

Kinematik und visuelle Steuerung des Kletterverhaltens und der Beinplatzierung der Fliege *Drosophila melanogaster* und Übertragung auf die Robotik

Dissertation zur Erlangung des
naturwissenschaftlichen Doktorgrades
der Bayerischen Julius-Maximilians-Universität Würzburg

vorgelegt von
Simon Pick
aus Stuttgart

Würzburg 2004

Eingereicht am: 22.12.2004

Mitglieder der Promotionskommission:

Vorsitzender: Prof. Dr. Dr. h.c. Ulrich Scheer

Gutachter: PD Dr. Roland Strauß

Gutachter: Prof. Dr. Wolfgang Rössler

Tag des Promotionskolloquiums: 11.05.2005

Doktorurkunde ausgehändigt am:

1	EINLEITUNG	1
1.1	Drosophila melanogaster als Modellorganismus.....	1
1.2	Basale Beincoordination im Thorakalganglion.....	2
1.3	Fortbewegung in unwegsamem Gelände	2
1.4	Antennen und Vorderbeine als taktiler Sensor	3
1.5	Das Sehsystem von Drosophila melanogaster	4
1.5.1	Binokulares Sehen.....	4
1.5.2	Visuelle Bewegungsdetektion per EMD.....	5
1.5.3	Visuelle Entfernungsmessung.....	5
1.5.4	Bewegungsparallaxe und Looming	5
1.5.5	Selbstinduzierte Bewegungsparallaxe: "Peering" und "Bobbing"	6
1.6	Aufbau und Funktion des Zentralkomplexes.....	6
1.6.1	Protocerebralbrücke.....	7
1.6.2	Protocerebralbrücke und Schrittlänge.....	7
1.6.3	Protocerebralbrücke und Fluchtlauf.....	7
1.6.4	Protocerebralbrücken-Hypothese	7
1.7	Visuelle Einflüsse auf die Platzierung einzelner Beine.....	8
1.8	Erstarrungsreaktion im Laufen.....	9
1.9	Laufrobotik.....	9
1.9.1	Was kann die Robotik der Biologie nutzen?	9
1.9.2	Beispiel: Visuelle Orientierung in laufenden <i>Drosophila</i>	10
1.9.3	Was kann die Biologie der Robotik nutzen?	11
1.9.4	<i>Drosophila melanogaster</i> als Vorbild für die Laufrobotik	12
1.9.5	Biologisch inspirierte hexapode Laufroboter.....	12
1.9.6	Tarry I und Tarry II	13
1.10	Fragestellung dieser Arbeit	14
2	MATERIAL UND METHODEN	16
2.1	Fliegen und Experimentvorbereitung	16
2.1.1	Zusätzliche Behandlungen	16
2.1.2	Augenübermalungen.....	16
2.2	3D-Hochgeschwindigkeits-Videoaufbau	17
2.3	Auswertung der Hochgeschwindigkeitsvideos.....	18
2.3.1	Erstellung von Bein- und Kopfspuren.....	19
2.4	Direkte Beobachtung der Lückenüberkletterung	20

2.5	Trittstein-Paradigma	20
2.6	Lückenüberwindungs-Paradigma	21
2.6.1	Auswertung der Anläufe auf die Lücke und Klassifikation des Verhaltens	21
2.6.2	Beinlängenmessung.....	22
2.7	Schrittlängen-Paradigma.....	22
2.8	Statistik.....	23
2.9	Der Laufroboter Tarry II.....	23
3	ERGEBNISSE	25
3.1	Trittstein-Paradigma	25
3.1.1	Visuelle Einflüsse auf die Geschwindigkeit	25
3.1.2	Visuelle Einflüsse auf die Schritteffizienz.....	26
3.1.3	Laufgeschwindigkeit bei breiteren Lücken	27
3.1.4	Anpassungen der Beinartikulation beim Laufen auf schwierigem Gelände	28
3.1.5	Beintrajektorien in einem mitgeführten Koordinatensystem	29
3.1.6	Maximale Höhe der Beintrajektorien.....	30
3.1.7	Anhaftpunkte der Beine.....	32
3.2	Das Schrittlängen-Paradigma	33
3.2.1	Messungen im Schrittlängen-Paradigma	33
3.2.2	Datenaufbereitung	34
3.2.3	Einfluss der Sichtbedingungen auf die Schrittperiode	34
3.2.4	Einfluss der Sichtbedingungen auf die mittlere Geschwindigkeit	35
3.2.5	Einfluss der Sichtbedingungen auf die Schrittlänge.....	36
3.2.6	Abhängigkeit der Schrittlänge von der Periode.....	37
3.3	Lückenüberwindungs-Paradigma	41
3.3.1	Überkletterungssequenz.....	41
3.3.2	Vorderbeinbewegungen als Indiz für einen Strategiewechsel an großen Lücken 43	
3.3.3	Variation der Lückenbreite: Vom Laufen zum Klettern.....	44
3.3.4	Initiation von Klettern bei verschiedenen Lückenbreiten	44
3.3.5	Lückenbreitenmessung: ein visueller Prozess	45
3.3.6	Naive Fliegen und motorisches Lernen.....	46
3.3.7	Spezifische Aufgaben der Photorezeptoren	47
3.3.8	Vergenz, binokulares Sehen und Lückenbreitenmessung	48
3.3.9	Bildbewegung durch Laufmechanik oder spezielle Kopfbewegungen?	48
3.3.10	Getrennte Präsentation der gegenüberliegenden Flächen	49
3.3.11	Vertikale gegen horizontale Kanten.....	49
3.3.12	Adaptationen an verschiedene Lückenbreiten	50
3.3.13	Einfluss der Lückentiefe auf die Überkletterungsmotivation.....	57
3.4	Anwendungen auf die Robotik.....	60
3.4.1	Funktionsgerechte Beinzugstrajektorien für mehr Mobilität	60
3.4.2	Energetische Schrittlängenoptimierung.....	62

3.4.3	Räumlich Orientierung mittels Kamera	63
4	DISKUSSION.....	67
4.1	Das Trittstein-Paradigma: Visuelle Einflüsse auf die Beinplatzierung.....	67
4.1.1	Visuelle Einflüsse auf die Laufgeschwindigkeit und Schritteffizienz	67
4.1.2	Anpassungen der Beinartikulation beim Laufen auf schwierigem Gelände	69
4.1.3	Kontaktpunkte der Beine mit dem Trittstein	69
4.2	Das Schrittlängen-Paradigma.....	70
4.2.1	Spezialisierung des frontalen Augenbereiches.....	70
4.2.2	Vergleich von Laufen auf dem Steg mit Laufen in der Ebene.....	71
4.3	Lückenüberwindungs-Paradigma	73
4.3.1	Vergleich des Kletterverhaltens von Taufolie und Stabheuschrecke	77
4.4	Roboter	78
4.4.1	Funktionsgerechte Beintragstrajektorien für mehr Mobilität	78
4.4.2	Energetische Schrittlängenoptimierung.....	79
4.4.3	Visuelle Fernorientierungskontrolle des Laufroboters	79
4.5	Ausblicke.....	80
4.5.1	Identifikation und Analyse der beteiligten Gehirngebiete und neuronaler Übertragungswege	80
4.5.2	Flexible Robotersteuereinheit für schwieriges Gelände	80
	ZUSAMMENFASSUNG.....	82
	SUMMARY	85
	LITERATURVERZEICHNIS.....	88
	LEBENS LAUF	95
	LISTE DER VERÖFFENTLICHUNGEN.....	96

1 Einleitung

Die Lauf- und Kletterleistungen vieler Insekten sind uns so alltäglich präsent, dass man leicht übersieht, wie weit die zu solchen Leistungen befähigenden Steuerungsabläufe und biologischen Baumaterialien den aktuellen Technologien voraus sind. Kein von Menschenhand gemachtes Gefährt erreicht die Autonomie, Robustheit und Manövrierfähigkeit dieser kleinen Wunderwerke auch nur annähernd. Von verschiedenen Richtungen aus werden jedoch Forschungsanstrengungen unternommen und Fortschritte erzielt beim Verständnis und der Nachahmung der Insektenlokomotion. Es gibt beispielsweise ein detailliertes Funktionsmodell für die basale Koordination der Beine laufender Insekten durch das thorakale Nervensystem (Übersicht: Cruse et al. 1998) und auch für die erste Stufe der Verarbeitung von visuellen Bewegungsreizen in den visuellen Verarbeitungszentren des Insektengehirns (Übersicht: Borst und Egelhaaf 1989). Im Bereich zwischen dem visuellen Eingang und der Ausführung des Laufens durch die Beine klafft jedoch noch eine beträchtliche Wissenslücke, die sich erst seit kurzem zu schließen beginnt, wobei der Zentralkomplex des Fliegengehirns in den Blick gerät (Übersicht: Strauss 2002a). Diese Arbeit soll am Beispiel der Taufliege einen Beitrag bei der Klärung der Frage leisten, wie das Gehirn visuelle Informationen nutzt, um das Laufverhalten an die Umgebungsbedingungen zu adaptieren. Erkenntnisse aus den biologischen Experimenten konnten dann auch in die Weiterentwicklung eines Laufroboters eingebracht werden.

1.1 *Drosophila melanogaster* als Modellorganismus

Drosophila melanogaster klettert behände über die unterschiedlichsten Oberflächen und Hindernisse. Der Selektionsdruck auf effiziente Fortbewegung am Boden ist hoch, da beispielsweise der Flug mit einer Gesamteffizienz von nur 2-3% eine metabolisch äußerst kostspielige Fortbewegungsform ist (Übersicht: Lehmann 2001) und sowohl die Balz (Übersicht: Greenspan und Ferveur 2000) als auch ein Teil der Futtersuche in dieser Fortbewegungsart durchgeführt werden.

Drosophila melanogaster besitzt trotz ihres reichen Verhaltensrepertoires ein Nervensystem von vergleichsweise geringer Komplexität. Besonders hilfreich für das Verständnis von übergeordneten Funktionen des Gehirns bei der Laufsteuerung ist die einfache genetische Manipulierbarkeit, dank derer man Defekte in bestimmten Untersystemen nicht-invasiv erzeugen kann. Im Vergleich zu akuten Läsionen ist die Reproduzierbarkeit der Defekte groß. So können ihre Auswirkungen leicht an vielen Tieren und damit detailliert untersucht werden. Auch ist seit dem Jahr 2000 die Sequenz des *Drosophila*-Genoms vollständig bekannt (Adams et al. 2000). In den letzten Jahren hat sich das GAL4/UAS-System als „Schweizer Taschenmesser“ der *Drosophila*-Forschung etabliert, weil es auf einfache Weise die zelltypspezifische Expression verschiedener Effektorgene ermöglicht (Duffy 2002). Durch die zelltypspezifische Expression des hefespezifischen Transkriptionsfaktors GAL4 werden selektiv Transgene eingeschaltet, die hinter die Erkennungssequenz für den GAL4-Faktor (UAS) kloniert und in die Keimbahn von *Drosophila* eingebracht wurden. Die wichtigsten Anwendungen sind Reporter-Screens (Armstrong und Kaiser 1997), die Rettung von Phänotypen mittels cDNA-Konstrukten, und das Blocken des synaptischen Ausgangs von Zellen (z. B. mit Tetanus-Toxin oder Shibire; z. B. zur Lokalisation des olfaktorischen Ge-

dächtnisses der Fliege Zars et al. 2000; Schwaerzel et al. 2003; Heisenberg 2003). Da das Gal4-System in Gen-Reporter Screens weltweit vielfach angewendet wurde, stehen schon große Bibliotheken von Linien zur Verfügung (z.B. www.fly-trap.org), die jeweils kleine Gruppen von Neuronen im Gehirn der Fliege adressieren. Beispielsweise konnte in einer *rutabaga* (*rut*) Nullmutante selektiv in den Pilzkörpern *rut* exprimiert werden und dadurch eine Form des Kurzzeitgedächtnisses in dieser Struktur lokalisiert werden (Zars et al. 2000). Neuerdings kann man mit dem temperaturgesteuerten heat shock-Gal80-System Entwicklungsstörungen in Gal4-Tieren durch konditionale Supprimierung von Gal4 verhindern (McGuire et al. 2003). Auch kann seit kurzem durch die RNAi-Methode die Synthese eines gewünschten Proteins heruntergeregelt werden (Fire et al. 1998), was z. B. zur Untersuchung der circadianen Rhythmik ausgenutzt wurde (Ko et al. 2002). Gendefekte können darüber hinaus dank Mosaiktechniken in ihrer Reichweite beschnitten werden (z.B. Golic und Golic 1996; Hotta und Benzer 1972; Strauss und Heisenberg 1993). Die kurze Generationsdauer von nur zwei Wochen ermöglicht vergleichsweise schnelle Fortschritte der genetischen Experimente.

1.2 Basale Beinkoordination im Thorakalganglion

Erstaunlicherweise sind alle zum koordinierten Laufen notwendigen Schaltkreise im Thorakalganglion der Fliege untergebracht: bei dekapitierten *Drosophila melanogaster* reicht eine kleine Menge Octopamin an der Schnittstelle des Halskonnektivs aus, um basal koordiniertes, aber ungerichtetes Laufen auszulösen (Yellman et al. 1997). Noch weiß man nicht viel über die durch das Halskonnektiv zwischen Thorax und Kopf ausgetauschten Laufsignale. Beispielsweise zeigten Summenableitungen vom Halskonnektiv der Heuschrecke, dass kein rhythmischer Eingang vom Gehirn in das Thorakalganglion zu erwarten ist (Kien und Altman 1984). Zwar können bei *Drosophila melanogaster* konsistente Schwingphasenabfolgen im Thorakalganglion erzeugt werden, im Absatz über die Funktion der Protocerebralbrücke wird jedoch dargelegt, dass zumindest Teile der Schrittlängensteuerung im Gehirn lokalisiert sind. Im Thorakalganglion hingegen sind schon viele Vorgänge der Beinkoordination (für Stabheuschrecke: Baessler 1983; Cruse 1990) und der Beeinflussung der Beinzugstrajektorien durch taktile Stimuli (Übersicht für Heuschrecke: Burrows 1992) vor allem durch Untersuchungen an Stabheuschrecken und Schaben im Detail verstanden. Beispielsweise wird die Lage geeigneter Beinaufsetzpunkte von vorne nach hinten weitergegeben (Stabheuschrecke: Graham 1985). Die Abfolge der Beinbewegungen beim Lauf in der Ebene ist zyklisch. Sie kann vollständig durch sechs Beinkoordinationsregeln beschrieben werden (Cruse 1990), wie Simulationen der Stabheuschrecke zeigen (Cruse et al. 1998). Das gilt selbst unter Störungen wie z. B. bei Hindernissen bis zu einer gewissen Größe (Kindermann 2001). Die Durchmusterung des Laufverhaltens von über 11.000 *Drosophila*-Mutanten mit einem automatisierten Laufanalysator zeigte, dass Fehler in der basalen Beinkoordination nicht mit Gehirnstrukturdefekten korrelieren (Strauss 1995, 1998, 2002a, b).

1.3 Fortbewegung in unwegsamem Gelände

In einer oft unübersichtlichen und hindernisreichen Umwelt müssen Tiere sowohl eine bestimmte Laufrichtung auswählen und beibehalten können als auch mit

den Widrigkeiten des unmittelbaren Vordergrundes zurecht kommen. Zur Fernorientierung wird eine Reihe verschiedener Strategien angewandt, darunter Pfadintegration, Vektornavigation oder die Orientierung an wieder erkennbaren Landmarken (Übersicht für Insekten: Wehner et al. 1996). In der Ebene läuft *Drosophila melanogaster* im alternierenden tripodischen Gang: die Schwingphasen von zwei Gruppen von jeweils drei Beinen wechseln sich ab (Strauss und Heisenberg 1990). Das Vorderbein und Hinterbein einer Körperhälfte und das Mittelbein der gegenüberliegenden Seite schwingen etwa gleichzeitig, während die verbleibenden Beine den Körper abstützen und nach vorne stemmen. Die Variabilität des Laufverhaltens ist gering.

Der Weg kann jedoch auch durch Hindernisse versperrt sein oder Lücken aufweisen; in unwegsamem Gelände muss das Laufverhalten ständig an die aktuellen Gegebenheiten adaptiert werden. Gerade Lücken weisen die besondere Schwierigkeit auf, dass die fehlenden Beinaufstandspunkte überbrückt werden müssen, was bei breiteren Lücken zunehmend schwieriger wird. Es gibt mehrere Studien an Lücken überquerenden Insekten (z. B. Cruse 1976, 1979; Duerr 2001; Watson et al. 2002), wobei die Lückenbreite eine Schrittlänge nicht überschritt. Einzig an der Stabheuschrecke wurde eine Studie mit Lückenbreiten von zwei- bis dreifacher Schrittlänge durchgeführt (Blaesing und Cruse 2004a; 2004b). Die Ergebnisse dieser Studie werden in der Diskussion mit den Befunden dieser Arbeit verglichen. Die Anpassungen an die Lücke wurden untersucht, indem die Schwingamplituden und Extrempositionen (die Positionen der Beinspitzen, an denen der Übergang zwischen Stemm- und Schwingphase stattfindet) einzelner Schritte in der Ebene und beim Überklettern einer Lücke detailliert verglichen wurden (Blaesing und Cruse 2004a; 2004b). Nicht nur die Trajektorien einzelner Beine werden modifiziert und zusätzliche kurze Schritte oder Suchschritte ausgeführt, auch die Koordination der Beine verändert sich. Gerade im langsamen Lauf an der Lückenkante scheint die Koordination stark durch das auf den einzelnen Beinen lastende Gewicht beeinflusst zu werden. Das Hineintreten in die Lücke lässt die Stabheuschrecke abbremsen. Ein taktiles Durchmustern der Lücke im Lauf stoppt den normalen Lauf hingegen nicht. Das Stattfinden einer Berührung scheint also zumindest in diesem Fall eher eine Adaptation auszulösen als das Ausbleiben einer Berührung.

1.4 Antennen und Vorderbeine als taktile Sensor

Durch die visuelle Wahrnehmung können viele Informationen über die Umwelt gleichzeitig gesammelt werden, da alle Sensoren gleichzeitig (parallel) arbeiten können. Bei Insekten mit schlechter räumlicher Auflösung des Auges oder bei nachtaktiven Spezies muss jedoch auf andere Sinnesmodalitäten zurückgegriffen werden, wie z. B. dem taktilen Durchtasten der unmittelbaren Umgebung mit Antennen oder Vorderbeinen. Jede Antenne kann verschiedene Orte aber nur der Reihe nach abtasten, so dass diese (serielle) Sinnesmodalität oft langsamer funktioniert als das Sehen. Jedoch sind die gewonnenen Informationen sehr zuverlässig; ein berührter Zweig existiert wirklich, während eine als Objekt wahrgenommene Kontur sich z. B. auch als Schatten herausstellen kann. Schließlich ist die Reichweite von Antennen noch durch ihre Länge begrenzt. Die Reichweite des Sehens ist im Prinzip unendlich, in der Praxis aber doch durch die räumliche Auflösung beschränkt. Stabheuschrecken tasten die Umgebung

fortwährend ab, um Aufstandpunkte für die Beine zu finden und Hindernisse zu detektieren (Duerr und Blaesing 2000). Schaben benutzen ihre Antennen, um sich auch bei vollständiger Dunkelheit zu orientieren und an der Wand entlang laufen zu können (Okada und Toh 2001; Camhi und Johnson 1999). Auch Flusskrebse erkunden die Umgebungstopologie mit den Antennen (Basil und Sandeman 2000; Sandeman und Varju 1988; Zeil et al. 1985). Darüber hinaus wurde auch das Ausrichten der Antennenbewegungen auf gesehene (Heuschrecken: Honegger 1981) oder ertastete (Stabheuschrecken: Blaesing und Cruse 2004a; 2004b) Objekte beobachtet. Auch die Vorderbeine werden zusätzlich oder anstelle der Antennen zum taktilen Erkunden verwendet z. B. bei Stabheuschrecken (Blaesing und Cruse 2004a; 2004b) und Schaben (Watson et al. 2002).

1.5 Das Sehsystem von *Drosophila melanogaster*

Um sich in der Umgebung zurecht finden zu können und das Verhalten auf die aktuellen Gegebenheiten abstimmen zu können, muss die Umgebung von Rezeptoren detektiert und von nachgeschalteten Verarbeitungsstufen analysiert werden, um verhaltensrelevante Informationen zu extrahieren. Bei *Drosophila melanogaster* nehmen mit den optischen Loben solche Gehirnteile viel Platz im Gehirn ein, die visuelle Informationen verarbeiten. Tatsächlich erfasst die Taufliege mit diesem visuellen System fast die gesamte Umgebung, bei nur 700 Ommatidien pro Komplexauge allerdings auf Kosten einer geringen räumlichen Auflösung (Heisenberg und Wolf 1984). In jedem der ca. 1400 Ommatidien sind die gleichen acht Retinulazellen (R1-R8) der beiden prinzipiellen Photorezeptorsysteme enthalten: Mittig sitzen die beiden Retinulazellen R7 und R8 des photopischen Systems (Übersicht: Heisenberg und Wolf 1984; Montell 1999). Das spektrale Empfindlichkeitsmaximum von R7 und R8 unterscheidet sich untereinander und von den übrigen Retinulazellen R1 bis R6, die alle am empfindlichsten auf grün reagieren (Abbildung 1). Diese sechs peripheren Retinulazellen R1 bis R6, die zum farbenblinden skotopischen System gehören, sind in einem verschobenen Hexagon um R7 und R8 angeordnet, in dem eine Ecke der Wabe fehlt und stattdessen gegenüber der Fehlstelle eine zusätzliche Rezeptorzelle eingebaut ist. Das farbenblinde skotopische System ist notwendig und hinreichend um Bewegungen zu erfassen, da nur die Photorezeptoren R1-R6 in das Bewegungssesystem einspeisen (Heisenberg und Wolf 1984).

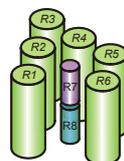


Abbildung 1: Anordnung der Photorezeptoren in jedem der ca. 1400 Ommatidien einer *Drosophila*. Die Retinazellen sind ihrem empfindlichsten Wellenlängenbereich entsprechend eingefärbt.

1.5.1 Binokulares Sehen

Eine elementare Aufgabe des Sehens ist die Einschätzung von Entfernungen. Eine Möglichkeit dazu ist binokulares Sehen. Entfernungsinformation tragen sowohl die Bildunterunterschiede durch die zwei verschiedenen Blickpunkte der Augen (Disparität), als auch das Ausmaß des „Schielens“ (Vergenz), das notwendig ist, um die Fovea beider Augen durch Drehung um die vertikalen Achsen

direkt auf das Objekt auszurichten. Durch die geringe räumliche Auflösung und den geringen Abstand der Augen kann *Drosophila melanogaster* durch binokulares Sehen prinzipiell so höchstens Abstände im Millimeterbereich ausloten. Der binokulare Sichtbereich eines Auges besteht aus den frontalsten drei von 25 Ommatidienreihen und macht daher mit knapp 40 von 700 Ommatidien pro Auge nicht einmal 6 % des Sichtbereiches eines Auges aus (Übersicht: Heisenberg und Wolf 1984).

1.5.2 Visuelle Bewegungsdetektion per EMD

Bewegt sich das Abbild eines dunkles Objektes vor hellem Hintergrund über die Retina, wandert auch eine Kontrastkante über die Retina. Vergleicht man die Signaländerung zweier benachbarten Rezeptoren beim Überstreifen der Kante zeitversetzt auf geeignete Weise, so kann man die Bewegung detektieren. Nach diesem Korrelationsprinzip funktioniert der zuerst von Reichardt, Hassenstein und Varju postulierte elementare Bewegungsdetektor (auch EMD für „elementary motion detector“; Übersicht: Invertebraten: Borst und Egelhaaf 1989; Vertebraten: Clifford und Ibbotson 2002). Dieses Modell ist in der Lage, viele Eigenschaften des Bewegungssehens bei Insekten zu beschreiben, unter anderem auch die Beeinflussbarkeit des EMD-Signals durch die räumliche Struktur und den Kontrast des gesehenen Objekts. Bislang konnte man die zu den einzelnen Strukturen des Modells gehörigen Neuronentypen aber noch nicht eindeutig identifizieren (Douglass und Strausfeld 2003).

1.5.3 Visuelle Entfernungsmessung

Da die Brennweite der Kornealinse bei *Drosophila* nicht variabel ist, entfällt auch Akkommodation als möglicher Mechanismus zur Messung von Entfernungen. Trotz der fest im Kopf integrierten Komplexaugen können jedoch auch Fliegen ihre Blickrichtung ändern. Dazu bewegt sich nicht das Auge mitsamt der Linsen, sondern nur die Photorezeptoren hinter den festen Linsen in deren Bildebene. Zwei Muskeln (Musculus orbito-scapalis MOS und Musculus orbito-tentorialis MOT) verschieben jede Retina periodisch mit ca. 70 Hz durch Kontraktion; beim Erschlaffen der Muskeln zieht je Kopfhälfte eine Sehne (eye tendon, ET) die Retina wie eine Rückholfeder wieder zurück. Dadurch verdrehen sich die visuellen Achsen der einzelnen Ommatidien im binokularen Sichtbereich gegenläufig, so dass trotz fester Linsen schnelle Vergenzbewegungen ermöglicht werden (Franceschini und Chagneux 1997). Entfernungsmessung per Vergenz wäre also im Prinzip möglich bei *Drosophila*. Experimentelle Nachweise gibt es aber noch nicht.

1.5.4 Bewegungsparallaxe und Looming

Darüber hinaus kann *Drosophila melanogaster* Entfernungen auch mittels zweier Typen von Bildbewegung messen: Bewegungsparallaxe und entfernungsbedingte Größenveränderungen auf der Retina, im Englischen „Looming“ genannt (Schuster et al. 2002a; Collett 2002; Kral 2003a). Die entfernungsbedingten Größenveränderungen auf der Retina sind kein sehr starker visueller Reiz, solange man dem Objekt nicht – wie beim Landen – sehr nahe ist (Tammero und Dickinson 2002). Die Bewegungsparallaxe ist bei Orientierungsleistungen der wichtigste Entfernungsreiz für Fliegen (Schuster et al. 2002b) und andere Insekten (Collett 2002).

1.5.5 Selbstinduzierte Bewegungsparallaxe: “Peering” und “Bobbing”

Die Bildbewegung wird zum Beispiel durch die Blickpunktverschiebung beim Laufen hervorgerufen. Es gibt jedoch auch Tiere, z. B. Gottesanbeterinnen und Heuschrecken, die Bewegungsparallaxe gezielt durch spezielle Kopfbewegungen hervorrufen (Collett 2002). Solche Kopfverschiebungen im Raum sind also nicht die direkte Folge von Lauf- oder Kletterbewegungen der Beine, sondern dienen dem einzigen Zweck der Blickpunktveränderung. Seitwärts gerichtete Kopfverschiebungen werden im Englischen auch als „Peering“ bezeichnet, Auf- und Ab-Verschiebungen als „Bobbing“. Damit das Bild nicht durch rotatorische Komponenten der Kopfbewegung verwischt wird, sind oft kompensatorische Kopffrotationen notwendig, um die Blickrichtung zu stabilisieren.

1.6 Aufbau und Funktion des Zentralkomplexes

Wie die höheren Zentren des Gehirns auf die Ausführung des Laufens Einfluss nehmen, ist bisher kaum untersucht; der Zentralkomplex wurde jedoch als eine wichtige Schaltstelle dafür identifiziert (Übersicht: Strauss 2002a). Er sitzt im Protocerebrum von *Drosophila melanogaster* zwischen den beiden Gehirnhemisphären, in anderen Insektenpezies heißt die entsprechende Struktur auch Zentralkörper. Im Gegensatz zu den meisten anderen Gehirnstrukturen ist er somit nicht in jeder Gehirnhälfte einzeln vorhanden, sondern verbindet die beiden Gehirnhälften. Der Zentralkomplex gliedert sich in vier durch Interneurone verschaltete Unterstrukturen: Fächerförmiger Körper, Ellipsoidkörper, Protocerebralbrücke und Noduli (Hanesch et al. 1989; Renn et al. 1999; Übersicht: Heisenberg 1994). Im Zentralkomplex-Homolog der Heuschrecke wurden mechanosensorische Eingänge elektrophysiologisch nachgewiesen (Homberg 1994). Aus der Morphologie kann man allerdings noch nicht eindeutig auf die genauen Funktionen des Zentralkomplexes schließen. Er scheint jedoch eine zentrale Schaltstelle für die Gewichtung der sensorischen Eingänge und Verarbeitung motorischer Ausgänge und damit ein wichtiges Zentrum für die höheren Kontrollfunktionen der Lokomotion zu sein, wie Laufanalysen an strukturellen Gehirnmutanten nahe legen (Strauss 2002a, 2002b; Strauss und Heisenberg 1993). Die Durchmusterung des Laufverhaltens von über 11.000 Mutanten mit einem automatisierten Laufanalysator zeigte, dass Zentralkomplexmutanten mit 30 von 230 (das entspricht 13%) deutlich überrepräsentiert waren in der Menge der Laufmutanten (Strauss 1998, 1995).

Da der Zentralkomplex viele Neurone besitzt, die die Symmetrieachse des Gehirns überqueren und so eine Zusammenführung und Verrechnung der Informationen beider Gehirnhemisphären prinzipiell ermöglichen, wurde „right-left bargaining“, also das Überlagern und Abgleichen der Information beider Seiten des Körpers, als Funktion vorgeschlagen (Übersicht: Heisenberg 1994; Strauss et al. 1992). Tatsächlich kann bei defektem Zentralkomplex eine Seitenasymmetrie bei der Laufausführung nicht mehr ausgeglichen werden, die mutanten Fliegen laufen in Spiralen (Strauss 2002a; 2002b).

Für die dem Zentralkomplex entsprechende Struktur der Wanderheuschrecke wurde eine Funktion bei der Auswertung der Lichtpolarisation zur Himmelsrichtungsbestimmung vorgeschlagen und entsprechende Eingänge in den Zentralkomplex elektrophysiologisch nachgewiesen (Vitzthum et al. 2002). Auch bei der Häufigkeit der Auslösung spontaner Lokomotion und deren Dauer ist ein Einfluss

des Zentralkomplexes belegt (Martin et al. 2001; Martin et al. 1999a; Martin et al. 1998; Martin et al. 1999b). Darüber hinaus konnte dem Ellipsoidkörper des Zentralkomplexes eine Rolle bei der Kursbeibehaltung zugewiesen werden (Übersicht: Strauss 2002a).

1.6.1 Protocerebralbrücke

Strukturmutanten der Protocerebralbrücke haben u.a. Schwierigkeiten bei Drehungen im Laufen: Während wildtypische Fliegen in einer Laufarena dem optomotorischen Reiz folgend fast alle Umdrehungen der die Fliege umgebenden strukturierten Arenawand durch Mitdrehungen kompensieren, drehen sich Strukturmutanten der Protocerebralbrücke im Schnitt deutlich weniger mit (Wannek und Strauss 1997). Ferner spielt die Protocerebralbrücke bei der Aufrechterhaltung der Motivation zum Anlauf auf Landmarken¹ eine Rolle, da Strukturmutanten der Protocerebralbrücke schneller an Aktivität verlieren (Strauss et al. 1992).

1.6.2 Protocerebralbrücke und Schrittlänge

Wildtypische Fliegen erhöhen mit der Schrittfrequenz auch die Schrittlänge. Alle fünf bekannten Strukturmutanten der Protocerebralbrücke können hingegen die Schrittlänge nicht signifikant erhöhen, obwohl ihnen ebenso der normale Schrittfrequenzbereich zu Verfügung steht und ihre Schwingphasen die normale Dauer aufweisen. Ihre Beine schwingen jedoch langsamer vor, was die Maximalgeschwindigkeit der Strukturmutanten der Protocerebralbrücke um den Faktor 1,6 senkt. Es liegt also nahe, dass die Protocerebralbrücke mittels des Thorakalganglions die Länge schneller Schritte zu erhöhen vermag (Callaerts et al. 2001; Leng und Strauss 1997a, b; Strauss 1997; Strauss et al. 1992; Übersicht: Strauss 2002a).

1.6.3 Protocerebralbrücke und Fluchtlauf

Reizt man wildtypische *Drosophila melanogaster* auf bestimmte Weise mechanisch am Bein, löst das immer einen Fluchtlauf aus. Bei Strukturmutanten der Protocerebralbrücke ist die Auslösung dieses Fluchtreflexes jedoch deutlich reduziert. Das spricht für eine Funktion der Protocerebralbrücke innerhalb der Signalverarbeitungskette des Reflexes (Strauss et al. 1992; Strauss 2002a, b).

1.6.4 Protocerebralbrücken-Hypothese

R. Strauß hat unter Berücksichtigung von Verhaltensbefunden von Strukturmutanten der Protocerebralbrücke (Strauss et al. 1992; Strauss 2002a, b) und wildtypischen Fliegen (teilweise mit bestimmten Augenbemalungen; Strauss, pers. Mitteilung) sowie von neuroanatomischen Gegebenheiten (Hanesch et al. 1989; Hanesch 1987) eine Funktionshypothese für die Protocerebralbrücke aufgestellt, die im Folgenden erläutert werden soll (Strauss 2002a, b). Strukturmutanten der Protocerebralbrücke bleiben bei verschiedenen Lauf- und Orientierungstests hinter den Leistungen wildtypischer Fliegen zurück. Vieles deutet auf

¹ Der Begriff „Landmarke“ wird in dieser Arbeit nicht im Sinne einer individuellen Unterscheidbarkeit, sondern lediglich zur Bezeichnung eines visuellen Objekts verwandt.

eine Schrittlängenerhöhung bei Sicht auf eine Landmarke hin, die durch die Protocerebralbrücke vermittelt wird: In einer Arena mit Landmarke laufen alle fünf Strukturmutanten der Protocerebralbrücke weniger schnell. Die Maximalgeschwindigkeit ist um den Faktor 1,6 reduziert, weil sie die Schrittlänge nicht mit der Schrittfrequenz erhöhen können (Strauss 1997; Übersicht: Strauss 2002a). Die Anläufe auf Landmarken fallen weniger gerade aus, auch beim Kurvenlauf gibt es Störungen (Strauss et al. 1992). Die Ausdauer beim Anlauf ist nicht so ausgeprägt, möglicherweise aufgrund des geringeren Erfolges. Überraschenderweise zeigen wildtypische Fliegen genau dieselben Störungen wie Strukturmutanten der Protocerebralbrücke, wenn man den binokularen Augenbereich beidäugig übermalt (Strauss 2002a, b, c). Das spricht dafür, dass dieser Bereich und die Protocerebralbrücke Teile derselben Signalverarbeitungskette sind. Als zusätzliches Verhaltens-Indiz zeigen wildtypische Fliegen eine Erhöhung der Laufgeschwindigkeit, wenn eine visuelle Fernorientierung dargeboten wird (Ernst und Strauss 2001a, 2001b).

Die Protocerebralbrücke besteht aus einer linearen Anordnung von jeweils acht Glomeruli in der linken und rechten Gehirnhemisphäre, die unter anderem durch das horizontale Fasersystem über Kreuz auf die insgesamt acht Fächer des Fächerförmigen Körpers verschaltet sind (Hanesch et al. 1989). Die Projektionen von sieben Glomeruli einer Seite verlassen den Zentralkomplex schließlich kontralateral und ziehen in die Ventralkörper; der äußerste Glomerulus jeder Seite verschaltet jedoch ipsilateral. Außerdem deuten Golgi-Studien auf mögliche kolumnäre visuelle Eingänge in die Brücke hin (Hanesch 1987).

Aus diesen Befunden schloss R. Strauß auf drei hypothetische Funktionen der Protocerebralbrücke: (1) Die azimutale Position einer Landmarke könnte auf der ipsilateralen Seite der Brücke repräsentiert sein. Durch die überkreuzende Verschaltung sollte dadurch die kontralaterale Schrittlänge erhöht werden, so dass die Fliege auf die Landmarke zu dreht. (2) Befindet sich eine Landmarke frontal vor der Fliege, so wird sie mit den binokularen Bereichen beider Augen gesehen. Nach der Hypothese würde ihre Repräsentation auf den inneren Glomeruli beider Seiten der Brücke erfolgen und dadurch beide Körperseiten Befehl erhalten, die Schrittlänge zu erhöhen: Sobald die Fliege genau auf das Ziel ausgerichtet ist, würde so die Geschwindigkeit optimiert werden. (3) Landmarken, die mehr als 110° hinten gesehen werden, führen im Experiment zur Abwendung (Mronz und Strauss, eingereicht). Die ipsilaterale Verschaltung des äußersten Glomerulus könnte diesem Befund Rechnung tragen, denn eine ipsilaterale Erhöhung der Schrittlänge würde zur Abwendung führen.

1.7 Visuelle Einflüsse auf die Platzierung einzelner Beine

Der Nutzen einer gezielten Platzierung der Beine nimmt im Allgemeinen zu mit der Unebenheit des Laufuntergrunds. Wenn Beine unter visueller Kontrolle platziert werden können, sollte durch die Verwendung dieser zusätzlichen Information ein Vorteil beim Laufen entstehen. In zerfurchtem Terrain sollte man mehr Schrittfehler der Beine finden und die Laufgeschwindigkeit sollte abnehmen, wenn der Bodenkontrast reduziert wird oder die Sicht auf die Beine und den unmittelbaren Vordergrund durch eine Augenübermalung überdeckt werden.

Tatsächlich erhöht sich in laufenden Heuschrecken die Schrittfehlerrate spezifisch der Vorderbeine nach einseitiger Augenbemalung (Cuttle 1992), wenn man diese

auf einem Parcours von Trittsteinen laufen lässt. Das so genannte Trittstein-Paradigma ist ein solcher Parcours, der für ähnliche Untersuchungen an *Drosophila* entworfen wurde: Die Lauffläche besteht aus einer linearen Anordnung von schmalen Trittsteinen, zwischen denen breite Lücken liegen (Ernst und Strauss 2001a). Bei der Tauffliege nimmt die Laufgeschwindigkeit auf diesem Parcours tatsächlich deutlich ab, wenn man ein Auge, beide Augen, den unteren Augenbereich oder den binokularen Bereich beider Augen mit Farbe abdeckt (Ernst und Strauss 2001a). Ebenfalls nimmt die Laufgeschwindigkeit ab, wenn eine ferne Landmarke, in diesem Fall ein vertikaler schwarzer Streifen, entfernt wird (Ernst und Strauss 2001a). Lässt man den binokularen Augenbereich frei und deckt den übrigen Augenbereich ab, so bleibt die Geschwindigkeit bei vorhandener Landmarke hoch, obwohl die Sicht auf die Beine und den unmittelbaren Vordergrund überdeckt ist (Ernst und Strauss 2001a). Umgekehrt laufen Fliegen mit überdecktem binokularen Bereich langsamer, obwohl die Beine und der unmittelbare Vordergrund gesehen werden können. Die Laufgeschwindigkeit wird jedoch nicht durch unterschiedliche Kontrastierungen der Trittsteine beeinflusst (Ernst und Strauss 2001a). Diese Befunde sprechen gegen eine Beinplatzierung unter visueller Kontrolle und für einen wichtigen visuellen Einfluss der Fernorientierung durch die Landmarke auf das Laufen. Da eine frontal angelaufene Landmarke mit dem binokularen Bereich gesehen wird, scheint dieser Augenregion eine besondere Bedeutung zuzukommen. In der Studie wurden die Einflüsse auf das Laufen durch die beiden Faktoren „Landmarke“ und „Sichtbarkeit des Bodens und der Beine“ jedoch nicht separiert, was im Rahmen dieser Arbeit in Angriff genommen wurde.

1.8 Erstarrungsreaktion im Laufen

An der Kante zur ersten Lücke nach einem geraden Stück gibt es eine kurze, visuo-taktil ausgelöste Erstarrungsreaktion. Diese tritt in 80 % der Anläufe auf, wenn die Lücke sowohl durch hohen Kontrast gut sichtbar, als auch von den Vorderbeinen taktil wahrnehmbar ist. Bei geringem Kontrast und damit hauptsächlich taktil wahrgenommener Lücke ist die Reaktion wesentlich seltener (26 %), bei nur aufgemalter Lücke (einem kontrastreichen Streifen auf einer flachen Oberfläche, also einer rein visuell vorgetäuschten Lücke) tritt die Reaktion kaum auf (4 %). Die Verarbeitung der Lückeninformation erfolgt also durch visuo-taktile Integration (Ernst und Strauss 2001a).

1.9 Laufrobotik

Da die Verwendung von *Drosophila melanogaster* als Vorbild für Laufroboter nicht alltäglich ist, seien hier ein paar allgemeine Worte zu der Kombination von Robotik und Biologie erlaubt.

1.9.1 Was kann die Robotik der Biologie nutzen?

Je ausgefeilter die biologischen Modelle werden, desto schwieriger wird es oft, sie zu überprüfen. Besonders schwierig ist das, wenn komplizierte, sich gegenseitig beeinflussende Zusammenhänge untersucht werden sollen und schwer beschreibbare Randbedingungen eine Rolle spielen. Leicht kann man bei der bloßen Betrachtung der Regeln und Spezifikationen eines Modells wichtige Implikationen oder Inkonsistenzen übersehen. Mathematische Simulationen sind da nicht immer ein Ausweg, weil sie nur so realistisch sind, wie sie ihr Urheber anlegt.

Schwer zu modellierende Effekte werden oft einfach weggelassen, obwohl sie für die Praxis eventuell entscheidend sind. Einflüsse wie Rauschen, Fehlfunktionen einzelner Untersysteme und Funktionsveränderungen durch Dreck und Staub gehören zu solchen oft vernachlässigten Größen. Kurz: Es fehlt mathematischen Modellen oft an Realitätsnähe. Die Robotik bietet sich hier an im Sinne einer "Hardware-Simulation". Der Roboter tritt an die Stelle des Organismus und hat mit vergleichbaren Schwierigkeiten zu kämpfen. Erst im Zusammenspiel mit einer realen Umwelt zeigen sich manche Systemeigenschaften, die ansonsten verborgen bleiben würden.

Es sind mehrere Ausgänge eines Roboter-Experiments möglich. Falls das Testsystem dem biologischen Vorbild entspricht, ist das ein Beweis, dass alle Komponenten gefunden und korrekt modelliert wurden ("proof of concept"). Falls das Testsystem besser als die Summe der Einzelkomponenten ist, haben sich durch das Zusammenspiel einzelner Komponenten neue, vorteilhafte Eigenschaften ergeben ("emergent properties"). Das Modell kann mehr als erwartet. Aber auch der negative Ausgang ist interessant. Wenn das Testsystem schlechter abschneidet als das biologische Vorbild, wurden Komponenten des biologischen Vorbilds übersehen. Nach ihnen kann nun gezielt gesucht werden in weiteren biologischen Experimenten (Ritzmann et al. 2004; Webb et al. 2004).

Beispiele sind die akustische Lokalisation nach Art der Heuschrecken und mit analogen VLSI-Schaltkreisen (VLSI: very large scale integration) umgesetzte Fliegen-inspirierte visuelle Kontrollmechanismen (optomotorischer Reflex und Kollisionsvermeidung) sowie die Kombination dieser beiden Sinnesmodalitäten (Webb et al. 2004).

