

the same experimental technique as reported in this work the subjective and objective contrast (ratio between the difference and the sum of maximum and minimum luminance levels), respectively, of a sine-wave pattern have been determined. If the contrast ratio, i.e. the ratio between subjective and objective contrast, is plotted as a function of the object contrast for a spatial frequency of 1.74 lines/mm on the retina, the curve in Fig. 11 was obtained (BRYNGDAHL 1964). From this curve it is evident that the contrast ratio is constant and about 1.4 for nearly the whole object contrast region, but shows great deviation, especially at the very lowest object contrasts. However, an average luminance level of only 0.59 cd/m<sup>2</sup> (causing deviation from Fechner's law) was used and thus no direct comparison may be made. From the Mach band measurements [Eq. (18)] a transfer factor of 1.3 is obtained for the same spatial frequency. The agreement with the value of the contrast ratio level in Fig. 11 is striking and possibly not merely accidental.

From this work it is clear that for primary treatment of the Mach band phenomenon it is sufficient to know the properties of the visual system for only the very low frequencies. However, the Mach band effect cannot give any information about the contrast transfer function for medium and high spatial frequencies from subjective photometric comparisons of spatial luminance distributions.

**Acknowledgement.** The author is indebted to Mr. CHRISTER OHLIN for skilled assistance in performing the experiments and in Fourier analyzing the measured data.

**References.** BRYNGDAHL, O.: Eine neue Methode zur Bestimmung der Übertragungseigenschaften des Gesichtssinnes. *Naturwissenschaften* **51**, 177 (1964). — DE MOTT, D.: Direct measures of the retinal image. *J. opt. Soc. Amer.* **49**, 571 (1959). — FLAMANT, F.: Structure de l'image rétinienne. *Rev. opt.* **34**, 433 (1954). — GRANIT, R.: Receptors and sensory perception, chaps. 1 and 8. New Haven: Yale University Press 1955. — HARTLINE, H. K., and F. RATLIFF: Spatial summation of inhibitory influences in the eye of Limulus, and the mutual interaction of receptor units. *J. gen. Physiol.* **41**, 1049 (1958). — KEESEY, Ü. T., and L. A. RIGGS: Visibility of Mach bands with imposed motions of the retinal image. *J. opt. Soc. Amer.* **52**, 719 (1962). — KRAUSKOPF, J.: Light distribution in human retinal images. *J. opt. Soc. Amer.* **52**, 1046 (1962). — LOWRY, E. M., and J. J. DE PALMA: Sine-wave response of the visual system. I. The Mach phenomenon. *J. opt. Soc. Amer.* **51**, 740 (1961). — MARIMONT, R. B.: Linearity and the Mach phenomenon. *J. opt. Soc. Amer.* **53**, 400 (1963). — MENZEL, E.: Der Gesichtssinn als linearer Übertragungskanal und die Machschen Streifen. *Naturwissenschaften* **46**, 316 (1959). — OOUÉ, S.: Response function of the eye. *J. appl. Phys. (Japan)* **28**, 531 (1959). — RATLIFF, F., W. H. MILLER, and H. K. HARTLINE: Neural interaction in the eye and the integration of receptor activity. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **74**, 210 (1958). — RIGGS, L. A., F. RATLIFF, and Ü. T. KEESEY: Appearance of Mach bands with a motionless retinal image. *J. opt. Soc. Amer.* **51**, 702 (1961). — SCHADÉ, O. H.: Optical and photoelectric analog of the eye. *J. opt. Soc. Amer.* **46**, 721 (1956). — WESTHEIMER, G., and F. W. CAMPBELL: Light distribution in the image formed by the living human eye. *J. opt. Soc. Amer.* **52**, 1040 (1962).

## Optomotorische Untersuchung des visuellen Systems einiger Augenmutanten der Fruchtfliege *Drosophila*

Von KARL GEORG GÖTZ

Aus dem Max-Planck-Institut für Biologie in Tübingen (Abteilung REICHARDT)

Mit 20 Textabbildungen

(Eingegangen am 11. Februar 1964)

**Summary.** The optical properties of the compound eye of *Drosophila* have been analysed using the optomotor reactions of flies with normal and mutant eye pigmentation. The stimulus was provided by cylindrical patterns with different periodic intensity distributions rotating at different speeds. The response consists of a torque about the vertical axis and was recorded under conditions of fixed flight. (Maximum reaction is about 0.04 dyn · cm). The transfer characteristics of the optical system are determined by the inter-ommatidial angle  $\Delta\varphi$ , influencing the resolving power and by the width of the visual field of single ommatidia  $\Delta\varrho$ , influencing the response at high spatial frequencies. The values  $\Delta\varphi = 4.6^\circ$  and  $\Delta\varrho = 3.5^\circ$  are obtained from stimulus-response experiments with *Drosophila*. They are independent of the presence of screening pigments. Differences in the response of flies with strong (+, *se*), weak (*w<sup>a</sup>*), and missing (*w*) pigmentation can be explained by the increased amount of scattered light in the pigment-deficient eyes. The overall intensities in the equally illuminated receptors are expected to be in the ratio 1:1:8:25, respectively. The perception of motion depends only on the temporal, not on the spatial phase relations between periodic intensity variations in neighbouring ommatidia. Therefore the inhomogeneous distribution of the inter-ommatidial angle  $\Delta\varphi$  changes the resolving power in different parts of the eye without changing the response to motion. Different simultaneous stimuli of equal strength in different parts of the eye are averaged in the perceptive system of *Drosophila* according to the number of ommatidia in these parts.

### 1. Das visuelle System von *Drosophila melanogaster*

Die Untersuchungen der Reaktionen eines Versuchstiers auf definiert vorgegebene Reize ermöglicht Rückschlüsse auf die Arbeitsweise der beteiligten Sinnes-

organe, des Zentralnervensystems und der Effektoren. Bei optomotorischen Untersuchungen dieser Art bietet man dem visuellen System des Tiers — gewöhnlich durch eine rotierende Streifenzyklinderumgebung (Abb. 7) — ein bewegtes Helligkeitsmuster. Das Tier wird hierdurch zu einer Wendereaktion veranlaßt, deren Stärke und Richtung beobachtet oder gemessen werden kann.

Abb. 1 veranschaulicht am Beispiel der Fruchtfliege *Drosophila melanogaster*, wie sich die Beziehungen zwischen Bewegungsreiz und Wendereaktion aus den Übertragungseigenschaften des rezeptiven, des perzeptiven und des motorischen Systems zusammensetzen.

Das rezeptive System umfaßt zwei Facettenaugen mit je etwa 700 Ommatidien in hexagonaler Anordnung (Abb. 2). Jedes Ommatidium hat sein eigenes optisches System (Abb. 1a), bestehend aus einer Corneallinse von ca. 17  $\mu$  Durchmesser mit anschließendem Pseudokonius. Schirmpigmente in den Randzellen behindern das Eindringen von Seitenlicht und verleihen dem Auge seine charakteristische Färbung (Abb. 1b). Zahlreiche *Drosophila*-Rassen unterscheiden sich in der Zusammensetzung und Konzentration dieser Pigmente. Die vorliegenden Untersuchungen wurden am Wildtyp (+) sowie an den Mutanten *sepia*, *white-apricot* und *white* mit starker (*se*), schwacher (*w<sup>a</sup>*) und

fehlender (*w*) Schirmpigmentierung durchgeführt. Die Umsetzung der Lichtsignale in Generatorpotentiale erfolgt in den sieben Retinulazellen, deren Rhabdomere sich in der Achse des Ommatidiums zum Rhabdom (Abb. 1c) vereinigen.

Das *perzeptive* System erhält durch  $2 \times 700 \times 7 \approx 10000$  Eingänge aus dem rezeptiven System Informa-

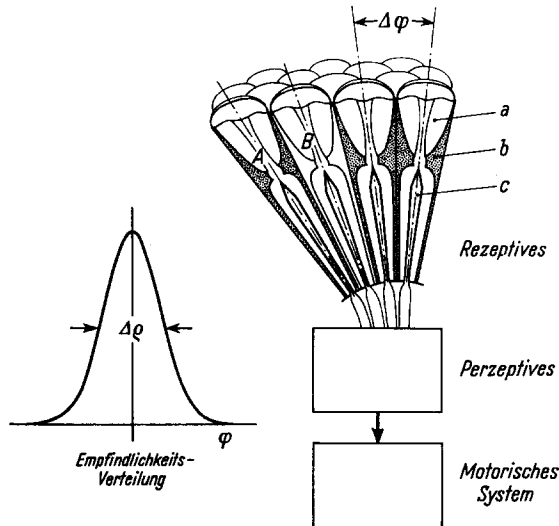


Abb. 1. Visuelles System von *Drosophila*, halbschematischer Ausschnitt. (a) Optisches System, (b) Schirmpigment, (c) Rhabdom eines Ommatidiums. (A) Asymmetrisches Randommatidium. (B) Schirmpigmentfreies Ommatidium der Mutante *white*. Das Facettenraster ist charakterisiert durch den Divergenzwinkel  $\Delta\varphi$  zwischen den optischen Achsen benachbarter Ommatidien und die Halbwertsbreite der räumlichen Lichtempfindlichkeits-Verteilungsfunktion einzelner Ommatidien, dem sogenannten Öffnungswinkel  $\Delta\varphi$  (Bild links)



Abb. 2. Vorderansicht der Fruchtfliege *Drosophila melanogaster* ♀+. Jedes Auge enthält ca. 700 Ommatidien in hexagonaler Anordnung. Kopf und Thorax wurden durch ein elektrisches Impulsschmelzverfahren an einem V-förmigen Bügel aus 0,05 mm-Silberdraht fixiert, dessen Schenkel am oberen Bildrand teilweise sichtbar sind

tionen über die bewegte Umwelt. Es umfaßt alle Bereiche des Zentralnervensystems, in denen diese Information ausgewertet und zu Steuersignalen verdichtet wird.

Das *motorische* System setzt diese Steuersignale um in eine Veränderung der Beinmotorik des kriechenden oder der Flügelbewegung des fliegenden Insekts, wodurch die entsprechenden Wendereaktionen ausgelöst werden.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit den Übertragungseigenschaften des rezeptiven Systems von *Drosophila* und soll die Grundlagen für eine optomotorische Analyse des perzeptiven Systems bereitstellen.

Von der umfangreichen Literatur über das visuelle System von *Drosophila* seien hier neben der Monographie von DEMEREC (1950) die Arbeiten über die Ultrastruktur der Ommatidien von FERNÁNDEZ-MORÁN (1958), WADDINGTON u. a. (1960) und WOLKEN (1963) angegeben. Untersuchungen über die Pigmentzusammensetzung wurden u. a. von JOHANNSEN (1924), EPHRUSSI (1945), WALD u. ALLEN (1946) sowie VISCONTINI (1960), über die Pigmentverteilung von NOLTE (1950) durchgeführt. Die Struktur des Zentralnervensystems wird in den Arbeiten von HERTWECK (1931) und POWER (1943) behandelt.

## 2. Methodik

Das rezeptive System eines frei beweglichen Insekts kann lediglich die Differenz von Musterbewegung und Eigenbewegung aufnehmen und übertragen. Bei optomotorischen Untersuchungen wird daher zweckmäßig die Eigenbewegung unterdrückt und so eine Rückwirkung der Wendereaktion auf den Bewegungsreiz verhindert (Prinzip des offenen Regelkreises). Geeignete Versuchsanordnungen wurden zuerst von HASSENSTEIN (1951) und MITTELSTAEDT (1951) beschrieben. Zur Kompensation und Registrierung der axialen Drehmomente fixiert fliegender *Drosophilae* wurde eine Methode angewendet, die bereits von KUNZE (1961) an *Apis* sowie von FERMI u. REICHARDT (1963) an *Musca* erfolgreich erprobt wurde, und an deren Entwicklung und Weiterentwicklung H. WENKING entscheidenden Anteil hat.

Abb. 3 veranschaulicht das Prinzip des verwendeten *Drehmomentkompensators*. Das axiale Drehmoment  $R$  eines fixiert fliegenden Insekts wird mechanisch auf ein System aus zwei hintereinandergeschalteten Drehspulen übertragen, die über eine reibungslose Spannbandaufhängung mit den Bauelementen Abb. 3, links verbunden sind. Infolge der Auslenkung des Systems aus seiner Ruhelage wird die untere Spule von den Feldlinien eines hochfrequenten Magnetfelds durchsetzt. Die induzierte Signalspannung, deren Phasenlage zur Felderregung mit der Drehrichtung wechselt, wird über einen Trennpaß abgegriffen, verstärkt und phasenabhängig gleichgerichtet. Der Gleichrichter liefert einen Ausgangsstrom mit drehrichtungsabhängigem Vorzeichen, der dem Drehspulensystem ebenfalls über die Spannbandaufhängung zugeführt wird. Dieser Kompensationsstrom erzeugt im oberen Permanentmagnetfeld ein Rückstellmoment, das in eingeschwungenem Zustand annähernd  $-R$  beträgt. Bei hinreichend hoher Zwischenverstärkung ist die Regelabweichung und damit die Auslenkung des Systems so gering, daß der registrierbare Kompensationsstrom als Maß für Größe und Vorzeichen des Drehmoments  $R$  verwendet werden kann. Bei sehr kleinen Drehmomenten läßt sich die Empfindlichkeit erheblich steigern, wenn man nur einen Teil des registrierten Kompensationsstroms in das Spulensystem zurückführt. Durch ein Vorhaltglied im Regelkreis können die dynamischen Eigenschaften des Kompensators verbessert werden. Das verwendete Drehspulensystem entspricht mit einem Gesamtgewicht von 3 g den geringen Leistungen der Versuchstiere. Es wurde zwischen 9  $\mu$  starken PtNi-Bändern aufgespannt und konnte zum Anbringen der Fliegen arretiert werden. Das Eichdiagramm Abb. 4 zeigt die Beziehungen zwischen axialem Drehmoment, Kompensationsstrom und Auslenkwinkel bei einem Rückführverhältnis von 0,1. Drehmomente von  $10^{-3}$  dyn · cm konnten noch einwandfrei registriert werden. Die maximale Wendereaktion von *Drosophila* beträgt etwa 0,04 dyn · cm (entsprechend einem Gewicht von 40  $\mu$ g an einem Hebel von 1 cm). Das ist etwa 1/50 des maximalen Drehmoments der Stubenfliege *Musca*, bzw. 1/500 des entsprechenden Drehmoments der Biene *Apis*.

Zur Fixierung von Kopf und Thorax der Versuchstiere am Drehspulensystem wurde ein *Impulsschmelzverfahren* entwickelt, bei dem ein V-förmiger Bügel aus Silberdraht von 0,05 mm  $\varnothing$  durch einen Stromimpuls für sehr kurze Zeit erhitzt wird. Zunächst schmilzt man wenige  $\mu$ g einer Colophonium-Wachsmischung am Knick des Bügels an. Mit diesem Klebemittel

wird der Bügel selbst durch einen zweiten Stromimpuls an Kopf und Thorax des CO<sub>2</sub>-betäubten Tiers befestigt (Abb. 2). Obwohl die Versuchstiere nur etwa 1 mg wiegen, können sie mit dem Bügel frei herumfliegen. Im Experiment ist das Tier an seinem Bügel in einer Klammer am unteren Ende des Drehsystems eingespannt (Abb. 3).

Zur Reizgebung wurden die Versuchstiere von einem opaken Plexiglaszylinder mit auswechselbarem Streifenmuster umgeben (Abb. 7), dessen Winkelgeschwindigkeit im Bereich 0,042–4600°/sec veränderlich war. Die Beleuchtung erfolgte von außen durch ringförmige Leuchtstoffröhren in stabilisiertem Gleichstrombetrieb. Die Leuchtdichte betrug in allen Versuchen etwa 1000 Apostilb. Für die Ringleuchten wird eine Farbtemperatur von 4200° K angegeben.

Bei jeder Einzelbestimmung wurde die optomotorische Reaktion während einer Flugzeit von mindestens 2 min registriert. Zur Ausschaltung von Reaktionsunsymmetrien wurde die Drehrichtung des Streifenzylinders im Verlauf des Versuchs gewechselt und die halbe Differenz der beiden planimetrisch ermittelten Durchschnittswerte als Reaktion  $R$  in dyn·cm angegeben. Zur Mittelwertbildung über Einzelbestimmungen an verschiedenen Fliegen wurden die relativen Schwankungen der registrierten Drehmomente, die Registrierdauer und die Konstanz der Flugeigenschaften bewertet und die Reaktionen mit entsprechenden Gewichten 1 bis 5 versehen. Keine der gemessenen Reaktionen ist von der Mittelwertbildung ausgeschlossen worden. Die Ergebnisse enthalten ausnahmslos Absolutwerte der Einzelreaktionen; Normierungen wurden nicht vorgenommen. Für die vorliegenden Untersuchungen wurden etwa 1000 weibliche *Drosophila* fixiert. 250 von ihnen zeigten unter Versuchsbedingungen die nötige Ausdauer und ermöglichten insgesamt 2400 Einzelbestimmungen. Sämtliche Ergebnisse wurden in der Gesamtauswertung verwendet.

