin. Das dritte Kontrollsystem schließlich antwortet am stärksten auf eine Expansion des retinalen Bilds, die z. B. bei Annäherung der Fliege an einen potentiellen Landeplatz auftritt, und löst Landereaktionen aus.

Mit allen diesen Problemen visueller Informationsverarbeitung ist natürlich nicht nur die Fliege konfrontiert, sie müssen quer durch das Tierreich von Bewegungssystemen gelöst werden. Es stellt sich deshalb die Frage, ob es ähnliche Lösungen für diese gemeinsamen Probleme gibt oder ob die hier vorgeschlagenen Mechanismen nur bei der Fliege eine Rolle spielen. Dank elektrophysiologischer, verhaltensphysiologischer und psychophysischer Studien gibt es mittlerweile recht gute Evidenzen dafür, daß die der lokalen Bewegungsdetektion zugrunde liegenden Mechanismen

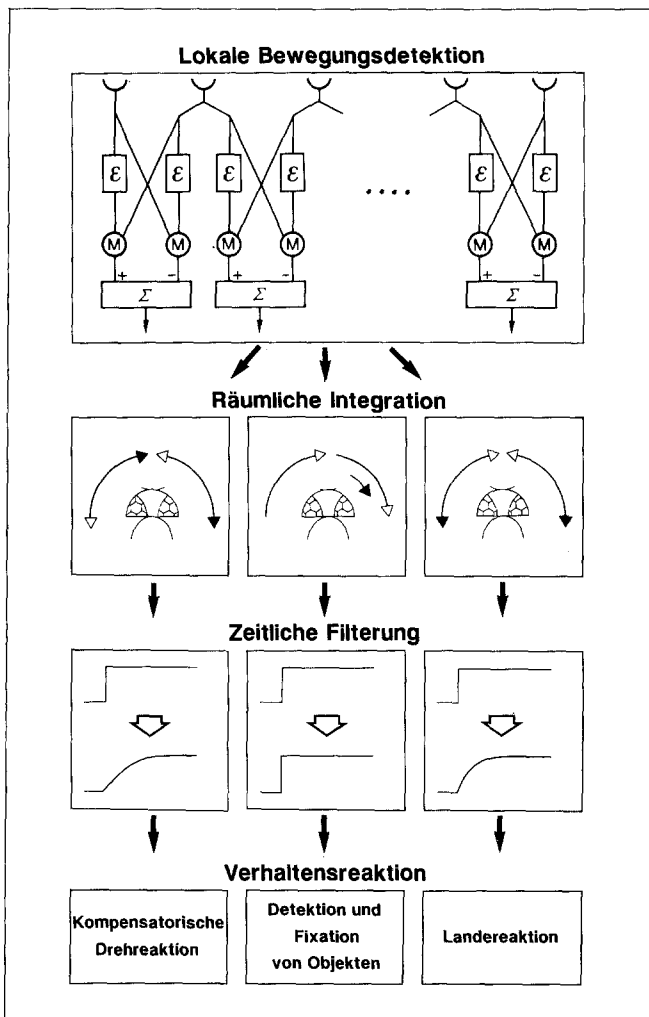


Fig. 11. Zusammenfassung der wichtigsten Verarbeitungsschritte von Bewegungsinformation im visuellen System der Fliege. 1) Detektion von Bewegung durch retinotopie Felder von lokalen Bewegungsdetektoren; nur drei Detektoren sind gezeigt; die Abkürzungen sind in Fig. 5 erklärt. 2) Diese Repräsentation von Bewegung spaltet sich in drei Bahnen auf, die durch intra- und interokuläre Integration die retinalen Bewegungsmuster extrahieren: kohärente rotatorische Großfeldbewegung um die Hochachse des Tiers, Relativbewegung zwischen einem Objekt und seinem Hintergrund, Musterexpansion. Die Pfeile deuten die Richtungsselektivität der Auswertemechanismen an; gefüllte bzw. offene Pfeilspitzen bedeuten Erregung bzw. Hemmung, lange bzw. kurze Pfeile Kleinfeld- bzw. Großfeldbewegung. 3) Zeitliche Filterung der Repräsentationen von kohärenter Großfeldbewegung und Musterexpansion. Die Signale vor und nach dem Filter sind schematisch während des Beginns einer Bewegung mit konstanter Geschwindigkeit gezeigt. Im Gegensatz zur räumlich integrierten Bewegungsdetektorantwort (obere Signalspuren) steigen die zeitlich integrierten (bzw. tiefpaßgefilterten) Signale (untere Signalspuren links und rechts) nach Bewegungsbeginn nur langsam an. Die verschiedenen visuellen Auswertesysteme sind an der Kontrolle verschiedener Typen visueller Orientierungsreaktionen beteiligt

sich in phylogenetisch so entfernten Arten wie Insekten und Menschen nicht wesentlich unterscheiden [33]. Auch für die Auswertung von retinalen Bewegungs-

mustern scheint es gemeinsame Strategien zu geben. Dies wird dadurch nahegelegt, daß auch in anderen Insekten und sogar bei Wirbeltieren Neuronen gefunden wurden, die spezifisch die verschiedenen Bewegungsmuster repräsentieren [64–72]. Auch für das visuelle System des Menschen wurden entsprechende Auswertemechanismen postuliert [73–75].