1.9.2 Beispiel: Visuelle Orientierung in laufenden *Drosophila*

Ein weiteres interessantes Beispiel für die Anwendung der Robotik in der Biologie ist die visuelle Orientierung in laufenden *Drosophila melanogaster* (Mronz und Strauss eingereicht). *Drosophila melanogaster* ist in der Lage, sich auch in komplexen Umgebungen zurechtzufinden und aus einer visuellen Umgebung Entscheidungsmerkmale für oder gegen die Wahl eines bestimmten Objekts als nächstes anzulaufendes Ziel zu extrahieren. Daher kann die Taufliede auch bei räumlichen Orientierungsleistungen als Vorbild dienen. Daher entwickelte M. Mronz ein neues Orientierungsmodell, welches auf einer umfassenden Serie von Orientierungsexperimenten an der Fliege beruht (Mronz 2004; Mronz und Strauss eingereicht). Bei unterschiedlich weit entfernten Objekten erzeugt das nächstgelegene i.A. die größte retinale Bildverschiebung auf dem Auge (Parallaxe) und wird angelaufen (Schuster et al. 2002b). Die Befunde sind im Einklang mit der Annahme, dass der Bewegungsreiz zeitlich und räumlich (über Augenwinkelbereiche) integriert wird und zunächst nicht einzelnen Objekten zugeordnet wird (Mronz 2004; Mronz und Strauss eingereicht). Frontale Bewegung wird stärker beantwortet als laterale und von vorne nach hinten gerichtete Bewegung stärker als von hinten nach vorne gerichtete (Mronz 2004; Mronz und Strauss eingereicht). Die Parallaxe muss dabei nicht einmal mit der Eigenbewegung der Fliege korreliert sein; auch sich bewegende Objekte sind attraktiv, besonders wenn ihre Bewegung das Sehfeld von frontal nach lateral überstreift (Mronz 2004; Mronz und Strauss eingereicht). Aus diesen Befunden an der Fliege hat M. Mronz ein

Minimalmodell für die rein visuelle Orientierung im Laufen nach Landmarken abgeleitet.

Das Orientierungsmodell teilt das horizontale Sehfeld in vier Felder oder Kompartimente auf, je zwei links und zwei rechts. Die beiden frontalen reichen von geradeaus bis seitlich rechts und links, genauer von 0° bis 100° . Die hinteren decken jeweils den Azimutwinkelbereich von 100° bis 160° ab. Bewegung wird zuerst mit einem richtungsabhängigen Gewicht versehen, von vorne nach hinten wird stärker gewichtet als in der entgegengesetzten Richtung. Dann wird die Bewegung noch mit einer azimutwinkelabhängigen Funktion gewichtet, die das frontal natürlicherweise schwache parallaktische Bewegungssignal aus Vorwärtsbewegungen anhebt. Schließlich werden die einzelnen Bewegungskomponenten einem der vier Kompartimente zugeordnet und die Bewegung so lange für die vier Kompartimente getrennt integriert, bis eines davon überschwellig wird. Dadurch wird im Modell eine Drehung ausgelöst. Frontale Kompartimente lösen Hinwendung aus, die hinteren Abwendung. Wenn also zum Beispiel der Roboter in einer Umgebung mit nur einer Landmarke rechts vorne im Sehfeld eine Strecke geradeaus fährt, wird nur im vorderen rechten Kompartiment Bewegung integriert. Wird der Schwellwert erreicht, dreht der Roboter nach rechts, in Richtung der Landmarke. Analog verhindert die Abwendereaktion im hinteren Augenbereich, dass eine vormals nahe Landmarke den Roboter beim Verlassen nicht sofort wieder "einfängt", weil sie als nächstgelegene die stärkste Parallaxe erzeugt. Die Drehung dauert jeweils so lange, bis die während der Drehung subtrahierte Bewegung in einem der vier Kompartimente die Null erreicht. Dann werden alle vier Integratoren zurückgesetzt und ein neuer gerader Laufabschnitt beginnt. In unmittelbarer Nähe zur Landmarke bewirkt ein taktil ausgelöster Anprallreflex ein Zurückweichen des Roboters. Dabei dreht er von der Körperseite weg, an der der Kontakt stattgefunden hat.

Das Minimalmodell kommt also ohne jede Form von Objektidentifikation und –repräsentation aus. Dennoch kann es wichtige Aspekte des Orientierungsverhaltens von laufenden *Drosophila melanogaster* quantitativ und qualitativ reproduzieren, wie von M. Mronz auf einem Radroboter überprüft werden konnte (Mronz 2004; Mronz und Strauss eingereicht). Auf dem Schreitroboter konnte im Rahmen dieser Arbeit zusätzlich qualitativ getestet werden, ob durch die veränderte Bewegungsmechanik des sechsbeinigen Laufens mit periodischen Schwankungen in allen Raumrichtungen das Funktionieren des Modells beeinträchtigt wird und ob es auch unter erschwerten, der Realität aber näheren Bedingungen noch funktioniert.

1.9.3 Was kann die Biologie der Robotik nutzen?

Die Liste der Erfolge ist lang, hier seien einige Beispiele genannt: Ein dynamisch skaliertes *Drosophila melanogaster*-Flügel dient zu Messungen, die langfristig den Bau autonomer miniaturisierter flügelschlagender Flugobjekte ermöglichen sollen (Lehmann 2004). Die Flughöhe eines Modellflughubschraubers wurde erfolgreich mit einem durch Bienen inspirierten visuellen Steuerungsmechanismus kontrolliert (Srinivasan et al. 2001). Schließlich gelang es, durch ein an das visuelle System der Fliege angelehntes Steuersystem auf Basis des optischen Flusses einen Radroboter mit hoher Geschwindigkeit ohne Kollision durch einen Parcours manövrieren zu lassen (Pichon et al. 1989). Weitere Beispiele finden sich in einer

Sonderausgabe der Zeitschrift „Arthropod Structure & Development“ mit dem Titel „Arthropod Locomotion Systems: from Biological Materials and Systems to Robotics“, die 2004 in Band 33 erschienen ist.

1.9.4 *Drosophila melanogaster* als Vorbild für die Laufrobotik

Drosophila melanogaster eignet sich als Vorbild für Laufrobotik, weil die uralten autonomen Fortbewegungsstrategien des geschickten Läufers und Kletterers der aktuellen Technik in vielen Aspekten noch weit voraus sind und das reiche, nicht-invasive Methoden-Spektrum der Neurogenetik auf ein detailliertes Verständnis der dazu notwendigen Regelkreise hoffen lässt (siehe oben). Ein Beispiel soll veranschaulichen, dass in der Technik autonome Fortbewegung noch immer keine Selbstverständlichkeit ist. Im Wettbewerb „Grand Challenge“ der Forschungsfinanzierungsbehörde des Pentagons (Darpa) wurde für die Zurücklegung der 160 Meilen von Los Angeles nach Las Vegas mit einem autonomen unbemannter Fahrzeug ein Preisgeld von einer Millionen Dollar ausgeschrieben. Kein einziges Gefährt kam dem Ziel auch nur nahe. Dass angesichts der großen Teile der Landfläche, die nicht mit Rädern zugänglich sind, die Weiterentwicklung von Alternativen sinnvoll ist, zeigt ein Beispiel aus der Forstwirtschaft. Die finnische Firma Plustech (www.plustech.fi) entwickelte eine Holzerntemaschine, die sich mit Hilfe von sechs Beinen Boden schonend auch in schwierigem Gelände bewegen kann.

1.9.5 Biologisch inspirierte hexapode Laufroboter

Die zwei Hauptprobleme bei der sechsbeinigen Fortbewegung sind die effiziente Kontrolle der vielen Gelenke und die Energieversorgung. Seit etwa Ende der achtziger Jahre des vorigen Jahrhunderts hat man die Nützlichkeit biologischer Vorbilder erkannt und konstruierte die ersten vom Lauf der Insekten inspirierten Roboter, wie beispielsweise „Ghengis“ (Brooks 1989). Durch die interdisziplinäre Zusammenarbeit wurde die Konstruktion von Laufmaschinen von einer zentralen Steuereinheit hin zu dezentralen Steuermechanismen beeinflusst und das Augenmerk verstärkt auf das Gesamtsystem aus Steuerung, Körper (und den Details seiner mechanischen Eigenschaften) und Umwelt gelenkt. Inzwischen gibt es eine Vielzahl unterschiedlichster sechsbeiniger Laufroboter, die in unterschiedlichem Ausmaß und auf verschiedenen Ebenen biologisch inspiriert sind. Ein paar bekanntere Beispiele sind die Laufmaschine MAX der TU München (Pfeiffer et al. 1995), Tarry I und Tarry II aus Duisburg, die Lauron-Roboter des Forschungszentrum Informatik der Universität Karlsruhe (FZI, Ilg und Berns 1995), die Roboter I bis IV der Case Western Reserve University (CWRU), PROLERO der europäischen Raumfahrtsagentur, Katharina des Fraunhofer IFF Magdeburg, Sir Arthur der GMD (Kirchner 1998), RHex der McGill University, der Parawalker des Tokyo Institute of Technology, sowie Ghengis und Attila vom MIT (Übersicht: Ayers et al. 2002; Ritzmann et al. 2004). Ein Forschungszweig beschäftigt sich mit künstlichen Muskeln, die gleichzeitig als Stoßdämpfer und elastisches Element fungieren können und in ihren Eigenschaften den natürlichen Muskeln näher kommen als z. B. elektrische Motoren. Dadurch wird eine Vereinfachung der Kontrolle erwartet, weil beispielsweise die Beinglieder äußeren Kräften teilweise folgen (Stichwort „Compliance“) und Störungen erst gar nicht an den Zentralkörper weitergegeben werden. Beispielsweise ist der Roboter IV der

CWRU mit McKibben-Aktuatoren (Quinn et al. 2001) ausgestattet, die aus einem aufblasbaren Schlauch in einem Drahtnetz bestehen.

Teilweise ähnelt auch die mechanische Struktur der Anatomie des biologischen Vorbildes, wie bei „Tarry“, „Tarry II“, „Lauron“, und den Robotern III und IV der CWRU. Die Geometrie der Beine des „Protobot“ sind der Geometrie der Schabenbeine nachempfunden (Delcomyn und Nelson 2000). Bei anderen Robotern steht der Prozess des Laufen-Lernens im Vordergrund und es werden Strategien des „Reinforcement Learnings“ auf Lauron (Ilg und Berns 1995) oder des hierarchischen Q-Learning auf „Sir Arthur“ erforscht (Kirchner 1998). Bei einigen Konstruktionen werden aber auch die biologischen Steuerungsprinzipien verwendet. Mehrere Beinkoordinationsregeln der Stabheuschrecke wurden mit Erfolg auf verschiedene Robotersteuerungen angewandt (Koordinationsregeln: Cruse 1990; Roboter: Espenshied et al. 1993; Ferrell 1995; Peiffer et al. 1994; Pfeiffer et al. 1995; Frik et al. 1999) In dem neuronalen Netz Walknet sind alle Koordinationsregeln umgesetzt (Cruse et al. 1998): In kinematischen Simulationen zeigt es Laufverhalten und emergente Eigenschaften wie fehlertolerantes Laufen. Eine Anwendung auf einem Tarry II-Roboter ist in Bielefeld in Angriff genommen (Schneider et al. 2003).

1.9.6 Tarry I und Tarry II

Die sechsbeinige Gehmaschine Tarry II wurde am Fachbereich Maschinenbau der Universität Duisburg im Lehrstuhl von Herrn Prof. Dr. Frik entwickelt. Tarry II ist eine Weiterentwicklung von Tarry I mit stärkeren Motoren und einer besseren Mechanik. Die Geometrie lehnt sich im Abstand der Beinpaare und dem Winkel der Beine an die Geometrie der Stabheuschrecke *Carausius morosus* an, jedoch sind die Beine und der Rumpf aus technischen Gründen deutlich kürzer. Der Körper und die Beine bestehen aus Aluminium-U-Profilen. Die drei Gelenke jedes Beines werden von „Power MC“-Servos der Firma Multiplex bewegt, die bei hohem Drehmoment (105 N cm) eine kurze Stellzeit und geringe Masse aufweisen und stabile Metallgetriebe statt der verbreiteten Kunststoffgetriebe besitzen.

Um die Tastfunktion der Vorderbeine der Stabheuschrecke nachzuahmen, wurden die Vorderbeine nicht senkrecht zum Körper eingebaut, sondern sind geringfügig (5°) um die vertikale Achse nach vorne gedreht. Die Hinterbeine sind um 25° nach hinten gedreht. Spezielle Trajektorien für die Vorderbeine oder Hinterbeine sind allerdings nicht vorgesehen.

Die Laufmaschine Tarry II verfügt über sechs Taster an den Beinenden, die binär einen Bodenkontakt melden. Ein Ultraschallsensor erfasst große Hindernisse, ein Neigungssensor die Körperlage. Zusätzlich dient eine Strommessung der Servomotoren zum Erkennen einer durch Zusammenstöße mit Hindernissen bedingte Erhöhung der Stromaufnahme. Der Zusammenstoß löst ein Ausweichmanöver des Beins aus. Andere Reflexe passen die Beintrajektorien an, wenn beispielsweise ein Bein in ein Loch tritt. Visuelle Sensoren gibt es nicht. Die Steuerung erfolgt mittels künstlicher neuronaler Feed-Forward-Netzwerke, die nach Beispielen von Gelenkwinkelmustern verschiedene Schrittmuster „gelernt“ haben (Frik et al. 1999). Der Roboter kann mit beliebigen Kurvenradien in beliebige Richtungen gehen. Die neuronalen Netze werden allerdings nur für den Lauf in der Ebene trainiert. Zum Erstellen der Trainingsdaten werden die Gangparameter so mit den Körpergeometriedaten verrechnet, dass die angegebene Geschwindig-

keit, Drehung, Körperhöhe, etc. eingehalten wird. Das Laufen auf schwierigem Gelände wird erzeugt durch Einzelbeinreflexe oder Reflexe, die auf alle Beine wirken („global actions“), beispielsweise für Richtungswechsel. Das erlaubt Tarry II, über Hindernisse zu steigen oder sie zu umgehen, über Schwellen und Löcher zu laufen und auf Schrägen zu gehen. Tarry II verfügt über eine interne Karte des Bodens, in der die sensorischen Informationen der Bodenkontaktschalter und des Ultraschallsensors gespeichert sind. Die Karte und der Neigungsmesser beeinflussen die Beintrajektorien ebenfalls über Reflexe Guddat und Frik 2000.

1.10 Fragestellung dieser Arbeit

Da *Drosophila melanogaster* als tagaktives und schnell fliegendes Insekt mit einem hervorragenden Sehsystem ausgestattet ist, liegt eine Suche gerade nach visuellen Einflüssen auch auf das Laufen nahe, wenn man die Einflüsse des Gehirns untersuchen möchte. Aufbauend auf den bisherigen Befunden aus dem Trittstein-Paradigma (Ernst und Strauss 2001a) wurden zunächst Messungen der Laufgeschwindigkeit und der Schritteffizienz durchgeführt. Dabei sollten die visuellen Einflüsse von Landmarken und die der Sichtbarkeit des unmittelbaren Vordergrundes und der Beine durch direkte Vergleichsmessungen bei geeigneter Augenübermalung separiert werden. Ferner sollte untersucht werden, inwieweit die Laufgeschwindigkeit von den geometrischen Parametern der Trittsteine abhängt, z. B. ob sie zu breiteren Lücken hin abnimmt. Da die Messungen zeigten, dass die einzelnen Beine nicht unter visueller sondern taktiler Kontrolle platziert werden, wurde mittels eines 3D-Hochgeschwindigkeits-Videosystems die Laufkinematik daraufhin untersucht, wie selbst ohne direkte visuelle Steuerung ein robustes Laufen zustande kommt. Insbesondere wurden dazu die Trajektorien und Anhaftpunkte der Beine am Trittstein analysiert.

Visuelle Einflüsse der Fernorientierung auf das Laufen sollten sich in der Schrittlänge oder der Schrittperiode nachweisen lassen. Im Trittstein-Paradigma ist deren Messung jedoch dadurch erschwert, dass Beine häufig in die Lücken zwischen den Trittsteinen treten und sie dann erst später und an anderer Stelle einen Aufstandspunkt finden. In der Ebene sind dagegen Kurven häufig; sie entstehen, indem auf der Innenseite kürzere Schritte gemacht werden (Wannek 1999; Wannek und Strauss 1997, 1998). Daher wurden Vergleichsmessungen mit und ohne Landmarke auf einem durchgehenden, geraden Steg durchgeführt.

Durch die direkte Messung der Schrittlänge sollte insbesondere die zweite Vorhersage der Funktionshypothese für die Protocerebralbrücke (Strauss 2002b) in dieser Arbeit überprüft werden: Landmarken frontal vor der Fliege werden mit dem binokularen Bereich der Augen gesehen. Nach der Hypothese würden sie auf den inneren Glomeruli beider Seiten der Brücke repräsentiert sein. Dadurch sollte gemäß der Hypothese (a) eine Erhöhung der Laufgeschwindigkeit gefunden werden, die (b) eher auf einer Erhöhung der Schrittlänge beruhen sollte als (c) auf einer Verkürzung der Periodendauer der Schritte. Zusätzlich zu den Vorhersagen der Protocerebralbrücken-Hypothese sollte man nach der von der Hypothese implizierten Gleichsetzung der Laufleistungen von Fliegen mit Augenübermalung im binokularen Bereich sowie von intakten Fliegen ohne Landmarke mit denjenigen Laufleistungen von Strukturmutanten der Protocerebralbrücke die weitere Prognose wagen können, dass (d) intakte Fliegen mit Landmarke im Mittel maximal etwa 1,6 mal so schnell laufen können, wie ohne Landmarke bzw.

mit verdecktem binokularem Augenbereich. Laufgeschwindigkeitsmessungen in der Ebene durch R. Strauss bei verschiedenen Augenbemalungen zeigten, dass eine Erhöhung der Laufgeschwindigkeit bei Anwesenheit einer Landmarke nur dann stattfindet, wenn diese durch den binokularen Augenbereich gesehen werden kann (Strauss 2002c). Eine Wahrnehmung nur außerhalb des binokularen Bereichs führte nicht zur Geschwindigkeitserhöhung. Bei vollständiger einäugiger Abdeckung konnte R. Ernst im Trittstein-Paradigma keinen Geschwindigkeitszuwachs beobachten (Ernst und Strauss 2001a). Dies deutete darauf hin, dass eine Landmarke nur dann zu einer erhöhten Laufgeschwindigkeit führt, wenn sie (e) beidäugig im (f) binokularen Bereich gesehen wird. Die Vorhersagen (a) bis (f) wurden in dieser Arbeit überprüft. Da die Verteilung der Schrittlänge und die Periodenabhängigkeit derselben für das Laufen in der Ebene schon bekannt waren (Strauss und Heisenberg 1990; Strauss et al. 1992), konnte auch hierfür ein Vergleich angestellt werden.

Neben der Regulation der Schrittlänge und der Vorgabe der Richtung sollten höhere Gehirnzentren komplexere Verhaltensmuster in wesentlich stärkerem Maße beeinflussen. So erfordert beispielsweise das Überklettern einer großen Lücke die adaptive und wohl koordinierte Beteiligung verschiedenster Muskelgruppen und potentiell die Umsetzung visueller Informationen in geeignete motorische Steuerkommandos. Die Beteiligung visueller Informationen an der Motivation und der Ausführung von Lückenüberkletterungen wurde deshalb erstmals an *Drosophila melanogaster* untersucht. Dazu wurde ein Lückenüberwindungs-Paradigma mit 3D-Hochgeschwindigkeits-Videokameras entwickelt und eine halbautomatische Auswertung programmiert. Die Art der angewandten visuellen Lückenbreitenmessung wurde u. a. mit Hilfe von Mutanten des visuellen Systems, mit Augenübermalungsversuchen und der Manipulation der Laufumgebung analysiert. Das Lückenüberkletterungsverhalten wildtypischer Fliegen wurde als Referenz für zukünftige Mutanten-Screens quantitativ in hoher zeitlicher und räumlicher Auflösung kinematisch beschrieben. Besonderer Wert wurde dabei auf die Erforschung der Verhaltensanpassungen gelegt, die die Fliege die biomechanischen Grenzen ihrer Klettermöglichkeiten voll ausnutzen lassen.

Im dritten Teil dieser Arbeit wird der Grundstein gelegt, um die Übertragbarkeit von Laufoptimierungsstrategien der Taufoliege auf einen Schreitroboter untersuchen zu können. Ein existierender sechsbeiniger Laufroboter Tarry II (Amendt und Frik 1995; Frik et al. 1998; Frik et al. 1999; Guddat und Frik 2000) wurde in Kollaboration mit den Gruppen von Herrn Prof. Dr. Frik (Univ. Duisburg) und Herrn Prof. Dr. Cruse (Univ. Bielefeld) für dieses Vorhaben modifiziert nachgebaut. Als Nachweis der Vorteilhaftigkeit biomimetischer Steueralgorithmen wurden zwei Verhaltensadaptationen der Fliege implementiert und die dadurch entstehenden energetischen Vorteile quantifiziert. Schließlich wurde die Tauglichkeit eines kybernetischen Modells für visuelle Orientierungsleistungen laufender Taufliegen (Mronz 2004) unter den erschwerten Bedingungen des tripodalen Ganges überprüft.

2 Material und Methoden

2.1 Fliegen und Experimentvorbereitung

Für die Experimente dieser Arbeit wurden Fliegen des Wildstammes Berlin (WTB) von *Drosophila melanogaster* benutzt, ferner die Mutantenstämme *norpA*, *ninaE*¹⁷ und *sev*¹ (alle auf dem genetischen Hintergrund Wildtyp "Berlin"). Sie waren auf *Drosophila*-Medium bestehend aus Mais, Soja, Zuckerrübensirup, Malz und Bierhefe, Agar-Agar und dem Konservierungsstoff Nipagin bei 25° C und 80% Luftfeuchte in einem 10/14 Stunden-Rhythmus (Hellphasenbeginn 07:00) aufgezogen worden.

Fliegen erreichen am dritten Tag nach dem Schlüpfen ihre maximale mittlere Laufgeschwindigkeit; die Laufmotivation nimmt von Anfang an täglich langsam ab. (Kretzschmar et al. 2005). Daher wurden drei bis fünf Tage alte Fliegen verwendet. Am Tag vor dem Experiment wurden die Flügel unter Kälteanästhesie (4° C) um 2/3 gekürzt. Die Fliegen wurden mindestens 6 h lang in kleinen Gläsern vereinzelt vorgehungert, hatten aber Zugang zu Wasser. Wenn möglich wurden alle zu vergleichenden Versuchsbedingungen mit denselben Fliegen gemessen und die Reihenfolge der Versuchsbedingungen verwürfelt.

2.1.1 Zusätzliche Behandlungen

Für mehrere Experimente wurden Teile oder die gesamten Augen mit schwarzer Acrylfarbe (Schmincke Aerocolor 28870) übermalt. Für ein anderes Experiment wurde zwischen Kopf und Thorax Loctite Glaskleber aufgetragen und mit 30 s UV-Bestrahlung ausgehärtet, um den Kopf unbeweglich zu machen. Alle Behandlungen wurden am Vortag des Experiments unter Kälteanästhesie (4° C) durchgeführt.

2.1.2 Augenübermalungen

Drei verschiedene Augenbereiche wurden ein- oder beidäugig übermalt: der binokulare Bereich, die untere Augenhälfte ohne den binokularen Bereich („neue Augenübermalung“) oder das komplette Auge. Der genaue Verlauf des binokularen Bereichs ist in Heisenberg und Wolf 1984 beschrieben. Die frontalsten 3 von 25 in etwa vertikalen Ommatidienreihen mit knapp 40 von 700 Ommatidien sind auf die kontralaterale Seite gerichtet. Das entspricht nicht einmal 6 % des Sichtbereiches eines Auges. Dieser Bereich wurde übermalt, um Stereopsis zu verhindern oder die frontale Sicht auf eine Landmarke zu versperren. Das komplette Auge wurde übermalt, um nachzuweisen, dass die Lückenbreite visuell gemessen wird und die Beine nicht visuell gesetzt werden. Für die Experimente auf dem Trittstein wurden eine besondere Augenübermalung gewählt („neue Augenübermalung“), die sich auf die Befund von R. Ernst (Ernst und Strauss 2001a) und ein von Dr. R. Hengstenberg (MPI f. biol. Kyb. Tübingen) zur Verfügung gestelltes Photos (Abbildung 2) stützt. Dank des Photos konnte die Anstellung der Körperlängsachse und des Kopfes bei einer laufenden Fliege ermittelt werden. Der Augenhorizont ist um 20° zur Lauffläche geneigt. Unter Berücksichtigung dieses Befundes und der aus der unveröffentlichten Studie von R. Ernst hervorgehenden Bedeutung der frontalen Sicht auf die Landmarke einerseits und der Sicht auf die Beine und den unmittelbaren Vordergrund andererseits wurde

eine neue Augenübermalungsweise festgelegt: Die von der Lauffläche aus gesehen untere Hälfte der Augen wurde übermalt, wobei der binokulare Bereich freigelassen wurde. Diese Augenübermalung verdeckt die Sicht auf die Beine, ermöglicht aber die ungestörte Sicht auf eine Landmarke einschließlich deren Kontaktes mit dem Horizont. Solch eine Übermalung wurde für die im Rahmen dieser Arbeit entstandenen Messungen gewählt und mit Makrofotografien für jede einzelne Versuchsflye dokumentiert (Abbildung 3).

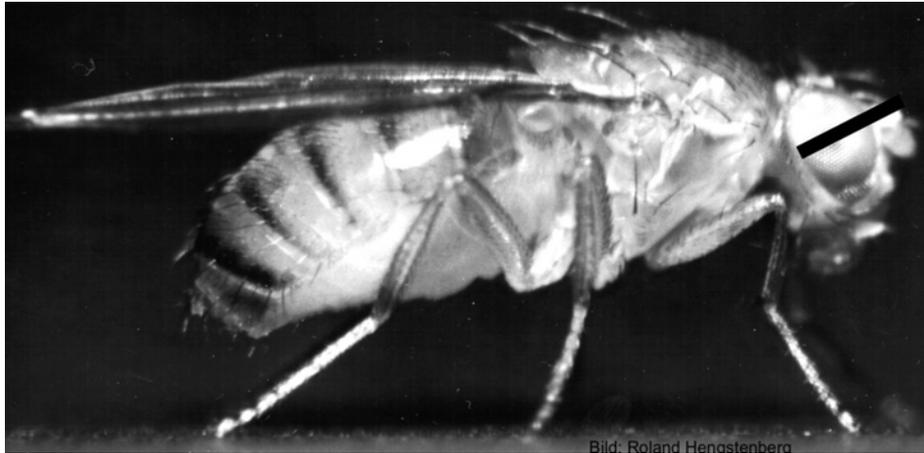


Abbildung 2: Seitenansicht eines stehenden *Drosophila melanogaster* Weibchens mit eingezeichnetem Augenäquator. Der Augenäquator ist relativ zum Horizont geneigt, so dass im frontalen Augenbereich auf Augenäquatorhöhe ein Gebiet oberhalb des Horizonts gesehen wird. Bild: R. Hengstenberg, MPI f. biol. Kyb. Tübingen, mit freundlicher Genehmigung.



Abbildung 3: Die neue Augenübermalung aus verschiedenen Blickrichtungen. Mit dieser Augenbemalung wurden die Fliegen in den Bedingungen 2 und 3 des Trittstein-Kapitels präpariert. Die Fliege steckt in einer Pipettenspitze. Links: die untere Hälfte beider Augen ist übermalt, eine direkte Sicht auf den Boden oder die Beine versperrt. Mitte, Rechts: der frontale binokulare Augenbereich ist freigelassen. Die Breite des Kopfes beträgt ungefähr 0,8 mm.

2.2 3D-Hochgeschwindigkeits-Videoaufbau

Die kinematischen Untersuchungen wurden mit einem im Rahmen dieser Arbeit betriebsbereit gemachten Hochgeschwindigkeits-Videoaufbau durchgeführt. Beim Lückenüberwindungs-Paradigma wurde ein schwarzer Polycarbonat-Plastikblock (34 x 10 x 4 mm³), in dessen Mitte eine 5 mm tiefe Lücke gefräst war, in der Mitte einer Kunststoff-Petrischale von 88 mm Durchmesser gestellt (Abbildung 4). Der Aufbau der anderen beiden Paradigmen war praktisch gleich, nur wurde statt des Lückenhindernisses entweder ein durchgehender Steg (Schrittlängen-

Paradigma) oder ein Trittstein-Hindernis in der Mitte der Petrischale platziert. Wasser entlang der Innenkante der Schale umgab den Block, um die Bewegungsfreiheit der Fliege einzuschränken. Ein 10 cm hoher weißer Kartonzylinder rund um die Schale herum schottete die Fliege von externen visuellen Stimulationen ab. Zwei synchrone 200 Hz Digitalkamera vom Typ Dalsa CA-D1 beobachteten das Geschehen von oben und von der Seite. Die Auflösung der Kameras beträgt jeweils 256 x 256 Pixel, die Graustufen werden mit 8 Bit kodiert. Die Kameras können im Area-Scan-Verfahren betrieben werden, was hohe Aufnahmege-
 schwindigkeiten ermöglicht und Interlacing-Probleme vermeidet. Die Filmaufnahmen wurden durch Drücken der rechten Maustaste gestartet, die Filme wurden durch Doppelklicken auf die linke Maustaste vom Arbeitsspeicher auf die Festplatte geschrieben. Beim Abspeichern der Filme wurden automatisch Namen vergeben, die einen frei wählbaren Teil, das Tagesdatum und die Urzeit enthalten. Die zwei „PC-Dig“ Bildeinzugskarten wurden in einem Standard-PC mit 800 MHz Pentium Prozessor, DVD-Brenner und 240 Gigabyte Festplattenplatz eingebaut. Da die Blickrichtungen der beiden Kameras und die Längsachse des Hindernisses jeweils senkrecht zueinander standen, war es leicht möglich, die Position eines auf beiden Bildern gesehenen Objekts – beispielsweise einer Beinspitze - in allen drei Raumrichtungen zu bestimmen. Dies geschah automatisch im dafür geschriebenen Auswertungsprogramm. Das Laufhindernis wurde von oben mit einem Ringlicht herum praktisch schattenfrei ausgeleuchtet, das das obere Kameraobjektiv umschloß. Das Ringlicht war mit einem Glasfaserkabel an eine Halogenlampe angeschlossen.

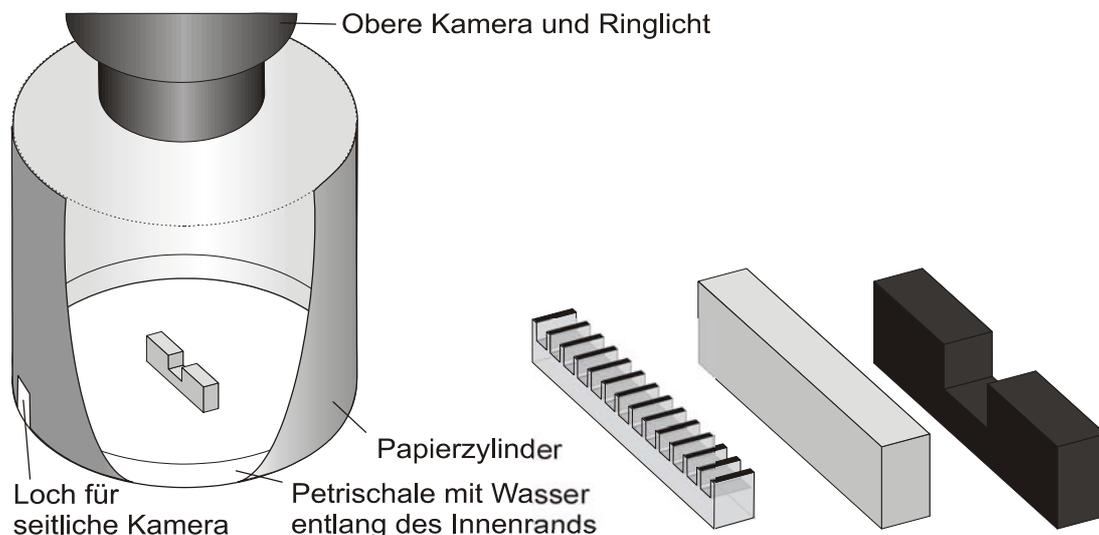


Abbildung 4: Aufbau der drei Paradigmen. Links: Das von einem Kartonzylinder umgebene Lücken-Hindernis innerhalb einer Petrischale, an deren Rand sich Wasser befand. Eine Hochgeschwindigkeitskamera ist von oben auf die Lücke gerichtet, eine andere nimmt synchron von der Seite Bilder durch ein kleines Loch im Zylinder auf. Rechts: Von links nach rechts ist das Trittstein-Hindernis, der durchgehende Steg für die Schrittlängenmessungen und das Lückenhindernis gezeigt. Jeweils eines der drei Hindernisse wurde in die Mitte der Petrischale gestellt.

2.3 Auswertung der Hochgeschwindigkeitsvideos

Die Videosequenzen wurden analysiert mit einem in der Entwicklungsumgebung Visual Studio zu diesem Zweck geschriebenen C++ Programm, das auf die Bild- und Filmbearbeitungsroutinen „Common Vision Blox Image Manager“, „Common

Vision Blox Sequence“ und „Common Vision Blox Movie“ der Firma Stemmer Imaging zurückgreift (Abbildung 5). Im Programm sind alle wichtigen Arbeitsschritte weitestgehend automatisiert: Beim Öffnen wird automatisch der nächste Film im Verzeichnis vorgewählt, bei 3D-Auswertung wird mittels einer Kalibrierung der Auswahlbereich auf dem zweiten Bildschirm eingeschränkt auf die Linie, auf den die Auswahl im ersten Bildschirm die Position z. B. eines Beins eingeschränkt hat. Filme können mit frei wählbarer Geschwindigkeit abgespielt werden. Im Film kann mit dem Mauseisrad, den Pfeiltasten oder mit Bedienefeldern gespult werden. Einzelbilder können einzeln oder für frei wählbare Bereiche des Films als Bitmaps exportiert werden. Bildausschnitte sind vergrößert darstellbar. Filme können gekürzt werden und Teilstücke in getrennte Dateien exportiert werden. Per Knopfdruck können Filme in Unterordner einsortiert werden oder gelöscht werden.



Abbildung 5: Bedienoberfläche des in dieser Arbeit geschriebenen Programms für Hochgeschwindigkeits-Videoanalysen. Das linke und rechte Bild des *Drosophila melanogaster*-Männchens beim Überklettern einer 3,5 mm breiten Lücke wurde synchron von oben und von der Seite aufgenommen.

2.3.1 Erstellung von Bein- und Kopfspuren

Mit dem Mauszeiger als Fadenkreuz anstatt als weißem Pfeil wurde der zu verfolgende Körperpunkt Bild für Bild markiert. Dabei wurde pro Markerpunkt entweder automatisch zwischen der Seitensicht und der Sicht von oben hin- und hergeschaltet, oder erst vollständig alle Bilder einer Kamera abgearbeitet und danach die Bilder der anderen Kamera. Eine eindimensionale räumliche Kalibrierung ermöglichte konsistente räumliche Daten der auf beiden Bildern gesehenen Raumrichtung parallel zur Hindernis-Längsachse (x-Achse). Dies geschah, indem nach der Lokalisierung des Objekts auf einem Bildschirm der Auswahlbereich auf

dem anderen Bildschirm auf die Linie eingeschränkt wurde, auf der alle Punkte mit der zuvor gewählten x-Position lagen. Die Ergebnisse der Auswertung, also die ermittelten Positionen der einzelnen Körperpunkte, wurden in drei Textdateien abgespeichert: Jeweils eine Datei für die (zweidimensionalen) Ergebnisse vom linken und rechten Bildschirm in Pixel-Einheiten (gerechnet von der linken oberen Bildecke) und eine Datei für die Positionen in den drei räumlichen Koordinaten in Millimeter-Einheiten. In dieser letzten Datei wurden zusätzlich noch die Kalibrierungseinstellungen abgespeichert. Die ermittelten Spuren, z. B. der Beine, können visualisiert werden, indem den ursprünglichen Videobildern farbcodierte Linien und Kreise überlagert werden. Man kann die Spuren einzeln oder gemeinsam visualisieren. Auch können über automatisch exportierte Standbilder digitale Filme (im Microsofts AVI-Format oder Apples QuickTime MOV-Format) mit oder ohne überlagerte Beintrajektorien hergestellt werden.

2.4 Direkte Beobachtung der Lückenüberkletterung

Zur schnellen Messung des Überquerungserfolgs wurde ein Aufbau verwendet, der dem oben beschriebenen Aufbau gleicht, aber ohne Hochgeschwindigkeitskameras auskommt. Stattdessen wurde die Fliege durch ein Operationsmikroskop (Zeiss OPMI 1-F) oder direkt mit dem Auge beobachtet. Für die Bestimmung der Fliegenposition und somit zur Klassifikation des Anlaufes der Fliege reichte dieser vereinfachte Aufbau aus. Man brauchte also keine Hochgeschwindigkeitskamera zur Messung des Überkletterungserfolgs. Zur Bestimmung der Anzahl der Kletterinitiationen und damit der Motivation war dieser vereinfachte Aufbau jedoch dem Hochgeschwindigkeits-Videoaufbau klar unterlegen, da selbst bei guter Beleuchtung und Blick von der Seite durch das Operationsmikroskop durch die äußerst schnellen Beinbewegungen oft nicht eindeutig entschieden werden konnte, ob ein Vorderbein über den Kopf gehoben worden war und somit ein Kletterversuch stattgefunden hatte.

2.5 Trittstein-Paradigma

Im Trittstein-Paradigma liefen Fliegen auf einer kammartigen Anordnung von Trittsteinen von 0,5 x 4,0 mm Oberfläche. Die Trittsteine waren 3,0 mm hoch und 1,0 mm voneinander entfernt. Der Vorteil dieses Hindernisses bestand in der schwierigen Untergrundsstruktur, die geradliniges und „interessantes“ Laufverhalten provozierte. Dieses Paradigma wurde entworfen von R. Ernst (Tagungsbeitrag: Ernst und Strauss 2001a). Es wurden nur solche Anläufe gewertet, bei denen die Fliege nicht für mehr als zehn Bilder stillstand. Die Laufgeschwindigkeit wurde ermittelt, in dem die Positionen des Kopfs im ersten und letzten Bild ermittelt wurden, auf denen er jeweils noch ganz zu sehen war. Für die Ermittlung der Schritteffizienz wurden die Filme von Hand gespult und die Zahl der zurückgelegten Tritte und die Zahl der Schritte für alle sechs Beine in die Tabelle eines Tabellenkalkulationsprogramms eingetragen. Für manche Experimente wurden am Zylinder zwei schwarze vertikale Streifen angebracht, die sich gegenüberstanden und deren Verbindungslinie parallel zur Längsachse des Trittsteinhindernisses war, so dass sich für eine auf dem Trittstein in Längsrichtung laufende Fliege immer eine Landmarke in ihrem frontalen Sichtfeld befand. Der Sichtwinkel betrug in der Breite ca. 15°, in der Höhe 57°.

2.6 Lückenüberwindungs-Paradigma

Dieses Paradigma wurde entworfen in Anlehnung an die Versuche von B. Bläsing an Stabheuschrecken (Bläsing und Cruse 2004a, b). Es wurden Lücken von 0,5 bis 8,0 mm Breite verwendet. Zum Vergleich: Die mittlere Körperlänge einer *Drosophila melanogaster* beträgt 2,5 mm. Teilweise wurde statt einer Tiefe von 5,0 mm Lücken der doppelten Tiefe verwendet. Um die Bewegungen des Kopfes an der Lücke besser studieren zu können, wurde ein stärker vergrößerndes Objektiv gebraucht, mit dessen Hilfe der Kopf der *Drosophila melanogaster* dann in etwa ein Drittel der Bildhöhe einnahm.

2.6.1 Auswertung der Anläufe auf die Lücke und Klassifikation des Verhaltens

Um *Anläufe* an die Lücke zu standardisieren, wurden nur Filme analysiert, die den folgenden zwei Kriterien entsprachen: (1) Von oben gesehen überquerte die Mitte des Fliegenkopfes nacheinander zwei virtuelle Linien, eine 7 mm und eine 1 mm von der Lücke entfernt. (2) Während des Anlaufs musste der Kopfmittelpunkt immer über dem Steg bleiben. Diese beiden Kriterien wurden meistens erfüllt und verzögerten die Datenaufnahme daher kaum.

Jeder nach den beiden oben genannten Kriterien gültige Anlauf wurde einer der folgenden *fünf Anlaufklassen* zugeordnet, die sich gegenseitig ausschließen und alle bisher beobachteten Verhaltensweisen abdecken: (i) Die Fliege drehte um und lief zurück über die Mittellinie. In seltenen Fällen (ii) sprang sie weg (typischerweise ungezielt). (iii) Sie überkletterte die Lücke. (iv) Sie fiel in die Lücke, während sie versuchte, die Lücke zu überklettern. (v) Sie kletterte die vertikale Wand hinab (dabei war es egal, ob sie danach die gegenüberliegende Seite der Lücke erreichte).

Alle diese fünf Anlaufklassen konnten von *Bein-Über-Kopf-Verhalten* begleitet sein. Damit ist gemeint, dass die Fliege mindestens ein Vorderbein mindestens einmal über den Kopf hob, genauer über die Tangentialebene an den Kopf, die durch die Ozellen (und damit durch die große flache Stelle oben auf dem Kopf) geht. Da Bein-Über-Kopf-Verhalten praktisch nie beim normalen Laufen vorkam und sehr gut mit dem korrelierte, was ein Betrachter als die Initiation eines Kletterversuch klassifiziert, konnte Bein-Über-Kopf-Verhalten als leicht erkennbarer Indikator für Kletterinitiation verwendet werden: Wenn bei einem Anlauf Bein-Über-Kopf-Verhalten beobachtet wurde, hatte definitionsgemäß *Kletterinitiation* stattgefunden.

Bei sehr breiten Lücken gab es beim Herabklettern an der vertikalen Innenwand der Lücke (Anlaufklasse v) oft kurz vor dem Erreichen des Lückenbodens eine Reaktion auf den Boden („Boden-Reaktion“), bei der ebenfalls die Beine über den Kopf gehoben wurden. In diesem Fall lag folgende Interpretation nahe: Trotz Bein-Über-Kopf-Verhaltens hatte die Fliege kein Überklettern der Lücke geplant, sondern die Trajektorie der Vorderbeine wurde als Reaktion auf den sich nähernden Boden abgeändert. Daher wurde ab einer Lückenbreite von 4.5 mm folgende zusätzliche Einschränkung eingeführt: Ein Anlauf wurde nur dann als Überkletterungsversuch (also als Anlauf mit Kletterinitiation) gewertet, wenn die Vorderbeine nach dem Bein-Über-Kopf-Verhalten die vertikale Wand noch mindestens drei mal berührt hatten, bevor die Fliege auf den Lückenboden gelangte.