Weitere methodische Einzelheiten finden sich in den genannten Arbeiten von HASSENSTEIN (1951–1959), KUNZE (1961) sowie FERMI u. REICHARDT (1963). Das Bewegungssehen wird in einer Monographie von KÜHN (1919) eingehend behandelt. Beobachtungen der optomotorischen Reaktionen von *Drosophila* sind in den Arbeiten von HECHT u. WALD (1934), v. GAVEL (1939) und KALMUS (1943, 1949) enthalten.

### 3. Allgemeine Beziehungen zwischen Bewegungsreiz und Wendereaktion

Im Streifenzylinderexperiment (Abb. 7) sei das periodische Helligkeitsmuster gekennzeichnet durch die Grundwellenlänge  $\lambda$  (im Winkelmaß) sowie durch die mittlere Lichtintensität  $\bar{I}$  und den Modulationsgrad  $m$ . Letztere ergeben sich aus den Extremwerten der Helligkeitsverteilung, die das Muster innerhalb einer Periode annimmt:

$$\bar{I} = \frac{I_{\max} + I_{\min}}{2}; \quad m = \frac{I_{\max} - I_{\min}}{2\bar{I}}. \quad (1)$$

Wird das Muster mit der Winkelgeschwindigkeit  $w$  um das fixiert fliegende Insekt bewegt, so ist die Wendereaktion  $R$  ein axiales Drehmoment, gemessen in dyn·cm, das von allen diesen Parametern abhängt

$$R(\lambda; w; \bar{I}; m). \quad (2)$$

Aus den Untersuchungen am Rüsselkäfer *Chlorophanus* (HASSENSTEIN, REICHARDT, VARJÚ 1951–1962), der Biene *Apis* (KUNZE 1961) und der Fliege *Musca* (GAFFRON 1934) (FERMI u. REICHARDT 1963) geht hervor, daß die Wendereaktion dieser Insekten bei hinreichend weitem, endlichem Streifenmuster

$$\lambda > 2 \Delta\varphi; \quad \lambda \gg \Delta\varphi \quad (3)$$

von  $\bar{I}$ ,  $m$  und dem Verhältnis  $w/\lambda$  bestimmt wird. Die Kontrastfrequenz  $w/\lambda$  entspricht der Zahl der Hell-

Dunkel-Perioden, die in der Zeiteinheit das Sehfeld eines Ommatidiums passieren. Die Stärke der Reaktion von *Chlorophanus* und *Apis* ist unter den genannten Bedingungen zusätzlich von einem dimensionslosen Faktor  $0 < g(\lambda) \leq +1$  abhängig. Allgemein gilt

$$R = f\left(\frac{w}{\lambda}; \bar{I}; m\right) g(\lambda). \quad (4)$$

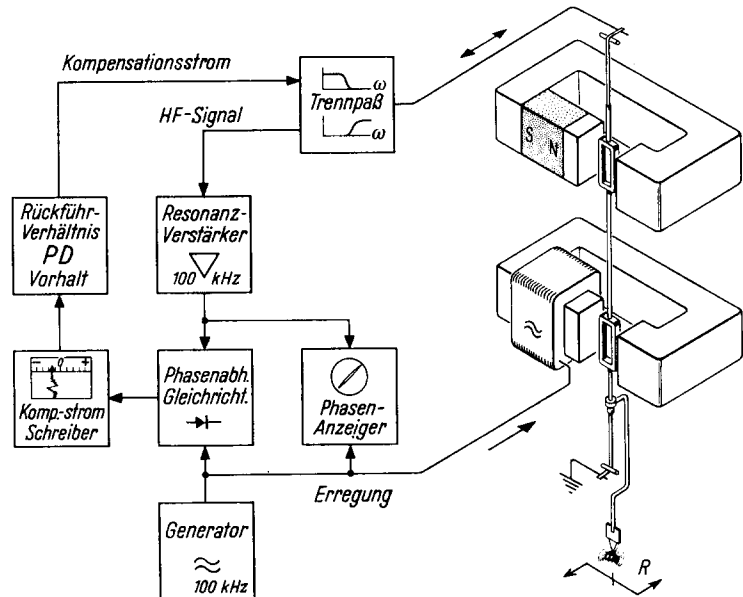


Abb. 3. Blockdiagramm des Drehmomentkompensators zur quantitativen Registrierung der Wendereaktionen fixiert fliegender *Drosophilae* (vgl. Text)

Der Drehsinn der Reaktion stimmt mit der Bewegungsrichtung des Musters überein. Diese positive Wendetendenz ermöglicht den Insekten eine gerichtete Fortbewegung in ruhender Umgebung. Die umfassende

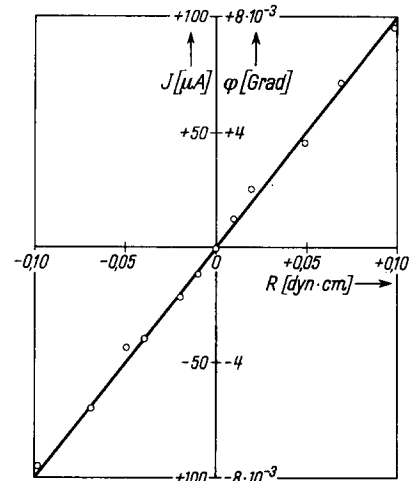


Abb. 4. Eichdiagramm des Drehmomentkompensators bei einem Rückführverhältnis von 0,1. Kompensationsstrom  $J$  und Auslenkwinkel  $\varphi$  sind dem vorgegebenen Drehmoment  $R$  proportional. Wird ein größerer Anteil des registrierten Kompensationsstroms in das Spulensystem zurückgeführt, so hat die entsprechende Eichgerade eine geringere Steigung

Analyse der Beziehungen zwischen den optischen Eingangsgrößen in der Rezeptorebene und der optomotorischen Reaktion hat ergeben, daß das Bewegungssehen von *Chlorophanus* auf der Korrelation der Signale nahe benachbarter Ommatidien beruht (REICHARDT, VARJÚ 1957–1962).

Bei der Abbildung eines bewegten periodischen Musters erzeugt das Facettenauge in der Rezeptorebene eine zeitlich veränderliche Intensitätsverteilung.

Diese Verteilung entspricht nicht mehr den Parametern  $w$ ,  $\lambda$  und  $m$  des vorgegebenen Musters, sobald die Grundwellenlänge  $\lambda$  die Grenzen der Ungleichungen (3) unterschreitet. Die Reizumwandlung im optischen System hat zwei Ursachen, die im folgenden näher untersucht werden sollen:

1. Der Divergenzwinkel zwischen den optischen Achsen benachbarter Ommatidien  $\Delta\varphi$  (Abb. 1) bestimmt als „Rasterkonstante“ die Auflösungsgrenze des Facettenrasters. Die Rasterung periodischer Strukturen unterhalb der Auflösungsgrenze erzeugt in der Receptorebene *geometrische Interferenz-Muster* mit

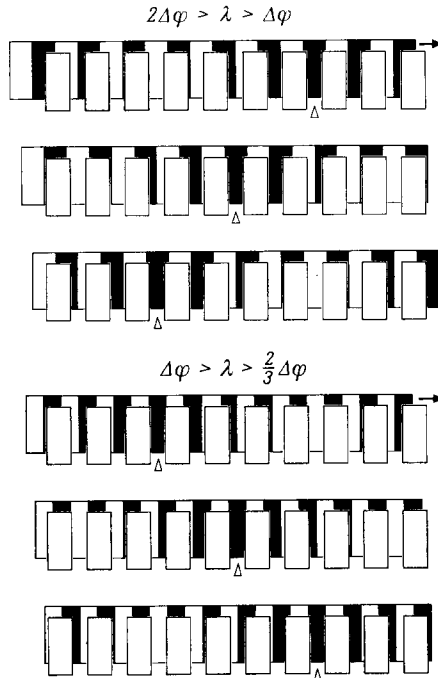


Abb. 5. Zwei einfache Beispiele geometrischer Interferenz bei Rasterung periodischer Muster. Die Grundwellenlänge  $\lambda$  beider Streifenmuster liegt unterhalb der Auflösungsgrenze  $2\Delta\varphi$  des Schlitzrasters mit der Gitterkonstanten  $\Delta\varphi$ . Folglich enthalten die gerasterten Muster langwellige Komponenten  $\lambda_i$ , die sich in den gewählten Beispielen gerade über die gesamte Rasterbreite erstrecken. Die Verschiebung der Muster um eine halbe Grundwellenlänge  $\lambda$  ist in drei aufeinanderfolgenden Stadien dargestellt. Ihr entspricht eine Verschiebung der Hauptkomponente des Rasterbildes um eine halbe Wellenlänge  $\lambda_i$ , d.h. die Kontrastfrequenzen von Muster und Rasterbild stimmen entsprechend Gl. (7) überein. Die Bewegung des Rasterbildes ist dagegen der Musterbewegung im oberen Beispiel entgegengerichtet, im unteren Beispiel gleichgerichtet.

wechselnder Bewegungsrichtung, deren Grundwellenlänge  $\lambda_i$  und Geschwindigkeit  $w_i$  nicht mehr mit den Werten  $\lambda$  und  $w$  des vorgegebenen Musters übereinstimmen (Abschnitt 4).

2. Der Öffnungswinkel  $\Delta\varphi$  — definiert als Halbwertsbreite der Empfindlichkeitsverteilung (Abb. 1) — ist ein Maß für die räumliche Ausdehnung des Lichteinzugsbereichs eines Einzelommatidiums. Die Mittelung des Receptors über Helligkeitsunterschiede des Musters in diesem Raumwinkelbereich führt zu einer allgemeinen *Kontrastverminderung* durch das rezeptive System. Das Verhältnis des übertragenen zum vorgegebenen Modulationsgrad  $m_a/m_e$  wird um so kleiner, je kleiner die Musterwellenlänge  $\lambda$  im Vergleich zu  $\Delta\varphi$  ist. Unterschreitet der übertragene Kontrast  $m_a$  bei  $\lambda^*$  eine kritische Schwelle seiner Wirksamkeit im visuellen System, dann steht zu erwarten, daß die optomotorische Reaktion für alle  $\lambda \leq \lambda^*$  verschwindet (Abschnitt 8).

#### 4. Geometrische Interferenz im Facettenraster

Grundwellenlänge  $\lambda$  und Bewegung  $w$  eines periodischen Musters können durch ein periodisches Raster mit der Rasterkonstanten  $\Delta\varphi$  nur dann vollständig übertragen werden, wenn sich  $\lambda$  über den Winkelbereich  $> 2\Delta\varphi$ , d.h. über mehr als zwei Rasterpunkte, erstreckt. Das Spektrum der räumlichen Frequenzen eines Musters mit einer Grundwellenlänge *unterhalb* der Auflösungsgrenze

$$\lambda = 2\Delta\varphi \quad (5)$$

enthält dagegen nach Rasterung langwellige Komponenten  $\lambda_i \geq 2\Delta\varphi$ , die in der Receptorebene wirksam werden. Die vollständige Behandlung der geometrischen Interferenz läuft auf eine Bestimmung von  $\lambda_i$ , der Geschwindigkeit  $w_i$  und der Bewegungsrichtung aller dieser Komponenten hinaus. Je nachdem, ob die Bewegungsrichtung wirksamer Komponenten der Musterbewegung gleichgerichtet oder entgegengerichtet ist, erwartet man positive oder negative Folgeaktionen.

Die *Hauptkomponente* des Interferenzmusters entsteht bei Rasterung der *Mustergrundwelle*. Es läßt sich zeigen, daß  $\lambda_i$ ,  $w_i$  und die Bewegungsrichtung dieser Komponente allein durch das Verhältnis  $\Delta\varphi/\lambda$  bestimmt wird.

1. Das *Vorzeichen der Bewegungsrichtung* ist demnach von der Mustergeschwindigkeit  $w$  unabhängig.

2. Die Bewegungsrichtung der Hauptkomponente ist immer dann undefiniert, wenn die Grundwellenlänge gerade im Winkelbereich zweier Ommatidien periodisch ist. Entsprechend lautet die Bedingung für die erwarteten *Nullstellen* der Reaktion auf die Grundwelle des bewegten Musters  $n\lambda_n = 2\Delta\varphi$  mit  $n = 0; 1; 2; \dots$

3. *Vorzeichen und Nullstellen* dieser Reaktion lassen sich durch die periodische Interferenzfunktion

$$g(\lambda; \Delta\varphi) = \sin \frac{2\pi \Delta\varphi}{\lambda} \quad (6)$$

beschreiben (vgl. Abb. 15).

4. Obwohl die  $\lambda_i$  und  $w_i$  zwischen je zwei Nullstellen die mustereigenen Werte  $\lambda$  und  $w$  erheblich übersteigen, besteht Übereinstimmung zwischen den *Kontrastfrequenzen* homologer räumlicher Wellen von Muster und Rasterbild.

$$\frac{w_i}{\lambda_i} = \frac{w}{\lambda} \quad (7)$$

In jedem Bildpunkt des Rasters entspricht ferner die mittlere Intensität  $\bar{I}$  und der Modulationsgrad  $m$  dem bewegten periodischen Muster.

5. Unter den in Abschnitt 8 behandelten Bedingungen für die Empfindlichkeitsverteilungsfunktion einer Rastereinheit ist weder die Größe des *Öffnungswinkels*  $\Delta\varphi$  noch die Gesamtempfindlichkeit von Einfluß auf die angeführten Interferenzbeziehungen.

Zur Veranschaulichung dieser Beziehungen ist in Abb. 5 der geometrische Interferenzeffekt bei Rasterung periodischer Streifenmuster dargestellt. Die ausführliche Abhandlung der geometrischen Interferenz in einer späteren Arbeit ist vorgesehen.

#### 5. Die Bedeutung der Kontrastfrequenz für das Bewegungssehen von *Drosophila*

Abb. 6 enthält einen Überblick über die  $w; \lambda$ -Bereiche, in denen bewegte periodische Streifenmuster

beim Wildtyp (+) sowie den drei Augenmutanten *sepia* (*se*), *white-apricot* (*w<sup>a</sup>*) und *white* (*w*) optomotorische Reaktionen hervorrufen. Die gestrichelten Linien gleichen Drehmoments umschließen Gebiete, in denen die positive Mitreaktion oder die negative Gegenreaktion den Betrag  $0,01 \text{ dyn} \cdot \text{cm}$  überschreitet und Werte bis maximal etwa  $0,04 \text{ dyn} \cdot \text{cm}$  annimmt.

Die Reaktion der vier untersuchten Rassen mit verschiedenem Schirmpigmentgehalt weist übereinstimmend bei einer Mustergrundwellenlänge von etwa  $9,2^\circ$  im gesamten wirksamen Geschwindigkeitsbereich eine Nullstelle auf. Die Reaktion wechselt ihr Vorzeichen, sobald  $\lambda$  die Nullstelle überschreitet. Der Vorzeichenwechsel entspricht der charakteristischen Laufrichtungsumkehr des Interferenzmusters (Abb. 5) und entfällt lediglich beim unpigmentierten Stamm *w*, dessen Nullstelle gerade am Rande des optomotorisch wirksamen Bereichs liegt.

Durch Vergleich mit den Beziehungen in Abschnitt 4 läßt sich nachweisen, daß die Nullstelle bei  $9,2^\circ$  als Folge der geometrischen Interferenz bei Rasterung des periodischen Musters entsteht und speziell der 1. Nullstellenbedingung

$$\lambda_1 = 2\Delta\varphi \quad (8)$$

zugeordnet ist.

1. Die geforderte Unabhängigkeit der Nullstelle von der Mustergeschwindigkeit *w* (Abschnitt 4; 1) ist sehr genau erfüllt.

2. Die Lage der Nullstelle ändert sich nicht, wenn bei gleichbleibendem Facettenraster die optischen Eigenschaften der Rastereinheiten durch verschieden hohen Schirmpigmentgehalt verändert werden (Abschnitt 4; 5).

