

Max-Planck-Institut für Biologische Kybernetik, Tübingen

Stabilisierende Kopfbewegungen bei der Schmeißfliege *Calliphora erythrocephala*

Stabilizing Head Movements in the Blowfly *Calliphora*

ROLAND HENGSTENBERG

Mit 3 Abbildungen

Abstract

Flies have a distinct body posture during walking and flight. Hence head and eyes have usually a distinct alignment with the surroundings. Voluntary and involuntary changes of trunk orientation elicit compensatory head turns that stabilize the original, correct orientation of the eyes relative to the surroundings. Compensatory head turns are elicited by several sensory cues which simultaneously influence the fly's walking posture or flight attitude, depending upon the locomotor state. Head/trunk-coordination is achieved by directionally specific neck sense organs. Visual and mechanosensory response components have complementary kinetic and dynamic characteristics. This enables the fly to correct unexpected misalignments of its eyes quickly and accurately over a very wide range of angular velocities. Hence the fly's visual abilities are optimized despite its fantastic manoeuvrability.

Einführung

Fliegen haben, wie die meisten Tiere, eine charakteristische Körperhaltung. Im Laufen ist sie weitgehend durch die Neigung des Untergrundes bestimmt und im Flug durch die Schwerkraft, die Flugkraft und die Symmetriebeziehungen zwischen Tier und Umwelt. In „normaler Fluglage“ zeigt die Körperlängsachse vorwärts und aufwärts, der Rücken ist nach oben gerichtet (ZEIL 1983; WAGNER 1985; DAVID 1985). Im Flug können sich Fliegen um die Vertikale beliebig drehen (Gieren) ohne das Fluggleichgewicht zu stören. Jede Drehung um eine horizontale Achse (Nicken, Rollen) droht aber zum Absturz zu führen, wenn sie nicht rasch korrigiert wird. Gleichgewichtsreflexe sorgen dafür, daß die korrekte Raumorientierung gegen Störbewegungen stabilisiert wird (SCHÖNE 1980; HENGSTENBERG & BAYER 1988).

Die Gleichgewichtsregelung hat außerdem zur Folge, daß die Augen und andere Sinnesorgane im Mittel eine bestimmte Raumorientierung haben. Wahrscheinlich haben sich die Sinnesorgane und neuralen Auswerternetzwerke entsprechend dieser „mittleren Normalhaltung“ entwickelt. Es ist deshalb zu vermuten und in vielen Fällen nachgewiesen, daß beste visuelle Wahrnehmungsleistungen dann erzielt werden, wenn das Bild der Umwelt auf der Retina korrekt orientiert ist und sich kaum bewegt (CARPENTER 1988).

Bei Tieren mit steifem Hals (z. B. Spinnen) sind Körperstellung und Blickrichtung zwangsläufig gekoppelt. Blickbewegungen werden also notwendigerweise durch Körperbewegungen bewirkt. Die Ziele von Blicksteuerung und Gleichgewichtsregelung stimmen aber nicht unbedingt überein. Fliegen brauchen z. B. beim schnellen Kurvenflug erhebliche Schräglagen (Rollung), um die Zentrifugalbeschleunigung aufzufangen (HENGSTENBERG et al. 1986). Die visuelle Umgebung bleibt aber unverändert senkrecht. Deshalb sollte die Fliege, um optimal zu sehen, eine Gegenrollung des Kopfes ausführen, die die Kurvenlage des Körpers ausgleicht. Voraussetzung hierfür ist eine ausreichende Beweglichkeit des Kopfes. *Calliphora* macht Gier- und Nickbewegungen von jeweils ca $\pm 20^\circ$ und Rollbewegungen von $\pm 90^\circ$ (HENGSTENBERG et al. 1986). Die Halsgelenkmechanik, Halsmuskeln und Motoneurone sind genau bekannt (STRAUSFELD et al. 1987); ihre physiologischen Eigenschaften teilweise gut untersucht (MILDE et al. 1987).