Mit einem *erfolglosen Kletterversuch* ist ein Anlauf gemeint, bei dem zwar Klettern initiiert wurde (also Bein-Über-Kopf-Verhalten beobachtet wurde), das aber nicht auf die andere Seite der Lücke geführt hat (also nicht Anlaufklasse iii war). Da selbst schon bei sehr schmalen Lücken praktisch jede erfolgreiche Lückenüberquerung von Bein-Über-Kopf-Verhalten begleitet war, gilt: Ein *erfolgreicher Kletterversuch* endet mittels Klettern auf der anderen Seite der Lücke. Überklettern, „Anlaufklasse 3“ und „erfolgreicher Kletterversuch“ sind also synonym. Der *Körperwinkel* wurde nur gemessen, wenn ein Kletterversuch stattgefunden und die Abdomenspitze sich über dem Trittstein befunden hatte. Der Winkel wurde bestimmt als der zwischen einer Geraden durch Abdomenspitze und einen Punkt mitten zwischen den Antennen und der Horizontalen. Die *horizontale Reichweite des Vorderbeins* und weitere Messgrößen, die die Anpassungen des Verhaltens an die Lücke beschreiben, finden sich im Kapitel über das Lückenüberwindungs-Paradigma im Abschnitt über die Adaptationen.

2.6.2 Beinlängenmessung

Um ausschließen zu können, dass ein niedriger Überkletterungserfolg bei großen Lückenbreiten trivialerweise durch eine geringe Körpergröße begründet war, wurden von allen Mutantenstämmen bei mindesten 15 Männchen alle sechs Beine freipräpariert, digital fotografiert (Abbildung 6), deren Länge mittels eines speziell zu diesem Zweck geschriebenen Bildauswertungs-Programms bestimmt und mit der Beinlänge wildtypischer Fliegen verglichen. Die Beinlänge steht im unmittelbaren Zusammenhang mit dem Klettererfolg. Ein Unterschied der mittleren Vorderbeinlänge zweier Fliegenstämmen von 0,1 mm könnte in etwa einem Reichweiteunterschied vom doppelten Betrag entsprechen, da das Hinterbein sich erfahrungsgemäß oft dann genauso unterscheidet. Bei sehr breiten Lücken (z.B. 3,7 mm) kann das den Unterschied zwischen Erfolg und Misserfolg bei der Überkletterung bedeuten. Zwar ergaben diese Messungen keinen abweichenden Befund, da die Beine der in dieser Arbeit verwendeten Mutantenstämmen nicht kürzer waren als die der wildtypischen Fliegen, jedoch wurden inzwischen schon mehrere Mutantenstämmen gefunden, bei denen die Beine tatsächlich kürzer sind und bei denen daher die Interpretation des Überquerungserfolgs diesem Umstand Rechnung tragen muss.



Abbildung 6: Foto eines *Drosophila*-Vorderbeins zur Bestimmung der Beinlänge.

2.7 Schrittlängen-Paradigma

Zur Messung von Schrittlänge und Schrittperiode auf dem ununterbrochenen Steg des Schrittlängen-Paradigmas wurde die Spitze eines Mittelbeins bei der Auswertung jeweils beim Abheben markiert. Das Auswertungsprogramm schrieb dann Position und Zeitpunkt des Abhebens mit, woraus dann die Periode und

Schrittlänge mittels eines Skripts in der Programmiersprache „awk“ automatisch berechnet wurde (Abbildung 7). Es wurden nur Schritte gewertet, die ohne Stopps geradeaus gingen und bei denen der Kopf nicht über die Kante hinausging.



Abbildung 7: Benutzeroberfläche des Auswertungsprogramms beim Anzeigen eines Standbildes aus einem auf dem Schrittlängen-Paradigma aufgenommenen Film mit zusätzlich eingezeichneten Beinaufstandpunkten und Beinaufstandzeiten des rechten Mittelbeins eines *Drosophila*-Männchens.

2.8 Statistik

Die statistischen Auswertungen wurden mit Origin 6.0 der Firma Microcal, Statistica 6.1 der Firma Statsoft oder mit einem VBA-Macro zur automatischen Berechnung der Standardfehler in Microsoft Excel XP ausgeführt. Für alle statistischen Vergleiche mit Ausnahme der t-Tests wurde Statistica 6.1 verwendet. Für Post-hoc-Analysen wurde der Tukey-HSD (Honest Significant Difference) verwendet, sofern nichts anderes angegeben ist.

2.9 Der Laufroboter Tarry II

Um Aspekte der erstaunlichen Lauf- und Kletterleistungen der Fliege *Drosophila melanogaster* für die Robotik nutzbar zu machen und biologische Fragestellungen per Hardware-Simulation zu untersuchen, wurde im Rahmen dieser Doktorarbeit ein Schreitroboter modifiziert nachgebaut (Abbildung 8). Dank der Zusammenarbeit mit den Biologen Herrn Prof. Cruse und Herrn Prof. Schmitz an der Univ. Bielefeld sowie mit der Arbeitsgruppe von Herrn Prof. Frik am Lehrstuhl für Mechanik der Univ. Duisburg konnte ein sechsbeiniger Laufroboter vom Typ Tarry II gebaut werden (Amendt 1995; Amendt und Frik 1995; Amendt und Frik

1995; Frik et al. 1998; Frik et al. 1999; Guddat und Frik 2000; Cruse 2001). Freundlicherweise erlaubte Herr Prof. Frik den Nachbau des Roboters nach Konstruktionsplänen seiner Arbeitsgruppe. Dies erfolgte in den Werkstätten des Lehrstuhls für Genetik und Neurobiologie nach unseren Bedürfnissen modifiziert. Tarry II war ursprünglich in Kooperation mit Herrn Prof. Cruse, Bielefeld in Duisburg entwickelt worden und war explizit als Testplattform für biologische Fragestellungen entworfen worden. Der Schreitroboter Tarry II verfügt in seiner ursprünglichen Konfiguration nicht über visuelle Eingänge, ist aber mit einem Bodenkontaktsensor pro Bein ausgestattet. Der ursprünglich vorgesehene Ultraschallsensor zur Detektion größerer Hindernisse wurde im Nachbau weggelassen, weil es für diesen Sensor keine Entsprechung in den Befunden an *Drosophila* gab. Zusätzlich gibt es mehrere propriozeptive Eingänge: die Belastung von Gelenken kann aus der Stromaufnahme des entsprechenden Servomotors gemessen werden und auch die Stellung jedes Gelenks kann direkt ausgelesen werden. Jedes Bein besitzt drei Gelenke, die von Servomotoren angetrieben werden. Insgesamt verfügt der Roboter somit über 18 Freiheitsgrade. Insgesamt wiegt der Roboter 3 kg, wovon die Hälfte auf die Motoren entfällt. Die tragende Struktur alleine wiegt 500 g. Die Breite und Länge beträgt 50 cm, die Höhe 20 cm. Die Energieversorgung wird von einem 6 V Gleichstromkabel übernommen, das der Roboter hinter sich herzieht. Der Roboter kann eine Nutzlast von etwa 3 kg transportieren. Von der umfänglichen Software zur Steuerung des Roboters wurde uns der „Explicit Walker“ zugänglich gemacht. Dieses Spezialprogramm errechnet aus Gangparametern wie Laufgeschwindigkeit, Schrittlänge und Kurvenradius sowie aus der Robotergeometrie mittels inverser Kinematik die Gelenkwinkel für jeden Zeitpunkt eines Schrittzklus. Auf die neuronale Netzwerksteuerung mit verschiedenen „Reflexen“ und das Modul für die interne Bodenkarte konnte jedoch nicht zugegriffen werden.



Abbildung 8: Der Laufroboter TARRY II wurde nach Plänen der Universität Duisburg mit angepasster Mechanik und Elektronik in den mechanischen und elektronischen Werkstätten des Lehrstuhls für Genetik und Neurobiologie der Universität Würzburg gebaut. Jedes der sechs Beine wird durch drei Servomotoren bewegt (rot). Die Struktur besteht aus Aluminium, die Elektronik der einzelnen Beine ist von unten auf eine Zentralplatine aufgesteckt. Die Länge und Breite beträgt 50 cm, das Gewicht 3 kg.

3 Ergebnisse

3.1 Trittstein-Paradigma

Eingangs beschäftigte sich dieser Teil der Arbeit in Fortsetzung einer unveröffentlichten Studie von R. Ernst mit möglichen visuellen Einflüssen auf die Laufgeschwindigkeit und Schritteffizienz (Tagungsbeitrag: Ernst und Strauss 2001a). Außerdem wurde in diesem Kapitel gefragt, auf welchen Trajektorien sich die Beine bewegen und ob es für jedes Beinpaar besondere Trajektorien gibt. Die Verteilung der Anhaftstellen, zu denen diese Trajektorien hin führen, wurde untersucht. Schließlich wurde gefragt, wie stark sich die Laufgeschwindigkeit ändert, wenn die Lücken zwischen den Trittsteinen breiter werden.

3.1.1 Visuelle Einflüsse auf die Geschwindigkeit

Mit einer Augenübermalung wurde die Sicht auf die Beine verdeckt, aber der binokulare Bereich und damit die Sicht auf die Landmarke freigelassen. Der direkte Vergleich mit und ohne Landmarke ermöglicht es, den Effekt der beiden Faktoren Landmarke und Augenübermalung aufzutrennen. Zum Vergleich wurden zusätzlich die drei Referenzbedingungen (blind, sehend mit und ohne Landmarke) gemessen.

Die Laufgeschwindigkeiten der 20 Fliegen (Bedingung 1: zehn Fliegen) pro Gruppe auf dem Trittsteinparcours bei den Bedingungen 1 bis 5 sind in Abbildung 9 gezeigt. Für alle Vergleiche der Gruppen 1-5 wurde der einschlägige multiple Mittelwertvergleich für ungleiche Stichprobengrößen „HSD-Test für ungleiches N“ verwendet. Blinde Fliegen liefen signifikant langsamer als alle anderen Gruppen ($p < 0,02$). Als einzige Ausnahme überschreitet die Gruppe mit der neuen Augenübermalung ohne Landmarke das Signifikanzniveau knapp ($p = 0,052$). Die Kontrollgruppe ohne Augenübermalung lief schon ohne Landmarke schneller als die Gruppe mit vollständiger Augenübermalung ($p < 0,02$); zu den Gruppen mit der neuen Augenübermalung mit oder ohne Landmarke ergab sich allerdings kein Unterschied ($p > 0,97$). Noch schneller lief nur die Kontrollgruppe ohne Augenübermalung mit Landmarke ($p < 0,05$), die damit schneller war als alle anderen ($p < 0,05$). Die Gruppe mit der neuen Augenübermalung lief mit Landmarke nicht schneller als ohne ($p > 0,96$). Vergleicht man beide Gruppen, die eine Landmarke sehen konnten, zeigte sich, dass die Kontrollgruppe gegenüber der Gruppe mit der neuen Augenübermalung einen Geschwindigkeitsvorteil erzielen konnte ($p < 0,05$). Beim Vergleich ohne Landmarke konnte die Kontrollgruppe ohne Augenübermalung allerdings keinen Geschwindigkeitsvorteil erringen ($p > 0,9$). Vergleicht man Bedingungen, bei denen sich sowohl die Augenübermalung als auch die Landmarkenpräsentation veränderte, zeigte sich, dass die Geschwindigkeitserhöhung durch die Landmarke ausblieb, wenn gleichzeitig die Augen nach dem neuen Augenübermalungsschema abgedeckt wurden. Andersherum liefen die Fliegen der Kontrollgruppe mit Landmarke jedoch deutlich schneller als Fliegen mit der neuen Augenübermalung ohne Landmarke.

Zusammengenommen unterstützen diese Befunde folgende Aussagen: (A) Selbst bei (durch die neue Augenübermalung) versperrter Sicht auf die Beine können die gleichen Geschwindigkeiten wie bei normalsichtigen Fliegen erzielt werden. (B) Die durch die Landmarke verursachte Geschwindigkeitserhöhung bei normalsichtigen Fliegen entfällt trotz des freigelassenen binokularen Bereichs, wenn die

untere Augenhemisphäre abgedeckt ist. (C) Vollständig blinde Fliegen erreichen das Geschwindigkeitsniveau normalsichtiger Fliegen ohne Landmarke nicht. Es gibt also einen allgemeinen, nicht auf eine frontale Landmarke festzumachenden Einfluss des Sehens (z. B. „Orientiertheit“; Heisenberg und Wolf 1984) auf die Laufgeschwindigkeit.

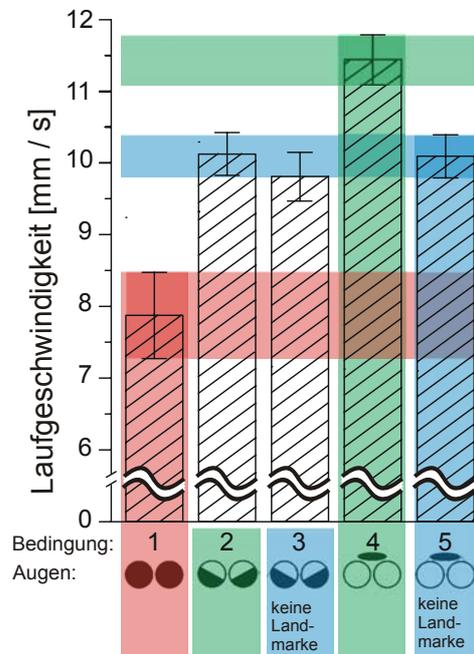


Abbildung 9: Mittlere Laufgeschwindigkeiten und Standardfehler auf dem Trittstein-Paradigma bei verschiedenen Augenbemalungen und Landmarkenbedingungen. Die verschiedenen Bedingungen sind durchnummeriert. Die Augenübermalung wird schematisch durch zwei weiße Kreise (den Augen) und den darin schwarz eingezeichneten Übermalungsgebieten wiedergegeben. Nur bei Bedingung 3 und 5 wurden keine Landmarken (schwarze vertikale Balken) als Fernorientierung präsentiert, was in der untersten Zeile vermerkt ist. Pro experimenteller Gruppe wurden mindestens 6 Anläufe von mindestens 10 (Bedingung 1) bzw. mindestens 20 (Bedingungen 2-5) Fliegen vermessen. Der grüne horizontale Balken markiert den Standardfehlerbereich um die mittlere Geschwindigkeit der Kontrollgruppe ohne Augenbemalung und mit Landmarke (4) bzw. in blau ohne Landmarke (5). Der Geschwindigkeitsbereich der Fliegen mit vollständig übermalten Augen ist in rot gehalten (1).

3.1.2 Visuelle Einflüsse auf die Schritteffizienz

Zusätzlich zu den Geschwindigkeiten wurden für die Videoaufnahmen von den Überquerungen bei Bedingung 2-5 die Schritteffizienzen ausgewertet, das ist die mittlere Anzahl überwandener Trittsteine pro benötigtem Schritt (Abbildung 10). Bei Bedingung 1 wurde diese zeitaufwändige Auswertung nicht durchgeführt, weil schon die Laufgeschwindigkeit deutlich unter allen anderen Laufgeschwindigkeiten lag. Die Vergleiche der Schritteffizienzen blieben für alle Beinpaare und alle möglichen Kombinationen von Versuchsbedingungen ohne Befund (Tukey HSD ANOVA-Post-hoc-Tests jeweils für Vorder- Mittel- und Hinterbein getrennt). Weder die Augenübermalung noch die Sichtbarkeit der Landmarke vermögen als einzelner Faktor oder in Kombination die Schritteffizienz eines Beinpaars auf dem 3D-Trittstein-Paradigma signifikant zu verändern. Das spricht gegen eine visuelle Platzierung einzelner Beine. Übrigens ist die Schritteffizienz der Mittel-

beine immer niedriger als die der Hinterbeine, weil die Mittelbeine sich oft senkrecht zur Körperlängsachse und damit parallel zu der Längsseite der Trittsteine bewegen, was ihre Chancen reduziert, schnell einen Aufstandpunkt zu finden. Die Hinterbeine sind am effizientesten. Das legt eine neuronale Weitergabe von Platzierungsinformation nahe, wie sie von der Stabheuschrecke bekannt ist (Cruse 1979, Dean und Wendler 1983, Graham 1985).

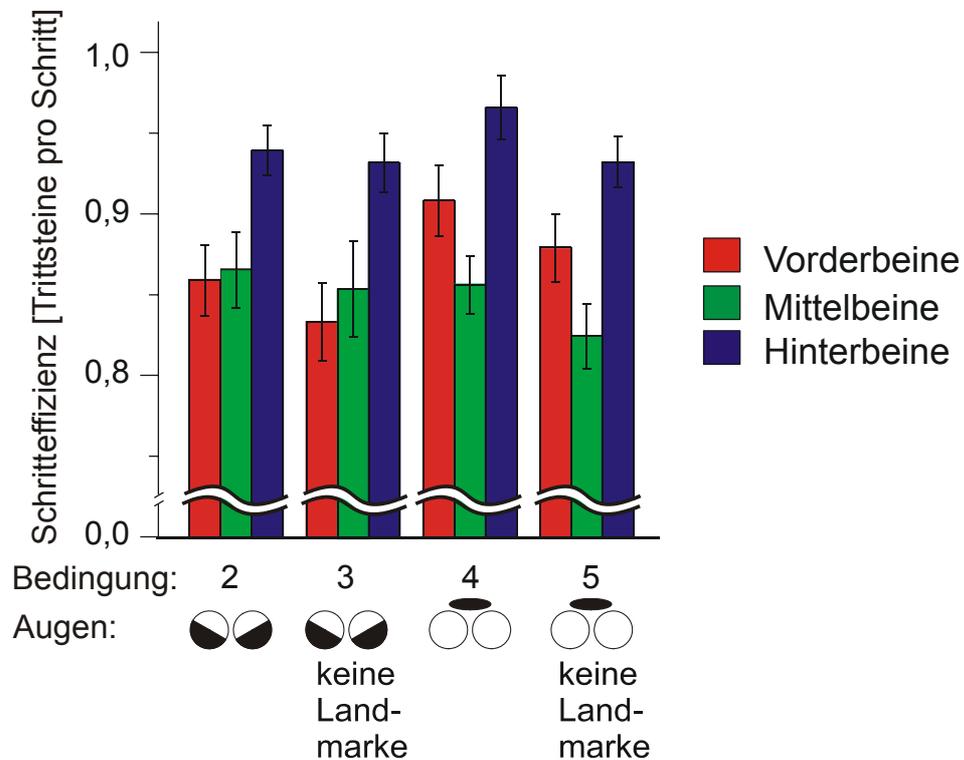


Abbildung 10: Visuelle Einflüsse bestimmter Augenregionen auf die Schritteffizienz, das ist die mittlere Anzahl überwandener Trittsteine pro benötigtem Schritt. Es wurde derselbe Datensatz und dieselben Gruppenbezeichnungen wie in Abbildung 6 verwendet. Gezeigt sind Mittelwerte und Standardfehler.

3.1.3 Laufgeschwindigkeit bei breiteren Lücken

Um zu klären, wie kritisch die Wahl der genauen Trittstein-Geometrie für das Verhalten auf dem Trittstein ist, wurde ein zentraler Parameter geändert, die Lückenbreite der periodischen Anordnung von Trittsteinen, und dann jeweils die Laufgeschwindigkeit gemessen. Es zeigte sich, dass die Laufgeschwindigkeit erstaunlich stabil auf einem hohen Niveau bleibt. Trotz Vergrößerung der Lückenbreiten um 10% und 20% veränderte sich die Laufgeschwindigkeit nicht signifikant (Abbildung 11; die Gruppen wurden mit ungepaarten t-Tests verglichen). Eine Messung mit reduzierter Fliegenzahl (drei statt normalerweise zehn Fliegen) bei mit 1,5 mm extrem breiten Lücken deutet an, dass sich die Laufgeschwindigkeit sogar erst bei um 50% vergrößerten Lücken merklich reduziert. Die Lückenbreite ist also kein sehr kritischer Parameter für das Fliegenverhalten im untersuchten Breitenbereich von 1,0 bis 1,5 mm.

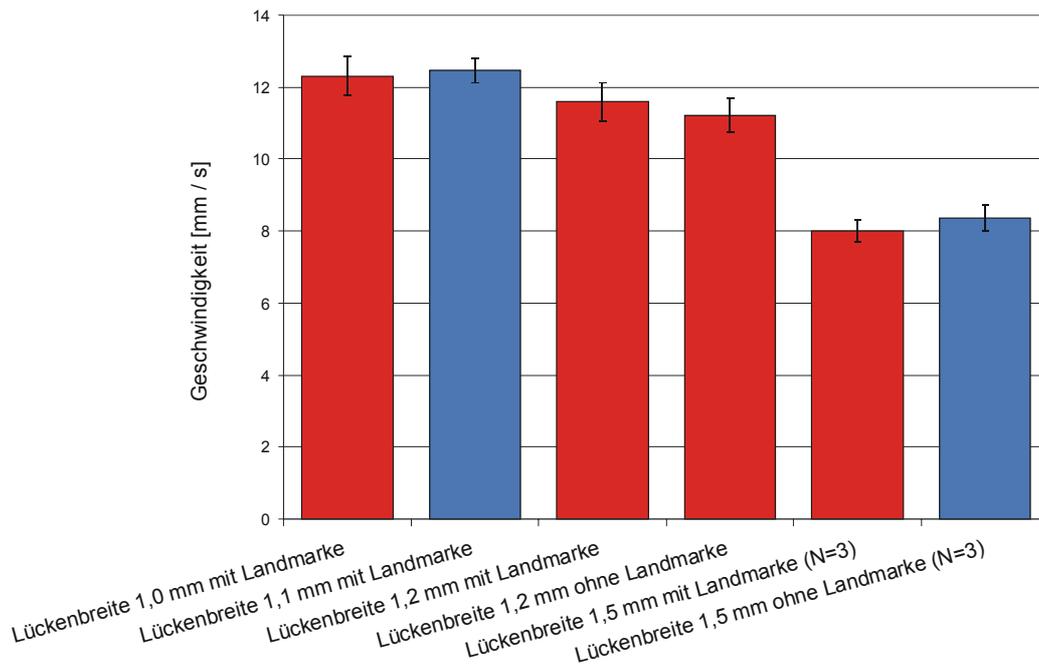


Abbildung 11: Einfluss der Lückenbreite auf die Laufgeschwindigkeit im Trittstein-Paradigma, mit (rot) und ohne Landmarke (blau). Die Trittbreite blieb konstant 0,5 mm, die Lückenbreite wurde dagegen variiert von 1,0 mm bis 1,5 mm. Es wurden jeweils mindestens zehn Fliegen gemessen, außer bei den beiden letzten Messungen, die nach drei Fliegen abgebrochen wurde, nachdem die Tendenz erkennbar war. Es sind jeweils Mittelwerte und Standardfehler angegeben.

3.1.4 Anpassungen der Beinartikulation beim Laufen auf schwierigem Gelände

Über die bisher geschilderten Messungen hinaus konnten durch die Inbetriebnahme des neuen Hochgeschwindigkeits-Videosystems nun zusätzliche neue Beobachtungen gemacht werden. Erstmals konnten die spezifischen Aktionen der Beine auch beim Laufen auf schwierigem Gelände gleichzeitig von oben und nun zusätzlich von der Seite beobachtet werden. Die beiden Kameras machten zeitgleich alle 5,0 ms jeweils ein digitales Bild. Das ermöglichte ein genaueres Verständnis der Prozesse beim Laufen. Beispielsweise konnte die Höhe der Beinspitzen in allen drei Raumdimensionen gemessen werden oder die Neigung des Körpers. Manchmal waren auch die Beine durch den Körper von oben gesehen verdeckt, von der Seite waren sie dann aber in der Regel sichtbar. Während von oben gesehen oft der Eindruck entstand, der Lauf der Fliege sei ein unaufhaltsames Vorankommen, erkannte man von der Seite auch Schwierigkeiten wie ein abrutschendes Bein oder, sehr selten, das Aufschlagen des Kopfes auf einem Trittstein nach einem Stolpern. Von oben nahm man davon oft nur eine kurze Verzögerung im Laufen wahr. Aber auch die Seitensicht profitierte von der Sicht von oben: oft war es von der Seite schwer zu klären, ob ein bestimmtes Bein zur rechten oder linken Körperhälfte gehört.

Verfolgt man mittels einer eigens zu diesem Zweck geschriebenen Auswertungsroutine des 3D-Videosystems die Beinspitzen, die Abdomenspitze und einen Punkt am Kopf zwischen den Antennenansätzen einer Fliege während eines Laufs über das Trittstein-Paradigma und zeichnet die Verschiebung der einzelnen Punkte jeweils mit Linien nach, ergibt sich für die Seitenansicht ein wie in

Abbildung 12 zeigt ein typisches Bild. Die Abdomenspitze bleibt konstant auf einer festen Höhe, der Körper macht periodische Nickbewegungen, die mit der räumlichen Periodenlänge der Trittsteine zusammenfallen. Die Vorderbeine werden oft nicht oben auf einen Trittstein aufgesetzt, sondern beschreiben einen abwärts gerichteten Bogen, der oft an die Seitenwand eines Trittsteins führt. Dort stellen vermutlich die Pulvillen (die Anhaftorgane zusätzlich zu den Krallen; Demerec 1965) einen belastbaren Kontakt zur glatten vertikalen Wand her. Während der nach vorne gerichteten Beinbewegung in der Anfangsphase eines Schritts stoßen die unteren Tarsus-Segmente oft gegen einen Trittstein (Beispiel: Abbildung 12, linkes Vorderbein, rosa Trajektorie mit Kreisen, links vom fünften Trittstein von links). Sie werden dadurch zunächst zurück gebogen und schnellen dann weit vor, sobald sie über die Kante rutschen können. Die Vorwärtsbewegung des Vorderbeins scheint dadurch insgesamt nicht verlangsamt zu werden.

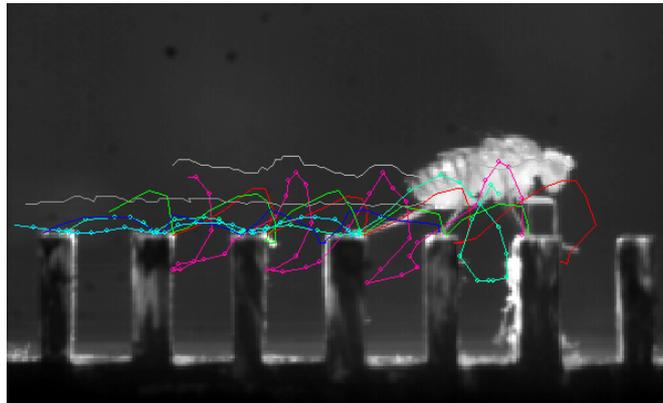


Abbildung 12: Trajektorien der Beinspitzen (LV: rosa; RV: rot; LM: hellgrün; RM: grün; LH: hellblau; RH: blau), der Abdomenspitze (dunkelgrau) und eines Kopfpunktes (Antennenansatz; hellgrau) einer weiblichen *Drosophila melanogaster* bei der Überquerung des Trittstein-Paradigmas; ein Standbild der gleichen Überquerung ist den Spuren hinterlegt. Zur besseren Unterscheidbarkeit sind die digitalisierten Positionen der drei linken Beine zusätzlich mit Kreisen versehen. Die Linien der Trajektorien entstanden, indem Bild für Bild die acht Positionen digitalisiert wurden. Anschließend wurden die in 5 ms-Abständen zeitlich aufeinander folgenden Positionen jeweils mit Linien verbunden. Die geraden Liniensegmente repräsentieren² also jeweils 5,0 ms. Je länger die geraden Segmente, desto schneller war die Bewegung.

3.1.5 Beintrajektorien in einem mitgeführten Koordinatensystem

In der Zusammenschau der Beintrajektorien mehrerer Anläufe in einem mit der Fliege mitgeführten Koordinatensystem ließen sich spezifische Beinzugstrajektorien für jedes Beinpaar erkennen (Abbildung 13). Die Vorderbeine machten hohe, ausladende Bewegungen, wurden jedoch fast nie deutlich über den Kopf gehoben. Die Schwingphase war hoch asymmetrisch; man kann an den Spuren leicht erkennen, in welche Richtung die Fliege lief. Anders als die Hinter- und Mittelbeintrajektorien beschrieben die Vorderbeintrajektorien eher einen Kreisbogen um den Beinansatzpunkt als einem Kreisbogen durch Abhebe- und Aufsetzpunkt. Die Bewegungen der Mittelbeine waren weniger ausladend und symmetrischer.

² Ausnahme: Wenn zwei zeitlich hintereinander liegende Liniensegmente die gleiche Steigung haben, erkennt man nicht, dass es sich um zwei Stücke handelt, weil sie wie eine einzige Linie erscheinen.

befanden sich die Hinterbeine im Schnitt in einer wesentlich ausgestreckteren Haltung als die Vorderbeine.

Abbildung 12 zeigt ein Beispiel für die Anwendung eines Fehlerkorrekturmechanismus nach einem Beinplatzierungsmisserfolg: Zwischen dem fünften und dem sechsten Trittstein von links trat das linke Mittelbein (hellgrün mit Kreisen) ins Leere. Es schwang unten in der Lücke etwas langsamer rückwärts (Kreise näher beieinander) und setzte dann zu einem neuen Schritt an. Fehlgetretene Hinterbeine streiften meist über die proximalen Kanten des Trittsteins wie die Sperrklinke einer Ratsche über die Zahnräder.

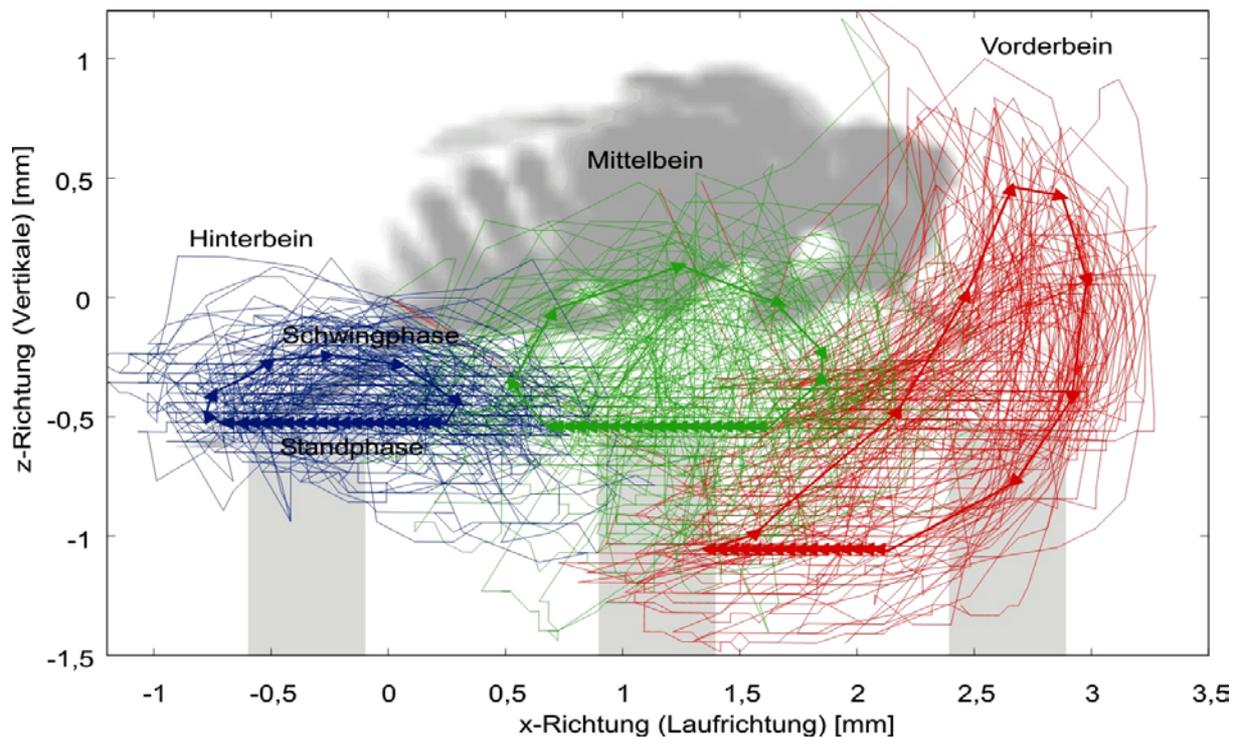


Abbildung 13: Beintrajektorien in einem mit der Fliege mitgeführten Koordinatensystem. Der Ursprung des Koordinatensystems liegt auf der Abdomenspitze, die x-Achse verläuft parallel zur Steg-Längsachse, die z-Achse senkrecht dazu vertikal nach oben. Eine typische Trajektorie ist für jedes Beinpaar stärker eingezeichnet, die Pfeile zeigen die Verschiebung der Beinspitzen in 5,0 ms-Intervallen. Die Schwingphasen verlaufen in einem Bogen nach vorne, die Stemmphasen gerade nach hinten (außer, wenn sich die Höhe des Abdomens über der Trittstein-Oberseite während der Stemmphase verändert hatte). Es sind etwa 50 zufällig gewählte Trajektorien pro Beinpaar von vier Fliegen gezeigt. Den Spuren ist eine Momentaufnahme einer laufenden Fliege hinterlegt. Wäre das Bild ein Film, würden sich die Trittsteine von rechts nach links bewegen, während die Spitze des Fliegenabdomens stationär bliebe und der gesamte Körper periodisch leichte Nickbewegungen machen würde. Ähnlich bewegten Lichtern in einer Langzeitaufnahme würden die Beinspitzen ihre Bewegungspuren zeichnen.

3.1.6 Maximale Höhe der Beintrajektorien

Die maximalen Höhen der Beintrajektorien der Vorder- Mittel- und Hinterbeine unterschieden sich signifikant ($p < 0,05$; es wurde die einschlägige nichtparametrische Kruskal-Wallis-ANOVA und Multiple Vergleiche der Mediane durchgeführt, da die Variablen teilweise nicht normalverteilt waren; Abbildung 14). Die Schritte der Vorderbeine reichten im Schnitt maximal 0,7 mm über die Oberseite der Trittsteine, die Hinterbeine erreichten nicht einmal 40% dieser Höhe. Bei

manchen Überquerungen wurde von den Vorderbeinen öfters hintereinander entweder eine sehr hohe Trajektorie ausgeführt, oder eine recht flache. Um zu prüfen, ob die Vorderbeine generell zwei verschiedene diskrete Beinzugstrajektorien verwendeten, wurde die Verteilung des höchsten Punktes der Trajektorie der Vorderbeine in Abbildung 15 aufgetragen. Die Verteilung erwies sich aber als nicht bimodal, so dass diese Hypothese verworfen werden konnte.

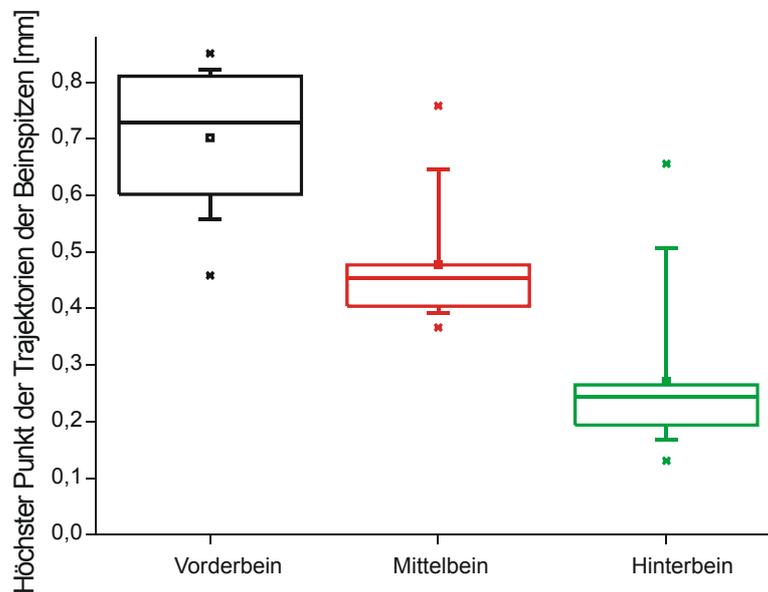


Abbildung 14: Höchste Punkte der Trajektorien der Beinspitzen einzelner Beinpaare von der Oberseite der Trittsteine aus gemessen. Pro Beinpaar wurden je 20-40 Punkte von 14 Fliegen gemessen. Da die Variablen teilweise nicht normalverteilt waren, sind 25% und 75%- Perzentile als Kanten der Rechtecke, 5% und 95%- Perzentile als Fehlerbalken, die Mediane als kleine Rechtecke und die Mittelwerte als horizontale Striche im Rechteck gezeigt. Die kleinen Kreuze bezeichnen Minimal- und Maximalwert.

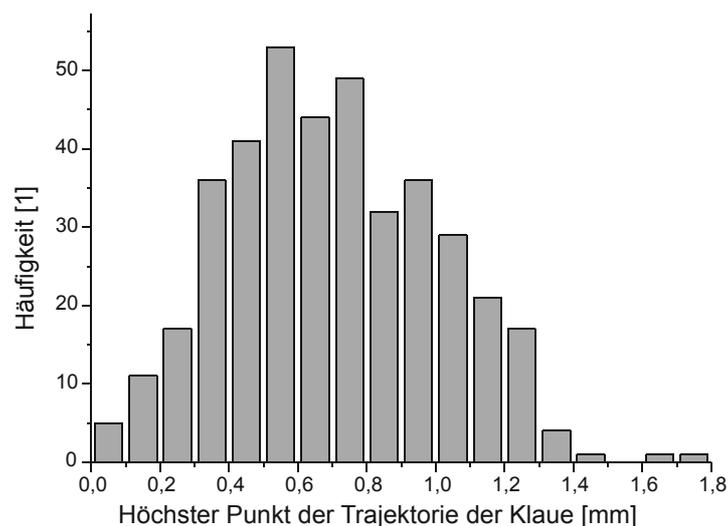


Abbildung 15: Häufigkeitsverteilung der höchsten Punkte der Trajektorien der Vorderbeine von der Oberseite der Trittsteine aus gemessen. Diese Analyse beruht auf den gleichen Daten wie Abbildung 14 und zeigt, dass die Verteilung entgegen der im Text genannten Hypothese für die Bewegung der Vorderbeine nicht bimodal ist.

3.1.7 Anhaftpunkte der Beine

Abbildung 16 belegt die Beobachtung, dass die Beine durchaus nicht immer auf die Oberseite der Tritte gestellt wurden. In Übereinstimmung mit den verschiedenen Orientierungen der Anhaftorgane an den verschiedenen Beinen (Demerec 1965) und den jeweiligen Beinzugtrajektorien der Beine hafteten zum Beispiel die Vorderbeine in mehr als der Hälfte der Fälle (61%) an der distalen vertikalen Wand eines Trittes an. Nur etwa halb so oft (34%) standen sie auf dem Tritt. Die Hinterbeine wurden in zwei Drittel der Fälle auf den Tritt gestellt und streiften ansonsten über die Kante. Die Mittelbeine wurden meistens (64%) auf dem Tritt gestellt und wurden ansonsten gleich häufig an der vertikalen Wand befestigt oder streiften über die distale Kante. Insgesamt befanden sich also im Mittel gut 40% der Anhaft- oder Aufstandpunkte nicht oben auf einem Trittstein, bei den Vorderbeinen sogar mehr als 60%. Die für das Laufen an glatten Flächen in vertikaler oder Über-Kopf-Orientierung benötigten Haftorgane der Fliege wurden also auch routinemäßig für die horizontale Lokomotion in unebenem Gelände verwendet. Aber nicht nur die Haftorgane dienten als Aufstandpunkte, selbst die Borsten der unteren Beinsegmente stützten sich auf der Oberseite des Trittsteins ab, wobei dann die Tarsusspitzen oft während des gesamten Schrittes den Boden nicht berührten. Zusätzlich waren beim Lauf über das Trittstein-Paradigma im Schnitt nur 1,4 Beine in der Schwingphase (Mittelwert aus mindestens drei Anläufen mit mindestens drei Schritten von zehn Fliegen). Im Vergleich dazu sind beim Lauf in der Ebene meist 3 Beine in der Schwingphase.

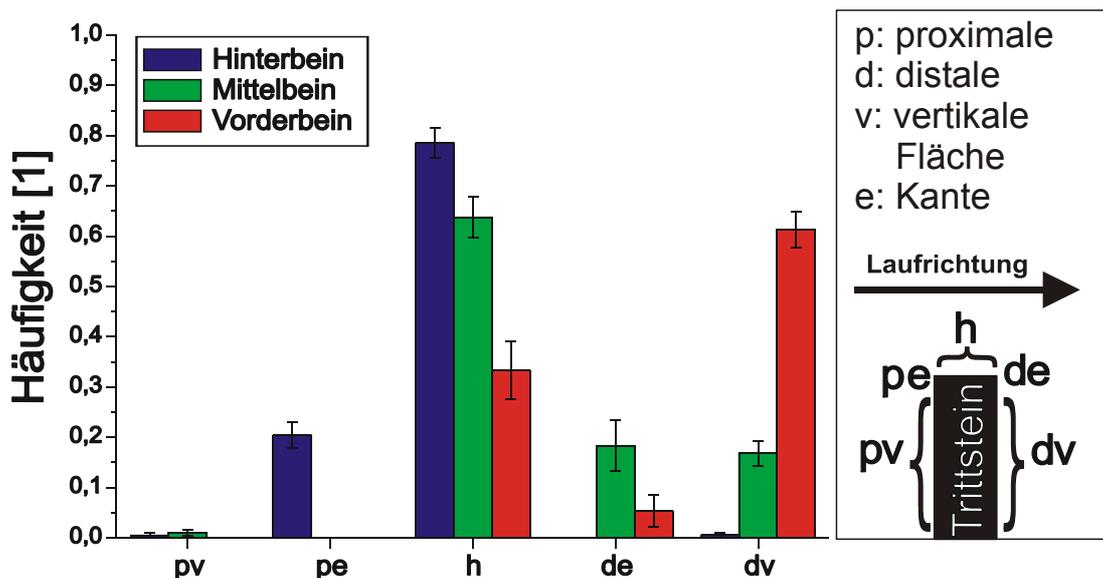


Abbildung 16: Mittlere Verteilung der Anhaftpunkte über die drei Flächen und zwei Kanten eines Trittsteins bei einer Trittsteinbreite von 0,5 mm und einer Lückenbreite von 1,0 mm. Es wurden von 15 Fliegen jeweils 6-10 Schritte pro Beinpaar gemittelt und aus diesen Werten dann Mittelwerte und Standardfehler errechnet. Es war eine Landmarke vorhanden, die Augen waren nicht übermalt.

