

## Im Cockpit der Fliege

Neuronale Bildverarbeitung im Fliegengehirn/Untersuchung am Tübinger Max-Planck-Institut

Jeder, der schon einmal zwei Fliegen bei ihren Verfolgungsjagden beobachtet hat, weiß um die rasanten und geradezu artistisch anmutenden Flugmanöver, die diese kleinen Piloten vollführen können. Dabei verlassen sie sich weitgehend auf ihre großen Facettenaugen, die ihnen einen fast vollständigen Rundumblick ermöglichen. Diese übermitteln fortlaufend Bilder an das Gehirn, die dort in Bruchteilen von Sekunden ausgewertet und in Kurssteuersignale umgewandelt werden. Am Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik wird untersucht, wie diese Art von neuronaler Bildverarbeitung im Fliegengehirn funktioniert.

Um verstehen zu können, worin die Probleme einer solchen Bildverarbeitung bestehen, versetzen wir uns in Gedanken in eine Fliege und nehmen während einer Verfolgungsjagd in ihrem Cockpit Platz. Gleich nach dem Start beginnt sich die Umwelt auf beiden Seiten von vorn nach hinten an uns vorbeizubewegen. Dieses »Translationsflußfeld« ist typisch für einen Geradeausflug. Plötzlich macht die Fliege eine ruckartige Drehung nach rechts: Dabei scheint sich die Umwelt vor beiden Augen gleichmäßig nach links zu bewegen. Diese Geschwindigkeitsverteilung bezeichnet man auch als »Rotationsflußfeld«. Jetzt kommt unser Zielobjekt, eine andere Fliege, in Sicht. Auch sie bewegt sich, allerdings mit einer anderen Geschwindigkeit als die Umwelt. Die dabei auftretende »Relativbewegung«, also die unterschiedliche Geschwindigkeit in benachbarten Gebieten des Bildes, läßt ein Objekt aus dem Hintergrund optisch hervortreten. Nachdem wir die andere Fliege eine Weile verfolgt haben, setzen wir wieder zur Landung an. Das ausgewählte Landeobjekt wird immer größer, die Konturen verschieben sich ständig von der Mitte zu den Randbereichen des Sehfelds. Dieses »Expansionsflußfeld« ist also für die Annäherung an ein Landeobjekt oder Hindernis charakteristisch. Unsere Fliege bremst ab, landet, und nach Verlassen des Cockpits stehen wir wieder mit beiden Füßen auf festem Boden.

Was haben wir von unserem Gedankenexperiment gelernt? Offensichtlich spielen Bewegungsreize bei der visuellen Kurssteuerung eine entscheidende Rolle. Die jeweilige Verteilung von Bewegungsreizen auf den Augen – die bereits genannten »Flußfelder« – unterscheiden sich in charakteristischer Weise, je nachdem, ob das Tier geradeaus oder eine Kurve fliegt, ob es sich einem Landeobjekt nähert, oder ob ein anderes bewegtes Objekt das Gesichtsfeld kreuzt. Diese Unterschiede können, wenn sie vom Gehirn entsprechend ausgewertet werden, zur visuellen Kurssteuerung genutzt werden.

Experimentell läßt sich diese neuronale Bildverarbeitung mit Hilfe eines Flugsimulators studieren. Die Fliege fliegt hierbei an einer kleinen Halterung befestigt auf der Stelle, während ihre Reaktionen in einer künstlichen, vom Experimentator präzise kontrollierten visuellen Umwelt registriert werden können. Im Falle der Landesteuerung geschieht dies beispielsweise so: Normalerweise legen die Tiere im Flug ihre Beine eng an den Körper an. Bewegt man einen Gegenstand rasch auf die Fliege zu, streckt sie die Vorderbeine nach vorne aus. Das Ausfahren des »Fahrgestells« zusammen mit einer Abbremsung würde im Freiflug eine Bruchlandung verhindern. Diese Landereaktion ist ein stereotyp ablaufender Reflex. Die Reizstärke beeinflusst ledig-

lich die Reaktionszeit bis zur Auslösung dieses Reflexes. In ausgedehnten Versuchsreihen wurden die Reaktionszeiten für verschiedene visuelle Reize bestimmt, die jeweils eine Annäherung der Fliege an ein Hindernis simulieren. Dadurch konnten die Prozesse, die der Bildverarbeitung im Fliegengehirn und der Steuerung der Verhaltensreaktionen durch die entsprechenden retinalen Flußfelder zugrunde liegen, indirekt geschlossen werden.