Stabilisierende Kopfbewegungen sind im Freiflug schwer zu beobachten (DAVID 1985; WAGNER 1985). Selbstinduzierte Stabilisierungsbewegungen des Kopfes wurden aber im ortsfesten Flug nachgewiesen (LAND 1975; HENGSTENBERG, in press a)). Bei unerwarteter Störung der Fluglage ist vorrangig mit einer kompensatorischen Flugreaktion zur Wiederherstellung des Gleichgewichts zu rechnen. Fliegen drehen aber zusätzlich ihren Kopf gegen die Störbewegung und erreichen dadurch für die Augenorientierung eine besonders wirksame Stabilisierung (HENGSTENBERG et al. 1986).

Diese Arbeit stellt die sensorischen Mechanismen vor, die der Schmeißfliege *Calliphora erythrocephala* für die Roll-Stabilisierung ihres Kopfes zur Verfügung stehen, und welcher Nutzen mit der Vielfalt dieser Mechanismen verbunden ist.

Methoden

Fliegen flogen ortsfest in einem Saugwindkanal (Fig. 1 a), der mit verschiedenen, diffus von außen beleuchteten Mustern ausgekleidet werden konnte (Fig. 1 b). Fliege und Muster konnten durch Servomotoren unabhängig und nach beliebigen Zeitfunktionen gerollt werden. Reize und Reaktionen wurden durch eine Makro-Video-Kamera durch die Einlaßdüse des Windkanals beobachtet und aufgezeichnet (Fig. 1 c). Die Winkelstellung des Musters (PP) und des Fliegenrumpfes wurden durch Zeiger mit aufgezeichnet (Fig. 1 a, c). Die Kopf-Rollung der Fliege (HR) wurde im Standbildmodus aus der Kopfstellung (HP) relativ zum Rumpf bestimmt (Fig. 1 d: $HR = HP - TP$; für Details siehe HENGSTENBERG et al. 1986).

Ergebnisse

Wird eine Fliege während des Fluges in optisch strukturierter Umgebung sinusförmig gerollt (Fig. 1 e; 1 Hz, $\pm 90^\circ$), so erzeugt sie eine annähernd sinusförmige Gegenrollung des Kopfes (Fig. 1 f), die ca. 2/3 der aufgezwungenen Störung ausgleicht. Wie schon erwähnt, erzeugt *Calliphora* gleichzeitig ein kompensatorisches Flugmanöver, das im Freiflug einen weiteren Teil der Störung ausgleichen würde (HENGSTENBERG et al. 1986).

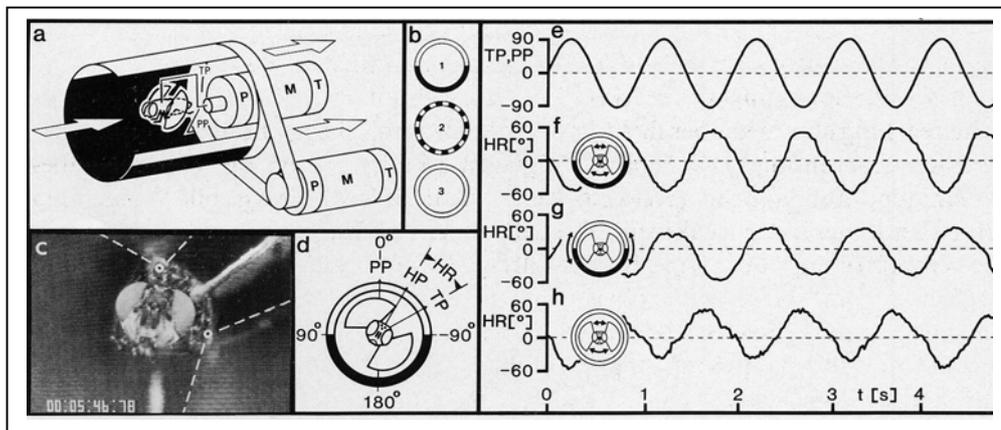


Fig. 1. Auslösung und Messung von kompensatorischen Kopf-Roll-Bewegungen bei *Calliphora erythrocephala*.