3.2 Das Schrittlängen-Paradigma

In der Ebene und auf dem Trittstein konnte beobachtet werden, dass die Präsentation einer Landmarke die Fliege schneller laufen lässt (Ernst und Strauss 2001a; Strauss 2002c). Ob die Schritte schneller³ oder länger werden, ist jedoch mit dem Trittstein-Paradigma nicht abschließend zu klären. Zu sehr schränkt der große Abstand zwischen zwei Trittsteinen den freien Gang ein. Einzelne Beine müssen teilweise vollständig wieder auf den Ausgangtrittstein zurückgezogen werden, anstelle ein der Schrittlänge entsprechendes Stück Bodens gut machen zu können. Das kann die Periode des Beinschlags künstlich verlängern und führt zu einer Zergliederung möglicher effektiver⁴ Schrittlängen in diskrete Intervalle. So sind zum Beispiel bei einem vorwärtsgerichteten Beinschlag bei 0,5 mm breiten Trittsteinen und 1,0 mm breiten Lücken alle effektiven Schrittlängen im Intervall zwischen 0,5 mm und 1,0 mm unmöglich, weil das Bein entweder zum Ausgangtrittstein zurückgezogen oder in einem zweiten Beinschlag zum nächsten oder übernächsten Trittstein nach vorn gesetzt werden muss. Auch schränkt die Geometrie insbesondere der Beine und ihrer Ansatzpunkte die Zahl der möglichen Stellungen auf den Trittsteinen deutlich ein. Somit könnte schon beim Abheben eines Beines die Stellung des Körpers und der übrigen Beine gänzlich unnatürlich sein. Das könnte eine normale Bewegung des Beines verhindern und so die Wirkung der Landmarke maskieren oder verfälscht wiedergeben. Aber auch in der Ebene sind Messungen kaum praktikabel, weil dort die Läufe ohne Landmarke erfahrungsgemäß oft sehr kurvenreichen sind. Da beim Kurvenlauf auf der Kurveninnenseite bei gleicher Schrittfrequenz kleinere Schritte gemacht werden (Wannek 1999; Wannek und Strauss 1997, 1998), können aber nur gerade Laufabschnitte ausgewertet werden.

In diesem Kontext lag es nahe, die Schrittlängen und Perioden (und damit auch deren Quotienten, die Geschwindigkeit) unter Vermeidung der diesbezüglichen Restriktionen des Trittstein-Paradigmas zu messen. Um der übrigen Situation des Trittstein-Paradigmas möglichst nahe zu kommen, wurde ein Steg ohne Lücken als Lauffläche gewählt. Diese Unterlage schränkt die freie Wahl der Schrittlänge und Periode nicht ein. Dieser Aufbau hat den zusätzlichen Vorteil, dass durch die Seitenkante des Steges die Fliege geführt wird. Gerade Läufe ohne Landmarke sind dadurch auf dem Steg wesentlich häufiger als in der Ebene.

3.2.1 Messungen im Schrittlängen-Paradigma

Um zu überprüfen, ob die in der Einleitung abgeleiteten Vorhersagen (a) bis (f) zutreffen, wurden mehrere Anläufe mit und ohne Landmarke von zehn bis zwölf wildtypischen Männchen für jede von drei Augenbemalungsbedingungen mit Hochgeschwindigkeits-Video aufgenommen. Um den Effekt der Landmarke auf Schrittlänge, Periode und Geschwindigkeit quantifizieren zu können, wurde die Position eines Mittelbeins beim Absetzen markiert. Ein Programm errechnete aus

³ Mit „schnellen Schritten“ sind hier immer Schritte kurzer Periode bzw. hoher Frequenz gemeint. „Schnell“ bezieht sich also nicht nur auf die Schwingphase, sondern auch auf die Stemmphase

⁴ Mit „effektiver Schrittlänge“ ist der zwischen zwei Stemmphasen zurückgelegte Abstand gemeint. Mit „fakultativer Schrittlänge“ ist auf dem Trittstein hingegen der Abstand zwischen dem Anheben des Beines und dem Durchstoßpunkt durch die Ebene entlang der Oberseite der Trittsteine gemeint. Diese ist nur aus der Seitensicht zuverlässig bestimmbar.

aufeinander folgenden Positionen und Zeitpunkten die Perioden und Schrittlängen. Pro experimenteller Gruppe wurden davon mehrere hundert Schritte ausgewertet. Der binokulare Bereich der Augen wurde entweder beidseitig (Bezeichnung: „Bino“ oder „binokular“) oder einseitig (Bezeichnung: „Mono“ oder „monokular“) mit lichtdichter schwarzer Farbe überdeckt. Als Kontrolle wurde das Auge unbemalt gelassen und ein Teil der Kopfkapsel übermalt (Bezeichnung: „Cntr.“ oder „Kontrolle“). Für jede dieser drei Gruppen wurden alle drei Messgrößen (Geschwindigkeit, Periode und Schrittlänge) jeweils mit und ohne Landmarke gemessen. Tabelle 1 stellt die sechs experimentellen Gruppen dar. Verglichen werden jeweils die Ergebnisse mit gleichen Landmarkenbedingungen (gleichen Zeile) bzw. gleichen Augenübermalungsbedingungen (gleiche Spalte).

	Kontrolle (Augen nicht übermalt)	Binokularer Bereich monokular übermalt	Binokularer Bereich binokular übermalt
mit Landmarke	Cntr. mit Landmarke	Mono mit Landmarke	Bino mit Landmarke
ohne Landmarke	Cntr. ohne Landmarke	Mono ohne Landmarke	Bino ohne Landmarke

Tabelle 1: Die sechs experimentellen Gruppen.

3.2.2 Datenaufbereitung

Es wurden nur Schritte von Läufen berücksichtigt, die ohne Stopps geradeaus gingen und bei denen der Kopfmittelpunkt stets über dem Steg blieb. Für alle drei Messgrößen galt unter allen sechs Versuchsbedingungen: Die Histogramme zeigten annähernd Normalverteilung (siehe beispielsweise Abbildung 19). Auch war der Kolmogorov-Smirnov Test auf Normalverteilung (mit Lilliefors-Wahrscheinlichkeiten, weil Mittelwert und Standardabweichung aus den Daten geschätzt werden) nie signifikant ($p > 0,2$ für alle), es sprach also nichts dagegen, die Daten als normalverteilt zu behandeln und insbesondere parametrische Tests anzuwenden. Es wurden jeweils die Werte mit und ohne Landmarke mit einem t-Test für gepaarte Variablen miteinander verglichen. Die Daten, die mit den drei Bemalungsschemata der Augen jeweils mit bzw. ohne Landmarke gewonnen wurden, wurden mit ANOVAs und Tukey HSD Post-hoc-Tests verglichen.

Da Geradenanpassungen geplant waren, die wegen der quadratischen Gewichtung der Abweichung einzelner Punkte von der Anpassungsgeraden sehr sensibel auf Ausreißer reagieren (speziell wenn diese am Rand des Anpassungsbereichs liegen), wurden die wenigen Punkte außerhalb des Perioden-Intervalls [60 ms; 100 ms] nicht berücksichtigt.

3.2.3 Einfluss der Sichtbedingungen auf die Schrittperiode

Abbildung 17 stellt die über individuelle Fliegenmittelwerte gemittelten Schrittperioden für alle sechs Versuchsgruppen und die dazugehörigen Standardfehler dar. Alle drei gepaarten t-Tests (jeweils mit und ohne Landmarke) und beide ANOVAs (mit oder ohne Landmarke) über alle drei Gruppen zeigten keine signifikanten Abweichungen. Weder die Anwesenheit einer Landmarke noch das Übermalen eines oder beider binokularer Augenbereiche vermag also die mittlere Dauer eines Schrittes zu beeinflussen.

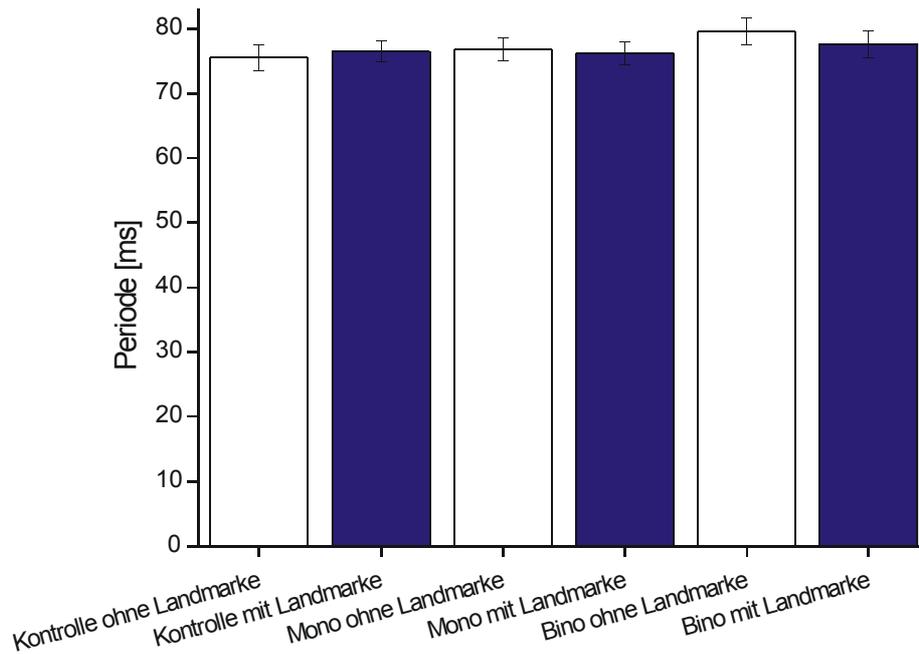


Abbildung 17: Mittlere Schrittperioden und Standardfehler aller sechs experimentellen Gruppen. Gruppenbezeichnungen siehe Tabelle 1.

3.2.4 Einfluss der Sichtbedingungen auf die mittlere Geschwindigkeit

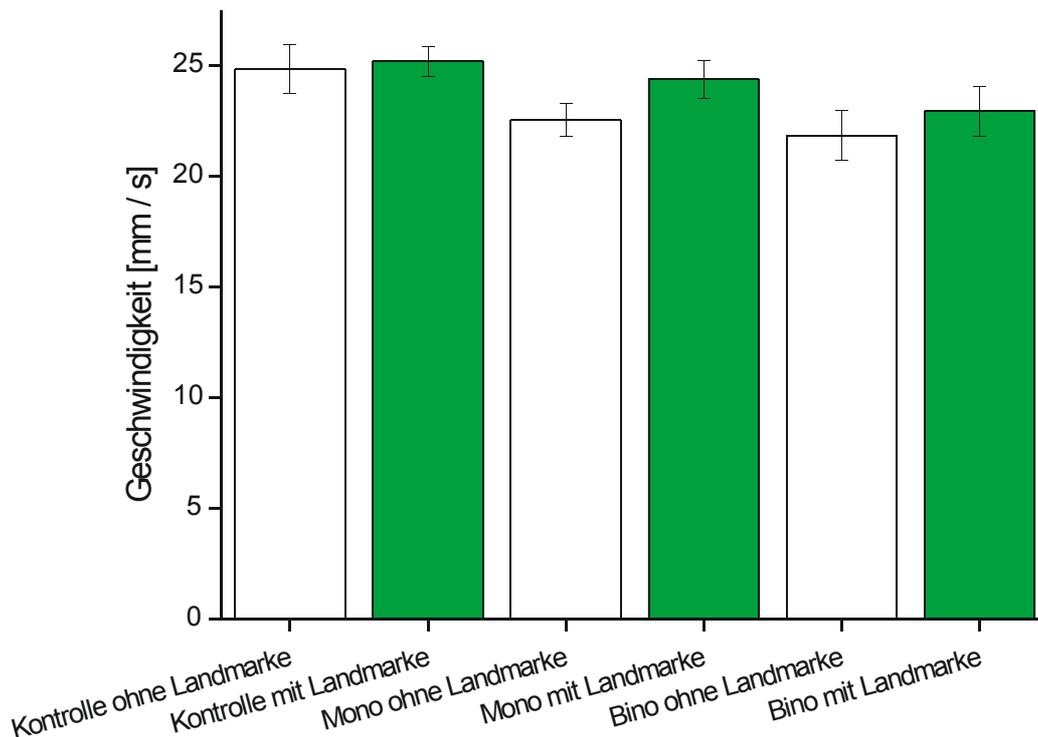


Abbildung 18: Mittlere Geschwindigkeiten und Standardfehler aller sechs experimentellen Gruppen. Gleicher Datensatz wie Abbildung 17.

Auch im Quotienten aus Schrittlänge und Periode, also der Laufgeschwindigkeit, gibt es keine signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Gruppen (Abbildung 18). Keiner der drei gepaarten t-Tests und keine der beiden ANOVAs

zeigt einen signifikanten Geschwindigkeitsunterschied. Erstaunlicherweise beeinflusst also weder die Augenübermalung noch die Präsentation einer Landmarke die Geschwindigkeit oder die Periode deutlich. Hierfür könnte eventuell die Führung durch den Steg verantwortlich sein, indem der taktile Kontakt zum Stegrand die Attraktivität der Landmarke maskiert.

3.2.5 Einfluss der Sichtbedingungen auf die Schrittlänge

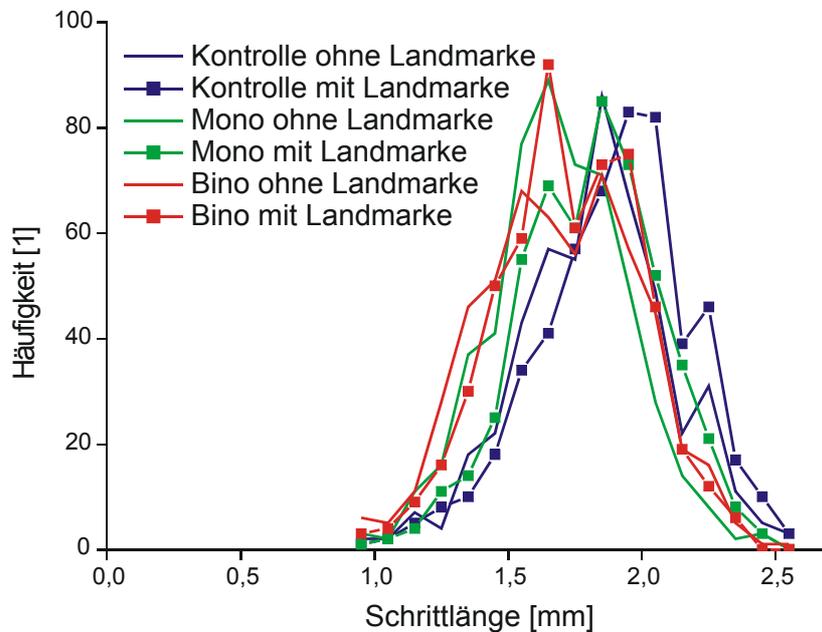


Abbildung 19: Verteilungen der Schrittlängen aller sechs experimentellen Gruppen. Gleicher Datensatz wie in Abbildung 17 und Abbildung 18.

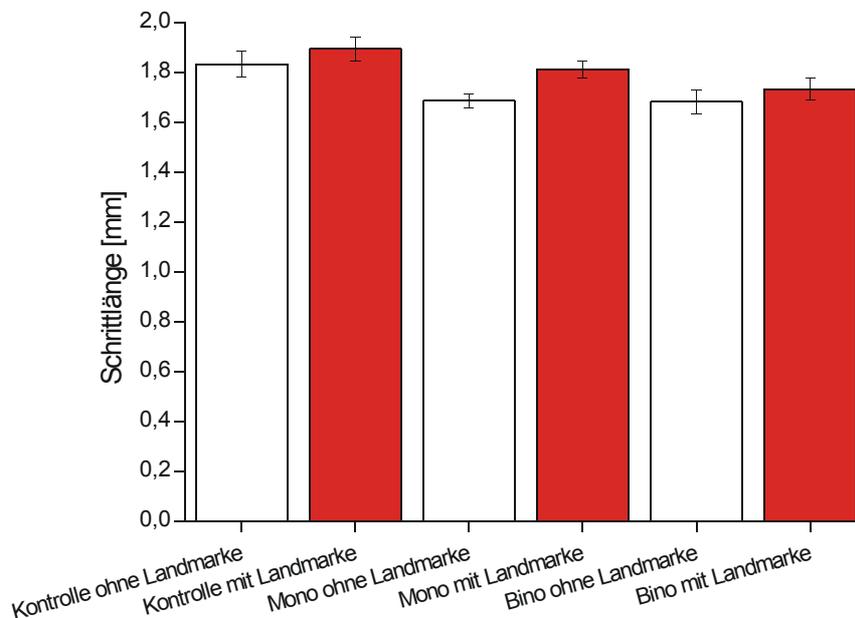


Abbildung 20: Mittlere Schrittlängen und Standardfehler aller sechs experimentellen Gruppen. Gleicher Datensatz wie in der drei vorhergehenden Abbildungen.

Im Gegensatz zu den Mittelwerten der Schrittperioden und der Geschwindigkeiten variieren die Mittelwerte der Schrittlängen je nach Versuchsbedingungen (Abbildung 19 und Abbildung 20). So unterscheiden sich die Werte mit und ohne Landmarke bei der Kontrollgruppe signifikant ($p < 0,05$). Auch einäugig übermalte Fliegen machen signifikant längere Schritte, wenn eine Landmarke in Sicht ist ($p < 0,02$). Nur bei beidäugiger Überdeckung unterbleibt der Schrittlängenanstieg durch die Präsentation einer Landmarke ($p > 0,3$).

Vergleicht man nun die Schrittlängen mit den drei verschiedenen Bemalungsschemata unter Präsentation einer Landmarke, so ist der Unterschied zwischen der Kontrolle und der Gruppe mit binokular abgedeckten Augen signifikant. Die beidseitige Abdeckung des binokularen Bereichs senkt bei vorhandener Landmarke also die Schrittlänge signifikant.

Im Fall ohne Landmarke blieb der Tukey HSD Post-hoc-Vergleich der drei verschiedenen Bemalungsschemata nur knapp über dem Signifikanzniveau. Da die Zahl der Einzelschritte jedoch recht groß ist, konnte im nächsten Abschnitt der Effekt der Bemalung auf die Schrittlängen noch getrennt nach langsameren und schnelleren Schritten analysiert werden.

3.2.6 Abhängigkeit der Schrittlänge von der Periode

Um die Abhängigkeit der Schrittlänge von der Periode zu untersuchen, wurde die Schrittlänge nicht (wie bisher) über das gesamte Periodenspektrum gemittelt, sondern separat in über zehn Perioden-Intervallen von jeweils 5 ms Dauer untersucht. So ergibt sich für unterschiedlich schnelle Schritte jeweils eine eigene mittlere Schrittlänge pro Versuchsbedingung, was eine nach Perioden aufgelöste Untersuchung des Effekts der Landmarke und der Übermalung ermöglicht. Im Bereich zwischen 65 ms und 85 ms sind die Fehlerbalken übrigens besonders klein, weil dort die Zahl der Ereignisse mit meist mehr als 40 Datenpunkten pro 5 ms-Intervall am größten ist. Damit ist auch die Trennschärfe der Vergleiche dort am größten. In den Randbereichen überlappen die Fehlerbalken hingegen häufiger. Um globale Tendenzen beschreiben zu können, wurde zusätzlich eine Gerade an jede Gruppe angepasst.

Bei der Kontrollgruppe überlappen die 95%-Konfidenzintervalle der Geradenanpassung bei Periodendauern ab 75 ms nicht (Abbildung 21). Gerade langsame Schritte werden durch die Präsenz einer Landmarke um 5-10% länger. Auch schließen die Konfidenzintervalle eine Gerade mit Steigung Null nicht ein, was belegt, dass die Kontrollgruppe (und übrigens auch alle vier anderen Gruppen) bei beiden Landmarkenbedingungen ihre Schrittlänge signifikant steigert, wenn schnellere Schritte gemacht werden.

Bei einäugiger Übermalung werden überraschenderweise nicht nur bei langsameren, sondern über den gesamten Periodenbereich bei anwesender Landmarke im Mittel 0,1 mm längere Schritte gemacht. Anders als bei den anderen beiden Augenübermalungen ist hier die Steigung der beiden Geraden gleich (Abbildung 22), weil die schnellsten Schritte verkürzt sind.

Bei beidseitiger Augenübermalung zeigt die Landmarke keinen Effekt mehr auf die Schrittlänge (Abbildung 23): die Anpassungsgeraden lagen jeweils innerhalb der 95%-Konfidenzintervalle der anderen Landmarkenbedingung.

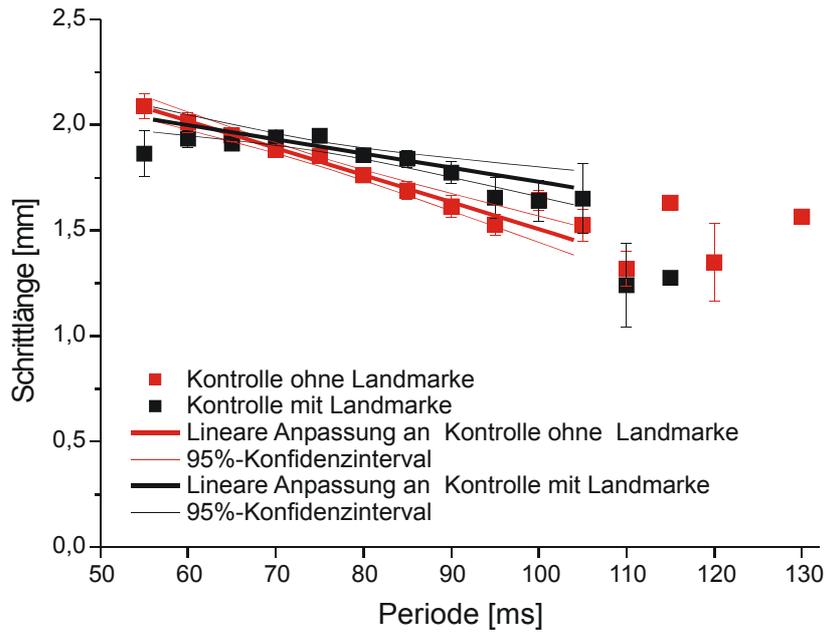


Abbildung 21: Mittelwerte, Standardfehler und lineare Interpolation der Schrittlänge in 5 ms-Intervallen der Periode für die Kontrollgruppe beim Laufen über den ununterbrochenen Steg. Die dünnen Kurven um die Anpassungsgeraden herum zeigen das obere und untere Konfidenzintervall der Anpassungsgeraden. Es wurden nur Daten im Bereich von 60 ms bis 100 ms in die Anpassung einbezogen. Wie auch an den Fehlerbalken zu erkennen, sind die Mittelwerte außerhalb dieses Intervalls aus wenig Einzelereignissen zusammengesetzt. Diese Mittelwerte wurden weggelassen, um die Stabilität der Geradenanpassung zu verbessern. Gleicher Datensatz wie Abbildung 17.

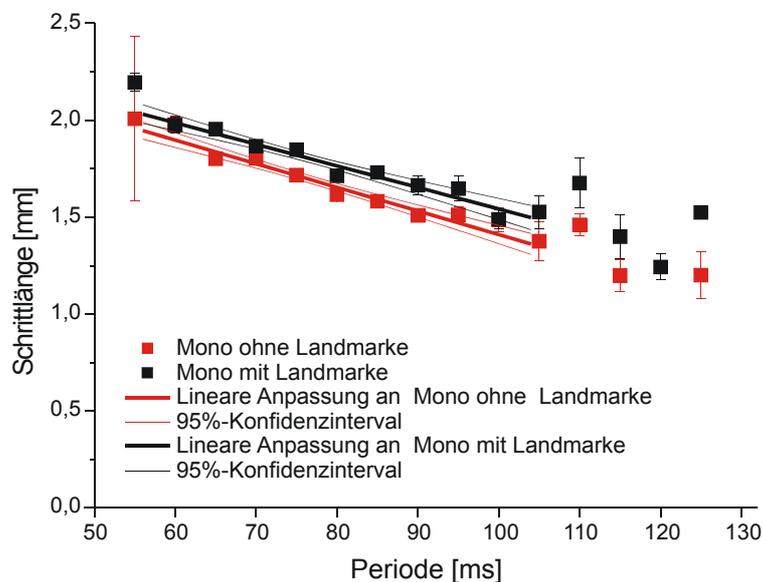


Abbildung 22: Mittelwerte, Standardfehler und lineare Interpolation der Schrittlänge in 5 ms-Intervallen der Periode für die experimentelle Gruppe mit einseitiger Augenbema- lung beim Laufen über den ununterbrochenen Steg. Gleicher Datensatz wie Abbildung 17.

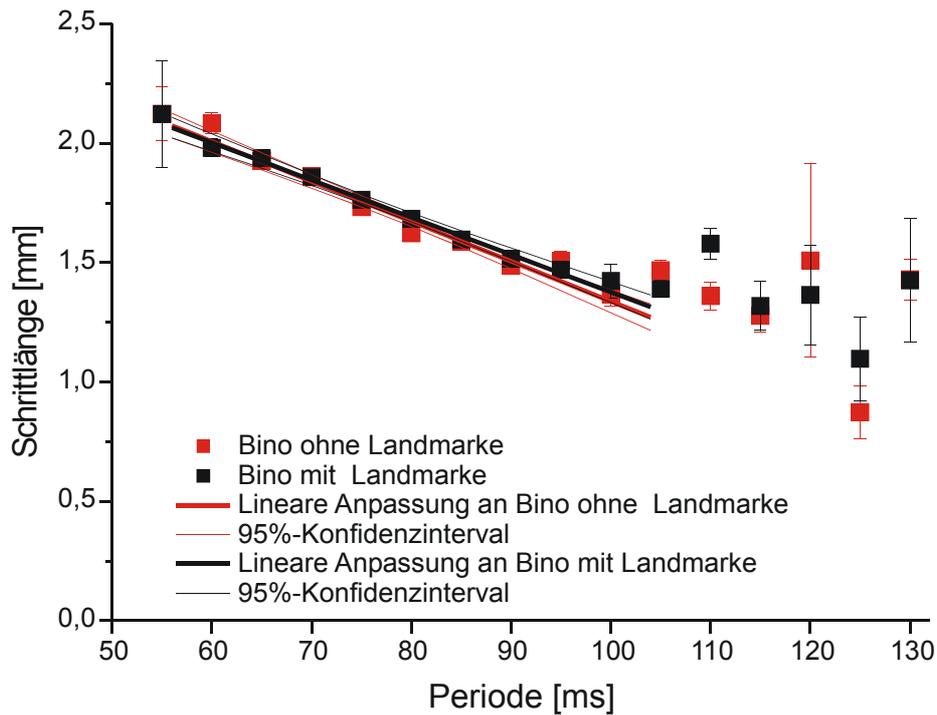


Abbildung 23: Mittelwerte, Standardfehler und lineare Interpolation der Schrittlänge in 5 ms-Intervallen der Periode für die experimentelle Gruppe mit beidseitiger Augenbema- lung beim Laufen über den ununterbrochenen Steg. Gleicher Datensatz wie Abbildung 17.

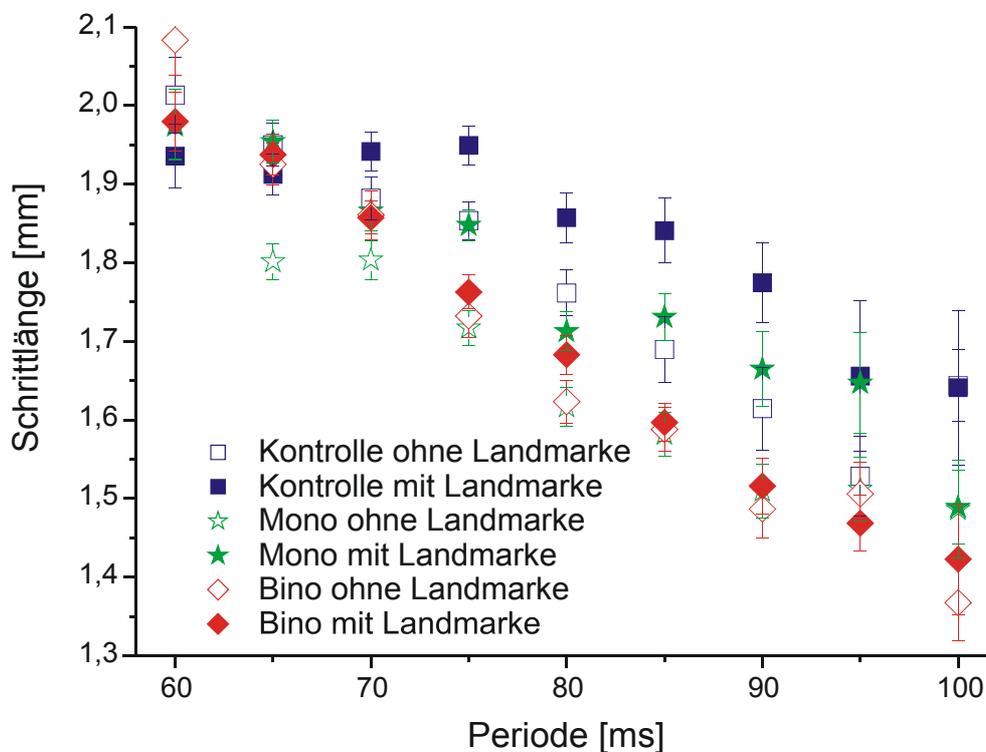


Abbildung 24: Mittelwerte und Standardfehler der Schrittlänge in 5 ms-Intervallen der Periode für alle sechs experimentellen Gruppen beim Laufen über den ununterbrochenen Steg. Gleicher Datensatz wie Abbildung 17.

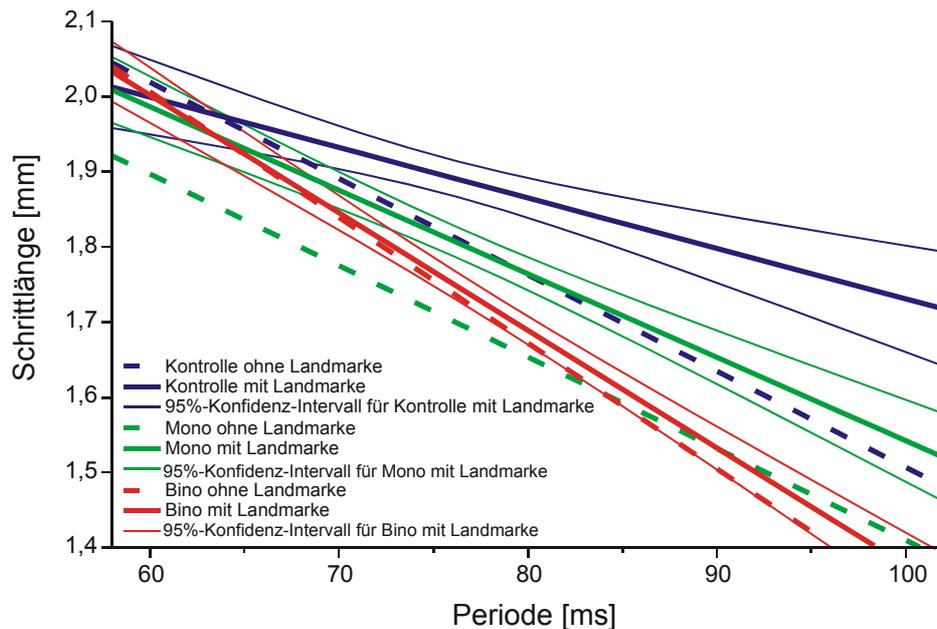


Abbildung 25: Lineare Interpolation und 95%-Konfidenzintervalle der Schrittlänge über der Periode für alle experimentelle Gruppen beim Laufen über den ununterbrochenen Steg. Gleicher Datensatz wie Abbildung 17.

Vergleicht man alle Mittelwerte direkt, fällt Folgendes auf (Abbildung 24): Ausgehend von verschiedenen Ausgangswerten bei 100 ms steigt die Schrittlänge bei allen sechs Versuchsbedingungen auf ungefähr 2,0 mm bei 60 ms an. Der Anstieg erfolgt linear, die Steigerung beträgt 10% bis 30%. Das bestätigt sich auch in der Zusammenschau der Anpassungsgeraden (Abbildung 25). Auch dort erkennt man, dass sowohl beidäugig bemalte, als auch Fliegen mit Kontrollbemalung bei schnellen Schritten mit 60 ms Periodendauer eine Schrittlänge von 2,0 mm verwenden, egal ob eine Landmarke gezeigt wird oder nicht. Eine maximale Schrittlänge wird stets bei minimaler Periode, also maximaler Geschwindigkeit erreicht; die schnellsten Schritte sind also die längsten (Abbildung 24). Bei den meisten Perioden machen Fliegen der Kontrollgruppe mit Landmarke längere Schritte als Fliegen der übrigen Gruppen (Abbildung 24). Die kleinsten Schritte hingegen werden bei beidseitiger Augenübermalung gemacht. Selbst wenn eine Landmarke in Sicht ist, bleiben bei beidäugiger Augenübermalung die Schritte unverändert kurz. Bei beidseitiger Übermalung gibt es also zwei auf die Augenübermalung zurückführbare Effekte: Erstens fällt die Schrittlängenerhöhung in Anwesenheit einer Landmarke bei langsameren Schritten weg. Zweitens sind für alle Perioden zwischen 75 und 100 ms die Schritte verkürzt. Die intermediäre Augenbemalung zeigt ein intermediäres Ergebnis: Die Schrittlängen der beiden einäugig übermalten Gruppen liegen bei den meisten Perioden zwischen denen der entsprechenden übrigen Gruppen. Nur bei langsamen Schritten steigert die Anwesenheit der Landmarke die Schrittlänge (Abbildung 25). Dies ist mit 5-10% am ausgeprägtesten bei der Kontrollgruppe. Der Effekt ist nur noch etwa halb so groß bei einäugiger Bemalung und bei beidäugiger Übermalung ist er völlig verschwunden. Interessant ist auch, dass selbst ohne Landmarke eine gestörte Fernorientierung die Schrittlänge reduziert: Bei ein- oder beidäugiger Übermalung fallen langsame Schritte 0,1 mm kürzer aus als in der Kontrollgruppe.

3.3 Lückenüberwindungs-Paradigma

Mehrere Experimente im Trittstein-Paradigma haben gezeigt, dass die Beinplatzierung auf diesem schwierigen Untergrund nicht stark visuell beeinflusst ist. Mit dem Lückenüberwindungs-Paradigma konnte im Rahmen dieser Arbeit ein Verhaltenstest gefunden werden, bei dem sich protocerebrale höhere Gehirnfunktionen und eine visuelle Kontrolle der Motorik nachweisen ließen. Durch die Verwendung von zwei Hochgeschwindigkeits-Kameras und einem selbst geschriebenen Videoanalyse-Programm war es im Lückenüberwindungs-Paradigma möglich, mit Hilfe von einfach durchführbaren Experimenten ein breites Spektrum von Fragenstellungen zu bearbeiten. Ein besonderes Augenmerk wurde im Folgenden auf die Kinematik der Lückenüberkletterung gerichtet, ob und wie eine Fliege die Lückenbreite misst und ob sich ein visueller Einfluss auf die Motorik nachweisen lässt. Auch wurde untersucht, welche Merkmale der gegenüberliegenden Seite einer Lücke besonders stark in die Entfernungsmessung eingehen.

3.3.1 Überkletterungssequenz

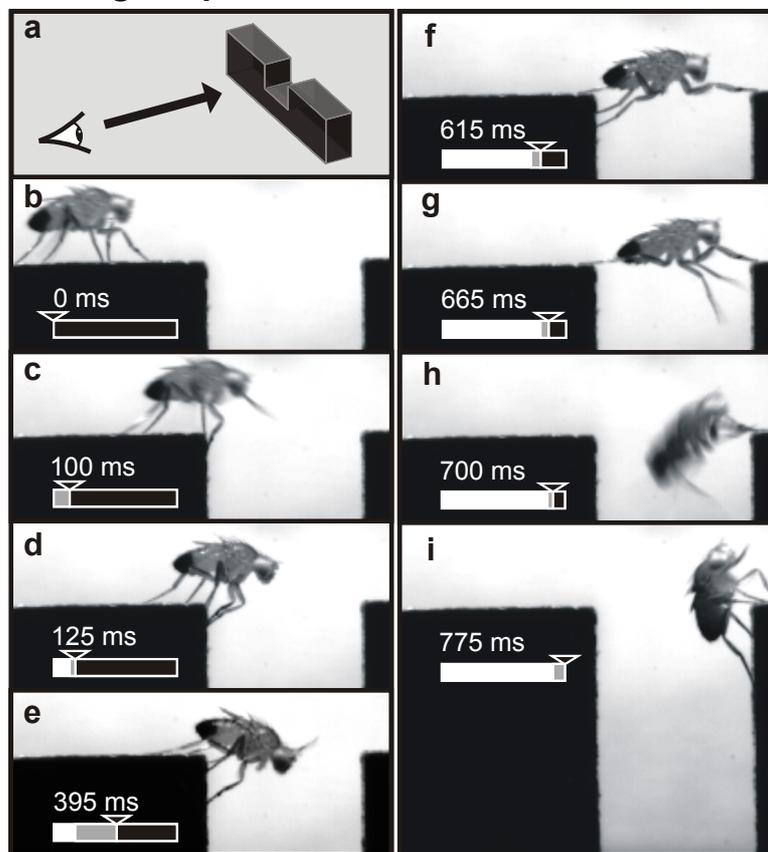


Abbildung 26: Männliche *Drosophila* beim Überklettern einer 3,5 mm breiten Lücke. Typische Stadien einer Hochgeschwindigkeits-Videosequenz. (a) Blick auf den Steg, (b) normales Laufen, (c) Hineintreten in die Lücke, (d) Erstarren, (e) Bein-Über-Kopf-Verhalten, das die Initiation eines Überquerungsversuchs anzeigt, (f) die Vorderbeine erreichen die gegenüberliegende Seite, (g), (h) die Mittel- und Hinterbeine folgen, (i) normales Laufen. Die Pfeilspitzen markieren den Zeitpunkt der Aufnahme auf einer linearen Zeitskala. Die verbleibende Zeit ist in schwarz dargestellt, die seit dem letzten Bild verstrichene Zeit in grau.

Beim Überqueren von Lücken, insbesondere bei solchen, die breiter waren als ihre Körperlänge von ca. 2,5 mm, zeigten Fliegen geschickte Klettermanöver (Abbildung 26). Bei der Analyse der 3D-Hochgeschwindigkeits-Videoaufzeichnungen konnten sieben typische Stadien im Kletterverhalten unterschieden werden (Abbildung 26). Aus dem normalen Lauf mit ca. 20 mm s^{-1} heraus (Abbildung 26b) traten die Vorderbeine scheinbar unvorbereitet in die Lücke, wo sich die Pulvillen oder Krallen an der vertikalen Wand anhafteten (Abbildung 26c). Erst dann stoppte die Fliege (Abbildung 26d). Der Kopf stand nun eine halbe Körperlänge über die Lückenkante hinaus; die beiden Vorderbeinenden befanden sich in einer für normales Laufen ungewöhnlich caudalen Position. Oft folgte eine Erstarrungsreaktion von einigen Zehntelsekunden Dauer, bei der Kopf, Beine und Thorax bewegungslos blieben (Abbildung 26e). Häufig wurde dabei das Abdomen langsam um wenige Grade angehoben, um danach sofort wieder abgesenkt zu werden. Die Funktionen des Abdomenschwenks und des Erstarrens sind unbekannt. Über mehrere Beinschläge hinweg verbesserte die Taufliege dann je nach Lückenbreite zielgerichtet und iterativ ihre Fußaufstandpunkte und ihre Körperpostur. Sobald die Vorderbeine einen festen Halt auf der anderen Lückenseite gefunden hatten (Abbildung 26f), begann die Fliege, ihren Körper horizontal vorwärts zu beschleunigen. Die Beschleunigung dauerte bis zum Ende der Überkletterungssequenz an. Die Mittelbeine wurden als nächstes hinüber geschwungen (Abbildung 26g). Schließlich ließen die Hinterbeine los – manchmal bevor die Mittelbeine die andere Seite erreicht hatten. Der Körper wurde passiv von der Gravitation um die Vorderbeine als Drehpunkt nach unten in die Lücke rotiert (Abbildung 26h). Dort wurde der Schwung des Abdomens augenblicklich von den Hinterbeinen abgefangen, die sich von der vertikalen Wand der neuen Seite abdrückten. Ohne Verzögerung kletterte die Fliege nun über die Kante auf die Oberseite, wo sie weiterlief (Abbildung 26i). Meistens drehte sich die Fliege während der gesamten Überquerung nicht um ihre Hoch- oder Längsachse, sondern nur um ihre Querachse.

Der Zeitpunkt, ab dem man erkennen konnte, ob Klettern werden initiiert würde, kam direkt nach der Erstarrungsreaktion. Das Klettern wurde manchmal vor Erreichen der anderen Seite abgebrochen, häufig durch ein „Vorwärtsstolpern“, z. B. wenn sich ein Hinterbein löste und der Körper nicht mehr aufrecht über der Lücke gehalten werden konnte. Die Fliege kippte dann vorwärts und lief die vertikale Wand hinab, wobei manchmal ein zweiter Kletterversuch von einer tieferen Position aus initiiert wurde.

In seltenen Fällen wurde das Klettern durch einen Absturz in die Lücke beendet. Vor dem Absturz wich die Bewegungssequenz dann oft von der oben beschriebenen Reihenfolge ab: Statt der Mittelbeine wurde z.B. zuerst ein Hinterbein nach vorne geschwungen. Dieses stieß gegen das ipsilaterale Mittelbein und riss es von seiner Anhaftstelle los. Dadurch war das Abdomen auf dieser Seite dann nicht mehr unterstützt, und die resultierende Rotation um die Längsachse führte oft zum Verlust aller weiteren Anhaftpunkte, so dass die Fliege in die Lücke stürzte. Beim Laufen in der Ebene macht die deutlich breitere Spur der Mittelbeine einen solchen Zusammenstoß von Mittel- und Hinterbein sehr unwahrscheinlich, weil die Hinterbeine einfach zwischen den Mittelbeinen hindurch schwingen können. Beim Überklettern der Lücke befinden sich die Mittelbeine jedoch so eng am Körper, dass die Hinterbeine nicht mehr zwischen ihnen hindurch schwingen

können. Die Fliege scheint es sich leisten zu können, keinen Korrekturmechanismus für diesen Fall bereit zu halten. Man kann vermuten, dass diese Situation in einer natürlichen Umwelt entweder sehr selten ist oder keine schlimmen Konsequenzen hat. Für letzteres spricht, dass Fliegen nicht an den Folgen eines Sturzes zu leiden scheinen: nach dem Aufprall setzt die Fliege – evtl. nach einem behenden Aufrichtmanöver – ohne jedes Anzeichen einer Beschädigung oder Irritation ihren Lauf fort.