3. Aus der Richtung des Vorzeichenwechsels an der Nullstelle (Übergang von Gegenreaktion zu Mitreaktion bei zunehmendem  $\lambda$ ) folgt nach Abschnitt 4; 2–3, daß bei  $9,2^\circ$  eine „ungerade“ Nullstelle der Form

$$\lambda_n = \frac{2\Delta\varphi}{n} \quad \text{mit} \quad n = 1; 3; 5 \dots$$

vorliegen muß. Wäre  $n > 1$ , so müßte oberhalb  $9,2^\circ$  mindestens ein weiteres Gebiet negativer Reaktionen zwischen dem Nullstellenpaar

$$\lambda_{n-2} = \frac{2\Delta\varphi}{n-2}; \quad \lambda_{n-1} = \frac{2\Delta\varphi}{n-1}$$

existieren (z. B. für  $n = 3$  zwischen  $27,6^\circ$  und  $13,8^\circ$  — Anzahl und Dichte dieser Gebiete wachsen mit steigender Ordnungszahl  $n$ ). Das ist ersichtlich nicht der Fall. Also hat die Nullstelle entsprechend Gl. (8) die Ordnungszahl 1.

4. Mit  $\lambda_1 = 9,2^\circ$  erhält man nach Gl. (8) die Rasterkonstante  $\Delta\varphi = 4,6^\circ$ . Dieser Wert entspricht dem mittleren Divergenzwinkel zwischen den Achsen benachbarter Ommatidien, den HECHT u. WALD (1934) und v. GAVEL (1939) durch Ausmessen von Augenschnitten erhalten haben (Abschnitt 7).

Obwohl die angeführten Interferenzeffekte ausschließlich auf den Rastereigenschaften des *rezeptiven* Systems beruhen, ermöglichen die gewonnenen Zusammenhänge auch eine Untersuchung allgemeiner Eigenschaften des *perzeptiven* Systems, deren Kenntnis für die Analyse des Bewegungssehens wichtig ist.

Eine erste Anwendung ergibt sich bei der Frage nach der Bedeutung der *Kontrastfrequenz* für die Bewegungsperzeption von *Drosophila*: Wie bereits erwähnt, enthält die allgemeine Reaktionsfunktion (2) der bisher untersuchten Insekten — sofern keine Reizumwandlung durch das optische System erfolgt (3) — die Mustervariablen *w* und  $\lambda$  in der Form  $f(w/\lambda)g(\lambda)$ . Bestimmt man für eine Reihe von Streifenmustern mit verschiedener Grundwellenlänge  $\lambda$  jeweils die *Lage* des *Maximums* der Reaktion  $R(w)$  im  $w/\lambda$ -Diagramm, so sollte sich auf Grund der Funktionsstruktur eine Verbindungsgerade der Steigung  $w/\lambda = \text{const.}$  ergeben.

Dieses Kriterium ist in den genannten Fällen aber nur näherungsweise erfüllt. Das periodische Streifenmuster enthält nämlich neben der dominierenden Grundwellenlänge einmal die kürzeren *Oberwellen*  $\lambda/3; \lambda/5; \lambda/7; \dots$  deren Anteile an der Gesamtreaktion vom übertragenen Modulationsgrad  $m_m$  abhängen. Wegen der Kontrastverminderung (Abschnitt 3; 2) wird das Verhältnis dieser Anteile zueinander — und damit die Gesamtreaktion — zusätzlich von  $\lambda$  abhängig. Durch periodisch bei jeder Zylinderumdrehung wiederkehrende Teilungsfehler, Stoßstellen usw. enthält das Muster außerdem längere *Teilungsfehlerwellen*, deren Wellenlänge  $\lambda_F \leq 360^\circ$  praktisch von  $\lambda$  unabhängig ist und deren wirksamer Modulationsgrad mit der Güte der Muster verschieden ausfällt. Der mittlere Reaktionsbeitrag der Teilungsfehlerkomponenten ist nur von *w* abhängig. Oberwellen und Teilungsfehlerwellen verursachen eine gewisse Unsicherheit beim Nachweis einer Funktionsstruktur Gl. (4), da die meßbare Gesamtreaktion  $R(w; \lambda)$  nicht immer vollständig durch die Beziehung  $f(w/\lambda) \times g(\lambda)$  bestimmt ist.

Zur Ermittlung der Funktionsstruktur der optomotorischen Reaktion von *Drosophila* sind in den  $w/\lambda$ -Diagrammen der vier untersuchten Rassen Abb. 6 für eine Reihe von Streifenmustern mit verschiedener Grundwellenlänge jeweils die Orte der Maxima (•) bzw. Minima (○) der gemessenen Reaktionskurven  $R(w)$  angegeben. Im Bereich  $\lambda > 9,2^\circ$  wird die Lage der Maxima durch die eingezeichneten Geraden der Steigung  $w/\lambda = \text{const.}$  hinreichend gut wiedergegeben. Die Steigung beträgt  $\approx 1 \text{ Hz}$  und ist von der Pigmentierung unabhängig. Dagegen gibt es im Bereich  $\lambda < 9,2^\circ$  bei den stark pigmentierten Rassen + und *se* weitere Maxima, die von dieser Gesetzmäßigkeit deutlich abweichen. Die Ursachen dieser Abweichungen werden an späterer Stelle im Zusammenhang mit der *Kontrastverminderung* im rezeptiven System bei kleinen Musterwellenlängen behandelt (Abschnitt 9). Sofern keine Reizumwandlung durch das optische System erfolgt, ist die Reaktionsfunktion der vier untersuchten *Drosophila*-Stämme offenbar vom Typ  $f(w/\lambda)g(\lambda)$ .

Dieses Ergebnis läßt sich kritisch prüfen, wenn man die Eigenschaften der geometrischen Interferenz an der 1. Nullstelle in die Untersuchung einbezieht. Wie Abb. 6 zeigt, geben die eingezeichneten Geraden  $w/\lambda = \text{const.}$  auch noch die Lage der *Minima* im Bereich der Gegenreaktion  $4,6^\circ < \lambda < 9,2^\circ$  recht gut wieder. Dabei wird die Gegenreaktion in diesem Gebiet nachweislich von Rasterbildkomponenten erzeugt, deren Parameter  $\lambda_i$  und  $w_i$  die mustereigenen Werte  $\lambda$  und *w* erheblich übersteigen (Abschnitt 4; 4) und im Grenzfall sogar unendlich werden:

$$\lim_{\lambda \rightarrow 4,6^\circ} \lambda_i = \infty; \quad \lim_{\lambda \rightarrow 4,6^\circ} w_i = \infty.$$

Die Funktion  $f(\lambda_i; w_i)$  kann also  $\lambda_i$  und  $w_i$  nur in der Kombination  $w_i/\lambda_i$  enthalten, die nach Gl. (7) *invariant gegenüber der Rasterung* ist und stets mit der Musterkontrastfrequenz  $w/\lambda$  übereinstimmt. Damit ist sichergestellt, daß die allgemeine Reaktionsfunk-

tion für die Bewegungsperzeption von *Drosophila* vom Typ Gl. (4) ist.

Hält man in Gl. (4) die Parameter  $w/\lambda$ ,  $\bar{I}$  und  $m$  bei der Variation von  $\lambda$  konstant, so gilt bei hinreichend großen Musterwellenlängen (3) die Beziehung  $R(\lambda) \sim g(\lambda)$ . Unter diesen Bedingungen ist die optomotorische Reaktion ein Maß für den Verlauf der Funktion  $g(\lambda)$ .

größen unabhängig vom Grad der Rasterung in jedem einzelnen Ommatidium wirksam werden können (Abschnitt 4; 4). Diese Funktion sei so beschaffen, daß sie für  $g(\lambda) = 1$  gerade den Betrag der Reaktion  $R$  in  $\text{dyn} \cdot \text{cm}$  angibt. Nach Aufhebung der Teilbedingung  $\lambda > 2\Delta\varphi$  in Gl. (3) erhält nun die Reaktionsfunktion von *Drosophila* unter Einschluß der Reizumwandlung durch geometrische Interferenz für alle  $\lambda \gg \Delta\varphi$  die all-

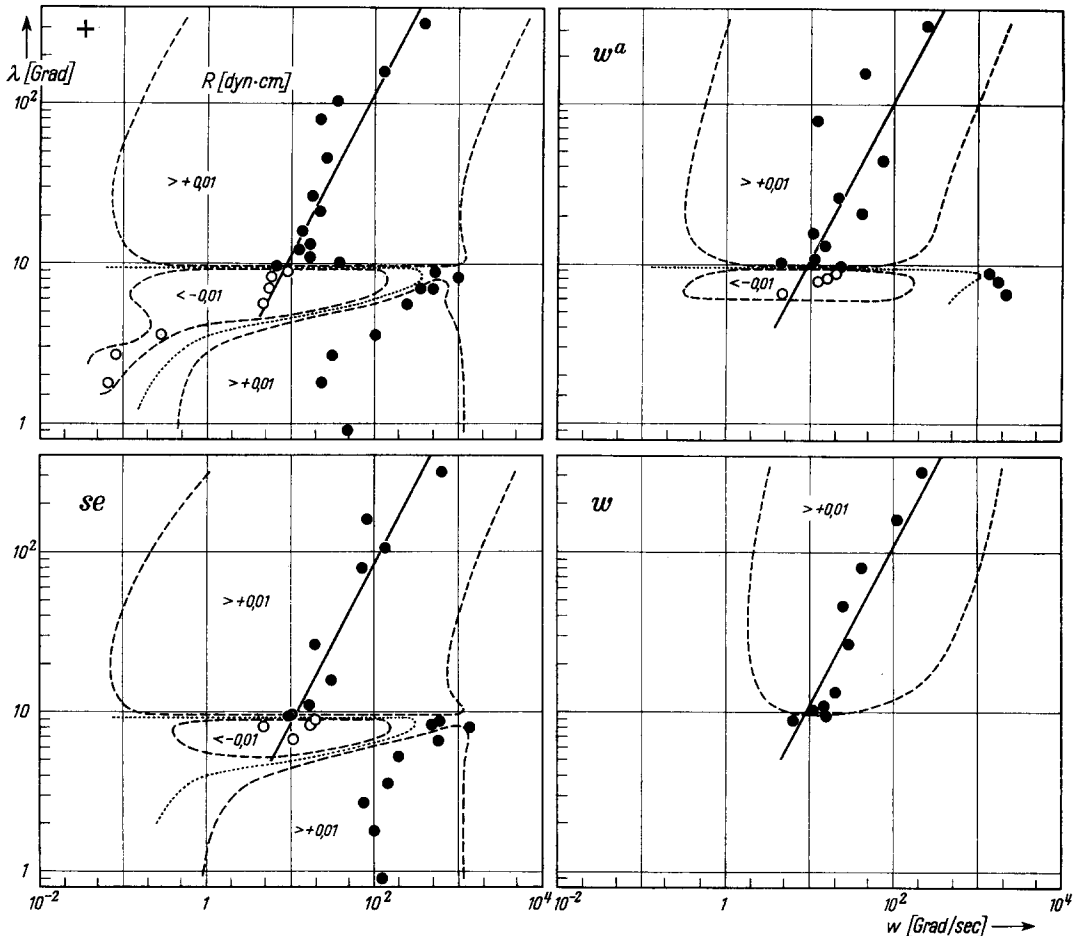


Abb. 6. Optomotorische Wirksamkeit bewegter periodischer Streifenmuster (Mustergrundwellenlänge  $\lambda$ , Winkelgeschwindigkeit  $w$ ) im  $w/\lambda$ -Diagramm des *Drosophila*-Wildtyps (+) sowie der Mutanten *sepi*, *white-apricot* und *white* mit starker (*se*), schwacher ( $w^a$ ) und fehlender ( $w$ ) Schirmpigmentierung. In den gestrichelt berandeten Gebieten, deren Größe vom Pigmentgehalt abhängt, übersteigt das Drehmoment  $R$  der fixiert fliegenden Insekten den Betrag 0,01  $\text{dyn} \cdot \text{cm}$ . Die Reaktion wechselt ihre Richtung (+, *se*,  $w^a$ ) oder verschwindet ( $w$ ) übereinstimmend bei  $\lambda \approx 9,2^\circ$  infolge der geometrischen Interferenz zwischen Muster und Facettenraster. Ihren Höchstwert (ca. 0,04  $\text{dyn} \cdot \text{cm}$ ) erreichen Mitreaktion (●) wie Gegenreaktion (○) entlang der eingezeichneten Geraden gleicher Kontrastfrequenz  $w/\lambda \approx 1$  Hz. Kontrastverminderung, bedingt durch die Größe der Sehfelder, sowie Oberwellen und Teilungsfehlerwellen im Spektrum der Muster verursachen charakteristische Abweichungen, insbesondere bei kleinen Werten von  $\lambda$ . Aus der  $w/\lambda$ -Abhängigkeit der Reaktion sowie aus den Eigenschaften der geometrischen Interferenz und der Kontrastverminderung läßt sich die Struktur der Reaktionsfunktion (9) bzw. (26) ableiten

Die entsprechenden Untersuchungen bei einem Modulationsgrad 1 und einer mittleren Leuchtdichte von etwa 1000 Apostilb ergeben für *Drosophila* nahezu konstante Funktionswerte. Bei einer Kontrastfrequenz  $w/\lambda \approx 1$  Hz (entlang der eingezeichneten Geraden Abb. 6) ist z.B. die Reaktionsstärke für alle  $\lambda$  oberhalb der 1. Nullstelle annähernd +0,04  $\text{dyn} \cdot \text{cm}$ . Unmittelbar unterhalb der Nullstelle erreicht die Reaktion der pigmentierten Rassen +, *se* und  $w^a$  negative Werte vom gleichen Betrag (vgl. z.B. Abb. 10b). Wie bereits gezeigt, entspricht dieser Vorzeichenwechsel der Funktion  $g(\lambda)$  gerade der berechneten Laufrichtungs-umkehr des Interferenzmusters im Facettenraster (Abschnitt 4; 3). In Abschnitt 7 wird der Reaktionsverlauf im Bereich der 1. Nullstelle eingehend untersucht.

Die geometrische Interferenz hat dagegen keinen Einfluß auf die Funktion  $f(w/\lambda; \bar{I}; m)$ , deren Reiz-

gemeine Form

$$R = f\left(\frac{w}{\lambda}; \bar{I}; m\right) g(\lambda; \Delta\varphi). \quad (9)$$

Der Betrag der Interferenzfunktion  $g(\lambda; \Delta\varphi)$  ist stets 1 oder 0; Vorzeichen und Nullstellen entsprechen Gl. (6) und sind vom Divergenzwinkel  $\Delta\varphi$  abhängig. Der mäandrierende Verlauf ist in Abb. 15 (—) dargestellt.

Damit ist erwiesen, daß die Stärke der Reaktion von *Drosophila* auf bewegte periodische Muster unter den genannten Bedingungen allein von den Parametern der Funktion  $f$  abhängt, während das Vorzeichen allein von der zeitlichen Phasenfolge des Helligkeitsverlaufs in benachbarten Ommatidien bestimmt wird. Für eine solche Bewegungsperzeption lassen sich verschiedene Modelle angeben. Die Aufklärung des Per-

zeptionsschemas von *Drosophila* erfordert daher weitere Untersuchungen.

Aus den nachgewiesenen speziellen Korrelationseigenschaften des perzeptiven Systems von *Chlorophanus* haben REICHARDT und VARJÚ (1957–1962) eine Reaktionsfunktion berechnet, die das optomotorische Verhalten des Rüsselkäfers vollständig wiedergibt. Die Struktur dieser Reaktionsfunktion stimmt mit Gl. (9) überein. Der Verlauf des entsprechenden Interferenzglieds ist jedoch in diesem Fall mit Gl. (6) *identisch*, d. h. die Stärke der Reaktion wird zusätzlich von den *räumlichen* Phasenbeziehungen zwischen Helligkeitswerten in benachbarten Ommatidien bestimmt, von denen die Reaktion der Fliege *Drosophila* nachweislich unabhängig ist (vgl. Abb. 15).

#### 6. Die Reizverteilung im Facettenraster bei Streifenzyklinderversuchen

Im vorigen Abschnitt wurden die Bedingungen angeführt, unter denen die optomotorische Reaktion den Verlauf der *Interferenzfunktion* wiedergibt. Es ist  $R(\lambda) \sim g(\lambda; \Delta\varphi)$  wenn 1. die Musterparameter  $w/\lambda$ ;  $\bar{I}$  und  $m$  konstant gehalten werden und 2. die Untersuchungen auf Mustergrundwellenlängen  $\lambda \gg \Delta\varphi$  beschränkt bleiben. Die Einschränkung des  $\lambda$ -Bereichs gewährleistet eine Übereinstimmung von *Eingangskontrast* ( $m_e$ ) und *Ausgangskontrast* ( $m_a$ ) im optischen System (vgl. Abb. 14), d. h. die unverminderte Übertragung des vorgegebenen Musterkontrasts  $m \equiv m_e$ .