(a) Saugwindkanal, in dem eine Fliege ortsfest liegt. Das Versuchstier oder seine optische Umgebung (b) werden durch Servomotoren gerollt. (c) Reiz- und Kopfbewegungen werden mit einer Makro-Videokamera aufgezeichnet. (d) Kopf-Roll-Reaktionen (HR) werden aus Standbildern anhand der Winkelstellungen von Kopf (HP) und Thorax (TP) ermittelt ($HR = HP - TP$). (e) Sinusförmige Reizbewegung ($\pm 90^\circ$, 1 Hz) der Fliege (TP(t)) bzw. des Musters (PP(t)). (f) Kompensatorische Kopfbewegung bei Rollung der Fliege in optisch strukturierter Umgebung. (g) Kopf-Folgebewegung durch Musterbewegung bei unbewegter Fliege. (h) Kopf-Gegenbewegung durch aufgezwungene Eigenbewegung in heller, optisch homogener Umgebung. *Calliphora* versucht also ihre Kopfstellung gegen Störungen der Normalorientierung zu stabilisieren und benutzt dazu visuelle (g) und mechanosensorische Information (h).

Beruhet die Reaktion auf einer Wahrnehmung der Eigenbewegung oder auf der visuellen Wahrnehmung der Verdrehung relativ zur Umgebung? Zwei komplementäre Experimente zeigen, daß beide Sinnesmodalitäten genutzt werden: Für Fig. 1 g wurde die Fliege festgehalten und das Muster gerollt; Die Folgebewegungen des Kopfes beweist, daß die Musterbewegung visuell wahrgenommen wird. Wird die Fliege aber in optisch homogener Umgebung hin- und hergerollt, zeigt sie wieder eine zum Reiz antiphase Kopffrollung, die durch die Eigenbewegung ausgelöst wurde (Fig. 1 h).

Die beiden Teilreaktionen lassen sich durch spezifische Modifikation der Reize und selektive Manipulation von Sinnesorganen in sensorische Komponenten auflösen, die einer weiteren anatomischen und physiologischen Charakterisierung zugänglich sind (HENGSTENBERG 1988; HENGSTENBERG, in prep.). Fig. 2 gibt einen Überblick über die bisher isolierten Komponenten mit Namen, Sinnesorgan und einem Pictogramm, das die Reizbedingung charakterisiert, die zur Isolierung verwendet wurde:

Die *Muster-Bewegungsreaktion* (Fig. 2a) wird durch kohärente Rollbewegung ausgedehnter Muster ausgelöst, sofern diese durch die Komplexaugen aufgelöst werden können. Die *Kontur-Orientierungsreaktion* (Fig. 2b) wird bei *Calliphora* durch horizontale Kanten im frontalen Sehfeld ausgelöst und über die Komplexaugen vermittelt. *Musca* bevorzugt in dieser Situation vertikale Konturen (SRINIVASAN 1977)

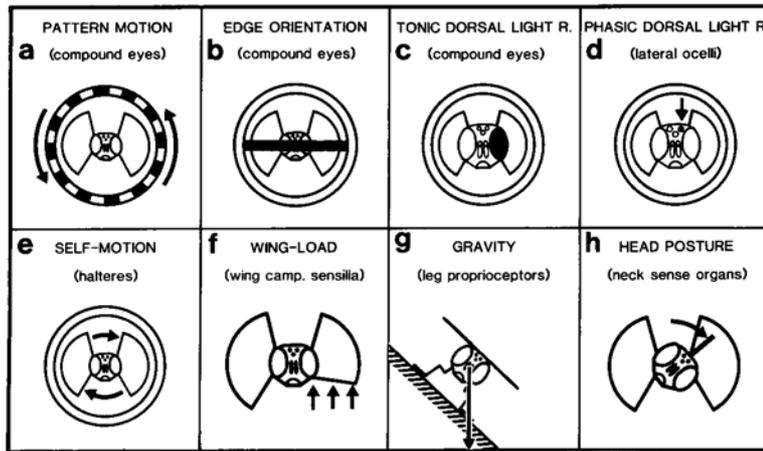


Fig. 2. Sensorische Komponenten der Roll-Wahrnehmung.