Diese Ähnlichkeiten sprechen für gemeinsame Strategien der Verarbeitung von Bewegungsinformation in großen Teilen des Tierreichs und unterstreichen somit die Bedeutung relativ einfacher Systeme, wie z. B. der Fliege, für die Aufklärung der zugrunde liegenden neuronalen Mechanismen.

Wir danken F. Buchstäber, K. G. Götz, B. Pitz, W. Reichardt und J. M. Zanker für ihre Unterstützung bei der Abfassung der Arbeit.

1. Stavenga, D. G., Hardie, R. C. (eds.): Facets of Vision. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1989
2. Strausfeld, N. J.: Atlas of an Insect Brain. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1976
3. Heide, G., in: BIONA Report, p. 35 (ed. Nachtigall, W.). Mainz-Stuttgart-New York: Akademie der Wissenschaften und der Literatur zu Mainz; G. Fischer 1983
4. Land, M. F., Collett, T. S.: *J. Comp. Physiol.* 89, 331 (1974)
5. Wehrhahn, C., Poggio, T., Bühlhoff, H.: *Biol. Cybern.* 45, 123 (1982)
6. Wagner, H., in: *Insect Locomotion*, p. 223 (eds. Gewecke, M., Wendler, G.). Berlin-Hamburg: Parey 1985
7. Zeil, J.: *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19, 213 (1986)
8. Götz, K. G.: *Kybernetik* 2, 77 (1964)
9. Fermi, G., Reichardt, W.: *ibid.* 2, 15 (1963)
10. Buchner, E., in: *Photoreception and Vision in Invertebrates*, p. 561 (ed. Ali, M. A.). New York-London: Plenum 1984
11. Heisenberg, M., Wolf, R.: *Vision in Drosophila*. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1984
12. Reichardt, W.: *Vis. Res.* 26, 113 (1986)
13. Egelhaaf, M., Hausen, K., Reichardt, W., Wehrhahn, C.: *Trends Neurosci.* 11, 351 (1988)
14. Borst, A., Bahde, S., in: *International Conference on Neurobiology of Sensory Systems*, p. 85 (eds. Singh, R. N., Strausfeld, N. J.). New York: Plenum 1989
15. Borst, A.: *Bioscience* 40, 292 (1990)
16. Goodman, L. J.: *J. exp. Biol.* 37, 854 (1960)
17. Borst, A.: *Biol. Cybern.* 54, 379 (1986)
18. Borst, A., Bahde, S.: *Naturwissenschaften* 75, 265 (1988)
19. Reichardt, W., Poggio, T.: *Quart. Rev. Biophys.* 9, 311 (1976)
20. Poggio, T., Reichardt, W.: *ibid.* 9, 377 (1976)
21. Reichardt, W., Poggio, T., Hausen, K.: *Biol. Cybern.* 46 (Suppl.), 1 (1983)
22. Egelhaaf, M.: *Biol. Cybern.* 52, 123 (1985)
23. Egelhaaf, M.: *ibid.* 52, 267 (1985)
24. Reichardt, W., Egelhaaf, M., Guo, A.: *ibid.* 61, 327 (1989)
25. Borst, A., Bahde, S.: *J. Comp. Physiol. A* 163, 167 (1988)
26. Egelhaaf, M.: *Biol. Cybern.* 52, 195 (1985)
27. Borst, A., in: *Neural Mechanisms of Behavior*, p. 180 (eds. Erber, J., Menzel, R., Pflüger, H.-J., Todt, D.). Stuttgart-New York: Thieme 1989
28. Schmidt, A., Bühlhoff, H.: *Biol. Cybern.* 59, 71 (1988)