Bevor in Abschnitt 8 der Effekt der Kontrastverminderung bei kleineren Wellenlängen in die allgemeine Reaktionsfunktion einbezogen wird, sollen zunächst die experimentellen Möglichkeiten zur Erzeugung der genannten speziellen Reizbedingungen im Streifenzyklinder näher untersucht werden.

Das Schnittbild Abb. 7 zeigt einen Streifenzyklinder mit dem Radius  $R_0$ , in dessen Mitte ein stark vergrößertes, schematisches Insektenauge als gepunkteter Kugelkeil eingezeichnet ist. Den Ommatidien mit Blickrichtung in der schraffierten Äquatorialebene (Steigwinkel  $\vartheta = 0$ ) erscheint die Mustergrundwelle im Abstand  $R_0$  unter einem Winkel  $\lambda_0$ . Sie bewegt sich mit der Winkelgeschwindigkeit  $w_0$  des rotierenden Streifenzyklinders.

Die Größen  $\lambda_0$  und  $w_0$  sind nun aber nicht, wie allgemein angenommen wird, die Reizparameter für *alle* Ommatidien des gesamten beleuchteten Augenbereichs. Mit zunehmendem Steigwinkel der Blickrichtung wächst nämlich auch der Bildabstand um einen Faktor  $1/\cos \vartheta$ , so daß die Grundwelle und ihre Bewegung gegenüber den Größen  $\lambda_0$  und  $w_0$  verkleinert erscheinen. Sei  $\bar{\vartheta}$  der Mittelwert des Steigwinkels im differentiellen Winkelbereich  $d\vartheta$ , dann ist  $\lambda(\bar{\vartheta})/\lambda_0$  dem reziproken Verhältnis der zugehörigen Bildabstände annähernd proportional:

$$\frac{\lambda(\bar{\vartheta})}{\lambda_0} = \frac{R_0}{R_0/\cos \bar{\vartheta}} = \cos \bar{\vartheta}. \quad (10)$$

Entsprechend ist

$$\frac{w(\bar{\vartheta})}{w_0} = \cos \bar{\vartheta}. \quad (11)$$

Unabhängig vom Steigwinkel bleibt dagegen die *Zahl* der Streifen, die in der Zeiteinheit das Sehfeld eines Ommatidiums passieren. Diese anschauliche Eigen-

schaft der Kontrastfrequenz folgt auch aus den Gln. (10) und (11):

$$\frac{w}{\lambda} = \frac{w_0}{\lambda_0}. \quad (12)$$

Mit der Blendenanordnung Abb. 7 (links) lassen sich *differentielle Reizzonen* auf dem Insektenauge erzeugen, in denen  $\lambda$  praktisch konstant ist. Bei fest vorgegebener Kontrastfrequenz kann  $\lambda$  nach Gl. (10) — einfach durch Axialverschiebung der Blenden — kontinuierlich verändert werden. In Abb. 9 sind die Veränderungen als Funktion des mittleren Steigwinkels  $\bar{\vartheta}$  dargestellt; die untere Einschaltfigur veranschaulicht die Lage zweier symmetrisch angeordneten Reizzonen auf

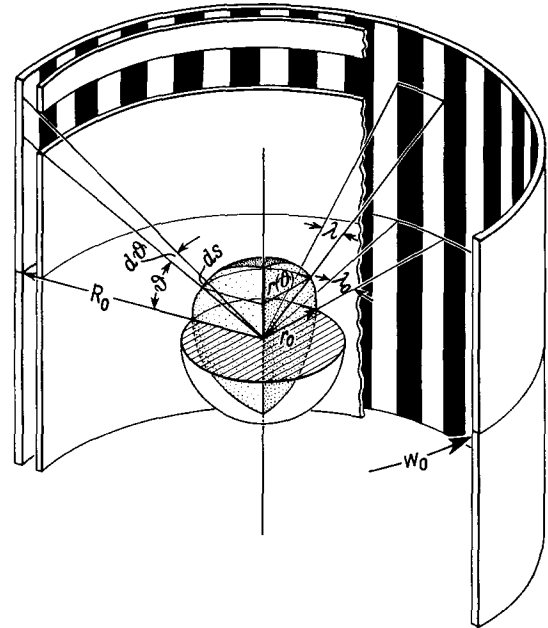


Abb. 7. Das Kugelkeilmodell eines Insektenauges (gepunktet), umgeben von einem Streifenzyklinder mit Blendenring zur Erzeugung einer differentiellen Reizzone auf der oberen Augenhälfte (schematisches Schnittbild). Der Augenradius  $r_0$  ist im Verhältnis zum Zylinderradius  $R_0$  der verwendeten Versuchsanordnung für *Drosophila* 70fach vergrößert dargestellt. Den Ommatidien mit Blickrichtung in der schraffierten Äquatorialebene des Auges erscheint die Grundkomponente des Streifenmusters unter einem Winkel  $\lambda_0$ , bewegt mit der Winkelgeschwindigkeit  $w_0$  des rotierenden Zylinders. Ist die Blickrichtung um einen Steigwinkel  $\vartheta$  gegen die Äquatorialebene geneigt, so fallen die entsprechenden Reizparameter  $\lambda$  und  $w$  wegen des vergrößerten Musterabstands kleiner aus. Dagegen ist die Kontrastfrequenz  $w/\lambda$ , d. i. die Zahl der Hell-Dunkel-Folgen pro Zeiteinheit, für alle Ommatidien des beleuchteten Augenbereichs konstant

der oberen bzw. unteren Hälfte eines *Drosophila*-Auges. Wegen der Symmetrie zur Äquatorialebene liefern die Gln. (10) und (11) für beide Zonen gleiche Werte.

Bei den üblichen Streifenzyklinderversuchen *ohne* die Blendenanordnung Abb. 7 (links) erstreckt sich der Bewegungsreiz über eine breite Augenzone, die alle Ommatidien mit Steigwinkeln zwischen den Grenzwerten  $-\vartheta_{\max} \leq \vartheta \leq +\vartheta_{\max}$  enthält (Abb. 9, oberes Einschaltbild). In diesem Fall ergibt die Mittelung über die Einzelwerte  $\lambda(\vartheta)$  dieses Bereichs, versehen mit dem Gewicht der Ommatidiendichte an der Stelle  $\vartheta$ , den *Durchschnittswert*  $\bar{\lambda}$  der Mustergrundwellenlänge für die gesamte beleuchtete Augenzone:

Ein Ansatz für die Dichteverteilung der Ommatidien folgt aus dem Kugelkeil-Augenmodell Abb. 7.

Inwieweit ein Insektenauge durch einen Kugelkeil mit beliebigem Krümmungsradius, beliebigem Keilwinkel und beliebigen Verwindungen um die Schnittachse angenähert werden kann, muß von Fall zu Fall untersucht werden. Der schraffierte Bereich in Abb. 8 zeigt die Ausdehnung der nahezu



kugelförmigen Augenoberfläche von *Drosophila* in Winkelkoordinaten, ermittelt durch Vermessen von Mikroaufnahmen. Gestrichelt eingezeichnet ist die Berandung eines Kugelkeils, der dem schraffierten Bereich durch Variation von Keilwinkel und Verwindung angenähert wurde. Berücksichtigt man, daß die Abweichungen in den polnahen Zonen mit geringer Omma-

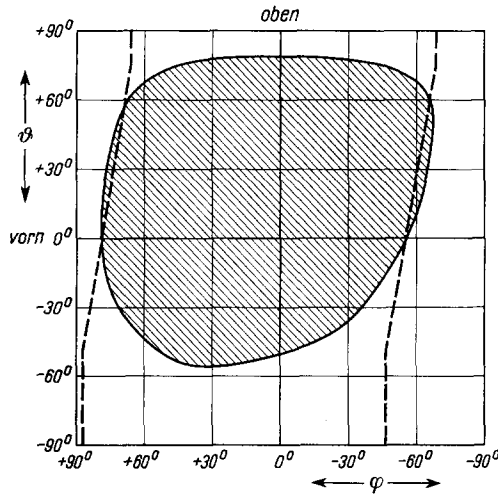


Abb. 8. Winkelkoordinatendarstellung der Augenoberfläche von *Drosophila* (schraffierter Bereich) und der Oberfläche eines angepaßten Kugelkeils mit Verwindung um die Schnittachse (Berandung gestrichelt). Das Kugelkeil-Augenmodell erweist sich als gute Näherung im Steigwinkelbereich  $-50^\circ < \vartheta < +75^\circ$ . Ein einfaches Experiment zeigt, daß der Winkelbereich der Augenoberfläche nicht mit dem Sehbereich des Auges übereinstimmt: Licht von vorn ( $\varphi = +90^\circ$ ) erzeugt auf beiden Augen sogenannte Pseudopupillen, wird also von beiden Augen wahrgenommen. Vgl. hierzu Abb. 2

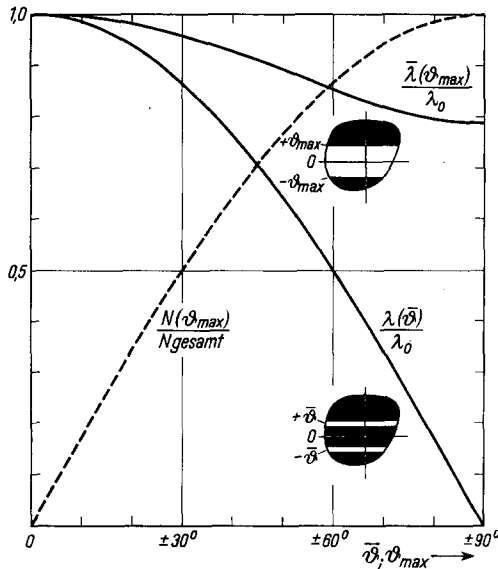


Abb. 9. Die Beziehungen (10) und (15) zwischen der wirksamen Mustergrundwellenlänge  $\lambda$  und dem Steigwinkel  $\vartheta$  der Blickrichtung im Streifenzyklinder. Untere Kurve mit Einschaltbild:  $\lambda/\lambda_0$  in differentiellen Reizzonen als Funktion des mittleren Steigwinkels  $\vartheta$ . Obere Kurve mit Einschaltbild: Durchschnittswert  $\bar{\lambda}/\lambda_0$  in größeren Reizzonen als Funktion des maximalen Steigwinkels  $\vartheta_{\max}$  — berechnet für ein allgemeines Kugelkeil-Augenmodell, das durch Variation von Radius, Keilwinkel und Verwindungen um die Schnittachse auf zahlreiche Insektenarten anwendbar ist. Die Kurven gelten in gleicher Weise für symmetrische Reizgebung entsprechend den Einschaltbildern, wie für halbseitige Reizgebung in der oberen oder unteren Augenhälfte. Sie lassen sich sinngemäß auch auf die Beziehungen (11) und (16) für die wirksame Mustergrundgeschwindigkeit  $w$  anwenden. Die gestrichelte Kurve beschreibt nach Gl. (14) den relativen Ommatidenanteil des beleuchteten Augenbereichs für die Reizsituation der oberen Einschaltfigur

tidienbesetzung wegen der Flächendilatation im Winkelkoordinatensystem übermäßig vergrößert erscheinen, dann erweist sich das Kugelkeil-Augenmodell für *Drosophila* als gute Näherung im Steigwinkelbereich  $-50^\circ < \vartheta < +75^\circ$ . Bei symmetrischer Ausblendung (Abb. 9, oberes Einschaltbild) wird

außerdem das Ommatidiendefizit in Zonen der unteren Augenhälfte durch den Ommatidienüberschuß in den entsprechenden Zonen der oberen Augenhälfte teilweise ausgeglichen.

Da die Ommatidien auf der Oberfläche des *Drosophila*-Auges etwa gleich dicht verteilt sind, ist die Fläche einer differentiellen Augenzone gleichzeitig ein Maß für die Zahl  $dN$  der darin enthaltenen Ommatidien. Bezogen auf die Gesamtheit  $N$  der Ommatidien in einem Kugelkeil mit beliebigem Keilwinkel  $0 < \alpha < 2\pi$  und beliebigen Verwindungen um die Schnittachse ergibt sich mit den Bezeichnungen der Abb. 7 der relative Ommatidenanteil einer differentiellen Augenzone unter dem Steigwinkel  $\vartheta$

$$\frac{dN}{N} = \frac{\alpha r(\vartheta) ds}{2\alpha r_0^2}.$$

Der Radius dieser Zone ist  $r = r_0 \cos \vartheta$ , die differentielle Breite  $ds = r_0 d\vartheta$  und damit

$$\frac{dN}{N} = \frac{1}{2} \cos \vartheta d\vartheta. \quad (13)$$

Bei symmetrischer Ausblendung (Abb. 9, oberes Einschaltbild) ist der relative Ommatidenanteil des gesamten beleuchteten Bereichs

$$\frac{N(\vartheta_{\max})}{N} = \frac{1}{2} \int_{-\vartheta_{\max}}^{+\vartheta_{\max}} \cos \vartheta d\vartheta = \sin \vartheta_{\max}. \quad (14)$$

Diese Beziehung ist in Abb. 9 gestrichelt eingezeichnet.

In die Mittelwertbildung über die Mustergrundwellenlängen geht  $\lambda(\vartheta)$  mit dem Ommatidenanteil  $dN$  der zugehörigen Augenzonen ein. Der relative Durchschnittswert der Grundwellenlänge im gesamten beleuchteten Augenbereich ist demnach

$$\frac{\bar{\lambda}(\vartheta_{\max})}{\lambda_0} = \frac{1}{N(\vartheta_{\max})} \int_0^{N(\vartheta_{\max})} \frac{\lambda(\vartheta)}{\lambda_0} dN.$$

Unter Berücksichtigung der Gln. (10), (13) und (14) erhält man

$$\frac{\bar{\lambda}(\vartheta_{\max})}{\lambda_0} = \frac{1}{2 \sin \vartheta_{\max}} \int_{-\vartheta_{\max}}^{+\vartheta_{\max}} \cos^2 \vartheta d\vartheta = \frac{1}{2} \left( \cos \vartheta_{\max} + \frac{\vartheta_{\max}}{\sin \vartheta_{\max}} \right). \quad (15)$$

Der Verlauf dieser Funktion ist ebenfalls in Abb. 9 dargestellt. Aus Gl. (11) folgt eine entsprechende Beziehung für den relativen Durchschnittswert der Winkelgeschwindigkeit

$$\frac{\bar{w}(\vartheta_{\max})}{w_0} = \frac{1}{2} \left( \cos \vartheta_{\max} + \frac{\vartheta_{\max}}{\sin \vartheta_{\max}} \right). \quad (16)$$

Der bewegte Streifenzyklinder erzeugt an jeder Stelle des beleuchteten Augenbereichs die gleiche Kontrastfrequenz. Insbesondere folgt aus den Gln. (15) und (16)

$$\frac{\bar{w}}{\bar{\lambda}} = \frac{w_0}{\lambda_0}. \quad (17)$$

Die angeführten Reizbedingungen in differentiellen Augenzonen (10), (11), (12) oder größeren Augenbereichen (15), (16), (17) gelten in gleicher Weise bei symmetrischer Beleuchtung (Reizgebung entsprechend den Einschaltbildern Abb. 9) wie bei halbseitiger Beleuch-



tung (Reizgebung lediglich in der oberen oder unteren Augenhälfte). Sie ermöglichen die kontinuierliche Variation von  $\lambda$  oder  $\bar{\lambda}$  bei konstanter Kontrastfrequenz durch geeignete Blendenführung.

#### 7. Der Divergenzwinkel $\Delta\varphi$ in verschiedenen Bereichen des Facettenrasters von *Drosophila*

Der Winkel  $\Delta\varphi$  zwischen den optischen Achsen benachbarter Ommatidien bestimmt — neben dem Auflösungsvermögen des Facettenrasters (Abschnitt 4) — für jedes vorgegebene Muster die räumlichen Phasenbeziehungen zwischen den Helligkeitswerten in Nachbarrezeptoren. Gerade von diesen räumlichen Phasenbeziehungen ist nun aber die Bewegungsperzeption von *Drosophila* nachweislich unabhängig (Abschnitt 5). Ungleiche  $\Delta\varphi$ -Verteilung, die in den Appositions- und Augenzonen zahlreicher Insektenarten eine Erhöhung des Auflösungsvermögens in bestimmten Augenbereichen bewirkt, sowie Änderungen dieser Verteilung während der Wachstumsperiode sind daher im vorliegenden Fall ohne Einfluß auf das Bewegungssehen.