Pictogramme illustrieren die Bedingungen zur Isolierung der Teilreaktionen. Vier visuelle (a - d) und vier mechanosensorische Komponenten (e - h) dienen der Kopf-Stabilisierung. Die Schwerkraft wird nur im Lauf, aber nicht im Flug, als Anzeiger für die Vertikale benutzt.

dieser Widerspruch zwischen eng verwandten Gattungen ist zur Zeit noch unaufgeklärt. Die Licht/Rücken-Reaktion (Fig. 2e, d) besteht aus zwei sehr verschiedenen starken Komponenten: die *tonische Licht/Rücken-Reaktion* (Fig. 2c) wird durch einen anhaltenden Unterschied in der mittleren Beleuchtungsstärke der beiden Komplexaugen ausgelöst. Diese Reaktion ist besonders wichtig, da sie im Flug die einzige Informationsquelle ist, die der Fliege ihre absolute Raumlage anzeigt. Die *phasische Licht/Rücken-Reaktion* (Fig. 2d) wird durch transiente Helligkeitsunterschiede im Sehfeld der lateralen Ozellen ausgelöst. Diese Reaktion ist bei Fliegen, im Gegensatz zu Libellen (STANGE & HOWARD 1979) und Heuschrecken (TAYLOR 1981), fast vernachlässigbar.

Unter den mechanosensorischen Komponenten ist die *Eigenbewegungs-Reaktion* (Fig. 2e) besonders wichtig. Sie wird durch die Halteren vermittelt; das sind die zu Schwingkölbchen umgebildeten Hinterflügel der Dipteren, die paarweise als dreiachsiges Drehsinnesorgan wirken, und nach ganz anderen physikalischen Prinzipien arbeiten (PRINGLE 1948; NALBACH & HENGSTENBERG 1986) als die Statorsysteme von Crustaceen und Mollusken (SANDEMAN 1983; BUDELMANN 1990) oder die Bogengänge der Vertebraten (DICHGANS 1983; DIERINGER 1986). Ein *Flügel-Belastungsunterschied* (Fig. 2f), wie er bei Aufrichtung aus einer Schräglage auftreten kann, löst eine transiente Kopf-Rollung in gleicher Richtung aus. Die *Schwerkraft* (Fig. 2g) wird von laufenden Fliegen durch die Belastungsverteilung über die Beine wahrgenommen und zur Kopfstellungsregelung verwendet (HORN & LANG 1978). Im Flug hat die Schwerkraft keinen nachweisbaren Einfluß auf die Kopfstellung von *Calliphora* (HENGSTENBERG & BAYER 1988) oder das Flugdrehmoment von *Musca* (SRINIVASAN 1977). Dies erscheint zweckmäßig, weil jedes Sinnesorgan für Linearbeschleunigungen durch die Zentrifugalkräfte beim Kurvenflug zu Fehlanzeigen gebracht werden könnte. Schließlich hängt die Kopfstellung

auch von richtungsspezifischen *Hals-Sinnesorganen* (Fig. 2h) ab. Es gibt zwei prothorakale Chordotonalorgane, über deren Funktion bisher wenig bekannt ist, und zwei mechanosensorische Haarpolster, die Prosternal-Organen, die die Nick- und Rollstellung des Kopfes messen und regeln (PREUß & HENGSTENBERG 1990) und außerdem das Flugmoment beeinflussen (LISKE 1977).

Die wichtigsten roll-spezifischen Signale werden auch parallel zur Flugsteuerung (Fig. 2a, c, d, h) bzw. zur Regelung der Laufhaltung (Fig. 2a, c, g) benutzt (HENGSTENBERG, in press b)). Eine Beteiligung der übrigen, geeigneten Komponenten ist noch nicht ausreichend geprüft. Aufgrund dieser Parallel-Steuerung erfolgt die Blickstabilisierung also zweistufig.

Einige der in Fig. 2 vorgestellten sensorischen Mechanismen sind auch, mit entsprechend veränderter Richtungsspezifität, an der Regelung der Kopfneigung bzw. Kopfwendung beteiligt sowie an den entsprechenden Körper-Drehreaktionen (HENGSTENBERG, in press b)).

Insgesamt erweist sich also das Raumlage-Regelsystem der Schmeißfliege *Calliphora* als ein hochentwickeltes, ziemlich komplexes Netzwerk zur simultanen Verarbeitung zahlreicher Signale. Warum benutzt *Calliphora* diese Vielfalt von visuellen und mechanosensorischen Mechanismen zur Stabilisierung ihres Kopfes? Bei den ebenfalls bimodal kontrollierten Augenbewegungen von Krabben, Tintenfischen und Wirbeltieren sind die mechanosensorischen Komponenten eher schnell und weniger genau, während die visuellen Komponenten eher langsam, aber dafür präziser sind (DICHGANS 1983; SANDEMAN 1983; DIERINGER 1986; BUDELMANN 1990).