3.3.2 Vorderbeinbewegungen als Indiz für einen Strategiewechsel an großen Lücken

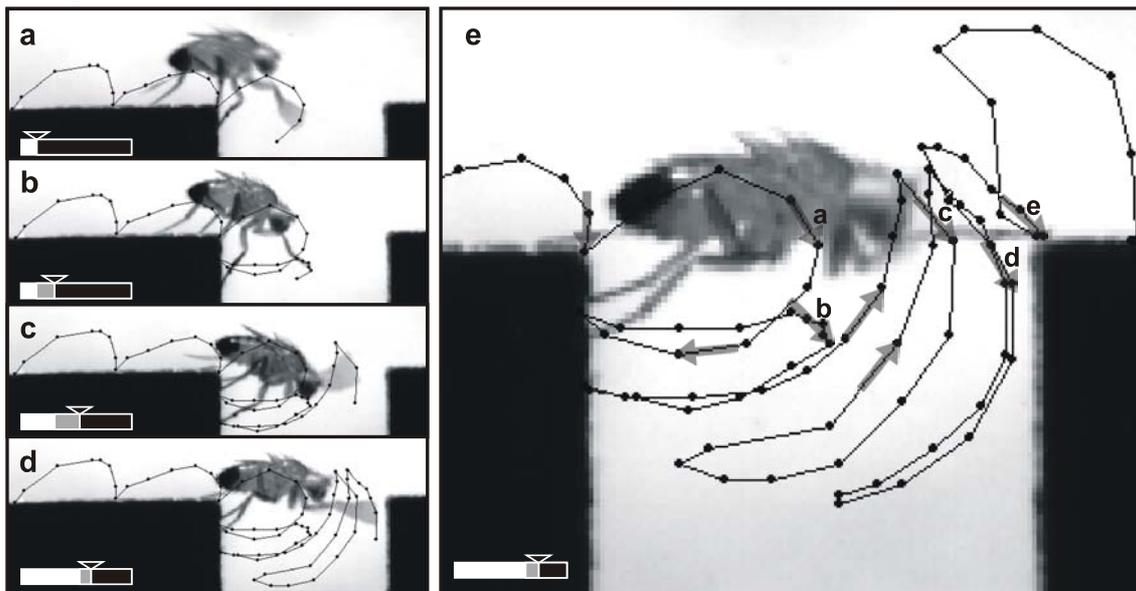


Abbildung 27: Trajektorie des linken Vorderbeins über fünf aufeinander folgende Beinschläge, jeweils zum Zeitpunkt des maximalen Ausgreifens. Gezeigt ist die gleiche Überkletterungssequenz und Zeitskala wie in Abbildung 26. (a), (b) Beide Vorderbeine treten mit normalen Laufschritten in die Aussparung und detektieren die Lücke. (c) Bein-Über-Kopf-Verhalten zeigt die Initiation von Klettern an. (d), (e) Adaptationen der Körperpostur und der Beinaufstandpunkte verbessern zusehends die horizontale Reichweite der Vorderbeine. Schwarze Punkte markieren die Position der Beinspitze in Intervallen von 5 ms. Die schwarzen Linien verbinden diese Punkte bis zu dem im Bild gezeigten Zeitpunkt plus 5 ms.

Bei genauer Betrachtung der Vorderbeintrajektorien lässt sich ein Strategiewechsel vom Laufen zum Klettern erkennen (Abbildung 27). Die Vorderbeinbewegungen ähnelten vor dem Erstarren noch dem Laufen in der Ebene, nur wurden die beiden Vorderbeintrajektorien so lange verlängert, bis die Wand unterhalb des Oberflächenniveaus berührt wurde (Abbildung 27a, b). Bis dahin war noch keine Erwartung der Lücke erkennbar. Nach dem Erstarren jedoch vergrößerte die Fliege die Reichweite ihrer Vorderbeine und hob sie weit über den Kopf, wo sie Suchbewegungen ausführten (Abbildung 27b). Diese Verhaltensanpassung wurde hier als „Bein-Über-Kopf-Verhalten“ definiert und im Folgenden als Indikator für die Initiierung von Klettern verwendet. Als zweite Verhaltensanpassung konnten die Aufstandpunkte der Hinterbeine wiederholt in Richtung Kante versetzt werden, wodurch sich der ganze Körper und damit auch die Reichweite der Vorderbeine der gegenüberliegenden Kante näherten (Abbildung 27b-e). Drittens konnten sich die Mittelbeine durchstrecken und so den Körper sukzessiv von

einer nach unten geneigten Position in eine horizontale Position bringen. Auf solche Anpassungen wird später noch detaillierter eingegangen. An gerade noch überwindbaren Lücken wurden alle drei Verhaltensanpassungen kombiniert und zunehmend verfeinert, wenn nötig bis zur Grenze der statischen Stabilität. Die Abfolge der Anpassungen variierte. Zum Beispiel wurde der Körper gelegentlich auf Kosten einer ungünstigeren, weiter von der Kante entfernten Position eines Hinterbeines aufgerichtet. Später konnte dann die Hinterbeinposition wieder der Kante genähert werden. Insgesamt schien Klettern unter operander (erfolgsorientierter) Kontrolle zu stehen.

3.3.3 Variation der Lückenbreite: Vom Laufen zum Klettern

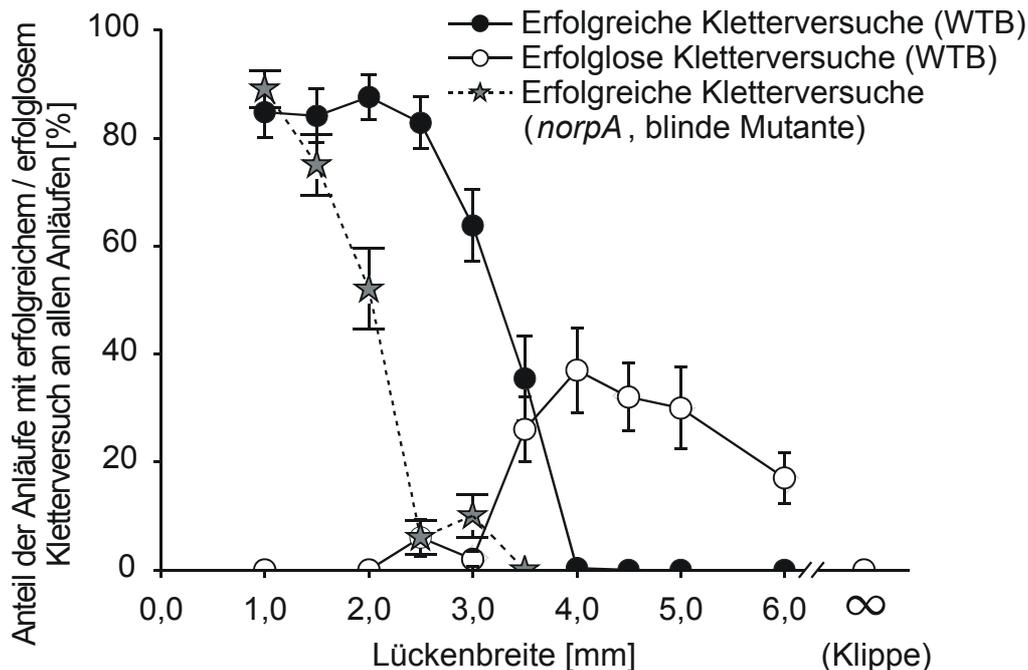


Abbildung 28: Klettererfolg und Misserfolg bei verschiedenen Lückenbreiten von blinden *norpA* Mutanten und von wildtypischen Fliegen (WTB). Nach dem Anlauf auf die Lücke entfernte sich die Fliege ohne Kletterinitiation, oder sie zeigte durch Bein-Über-Kopf-Verhalten einen Kletterversuch an.

Als Nächstes wurde die Fähigkeit der Fliege untersucht, Lücken von verschiedenen Breiten zu überqueren. Bei Lückenbreiten über 1,0 mm wurde Bein-Über-Kopf-Verhalten praktisch immer beobachtet; die anderen beiden Verhaltensoptimierungen wurden erst bei größeren Lückenbreiten häufig beobachtet. Die größte je überquerte Lückenbreite betrug 4,3 mm. Bis zu 2,5 mm Lückenbreite waren 80 % aller Überquerungen erfolgreich (Abbildung 28). In den verbliebenen 20 % der Anläufe entfernten die Fliegen sich meist, ohne Klettern zu initiieren, d.h. es wurde kein Bein-Über-Kopf-Verhalten beobachtet. Die Erfolgsrate halbierte sich auf 40 % bei ca. 3,5 mm – dem 1,4 fachen der Körperlänge der Fliege – und war praktisch Null jenseits von 4,0 mm.

3.3.4 Initiation von Klettern bei verschiedenen Lückenbreiten

Die Ausdauer und Entschlossenheit beim Versuch, die gegenüberliegende Seite zu erreichen, war so ausgeprägt, dass es nahe liegt, den Fliegen eine starke Motivation zum Überklettern zu unterstellen. Aber wie kam diese Entscheidung

zum Überklettern überhaupt zustande und wie zuverlässig wurde die Lückenbreite eingeschätzt? Am schwierigsten ist die Entscheidung in der Umgebung der Lückenbreite von 4,0 mm, wo das biomechanische Limit der Fliege liegt. Selbst dort waren erfolglose Versuche (d.h. Anläufe mit Bein-Über-Kopf-Verhalten, die ohne einen Lückenübergang zu Ende gingen) seltener als 40 %. Bei noch größeren Lückenbreiten entfernten sich die Fliegen oft, ohne auch nur einen Kletterversuch zu initiieren. Die verbliebenen Versuche waren zudem von geringerer Intensität; auf diese und andere Verhaltens-Adaptationen an die speziellen Anforderungen der Lücke wird später noch näher eingegangen. Wenn die gegenüberliegende Seite komplett entfernt wurde, die Fliege also statt an einer Lücke gewissermaßen an einer Klippe stand, wurde Klettern in keinem von insgesamt 152 Anläufen von zehn Fliegen initiiert. Insgesamt war die Wahrscheinlichkeit für Kletterinitiation offensichtlich gut angepasst an die Erfolgschancen der Fliege.

3.3.5 Lückenbreitenmessung: ein visueller Prozess

Um herauszufinden, ob Fliegen die Lückenbreite visuell abschätzen, wurden blinde Mutanten (*norpA*, Übersicht: Heisenberg und Wolf 1984) analysiert. Dabei steht *norpA* für „no receptor potential A“; die Fliegen können keine Phospholipase C mehr bilden und sind vollständig blind. Trotzdem überwandern sie schmale Lücken von bis zu 1,5 mm ohne Schwierigkeiten, aber überquerten breitere Lücken erheblich weniger erfolgreich (Abbildung 29) und mit weniger Kletterinitiationen (Abbildung 30c) als wildtypische Fliegen. Den Überquerungserfolg von wildtypischen Fliegen mit übermalten Augen zeigt Abbildung 29. Im Vergleich zum Wildtyp zeigten sie einen deutlich schlechteren Überquerungserfolg bei breiten Lücken. Bei 3,0 mm und 3,5 mm war der Überquerungserfolg unter 10%, während Fliegen ohne Augenübermalung bei beiden Lückenbreiten mit mehr als 70% Wahrscheinlichkeit die andere Seite erreichten. Neben den genetisch blinden zeigten also auch die akut blinden Fliegen einen deutlich reduzierten Überquerungserfolg. Das belegt die Bedeutung visueller Stimuli für wildtypischen Überquerungserfolg gerade bei breiten Lücken. Ohne die visuellen Stimuli blieb die Überquerungsmotivation aus, es gab kaum mehr Kletterinitiationen. Besonders zu großen Lückenbreiten hin strengten sich sehende Fliegen mehr an. Sie initiierten Klettern häufiger und richteten es auf die gegenüberliegende Seite aus. Bei blinden Fliegen schien hingegen die Zielrichtung des Kletterns zufällig gewählt und war oft nicht auf die Gegenseite hin ausgerichtet. Vergleicht man den Überquerungserfolg der beiden blinden Gruppen (Abbildung 29), kann man erkennen, dass Fliegen mit übermalten Augen die Lücke noch etwas seltener erfolgreich überquerten als genetisch blinde Fliegen. Mögliche Ursachen werden in der Diskussion besprochen.

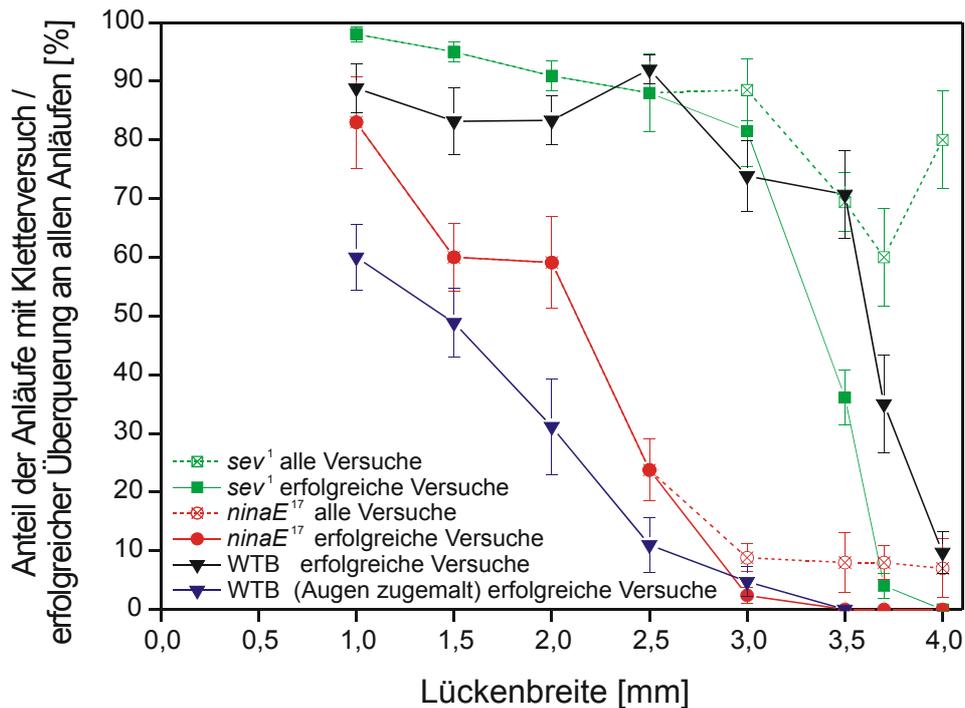


Abbildung 29: Einfluss des Sehens auf die Wahrscheinlichkeit für Kletterinitiationen und Überquerungserfolg in wildtypischen Fliegen und visuellen Mutanten bei verschiedenen Lückenbreiten. Durchgezogene Linien: nur die erfolgreichen Versuche, gestrichelt: alle Kletterversuche. Jeweils mindestens zehn Anläufe von mindestens 10 Fliegen (WTB Augen zugemalt: nur sechs Fliegen).

3.3.6 Naive Fliegen und motorisches Lernen

Um zu prüfen, ob Fliegen auf Erfahrungen mit dem Aufbau zurückgreifen konnten, die sie vor einem bestimmten Anlauf gemacht hatten, wurden Fliegen untersucht, die in dem Sinne naiv waren, dass sie nie physischen Kontakt mit der gegenüberliegenden Seite hatten. Solche Fliegen verhielten sich genau wie normale, nicht-naive Fliegen. Da selbst naive Fliegen an der Lücke wildtypisches Verhalten zeigten, können bildhafte, aber nicht auf Bildbewegung beruhende Entfernungsmerkmale zur Lückenbreitenmessung ausgeschlossen werden. Es wurde auch kein Erlernen des Überklettern gesehen: Sowohl die Wahrscheinlichkeit für Kletterinitiationen, als auch die Wahrscheinlichkeit für erfolgreiche Überquerungen unterschied sich nicht bei 3,5 mm, 4,0 mm und 5,0 mm breiten Lücken ($p > 0,05$) beim Vergleich der ersten und letzten fünf von 20 Anläufen von 20 Fliegen.

3.3.7 Spezifische Aufgaben der Photorezeptoren

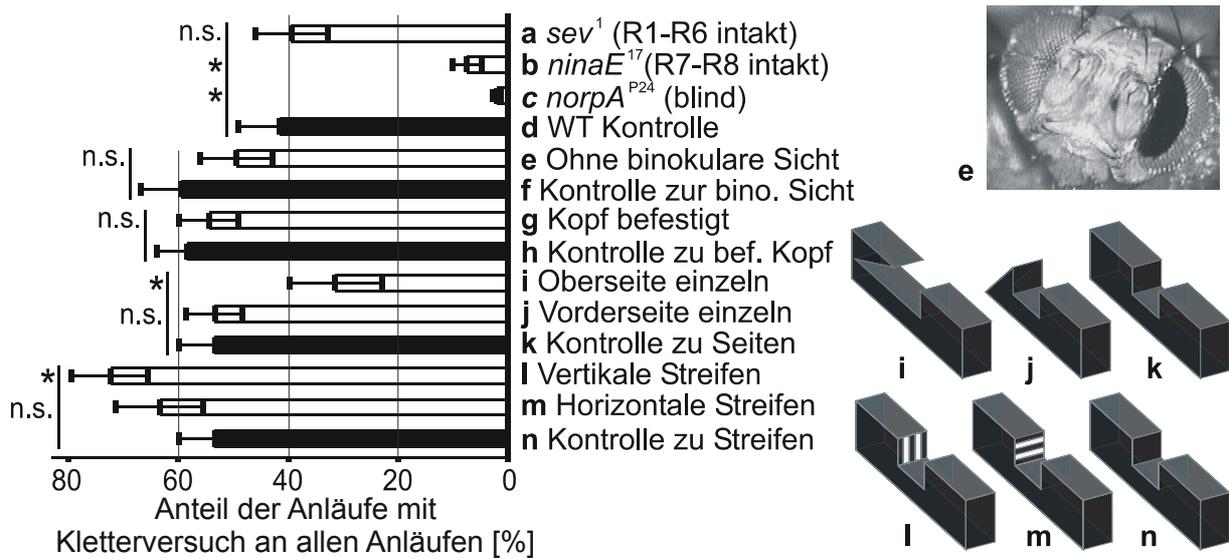


Abbildung 30: Wahrscheinlichkeit für Kletterinitiation bei Manipulation der Wahrnehmung (a-h) oder der auf der anderen Lückenseite wahrnehmbaren Strukturen (i-n) bei einer Lückenbreite von 3,5 mm. (a) *sev*¹ ist eine farbenblinde Mutante, die Photorezeptoren R1-R6 funktionieren jedoch normal; (b) *ninaE*¹⁷ ist eine bewegungsblinde Mutante; (c) *norpA* ist vollständig blind; (d) wildtypische Fliegen als Kontrolle. (e) Schwarze Farbe auf dem Auge verhindert binokulares Sehen; (f) Scheinbehandlung an anderer Stelle des Kopfes als Kontrolle. (g) Fixierter Kopf, um Kopfbewegungen zur Stabilisierung der Blickrichtung bei mutmaßlichem Peering oder Bobbing zu verhindern (siehe Erklärung im Text); (h) normal beweglicher Kopf als Kontrolle. (i-j) Getrennte Präsentation der Ober- und Vorderseite der Gegenseite; (k) normaler Steg als Kontrolle. Dekoration der gegenüberliegenden Seite mit (l) vertikalen und (m) horizontalen Streifen; (n) das standardmäßig weiße Hindernis als Kontrolle. Siehe auch die Skizzen auf der rechten Seite zu (i-n). Pro experimenteller Gruppe wurde der Anteil der Kletterinitiationen, erfolgreichen oder erfolglosen Kletterversuche an der Gesamtzahl der Anläufe während der ersten zehn gültigen Anläufe von zehn Fliegen gemittelt. Aus diesen Einzelfliegenwerten wurden der Mittelwert und der Standardfehler für die experimentellen Gruppen errechnet. Um Unterschiede zwischen den Mittelwerten der Gruppen nachzuweisen, wurden sicherheitshalber die einschlägigen nicht-parametrischen (also konservativen) Tests angewandt, da einige wenige Gruppen knapp nicht normalverteilt waren ($p < 0,05$ im Shapiro-Wilk W-Test). Die Signifikanz der Unterschiede in den Mittelwerten der unabhängigen Gruppen e-f und g-h wurden mit dem Mann-Whitney U-Test berechnet. Für die drei unabhängiger Gruppen in a-c und i-k wurde der Kruskal-Wallis H-test und multiple (post-hoc) Vergleiche angewandt. Im Vergleich l-n waren die Gruppen abhängig und wurden mit Friedman's ANOVA und dem "post hoc for Friedman" Makro des Statistik-Programms „Statistica“ getestet.

Was sind jedoch die physiologischen Grundlagen der Lückenbreitenschätzung? Um diese Frage zu klären, wurde die Wahrscheinlichkeit für Kletterinitiation bei Mutanten mit unvollständigen Sätzen von Photorezeptoren bei der herausfordernden Lückenbreite von 3,5 mm getestet. Bei der farbenblinden Mutante *sev*¹ funktionieren nur die Photorezeptoren R1-R6 normal, während R7 auf Grund eines Entwicklungsdefektes fehlt und der darunter liegende Photorezeptor R8 dadurch zu wenig Licht bekommt (Übersicht: Heisenberg und Wolf 1984). Die Wahrscheinlichkeit für Kletterinitiation und auch für Überquerungserfolg (Abbildung 30a und Abbildung 29) unterschied sich nicht vom Wildtyp ($p > 0,4$). Bei der bewegungsblinden Mutante (*ninaE*¹⁷) funktionieren nur die Photorezepto-

ren R7 und R8 normal, während die Photorezeptoren des Dämmerungs- und Bewegungssystems R1-R6 degeneriert sind (O'Tousa et al. 1985, Strauss et al. 2001). Die Wahrscheinlichkeit für Kletterinitiation und auch für Überquerungserfolg (Abbildung 29 und Abbildung 30b) unterschied sich nicht von genetisch blinden Fliegen ($p > 0,4$). Die Photorezeptoren R7 und R8 waren also entbehrlich sowohl für eine normale Wahrscheinlichkeit für Kletterinitiation als auch für Überquerungserfolg, während die hauptsächlichen Photorezeptoren R1-R6 notwendig und hinreichend waren. Nur die Photorezeptoren R1-R6 speisen in das Bewegungssystem ein (Heisenberg und Wolf 1984). Diese Tatsache deutet auf die Verwendung von Bildbewegung zur Entfernungsmessung hin.

3.3.8 Vergenz, binokulares Sehen und Lückenbreitenmessung

Neben der oben erwähnten Bildbewegung gibt es noch andere Bildparameter, die zur Entfernungsmessung verwendet werden können (Schuster et al. 2002b; Collett 2002; Kral 2003b). Nicht alle davon stehen *Drosophila melanogaster* zur Verfügung. Da zum Beispiel die Brennweite der Kornealinsen nicht variabel ist, entfällt Akkommodation als mögliche Entfernungsmessmethode. Bei Vergenzbewegungen drehen sich die Augen des Menschen gegenläufig um ihre vertikale Achse, um die Fovea beider Augen auf ein nahes Objekt auszurichten; diese Winkeländerung wird zur Entfernungsmessung verwendet. Trotz der fest im Kopf integrierten Komplexaugen können auch Fliegen ihre Blickrichtung ändern. Dazu bewegt sich nicht das Auge mitsamt der Linse, sondern nur die Photorezeptoren hinter den festen Linsen in deren Bildebene. Entfernungsmessung per Vergenz wäre also im Prinzip möglich bei *Drosophila*. Vergenz und im gleichen Experiment auch binokulare Disparität konnten jedoch bei der Fliege als mögliche Entfernungsmessungs-Mechanismen ausgeschlossen werden, da weder die Wahrscheinlichkeit für Kletterinitiation noch für Überquerungserfolg sich signifikant veränderten, nachdem der binokulare Bereich eines Auges mit schwarzer Farbe verdeckt worden war ($p > 0,3$; Abbildung 30e, siehe auch das Foto rechts oben in derselben Abbildung zur Illustration der Augenübermalung; eine Scheinbehandlung an anderer Stelle des Kopfes dient als Kontrolle). Damit verbleiben zwei verschiedene Bildbewegungs-Eigenschaften als Kandidaten für die Entfernungsmessung; diese sind Bewegungsparallaxe und entfernungsbedingte Größenveränderungen auf der Retina, im Englischen „Looming“ genannt.

3.3.9 Bildbewegung durch Laufmechanik oder spezielle Kopfbewegungen?

Um potentielle spezielle Kopfbewegungen zur Entfernungsmessung zu verhindern, wurden die Köpfe von zehn Fliegen an den Thoraxes festgeklebt. Im Klettertest mit einer 3,5 mm breiten Lücke wurde dadurch jedoch die Wahrscheinlichkeit für Kletterinitiationen nicht beeinflusst ($p > 0,7$; Abbildung 30g). Auch waren auf Hochgeschwindigkeitsaufnahmen der Köpfe von zehn Fliegen bei insgesamt über hundert Anläufen keine Anhaltspunkte für Peering oder Bobbing zu erkennen. Alle Kopfverschiebungen im Raum waren die direkte Folge von Lauf- oder Kletterbewegungen der Beine. Da nun weder Peering noch Bobbing beobachtet wurde, muss die Bildbewegung in der statischen Umwelt des Lückenüberwindungs-Paradigma durch die Eigenbewegung der Fliege erzeugt werden. Nachdem beide Vorderbeine in die Lücke hinein getreten sind, endet jedoch die Eigenbewegung jedes Anlaufs an der Kante, so dass der Kopf stationär bleibt. Die

Lückenbreite muss also schon während des Anlaufs unterwegs gemessen werden, entweder - wie beim Landen (Tammero und Dickinson 2002) - unter Verwendung der entfernungsbedingten Größenveränderungen auf der Retina durch die größer werdende gegenüberliegende Seite, oder unter Verwendung des Bewegungsparallaxen-Reizes durch die latero-lateralen Kopfverschiebungen im Raum durch die Laufmechanik (Strauss und Heisenberg 1990). Für die Bewegungsparallaxe spricht, dass sie bei Orientierungsleistungen der wichtigste Entfernungsreiz für Fliegen (Schuster et al. 2002b) und andere Insekten (Collett 2002) ist. Auch sind die entfernungsbedingten Größenveränderungen auf der Retina kein sehr starker visueller Reiz, solange man dem Objekt nicht - wie beim Landen - sehr nahe ist.

3.3.10 Getrennte Präsentation der gegenüberliegenden Flächen

Da Fliegen die Lückenbreite messen, stellt sich die Frage, welche Eigenschaften oder Strukturen der Gegenseite sie eigentlich auswerten. Um dies zu klären, wurde das Aussehen der gegenüberliegenden Seite manipuliert: Es wurde entweder die Oberseite oder die Vorderseite der Gegenseite alleine gezeigt (Abbildung 30i-k). Die Wahrscheinlichkeit für Kletterinitiationen bei Weglassung der Oberseite war unverändert gegenüber dem vollständigen Hindernis ($p > 0,6$), die Oberseite ohne die Vorderseite rief jedoch signifikant weniger Kletterinitiationen hervor ($p < 0,03$). Offensichtlich kann die Vorderseite allein schon einen genügend starken Reiz darstellen, um normale Wahrscheinlichkeit für Kletterinitiation zu bewirken. Das überrascht ein wenig, da man ja auch vermuten konnte, dass der Oberseite als Fortsetzung des im Anlauf auf die Lücke beschrittenen Weges eine besondere Bedeutung zukäme und im Falle der einzeln präsentierten Vorderseite negativ bewertet werden sollte, dass „der Weg nicht weitergeht“. Andererseits befinden sich auf der Vorderseite zwei vertikale Kanten, die bei der Breitenmessung nützlicher sein könnten als die horizontalen Kanten der Oberseite, die auch noch in etwa parallel zur Blickrichtung und damit zur Lückenbreiten-Messrichtung orientiert sind.

3.3.11 Vertikale gegen horizontale Kanten

In einem Präferenztest war die Attraktivität von vertikal gestreiften Objekten größer als die von gleich großen Objekten ohne Streifen: Fliegen liefen solche Objekte mit $37\% \pm 3\%$ größerer Wahrscheinlichkeit als erstes an, obwohl sie auf dem gleichen Augenazimut-Winkel und im gleichen Abstand präsentiert wurden (Mronz und Strauss 2003). Vermutlich wurde die stärkere Stimulation des bewegungsbasierten Entfernungsmeßsystems durch die zusätzlichen kontrastreichen Kanten mit Nähe verwechselt (Mronz und Strauss 2003). Daher wurde die normalerweise vollständig schwarze Gegenseite der Lücke ebenfalls mit zwei weißen Streifen dekoriert, die entweder horizontal oder vertikal ausgerichtet waren (Abbildung 30l-n). Dadurch ergab sich ein horizontales oder vertikales Muster aus fünf nebeneinander liegenden, gleich breiten Streifen, die abwechselnd schwarz oder weiß waren. Nur durch die vertikale Streifendekoration wurde die Wahrscheinlichkeit für Kletterinitiation signifikant erhöht ($p < 0,05$) und damit die gleiche Reaktion hervorgerufen wie an einer schmalen Lücke. Insgesamt war die Bewegung der gegenüberliegenden vertikalen Fläche und insbesondere deren vertikaler Kanten während des Anlaufs auf die Lücke der wichtigste Reiz auf der Retina für die Entfernungsmessung.

3.3.12 Adaptationen an verschiedene Lückenbreiten

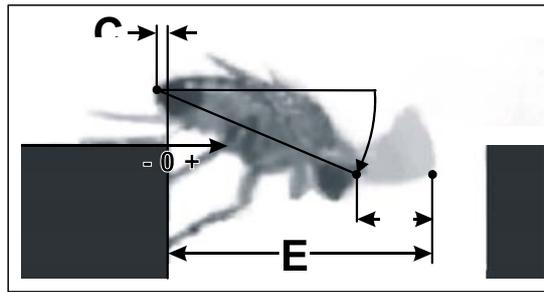


Abbildung 31: Messgrößen zur Untersuchung der Adaptationen der Fliege an verschiedene Lückenbreiten. A (Man beachte die Über-Kopf-Position des Vorderbeins): Zahl der Bein-Über-Kopf-Schläge, B: Körperwinkel zur Horizontalen, C: horizontale Komponente der Abdomenposition, D: horizontale Komponente des Abstandes zwischen der Spitze des Vorderbeins und eines Punktes am Kopf zwischen den Antennen E: horizontales Ausgreifen des Vorderbeins von der Kante aus gemessen.

Hier wurde nun untersucht, welche einzelnen Faktoren zum Erreichen der finalen horizontalen Reichweite beitragen. Bei unüberwindlich breiten Lücken ist intensives Kletterverhalten nicht mehr ökonomisch, während es bei etwas kleineren Lücken noch zum Erfolg führen könnte. Daher wurde untersucht, wie die Fliege ihr Verhalten an unterschiedlich breite Lücken anpasst. Dazu wurde die horizontale Reichweite des Vorderbeins sowie die horizontale Komponente der Abdomenposition jeweils von der Lückenkante aus gemessen (Abbildung 31). Zudem wurden der horizontale Abstand zwischen Kopf und Vorderbein und auch der Körperwinkel ermittelt. Schließlich wurde noch die Gesamtzahl der Bein-Über-Kopf-Schläge gezählt. Pro Lückenbreite wurden dazu aus jeweils mindestens 10 Anläufen von mindestens 8 Fliegen diejenigen mit Bein-Über-Kopf-Verhalten ausgewählt ($n=42, 51, 11$ für 3,5 mm, 4,0 mm, 6,0 mm). Diese Parameter wurden beim ersten und letzten⁵ Vorderbein-Schlag eines Anlaufes zum Zeitpunkt des maximalen Ausgreifens des Vorderbeins ermittelt, um den Fortschritt der Kletterbemühungen quantifizieren zu können. Alle gesuchten Parameter (außer der separat gezählten Gesamtzahl aller Bein-Über-Kopf-Schläge) lassen sich ermitteln aus den vier Positionen Abdomenspitze, Kopf, Vorderbeinspitze und Position der Lückenkante⁶ als Referenz. Es wurden drei Lückenbreiten verglichen: 3,5 mm, 4,0 mm und 6,0 mm. Diese Breiten wurden aus folgenden Gründen ausgewählt: Während bei 3,5 mm ein Überklettern zwar schwierig war, aber in ungefähr der Hälfte der Fälle gelang („überwindbare Lückenbreite“), glückte ein Überklettern bei 4,0 mm nur ausnahmsweise („kaum überwindbare

⁵ Alternativ hätte man auch den Vorderbeinschlag mit der maximalen Reichweite auswählen können. Das Problem dabei wäre jedoch gewesen, dass sich bei systematischer Auswahl der größten Reichweite auch ohne den geringsten mittleren Reichweitzuwachs von Schlag zu Schlag immer ein solcher hätte nachweisen lassen, wenn nur die Variation der Reichweite groß genug gewesen wäre. Die Situation wäre ganz analog zu der Anwendung vieler statistischer Tests auf einen Datensatz ohne Korrektur für Mehrfachtests gewesen, nur dass hier nicht der größte Mittelwert vom kleinsten Mittelwert signifikant verschieden gewesen wäre, sondern der größte Mittelwert vom Gesamtmittelwert (der erste Beinschlag hätte ja eine zufällige Reichweite, also im Schnitt die mittlere Reichweite). Durch die Wahl des letzten Beinschlages ist man aber auf der sicheren Seite, da dadurch Lücken-Adaptationen höchstens unterschätzt, aber nie überschätzt werden.

⁶ Es wurde jeweils die Lückenkante der Seite gewählt, auf der die Fliege anlief.

Lückenbreite“). Die Fliege war hier zwar noch hoch motiviert, die Lücke war aber breit genug, um die Anstrengungen nicht vor dem Erreichen der Maximalreichweite durch einen Überkletterungserfolg abbrechen zu lassen. Die Lückenbreite 6 mm war „unüberwindbar“. Hier wäre intensives Klettern offensichtlich unökonomisch und es stellte sich die Frage, ob die Fliege ihr Verhalten entsprechend anpasst.

	Bein-Über-Kopf-Schläge	erster Körperwinkel	letzter Körper	el	erste x-Gesamtweite	letzte x-Gesamtweite
3,5 mm	p = 0,00339	p = 0,05203	P = 0,28640		p = 0,76369	p = 0,00040
4,0 mm	p = 0,00364	p = 0,64393	P = 0,95131		p = 0,78738	p = 0,00009
6,0 mm	p = 0,11055	p = 0,22278	P = 0,85586		p = 0,46257	p = 0,83732
	erstes x-Ausgreifen des Vorderbeins	des Vorderbeins	rste Abdomen x-Position		letzte Abdomen x-Position	
3,5 mm	p = 0,52538	p = 0,05865	p = 0,38216		p = 0,43643	
4,0 mm	p = 0,21364	p = 0,00000	p = 0,44965		p = 0,00000	
6,0 mm	p = 0,37454	p = 0,47170	p = 0,50916		p = 0,38584	

Tabelle 2: Normalität der Messwertverteilungen für die einzelnen Messreihen nach dem Shapiro-Wilk W-Test. Dabei sind die signifikant von einer Normalverteilung abweichenden Fälle rot, die nahezu signifikanten Fälle hellblau, die nicht signifikanten, also normal verteilten Fälle blau hinterlegt.

Eine Analyse der Normalität der gemessenen Variablen mit dem Shapiro-Wilk W-Test ergab das in Tabelle 2 dargestellten Ergebnisse. Da in jedem Vergleich zwischen dem ersten und letzten Beinschlag mindestens eine Variable nicht (oder nahezu nicht, $p = 0,052$) normalverteilt war, wurden im Folgenden die einschlägigen nicht-parametrischen Tests zur statistischen Analyse verwendet, also keine Normalverteilung vorausgesetzt. Die Ergebnisse der Vergleiche zwischen den einzelnen Gruppen zeigt Tabelle 3. Dort finden sich Vergleiche zwischen den Parametern beim ersten und letzten Beinschlag bei einer bestimmten Lückenbreite. Dadurch lassen sich Reichweiten-Verbesserungen während des Anlaufes einzelnen Verhaltenskomponenten zuweisen. Auch wurden die Parameter an verschiedenen Lückenbreiten beim ersten (bzw. letzten) Vorderbeinschlag verglichen. So konnten die Strategien an unterschiedlich breiten Lücken analysiert werden. Die Messergebnisse sind in Abbildung 32 wiedergegeben.

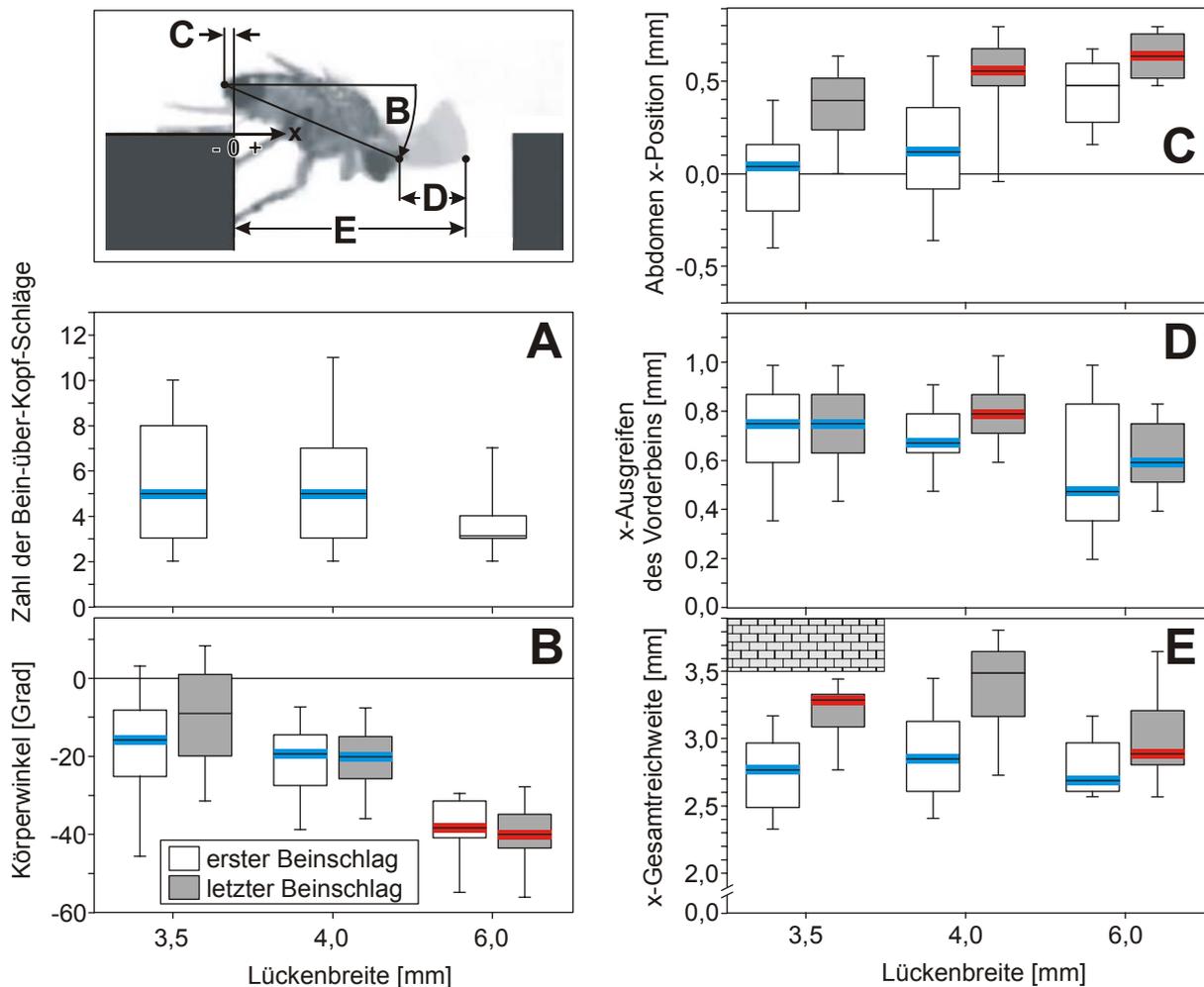


Abbildung 32: Variation verschiedener Parameter des Überkletterungsverhaltens im Vergleich dreier Lückenbreiten beim ersten und letzten Beinschlag eines Anlaufes. Im Schaubild links oben sind die verschiedenen Parameter eingezeichnet und mit dem Buchstaben für das zugehörige Datentableau markiert. Die x-Achse ist horizontal ausgerichtet und zeigt vom Standpunkt der Fliege aus in Richtung Lücke. Die Tableaus A-E zeigen fünf verschiedene Überkletterungsparameter, ab B aufgeteilt nach erstem und letztem Schlag. Mittellinie: Median; Fehlerbalken: 5%/95%-Quantil; Rechteck: 25%/75%-Quantil. Für alle sinnvollen Vergleiche (siehe Tabelle 3) gilt: Nicht signifikant verschiedene Mediane sind in der gleichen Farbe dargestellt. Signifikant verschiedene Mediane sind in verschiedenen Farben dargestellt, bzw. nicht koloriert. (Einzige Ausnahme: In Schaubild D sind die beiden Mediane für den letzten Beinschlag bei 3,5 und 4,0 mm verschiedenfarbig dargestellt, obwohl der statistische Test nicht signifikant ist.) In E deutet die graue „Mauer“ oberhalb von 3,5 mm (im Bereich der Daten zur Lückenbreite 3,5 mm) die Beschränkung durch die Position der gegenüberliegenden Seite der Lücke an.

Konstante Bedingung	Vergleichsbedingung	Bein-Über-Kopf-Schläge	Körperwinkel	Abdomen x-Position	x-Ausgreifen des Vorderbeins	x-Gesamtweite
Erster Schlag	3,5 mm – 4,0 mm	-	p > 0,5	p > 0,4	p > 0,5	p > 0,3
Erster Schlag	4,0 mm - 6,0 mm	-	p < 0,006	p < 0,02	p > 0,5	p > 0,9
Erster Schlag	3,5 mm - 6,0 mm	-	p < 0,0004	p < 0,0006	p > 0,08	p > 0,9
Letzter Schlag	3,5 mm – 4,0 mm	p > 0,9	p < 0,0004	p < 0,0004	p > 0,4	p < 0,003
Letzter Schlag	4,0 mm - 6,0 mm	p < 0,05	p < 0,003	p > 0,6	p < 0,005	p < 0,001
Letzter Schlag	3,5 mm - 6,0 mm	p < 0,04	p < 0,0001	p < 0,002	p > 0,06	p > 0,4
3,5 mm	Erster – letzter Schlag	-	p < 0,0002	p < 0,0001	p > 0,6	p < 0,0001
4,0 mm	Erster – letzter Schlag	-	p > 0,6	p < 0,0001	p < 0,0003	p < 0,0001
6,0 mm	Erster – letzter Schlag	-	p > 0,5	p < 0,008	p > 0,2	p < 0,04

Tabelle 3: Signifikanzen (p-Werte) der Fall-Vergleiche von Überkletterungsparametern bei drei Lückenbreiten beim ersten und letzten Beinschlag eines Anlaufes. Die ungepaarten Daten der ersten sechs Zeilen wurden mit Kruskal-Wallis-ANOVA (der nichtparametrischen Alternative zur einfaktoriellen ANOVA) getestet (bzw. mit multiplen Post-hoc-Vergleichen, die die Mehrfachtestung berücksichtigen). In den Vergleichen in den übrigen drei Zeilen wurde der Wilcoxon Test für gepaarte Stichproben verwendet, der nichtparametrischen Alternative zum t-Test für gepaarte Stichproben. Dabei sind die signifikanten Fälle rot ($p < 0,05$), hoch und höchst signifikante Fälle in dunkelrot ($p < 0,001$), die nahezu signifikanten Fälle hellblau hinterlegt.

An Lücken von 3,5 mm und 4,0 mm Breite wurden im Median gleich viele Bein-Über-Kopf-Schläge gemacht, nämlich fünf. Bei 6,0 mm Breite hingegen lag der Median nur bei drei Vorderbeinschlägen (Abbildung 32A). An überwindbaren und kaum überwindbaren Lücken wurden also mehr Beinschläge durchgeführt als an unüberwindbaren Lücken.