29. Egelhaaf, M., Borst, A., Pilz, B.: *Brain Res.* 509, 156 (1990)
30. Egelhaaf, M.: *Naturwissenschaften* 77, 182 (1990)
31. Hassenstein, B., Reichardt, W.: *Z. Naturforsch.* 11 b, 513 (1956)
32. Reichardt, W., in: *Sensory Communication*, p. 303 (ed. Rosenblith, W. A.). New York-London: MIT Press, Wiley 1961
33. Borst, A., Egelhaaf, M.: *Trends Neurosci.* 12, 297 (1989)
34. Santen, J. P. H. van, Sperling, G.: *J. Opt. Soc. Am. A* 2, 300 (1985)
35. Egelhaaf, M., Borst, A., Reichardt, W.: *ibid.* 6, 1070 (1989)
36. Götz, K. G.: *Bibl. Ophthalmol.* 82, 251 (1972)
37. Zaagman, W. H., Mastebroek, H. A. K., Kuiper, J. W.: *Biol. Cybern.* 31, 163 (1978)
38. Mastebroek, H. A. K., Zaagman, W. H., Lenting, B. P. M.: *Vis. Res.* 20, 467 (1980)
39. Reichardt, W., Egelhaaf, M.: *Biol. Cybern.* 58, 287 (1988)
40. Reichardt, W.: *J. Comp. Physiol. A* 161, 533 (1987)
41. Egelhaaf, M., Reichardt, W.: *Biol. Cybern.* 56, 69 (1987)
42. Egelhaaf, M., Borst, A.: *J. Opt. Soc. Am. A* 6, 116 (1989)
43. Reichardt, W., Egelhaaf, M., Schlögl, R. W.: *Naturwissenschaften* 75, 313 (1988)
44. Reichardt, W., Schlögl, R. W.: *Biol. Cybern.* 60, 23 (1988)
45. Hausen, K.: *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 74, 49 (1981)
46. Hausen, K., in: *Photoreception and Vision in Invertebrates*, p. 523 (ed. Ali, M. A.). New York: Plenum 1984
47. Hausen, K.: *Biol. Cybern.* 45, 143 (1982)
48. Hausen, K.: *ibid.* 46, 67 (1982)
49. Hausen, K., Egelhaaf, M., in: *Facets of Vision* (eds. Stavenga, D., Hardie, R.). Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1989
50. Eckert, H., Dvorak, D. R.: *J. Insect Physiol.* 29, 547 (1983)
51. Hengstenberg, R.: *J. Comp. Physiol.* 149, 179 (1982)
52. Wehrhahn, C., Hausen, K.: *Biol. Cybern.* 38, 179 (1980)
53. Wehrhahn, C., in: *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*, p. 673 (eds. Kerkut, G. A., Gilbert, L. I.). Oxford-New York: Pergamon 1985
54. Hausen, K., Wehrhahn, C.: *Proc. R. Soc. Lond. B.* 219, 211 (1983)
55. Geiger, G., Nässel, D. R.: *Biol. Cybern.* 44, 141 (1982)
56. Heisenberg, M., Wonneberger, R., Wolf, R.: *J. Comp. Physiol.* 124, 287 (1978)
57. Meyer, E. P., Matute, C., Streit, P., Nässel, D. R.: *Histochemistry* 84, 207 (1986)
58. Chillimi, S., Taddei-Ferretti, C.: *J. exp. Biol.* 94, 105 (1981)
59. Wagner, H.: *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 312, 581 (1986)
60. Egelhaaf, M.: *J. Comp. Physiol. A* 161, 777 (1987)
61. Borst, A.: *Naturwissenschaften* 76, 531 (1989)
62. Egelhaaf, M.: *J. Comp. Physiol. A* 165, 719 (1989)
63. Borst, A., Bahde, S.: *Biol. Cybern.* 55, 59 (1986)
64. Collett, T. S., King, A. J., in: *The Compound Eye and Vision of Insects*, p. 437 (ed. Horridge, G. A.). Oxford: Clarendon 1975
65. Palka, J.: *Am. Zoologist* 12, 497 (1972)
66. DeVoe, R. D., Kaiser, W., Ohm, J., Stone, L. S.: *J. Comp. Physiol.* 147, 155 (1982)
67. Olberg, R. M.: *ibid.* 141, 327 (1981)
68. Simpson, J.: *Ann. Rev. Neurosci.* 7, 13 (1984)
69. Frost, B. J., in: *Brain Mechanisms of Spatial Vision* (eds. Ingle, D., Jeannerod, M., Lee, D.). Amsterdam: Nijhoff 1986
70. Allman, J., Miezin, F., McGuinness, E.: *Perception* 14, 105 (1985)
71. Tanaka, K., Hikosaka, K., Saito, H., Yukie, M., Fukada, Y., Iwai, E.: *J. Neurosci.* 6, 134 (1986)
72. Saito, H., Yukie, M., Tanaka, K., Hikosaka, K., Fukada, Y., Iwai, E.: *ibid.* 6, 145 (1986)
73. Doorn, A. J. van, Koenderink, J. J.: *Vis. Res.* 24, 47 (1984)
74. Baker, C. L., Braddick, O. J.: *ibid.* 22, 1253 (1982)
75. Regan, D.: *ibid.* 26, 127 (1986)