Ist das bei Fliegen ebenso? Hierzu wurde die Kinetik der Kopf-Roll-Reaktion nach einer stufenförmigen Lageänderung geprüft (Fig. 3a-c; 90° bei $2000^\circ/\text{s}$). Wenn die Fliege in optisch strukturierter Umgebung gerollt wird, dreht sie den Kopf nach kurzer Latenz (10 ms) mit hoher Geschwindigkeit ($1200^\circ/\text{s}$) gegen die aufgezwungene Fehlstellung und hält diese Kompensationsstellung, nach einer gewissen Adaptation, für sehr lange Zeit (Fig. 3a). Bei Lageänderung in optisch homogener Umgebung dreht die Fliege ihren Kopf ebenfalls nach kurzer Latenz und relativ schnell ($700^\circ/\text{s}$), aber die Reaktion klingt binnen 5 s vollständig ab (Fig. 3 b). Stufenförmige Verstellung des Musters, hingegen, löst erst nach ca. 30 ms eine Reaktion aus, die langsam ($450^\circ/\text{s}$) bis auf ein Plateau anwächst und sehr lange aufrecht erhalten wird (Fig. 3c). Demnach haben die visuellen und mechanosensorischen Komponenten der Roll-Wahrnehmung von *Calliphora* unterschiedliche, sich gegenseitig ergänzende kinetische Charakteristiken.

Ein ähnliches Bild ergibt sich, wenn die Abhängigkeit der wichtigsten Reaktionskomponenten von der Winkelgeschwindigkeit geprüft wird (Fig. 3d-g; gleichförmige Rollbewegung zwischen $\pm 90^\circ$; Messung der Kopfstellung kurz vor Bewegungsumkehr). Bei Rollung in optisch strukturierter Umgebung reagiert *Calliphora* ziemlich gleichmäßig über einen riesigen Geschwindigkeitsbereich (Fig. 3d; $0^\circ/\text{s} < TV < 5000^\circ/\text{s}$). Die mechanosensorische Wahrnehmung der Eigenbewegung über die Halteren funktioniert erst oberhalb von $TV \approx 50^\circ/\text{s}$, und ist besonders effektiv bei hohen Winkelgeschwindigkeiten (Fig. 3e). Die Musterbewegungsreaktion ist, je nach Raumfrequenz des Musters, bei mittleren Rollge-

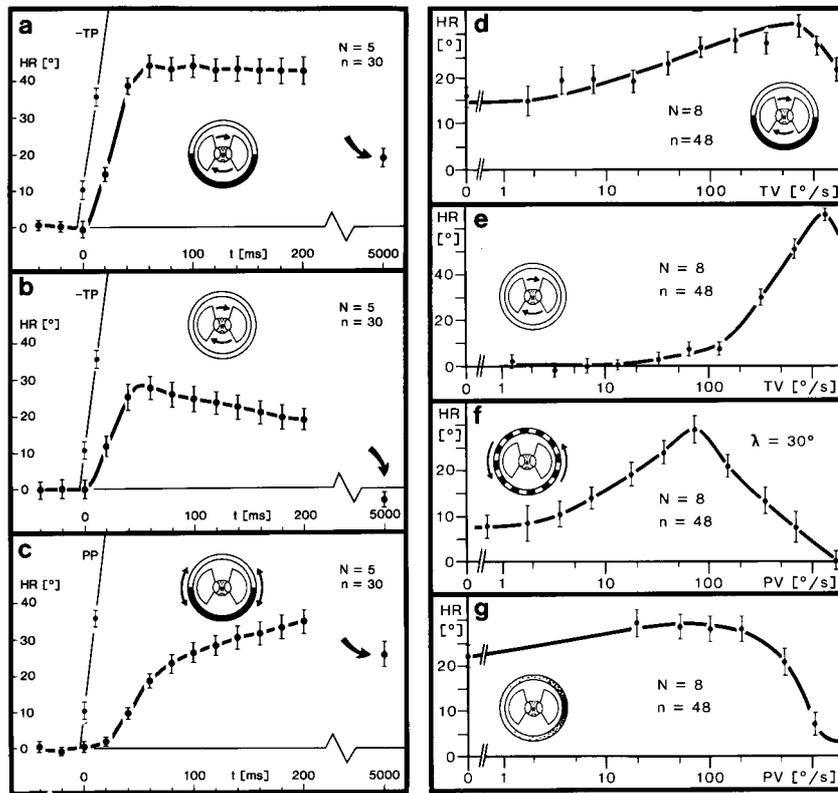


Fig. 3. Kinetik und Dynamik der Teilsysteme.