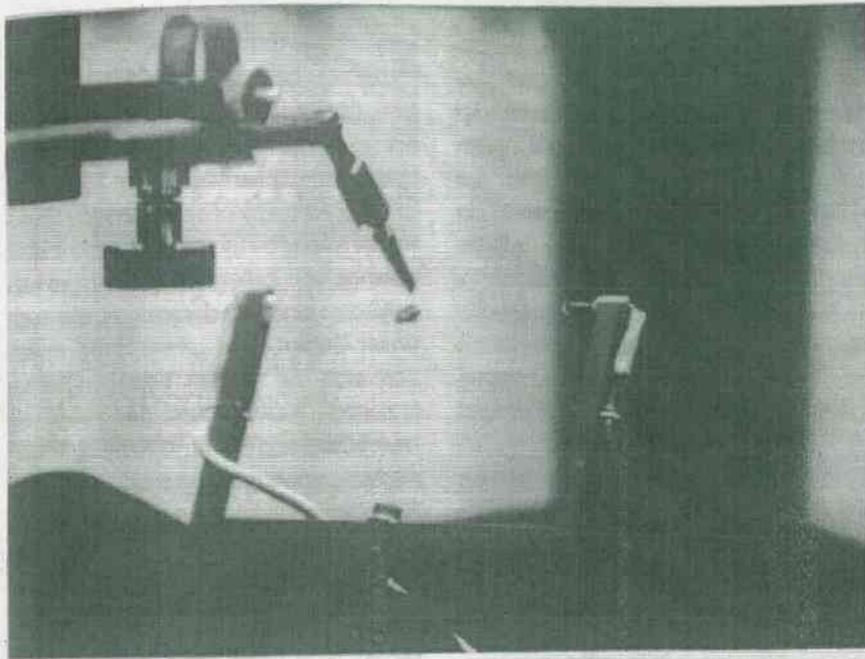
Die Sequenz dieser Verrechnungsschritte lassen sich in einer Art technischem Schaltplan darstellen. Dieser Schaltplan weist die folgende Grundstruktur auf:

- Aus der sich zeitlich ändernden Helligkeitsverteilung auf der Netzhaut des Auges wird zunächst die Bewegungsinformation von einem zweidimensionalen Feld lokaler Bewegungsdetektoren errechnet. Dabei vergleicht jeder einzelne Bewegungsdetektor die Reaktionen jeweils benachbarter Lichtsinneszellen miteinander und signalisiert dann Bewegung, wenn diese zeitlich versetzt gleichsinnig antworten (z.B. hell-hell, oder dunkel-dunkel).
- Die Ausgangssignale dieser Detektoren werden anschließend von integrierenden Großfeldelementen so zusammengefaßt, daß diese jeweils selektiv von bestimmten retinalen Flußfeldern aktiviert werden. Diese Spezifität wird durch Interaktionen zwischen Großfeldelementen noch zusätzlich erhöht.
- Nach der räumlichen Integration kann das Signal zeitlich gefiltert werden. Im Falle der Landereaktion wird dann bei Erreichen einer bestimmten Signalstärke eine vorprogrammierte Verhaltensroutine aktiviert. Die Fliege bremst ab und fährt ihre Beine aus.

Um zu überprüfen, ob solche Schaltpläne tatsächlich leisten, was man von ihnen erwartet, werden sie mit Hilfe von Computersimulationen getestet. Dabei wird die Computerfliege mit den glei-

chen Must  
Experimer

Hat sich  
nen gezei  
Schaltplan  
Flugsimul  
spiegelt, s  
gen die Fl  
len besitzt  
nen Komp  
sprechen.  
da unters  
bestimmte  
gebnisse  
nach Ron  
sektionen  
lution ein  
zialisierte  
die Hälfte  
beschäftig  
Innen von  
den. In ein  
hirns befir  
charakteri  
schiene  
ten. Diese  
Funktion  
Großfelde  
schen So  
Unter die  
bevorzugt  
sprechen,  
wenn die  
machen,  
zugt auf  
also in so  
wenn z. E