Die folgende Untersuchung der  $\Delta\varphi$ -Verteilung im Facettenraster von *Drosophila* geht davon aus, daß die wirksame Mustergrundwellenlänge  $\lambda$  bei der ersten Nullstelle der Reaktion nach Gl. (8) gerade den Grenzwert des Auflösungsvermögens  $2\Delta\varphi$  erreicht. Die in Abschnitt 6 behandelten Methoden ermöglichen das Aufsuchen der örtlichen Nullstellen durch Variation von  $\lambda$  in einem begrenzten Augenbereich unter Konstanthaltung der Übertragungseigenschaften des perzeptiven Systems.

Abb. 10 enthält die Ergebnisse von Drehmomentmessungen am normal pigmentierten *Drosophila*-Wildtyp (+) bei Reizgebung in differentiellen Augenzonen unter verschiedenen mittleren Steigwinkeln  $\bar{\vartheta}$ . Abszisse der oberen Darstellung (a) ist die Grundwellenlänge  $\lambda_0$ , die gewöhnlich zur Charakterisierung von Streifenmustern verwendet wird. (Man erhält  $\lambda_0$  nach Abb. 7 aus dem Umfang des Zylinders im Winkelmaß, geteilt durch die Zahl der Doppelstreifen). In dieser Auftragung ist die Lage der Nullstellen von den Reaktionsbedingungen abhängig; sie verschiebt sich mit zunehmendem Steigwinkel  $\bar{\vartheta}$  zu höheren Werten von  $\lambda_0$ . Abszisse der unteren Darstellung (b) ist die örtlich wirksame Mustergrundwellenlänge  $\lambda$ , die man aus der Beziehung (10) errechnet oder Abb. 9 entnimmt. Hier liegen die Nullstellen aller Reaktionskurven übereinstimmend ungefähr bei  $9,2^\circ$ . Der Divergenzwinkel  $\Delta\varphi$  hat demnach in allen Augenzonen einen einheitlichen Mittelwert von etwa  $4,6^\circ$ . Der Reaktionsverlauf entspricht der mäanderförmigen Interferenzfunktion Abb. 15 (—); die Stärke ist in weiten Grenzen von der Größe der Reizzonen unabhängig.

Bei Reizgebung in größeren Augenbereichen ist die wirksame Mustergrundwellenlänge  $\lambda$  innerhalb der Grenzen

$$\lambda(\vartheta_{\max}) \leq \lambda \leq \lambda_0$$

örtlich verschieden (Abschnitt 6). Verlegt man durch geeignete Wahl des Streifenmusters die Nullstellen-

wellenlänge  $2\Delta\varphi$  in diesen Variationsbereich, so liefern die beiden Teilgebiete mit

$$\lambda(\vartheta_{\max}) \leq \lambda < 2\Delta\varphi$$

und

$$2\Delta\varphi < \lambda \leq \lambda_0.$$

Beiträge verschiedenen Vorzeichens zur Gesamtreaktion. Die zugehörigen Parameter für die Reizbewertung im perzeptiven System unterscheiden sich dabei nicht ( $w/\lambda$ ) oder nur unwesentlich ( $\bar{I}$ ;  $m_a$ ). Durch Auswechseln des Musters läßt sich das Zahlenverhältnis der Ommatidien in den beiden Teilgebieten beliebig verändern.

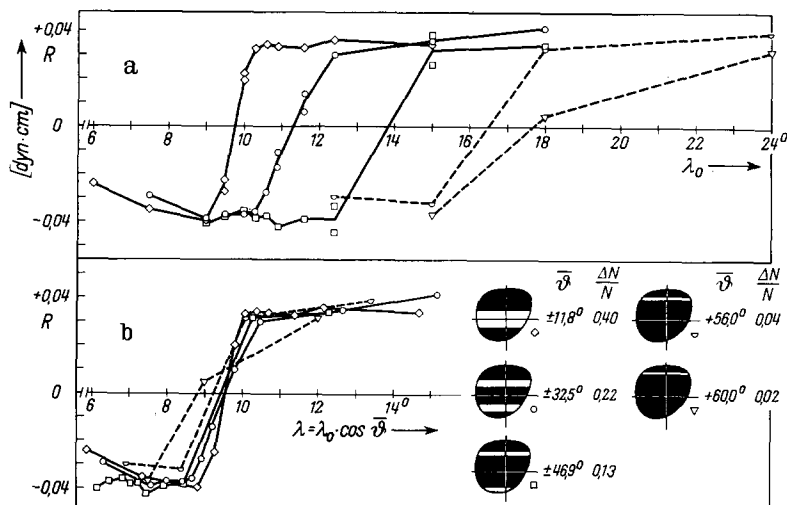


Abb. 10a u. b. Optomotorische Reaktionen eines Versuchstiers bei symmetrischer und halbsymmetrischer Reizgebung in differentiellen Augenzonen. In Anlehnung an Abb. 8 und 9 veranschaulichen die Einschaltfiguren die Lage der Reizzonen auf der Augenoberfläche von *Drosophila*. Daneben vermerkt ist jeweils der mittlere Steigwinkel  $\bar{\vartheta}$  und der relative Ommatidienanteil  $\Delta N/N$  des beleuchteten Bereichs. Die Kontrastfrequenz betrug etwa 1 Hz. Werden die Reaktionen in üblicher Weise als Funktion der Wellenlänge  $\lambda_0$  aufgetragen, so ist die Lage der Nullstellen von den Reizbedingungen abhängig (a). Wählt man dagegen als Abszisse nach Gl. (10) die wirksame Mustergrundwellenlänge  $\lambda$ , so fallen die Nullstellen der verschiedenen Reaktionskurven zusammen (b). Der mittlere Divergenzwinkel  $\Delta\varphi$  hat demnach in allen Augenzonen etwa den gleichen Wert

Bei Kenntnis der  $\Delta\varphi$ -Verteilung in den verschiedenen Augenzonen geben die entsprechenden Experimente Aufschluß über die Gesetzmäßigkeit, nach der unterschiedliche Signale im perzeptiven System miteinander verrechnet werden:

Abb. 11 enthält die Ergebnisse von Drehmomentmessungen am Wildtyp (+) bei Reizgebung in größeren Augenbereichen mit verschiedenem maximalen Steigwinkel  $\vartheta_{\max}$ .

Die Bedingung Abschnitt 4; 1 und der Nachweis Abb. 6, nach denen die Nullstelle an der Auflösungsgrenze  $2\Delta\varphi$  von der Mustergeschwindigkeit  $w$  unabhängig ist, ermöglichen eine verbesserte Nullstellenbestimmung durch Zusammenfassen von Reaktionskurven des gesamten wirksamen Geschwindigkeitsbereichs. Aus 600 Einzelmessungen an zahlreichen Fliegen wurden zunächst  $R(\lambda)$ -Kurven bei 18 verschiedenen Kontrastfrequenzen zwischen 0,005 und 500 Hz ermittelt. Die Abbildung enthält als Ordinatenwerte unter den angegebenen Reizbedingungen jeweils das Integral über den Verlauf  $R(\ln w)$

$$\int_{-\infty}^{+\infty} R(\ln w) d \ln w = \int_0^{+\infty} \frac{R(w)}{w} dw. \quad (18)$$

Jeder Ordinatenwert wurde an separaten Fliegen ermittelt. Geringfügige individuelle Unterschiede, wie z.B. die Orientierung des Facettenrasters im Streifenzyylinder ließen sich auf diese Weise weitgehend eliminieren.

Werden die Meßergebnisse als Funktion der Wellenlänge  $\lambda_0$  aufgetragen (a), so ist die Lage der Nullstellen

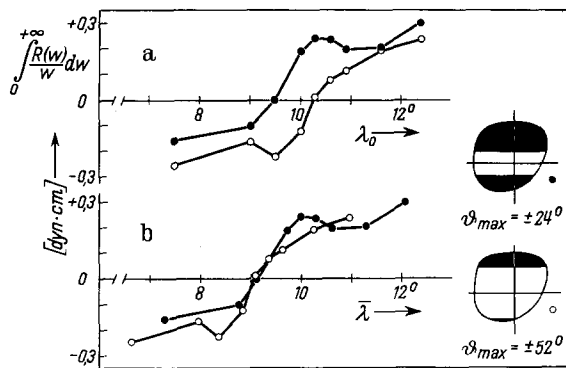


Abb. 11a u. b. Optomotorische Reaktionen bei symmetrischer Reizgebung in größeren Augenbereichen (vgl. Einschaltbilder). Unter den gewählten Bedingungen erzeugt ein einheitliches Streifenmuster mit einheitlicher Wirkbarkeit im perzeptiven System in Teilbereichen verschiedener Größe positive und negative Reizkomponenten. Die Ordinatenwerte ergeben sich nach Gl. (18) durch Zusammenfassen von insgesamt 600 Einzelmessungen aus dem gesamten wirksamen Geschwindigkeitsbereich. Als Funktion der Wellenlänge  $\lambda_0$  ist die Lage der Nullstellen von den Reizbedingungen abhängig (a). Wählt man dagegen als Abszisse nach Gl. (15) den Durchschnittswert  $\bar{\lambda}$ , so haben beide Reaktionskurven eine gemeinsame Nullstelle bei  $9,2^\circ$  (b). Unterschiedliche Reizkomponenten gleicher Wirksamkeit werden demnach entsprechend dem Anteil der beteiligten Ommatidien additiv miteinander verrechnet

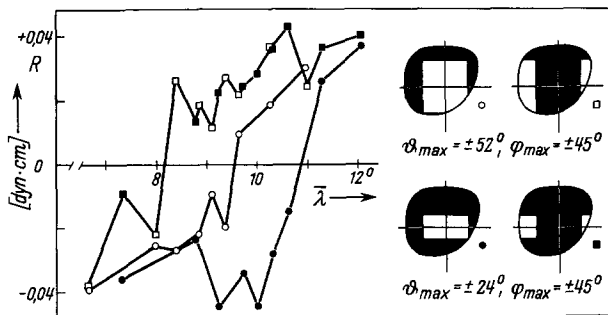


Abb. 12. Optomotorische Reaktionen als Funktion des Durchschnittswerts  $\bar{\lambda}$  bei Reizfeldbegrenzung in  $\varphi$ -Richtung (vgl. Einschaltbilder). Die unterschiedliche Lage der Nullstellen entspricht der in Abb. 13b näherungsweise angegebenen  $\Delta\varphi$ -Verteilung in Horizontalrichtung

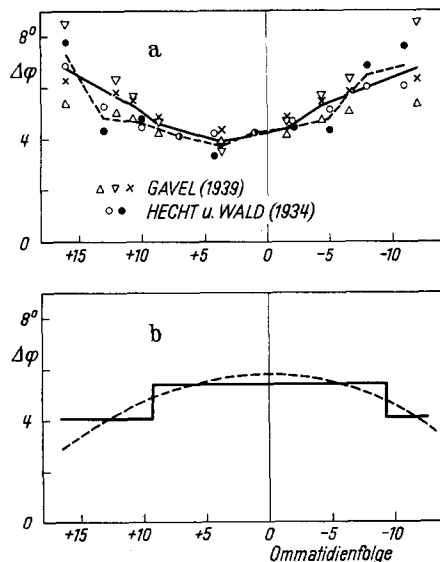


Abb. 13. a  $\Delta\varphi$ -Verteilung, ermittelt aus der Achsrichtung der Ommatidien in Augenschnitten von *Drosophila* (Abb. 1). — Mittelwert aus Messungen in verschiedenen Schnittrichtungen (v. GAVEL). - - - - - Mittelwert aus Messungen an verschiedenen Augen (HECHT u. WALD). b  $\Delta\varphi$ -Verteilung in  $\varphi$ -Richtung, ermittelt aus den Nullstellen der optomotorischen Reaktion. — Ergebnisse der Blindenversuche Abb. 12. - - - - - Mögliche  $\Delta\varphi$ -Verteilung in Horizontalrichtung. Richtungskoordinate der Verteilungen ist die Zahl der Ommatidien bis zur Augenmitte unter Berücksichtigung der Vorzeichen von  $\varphi$  bzw.  $\theta$ . Der Unterschied zwischen beiden Darstellungen zeigt, daß die geometrische und optische Achse eines Ommatidiums nicht identisch sein können

von den Reaktionsbedingungen abhängig; sie verschiebt sich mit zunehmendem Steigwinkel  $\vartheta_{\max}$  zu höheren Werten von  $\lambda_0$ . Wählt man dagegen als Abszisse den Durchschnittswert der wirksamen Mustergrundwellenlänge  $\bar{\lambda}$ , den man aus der Beziehung (15) errechnet oder Abb. 9 entnimmt, so haben die Reaktionskurven eine gemeinsame Nullstelle bei  $9,2^\circ$  — der zugeordnete Mittelwert des Divergenzwinkels  $\Delta\varphi$  ist nach Gl. (8)  $4,6^\circ$ . Damit ist nachgewiesen, daß unterschiedliche Reizkomponenten bei gleicher Reizstärke (d.h. bei Übereinstimmung der Parameter  $w/\lambda$ ,  $\bar{\lambda}$  und  $m_a$ ) im perzeptiven System von *Drosophila* entsprechend dem Ommatidienanteil der beteiligten Reizgebiete additiv miteinander verrechnet werden.

Die Verwendung der Durchschnittswerte  $\bar{\lambda}$  und  $\bar{w}$  zur Beschreibung der Reizbedingungen im Streifenzyklinderexperiment ermöglicht den Vergleich von Messungen aus unterschiedlichen Versuchsanordnungen. Entsprechend werden in den Darstellungen der Abschnitte 5 und 9 unter der abgekürzten Bezeichnung  $\lambda$  und  $w$  ausschließlich die Durchschnittswerte der wirksamen Größen nach Gl. (15) und (16) bzw. Abb. 9 angegeben.

An dieser Stelle sei auf ein Verfahren von HASENSTEIN (1958) hingewiesen, mit dem der Nachweis der additiven Reizbewertung für das Bewegungssehen von *Chlorophanus* erbracht wurde.

Nach den vorangegangenen Untersuchungen bei Reizfeldbegrenzung in  $\vartheta$ -Richtung hat der mittlere Divergenzwinkel  $\Delta\varphi$  aus dem gesamten horizontalen Winkelbereich einer Augenzone unter jedem Steigwinkel  $\vartheta$  einen konstanten Wert von  $4,6^\circ$ . Die  $\Delta\varphi$ -Verteilung innerhalb des horizontalen Winkelbereichs erhält man aus Blendenexperimenten mit entsprechender Reizfeldbegrenzung in  $\varphi$ -Richtung:

Abb. 12 zeigt Reizbedingung und Reaktionsverlauf für eine Gruppe von Versuchen am *Drosophila*-Wildtyp (+). Obwohl die Reaktionen als Funktion des Durchschnittswerts  $\bar{\lambda}$  der wirksamen Mustergrundwellenlänge in den speziellen Augenbereichen aufgetragen wurden, ist die Lage der Nullstellen von den Reizbedingungen abhängig. Entsprechend nimmt der Divergenzwinkel in der Horizontalrichtung unterschiedliche Werte an, die sich aus Gl. (8) ergeben. Der Mittelwert für das Zentrum des Auges ( $5,4^\circ$ ) ist demnach wesentlich größer als der Mittelwert für die Randgebiete ( $4,1^\circ$ ). Die Treppenkurve in Abb. 13b veranschaulicht diesen Befund. Die gestrichelte Kurve zeigt den möglichen Verlauf der  $\Delta\varphi$ -Verteilung.

Ansätze für die Untersuchung des Strahlengangs im Facettenraster ergeben sich durch Vergleich der  $\Delta\varphi$ -Verteilung aus Blendenexperimenten mit der räumlichen Anordnung der zugehörigen Ommatidien. Diese räumliche Anordnung wird durch eine weitere  $\Delta\varphi$ -Verteilung beschrieben, die man entsprechend der schematischen Abb. 1 durch Vermessen der Achsrichtungen von Ommatidien in horizontalen Augenschnitten erhält.