(a - c) Anfangs- und stationäre Phase (Pfeile) von Kopf-Stellreaktionen nach stufenförmiger Rollung (90° , $2000^\circ/\text{s}$) im Flug. (a) Rollung der Fliege in optisch strukturierter Umgebung; (b) Rollung der Fliege in homogen heller Umgebung; (c) Verstellung des Musters bei unbewegter Fliege. Beachte die unterschiedlichen Latenzzeiten, Anstiegssteilheiten und Reaktionsplateaus (Pfeile).

(d - g) Abhängigkeit der Teilreaktionen von der Winkelgeschwindigkeit gleichförmiger Rollung um $\pm 90^\circ$ im Flug. (d) Zusammengesetzter Reiz durch Bewegung der Fliege in optisch strukturierter Umgebung. (e) Rollung der Fliege in homogen heller Umgebung. (f) Bewegung eines Streifenmusters mit $\lambda = 30^\circ$ räumlicher Wellenlänge um die unbewegte Fliege; (g) Gegenphasige Helligkeitsmodulation im Sehfeld der beiden Augen. Die kompensatorischen Kopfbewegungen sind je nach Geschwindigkeit der Störbewegung in unterschiedlichem Maß durch die verschiedenen sensorischen Komponenten bestimmt.

schwindigkeiten besonders wirksam (Fig. 3 f). Die Licht/Rücken-Reaktion (gemessen durch bewegungsfreie, gegenphasige Helligkeitsmodulation im Sehfeld der beiden Augen) reicht von einer stationär schiefen Helligkeitsverteilung bis zu mäßig schnellen scheinbaren Rollgeschwindigkeiten (Fig. 3g; $0^\circ/\text{s} < \text{PV} < 500^\circ/\text{s}$). Dies verdeutlicht nochmals, daß *Calliphora* nur durch die Licht/Rücken-Reaktion Information über ihre Absolutlage erhält.

Diese Befunde zeigen, daß sich das mechanosensorische System eher zur Wahrnehmung schneller Rollungen eignet, während ganz langsame Bewegungen

ausschließlich visuell wahrgenommen werden. Offenbar ergänzen sich die kinetischen und dynamischen Eigenschaften der sensorischen Teilsysteme gegenseitig gerade so, daß *Calliphora* ihren Kopf bei allen zu erwartenden Störgeschwindigkeiten effektiv stabilisieren kann.

Danksagung

Ich danke N. BAYER für die Durchführung der Experimente, U. BOLZE für die Herstellung der Abbildungen, H. STUMPF für die Schreibarbeiten und Prof. K. GÖTZ für viele hilfreiche Diskussionen.