Wenn die Fliege in einer weit vornüber gebeugten Position ist, können die Vorderbeine nicht weit ausgreifen, weil der Ansatzpunkt der Vorderbeine am Körper der Gegenseite nicht sehr nahe ist. Nur bei annähernd horizontaler Körperhaltung liegt der Arbeitsbereich der Vorderbeine optimal weit vorne. Dazu ist jedoch bei einer vornüber gebeugten Ausgangsposition ein Aufrichten des Körpers notwendig. Da die Masse des Körpers ungleich viel größer ist als die der Vorderbeine, ist der Aufwand beim Anheben des Körpers entsprechend größer als bei reinen Suchbewegungen der Vorderbeine ohne Aufrichten. Ein korrektes Abschätzen der Lückenbreite könnte hier also besonders zu einer Ressourcen schonenden Fortbewegung beitragen, indem der Körper bei zu breiten Lücken nicht unnötig aufgerichtet würde.

Beim Vergleich des Körperwinkels zwischen dem ersten und letzten Beinschlag bei verschiedenen Lückenbreiten stellte sich heraus, dass nur bei der überwindbaren Lückenbreite von 3,5 mm ein leichtes Aufrichten des Körpers von 15° auf 8° stattfand (Abbildung 32B). Wenn man annimmt, dass die Vorderbeine ca. 2 mm von der Abdomenspitze entfernt am Thorax ansetzen, entsprach dieses Aufrichten einem Verschieben der Beinansatzpunkte und damit einem Reichweitengewinn von nur 0,05 mm (siehe Fußnote 7). Im Vergleich zum insgesamt erreichten Zugewinn von 0,5 mm (im 4,0 mm-Fall sogar 0,7 mm, also einem Viertel der Körperlänge) nimmt sich der 10%-Beitrag durch diesen Effekt eher bescheiden aus. Der geometrische Grund dafür ist, dass sich der Kosinus (und damit die horizontale Projektion der Körperlänge) in der Nähe der Null nur wenig ändert. So weicht der Kosinus im Bereich $\pm 15^\circ$ nur 3% von 1,0 ab. Die Ausrichtung des Körpers muss also nicht sehr genau horizontal sein. Bei einer zu starken Neigung fällt die ungünstige Körperhaltung allerdings doch ins Gewicht: Zum Beispiel an der 6,0 mm Lücke betrug die Neigung 40°, dort ging 23% der möglichen Reichweite verloren. Insgesamt fand ein Aufrichten des Körpers also nur bei der kleinsten der drei Lückenbreiten statt und trug dort auch nur 10% zur Erweiterung der horizontalen Reichweite bei. Da die horizontale Reichweite durch ein Aufrichten nach dem Beginn des Kletterns kaum mehr vergrößert wurde, ist also für die erreichte Reichweite entscheidend, welche Körperneigung beim Beginn des Kletterns an den verschiedenen Lückenbreiten gewählt wurde.

Bei der kaum überwindbaren 4,0 mm breiten Lücke wurde zwar mit einer ähnlich aufgerichteten Postur gestartet wie bei überwindbaren Lücken, jedoch verblieb der Körper in dieser Haltung und wurde nicht weiter aufgerichtet. Der mögliche -Zugewinn an Reichweite durch Aufrichten hätte gut 0,1 mm betragen⁸. Auch bei der unüberwindbaren Lückenbreite wurde der schon ausgangs doppelt so weit vornüber geneigte Körper nicht aufgerichtet. Damit nutzte die Fliege an der breitesten Lücke einen beträchtlichen möglichen Reichweitengewinn durch Aufrichten⁹ von 0,5 mm nicht aus. Das ist so viel wie der gesamte Zugewinn bei 3,5 mm. Angesichts der geringen bzw. nicht vorhandenen Erfolgchancen bei der Überwindung dieser beiden Lückenbreiten erscheint das Unterlassen eines Aufrichtens jedoch als angemessenes, ökonomisches Verhalten.

Insgesamt fand bei allen drei Lückenbreiten also kein oder nur ein sehr geringes Aufrichten des Körpers statt. Der Arbeitsbereich der Vorderbeine wurde nicht deutlich durch ein Aufrichten vom ersten zum letzten Beinschlag nach vorne gebracht. Im Wesentlichen blieb der Körperwinkel so, wie er schon beim ersten Beinschlag war¹⁰. Da er sich auch nachher nicht wesentlich änderte, entschieden also der Zeitpunkt und der Ort der Kletterinitiation über den Körperwinkel während des Kletterns und damit über eine der zwei Komponenten der Lage des Arbeitsbereiches der Vorderbeine. (Die andere Komponente ist die horizontale

⁷ $2 \text{ mm} * \cos(8^\circ) - 2 \text{ mm} * \cos(15^\circ) = 0,05 \text{ mm}$

⁸ $2 \text{ mm} * \cos(0^\circ) - 2 \text{ mm} * \cos(20^\circ) = 0,12 \text{ mm}$

⁹ $2 \text{ mm} * \cos(7^\circ) - 2 \text{ mm} * \cos(40^\circ) = 0,5 \text{ mm}$

¹⁰ Mit der hier vorliegenden Messung kann nicht ausgeschlossen werden, dass schon vor dem ersten Beinschlag ein Aufrichten stattgefunden hat. Der Eindruck nach dem Sichten vieler hundert Filme ist jedoch ein anderer: Nach dem Hineintreten in die Lücke folgte der erste Bein-Über-Kopf-Schlag, ohne dass sich der Körperwinkel wesentlich veränderte.

Position des Abdomens.) Oft kletterte die Fliege kopfüber in die Lücke hinab. Dabei nahm der Körperwinkel zu, bis die Fliege ganz auf der vertikalen Wand stand. Wenn sie dann noch zum Überklettern eine große Reichweite hätte erzielen wollen, wäre ein viel stärkeres Aufrichten notwendig gewesen als weiter oben. Ein früher Beginn der Kletterinitiation ist also eine wichtige Voraussetzung für das ökonomische Erreichen einer großen Reichweite. Nur dann ist der Körper noch weit aufgerichtet.

Im Übrigen unterscheidet sich das Kletterverhalten an den beiden kleineren Lückenbreiten beim ersten Schlag in keinem Parameter; es wurde also bei 3,5 mm und 4,0 mm die gleiche Ausgangsstellung eingenommen. Anders hingegen die Ausgangsstellung der Fliege bei der breitesten Lücke: Hier fällt beim ersten Beinschlag (neben der erwähnten stärker vorgebeugten Körperhaltung) ein um 0,5 mm weiter zur gegenüberliegenden Seite positioniertes Abdomen auf. Dieser Wert wurde bis zum letzten Beinschlag nur wenig vergrößert (um gut 0,1 mm), die Gesamtreichweite nahm in gleichem Maße geringfügig zu. Trotz der günstigen Ausgangsstellung des Abdomens erreichte die Fliege bei der breitesten Lücke wegen der weit vornüber geneigten Körperhaltung mit 2,9 mm nur die niedrigste horizontale Gesamtreichweite. Sie griff damit ganze 0,6 mm kürzer als bei der mittleren Lücke. Die vornüber geneigte Körperhaltung ergibt sich aus der tiefen Position der Kletterinitiation an der unüberwindlichen Lücke: Der erste Schlag wurde im Schnitt bei einer Abdomensspitzenposition 0,4 mm *unter* der Lückenoberkante durchgeführt und in weniger als einem Viertel aller Fälle über der Kante (Abbildung 34). Im 4,0 mm-Fall hingegen wurden noch mehr als 90% der ersten Bein-Über-Kopf-Schläge oberhalb der Lückenoberkante ausgeführt (Abbildung 34). Auch die günstige Ausgangsposition des Abdomens an der 6,0 mm Lücke erklärt sich durch die tiefe Abdomensspitzenposition beim ersten Bein-Über-Kopf-Schlag. Anders als bei schmäleren Lücken waren bei 6,0 mm schon Mittel- und Hinterbeine von der Oberseite der Lücke auf die vertikale Wand verlagert. Das schiebt das Abdomen automatisch in Richtung der gegenüberliegenden Seite. Warum erreicht die Fliege trotzdem eine so geringe Reichweite von nur 2,9 mm bei der 6,0 mm Lücke, statt einer Reichweite von 3,5 mm bei 4,0 mm breiten Lücken? Wie setzten sich die fehlenden 0,6 mm zusammen? Das Vorderbeinausgreifen war 0,2 mm geringer, was zur Hälfte durch die um 0,1 mm vorwärts verlagerte Abdomenposition kompensiert wurde. Als wichtigster Effekt zu Erklärung der fehlenden 0,6 mm muss mit 0,5 mm die ungünstige Lage des Arbeitsbereiches der Vorderbeine durch die (im Vergleich zum 4,0 mm-Fall) stärker vorgebeugte Körperhaltung angesehen werden.

Bei der mittleren untersuchten Lückenbreite (4,0 mm) wurde eine maximale horizontale Gesamtreichweite beim letzten Beinschlag von 3,5 mm erzielt (Abbildung 32E). Das ist die größte maximale horizontale Reichweite aller drei Lückenbreiten. Ausgehend von gut 2,8 mm Reichweite beim ersten Schlag wurde diese durch ein deutliches Verschieben des Abdomens um 0,4 mm erreicht (Abbildung 32C). Damit konnte der ursprüngliche 0,4 mm-Rückstand zum 6,0 mm-Fall vollständig aufgeholt werden. Die Mittel- und Hinterbeine standen in einigen Fällen noch auf der Oberseite der Lücke und noch nicht an der vertikalen Wand. Somit standen sie weiter weg von der Gegenseite. Trotzdem konnte das Abdomen gleich weit vorgeschoben werden. Außerdem gab es eine signifikante Steigerung des Ausgreifens der Vorderbeine um gut 0,1 mm, was ausschließlich

bei dieser mittleren Lückenbreite zu beobachten war (Abbildung 32D). Bei den beiden anderen Lückenbreiten unterblieb ein weiteres Ausstrecken des Vorderbeins. Im 6,0 mm-Fall könnte das Ausbleiben des Ausstreckens des Vorderbeins vermutlich als ein weiteres Indiz für eine insgesamt nur müde Anstrengung zur Überwindung der Lücke gewertet werden. Im 3,5 mm-Fall unterblieb ein weiteres Ausstrecken des Vorderbeins vermutlich, weil ein weiteres Strecken im Falle eines Überkletterungserfolges nicht notwendig war und dieser Parameter daher nicht ausgereizt zu werden brauchte. Man beachte in diesem Zusammenhang auch, wie nahe beim letzten Schlag an der 3,5 mm Lücke Median und oberes Quartil zusammen liegen. Dies zeigt die obere Begrenzung der Verteilung durch erfolgreiche Vorderbeinschläge auf die andere Seite hin¹¹. An der 4,0 mm breiten Lücke zeigt die Fliege hingegen die ganze Leistungsfähigkeit: bei einer Körperlänge von 2,5 mm erreichen die Fliegen im Schnitt bei jedem zweiten Kletterversuch eine horizontale Reichweite von mehr als 3,48 mm, bei jedem vierten Kletterversuch sogar von mehr als 3,64 mm.

Eine zusätzliche Analyse der Entwicklung der fünf Parameter über alle Vorderbeinschläge bei den fünf bis sieben Anläufen pro Lückenbreite mit den meisten Vorderbeinschlägen zeigt, dass das Vorschieben des Abdomens tatsächlich kontinuierlich geschah. Die größten Steigerungen wurden innerhalb der ersten fünf Schläge realisiert, was genau der typischen Zahl von Beinschlägen bei überwindbaren Lücken entspricht (ohne Abbildung).

Die Beibehaltung eines annähernd horizontalen Körperwinkels über den gesamten Kletterversuch an der 3,5 mm und 4,0 mm breiten Lücke trotz des Vorschiebens des Abdomens ist eine beachtliche Leistung in Anbetracht der instabilen Körperstellung: Am Ende des Kletterversuchs befindet sich der Körper der Fliege vollständig über der Lücke, das Abdomen ist sogar 20% der Körperlänge von der Kante entfernt. Während die Aufstandspunkte der Beine am Boden normalerweise in einer Ebene parallel zur Körperlängsachse liegen, befinden sie sich nun oft senkrecht dazu an der vertikalen Wand hinter der Fliege.

¹¹ Oft trafen die Vorderbeine die gegenüberliegende Seite an der vertikalen Wand, deutlich seltener auf der Oberseite. Weil das sofort nach dem Kontakt mit der gegenüberliegenden Seite einsetzende Aufrichten des Körpers den Körperwinkel verfälscht, wurden in solchen Fällen die Parameter nicht auf dem Filmbild mit dem Wandkontakt, sondern auf dem vorangehenden Bild ermittelt. Daher kommt der Wert 3,5 mm praktisch nie in der Statistik vor und alle größeren Werte sind abgeschnitten.

3.3.13 Einfluss der Lückentiefe auf die Überkletterungsmotivation

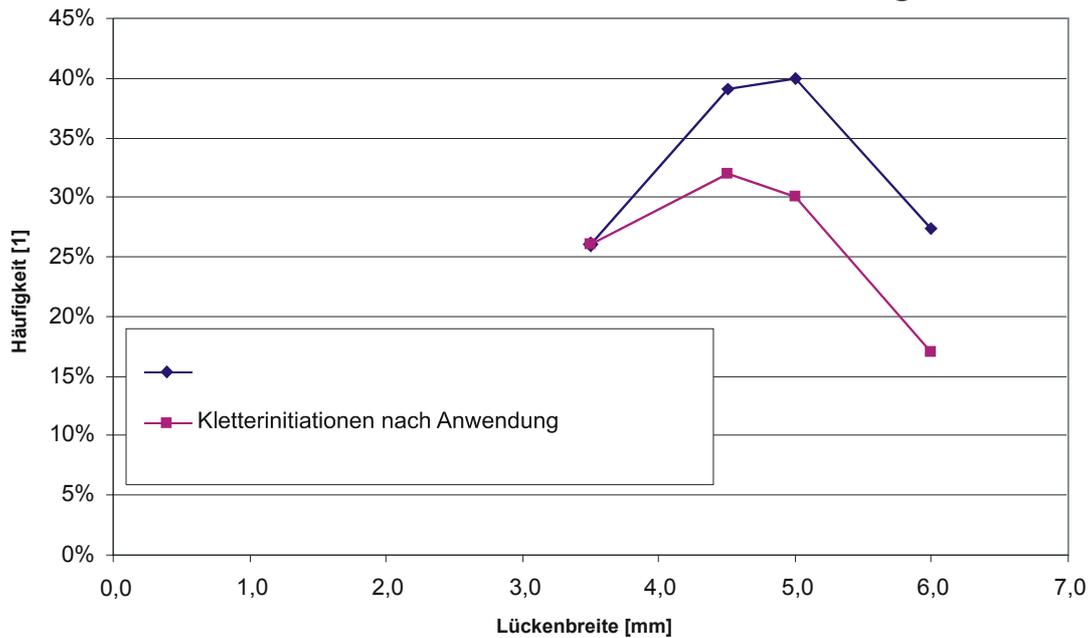


Abbildung 33: Ergebnis der Auswertung einer Messreihe mit und ohne Anwendung des Boden-Reaktions-Ausschlusskriteriums. Dieses Kriterium schränkt Kletterinitiationen definitionsgemäß auf solche Anläufe mit Bein-Über-Kopf-Verhalten ein, bei denen das Bein-Über-Kopf-Verhalten keine Reaktion auf den sich nähernden Boden war. Da die Zahl der Anläufe mit Bein-Über-Kopf-Verhalten gerade bei großen Lückenbreiten gering ist, wurden die mehr als 100 Anläufe nicht getrennt nach den 10 Fliegen der Messreihe ausgewertet; daher sind auch keine Fehlerbalken gezeigt.

Bei unüberwindbaren Lücken ab 4,5 mm waren häufig Anläufe zu beobachten, bei denen die Fliege nach Erreichen der Kante kopfüber die vertikale Lückenwand hinunter in die Lücke kletterte. Bei 6,0 mm wurde in der Hälfte dieser Fälle kurz vor dem Kontakt mit dem Lückenboden Bein-Über-Kopf-Verhalten beobachtet. Während Bein-Über-Kopf-Verhalten bei kleineren Lückenbreiten (insbesondere bis 4,5 mm) ein zuverlässiger Indikator für Kletterinitiationen war, legt sich in diesem Fall eine andere Interpretation nahe: Trotz Bein-Über-Kopf-Verhaltens war kein Überklettern der Lücke geplant, sondern die Trajektorie der Vorderbeine wurde als Reaktion auf den sich nähernden Boden abgeändert. Wie im Methodenteil beschrieben, wurden die Daten daher gemäß des folgenden Ausschlusskriteriums gefiltert („Boden-Reaktions-Ausschlusskriterium“):

„Ab 4,5 mm wird ein Anlauf mit Bein-Über-Kopf-Verhalten nur dann als Kletterinitiation gewertet, wenn die Fliege nach dem letzten Bein-Über-Kopf-Verhalten erst auf den Lückenboden gelangt, nachdem die Vorderbeine die vertikale Wand noch mindestens drei Mal berührten.“

Das Kriterium stellt sicher, dass die Fliegen noch mehrere Schritte zurücklegten, bevor sie den Lückenboden erreichten. Abbildung 33 zeigt, wie sich die definitionsgemäße Zahl der Anläufe mit Kletterinitiation von der ursprünglich ausgewerteten Zahl der Anläufe mit Bein-Über-Kopf-Verhalten (obere Kurve) durch Anwendung des Boden-Reaktions-Ausschlusskriteriums reduziert (untere Kurve). Bei allen drei Lückenbreiten empfand der Auswertende in nur weniger als 3% der

Fälle das Ergebnis der Anwendung des Ausschlusskriteriums als falsch. In diesen Fällen schien ein Kletterversuch stattzufinden, wo nach Anwendung des Ausschlusskriteriums eine Bodenreaktion hätte stattgefunden haben sollen. Es zeigte sich, dass die Anwendung des Ausschlusskriteriums bis 3,5 mm noch keinerlei Auswirkungen hatte. Ab 4,5 mm entsprachen die Ergebnisse der Auswertung unter Anwendung des Ausschlusskriteriums wesentlich genauer der Einschätzung des Beobachters als ohne dessen Anwendung.

Das Ausschlusskriterium wurde auf Basis der testbaren Annahme definiert, dass unabhängig von der Tiefe der Lücke in der Nähe des Lückenbodens mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit gegen den Boden gerichtetes Bein-Über-Kopf-Verhalten auftreten kann. Auch sollte die Verteilung der Höhe der Abdomenspitze (gemessen von der Ebene der Lafoberfläche aus) zum Zeitpunkt des ersten Bein-Über-Kopf-Schlags bei einer tiefen Lücke zerfallen in einen Anteil nahe der Oberkante (der tatsächliche Überkletterungsversuche signalisiert) und einen Anteil nahe des Bodens, der als Reaktion auf diesen Boden zu verstehen ist. Um dies zu untersuchen, wurden von je mindestens acht Fliegen insgesamt mindestens 140 Aufnahmen beim Überklettern zweier verschieden tiefer Lücken von 6,0 mm Breite gemacht. Von diesen war eine wie bisher 5,0 mm tief, die andere mit 10,0 mm doppelt so tief. Abbildung 34 zeigt die Ergebnisse im Vergleich zu schon vorhandenen Messungen mit einer 4,0 mm breiten Lücke. Es zeigte sich an der mit 10,0 mm besonders tiefen Lücke, dass die Verteilung der Körperhöhen zum Zeitpunkt des ersten Vorderbeinschlags tatsächlich in zwei Teile zerfällt. Der Schwerpunkt des tieferen Teils der Verteilung war ca. 7,0 mm von der Oberkante der Lücke entfernt, also ca. 3 mm über dem Lückenboden. Bei einer Körperlänge von 2,5 mm und einem Ausgreifen der Vorderbeine von ca. 0,9 mm ist der Boden von dort erreichbar. Ebenfalls ca. 3 mm vom Lückenboden der nur 5,0 mm tiefen, 6,0 mm breiten Lücke entfernt, also bei ca. 2 mm, fand sich ein weiteres erhöhtes Auftreten von ersten Vorderbeinschlägen (dunkelgrau). Die Anwendung des Boden-Reaktions-Ausschlusskriteriums entfernt die fälschlich als Kletterinitiation klassifizierten Reaktionen zum Boden hin zuverlässig (weiß). Auch zeigt sich hier ein weiterer Unterschied zwischen 4,0 mm und 6,0 mm breiten Lücken: Der erste Über-Kopf-Vorderbeinschlag erfolgt bei 4,0 mm breiten Lücken wesentlich höher, nämlich fast immer über der Kante, während bei 6,0 mm breiten Lücken kaum oberhalb der Kante begonnen wurde.

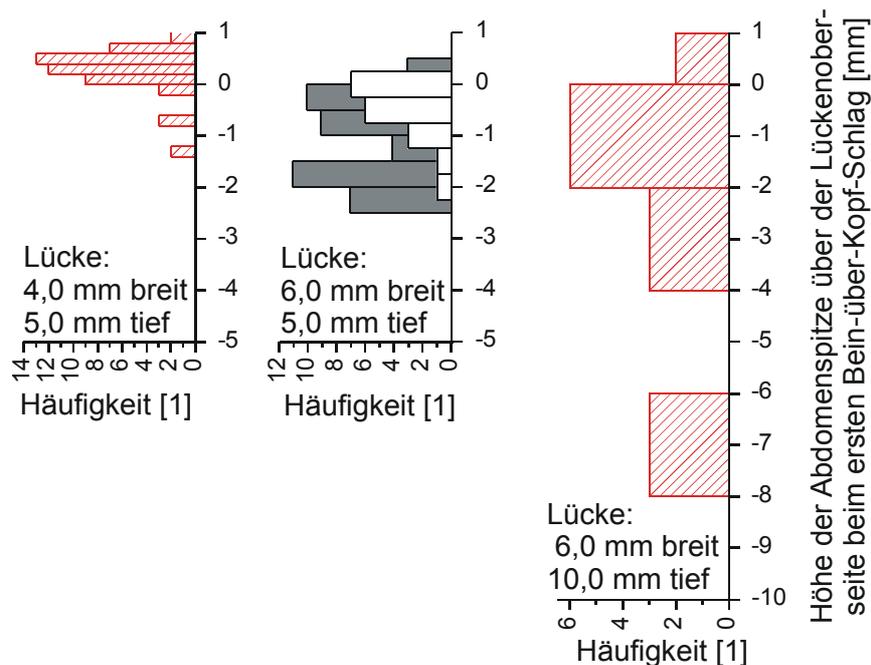


Abbildung 34: Häufigkeit verschiedener Höhen der Abdomenspitze über der Lückenoberfläche beim ersten Bein-Über-Kopf-Schlag bzw. definitionsgemäße Kletterinitiation nach Anwendung des Boden-Reaktions-Ausschlusskriteriums an 4,0 mm und 6,0 mm breiten Lücken mit 5,0 mm oder 10,0 mm Tiefe. Mittleres Diagramm: In grau die Häufigkeit aller Anläufe mit Bein-Über-Kopf-Verhalten (ohne Anwendung des Boden-Reaktions-Ausschlusskriteriums), in weiß nur die Anläufe mit Kletterinitiationen (nach dem Boden-Reaktions-Ausschlusskriterium), d.h. das Bein-Über-Kopf-Verhalten wurde nicht unmittelbar vor dem Berühren des Lückenbodens ausgeführt und ist daher als Überkletterungsversuch und nicht als Reaktion auf den Lückenboden zu interpretieren.

Bein-Über-Kopf-Verhalten war an der tieferen, unüberwindbaren 6 mm breiten Lücke dreimal seltener als an der normal tiefen Lücke (Tabelle 4). Insbesondere gab es statt 17% nur noch 4% Boden-Reaktionen. Man kann spekulieren, dass bei der flacheren Lücke der Reiz durch den nahen Lückenboden mit dem visuellen Stimulus der gegenüberliegenden Seite zeitlich stärker überlappt und so den Gesamtreiz durch die beiden - nur für den menschlichen Betrachter logisch getrennten - Lückenkomponenten Boden und Gegenseite leichter überschwellig werden lässt.

Bei tiefen Lücken wurde die Trennschärfe des Boden-Reaktions-Ausschlusskriteriums größer; die dadurch herausgefilterten Ereignisse treten aber auch seltener auf. Eine möglichst tiefe Lücke erscheint besonders zu breiten Lücken hin eine gute Wahl, wenn Bodeneffekte nicht oder nur wenig stören sollen. Insgesamt stimmt der Messwert für Kletterinitiationen an tiefen und normalen Lücken bei Anwendung des Boden-Reaktions-Ausschlusskriteriums gut überein, zum Beispiel 7% und 13% bei 6,0 mm breiten Lücken. Daher und aus Konsistenzgründen wurde weiterhin für alle Messungen die übliche Lückentiefe von 5,0 mm beibehalten. Im Übrigen ist der Umstand, dass überhaupt Boden-Reaktionen auftreten, Fliegen also ihre Beinzugstrajektorien auf den absehbaren Kontakt mit einem den Weg versperrenden Objekt abstimmen, bisher nicht in der Literatur beschrieben worden. Auch zeigt die geringere Zahl an Kletterinitiationen bei tieferen Lücken, dass gerade bei breiten Lücken die Kletterinitiationen

tatsächlich sogar noch besser an die Erfolgchancen angepasst ist, als die Kurve „nicht erfolgreich“ in Abbildung 28 suggeriert.

Lückentiefe	Kletterinitiationen (nach Einschätzung des Auswertenden)	Bein-Über-Kopf-Verhalten (Bein-Über-Kopf-Verhalten ohne Boden-Reaktions- Ausschlusskriterium)	Kletterinitiationen (Bein-Über-Kopf-Verhalten und Boden-Reaktions- Ausschlusskriterium)
5,0 mm	18%	30%	13%
10,0 mm	8%	10%	7%

Tabelle 4: Kletterinitiationen an 6,0 mm breiten Lücken nach Einschätzung des Auswertenden, nach Bein-Über-Kopf-Verhalten ohne und mit Anwendung des Boden-Reaktions-Ausschlusskriteriums.

3.4 Anwendungen auf die Robotik

3.4.1 Funktionsgerechte Beinzugstrajektorien für mehr Mobilität

Die im Trittstein-Paradigma mit Hilfe der Seitenansicht beobachteten beinpaar-spezifischen Beinzugstrajektorien bieten einige Vorteile im Vergleich zu den sonst oft für Schreitroboter eingesetzten Beinzugstrajektorien, die alle Beinpaare gleich behandeln. Während ihrer Bewegungen durchtasten die Vorderbeine ein großes Volumen vor der Fliege. Das erleichtert das Detektieren und Übersteigen von Hindernissen. Die hoch ausgreifenden Bewegungen vermeiden also unnötige Lauf-Störungen durch Anstoßen des Körpers. Zusätzlich können die am Insektenbein in großer Zahl vorhandenen Mechanorezeptoren zuverlässig Auskunft geben über die Beschaffenheit der angestreiften Hindernisse und so gegebenenfalls einen geeigneten Ort für das Aufstellen eines Beines finden. Die flacheren Trajektorien der Mittel- und Hinterbeine ermöglichen ein ökonomisches Vorkommen. Dank neuronal weitergegebener Beinplatzierungsinformation können nachfolgende Beine zielstrebig aufgestellt werden (Cruse 1979; Dean und Wendler 1983). So können also durch Berücksichtigung der – je nach Lage am Körper - verschiedenen Anforderungen an jedes Beinpaar beim Laufen durch individuell zugeschnittene Beintrajektorien gleichzeitig Ökonomie und Mobilität verbessert werden.

Solche biologisch inspirierten vorne hohen und hinten flachen Trajektorien wurden auf dem Roboter (in Abbildung 37 mit montierter Kamera) implementiert und die Leistungsaufnahme mit Standard-Robotertrajektorien verglichen. Zur Erzeugung von speziellen Trajektorien für jedes Beinpaar wurden mit Hilfe eines von der Universität Duisburg (Amendt und Frik 1995; Frik et al. 1998; Frik et al. 1999) freundlicherweise überlassenen Spezialprogramms mehrere Schrittmuster generiert. Jedes Schrittmuster synchronisiert unter Berücksichtigung der Roboter-geometrie die Drehungen der 18 Gelenke des Roboters so, dass der Roboter vorwärts läuft und der Gesamtgang gewissen einstellbaren Parametern ent-

spricht. Beispielsweise kann man die Geschwindigkeit, Drehung, Körperhöhe, Schrittlänge oder Schritthöhe vorgeben. Man kann die Schrittmuster sowohl in eine Liste schreiben als auch direkt an den Roboter ausgeben. Leider sieht das Programm keine unterschiedlich hohen Schritte der einzelnen Beine vor. Daher hatten die drei erzeugten Schrittmuster für alle drei Beinpaare gleichmäßig hohe Trajektorien. Es wurden drei Schrittmuster mit allseitig hohen, mittleren oder flachen Schritten ausgelesen und aus diesen mittels Spektralanalyse alle relevanten Informationen abgeleitet, um das neue, für jedes Beinpaar unterschiedliche Schrittmuster zu erstellen.

Ein Schrittmuster besteht aus einer Liste von Winkelstellungen. Pro Gelenk gibt es eine Spalte, bei drei Motoren an jedem der sechs Beine also insgesamt 18 Spalten. Pro Zeile sind die 18 Gelenkwinkel zu einem bestimmten Zeitpunkt t aufgeführt. In der nächsten Zeile stehen die Winkel für einen Zeitpunkt $t + 20,0$ ms, da die Servomotoren mit 40 Hz getaktet sind. Um den periodischen Verlauf des Winkels $w(t)$ eines einzelnen Gelenks von der Winkelreihe in eine mathematische Beschreibung zu überführen und so die unterschiedlich hohen Trajektorien und eine freie Wahl der Periode zu ermöglichen, wurde für jedes der 18 Beingelenke eine Spektralanalyse (oder Fourier-Zerlegung, Bronstein et al. 1999) für alle drei Schrittmuster durchgeführt. Das Ziel der Spektralanalyse war, den komplizierten, aber zyklischen Winkelverlauf jeweils durch wenige Kosinus- und Sinusfunktionen zu ersetzen. Dazu wurde der Verlauf der Winkelstellung $w(t)$ mit der Periode P in eine Summe aus einer Konstanten a_0 und sieben Sinus- und sieben Kosinusfunktionen mit ganzzahligen Vielfachen der Periode P zerlegt:

$$\begin{aligned}
 w(t) = & a_0 + \\
 & a_1 * \cos(1 * 2 * \pi * t / P) + b_1 * \sin(1 * 2 * \pi * t / P) + \\
 & a_2 * \cos(2 * 2 * \pi * t / P) + b_2 * \sin(2 * 2 * \pi * t / P) + \\
 & a_3 * \cos(3 * 2 * \pi * t / P) + b_3 * \sin(3 * 2 * \pi * t / P) + \\
 & a_4 * \cos(4 * 2 * \pi * t / P) + b_4 * \sin(4 * 2 * \pi * t / P) + \\
 & a_5 * \cos(5 * 2 * \pi * t / P) + b_5 * \sin(5 * 2 * \pi * t / P) + \\
 & a_6 * \cos(6 * 2 * \pi * t / P) + b_6 * \sin(6 * 2 * \pi * t / P) + \\
 & a_7 * \cos(7 * 2 * \pi * t / P) + b_7 * \sin(7 * 2 * \pi * t / P) + F(t)
 \end{aligned}$$

Die Größe z. B. des Parameter b_3 sagt aus, wie groß der Anteil einer Sinusschwingung am Gesamtverlauf war, deren Periode drei mal schnellerer als die Schrittdauer des Schrittmusters war. Die 15 Parameter $a_0, a_1, b_1, a_2, b_2, \dots, a_7, b_7$ konnten mit dem Programm MatLab so genau bestimmt werden, dass der vom Duisburger Programm berechnete Winkelverlauf und die angepasste trigonometrischen Reihe nur wenig differierte: Der Fehlerterm $F(t)$ war zu jedem Zeitpunkt kleiner als 3° für alle 18 Gelenke bei allen drei Schrittmustern. Jedes der drei Schrittmuster war damit vollständig bestimmt durch die $18 * 15$ Koeffizienten der Fourier-Zerlegung. Mittels eines eigens zu diesem Zweck geschriebenen Programms konnten aus den 270 Koeffizienten eines Schrittmusters in Echtzeit der jeweils aktuelle Satz von 18 Winkeln berechnet und an die Servomotoren ausgegeben werden. Die Motoren erhielten alle 20,0 ms einen neuen Satz von Winkeln. Durch die Verwendung eines gemischten Satzes aus Koeffizienten

war es möglich, die gewünschten unterschiedlich hohen Trajektorien zu erzielen. Dazu wurden für die Vorderbeine die Vorderbein-Koeffizienten des Schrittmusters mit überall hohen Schritten verwendet, für die Mittelbeine die mittleren und für die Hinterbeine die Hinterbein-Koeffizienten des überall flachen Schrittmusters. Da die Periode nur ein Faktor im Argument der trigonometrischen Funktionen ist, kann man sie natürlich jederzeit leicht ändern.

Abbildung 35 zeigt den Energieverbrauch pro Strecke für die verschiedenen Bedingungen. Der Energieverbrauch für eine vorgegebene Strecke wird durch die Verwendung der per Fourier-Analyse erzeugten, vorne hohen und hinten flachen Trajektorien bei der Geschwindigkeit von 13 cm/s um 14% gesenkt. Fliegenartige Trajektorien erlauben also nicht nur effizienteres Überklettern von Hindernissen, sondern sparen auch noch 14% Energie¹².

3.4.2 Energetische Schrittlängenoptimierung

Die Untersuchung der Laufdefizite von Mutanten ergibt Hinweise auf Optimierungsstrategien des Laufens, die bei den Mutanten nicht mehr funktionieren. Alle fünf Strukturmutanten der Protocerebralbrücke laufen langsamer, die Maximalgeschwindigkeit ist auf etwas mehr als die Hälfte reduziert, weil sie die Schrittlänge nicht mit der Schrittfrequenz erhöhen können (Strauss 1997; Übersicht: Strauss 2002a). Die Geschwindigkeitseinbuße ist natürlich proportional zur relativen Reduktion der Schrittlänge. Weniger nahe liegend ist jedoch der Zusammenhang zwischen dem Energieverbrauch pro Strecke und der gewählten Schrittlängen-Schrittfrequenz-Kombination bei einer bestimmten Geschwindigkeit. Um herauszufinden, ob und ggf. um wie viel effizienter der Lauf der wildtypischen Fliegen ist, wurden zwei Schrittmuster gefunden, die die gleiche Laufgeschwindigkeit von 9 cm/s ergeben, sich aber in ihrer Schrittlängen-Schrittfrequenz-Kombination unterscheiden. Mit einem Schrittmuster wurde der Gang von wildtypischen Fliegen nachempfunden, also relativ große Schritte verwendet. Diese Gangart wurde mit „WTB“ bezeichnet, dem Kürzel für einen bestimmten wildtypischen Fliegenstamm. Das andere Schrittmuster wurde den kurzen Schritten der Strukturmutanten der Protocerebralbrücke nachempfunden. Um die gleiche Geschwindigkeit zu erreichen, müssen diese eine kürzere Periode, also schnellere Schritte verwenden. Diese Gangart wurde nach einer bestimmten Strukturmutanten der Protocerebralbrücke namens „no bridge“ mit „nob“ benannt.

Die Leistungsaufnahme des Roboters für eine vorgegebene Strecke wurde durch die Verwendung von schnellen (*nob*) statt großen (WTB) Schritten bei gleicher Geschwindigkeit um 9% erhöht.

¹² Diese Aussage gilt für Roboter vom Typ TARRY II, kann jedoch nicht auf alle Roboter generalisiert werden, weil die Details des Mechanik und des Antriebs, wie beispielsweise das Getriebe selbsthaltungsmoment und die Motorreibung, den Energieverbrauch beeinflussen. Allerdings gibt es auch nicht einen bestimmten anderen Roboter, der allgemein als Referenz anerkannt wäre. So kann eine solche Aussage nur exemplarischen Charakter haben. Es wurde keinerlei Anstrengung unternommen, die fliegenähnlichen Trajektorien auf niedrigen Energieverbrauch hin zu optimieren. Insofern ist es besonders erstaunlich, wie klar die Verbesserung auf Antrieb ausfiel.

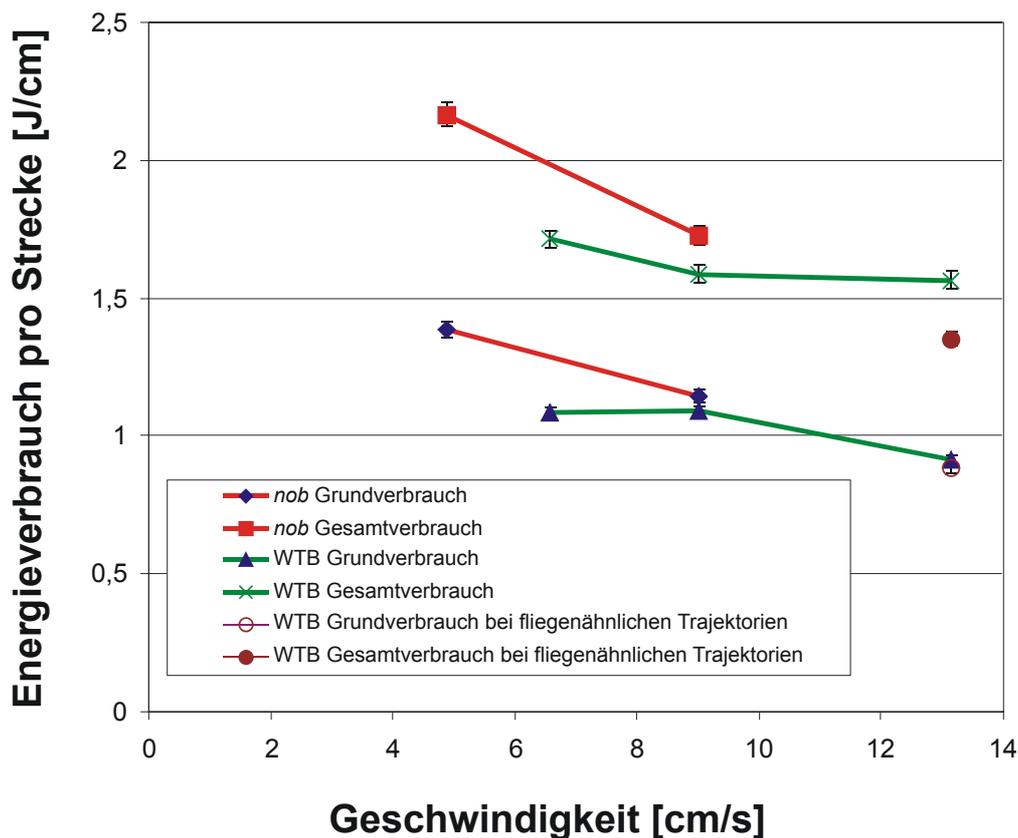


Abbildung 35: Energieverbrauch des Roboters pro Strecke bei Gangarten, die wildtypischen oder *nob*-mutanten Fliegen ähneln, sowie bei Verwendung fliegenartiger Beinpaarspezifischer Zugtrajektorien. Der Grundverbrauch fällt an, wenn der Roboter sich noch nicht am Boden befindet, also sein eigenes Gewicht noch nicht tragen muss und sich auch noch nicht vorwärts bewegt. Er wird verursacht durch die Beschleunigung der Beinglieder und die Reibungsverluste in den Servomotoren. Der Gesamtverbrauch misst den Verbrauch beim Laufen am Boden. Es wurden pro Messpunkt fünf Läufe gemittelt. Pro Lauf wurde eine feste Zahl von Schritten (mindestens 13) mit einer festen Periode ausgeführt. Aus der zurückgelegten Strecke, der Schrittzahl und der Dauer eines Schrittes wurde die Geschwindigkeit berechnet. Der Energieverbrauch wurde mit einer zeitlich mittelnden Gleichstrom-Leistungsmessung am Netzteil des Roboters bestimmt.

3.4.3 Räumlich Orientierung mittels Kamera

Auf dem hexapoden Schreitroboter konnte ein neues Modell der visuellen Orientierung im Laufen erprobt werden, das sich auf einem fahrenden Roboter bereits bewährt hatte (Mronz 2004; Mronz und Strauss eingereicht). Auf dem Schreitroboter konnte insbesondere qualitativ getestet werden, ob durch die Bewegungsmechanik des sechsbeinigen Laufens mit periodischen Schwankungen in allen Raumrichtungen das Funktionieren des Modells beeinträchtigt wird.

Um das Modell auf dem Schreitroboter zu testen, wurde eine digitale Videokamera mit Fischaugenobjektiv auf dem Roboter befestigt. An den beiden Vorderbeinen wurden jeweils drei Taster mit langen Auslöselaschen befestigt, um bei Kontakt mit der Berandung des Experimentierfeldes den Anprallreflex auslösen zu können. Die Kamera übermittelte Bilder des gesamten oberen Halbraumes bis hinunter zum Horizont per Kabel an einen stationären Steuerungsrechner. Aus diesem kreisförmigen Bild schnitt eine von M. Mronz geschriebene Bildverarbeitungssoftware einen Ring auf Höhe des Horizonts aus, begradigte ihn zu einer

Linie und zerteilte schließlich diese Linie in horizontale Pixel von der gleichen räumlichen Auflösung wie sie die Einzelaugen im Komplexauge von *Drosophila melanogaster* besitzen ($4,8^\circ$; Heisenberg und Wolf 1984; Mronz 2004). Durch den zeitversetzten Vergleich der Helligkeiten benachbarter Augen wurde daraus nach dem Prinzip des elementaren Bewegungsdetektors (Clifford und Ibbotson 2002) die Parallaxe berechnet. Diese wurde dann mit Gewichten abhängig von der Position und der Richtung auf dem Auge versehen und kompartimentweise integriert. Wurde der Schwellwert überschritten, so ging der Roboter vom geraden Lauf in den Kurvenlauf über, indem die Gangparameter geändert wurden. Jederzeit vorrangig war der Anprallreflex, der immer sofort eine Rückwärtsdrehung einleitete, um einen Schaden am Roboter zu verhindern. Für jede Änderung der Gangparameter wurden die aktuellen Gangparameter in drei Zwischenschritten in die beabsichtigten Werte überführt, um die Robotermechanik nicht durch zu abrupte Gelenkwinkel-Änderungen zu beschädigen. Die Gangparameter waren also das „Ausgangssignal“ des visuellen und taktilen Orientierungssystems. Das Duisburger Gangmuster-Programm sorgte dann für die Umsetzung der Gangparameter in einen stetigen Strom aus 40 Aktualisierungen der 18 Gelenkwinkel pro Sekunde. Alle Roboterexperimente wurden in einer Laufarena durchgeführt, an deren weißen Wänden sich analog zu den Experimenten an der Fliege schwarze vertikale Balken als Landmarken befanden (Abbildung 36).