In Abb. 13a sind die Messungen von HECHT und WALD (1934) sowie v. GAVEL (1939) zusammengefaßt. Die Darstellung enthält  $\Delta\varphi$ -Werte aus Schnitten in Horizontalrichtung ( $\Delta$ ,  $\times$ ) und Vertikalrichtung ( $\bullet$ ,  $\circ$ ,  $\nabla$ ) des linken ( $\circ$ ) und rechten ( $\bullet$ ) Auges sowie in Frontenrichtung ( $\Delta$ ,  $\nabla$ ) und Reihenrichtung ( $\bullet$ ,  $\circ$ ,  $\times$ ) des hexagonalen Facettenrasters. Nicht in allen Fällen ist die Richtungszuordnung von den Autoren eindeutig an-

gegeben. Grundsätzliche Unterschiede ergeben sich in den verschiedenen Schnittrichtungen nicht. Zur Richtungsbezeichnung vgl. HASSENSTEIN (1951).

Gemeinsam ist den Verteilungen (a) und (b) der Durchschnittswert  $\Delta\varphi \approx 4,6^\circ$ , den man bei Mittelung über den gesamten Winkelbereich erhält. Folglich wird das optisch wirksame Raster des *Drosophila*-Auges von der Gesamtheit der Ommatidien und nicht von der siebenmal größeren Gesamtheit der Retinulazellen gebildet, für die man einen durchschnittlichen Divergenzwinkel von etwa  $1,5^\circ$  erwarten würde.

Dagegen zeigt der unterschiedliche Verlauf der Verteilungen (a) und (b), daß die optischen Achsen der Ommatidien nicht an jeder Stelle mit den geometrischen Achsen identisch sein können. Daß sie andererseits auch nicht überall senkrecht zur Augenoberfläche eingezeichnet werden dürfen, geht aus einem einfachen Versuch hervor, der in der Legende zu Abb. 8 beschrieben wurde.

Der Zusammenhang zwischen den Nullstellen der optomotorischen Reaktion und dem Divergenzwinkel des Facettenrasters wurde bereits von HERTZ (1935) richtig vorausgesagt. Der experimentelle Nachweis gelang erstmals v. GAVEL (1939) durch sorgfältige Beobachtung der Kriechbewegungen von *Drosophila* im Streifenzyylinder. Die Beobachtungen führten jedoch zu widersprüchlichen Ergebnissen, wenn Teile der Augen durch lichtabsorbierende Farbschichten verdeckt wurden. Offensichtlich ist die Verwendung der Wellenlänge  $\lambda_0$  als Bezugsgröße ein Grund für diese Widersprüche. Verwendet man statt dessen die entsprechenden Durchschnittswerte  $\bar{\lambda}$  der wirklichen Mustergrundwellenlängen nach Gl. (15), so sind die Resultate miteinander vereinbar.

### 8. Kontrastverminderung im Einzelommatidium

Die Größe des Sehfelds eines Ommatidiums wird von zwei konkurrierenden Erfordernissen bestimmt. Auf der einen Seite gewährleistet ein möglichst großer Öffnungswinkel den notwendigen Lichtfluß im Receptor. Da nun aber der Receptor über die Helligkeitsunterschiede des Musters im ganzen Lichteinzugsgebiet mittelt, wird auf der anderen Seite der Kontrast im Receptorenaster um so geringer, je kleiner die Grundwellenlänge  $\lambda$  des Musters und je größer der Öffnungswinkel  $\Delta\varphi$  des Ommatidiums ist. Vgl. hierzu VARJÚ (1959) sowie FERMI u. REICHARDT (1963).

Das Sehfeld von Einzelommatidien wurde bisher von WATERMAN (1954), KIRSCHFELD u. REICHARDT (1964) an *Limulus* und von WASHIZU u. BURKHARDT (1964) an *Calliphora* elektrophysiologisch sowie von KUIPER (1962) an *Apis* optisch vermessen. In allen Fällen ergab sich eine räumliche Empfindlichkeitsverteilungsfunktion, die von einer rotationssymmetrischen Gauß-Verteilung um die optische Achse nicht wesentlich abweicht. Die Bestimmung der Empfindlichkeitsverteilungsfunktion an den Ommatidien von *Drosophila* steht noch aus. Im folgenden wurde angenommen, daß sie ebenfalls durch eine Gauß-Verteilung beschrieben werden kann. Entsprechend ist der Öffnungswinkel  $\Delta\varphi$  eines Ommatidiums definiert als die Halbwertsbreite dieser Verteilung im Winkelmaß (Abb. 1).

Die Kontrastverminderung im Receptor für ein periodisches Streifenmuster mit sinusförmiger Helligkeitsverteilung in der Bewegungsrichtung wurde bereits von FERMI u. REICHARDT (1963) angegeben. Die Leuchtdichte als Funktion der Blickrichtung und der Zeit ergibt sich aus der mittleren Leuchtdichte  $\bar{j}_e$  und

den Musterparametern  $w$ ,  $\lambda$  und  $m_e$  im Eingang des optischen Systems (Index  $e$ )

$$j_e(\varphi; \vartheta; t) = \bar{j}_e \left[ 1 + m_e \sin \frac{2\pi}{\lambda} (\varphi + wt) \right]. \quad (19)$$

Aus dem Produkt der örtlichen Leuchtdichte und der örtlichen Empfindlichkeit erhält man den Beitrag des zugehörigen Raumwinkelements  $d\Omega$  zur Gesamtintensität im Ausgang des optischen Systems (Index  $a$ )

$$dI_a = \bar{j}_e \left[ 1 + m_e \sin \frac{2\pi}{\lambda} (\varphi + wt) \right] e^{-\frac{4 \ln 2}{\Delta\varphi^2} (\varphi^2 + \vartheta^2)} d\Omega.$$

Die Integration über den Raumwinkel  $2\pi$  einer Halbkugel würde die Gesamtintensität  $I_a$  liefern. Da nun aber in jedem Fall der Öffnungswinkel  $\Delta\varphi \ll \pi$  ist, kommt der Hauptbeitrag aus einem Winkelbereich in unmittelbarer Umgebung der optischen Achse mit der Richtung  $\varphi = 0$ ;  $\vartheta = 0$ . In diesem Bereich gelten die Näherungen  $\varphi \approx \tan \varphi$  und  $\vartheta \approx \tan \vartheta$  für die Winkel im Bogenmaß der Einheitskugel und ihre zugehörigen Tangenten. Es ist daher zulässig, die Integration über die Variablen  $\varphi$  und  $\vartheta$  in der Tangentialebene senkrecht zur optischen Achse zwischen den Grenzen  $-\infty$  und  $+\infty$  auszuführen, wobei  $j_e$  die Bedeutung einer Flächenleuchtdichte erhält.

Unter den genannten Bedingungen ist die Gesamtintensität im Receptor

$$I_a = \bar{j}_e \int_{-\infty}^{+\infty} \int_{-\infty}^{+\infty} \left[ 1 + m_e \sin \frac{2\pi}{\lambda} (\varphi + wt) \right] \times e^{-\frac{4 \ln 2}{\Delta\varphi^2} (\varphi^2 + \vartheta^2)} d\varphi d\vartheta$$

oder nach Ausführung der Integration

$$I_a = \frac{\pi \Delta\varphi^2}{4 \ln 2} \bar{j}_e \left[ 1 + m_e e^{-\frac{\pi^2}{4 \ln 2} \left( \frac{\Delta\varphi}{\lambda} \right)^2} \sin \frac{2\pi}{\lambda} wt \right], \quad (20)$$

wobei Lichtverluste durch Absorption und Reflektion im optischen System durch einen zusätzlichen Faktor  $\leq 1$  berücksichtigt werden können. Der zeitliche Verlauf im Ausgang des optischen Systems entspricht somit einer Gleichung

$$I_a(t) = \bar{I}_a \left[ 1 + m_a \sin \frac{2\pi}{\lambda} wt \right]. \quad (21)$$

Er ist ebenfalls sinusförmig und stets in Phase mit dem periodischen Helligkeitsverlauf Gl. (19) im Eingang des optischen Systems, gemessen in Richtung der optischen Achse ( $\varphi = 0$ ).

Durch Koeffizientenvergleich zwischen (20) und (21) erhält man die Kontrastfunktion  $h(\lambda; \Delta\varphi)$ , die das Verhältnis des übertragenen zum vorgegebenen Modulationsgrad für sinusförmige Helligkeitsmuster angibt

$$h_s(\lambda; \Delta\varphi) = \left[ \frac{m_a}{m_e} \right]_s = e^{-\frac{\pi^2}{4 \ln 2} \left( \frac{\Delta\varphi}{\lambda} \right)^2}. \quad (22)$$

Die ausgezogene Kurve in Abb. 14 zeigt den Verlauf dieser Funktion in Abhängigkeit von  $\lambda/\Delta\varphi$ ; das zugehörige Einschaltbild veranschaulicht die Übertragungseigenschaften des optischen Systems für ein bewegtes Sinusmuster. Wie erwartet, ist die Kontrastverminderung um so wirksamer, je kleiner  $\lambda$  und je größer  $\Delta\varphi$  ausfällt.

Ebenfalls durch Koeffizientenvergleich erhält man die Beziehung

$$\bar{I}_a = \frac{\pi \Delta\varphi^2}{4 \ln 2} \bar{j}_e \quad (23)$$

nach der die mittlere Intensität im Receptor mit dem Quadrat des Öffnungswinkels ansteigt.

Die Kontrastverminderung für ein periodisches Streifenmuster mit *rechteckförmiger* Helligkeitsverteilung ergibt sich aus Gl. (20), wenn man die Sinusfunktion durch die entsprechende Fourier-Reihe ersetzt. Dabei wird der Kontrast der  $k$ -ten Oberwelle mit der Wellenlänge  $\lambda/k$  nach Gl. (22) im optischen System um

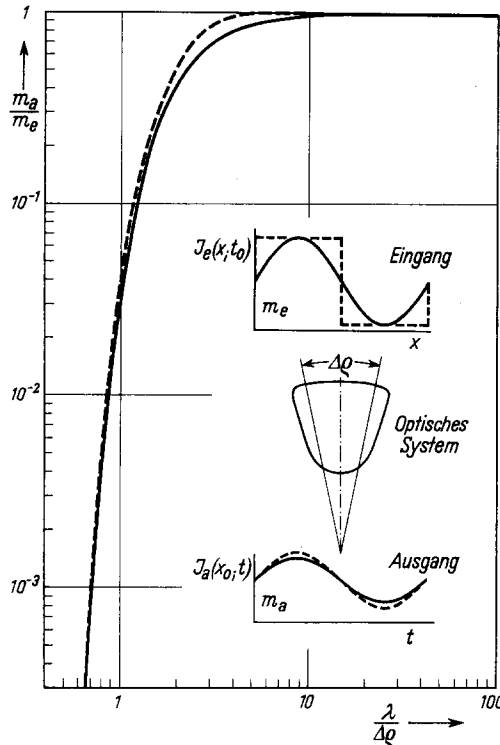


Abb. 14. Kontrastverminderung im optischen System eines Ommatidiums infolge der Helligkeitsmittelung im Bereich des Öffnungswinkels  $\Delta\varphi$ . Die Kontrastfunktion  $h(\lambda; \Delta\varphi)$ , die nach Gl. (26) das Verhältnis des Ausgangsmodulationsgrads zum Eingangsmodulationsgrad  $m_a/m_e$  angibt, ist nach Gl. (22) für Sinus-Muster (-----) und nach Gl. (25) für Rechteck-Muster (—) in Abhängigkeit von  $\lambda/\Delta\varphi$  aufgetragen. Die Einschaltfigur veranschaulicht die örtliche Intensitätsverteilung im Eingang und den zeitlichen Intensitätsverlauf im Ausgang des optischen Systems

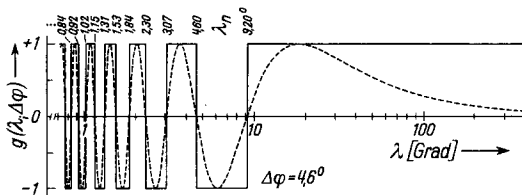


Abb. 15. Vorzeichen und Nullstellen  $\lambda_n$  der optomotorischen Reaktion, berechnet für Drosophila aus der Interferenzfunktion  $g(\lambda; \Delta\varphi = 4,6^\circ)$  Gl. (6). Der mäandrierende Funktionsverlauf (—) entspricht nach Gl. (9) bzw. (26) einem Perzeptionsschema, in das neben den Parametern  $w/\lambda$ ,  $\bar{I}_a$  und  $m_a$  allein die Bewegungsrichtung der Helligkeitsverteilung in der Rezeptorebene eingeht. Dagegen verläuft die Interferenzfunktion sinusförmig (-----), wenn die Bewegungsperzeption auf dem Korrelationsprinzip beruht (VARJÚ 1959). In beiden Fällen ist die Reaktion  $R(\lambda) \sim g(\lambda; \Delta\varphi)$ , sofern nach Gl. (26) die Parameter  $w/\lambda$ ,  $\bar{I}_a$  und  $m_a$  konstant gehalten werden. Die entsprechenden Untersuchungen an Drosophila ergeben eindeutig einen mäandrierenden Reaktionsverlauf im Bereich der 1. Nullstelle (Abb. 10b) und eine unverminderte Reaktionsstärke bei großen Wellenlängen (Abb. 6 bzw. Abb. 18, links)

einen Faktor  $h_S(\lambda/k; \Delta\varphi) < 1$  vermindert. Wegen

$$h_S(\lambda/k; \Delta\varphi) = h_S^k(\lambda; \Delta\varphi)$$

erhält man einen Intensitätsverlauf

$$I_a(t) = \left[ 1 + m_e \frac{4}{\pi} \sum_{k=1}^{\infty} \frac{\sin \frac{k\pi}{2}}{k} h_S^k(\lambda; \Delta\varphi) \sin k \frac{2\pi}{\lambda} w t \right] \quad (24)$$

in dem der Anteil der Oberwellen mit steigender Ordnungszahl abnimmt. Diese Tiefpaßeigenschaft des optischen Systems wird durch die gestrichelten Kurven des Einschaltbilds Abb. 14 veranschaulicht.

Trotz der Veränderung der Helligkeitsfunktion läßt sich die Kontrastverminderung entsprechend der Definition des Modulationsgrades Gl. (1) auch für rechteckförmige Helligkeitsmuster angeben:

$$h_R(\lambda; \Delta\varphi) = \left[ \frac{m_a}{m_e} \right]_R = \frac{4}{\pi} \sum_{k=1}^{\infty} \frac{\sin \frac{k\pi}{2}}{k} h_S^k(\lambda; \Delta\varphi) \quad (25)$$

$$= \frac{4}{\pi} \left[ h_S - \frac{1}{3} h_S^3 + \frac{1}{5} h_S^5 - \frac{1}{7} h_S^7 + \dots \right]$$

Die gestrichelte Kurve in Abb. 14 zeigt den Verlauf dieser Kontrastfunktion in Abhängigkeit von  $\lambda/\Delta\varphi$ . Wegen der starken Konvergenz der Reihe (25) ist für alle  $h_S < 0,65$  bereits der Beitrag des 2. Gliedes  $< 1\%$  und damit der Helligkeitsverlauf im Ausgang des optischen Systems praktisch sinusförmig.

Die Kontrastverminderung bei kleinen Musterwellenlängen läßt sich in die allgemeine Reaktionsfunktion von Drosophila Gl. (9) einbeziehen. Nach Aufhebung der verbliebenen Teilbedingung  $\lambda \gg \Delta\varphi$  in Gl. (3) ist die optomotorische Reaktion für beliebige  $\lambda$

$$R = f\left(\frac{w}{\lambda}; \bar{I}_a; m_a\right) g(\lambda; \Delta\varphi) \quad (26)$$

$$m_a = m_e \cdot h(\lambda; \Delta\varphi).$$

Die Reizumwandlung im optischen System wird durch die Interferenzfunktion  $g(\lambda; \Delta\varphi)$  und die Kontrastfunktion  $h(\lambda; \Delta\varphi)$  beschrieben. Die Funktion  $g(\lambda; \Delta\varphi)$  ist für einen Divergenzwinkel  $\Delta\varphi = 4,6^\circ$  in Abb. 15 (—) angegeben.  $h(\lambda; \Delta\varphi)$  läßt sich bei Kenntnis des Öffnungswinkels  $\Delta\varphi$  aus Gl. (22) bzw. (25) berechnen oder Abb. 14 entnehmen. Die mittlere Intensität  $\bar{I}_a$  ergibt sich nach Gl. (23) bis auf einen Absorptionsfaktor  $\leq 1$  aus der mittleren Eingangsleuchtdichte und dem Öffnungswinkel.

### 9. Der Öffnungswinkel $\Delta\varphi$ bei verschiedener Schirmpigmentierung

Nach den Gesetzmäßigkeiten der geometrischen Interferenz Abb. 15 sollte man erwarten, daß die optomotorische Reaktion  $R(\lambda)$  eine Reihe geschwindigkeitsunabhängiger Nullstellen  $\lambda_n$  aufweist, bei denen sich ihr Vorzeichen umkehrt. Tatsächlich ist aber nur die 1. Nullstelle vollständig ausgebildet, wie bereits Abb. 6 zeigt.