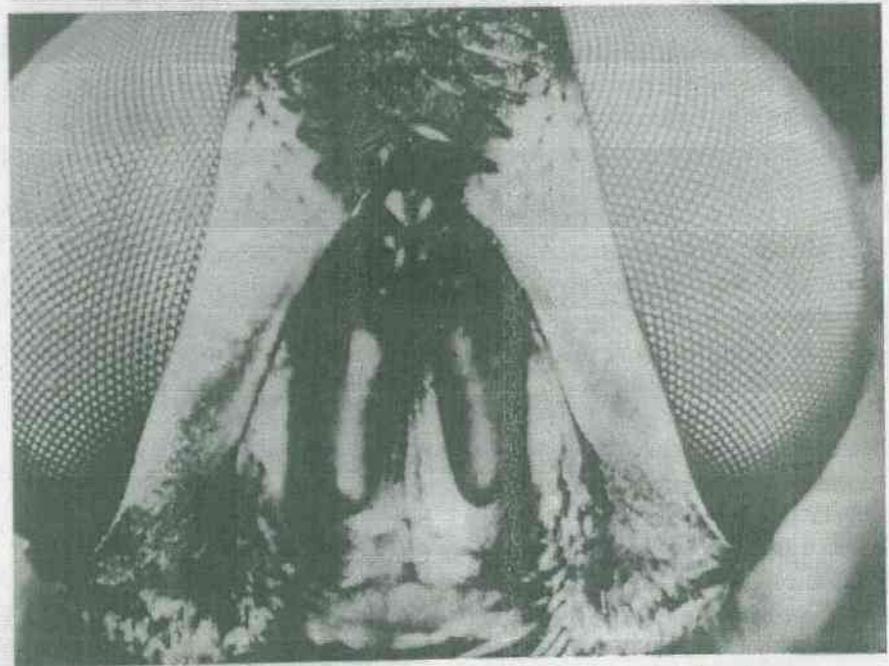


**FLUGSIMULATOR** zur Messung der Reaktionszeit der Landereaktion auf visuelle Bewegungsreize (links): Die Fliege befindet sich in der Mitte zwischen zwei Blindschirmen, auf denen Streifenmuster zu sehen sind. Vor der Fliege ist eine Lichtschranke angebracht. Zu Beginn des Versuchs befinden sich die Muster in Ruhe. Dann beginnen sie sich von vorne nach hinten zu bewegen. Einige Zehntel Sekunden später reagiert die Fliege und durchbricht mit ihren Vorderbeinen die Lichtschranke. Unteres Bild: Der Kopf der Schmeißfliege *Calliphora erythrocephala* ist Sitz der großen Facettenaugen. Diese erfassen mit ihren lichtempfindlichen Zellen die Bilder der Umwelt, die anschließend vom Gehirn ausgewertet werden.

Fotos: Borsari

nen Musterbewegungen gereizt, die im Experiment verwendet wurden.

Hat sich in den Computersimulationen gezeigt, daß der vorgeschlagene Schaltplan das Verhalten der Fliege im Flugsimulator hinreichend genau widerspiegelt, stellt sich für den Neurobiologen die Frage, ob die Fliege Nervenzellen besitzt, die in ihrer Funktion einzelnen Komponenten des Schaltplans entsprechen. Diese Frage ist nicht trivial, da unterschiedliche Schaltpläne unter bestimmten Bedingungen gleiche Ergebnisse liefern («Viele Wege führen nach Rom»). Als schnell fliegende Insekten haben Fliegen im Laufe der Evolution ein für Bildverarbeitung hochspezialisiertes Gehirn entwickelt. Mehr als die Hälfte ihrer Nervenzellen sind damit beschäftigt, die Bilder auszuwerten, die ihnen von den Augen übermittelt werden. In einem bestimmten Teil des Gehirns befinden sich Nervenzellen, die in charakteristischer Weise auf die verschiedenen retinalen Flußfelder antworten. Diese Zellen entsprechen in ihrer Funktion genau den oben erwähnten Großfeldelementen, die in den technischen Schaltplänen postuliert wurden. Unter diesen Zellen gibt es solche, die bevorzugt auf Relationsflußfelder ansprechen, also gerade dann reagieren, wenn die Tiere im Freiflug eine Drehung machen, und andere Zellen, die bevorzugt auf Relativbewegung reagieren, also in solchen Situationen ansprechen, wenn z. B. eine andere Fliege vorbeifliegt.