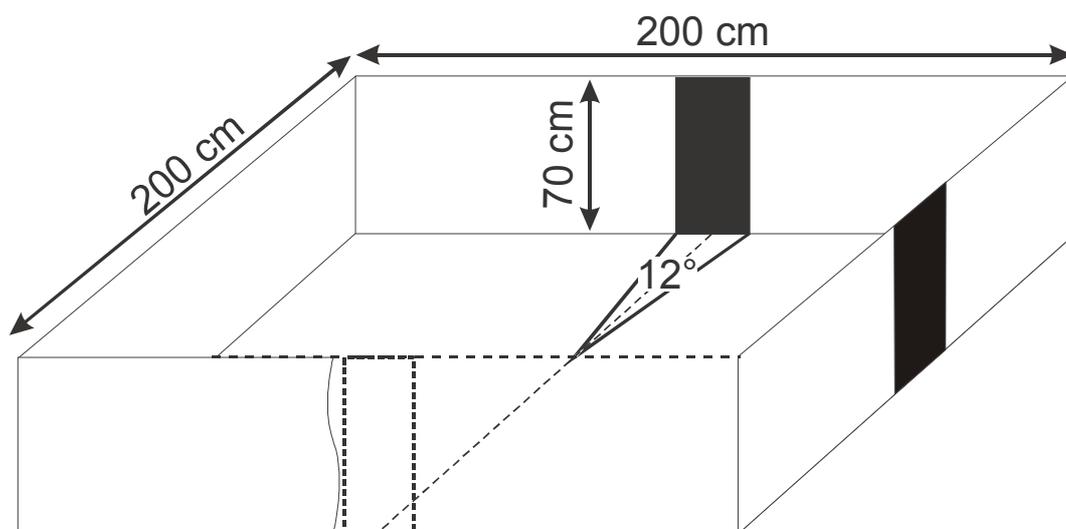


Abbildung 36: Aufbau der Laufarena mit drei Landmarken für Orientierungsexperimente mit dem Schreitroboter. Der Blickpunkt der Kamera für die in Abbildung 38 dargestellten Serienfotos lag über der vorderen, rechten Ecke. Diese Abbildung 36 ist geringfügig verändert aus (Mronz 2004) übernommen.

Abbildung 38 zeigt einen typischen Lauf des Schreitroboters in der Arena mit drei visuellen Objekten. Nach dem Einsetzen in die Arena lief der Roboter zielstrebig auf die frontale Landmarke zu, wobei er die lateral rechts befindliche Landmarke ignorierte. Während des Anlaufs nahm er eine leichte Kurskorrektur vor (Abbildung 38, Bild 7). Nach dem erfolgreichen Anlauf auf die Landmarke wurde in Bild 17 der Anprallreflex ausgelöst, da einer der drei Mechanorezeptoren am linken Vorderbein die Arena-Begrenzung berührt hatte. Der Roboter setzte unter einer Linksdrehung bis Bild 21 zurück, um dann den geraden Lauf fortzusetzen.

Bei Bild 24 stieß er erneut gegen die Berandung, und setzte ab Bild 29 den Geradeauslauf fort. Nach einer Kurskorrektur in Bild 35 war der Körper genau auf die zweite Landmarke ausgerichtet, deren Anlauf mit der Auslösung des Anprallreflexes in Bild 41 erfolgreich abgeschlossen wurde. Nun wendete sich der Roboter der dritten Landmarke zu und korrigierte in Bild 51 die Ausrichtung des Körpers noch einmal nach. Ein solcher Dreieckslauf kann auch bei *Drosophila melanogaster* häufig beobachtet werden (Mronz 2004).

Als besondere Schwierigkeit für die visuelle Steuerung eines Schreitroboters durch Parallaxe muss die Mechanik des auch von *Drosophila melanogaster* verwendeten tripodalen Ganges gesehen werden. Statt die Kamera auf einer geraden Linie vorwärts zu bewegen, werden zusätzliche Rotationen und Translationen erzeugt, die das Bild verwischen und keine Information über die Entfernung der Objekte tragen. Trotz dieser naturnahen zusätzlichen Schwierigkeit konnten die oben aufgelisteten Beobachtungen an der *Drosophila melanogaster* im Orientierungsverhalten des Roboters reproduziert werden. Der Roboter zeigte sowohl Objektwahl nach Nähe als auch Wiederwahlvermeidung soeben verlassener Objekte. Ebenso traten auch diskrete Kurskorrekturen zwischen geraden Wegstrecken auf. Übereinstimmung wurde auch bei der Reihenfolge der Anläufe verschiedener Objekte gefunden. Der Anprallreflex bewahrte ihn schließlich zuverlässig vor Beschädigungen und stellte sicher, dass nach einem erfolgreichen Anlauf eine Neuorientierung eingeleitet wurde.

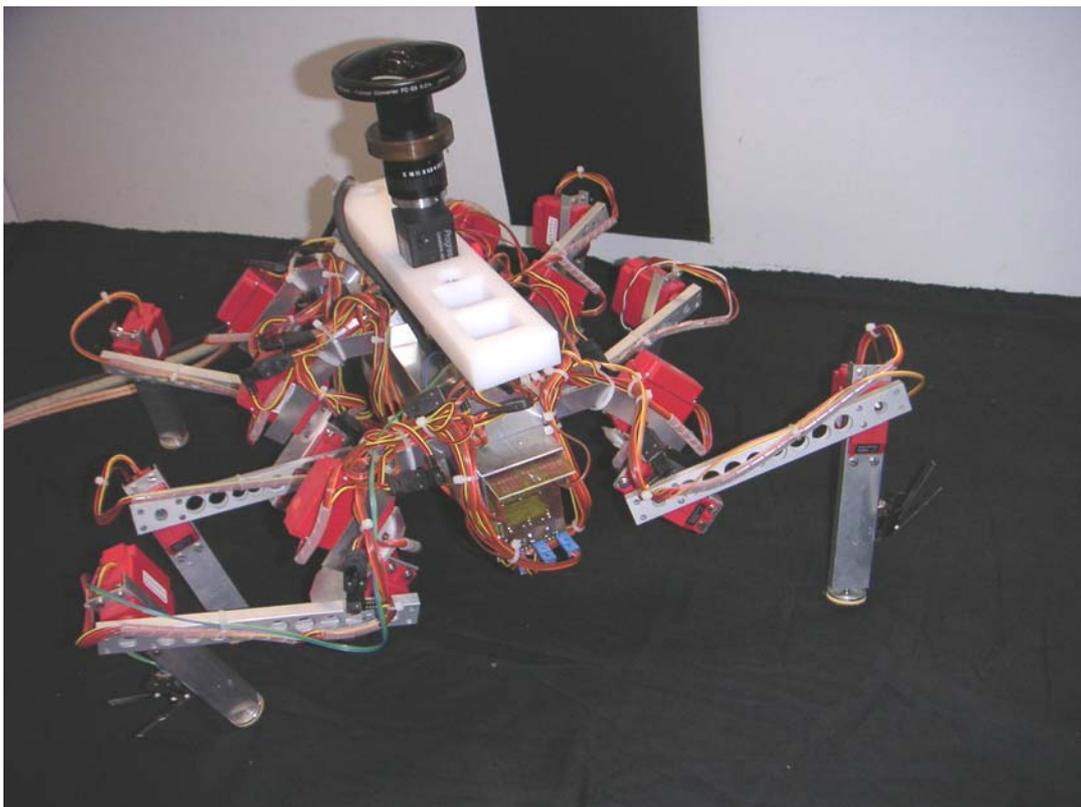


Abbildung 37: Laufroboter mit Rundumsicht-Kamera und Kontaktsensoren an den Vorderbeinen.

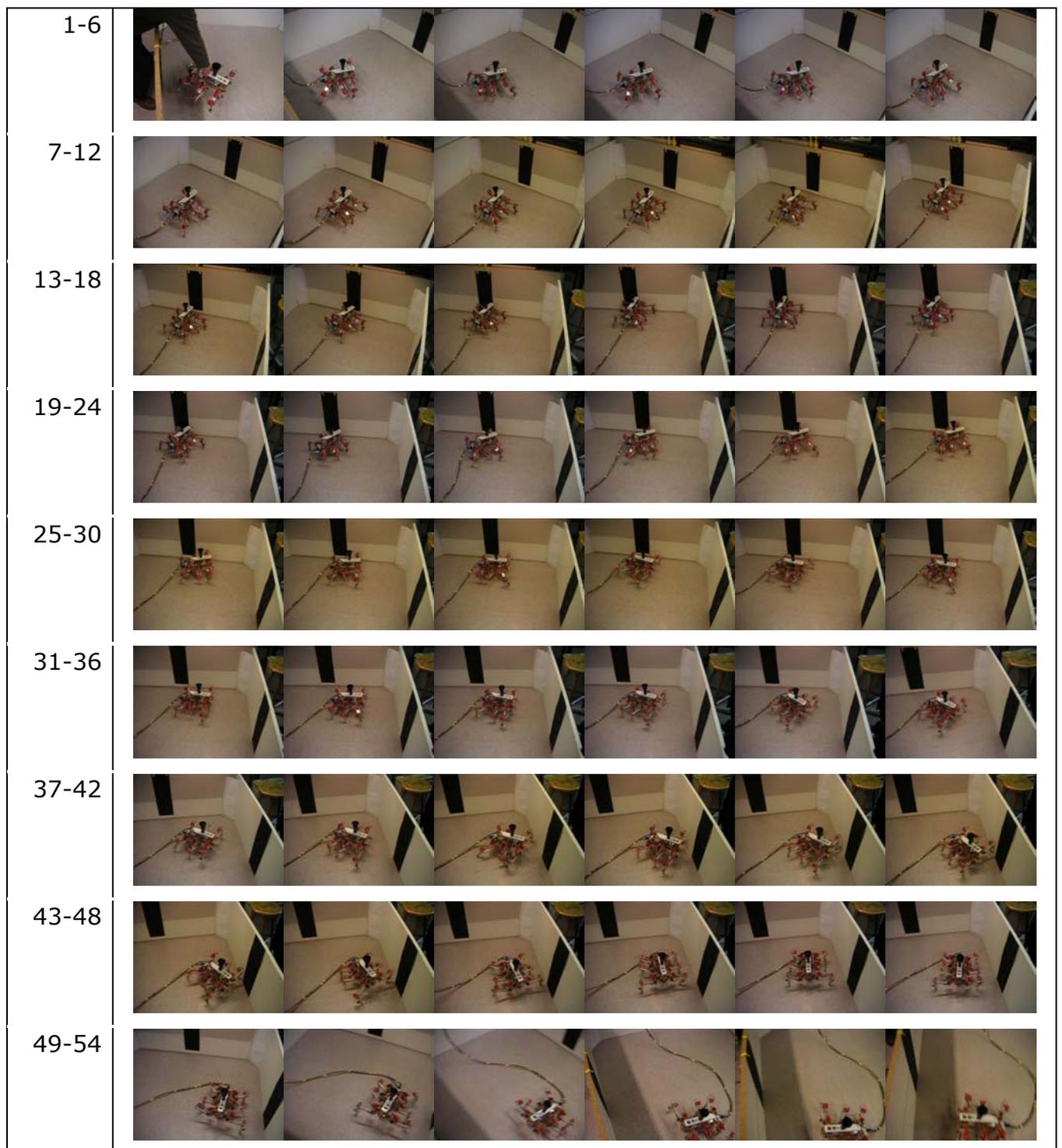


Abbildung 38: Im 1,0-Sekunden-Abstand aufgenommene Serienstandbilder eines Laufes unter visueller Fernorientierungskontrolle. In der linken Spalte sind die Nummern und damit auch die Zeitpunkte der Bilder jeder Zeile aufgelistet.

4 Diskussion

4.1 Das Trittstein-Paradigma: Visuelle Einflüsse auf die Beinplatzierung

In den Experimenten im Trittstein-Paradigma wurde das Verhalten flugunfähig gemachter Fliegen beim Überqueren einer linearen Anordnung von Trittsteinen mit einer 3D-Hochgeschwindigkeitsvideoanlage gefilmt (Kap. 3.1). Durch unterschiedliche Augenübermalungen und Landmarkenbedingungen wurden die visuellen Einflüsse auf das Laufen und insbesondere die Beinplatzierung studiert.

4.1.1 Visuelle Einflüsse auf die Laufgeschwindigkeit und Schritteffizienz

Eingangs beschäftigte sich dieser Teil der Arbeit in Fortsetzung von unveröffentlichten Studien von R. Ernst mit möglichen visuellen Einflüssen auf die Laufgeschwindigkeit und Schritteffizienz. Aus den Vorbefunden konnte eine neue Augenübermalungsweise abgeleitet werden, bei der die Sicht auf die Beine verdeckt war, der binokulare Bereich aber freigelassen wurde. Mit dieser neuen Augenübermalung und direkten Vergleichsmessungen mit und ohne Landmarke konnte der Effekt der beiden Faktoren Landmarke und Augenbemalung separiert werden.

Die Befunde stützen die folgenden drei Schlussfolgerungen (Abbildung 9): (A) Selbst bei durch die neue Augenübermalungsweise versperrter Sicht auf die Beine können die gleichen Geschwindigkeiten wie bei normalsichtigen Fliegen erzielt werden. Die Sicht auf die Beine ist entbehrlich für die Erzielung wildtypischer Geschwindigkeiten. (B) Die durch die Landmarke verursachte Geschwindigkeitserhöhung bei normalsichtigen Fliegen bleibt bei abgedeckter unterer Augenhemisphäre aus, obwohl der binokulare Bereich freigelassen wurde. Der freigelassene binokulare Bereich alleine ist nicht ausreichend, damit die bei unbemalten Augen übliche Geschwindigkeitserhöhung durch eine attraktive Landmarke eintreten kann. (C) Vollständig blinde Fliegen erreichen das Geschwindigkeitsniveau normalsichtiger Fliegen nicht und laufen auch langsamer als Fliegen mit der neuen Augenübermalung. Unabhängig von der Präsentation einer Landmarke gibt es einen weiteren visuellen Effekt (möglicherweise „Orientiertheit“, Heisenberg und Wolf 1984) auf die Geschwindigkeit.

Zu (A): In der Situation ohne Landmarke spielt es keine Rolle, ob der Boden oder die Beine gesehen werden können; auf die Laufgeschwindigkeit hat dies keinen Einfluss: Selbst ohne die Sicht auf die Beine und den unmittelbaren Vordergrund können die Laufgeschwindigkeiten normalsichtiger Fliegen ohne Landmarke erreicht werden. Die Beintrajektorien sind also nicht unter einer starken visuellen Kontrolle. Eine zusätzliche Unterstützung erfährt dieser Befund durch eine von den hier besprochenen Ergebnissen unabhängige Beobachtung von R. Ernst, wonach die Laufgeschwindigkeit und Schritteffizienz nicht durch unterschiedliche Kontrastierungen und damit eine teils schlechtere Erkennbarkeit der Trittsteine beeinflusst wird (Ernst und Strauss 2001a).

Weder die Augenübermalung noch die Sichtbarkeit der Landmarke vermochte als einzelner Faktor oder in Kombination die Schritteffizienz eines Beinpaars auf dem 3D-Trittstein-Paradigma signifikant zu verändern (Abbildung 10). (Die vollständig blinde Gruppe wurden in dieser Hinsicht nicht ausgewertet, so dass

ein möglicher Einfluss allgemeiner Orientiertheit hier nicht nachgewiesen wurde.) Dies ist ein weiterer Beleg gegen einen visuellen Einfluss auf die Platzierung einzelner Beine. Die Schritteffizienz der Hinterbeine war jeweils am höchsten, was die neuronale Weitergabe von Platzierungsinformation an nachfolgende Beine nahe legt, die bei Stabheuschrecken nachgewiesen wurde (Cruse 1979; Dean und Wendler 1983; Graham 1985).

Dass die Beintrajektorien nicht unter einer starken visuellen Kontrolle sind, könnte gute Gründe haben. Angesichts der mit $4,8^\circ$ doch recht groben Auflösung der Augen von *Drosophila melanogaster* scheint beispielsweise eine verlässliche Inspektion des unmittelbaren Vordergrundes auf geeignete Aufstandpunkte hin ohnedies kaum realisierbar. Ein visueller Einfluss ist also vermutlich indirekter Art in dem Sinn, dass der Gang wohl nicht durch Parameter modifiziert wird, die direkt auf einzelne Schritte wirken. Nicht die Platzierung einzelner Beine wird visuell kontrolliert, sondern beispielsweise die Schrittlänge.

Vermutlich erklärt sich so auch die geringere Schritteffizienz bei Heuschrecken (Cuttle 1992): durch die einseitige Augenübermalung war die Fernorientierung gestört, was indirekt zu mehr Schrittfehlern geführt haben könnte. Anders als für die Orientierung in der Nähe gibt es für einen visuellen Einfluss auf die Orientierung in der Ferne allerdings eine Vielzahl von Beweisen (z.B. Schuster et al. 2002b). Die von R. Ernst nachgewiesene Erstarrungsreaktion beim Übertritt von einem glatten Untergrund auf Trittsteine (Ernst und Strauss 2001a), die sich auch auf dem Lückenüberwindungs-Paradigma beobachten lässt (vergleiche das einschlägige Kapitel), zeigt ferner, dass zumindest auch eine Verarbeitung der Lückeninformation durch visuo-taktile Integration erfolgt.

Zu (B): In den alten Messungen fiel die Laufgeschwindigkeit bei Übermalung des binokularen Bereichs auf ein niedriges Niveau (Ernst und Strauss 2001a). Das zeigte, dass der binokulare Bereich notwendig ist, damit sich bei Sicht auf eine Landmarke eine Geschwindigkeitserhöhung einstellen kann. Hinreichend ist er jedoch nicht, wie die neuen Messungen zeigen (Abbildung 9): Die Geschwindigkeit mit Landmarke wurde direkt verglichen mit der Geschwindigkeit ohne Landmarke, wobei sich trotz freigelassenem binokularem Bereich keine Laufgeschwindigkeitserhöhung einstellte. Bei der Kontrollgruppe ohne übermalte Augen erhöhte sich hingegen die Laufgeschwindigkeit durch das Hinzufügen von Landmarken, wie auch schon in den Messungen von R. Ernst gefunden. Der Effekt einer Landmarke auf die Schrittlänge, Periode und Geschwindigkeit konnte zusätzlich durch die Messungen auf dem durchgehenden Steg erstmals detailliert unter verschiedenen Augenübermalungsbedingungen studiert werden; auf diese Ergebnisse wird weiter unten noch eingegangen.

Zu (C): Der sich im Geschwindigkeitsunterschied zwischen vollständig blinden Fliegen und Fliegen mit der neuen Augenübermalungsweise manifestierende, nicht durch die Landmarke verursachte Orientierungseffekt zeigte sich auch in der hier nicht quantifizierten Zahl der Überquerungen von Trittsteinen pro Stunde: vollständig blinde Fliegen überquerten das Trittstein-Paradigma weit seltener als die vier anderen experimentellen Gruppen (Bedingung 1 gegen 2 bis 5). Als mögliche Orientierungsmerkmale kommen jegliche Anisotropien in der Umgebung in Frage, die nicht explizite Landmarken sind (z.B. das Kameragehäuse oder die Position der Lichtquelle).

4.1.2 Anpassungen der Beinartikulation beim Laufen auf schwierigem Gelände

Durch die Inbetriebnahme des neuen 3D-Hochgeschwindigkeits-Videosystems konnten nun erstmals die spezifischen Aktionen der Beine auch beim Laufen auf schwierigem Gelände gleichzeitig von oben und nun zusätzlich von der Seite beobachtet werden. Mittels einer eigens zu diesem Zweck geschriebenen Auswertungsroutine des 3D-Videosystems konnten die Trajektorien der Beinspitzen, der Abdomenspitze und eines Punktes am Kopf für die gesamte Dauer (Abbildung 12) einer Überquerung des Trittstein-Paradigmas nachverfolgt und visualisiert werden. So ließen sich ausgeklügelte und fehlertolerante Beintrajektorien erkennen, die an die jeweilige Funktion des Beinpaares gut angepasst sind. In einer Visualisierung der Trajektorien der drei Beinpaare in einem mit der Fliege mitgeführten Koordinatensystem wurde erkennbar, dass sich die Beinzugstrajektorien ihrer Position am Körper entsprechend deutlich unterscheiden. Die Vorderbeine machen hohe, ausladende Bewegungen mit hoch asymmetrischen Schwingphasen, die im höchsten Punkt auf Augenhöhe sind (Abbildung 13). Das ermöglicht das Aufspüren von Hindernissen und das Finden von Beinaufstandpunkten. Da die Beinansatzpunkte nicht den Schwerpunkt des Körpers unterstützen, sondern nach vorne versetzt liegen, lastet auf den Vorderbeinen deutlich weniger Gewicht als auf den Hinterbeinen. Das kommt einer explorativen Funktion der Vorderbeine zugute. Die Hinterbeine wurden flach und scheinbar zielgerichtet nachgezogen. Die Höhe des Beinschlages nimmt von den Vorderbeinen zu den Hinterbeinen hin ab, die Hinterbeine erreichen nicht einmal 40% der maximalen Trajektorienhöhe der Vorderbeine (Abbildung 14). Nach Platzierungsfehlern wird dank geschickter Fehlerkorrekturmechanismen routinemäßig ein sicherer Aufstandpunkt gefunden. Auch werden die Haftorgane fortwährend genutzt und tragen zur Stabilisierung bei. Selbst bei deutlich breiteren Lücken zwischen den Trittsteinen nimmt so die Laufgeschwindigkeit kaum ab.

4.1.3 Kontaktpunkte der Beine mit dem Trittstein

Die Verteilung der Kontaktpunkte auf den Trittsteinen zeigt, dass die Beine durchaus nicht immer auf die Oberseite der Tritte gestellt werden (Abbildung 16). Zum Beispiel haften die Vorderbeine in mehr als der Hälfte der Fälle (61%) an der distalen vertikalen Wand eines Trittes an. Insgesamt befanden sich im Mittel gut 40% der Anhaft- oder Aufstandpunkte nicht oben auf einem Trittstein. Die Haftorgane der Fliege wurden also routinemäßig auch für die horizontale Lokomotion in unebenem Gelände verwendet. Insgesamt erschien bei der Fortbewegung in schwierigem Gelände die Sorgfalt der Fliegen bei der Platzierung ihrer Beine überraschend gering.

Aber nicht nur bei der Auswahl des Kontaktpunkts am Trittstein sind die Fliegen nicht sehr wählerisch, auch der Kontaktpunkt am Bein variiert: statt auf den Tarsusspitzen stützten sich die Beine auch regelmäßig auf einer ihrer Borsten der unteren Beinsegmente ab. Diese Vielseitigkeit der Kontaktpunkte an Bein und Trittstein reduziert auch die Notwendigkeit von Korrekturschritten. Außerdem impliziert diese Flexibilität auch, dass eine visuelle Wahrnehmung der Tritte schon dank des dualen Anhaftsystems aus Klauen und Pulvillen entbehrlich sein könnte. Stattdessen können sich die vielseitigen Beinendglieder am nächstbesten Objekt befestigen.

Dass trotz häufiger Fehltritte einzelner Beine die Stabilität der Fliege nur selten gefährdet ist und Abstürze oder auch nur Ausrutscher sehr selten sind, erklärt sich wohl auch durch die hohe, zeitlich gemittelte Zahl von 4,6 am Boden stehenden Beinen, was deutlich über der für statische Stabilität notwendigen Mindestanzahl von drei Beinen liegt. Auch würde wohl ein wichtiger Beitrag der an den Beinen reichlich vorhandene Mechanosensorik an der Steuerung der Beintrajektorien nicht überraschen; für die Stabheuschrecke und die Schabe wurde ein solcher schon nachgewiesen (Übersicht: Burrows 1992). Da ein direkter visueller Einfluss auf die Beinplatzierung nach den vorliegenden Ergebnissen unwahrscheinlich ist, kann in der Kombination aus einer hohen mittleren Zahl von 4,6 am Boden stehenden Beinen, ausgeklügelten Beintrajektorien für jedes Beinpaar, dem flexiblen dualen Anhaftsystem, einer explorativen Funktion der weit und hoch schwingenden Vorderbeine, der neuronale Weitergabe von Beinplatzierungsinformationen und geschickten Fehlerkorrekturmechanismen der Schlüssel zum robusten und behenden Lauf auf dem schwierigen Untergrund des Trittstein-Paradigmas gesehen werden.

4.2 Das Schrittlängen-Paradigma

4.2.1 Spezialisierung des frontalen Augenbereiches

Mit dem Schrittlängen-Paradigma konnte direkt nachgewiesen werden, dass die Schrittlänge speziell langsamer Schritte durch die Sicht auf eine Landmarke, also durch eine visuelle Fernorientierung um 5-10% vergrößert wird (Abbildung 21). Der Effekt halbiert sich, wenn man einseitig den binokularen Bereich übermalt (Abbildung 22), und verschwindet vollständig, wenn man ihn beidseitig übermalt (Abbildung 23; Zusammenschau: Abbildungen 24, 25). Der binokulare Bereich ist also der relevante Teil des Sichtfeldes für die Schrittlängenerhöhung durch diese Art der Fernorientierung im Laufen. Auch scheinen die beiden Augenhälften in etwa additiv zur (nicht seitenspezifisch aufgelösten) Schrittlängenvergrößerung beizutragen. Trotz einer nachweislich vorhandenen Translations-Invarianz bei der Erkennung von Objekten (Tang et al. 2004) und der Fähigkeit, ein Objekt unter einem bestimmten Winkel nicht frontal anzulaufen (Menotaxis, Heisenberg und Wolf 1984) scheint der binokulare Bereich ein wichtiger Teil der Augenregion zu sein, in der eine Fernorientierung zur Schrittlängenerhöhung führt. Das ist nicht allzu verwunderlich, denn schließlich ist geradeaus die klar bevorzugte Laufrichtung, so dass nur frontal gesehene Landmarke angelaufen werden können, während seitlich gesehene beim darauf Zudrehen sofort frontal werden.

Ausgehend von unterschiedlichen mittleren Schrittlängen bei 100 ms Periodendauer stieg die Schrittlänge bei allen sechs Versuchsbedingungen auf ungefähr 2,0 mm bei 60 ms Periodendauer an (Abbildungen 24 und 25). Genau wie beim Laufen in der Ebene (Strauss und Heisenberg 1990) war dieser Anstieg linear. Die Steigung betrug 10% bis 30%. Eine maximale Schrittlänge wurde stets bei minimaler Periode erreicht; die schnellsten Schritte waren also immer die längsten.

Vergleicht man bei Fliegen ohne Augenübermalung die Abhängigkeit der Schrittlänge von der Periode auf dem Steg mit der in der Ebene, so zeigt sich, dass die Schrittlänge mit einer vergleichbaren Steigung zu schnellen Schritten hin ansteigt. Jedoch werden auf dem Steg bei gleicher Schrittfrequenz durchgehend

kürzere Schritte gemacht als in der Ebene. Auch dauern die Schritte im Schnitt 13% weniger lang als in der Ebene. Dieser Vergleich wird weiter unten noch detaillierter dargestellt.

Außerdem zeigte sich noch eine von der Präsentation von Landmarken unabhängige Schrittlängenreduktion bei langsamen Schritten, die bei ein- oder beidäugig übermaltem binokularem Bereich gleich stark ausgeprägt war (Abbildung 25). Auch wenn diese Reduktion betragsmäßig klein ausfiel, zeigt sie doch, dass mit dem binokularen Bereich auch noch andere Einflüsse als nur die der expliziten Landmarken wahrgenommen werden, deren Effekt auf die Schrittlänge sich durchaus quantitativ nachweisen ließ.

In der Einleitung wurde aus der „Funktionshypothese für die Protocerebralbrücke“ von R. Strauss (Strauss 2002b) mehrere Vorhersagen abgeleitet, die auf ihre Gültigkeit überprüft werden konnten. Befindet sich eine Landmarke frontal vor der Fliege, so wird sie mit den binokularen Bereichen beider Augen gesehen. Nach der Hypothese würde ihre Repräsentation auf den inneren Glomeruli beider Seiten der Brücke erfolgen und dadurch beide Körperseiten Befehl erhalten, die Schrittlänge zu erhöhen: Sobald die Fliege genau auf das Ziel ausgerichtet ist, würde so die Geschwindigkeit optimiert werden. Eine (a) Erhöhung oder gar (d) eine Vergrößerung der Maximalgeschwindigkeit um den Faktor 1,6 - wie in der Ebene bei zwischen 4°C und 7°C höheren Temperaturen und insgesamt höherer Laufgeschwindigkeit gemessen - tritt jedoch auf dem Steg nicht ein (Abbildung 18): Erstaunlicherweise beeinflusst also weder die Augenübermalung noch die Präsentation einer Landmarke die Geschwindigkeit oder die Periode deutlich. Die über das Modell hinausgehende simple Gleichsetzung von Fliegen mit Augenübermalung im binokularen Bereich mit Strukturmutanten der Protocerebralbrücke, die zur Vorhersage (d) führte, kann also zumindest die über den gesamten Periodenbereich gemittelten Ergebnisse auf dem Steg nicht beschreiben. Das könnte eventuell an einer langsameren Gangart für „schwierigeres“ Gelände (d.h. Laufen im Kontakt mit der Stegkante) und sicher zum Teil am Temperaturunterschied zwischen den Messungen auf dem Steg und in der Ebene liegen, worauf später noch eingegangen wird. Für den langsamen Periodenbereich findet sich jedoch wie oben erwähnt eine Erhöhung der Schrittlänge um 5-10%, so dass sich in diesem Bereich die Vorhersage (a) bestätigte (Abbildung 21).

Die Vorhersage (b), wonach eine Landmarke zu einer höheren Schrittlänge führt, konnte für langsame Schritte bestätigt werden. Auch Vorhersage (e), wonach bei beidäugiger Übermalung des binokularen Bereiches dieser Effekt wegfällt, traf zu (Abbildung 23). Auch erwies sich (f) als richtig, wonach die Landmarke im binokularen Bereich gesehen werden muss, damit sich die Schrittlängenerhöhung einstellt. Schließlich bestätigte sich auch Vorhersage (c), nach der es durch die Präsentation einer Landmarke nicht zu einer signifikanten Veränderung der Periode kommt (Abbildung 17). Insgesamt konnte somit der Effekt einer Landmarke auf Schrittlänge, Periode und Geschwindigkeit und die Beteiligung des binokularen Bereiches daran erstmals direkt nachgewiesen werden.

4.2.2 Vergleich von Laufen auf dem Steg mit Laufen in der Ebene

Die Kontrollgruppe mit Landmarke wurde hinsichtlich der Häufigkeitsverteilung der benutzten Periodendauern verglichen mit Daten von R. Strauss, die ebenfalls mit Landmarke, allerdings in der Ebene aufgenommen wurden (Verteilung des

Datensatzes aus Strauss und Heisenberg 1990). Dabei stellte sich heraus, dass auf dem Steg der Mittelwert einer angepassten Gauß-Verteilung zu kürzeren Perioden hin verschoben ist (Abbildung 39). Während in der Ebene ein Schritt durchschnittlich $86,0 \pm 0,5$ ms dauert, wird das Bein auf dem Steg schon nach $74,8 \pm 0,4$ ms wieder abgesetzt. Ein Schritt dauert also $11,2$ ms kürzer als in der Ebene, das entspricht 13%.

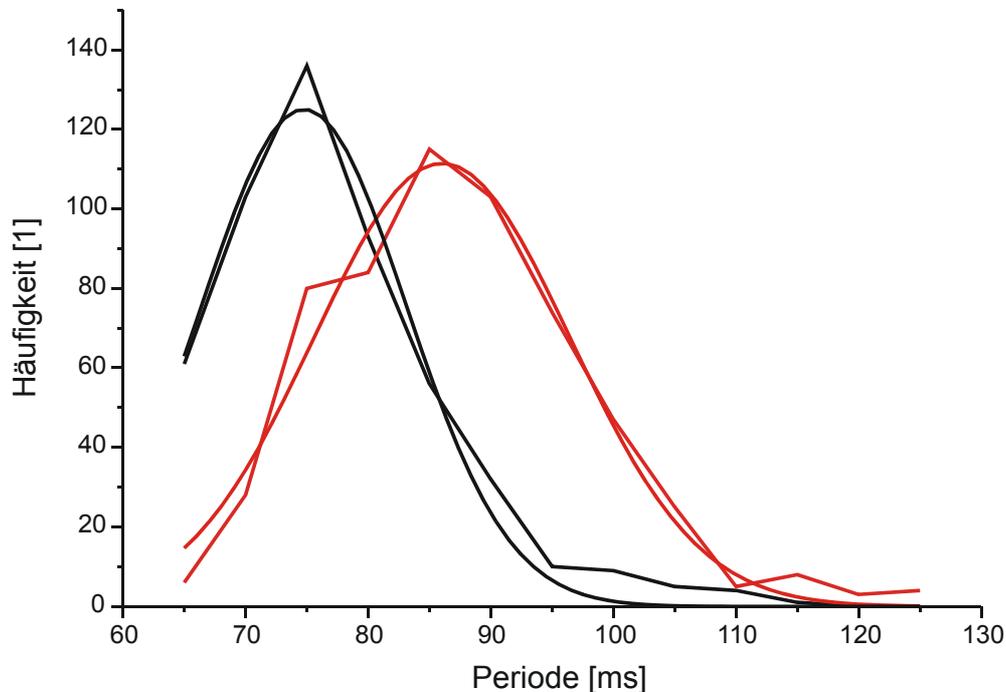


Abbildung 39: Vergleich der Periodenverteilung der Schritte auf dem flachen Steg (schwarz) mit einer in der Ebene gewonnenen Verteilung (rot). Beide Gruppen trugen keine Augenbemalung. Es wurde in beiden Fällen eine Landmarke präsentiert. (Verteilung des Datensatzes in der Ebene aus Strauss und Heisenberg 1990, $N=14$, $n=1480$, auf dem Steg: $N=10$). Für beide Gruppen wurde eine Gauß-Kurve angepasst. Die angepasste Gaußkurve ist glatt, die Messdaten sind stückweise gerade. Als Modell für die angepasste Gauß-Kurve wurde $y=A \cdot \exp(-0.5 \cdot ((x-x_c)/w)^2)$ verwendet. Als Parameter ergaben sich in der Ebene (rot) $\chi^2/\text{DoF}=59$; $R^2=0,97$; $x_c=86,0 \pm 0,5$; $w=10,4 \pm 0,5$; $A=111 \pm 5$; auf dem Steg (schwarz) ergab sich $\chi^2/\text{DoF}=42$; $R^2=0,98$; $x_c=74,8 \pm 0,4$; $w=8,3 \pm 0,4$; $A=125 \pm 5$.

Im hier untersuchten Periodenbereich zwischen 60 ms und 100 ms ist die Steigung der Schrittlänge bei der Kontrollgruppe auf dem Steg sowohl mit als auch ohne Landmarke durchaus mit der Steigung bei wildtypischen Fliegen in der Ebene vergleichbar (Abbildung 40). Insgesamt sind die auf dem Steg beobachteten Schrittlängen bei gleicher Periode jedoch um 20% niedriger als in der Ebene. Ein wichtiger Grund dafür ist die zwischen 4°C und 7°C niedrigere Temperatur bei den Messungen auf dem Steg (Ebene: 29°C). Die Laufgeschwindigkeit wildtypischer Fliegen in der Ebene liegt aber beispielsweise bei 22°C um 17% unter der bei einer Temperatur von 29°C erzielten Laufgeschwindigkeit; bei 25°C liegt sie 10% darunter (R. Strauss, pers. Mitteilung). Die Geschwindigkeit ist der Quotient aus Schrittlänge und Periode. Ob die Fliegen jedoch bei niedrigeren Temperaturen langsamer laufen, weil sie a) kürzere Schritte machen, b) langsamere Schritte machen, oder c) langsamere und kürzere Schritte machen, wurde noch nicht systematisch untersucht. Im Prinzip ist natürlich auch eine genetische

Drift im wildtypischen Fliegen-Stamm vorstellbar, da die Messungen von R. Strauß mehr als 300 Generationen zurückliegen. Als weiterer Beitrag könnte die seitliche Führung durch die Kante des Stegs die Fliege möglicherweise eine langsamere Gangart verwenden lassen, was der Zuverlässigkeit und Stabilität des Laufens zugute kommen könnte.

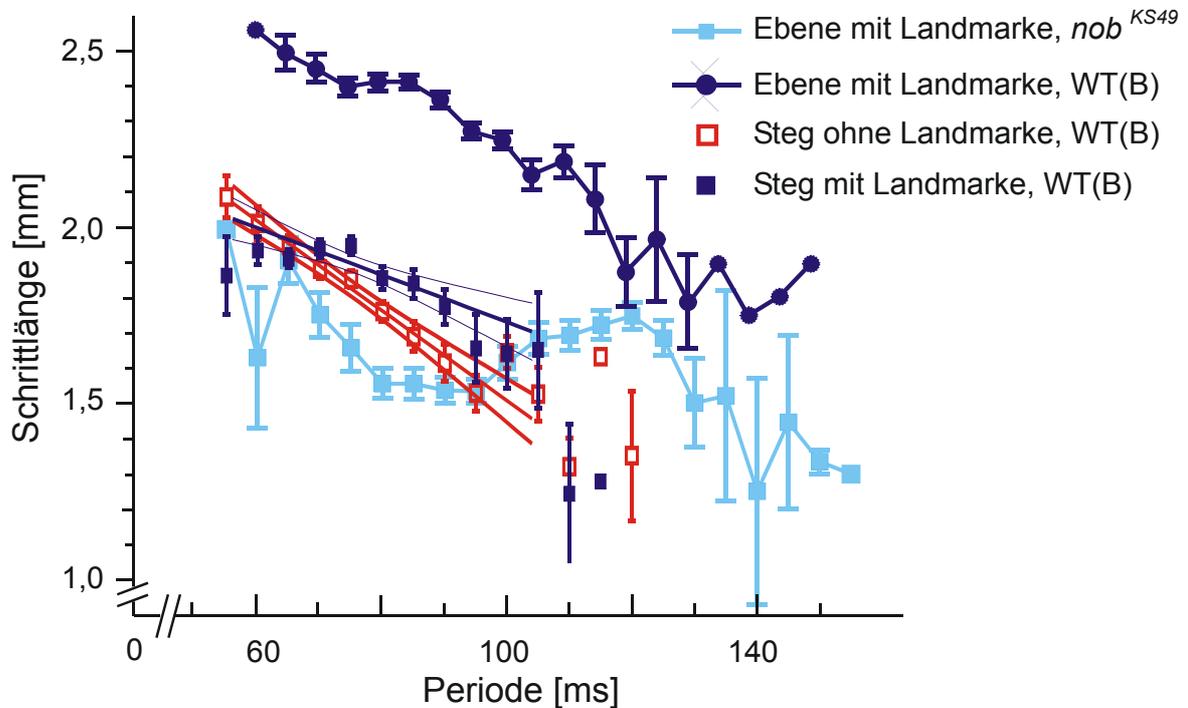


Abbildung 40: Vergleich der Perioden-Abhängigkeit der Schrittlänge beim Laufen auf dem flachen Steg mit und ohne Landmarke (22-25°C) mit der in der Ebene mit Landmarke gewonnenen bei der Mutante *nob* und wildtypische Fliegen (29°C). Keine Gruppe trug eine Augenbemalung. Die Daten der Gruppe „WT(B), Ebene“ stammen aus Strauss und Heisenberg 1990; die der „*nob*, Ebene“-Gruppe aus Strauss et al. 1992.

4.3 Lückenüberwindungs-Paradigma

Im Lückenüberwindungs-Paradigma wurden flugunfähig gemachte Fliegen mit Lücken unterschiedlicher Breite konfrontiert (Kap. 3.3). Die außerordentlich geschickten Klettermanöver an der Lücke wurden synchron von der Seite und von oben mit Hochgeschwindigkeitskameras aufgezeichnet. Die Analyse der 3D-Videoaufzeichnungen ergab eine quantitative Beschreibung der Kinematik der Lückenüberkletterung; jede Überkletterungssequenz besteht aus sieben typischen Stadien (Abbildung 26). Aus der Untersuchung der Vorderbeintrajektorien konnte „Bein-Über-Kopf-Verhalten“ als Indikator für die vorhandene Motivation zur Überkletterung abgeleitet werden (Abbildung 27c). Es wurde kein Erlernen des Überkletterns beobachtet. Naive Fliegen verhielten sich nicht anders als Fliegen, die schon Erfahrung mit dem Lückenüberwindungs-Paradigma hatten sammeln können.

Durch den Vergleich der Wahrscheinlichkeit für Kletterinitiationen und Überquerungserfolg von sehenden und blinden Fliegen (blinde Mutanten und Fliegen mit Augenübermalung; Abbildungen 28 und 29) konnte gezeigt werden, dass die

Lückenbreitenmessung bei *Drosophila melanogaster* ein visueller Prozess ist. Im Gegensatz dazu verlassen sich Stabheuschrecken auf ihre Antennen (Blaesing und Cruse 2004a, b). Besonders zu großen Lückenbreiten hin strengten sich sehende Fliegen mehr an als blinde. Sie initiierten Klettern häufiger und richteten es gezielt auf die gegenüberliegende Seite aus.

Vergleicht man den Überquerungserfolg der durch Augenübermalung blinden Fliegen mit jenem der angeboren blinden Fliegen, kann man erkennen, dass Fliegen mit übermalten Augen die Lücke noch etwas seltener erfolgreich überquerten als genetisch blinde Fliegen (Abbildung 29). Die Ursache für diesen Unterschied könnte sowohl ontogenetisch als auch phylogenetisch sein: Im *norpA*-Stamm könnte es einen Selektionsdruck auf Kompensation für die fehlende visuelle Umgebungserkundung geben, die möglicherweise zu einer explorativeren Rolle der Vorderbeine geführt haben könnte. Diese könnten Funktionen ähnlich der Fühler z. B. bei nachtaktiven Stabheuschrecken übernommen haben. Für diese Vermutung spricht der den wildtypischen Fliegen gleichkommende Überquerungserfolg von *norpA*-Fliegen bei einer mit den Vorderbeinen noch ertastbaren Breite von 1,0 mm. Auch könnte der Zeitunterschied zwischen Eintritt der Blindheit und dem Experiment eine Rolle spielen: Zwischen Schlüpfen und Experiment vergingen drei bis fünf Tage, während die Übermalung erst am Vortag aufgetragen wurde (um ein Entfernen der Farbe durch Putzanstrengungen der Fliegen möglichst zu verhindern). Diese den *norpA*-Fliegen zusätzlich zur Verfügung stehende Zeit könnte zur Anpassung des Laufverhaltens an die Blindheit verwendet worden sein.

Die ins Bewegungssehsystem einspeisenden Photorezeptoren R1-R6 waren notwendig und hinreichend für die visuelle Lückenbreitenmessung (Abbildung 29). Fliegen, die nur mit den Retinulazellen R7 und R8 sehen können, unterschieden sich in ihrem Verhalten nicht von vollständig blinden Fliegen.

An der Lücke werden keine speziellen Kopfbewegungen zur Erzeugung parallaktischer Entfernungsinformation ausgeführt; weder das horizontale „Peering“ noch das vertikale „Bobbing“ fanden statt. Eine Übermalung nur des binokularen Sichtbereiches beeinflusste die Wahrscheinlichkeiten von Kletterinitiation und Überquerungserfolg ebenfalls nicht (Abbildung 30). Vergenz und binokulares Sehen sind also nicht notwendig für die Lückenbreitenmessung. Durch Manipulation der an der anderen Lückenseite wahrnehmbaren Strukturen konnten die vertikalen Kanten der gegenüberliegenden Seite als für die visuelle Entfernungsmessung besonders wichtige Merkmale identifiziert werden (Abbildung 30). Das Bewegungssehsystem ließ sich mit kontrastreichen vertikalen Streifen an der Gegenseite täuschen und löste Kletterinitiationen so häufig wie sonst nur bei schmalen Lücken aus.