Der Grund für dieses Verhalten ist in der Kontrastverminderung bei kleinen Wellenlängen zu suchen (Abschnitt 8). Ist nämlich der Öffnungswinkel  $\Delta\varphi$  von Null verschieden, so gibt es immer einen Grenzwert  $\lambda^*$ , bei dem der übertragene Kontrast die kritische Schwelle  $m_a^*$  seiner Wirksamkeit im visuellen System unterschreitet. Muster mit einer Grundwellenlänge  $\lambda \leq \lambda^*$  können daher keine Reaktion mehr hervorrufen.

Abb. 16 enthält die Reaktionen  $R(\lambda)$  der Drosophila-Rassen +, se,  $w^a$  und  $w$  in einem größeren Wellenlängenbereich. Jeder der angegebenen Werte wurde bei konstanter Mustergeschwindigkeit  $w = 20^\circ/\text{sec}$  und konstantem Musterkontrast  $m_e \approx 1$  an separaten Fliegen ermittelt.

Der Abfall der Reaktion bei größeren Wellenlängen geht auf die Abnahme der Kontrastfrequenz  $w/\lambda$  in diesem Bereich zurück. Wird statt der Geschwindigkeit die Kontrastfrequenz konstant gehalten, so zeigt die Reaktion der pigmentierten Rassen keinen Abfall bei großen Werten von  $\lambda$  (vgl. Abb. 18, links).

Bei hinreichend kleinen Wellenlängen enthalten alle vier Reaktionskurven charakteristische Abweichungen vom erwarteten Reaktionsverlauf Abb. 15 (—). Die Grenzwerte  $\lambda^*$  für diese Abweichungen sind in der Tabelle aufgeführt. Sie lassen sich mit

Tabelle. Grenzwellenlänge  $\lambda^*$ , kritischer Kontrast  $m_a^*$  und Öffnungswinkel  $\Delta\varrho$  bei vier unterschiedlich pigmentierten *Drosophila*-Rassen. (Mittelwerte für acht Standardreaktionen im Bereich 0–0,008 dyn · cm)

	$\lambda^*$ [Grad]	$m_a^*$	$\Delta\varrho$ [Grad]
+	(3,1)	0,024	(3,3)
se	(3,1)	0,025	(3,2)
$w^a$	4,9	0,19	3,4
w	9,2	0,59	3,5

einiger Genauigkeit nur für die Mutanten  $w^a$  mit schwacher und w mit fehlender Schirmpigmentierung angeben, bei denen die Reaktion auf Streifenzyylinder mit kleineren Wellenlängen tatsächlich verschwindet. Für die stark pigmentierten Rassen + und se wurde dagegen als Grenzwert  $\lambda^*$  die Wellenlänge der 3. Nullstelle angegeben, bei der die Reaktionskurve erstmals vom Verlauf Abb. 15 (—) sichtbar abweicht.

Da sich der Grenzwert  $\lambda^*$  mit abnehmendem Schirmpigmentgehalt zu höheren Werten von  $\lambda$  verschiebt, hat es zunächst den Anschein, als sei der Öffnungswinkel  $\Delta\varrho$  durch die Schirmpigmentierung vorgegeben und erweitere sich bei deren Abwesenheit. Eine solche Vorstellung wurde von FINGERMAN (1952) entwickelt und diente bereits KALMUS (1943) zur Erklärung des angeblichen Fehlens von optomotorischen Reaktionen bei der *Drosophila*-Mutante w [ein Befund, der später von AUTRUM (1961) bestätigt wurde].

Das folgende Verfahren zur Bestimmung von  $\Delta\varrho$  aus optomotorischen Messungen ergibt sich aus den Untersuchungen des Abschnitts 8. In Anlehnung an die Einschaltfigur Abb. 14 zeigt Abb. 17, unter welchen Bedingungen zwei periodische Muster mit unterschiedlichen Parametern  $w$ ,  $\lambda$  und  $m_e$  im Ausgang des optischen Systems den gleichen Intensitätsverlauf mit gleicher Wirksamkeit im perzeptiven System erzeugen können.

Im Fall I habe das vorgegebene Muster eine Wellenlänge  $\lambda_1 = \lambda^*$ , eine Geschwindigkeit  $w_1$  und einen Eingangsmodulationsgrad  $m_{e1} = 1$ . Wegen der starken Kontrastverminderung wird im Ausgang des optischen Systems gerade die kritische Schwelle

$$m_a^* = h(\lambda^*; \Delta\varrho) \quad (27)$$

erreicht, bei der das Muster keine Reaktion mehr hervorrufen kann.

Die gleiche Situation läßt sich auch im Fall II z. B. mit einem 1-Streifenmuster erzeugen (bei dem sich die Grundwellenlänge  $\lambda_2$  über den ganzen Zylinderumfang erstreckt), sofern man durch geeignete Wahl der Parameter für eine hinreichende Übereinstimmung der Kontrastfrequenz und der mittleren Intensität beider Muster sorgt:

$$w_2 = (\lambda_2/\lambda^*) w_1; \quad \bar{I}_2 = \bar{I}_1.$$

In diesem Fall ist nun die Kontrastverminderung wegen der Beziehung  $\lambda_2 \gg \Delta\varrho$  mit Sicherheit unterbunden (Abb. 14), und es gilt

$$m_{e1} = m_{a1}.$$

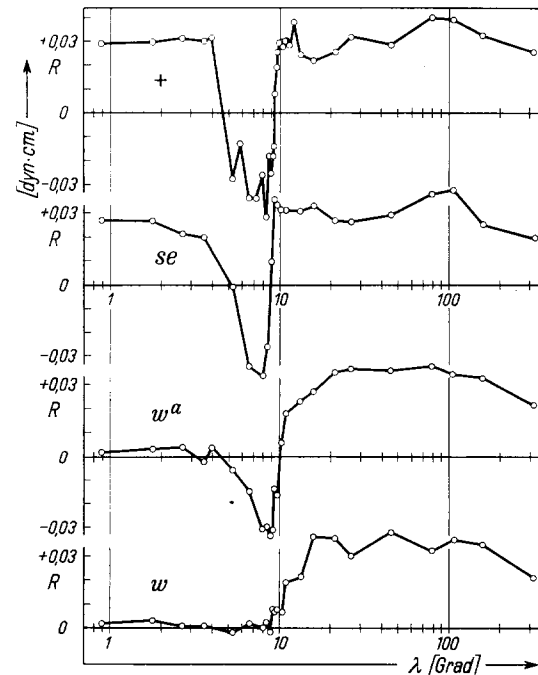


Abb. 16. Optomotorische Reaktionen in Abhängigkeit von der Mustergrundwellenlänge  $\lambda$  für einen größeren Wellenlängenbereich. Angegeben sind die Mittelwerte von Messungen an zahlreichen Fliegen des Wildtyps (+) sowie der Mutanten sepia (se), white-apricot ( $w^a$ ) und white (w) bei einer Mustergeschwindigkeit  $w = 20^\circ/\text{sec}$  und einem Musterkontrast  $m_e \approx 1$ . Wegen der Kontrastverminderung im optischen System der Ommatidien entsprechen die Reaktionen unterhalb eines Grenzwerts  $\lambda^*$  nicht mehr dem berechneten Verlauf Abb. 15 (—). Mit abnehmendem Schirmpigmentgehalt verschiebt sich dieser Grenzwert zu höheren Werten von  $\lambda$  (Tabelle). Die positiven Reaktionen der Rassen + und se im Bereich  $\lambda < \lambda^*$  sind eine Folge der Teilungsfehlerwellen  $\lambda_p$  (Abschnitt 5). Das Fehlen entsprechender Reaktionen bei den Mutanten  $w^a$  und w läßt Unterschiede in der Kontrastempfindlichkeit der verschiedenen Rassen vermuten (vgl. Abb. 18)

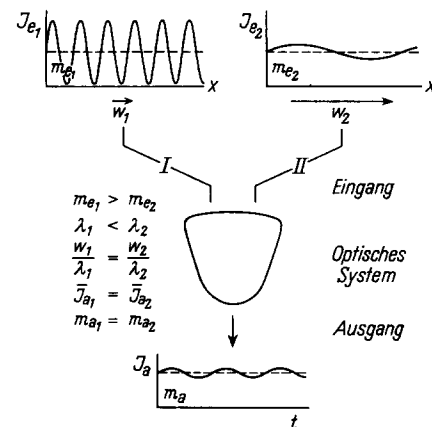


Abb. 17. Zwei periodische Muster mit unterschiedlichen Parametern  $w$ ,  $\lambda$  und  $m_e$  erzeugen im Ausgang des optischen Systems eines Ommatidiums den gleichen Intensitätsverlauf mit gleicher Wirksamkeit im perzeptiven System, wenn ihre Kontrastfrequenz  $w/\lambda$  und ihre mittleren Intensitäten  $\bar{I}$  übereinstimmen und wenn die unterschiedliche Kontrastverminderung im optischen System (Abb. 14) in beiden Fällen den gleichen Ausgangsmodulationsgrad  $m_a$  liefert

Verkleinert man schrittweise den Eingangsmodulationsgrad des 1-Streifen-Musters, so erreicht man bei einem Wert  $m_{e1}^*$  schließlich wieder die kritische Schwelle der Reaktion. Damit sind die Bedingungen Abb. 17 erfüllt, unter denen die beiden verschiedenen Muster I und II den gleichen Intensitätsverlauf im Ausgang des

optischen Systems erzeugen. Nach Gl. (26) ist damit auch die Gleichbewertung der Muster im perzeptiven System gesichert. Die kritischen Werte des übertragenen Modulationsgrads müssen daher in beiden Fällen übereinstimmen:

$$m_{a_1}^* = m_{a_2}^* = m_e^*. \quad (28)$$

Aus (27) und (28) folgt

$$m_{e_2}^* = h(\lambda^*; \Delta\varrho). \quad (29)$$

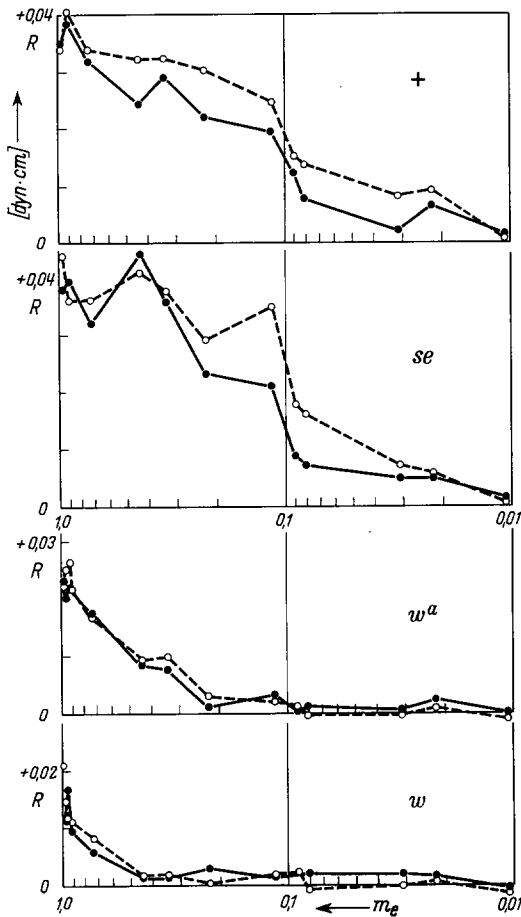


Abb. 18. Optomotorische Reaktionen in Abhängigkeit vom Eingangsmodulationsgrad  $m_e$  sinusförmiger (●) und rechteckförmiger (○) 1-Streifen-Helligkeitsmuster ( $\lambda \approx 360^\circ$ ;  $w = 1400^\circ/\text{sec}$ ). Angegeben sind die Mittelwerte von Messungen an zahlreichen Fliegen des Wildtyps (+) sowie der Mutantensepia (se), white-apricot ( $w^a$ ) und white (w). Mit abnehmendem Schirmpigmentgehalt verschiebt sich der Schwellenwert  $m_e^* = m_a^*$  zu höheren Kontrastwerten (Tabelle)

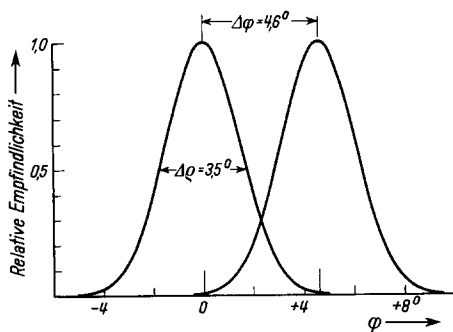


Abb. 19. Richtungsempfindlichkeit benachbarter Ommatidien im Facettenauge von *Drosophila* bei Annahme einer gaußförmigen Verteilungsfunktion. Nach optomotorischen Untersuchungen an verschiedenen Rassen ist der Divergenzwinkel  $\Delta\varphi$  und der Öffnungswinkel  $\Delta\varrho$  unabhängig von der Schirmpigmentierung der Augen (Abb. 1). Unterschiede der Reaktionseigenschaften Abb. 6, 16 und 18 lassen sich auf den erhöhten Streulichtanteil in den Ommatidien der unterpigmentierten Mutanten zurückführen, durch den der wirksame Kontrast vermindert wird. Die mittlere Intensität in den Ommatidien der Rassen +, se,  $w^a$  und w müßte sich demnach bei gleicher Beleuchtung und vollständiger Adaptation etwa wie 1:1:8:25 verhalten

Diese Beziehung enthält experimentell zugängliche Größen und kann unter Berücksichtigung der entsprechenden Kontrastfunktion [Gl. (22) bzw. (25); Abb. 14] nach  $\Delta\varrho$  aufgelöst werden.

Abb. 18 zeigt die Mittelwerte der Reaktionen  $R(m_e)$  für sinusförmige (●) und rechteckförmige (○) 1-Streifen-Helligkeitsmuster, gemessen bei einer Geschwindigkeit  $w = 1400^\circ/\text{sec}$  an zahlreichen Fliegen der Rassen +, se,  $w^a$  und w. Der Schwellenwert  $m_a^* = m_e^*$  hängt nur unwesentlich von der Form der Helligkeitsmuster ab. Er verschiebt sich aber mit abnehmendem Schirmpigmentgehalt zu wesentlich höheren Kontrastwerten.

Wegen der Streuung der Meßwerte ist die Bestimmung der Größen  $\lambda^*$  und  $m_a^*$  erschwert, bei denen die Reaktion auf die entsprechenden Musterwellenlängen

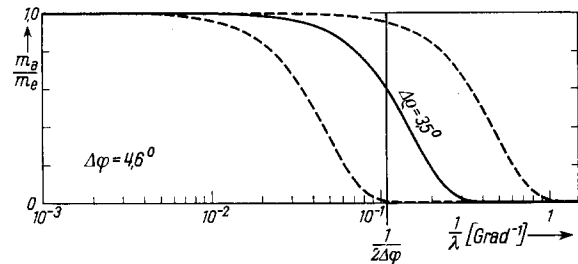


Abb. 20. Übertragungseigenschaften des rezeptiven Systems von *Drosophila* für die räumlichen Frequenzen  $1/\lambda$  der Helligkeitsumwelt. Der Frequenzgang bei einem Öffnungswinkel  $\Delta\varrho = 3,5^\circ$  und die Auflösungsgrenze bei einem Divergenzwinkel  $\Delta\varphi = 4,6^\circ$  (—) entsprechen der Optimalbedingung für die Frequenzübertragung bei vorgegebener Leistungsübertragung. Zum Vergleich ist der Frequenzgang für Öffnungswinkel eingezeichnet, die das Zehnfache (-----, links) bzw. ein Zehntel (-----, rechts) dieser Leistung ergeben

gerade verschwindet. Es wurden daher *Standardreaktionen* im Bereich zwischen 0 und  $0,008 \text{ dyn} \cdot \text{cm}$  vorgegeben und aus den zugehörigen Wertepaaren  $\lambda^*$ ;  $m_a^*$  der Abb. 16 und 18 jeweils die entsprechenden Öffnungswinkel  $\Delta\varrho$  nach Gl. (29) berechnet. Die Tabelle enthält die Mittelwerte der Größen  $\lambda^*$ ,  $m_a^*$  und  $\Delta\varrho$  aus diesen Bestimmungen.