Literaturverzeichnis

- BUDELMANN, B. U.: The statocysts of squid. In GILBERT, D. L., ADELMAN, W. J., and ARNOLD, I. M. (eds.), *Squid as Experiment Animals*. Plenum Press, New York 1990, 421-439.
- CARPENTER, R. H. S.: *Movement of the Eyes*, 2. edition. Pion Ltd 1988.
- DAVID, C. T.: Visual control of the partition of flight force between lift and thrust in free-flying *Drosophila*. *Nature* 313 (1985), 48-50.
- DICHGANS, J.: Psychophysics of visual vestibular interaction. In: HORN, E. (ed.), *Multimodal Convergences in Sensory Systems*. *Fortschr. Zool.* 28 (1983), 253-260.
- DIERINGER, N.: Vergleichende Neurobiologie von blickstabilisierenden Reflexsystemen bei Wirbeltieren. *Naturwissenschaften* 73 (1986), 299-304.
- HENGSTENBERG, R.: Mechanosensory control of compensatory head roll during flight in the blowfly *Calliphora erythrocephala*. *Meig J. Comp. Physiol. A* 163 (1988), 151-165.
- Stabilizing head/eye movements in the blowfly *Calliphora erythrocephala*. In: BERTHOZ, A., GRAF, W., and VIDAL, P. P. (eds.), *The Head-Neck Sensory-Motor System*. Oxford University Press, New York, in press a).
- Multisensory control in insect oculomotor systems. In: WALLMANN, J., and MILES, F. A. (eds),
- Visual Motion and its Role in the Stabilization of Gaze. *Revs. of Oculomotor Res.* 5 (1991), in press b).
- Visual control of compensatory head roll during flight in the *Calliphora erythrocephala* Meig. in prep.
- and BAYER, N.: Die Bedeutung der Schwerkraft für die Roll-Regelung im Flug bei der Schmeißfliege *Calliphora*. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 81 (1988), 203.
- SANDEMAN, D. C., and HENGSTENBERG, B.: Compensatory head roll in the blowfly *Calliphora* during flight. *Proc. R. Soc. Lond. B* 227 (1986), 455-482.
- HORN, E., and LANG, H. G.: Positional head reflexes and the role of the prosternal organ in the walking fly, *Calliphora erythrocephala*. *J. Comp. Physiol.* 126 (1978), 137-146.
- LAND, M. F.: Head movements and fly vision. In: HORRIDGE, G. A. (ed.), *The Compound Eye and Vision of Insects*. Clarendon Press, Oxford 1975, 469-489.
- LISKE, E.: The influence of head position on the flight behavior of the fly *Calliphora erythrocephala*. *J. Insect Physiol.* 23 (1977), 375-379.
- MILDE, J. J., SEYAN, H. S., and STRAUSFELD, N. J.: The neck motor system of the fly *Calliphora erythrocephala*. II. Sensory organization. *J. Comp. Physiol. A* 160 (1987), 225-238.
- NALBACH, G. and HENGSTENBERG, R.: Die Halteren von *Calliphora* als Drehsinnesorgan. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 79 (1986), 229.
- PREUSS, T. and HENGSTENBERG, R.: The influence of neck sense organs on head position in the blowfly *Calliphora erythrocephala*. In: ELSNER, N., and ROTH, R. (eds.), *Brain, Perception, Cognition*. G. Thieme Verlag, Stuttgart 1990, 78.
- PRINGLE, J. W. S.: The gyroscopic mechanism of halteres of Diptera. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 233 (1948), 347-385.

- SANDEMAN, D. C.: The balance and visual systems of the swimming crab: their morphology and interaction. In: HORN, E. (ed.), *Multimodal Convergences in Sensory Systems*. Fortschr. Zool. **28** (1983), 213 - 230.
- SCHÖNE, H.: *Orientierung im Raum*. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart 1980.
- SRINIVASAN, M. V.: A visually evoked roll response in the housefly. *J. Comp. Physiol.* **119** (1977), 1-14.
- STANGE, G., and HOWARD, J.: An ocellar dorsal light response in a dragonfly. *J. Exp. Biol.* **83** (1979), 351-355.
- STRAUSFELD, N. J., SEYAN, H. S., and MILDE, J. J.: The neck motor system of the fly *Calliphora erythrocephala*. I. Muscles and motor neurons. *J. Comp. Physiol. A* **160** (1987), 205-224.
- Taylor, C. P.: Contribution of compound eyes and ocelli to steering of locusts in flight. I. Behavioural Analysis. *J. exp. Biol.* **93** (1981), 1-18.
- WAGNER, H.: Aspects of the free flight behaviour of houseflies (*Musca domestica*). In: GEWECKE, M., and WENDLER, G. (eds.), *Insect Locomotion*. Paul Parey Verlag, Berlin 1985, 223-232.
- ZEIL, J.: Sexual dimorphism in the visual system of flies: The free flight behaviour of male Bibionidae (Diptera). *J. Comp. Physiol.* **150** (1983), 395-412.

Manuskripteingang: 8. November 1990

Anschrift des Verfassers: Dr. R. HENGSTENBERG, Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik, Spemannstraße 38, D-72076 Tübingen, .