Für die Untersuchungen ist es von großem Vorteil, daß die verschiedenen bewegungsempfindlichen Zellen sich aufgrund ihrer spezifischen Eigenschaften in jedem Tier eindeutig identifizieren lassen. Dadurch ist es möglich, Experimente an der gleichen Zelle eines anderen Versuchstiers zu wiederholen. Weiterhin sind die Zellen so groß, daß sie, ohne beschädigt zu werden, mit feinausgezogenen Mikroelektroden angestochen werden können. Dadurch kann man ihre elektrische Aktivität registrieren, sie mit einem Farbstoff füllen und somit sichtbar machen. Einige die-

ser Zellen sind mit den motorischen Kontrollzentren der Fliege verbunden. Sie stellen somit ein wichtiges Glied in der Kette der Verarbeitungsschritte dar, die von den Lichtreizen in den Sehzellen der Augen zu den Verhaltensreaktionen der Fliege führen.

Wie leisten nun die Nervenzellen die verschiedenen Verrechnungsschritte, die in den Schaltplänen postuliert wurden? Nervenzellen bestehen ja nicht aus Transistoren und Widerständen, sondern besitzen ein Zellplasma, das von einer mit Ionenkanälen besetzten Membran umschlossen wird. Welche

zellphysiologischen Mechanismen verbergen sich hinter einzelnen Verrechnungsschritten wie z.B. der Addition, Subtraktion oder Multiplikation von Eingangssignalen? Diese Fragen zielen auf Probleme, die über das Verständnis der visuellen Kurssteuerung von Fliegen hinausreichen und für die Gehirnforschung von ganz allgemeiner Bedeutung sind: Wie bewerkstelligen Nervenzellen das Einmaleins der Datenverarbeitung?

## Der ganzen Zelle beim Rechnen zuschauen

Ein Beispiel für solche neuronale Informationsverarbeitung stellt die sogenannte räumliche Integration dar. Wie schon erwähnt, fassen die großen, bewegungsempfindlichen Nervenzellen des Fliegengehirns die in Parallelkanälen vorliegende Information über Bewegung in den verschiedenen Bereichen des Sehfelds zusammen. Dies geschieht auf den weitverzweigten, baumartigen Verästelungen der Nervenzellen, den sog. Dendriten. Um die Bewegungsinformation an nachgeschaltete Nervenzellen weitergeben zu können, muß der Dendritenbaum die Vielzahl von Eingangssignalen in ein einziges Ausgangssignal umwandeln. Auf der Suche nach den zellphysiologischen Mechanismen, die diesem Rechenschritt zugrunde liegen, registrieren wir mit einer Mikroelektrode die elektrische Aktivität der Zelle. Dies liefert allerdings lediglich das Membranpotential an der Einstichstelle. Eine erst vor wenigen Jahren entwickelte Methode gestattet es jedoch, gleichzeitig die Aktivitätsverteilung der gesamten Nervenzelle zu erfassen: Man kann auf diese Weise der ganzen Zelle beim Rechnen zuschauen. Dabei wird ein besonderer Fluoreszenzfarbstoff in die Zelle injiziert, der sich bis in ihre Endverzweigungen ausbreitet. In Abhängigkeit vom örtlichen elektrischen Erregungszustand der Nervenzelle oder der örtlichen Konzentration bestimmter Ionen ändert dieser Farbstoff seine Helligkeit. Diese Helligkeitsänderungen werden für verschiedene Reizbedingungen von einer hochempfindlichen Kamera erfaßt und anschließend im Computer ausgewertet. Die so errechneten Bilder zeigen somit nicht die Gestalt der Zelle, son-

dern den Aktivitätszustand in den verschiedenen Bereichen ihrer ausgedehnten Verzweigungen. Für die Anwendung dieser optischen Ableitungsmethode eignen sich die großen bewegungsempfindlichen Nervenzellen der Fliege besonders gut, weil diese in einer Ebene direkt unter der Gehirnoberfläche liegen und deshalb durch eine kleine Öffnung in der Kopfkapsel des lebenden Tiers von der Kamera erfaßt werden können.