Während sowohl  $\lambda^*$  als auch  $m_a^*$  von der Pigmentierung der Ommatidien in weitem Maße abhängen, ist der ermittelte Öffnungswinkel  $\Delta\varrho$  für alle untersuchten *Drosophila*-Rassen praktisch konstant (Tabelle). Zu einem ähnlichen Resultat gelangten in jüngster Zeit WASHIZU u. BURKHARDT (1964) durch elektrophysiologische Bestimmung der Richtungsempfindlichkeit von Einzelschellen verschiedener *Calliphora*-Rassen.

Die verminderte Musterempfindlichkeit der Mutanten  $w^a$  mit schwacher und w mit fehlender Schirmpigmentierung (Abb. 6, 16 und 18) läßt sich auf die Zunahme des ungerichteten Streulichtanteils  $I_s$  der Gesamtintensität in den Ommatidien zurückführen. Dieser Anteil ist der mittleren Musterhelligkeit proportional und reduziert den wirksamen Kontrast auf einen Wert  $m_a \bar{I}_a / (\bar{I}_a + I_s)$ . Das Verhältnis der mittleren Intensitäten  $\bar{I}_a + I_s$  in den Augen von Rassen, die sich lediglich in der Pigmentierung unterscheiden, entspricht daher dem Verhältnis der Kontrastwerte  $m_a$ , die bei gleichen Versuchsbedingungen und vollständiger Adaptation übereinstimmende Reaktionen hervorrufen.

Vollständige Adaptation wird von *Drosophila* bei Leuchtdichten  $\geq 1$  Apostilb annähernd erreicht (HECHT u. WALD 1934). Oberhalb dieses Grenzwerts ist die Reaktion von der mittleren Intensität in den

Ommatidien unabhängig, sofern der wirksame Kontrast erhalten bleibt. Die Kontrastwerte  $m_a^*$  in der Tabelle wurden unter den genannten Bedingungen bei einer Leuchtdichte von etwa 1000 Apostilb ermittelt. Danach verhält sich die mittlere Intensität  $I_a + I_s$  in den Ommatidien der Rassen +, se,  $w^a$  und  $w$  bei gleicher Beleuchtung etwa wie 1:1:8:25.

Die verminderte Kontrastempfindlichkeit der unterpigmentierten Mutanten  $w^a$  und  $w$  (Abb. 18) sollte nach dieser Relation mit einer erhöhten Intensitätsempfindlichkeit gekoppelt sein. Eine solche Empfindlichkeitszunahme wurde von AUTRUM (1955) und LANGER (1964) an Belichtungspotentialen unterschiedlich pigmentierter Calliphora-Augen direkt nachgewiesen.

Die ermittelten optischen Eigenschaften des Facettenrasters von Drosophila sind in Abb. 19 zusammengefaßt. Bei gleichmäßiger Verteilung über den gesamten Sehinkelbereich des Auges würde die Streulichtempfindlichkeit eines Ommatidiums in dieser Darstellung zusätzlich einen Untergrund von etwa  $1,2 \times 10^{-3} I_s/I_a$  relativen Empfindlichkeitseinheiten ergeben. Die bisherigen Resultate sind mit unterschiedlichen Modellvorstellungen über das optische System des Komplexauges vereinbar (EXNER 1891), (BARLOW 1952), (KUIPER 1962), (ENOCH 1963) und können daher nicht eindeutig zugeordnet werden.

Dagegen läßt sich die Leistungsfähigkeit des untersuchten optischen Systems nach den ermittelten Eigenschaften Abb. 19 bewerten. Der Lichtstrom  $\Phi$  in einem Ommatidium ist der Ausgangsintensität  $I_a$  Gl. (23) und dem Linsenquerschnitt mit dem Durchmesser  $r_0 \Delta \varphi$  proportional

$$\Phi \sim r_0^2 \Delta \varphi^2 \Delta \varrho^2 j_e. \quad (30)$$

Um bei gegebenem Augenradius  $r_0$  auch noch unter ungünstigen Lichtverhältnissen ein Minimum an Signalleistung mit ausreichendem Signal-zu-Rausch-Verhältnis (FERMI u. REICHARDT 1963) im Receptor zu sichern, darf das Produkt  $\Delta \varphi \Delta \varrho$  einen gewissen Grenzwert nicht unterschreiten. Das Verhältnis der beiden Größen zueinander ist dadurch nicht festgelegt.

Unter dieser Bedingung erreichen die Übertragungseigenschaften des rezeptiven Systems für die räumlichen Frequenzen  $1/\lambda$  der Helligkeitsumwelt ein Optimum, wenn der Abfall der Kontrastfunktion  $h(\lambda; \Delta \varrho)$  Gl. (22) gerade im Bereich der Auflösungsgrenze  $1/2 \Delta \varphi$  Gl. (5) liegt.

Der entsprechende Frequenzgang für das optische System von Drosophila ist in Abb. 20 (—) wiedergegeben. Zum Vergleich ist der Verlauf für Öffnungswinkel eingezeichnet, die nach Gl. (30) das Zehnfache (-----, links), bzw. ein Zehntel (-----, rechts) des Lichtstroms im Receptor ergeben. Es zeigt sich, daß die ermittelten Größen  $\Delta \varphi$  und  $\Delta \varrho$  (Abb. 19) in optimalem Verhältnis zueinander stehen. Der Einfluß einer möglichen lateralen Inhibition (KIRSCHFELD u. REICHARDT 1964) wurde in dieser Darstellung nicht berücksichtigt.

Die Kenntnis des Divergenzwinkels  $\Delta \varphi$  und des Öffnungswinkels  $\Delta \varrho$  ermöglicht die Berechnung der zeitlich veränderlichen Intensitätsverteilung in der Rezeptorebene aus den Parametern des vorgegebenen Bewegungsmusters. Damit lassen sich die Eingangsgrößen für eine optomotorische Analyse des perzeptiven Systems von Drosophila nach Gl. (26) angeben.

Eine Reihe wesentlicher Anregungen verdanke ich Dr. W. REICHARDT. Dr. K. KIRSCHFELD und Dr. D. VARJÚ beteiligten sich an der kritischen Durchsicht der Arbeit. Der verwendete Drehmomentkompensator entstand in Zusammenarbeit mit Feinmechanikermeister H. BRAUN und seinen Mitarbeitern. Dipl.-Physiker H. WENKING entwickelte die hochempfindliche Meßelektronik. Dr. H. STABE (Fa. Hartmann u. Braun) bin ich für Rat und Hilfe in einigen technischen Fragen sehr verbunden. Dank gebührt ferner Dr. O. HESS für die Beschaffung geeigneter Mutanten, Fräulein C. STROEBEL für ihre Geduld beim Fixieren der Fliegen und Herrn E. FREIBERG für die Anfertigung der Abbildungen.

**Literatur.** AUTRUM, H.: Die spektrale Empfindlichkeit der Augenmutation white-apricot von Calliphora. Biol. Zbl. 74, 515 (1955); — Die Sehschärfe pigmentfreier Facettenaugen von Calliphora erythrocephala. Biol. Zbl. 80, 1 (1961). — BARLOW, H. B.: The size of ommatidia in apposition eyes. J. exp. Biol. 29, 667 (1952). — DEMEREC, M.: Biology of Drosophila. New York: John Wiley & Sons 1950. — ENOCH, J. M.: Optical properties of the retinal receptors. J. opt. Soc. Amer. 53, 71 (1963). — EPHRUSSI, B.: Studies of eye pigments of Drosophila. Genetics 30, 71 (1945). — EXNER, S.: Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig: Franz Deuticke 1891. — FERMI, G., u. W. REICHARDT: Optomotorische Reaktionen der Fliege Musca domestica. Kybernetik 2, 15 (1963). — FERNÁNDEZ-MORÁN, H.: Fine structure of the light receptors in the compound eye of insects. Exp. Cell Res., Suppl. 5, 586 (1958). — FINGERMAN, M.: The role of the eye-pigments of Drosophila melanogaster in photic orientation. J. exp. Zool. 120, 131 (1952). — GAFFRON, M.: Untersuchungen über das Bewegungssehen bei Libellenlarven, Fliegen und Fischen. Z. vergl. Physiol. 20, 299 (1934). — GAVEL, L. v.: Die „kritische Streifenbreite“ als Maß der Sehschärfe bei Drosophila melanogaster. Z. vergl. Physiol. 27, 80 (1939). — HASSENSTEIN, B.: Ommatidienraster und afferente Bewegungsintegration. Z. vergl. Physiol. 33, 301 (1951); — Über die Wahrnehmung von Figuren und unregelmäßigen Helligkeitsmustern. Z. vergl. Physiol. 40, 556 (1958a); — Die Stärke von optokinetischen Reaktionen auf verschiedene Mustergeschwindigkeiten. Z. Naturforsch. 13b, 1 (1958b); — Optokinetische Wirksamkeit bewegter periodischer Muster. (Nach Messungen am Rüsselkäfer Chlorophanus viridis). Z. Naturforsch. 14b, 659 (1959); — HASSENSTEIN, B., u. W. REICHARDT: Systemtheoretische Analyse der Zeit-, Reihenfolgen- und Vorzeichenbewertung bei der Bewegungsperzeption des Rüsselkäfers Chlorophanus. Z. Naturforsch. 11b, 513 (1956). — HECHT, S., and G. WALD: The visual acuity and intensity discrimination of Drosophila. J. gen. Physiol. 17, 517 (1934). — HERTWECK, H.: Anatomie und Variabilität des Nervensystems und der Sinnesorgane von Drosophila melanogaster. Z. wiss. Zool. 139, 559 (1931). — HERTZ, M.: Zur Physiologie des Formen- und Bewegungssehens. Auflösungsvermögen des Bienenauges und optomotorische Reaktion. Z. vergl. Physiol. 21, 579 (1935). — JOHANNSEN, O. A.: Eye structure in normal and eye-mutant Drosophilas. J. Morphol. and Physiol. 39, 337 (1924). — KALMUS, H.: The optomotor responses of some eye mutants of Drosophila. J. Genet. 45, 206 (1943); — Optomotor responses in Drosophila und Musca. Physiol. comp. (s-Grav.) 1, 127 (1949). — KIRSCHFELD, K., u. W. REICHARDT: Die Verarbeitung stationärer optischer Nachrichten im Komplexauge von Limulus (Ommatidien-Sehfeld und räumliche Verteilung der Inhibition). Kybernetik 2, Heft 2 (1964). — KÜHN, A.: Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena: Gustav Fischer 1919. — KUIPER, J. W.: The optics of the compound eye. Symp. Soc. exp. Biol. 16, 58 (1962). — KUNZE, P.: Untersuchung des Bewegungssehens fixiert fliegender Bienen. Z. vergl. Physiol. 44, 656 (1961). — LANGER, H.: (In Vorbereitung.) — MITTELSTAEDT, H.: Zur Analyse physiologischer Regulationssysteme. Verh. dtsch. Zool. Ges. in Wilhelmshaven 8, 150 (1951). — NOLTE, D. J.: The eye pigmentary system of Drosophila. J. Genet. 50, 79 (1950). — POWER, M. E.: The brain of Drosophila melanogaster. J. Morph. 72, 517 (1943). — REICHARDT, W.: Autokorrelations-Auswertung als Funktionsprinzip des Zentralnervensystems (bei der optischen Wahrnehmung eines Insekts). Z. Naturforsch. 12b, 448 (1957); — Nervous integration in the facet eye. Biophys. J. 2 (part 2), 121 (1961a); — Nervöse Verarbeitung optischer Nachrichten im Facettenauge. Jb. der Max-Planck-Gesellschaft S. 97 (1962). — REICHARDT, W., u. D. VARJÚ: Übertragungseigenschaften im Auswertesystem für das Bewegungssehen (Folgerungen aus Experimenten an dem Rüsselkäfer Chlorophanus viridis). Z. Naturforsch. 14b, 674 (1959). — VARJÚ, D.: Opto-



motorische Reaktionen auf die Bewegung periodischer Helligkeitsmuster. (Anwendung der Systemtheorie auf Experimente am Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis*.) *Z. Naturforsch.* **14b**, 724 (1959). — VISCONTINI, M.: Ptérines et génétique chez *Drosophila melanogaster*. *Industr. Chim. Belge* **10**, 1181 (1960). — WADDINGTON, C. H.: The ultra-structure of the developing eye of *Drosophila*. *Proc. royal Soc. B.* **153**, 155 (1960). — WALD, G., and G. ALLEN: Fractionation of the eye

pigments in *Drosophila melanogaster*. *J. gen. Physiol.* **30**, 41 (1946). — WASHIZU, Y., and D. BURKHARDT: Visual field of retinula cells. *Z. vergl. Physiol.* (im Druck). — WATERMAN, T. H.: Directional sensitivity of single ommatidia in the compound eye of *Limulus*. *Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.)* **40**, 252 (1954). — WENKING, H.: Unveröffentlicht. — WOLKEN, J. J.: Structure and molecular organization of retinal photoreceptors. *J. opt. Soc. Amer.* **53**, 1 (1963).

## BUCHBESPRECHUNGEN

Gille, J. C., M. Pelegrin u. P. Decaulne: **Lehrgang der Regelungstechnik. Bd. 2: Bauelemente der Regelkreise.** München: R. Oldenbourg; Berlin: Vlg. Technik 1963. XIV, 383 S. u. 436 Abb. Geb. DM 54.—

Das vorliegende Buch ist der zweite Teil des dreibändigen Werkes „Lehrgang der Regelungstechnik“, das ursprünglich unter dem Titel „Théorie et Technique des Asservissements“ bei Dunod in Paris erschienen war. Man hat sich aber nicht damit begnügt, nur eine Übersetzung vorzunehmen, sondern diese wurde von den Verfassern kritisch durchgesehen und ergänzt, so daß man das Buch eigentlich als verbesserte Neuauflage bezeichnen kann. — Die „Theorie der Regelungen“ wurde schon im ersten Teil behandelt. Der hier besprochene zweite Teil befaßt sich in großer Ausführlichkeit mit den einzelnen Baugliedern, aus denen sich der Regelkreis zusammensetzt: Meßglieder, Vergleicher, Verstärker, Stellantriebe, Stromrichter, Modulatoren und Regler. — Der Stoff ist außergewöhnlich klar gegliedert und durch eine Ziffernklassifikation geordnet. Ein zehn Seiten langes Inhaltsverzeichnis mit oft mehreren Stichworten für eine Buchseite erlaubt, jede Stelle sofort aufzufinden. Bei soviel Übersicht wäre ein Sachverzeichnis nicht unbedingt nötig gewesen; es ist dennoch vorhanden, aber auf den Umfang von drei Seiten beschränkt. — Bei der Darstellung des Stoffes empfindet man es als sehr angenehm, daß nie der Überblick verlorengeht. Jede Unterteilung wird im voraus aufgezeigt, bevor auf die einzelnen Zweige eingegangen wird. Am Anfang eines Teilgebietes steht

eine Aufzählung aller bekannten oder in Kürze zu erwartenden Lösungsmöglichkeiten. Dann werden von der Praxis her die einzelnen Lösungen dargestellt, ihr Einsatzbereich und dessen Grenzen beschrieben. Auch vor vielen öfters vorkommenden Fehlern und Trugschlüssen ist gewarnt. Danach folgt die theoretische Behandlung, zu deren Verständnis mathematische Kenntnisse beispielsweise über Vektorrechnung, Matrizenrechnung, Vierpoltheorie (nicht nur elektrisch!), Frequenzgangverfahren, stochastische Methoden und Laplace-Transformation erforderlich sind. Schließlich wird an Hand von Berechnungsbeispielen das zuvor Gesagte vertieft. Obwohl der Bogen zwischen Theorie und Praxis sehr weit gespannt ist, wirkt das Ganze doch wie aus einem Guß. Bei Verzicht auf die hohe Theorie dürfte es auch für einen mathematisch weniger bewanderten Techniker voll verständlich bleiben. — Eine sehr angenehme Zugabe ist ein fünfsprachiges Fachwörterverzeichnis, das die Ausdrücke für 238 regelungstechnische Begriffe in Englisch, Spanisch, Französisch, Deutsch und Russisch nebeneinanderstellt und für das Russische noch eine lateinische Umschrift dazugibt. Es ist nach Sachgebieten geordnet und wird durch fünf alphabetische Verzeichnisse in den fünf Sprachen ergänzt, so daß jeder Ausdruck, von jeder Sprache ausgehend, auch wirklich zu finden ist. Schon daraus ist zu erkennen, mit welchem Einfühlungsvermögen die Autoren an ihre Leser gedacht haben. Dem Buch ist zu wünschen, daß es bald zur selbstverständlichen Ausstattung jedes Regelungstechnikers gehören möge.

K. BARTH