In dem auf der Rückseite dieser MPG-Spiegel-Ausgabe gezeigten Experiment wurde ein Farbstoff, der für Calciumionen empfindlich ist, in die Zelle injiziert. Aus vielen Untersuchungen ist bekannt, daß Calcium an der Signalverarbeitung in Nervenzellen beteiligt ist und häufig im aktiven Zustand der Zelle angereichert wird. Sieht die Fliege eine Musterbewegung im oberen Teil ihres Gesichtsfeldes, so reichert sich Calcium in den oberen Bereichen der Zelle an. Wird die Musterbewegung weiter unten präsentiert, so erfolgt die Calciumanreicherung in den unteren Abschnitten der Zelle. Bei gleichzeitiger Reizung im oberen und unteren Bereich des Sehfelds reichert sich Calcium in beiden Zellabschnitten an.

## Zwei Schlüsse aus der Calciumanreicherung

Daraus lassen sich zwei Schlüsse ziehen: Erstens erhalten die großen bewegungsempfindlichen Zellen im Fliegengehirn Ihre Information von den Augen so, als würde ein Photo des Sehfelds (genauer: der Bewegungen innerhalb des Sehfelds) auf ihre Verzweigungen projiziert. Zweitens scheint sich Calcium in der erregten Zelle nur in den Abschnitten anzureichern, die direkt stimuliert wurden. Der letzte Punkt ist allerdings nur eingeschränkt richtig. Während langanhaltender Bewegungsreize verteilt sich Calcium auch in den Abschnitten der Zelle, die nicht direkt stimuliert wurden. Hier stellt sich nun die Frage nach der Funktion des Calciums in der Zelle: Verändert Calcium den elektrischen Erregungszustand der Zelle entsprechend den eingehenden Bewegungsreizen, oder regelt Calcium die Empfindlichkeit der Zelle für nachfolgende Bewegungssignale? Eine Lösung dieser Fragen ist

Gegenstand laufender Untersuchungen.

Die hier beschriebenen Beispiele mögen genügen, um zu demonstrieren, wie man, ausgehend von einem einfachen Verhaltensreflex einer Fliege, zu ganz prinzipiellen Problemen der Informationsverarbeitung von Nervenzellen gelangt, von Zellen, die gar nicht so verschieden sind von denjenigen, die auch unser Gehirn ausmachen. Dabei erweisen sich die großen bewegungsempfindlichen Nervenzellen der Fliege als besonders vorteilhaft, um neue Untersuchungsmethoden wie die optische Aktivitätsregistrierung anzuwenden, und eröffnen uns somit einen experimentellen Zugang, wie er bei anderen Tierarten nicht ohne weiteres gegeben ist. Ein ganz anderer Aspekt der Untersuchungen ergibt sich, wenn man die Verrechnungen, die der Steuerung des Landeverhaltens und anderer bewegungsabhängiger Verhaltensreaktionen der Fliege zugrunde liegen, mit denjenigen vergleicht, die Ingenieure für ähnliche Problemstellungen in Robotern einbauen. Es zeigt sich, daß die Natur im Vergleich zu den technischen Systemen oft »billige Tricks« verwendet. So errechnen z.B. im Falle der Landereaktion die Nervenzellen im Fliegengehirn nicht den exakten Abstand zum anvisierten Landeplatz oder die genaue Zeit bis zum Auftreffen. Der Mechanismus gewährleistet lediglich, daß bei schnellerem Landeanflug das Fahrgestell früher ausgefahren wird als bei einem langsamen Anflug. Dafür basiert dieser Prozeß auf wenigen aufeinanderfolgenden Verrechnungsschritten. Er ist deshalb schnell und zudem robust gegen Störungen im System.

## Keine Technik ist so schnell wie das Nervensystem der Fliege

Bislang gibt es noch kein technisches System, das die Aufgaben der Flugsteuerung so schnell lösen könnte wie das Nervensystem einer Fliege. Die Natur könnte uns lehren, Verrechnungen, wie sie z.B. im Nervensystem der Fliege realisiert sind, bei der Planung technischer Systeme zu berücksichtigen.

ALEXANDER BORST  
MARTIN EGELHAAF

Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik



100 J.  
SCHE  
PLÖN  
HEIT  
MAX-

Eine  
logisch  
Kaiser-  
wurde  
Gründ.  
Plön«  
des M  
gie, far  
ner Sc  
Progra  
Politik  
auf Se  
tituts  
widers  
In  
setzte  
rektor  
pert,  
den Zi  
schun!