Zur Entfernungsmessung verwendet die Fliege also die durch ihre Eigenbewegung erzeugte Bildbewegungsinformation. Die Eigenbewegung jedes Anlaufs endet jedoch an der Kante, wo der Kopf sich nicht mehr bewegt; beim Erstarren (Abbildung 26d) dauert diese Pause sogar so lange wie ein oder mehrere Schrittzyklen. Da ohne Eigenbewegung in einer stationären Umwelt die Lückenbreiteninformation dann nicht mehr erfasst werden kann und der Überkletterungsversuch oft unmittelbar danach initiiert wird, muss die Breite schon während des Anlaufs abgeschätzt worden sein. Wo wurde sie jedoch zwischengespeichert in

der Zeit zwischen Informationsaufnahme beim Anlauf auf die Lücke und der Kletterinitiation oder dem Abwenden ohne Kletterinitiation? Diese Frage ist bisher unbeantwortet, jedoch ist aus Orientierungsexperimenten bekannt, dass Fliegen ein gerade angelaufenes Objekt mehrere Sekunden lang weiter anlaufen können, selbst wenn es in der Zwischenzeit aus dem Blickfeld verschwunden ist (Strauss und Pichler 1998). Das lässt vermuten, dass es einen Speicher von mehreren Sekunden Fassungsvermögen gibt (Mronz 2004; Strauss 2002a), der für die Speicherung der Lückenbreiteninformation geeignet wäre. Auch Menschen sammeln relevante Informationen bereits während des Anlaufens auf ein Hindernis, denn unser Blick fixiert das Hindernis schon ein paar Schritte vor Erreichen des Hindernisses, nicht aber im Moment des Übersteigens (Patla und Vickers 1997).

Lücken von einer Breite bis zu 170% der Körperlänge von ca. 2,5 mm werden in Einzelfällen überquert, Breiten bis 140% regelmäßig (Abbildung 28). Beim Überklettern der Lücke konnte überraschend geschicktes, zielgerichtetes und ausdauerndes Klettern beobachtet werden. Dank der visuellen Lückenbreitenmessung kann das Verhalten auf mehrere Weisen an die Lückenbreite adaptiert werden. Bei allen überwindbaren Lückenbreiten wurde in der Mehrzahl der Fälle ein Überkletterungsversuch unternommen, bei Lückenbreiten bis zur Körperlänge der Fliege sogar in 80% aller Fälle (Abbildung 28). Um selbst breite Lücken überwinden zu können, wird das Abdomen durch kleine Schritte der Mittel- und Hinterbeine vorgeschoben (Abbildung 32). Obwohl der Körper sich dabei oft vollständig über der Lücke befindet und die Beine weit hinten an der vertikalen Wand anhaften, konnte ein waagerechter Körperwinkel beibehalten werden (Abbildung 32 B), was der Reichweite zugute kommt. Auch können die Vorderbeine noch etwas vorgestreckt werden (Abbildung 32 D), während sie wiederholt die Gegenseite zu ergreifen versuchen. Durch diese Adaptationen kann die horizontale Reichweite von 2,8 mm auf 3,5 mm gesteigert werden, in Einzelfällen sogar auf bis zu 4,3 mm (Abbildung 28). Mit ca. 80% leistet das Vorschieben des Abdomens den größten Beitrag zum Reichweitengewinn, was durch die Repositionierung der Mittel- und Hinterbeine ermöglicht wird (Abbildung 32 C).

Die Motivation zum Klettern besteht genau bis zu der Lückenbreite, die noch überwunden werden kann und nimmt dann stark ab (Abbildung 28). Bei 6,0 mm breiten Lücken wurde nur selten eine Überkletterung versucht, die dann auch später, weiter unten in der Lücke, ohne Aufrichten des Körpers und ohne Vorstrecken der Vorderbeine stattfand (Abbildung 32). Auch wurde der Körper nur wenig vorgestreckt und die Zahl der Beinschläge pro Versuch war gering. Bei viel zu breiten Lücken wurde gar kein Kletterversuch initiiert. Die größten Steigerungen der horizontalen Reichweite wurden durch das kontinuierliche Vorschieben des Abdomens innerhalb der ersten fünf Vorderbeinschläge realisiert, was genau der typischen Zahl von Vorderbeinschlägen bei überwindbaren Lücken entsprach (Abbildung 32 A). Insgesamt garantiert das auf der visuellen Lückenbreitenmessung beruhende Motivationssystem eine ökonomische Steuerung der Kletteranstrengungen.

Da Bein-Über-Kopf-Verhalten praktisch bei jedem Überkletterungsversuch auftritt, nicht aber bei normalem Laufen, war es möglich, daraus ein einfaches und zuverlässiges Kriterium für Kletterinitiationen und damit auch für *Motivation* abzuleiten. Als Kriterium für die Qualität der *Ausführung* des Kletterns wurde der

Überquerungserfolg gewählt. Diesen beiden Maßzahlen erlauben nun eine separate Analyse von Motivation und Ausführung, z. B. kann bei geringem Überquerungserfolg unterschieden werden zwischen „unfähigen“ und „unwilligen“ Fliegen: Fliegen mit Problemen bei der Kletterausführung machen viele Überkletterungsversuche, von denen aber nur wenige erfolgreich sind. Fliegen mit geringer Klettermotivation initiieren Klettern nur selten, gelangen aber bei fast jedem der seltenen Versuche zur anderen Seite.

Die zur Überwindung großer Lücken notwendigen ausgefeilten, zielorientierten und präzise koordinierten Bewegungen werden aus einfacheren Aktionen verschiedener Muskelgruppen zusammengesetzt. Beim Menschen werden solche Koordinationsleistungen vom Kleinhirn und dem supplementär motorischen Areal übernommen (z. B. Ramnani et al. 2001; Debaere et al. 2001); in der Fliege sind diese Funktionen noch nicht lokalisiert. Die *Drosophila*-Neurogenetik stellt hier jedoch die Werkzeuge bereit, um die Umsetzung der visuellen Information in Klettermotivation und letztlich – über eine bisher unbekannte visuo-motorischen Schnittstelle – in die erfolgreiche Kletterausführung zu untersuchen. Das Lückenüberwindungs-Paradigma ist also auch besonders vor dem Hintergrund der in großer Reichhaltigkeit verfügbaren *Drosophila*-Mutanten interessant, da es dank der großen Zahl an Überkletterungen pro Stunde eine zeiteffiziente Mutantendurchmusterung erlaubt. Mittels der hier entwickelten Messverfahren wurden inzwischen schon mehr als 270 Mutanten von R. Strauss und Mitarbeitern auf dem Lückenüberwindungs-Paradigma untersucht (Pick und Strauss 2002; Strauss und Pick 2004), um zeiteffizient nach einem visuo-motorischen Zentrum im Gehirn der Fliege zu suchen (Überquerungswahrscheinlichkeit bei einer Lücke von 3,5 mm: sehend über 80%, blind unter 20%). Diese waren zum größten Teil ursprünglich auf Grund ihrer Defizite im Laufen auf einer horizontalen Fläche isoliert worden (Strauss 2002b). Dank genauer Vermessung der Beinlängen aller Mutanten nach einem ebenfalls im Rahmen dieser Arbeit entwickelten Messverfahren kann ausgeschlossen werden, dass ein schlechtes Abschneiden bei großen Lückenbreiten durch eine geringere Körpergröße begründet ist. Die Ergebnisse decken das ganze Spektrum der möglichen Kletterleistungen ab, von normalem Verhalten bis hin zum vollständigen Ausfall. Es konnten inzwischen spezifische Mutanten sowohl für Motivation als auch für Ausführung isoliert werden. So hatten alle fünf bekannten Protocerebralbrücken-Mutanten Schwierigkeiten mit der Kletterausführung bei größeren Lücken. Das lässt auf eine wichtige Funktion der gesamten Protocerebralbrücke bei der Kletterausführung schließen. Die im Wesentlichen für ihre Funktion im olfaktorischen Lernen bekannten Pilzkörper hingegen scheinen nicht an der *Kletterausführung* beteiligt zu sein, aber an der *Klettermotivation*. Denn selbst große Lückenbreiten werden von Fliegen mit Defiziten in den Pilzkörpern bewältigt. Das schlechte Abschneiden von Fliegen mit vollständig ablatierten Pilzkörpern eher bei kleinen, als bei großen Lücken lässt hingegen deren Wichtigkeit für eine normale Klettermotivation erkennen.

Neben der visuellen Lückenbreitenmessung und den dadurch ausgelösten Verhaltensadaptation an der Lücke konnte mit der „Lückenboden-Reaktion“ noch eine weitere visuell ausgelöste Verhaltensadaptation erstmalig beschrieben werden: Fliegen stimmen ihre Beinzugstrajektorien auf den absehbaren Kontakt mit einem den Weg versperrenden Objekt ab (Abbildung 34).

4.3.1 Vergleich des Kletterverhaltens von Taufliege und Stabheuschrecke

Die hier vorgestellte Arbeit zum Lückenüberwindungs-Paradigma wurde inspiriert durch Untersuchungen zum Lückenüberkletterungsverhalten bei Stabheuschrecken von Bläsing und Cruse (Blaesing und Cruse 2004a, b). Der Vergleich der Ergebnisse zwischen Stabheuschrecke und Taufliege zeigt einige Gegensätze und viele Parallelen.

Der offensichtlichste technische Unterschied beim Vergleich der Experimente liegt im Aufbau der Lücke. Während hier zwei sich gegenüberstehende „Klippen“ als Kantenform gewählt wurden, entfielen die vertikalen Wände beim Stabheuschrecken-Versuchsaufbau, so dass sich zwei „Sprungbretter“ gegenüberstanden. Das ermöglichte nur der Taufliege ein Abstützen an der vertikalen Wand. Bei den Details der Kletterausführung sind also nicht alle Ergebnisse vergleichbar. Auch das oft beobachtete Hinabklettern in die Lücke erfordert die vertikale Wand. Die Stabheuschrecken-Situation wird am genauesten nachgestellt in der Versuchsanordnung mit isolierter Präsentation nur der Oberseite der Gegenseite (Abbildung 30 i), zumindest was die Ansicht der gegenüberliegenden Seite betrifft. Da die Wahrscheinlichkeit für Kletterinitiationen bei diesem Aufbau von normal 60% bei 3,5 mm breiten Lücken auf die Hälfte abfällt, scheint der verwendete Aufbau retrospektiv als eine glückliche Wahl, da die interessanten Kletterinitiationen dort doppelt so häufig waren.

Ein weiterer auffälliger Unterschied ist die Größe und die Geschwindigkeit des Versuchstieres. Aufnahmen der Taufliege erfordern Hochgeschwindigkeitskameras mit mindestens 200 Hz, um die Details der Kinematik erfassen zu können. Bei manchen feinen Details der Beinbewegungen wären sogar Frequenzen bis ca. 1000 Hz hilfreich. Auch müssen stark vergrößernde Linsensysteme gewählt werden. Bei der Stabheuschrecke sind hier die technischen Anforderungen erfreulich niedrig. Auch kann dank der größeren Tiefenschärfe ein einfacher Spiegel für die Ansicht senkrecht zur Kamerablickrichtung verwendet werden. Aufwendiges Synchronisieren zweier Hochgeschwindigkeitskameras entfällt. Der Vorteil der Agilität und Geschwindigkeit der Taufliege liegt bei der enorm effizienten Datenaufnahme. Mehrere hundert Anläufe können an einem Tag aufgenommen werden. Die langwierige Auswertung unterscheidet sich natürlich wenig.

Analog zum Ausbleiben eines Abbremsens vor dem Hineintreten in die Lücke trotz vorhandener visueller Information führt bei der Stabheuschrecke ein ausbleibender Kontakt der Antenne mit dem Boden an der Lücke nicht zu einem Stopp-Signal. Auch sie setzt die Vorwärtsgeschwindigkeit erst auf Null, nachdem die Vorderbeine in die Lücke getreten sind. An der Lücke tritt bei beiden Spezies im Vergleich zum Laufen besonders zu breiten Lücken hin vermehrt der zusätzliche Schrittypus „kurze Schritte“ auf, also kleine Korrekturschritte. Zu breiten Lücken hin nimmt die Zahl der kurzen Schritte zu, besonders der Mittel- und Hinterbeine. Diese dienen zur Unterstützung der Suchbewegungen durch Anpassen der Körperposition. Auch gibt es bei breiteren Lücken abwechslungsreicheres Verhalten mit mehr Verhaltenselementen. Die Verhaltens-Anpassungen geschehen meistens während der Suchphase der Vorderbeine (und der Antennen bei den Stabheuschrecken). Das erfolglose Suchen der Vorderbeine drückt eine operante (erfolgsorientierte Versuch-und-Irrtum) Strategie beim Überklettern aus. Es gibt ein Arbeitsgedächtnis, das die Information zwischenspeichert, dass

sich Klettern lohnt („Point of no Return“, Blaesing und Cruse 2004b). Anders als bei der Taufliede wird dieses Arbeitsgedächtnis aber nicht durch visuelle, sondern durch taktile Informationen befüllt. Damit ist die gewonnene Information noch zuverlässiger, und führt nicht nur häufig, sondern immer zum Überklettern. Blinde Stabheuschrecken (mit übermalten Augen) klettern genauso erfolgreich wie sehende. Anders als bei Tauflieden ist also für Stabheuschrecken das Sehen nicht notwendig, um die gegenüberliegende Seite zu detektieren. Auch wird die Lückenbreite nicht visuell geschätzt. Das liegt nicht daran, dass sich Stabheuschrecken nicht visuell orientieren können: Sie zeigen sehr wohl Orientierungsverhalten auf bestimmte visuelle Stimuli hin (Frantsevich und Frantsevich 1996). Sobald die gegenüberliegende Seite einmal mit einem Vorderbein berührt wurde, gelingt beiden das Überqueren immer. Eine seltene Ausnahme bei der Taufliede ist ein Absturz während des Kletterns. Sobald ein Vorderbein Halt auf der neuen Seite gefunden hat, folgt das andere. Bei beiden Arten wird die meiste Zeit damit verbracht, die Vorderbeine auf die andere Seite zu setzen. Nur bei Stabheuschrecken an breiten Lücken gibt es ein gleichzeitiges Suchen von Mittelbeinen und Vorderbeinen. Bei Tauflieden suchen nur die Vorderbeine. Die Hinterbeine machen bei beiden Spezies keine erfolglosen Suchbewegungen über der Lücke, sondern werden zielstrebig übergesetzt.

Für einige Beobachtungen bei der Stabheuschrecke wurde keine direkte Entsprechung bei der Taufliede gefunden: Bei der Stabheuschrecke gibt es zwei weitere Typen von kurzen Schritten: Beim „Levator Reflex“ wird nach Hinderniskontakt von Tarsus oder unterer Tibia das Bein angehoben und wieder abgesetzt (Dean und Wendler 1982). Weiter gibt es den „Treading on Tarsus Reflex“, der durch das Absetzen eines Beines auf einem anderen ausgelöst wird und der ein erneutes Anheben des gerade abgesetzten Beines herbeiführt (Graham 1979; Schmitz und Hassfeld 1989).

Bei der Stabheuschrecke werden Vorderbein-Suchbewegungen beim ersten Antennenkontakt mit der neuen Seite abgebrochen und das Vorderbein wird nicht auf die neue Seite sondern zurück auf die alte Seite gesetzt. Auch nimmt bei drei statt zwei Schrittweiten breiten Lücken die Dauer der Vorderbein-Suchphase um den Faktor zehn zu, die der anderen Phasen nur um den Faktor drei. Auf der neuen Seite werden auch von den Vorderbeinen kurze Schritte gemacht, vermutlich um besseren Kontakt mit dem Substrat herzustellen. Die Antennen haben 5-10 mm mehr Reichweite als die Vorderbeine, was ein Vorausplanen in diesem Bereich ermöglicht. Die Tiere brauchen so nur in lohnenden Fällen die wenig stabilen Körperpositionen einzunehmen, die ein weites Ausgreifen ermöglichen.

4.4 Roboter

4.4.1 Funktionsgerechte Beinzugstrajektorien für mehr Mobilität

Die im Trittstein-Paradigma beobachteten beinpaar-spezifischen Beinzugstrajektorien (Abbildung 13) bieten einige Vorteile im Vergleich zu den sonst oft (und bisher auch für Tarry II; Frik et al. 1999) für Schreitroboter eingesetzten gleichen Beinzugstrajektorien für alle Beinpaare. Während ihrer Bewegungen durchtasten die Vorderbeine ein großes Volumen vor der Fliege. Das erleichtert das Detektieren und Übersteigen von Hindernissen. Die hoch ausgreifenden

Bewegungen vermeiden also unnötige Laufstörungen durch Anstoßen des Körpers. Die flacheren Trajektorien der Mittel- und Hinterbeine ermöglichen ein ökonomisches Vorankommen. So können also im Prinzip durch Berücksichtigung der – je nach Lage am Körper - verschiedenen Anforderungen an jedes Beinpaar beim Laufen durch individuell zugeschnittene Beintrajektorien gleichzeitig Ökonomie und Mobilität verbessert werden.

Solche biologisch inspirierten, für vordere Beine hohen und hintere Beine flachen Trajektorien wurden auf dem Roboter implementiert und der Energieverbrauch pro Strecke mit Standard-Robotertrajektorien verglichen. Der Energieverbrauch für eine vorgegebene Strecke wird durch die Verwendung der biologisch inspirierten, spezialisierten Trajektorien im Vergleich zu für alle Beine gleichmäßig hohen Trajektorien um 14% gesenkt. Fliegenartige Trajektorien erlauben also nicht nur effizienteres Überklettern von Hindernissen, sondern sparen auch noch Energie.

4.4.2 Energetische Schrittlängenoptimierung

Die Untersuchung der Laufdefizite von Strukturmutanten der Protocerebralbrücke ergab Hinweise auf Optimierungsstrategien des Laufens, die bei allen fünf Mutanten nicht mehr funktionieren. Sie laufen langsamer, weil sie die Schrittlänge nicht mit der Schrittfrequenz erhöhen können (Strauss 1997; Übersicht: Strauss 2002a). Mit dem Roboter konnte nun überprüft werden, ob und ggf. wieviel Energie pro Strecke sich durch die Verwendung einer den wildtypischen Fliegen nachempfundenen Schrittlängen-Schrittfrequenz-Kombination bei einer bestimmten Geschwindigkeit sparen lässt. Bei gleicher Geschwindigkeit wurden also einmal relativ große Schritte verwendet, das andere Schrittmuster wurde den kurzen schnelleren Schritten der Strukturmutanten der Protocerebralbrücke nachempfunden. Die Leistungsaufnahme des Roboters für eine vorgegebene Strecke wurde durch die Verwendung von schnellen (nob) statt großen (WTB) Schritten bei gleicher Geschwindigkeit um 9% erhöht. Ein nob-artig schreitender Roboter braucht 9% mehr Energie als ein Roboter mit wildtypischen Beintrajektorien, allein weil mit wenigen, großen Schritten effizienter eine bestimmte Geschwindigkeit erreicht werden kann, als mit vielen kleinen Schritten. Übrigens sind ursprünglichere Insekten als *Drosophila melanogaster*, wie z. B. Stabheuschrecken, nicht dazu in der Lage, mit der Schrittfrequenz auch die Schrittlänge zu erhöhen (Übersicht: Graham 1985).

4.4.3 Visuelle Fernorientierungskontrolle des Laufroboters

Auf dem hexapoden Schreitroboter konnte eine neue, fliegen-inspirierte Modellierung der visuellen Orientierung im Laufen erprobt werden, die sich auf einem fahrenden Roboter bereits bewährt hatte (Mronz 2004; Mronz und Strauss eingereicht). Auf dem Schreitroboter konnte insbesondere qualitativ getestet werden, ob durch die Bewegungsmechanik des sechsbeinigen Laufens mit periodischen Schwankungen in allen Raumrichtungen das Funktionieren des Modells beeinträchtigt wird. Dazu war der Roboter mit einer digitalen Videokamera mit Fischaugenobjektiv und mit Vorderbeintastern ausgestattet worden, die bei Kontakt einen Anprallreflex auslösten. Analog zu den Experimenten an der Fliege wurden die Orientierungsexperimente mit dem Schreitroboter in einer maßstäblich vergrößerten Laufarena durchgeführt worden. Gemäß dem Orientierungsmodell wurde die Bildbewegung mit Gewichten abhängig von der Position

und der Richtung auf dem Auge versehen und kompartimentweise integriert. Wurde der Schwellwert überschritten, so ging der Roboter vom geraden Lauf in den Kurvenlauf über, indem die Gangparameter geändert wurden. Der Anprallreflex leitete bei Kontakt mit dem Rand der Laufarena eine Rückwärtsdrehung ein.

Als besondere Schwierigkeit für die visuelle Steuerung eines Schreitroboters durch Parallaxe muss die Mechanik des auch von *Drosophila melanogaster* verwendeten tripodenganges gesehen werden. Statt die Kamera auf einer geraden Linie vorwärts zu bewegen, werden zusätzliche Rotationen und Translationen erzeugt, die das Bild verwischen aber keine zusätzliche Information über die Entfernung der Objekte tragen. Es ist also eine wichtige Voraussetzung für die Gültigkeit einer Modellierung der visuellen Orientierung laufender *Drosophila melanogaster* Fliegen, dass es auch unter diesen erschwerten Bedingungen des zumeist tripodengangs noch robust funktioniert. Trotz dieser naturnahen zusätzlichen Schwierigkeit konnten die folgenden Beobachtungen an der Fliege *Drosophila* im Orientierungsverhalten des Roboters reproduziert werden: Der Roboter zeigte sowohl Objektwahl nach Nähe als auch Wiederwahlvermeidung soeben verlassener Objekte. Ebenso traten auch diskrete Kurskorrekturen zwischen geraden Wegstrecken auf. Übereinstimmung wurde auch bei der Reihenfolge der Anläufe verschiedener Objekte gefunden. Der Anprallreflex bewahrte ihn schließlich zuverlässig vor Beschädigungen und stellte sicher, dass nach einem erfolgreichen Anlauf eine Neuorientierung eingeleitet wurde. Insgesamt ließ sich also qualitativ bestätigen, dass das Orientierungsmodell von M. Mronz auch unter den erschwerten Bedingungen, die beim tripodengang natürlicherweise auftreten, zuverlässig funktioniert. Damit ist der modifizierte Tarry II der erste hexapode Schreitroboter, der durch visuelle Fernorientierung autonom gesteuert werden kann.

4.5 Ausblicke

4.5.1 Identifikation und Analyse der beteiligten Gehirngebiete und neuronaler Übertragungswege

Die vorliegende quantitative Analyse des wildtypischen Kletterverhaltens erlaubt nun im Zusammenspiel mit den modernen Methoden der *Drosophila*-Neurogenetik die detaillierte Untersuchung der zugrunde liegenden neuronalen Mechanismen und Strukturen. Erste Erfolge belegen die Nützlichkeit des Lückenüberwindungs-Paradigmas und der quantitativen wildtypischen Vergleichsdaten bei dieser Analyse. So konnte die Beteiligung der Protocerebralbrücke und weiterer Teilgebiete des Zentralkomplexes an der Kletterausführung und die der Pilzkörper des Fliegenhirns an der Steuerung der Klettermotivation inzwischen nachgewiesen werden.

4.5.2 Flexible Robotersteuereinheit für schwieriges Gelände

Auf dem Trittstein-Paradigma konnten ausgeklügelte und fehlertolerante Bein- zugstrajektorien beobachtet werden, die weitgehend ohne visuelle Kontrolle erzeugt werden und auf einer reichen Mechanosensorik beruhen. *Drosophila melanogaster* versucht nicht grundsätzlich, die Beine auf den Trittsteinen zu platzieren. Stattdessen haften sich die Beine oft an den verschiedensten Oberflächen an. Solch flexible Haftorgane würden sicherlich auch einem Laufroboter bei

der Überwindung schwierigen Geländes zu gute kommen. Durch die taktile Steuerung könnten Verrechnungen dezentral mit niedrigem Aufwand ausgeführt werden. Eine entscheidende Rolle bei der effizienten Fortbewegung auf schwierigem Gelände spielt die Beincoordination, die von einer Steuereinheit durchgeführt wird. Die geringe Zahl von nur 1,4 im Mittel gleichzeitig vorschwingender Beine beim Laufen über das Trittstein-Paradigma zeigt, dass in schwierigem Gelände die Gangart deutlich von der tripodalen Koordination abweicht. Die Auswahl derjenigen Beine, die als nächstes in Schwingphase gehen können, ist eine wichtige und schwierige Aufgabe für das System. Hier könnte eine z. B. flexibel nach den an der Stabheuschrecke gefundenen Koordinationsmechanismen (Cruse 1990) agierende Steuereinheit gleichzeitig Stabilität und Geschwindigkeit optimieren. Bläsing und Cruse (Bläsing und Cruse 2004a, b) beobachteten in schwierigem Gelände einige Abweichungen von diesen Koordinationsmechanismen und hatten eine diesbezüglichen Verfeinerung der Steuereinheit in Angriff genommen. Eine Robotersimulation bietet sich als eine Material schonende Möglichkeit an, um solch eine Steuereinheit weiterzuentwickeln. Es bleibt weiterhin ein spannendes Projekt, sich der Flexibilität und Robustheit des Laufens des biologischen Vorbildes durch eine flexiblere Steuereinheit für die Beincoordination, mehr Mechanosensorik, die Weitergabe von Beinplatzierungsinformationen an nachfolgende Beine und verbesserte Anhaftorgane weiter anzunähern.

Zusammenfassung

Im Rahmen dieser Arbeit wurden visuelle Einflüsse auf die Beinplatzierung beim Laufen und auf das Kletterverhalten der Fliege *Drosophila melanogaster* analysiert. Während sich die Beinplatzierung als vorwiegend taktil gesteuert herausstellte, ist das Klettern sowohl bezüglich der Entscheidung zur Durchführung (Motivationssteuerung) als auch bezüglich der Ausführung selbst unter präziser visueller Kontrolle. Für die Untersuchungen wurde ein Lücken-Überwindungsparadigma entwickelt und die Kinematik des Kletterns über verschieden breite Lücken mit einer eigens entwickelten 3D-Hochgeschwindigkeits-Videoanlage erstmals quantitativ beschrieben. Drei wesentliche Verhaltensanpassungen sorgen dafür, dass die Fliegen die maximal mögliche Spannbreite ihrer Beine voll ausnützen und Lücken von bis zu 170% der eigenen Körperlänge überqueren können. Das Kletterverhalten wird abhängig von der Lückenbreite initiiert und sinnlose Versuche an unüberwindbar breiten Lücken vermieden. Die visuelle Lückenbreitenmessung wurde analysiert; sie beruht auf der Auswertung von Bewegungsparallaxe beim Anlauf. Einige Erkenntnisse aus der Laufforschung an Fliegen wurden auf einem im Rahmen dieser Arbeit modifizierten hexapoden Laufroboter umgesetzt und die Verbesserungen quantifiziert.

Beinartikulationsanpassungen beim Laufen auf schwierigem Gelände:

Das Verhalten flugunfähig gemachter Fliegen beim Überqueren einer linearen Anordnung von Trittsteinen wurde mit einer Hochgeschwindigkeitsvideoanlage analysiert, wobei durch unterschiedliche Augenübermalungen und Landmarkenbedingungen die Rolle visueller und taktiler sensorischer Sinneseingänge bei der Platzierung der Beine auf strukturiertem Untergrund untersucht wurden.

Eine visuelle Beinplatzierung ist nach den vorliegenden Ergebnissen unwahrscheinlich, da weder die Laufgeschwindigkeit noch die Schritteffizienz abnimmt, wenn die Sicht auf die Beine und den unmittelbaren Vordergrund durch eine Augenübermalung versperrt ist. Insgesamt erschien bei der Fortbewegung im unwegsamen Gelände die Sorgfalt der Fliegen bei der Platzierung ihrer Beine überraschend gering. Trotz häufiger Fehlritte einzelner Beine ist die Stabilität der Fliege jedoch kaum je gefährdet. Robustes Laufen wird durch eine Kombination verschiedener Mechanismen erreicht: Die Beine werden – anders als in der Ebene – vorwiegend im Wellengang oder tetrapod und nur noch in kurzen Episoden tripod koordiniert; die mittlere Zahl am Boden stehender Beine ist von 3 auf 4,6 erhöht. Eine deutliche Zunahme der Schritteffizienz der Hinterbeine im Vergleich zu den Vorderbeinen legt eine neuronale Weitergabe von Beinplatzierungsinformationen nahe. In 3D-Hochgeschwindigkeitsvideoaufnahmen ließen sich für jedes Beinpaar eigene, ausgeklügelte Beinzugstrajektorien beobachten. Die weit ausgreifenden Vorderbeintrajektorien reichen bis auf Augenhöhe und explorieren so einen großen Raum vor der Fliege, was die Detektion von Beinaufstandpunkten und das Übersteigen von Hindernissen erleichtert. Die flacheren Mittel- und Hinterbeintrajektorien ermöglichen ein ökonomisches Vorankommen. Auch bei der Auswahl der Beinkontaktpunkte am Trittstein sind die Fliegen nicht sehr wählerisch: Dank der Flexibilität des dualen Anhaftsystems aus Klauen und Pulvillen können sich die vielseitigen Beinendglieder am nächstbesten angestrichelten Objekt befestigen. So haften sich die Vorderbeine beispielsweise zu 61% an der vertikalen Wand an, anstatt oben auf dem Tritt zu stehen.

Visuelle Einflüsse durch eine attraktive Landmarke: Im Trittstein-Paradigma zeigte sich, dass die Laufgeschwindigkeit durch die Präsentation einer Landmarke um 13% erhöht wird. Speziell die Schrittlänge langsamer Schritte wird durch diese Fernorientierung um 5-10% vergrößert, wie Messungen auf einem glatten Laufsteg ergaben. Die binokularen Bereiche beider Augenhälften tragen in etwa additiv zur Schrittlängenvergrößerung bei: übermalt man beide, entfällt der Effekt; übermalt man einen, halbiert er sich. Der binokulare Bereich ist also notwendig, um die Schrittlängenerhöhung normalsichtiger Fliegen bei Präsentation einer Landmarke zu erzielen. Er ist jedoch nicht hinreichend: Im Trittstein-Paradigma blieb die durch die Landmarke verursachte Geschwindigkeitserhöhung bei normalsichtigen Fliegen bei abgedeckter unterer Augenhemisphäre aus, obwohl der binokulare Bereich der Augen freigelassen wurde. Insgesamt konnte somit der Effekt einer Landmarke auf das Laufen und die Beteiligung des binokularen Bereiches daran erstmals direkt nachgewiesen werden.

Weitere visuelle Einflüsse: In einer Laufarena ohne Landmarken erreichen vollständig blinde Fliegen im Trittstein-Paradigma das Geschwindigkeitsniveau normalsichtiger Fliegen nicht. Sie laufen auch langsamer als Fliegen mit einer die Sicht auf die Bein verdeckenden Augenübermalung, die den binokularen Bereich der Augen freilässt. Unabhängig von der Präsentation einer Landmarke gibt es also einen weiteren visuellen Effekt auf die Geschwindigkeit.

Lückenüberwindungs-Paradigma: Im Lückenüberwindungs-Paradigma wurden flugunfähig gemachte Fliegen mit Lücken unterschiedlicher Breite konfrontiert. Die geschickten Klettermanöver an der Lücke wurden von der Seite und von oben mit Hochgeschwindigkeitskameras aufgezeichnet. Lücken von einer Breite bis zu 170% der Körperlänge von 2,5 mm werden in Einzelfällen überquert, Breiten bis 140% regelmäßig. Beim Überklettern der Lücke konnte überraschend geschicktes, zielgerichtetes und ausdauerndes Klettern beobachtet werden.

Visuelle Lückenbreitenmessung: Die Lückenbreitenmessung erfolgt bei *Drosophila melanogaster* visuell, wie der Vergleich von sehenden und blinden Fliegen zeigt. Die ins Bewegungssehsystem einspeisenden Photorezeptoren R1-R6 sind dabei notwendig und hinreichend. Mutante Fliegen, die nur mit den Retinulazellen R7 und R8 sehen können, unterschieden sich in ihrem Verhalten nicht von vollständig blinden Fliegen. Vergenz, binokulare Disparität sowie spezielle Kopfbewegungen zur Erzeugung parallaktischer Entfernungsinformation („Peering“ oder „Bobbing“) sind bei der Lückenbreitenmessung entbehrlich. Zur Entfernungsmessung verwendet die Fliege die durch ihre Eigenbewegung beim Anlauf erzeugte Bildbewegungsinformation.

Steuerung der Motivation zum Klettern: Die Bereitschaft zu Klettern ist genau bis zu der Lückenbreite hoch, die noch überwunden werden kann; darüber hinaus nimmt sie stark ab. Um die breitest-möglichen Lücken noch überwinden zu können, wird das Abdomen durch kleine Schritte der Mittel- und Hinterbeine vorgeschoben. Auch können die Vorderbeine noch etwas vorgestreckt werden, während sie wiederholt die Gegenseite zu ergreifen versuchen. Durch diese Verhaltensanpassungen kann die horizontale Reichweite von 2,8 mm auf 3,5 mm gesteigert werden, in Einzelfällen sogar auf bis zu 4,3 mm. Mit ca. 80% leistet

das Verschieben des Abdomens den größten Beitrag zum Reichweitengewinn. Bei 6,0 mm breiten Lücken wird nur selten eine Überkletterung versucht, die dann auch messbar weniger motiviert, weil später, weiter unten in der Lücke, ohne Aufrichten des Körpers und ohne Vorstrecken der Vorderbeine stattfindet. Auch wird der Körper nur wenig vorgestreckt und die Zahl der Beinschläge pro Versuch bleibt gering. Bei viel zu breiten Lücken wird erst gar kein Kletterversuch initiiert. Insgesamt garantiert das auf der visuellen Lückenbreitenmessung beruhende Motivationssystem eine ökonomische Steuerung der Kletteranstrengungen.

Übertragung auf die Robotik: a) *Beinzugstrajektorien:* Um Aspekte der erstaunlichen Lauf- und Kletterleistungen der Fliege *Drosophila melanogaster* für die Robotik nutzbar zu machen und biologische Fragestellungen per Hardware-Simulation zu untersuchen, wurde im Rahmen dieser Doktorarbeit ein Schreitroboter modifiziert nachgebaut. Biologisch inspirierte Beinzugstrajektorien mit hohen Vorderbeinschlägen und flachen Hinterbeinschlägen wurden zur Mobilitätsverbesserung auf dem Roboter implementiert und energetisch mit für alle Beinpaare gleich hohen Standard-Robotertrajektorien verglichen. Der Energieverbrauch für eine vorgegebene Strecke wird im Vergleich zu gleichmäßig hohen Trajektorien um 14% gesenkt. Fliegenartige Trajektorien erlauben also nicht nur effizienteres Überklettern von Hindernissen, sondern sparen auch noch Energie. b) *Schrittlängenoptimierung:* Im Gegensatz zu primitiveren Insekten ist *Drosophila melanogaster* in der Lage, mit der Schrittfrequenz auch die Schrittlänge zu erhöhen. Diese Laufoptimierungsstrategie wurde auf den Roboter übertragen und bei gleicher Geschwindigkeit normale und optimierte (längere und gleichzeitig langsamere) Schritte energetisch verglichen. Ohne die fliegenartige Schrittlängen-Schrittfrequenz-Kombination braucht der Roboter 9% mehr Energie.

Autonome Fernorientierung des hexapoden Roboters: Durch die Ausstattung des Roboters mit einem Kameraauge und „Mechanosensorik“ konnte das Funktionieren eines kybernetisches Modells der Fernorientierung von *Drosophila melanogaster* von Mronz und Strauss (eingereicht) auf dem Schreitroboter bestätigt werden, das bis dahin nur an einem Radroboter validiert worden war. Der Übergang zum Laufroboter ist in sofern kritisch, als durch die Laufmechanik des tripodalen Ganges zusätzliche Rotationen und Translationen des Kameraauges erzeugt werden, die zu Bildbewegungen führen, aber keine Information über den Abstand der umgebenden Objekte enthalten. Für *Drosophila melanogaster* ist jedoch bekannt (und im Fernorientierungsmodell implementiert), dass sie sich im Wesentlichen genau auf Bewegungsparallaxe verlässt, um Objekte unterschiedlichen Abstandes zu bewerten. Hätte das kybernetische Modell auf einem Schreitroboter mit tripodalem Gang versagt, hätte man ernstlich zweifeln müssen, ob sich die in der Ebene meist in tripodaler Beincoordination laufende *Drosophila melanogaster* auf diese Weise orientiert. Trotz der naturnahen zusätzlichen Bildverwackelungen zeigte der Roboter jedoch alle Aspekte des Fernorientierungsverhaltens der Tauflye: Objektwahl nach Nähe, Wiederwahlvermeidung soeben verlassener Objekte, diskrete Kurskorrekturen zwischen geraden Wegstrecken und die typische Reihenfolge der Anläufe verschiedener Objekte. Somit hat das Fernorientierungsmodell diesen Praxistest bestanden und ist tatsächlich auf den tripodalen Gang anwendbar. Der hier modifizierte Tarry II ist damit der erste hexapode Schreitroboter, der mittels visueller Fernorientierung autonom navigiert.

Summary

This work started out to analyze visual influences on leg placement and on the climbing behavior of the fly *Drosophila melanogaster*. Whereas leg placement turned out to be predominantly under tactile control, climbing is indeed under tight visual control both with regard to the decision to initiate the behavior (motivational control) as well as with regard to the execution of climbing. A gap-crossing paradigm has been developed to facilitate a detailed study and the kinematics of climbing over gaps of various widths has been quantified using a 3D high-speed video analysis system developed for this purpose. Three major behavioral adaptations help the fly to exploit fully the limits of its leg span in order to overcome gaps of up to 170% of its own body length. Climbing is initiated dependent on gap width. Vain attempts to overcome insurmountably broad gaps are avoided. Analysis showed that the fly uses parallax motion generated during the approach to estimate the width of a gap. Some of the results of the research on the fly's walking behavior have been implemented in a modified hexapod walking robot, and the improvements have been quantified.

Adaptations of leg articulation during walking to rough terrain: Walking behavior of flight-disabled flies has been studied with a high-speed video analysis system while the flies walked over a linear array of stepping stones. Variation of the gap width, different partial occlusions of the eyes with light-tight paint and the presence or absence of a landmark helped to disentangle the influences of tactile and visual inputs on leg placement.

Visual influences on leg placement turned out to be minute to non-existent. Neither the walking speed nor the stepping efficiency suffered from eye occlusions preventing sight on the fore legs and the immediate foreground. The accuracy of leg placement on the stepping stones turned out to be surprisingly low. But despite the frequent false steps of individual legs, the overall stability of the fly was hardly ever affected. Robust walking is achieved by a combination of different adaptations. Different from walking on a smooth surface, legs are being coordinated predominantly in wave gait or tetrapod gait whereas episodes of walking in tripod coordination are rare. The average number of legs simultaneously establishing ground contact is raised from about 3 to 4.6 legs. Compared to the front legs, enhanced stepping efficiency of hind legs suggests neuronal conveyance of placement information. High-speed video analysis revealed sophisticated and specialized trajectories for each pair of legs. Far-reaching front leg trajectories explore a large volume in front of the fly which reaches eye height. This front-leg behavior facilitates both detection of attachment points and surmounting of obstacles. The comparatively flatter middle and hind leg trajectories foster an energy-efficient going. Flies aren't picky when it comes to choosing a contact point at the stepping stones. Due to the flexibility of the dual attachment system of claws and pulvilli, the flexible tarsi can attach to almost any touched object. Front legs, for instance, attached in 61% of all observations to the side surface instead of the top surface of a tread.

Visual influences of attractive landmarks: Walking speed in the stepping-stone paradigm is increased by 13% if an attractive landmark is presented to the fly. Particularly the step length of slow steps is enhanced by the distant target by 5-10%, as measurements with flies walking on a smooth uninterrupted bar

revealed. The binocular range of both eyes contributes about additively to the enhancement of step length. The enhancing effect disappears when both binocular regions are occluded with light-tight paint. The enhancing effect is bisected when only one of the two regions is occluded. Consequently the binocular range is necessary in order to enhance the step length of normal-sighted flies in the presence of an attractive landmark. It is, however, not sufficient. The enhancement of walking speed by an attractive landmark failed to appear in the stepping-stone paradigm in flies with occluded lower eye region, but intact binocular range. Taken together, the step-length enhancing effect of an attractive landmark and the involvement of the binocular range have been proven directly for the first time.

Additional visual influences: On the stepping-stone paradigm entirely blind flies are unable to reach the walking speed of normally sighted flies in a walking arena devoid of landmarks. They also walk more slowly than flies with partial eye occlusions, which prevent seeing the front legs and the immediate foreground but leave the binocular range intact. Apart from the influence of explicit attractive landmarks an additional general visual influence of vision on walking speed exists.

Gap-crossing paradigm: In the newly developed gap-crossing paradigm, flight-disabled flies were confronted with gaps of variable width in their way. The dexterous climbing maneuvers were analyzed from the side and from above using a 3D high-speed video analysis system. Gaps of 170% the width of a fly's body length are overcome at maximum and gaps of 140% width routinely. Dexterous, target-oriented and persevering climbing could be observed.

Visual gap-size estimation: Estimation of the gap size in *Drosophila melanogaster* is a visual process, as the comparison of seeing and blind flies reveals. The photoreceptors R1-R6, which feed into the motion detection system of the fly, are necessary and sufficient for gap width estimation. Mutant flies left solely with an intact color vision system comprising retinula cells R7 and R8, do not behave any better than entirely blind flies. Vergence, binocular disparity and special head movements appropriate to generate parallax motion (peering or bobbing) are dispensable for proper gap-width estimation. Instead, flies used the parallax motion generated en route to size the gap.

Control of the motivation to climb: The motivation to initiate climbing is high just up to the gap width, which is just about surmountable. It sharply decays for broader gaps. In order to overcome even the broadest surmountable gaps the abdomen is shifted towards the edge by small middle and hind leg steps. In addition the front legs are further stretched while iteratively trying to reach the opposite edge. By these behavioral adaptations the horizontal reach can be extended from 2.8 mm to 3.5 mm. But in rare cases 4.3 mm wide gaps have been surmounted. With about 80% contribution the forward shift of the abdomen towards the edge produces the largest gain in reach. At 6.0 mm wide gaps climbing is rarely initiated. The remaining rare attempts are significantly less motivated, since occurring later, at positions further down in the gap, without significant righting of the body and without extension of the front legs. In addition the number of leg-over-head-stroke remains low. At even broader gaps

climbing is not initiated at all. In summary, the visual estimation of gap widths grants an economical control of the costly climbing efforts.

Application to robotics: a) *Leg trajectories:* In order to make use of the stunning walking and climbing abilities of the fruit fly *Drosophila melanogaster* for robotics and in order to analyze biological questions via hardware simulation, a six-legged walking robot has been built as a modified copy of TARRY II. Biologically inspired leg trajectories with high-reaching front-leg strokes, but flat hind-leg strokes have been implemented in the robot and compared with regard to energy efficiency to standard, equally high trajectories for all legs. Energy consumption for a given path length has been lowered by 14%. Fly-like leg trajectories not only foster efficient surmounting of obstacles, but they are also more energy efficient. b) *Optimization of step length:* Contrary to more primitive insects *Drosophila melanogaster* is capable of increasing its step length concomitantly with stepping frequency. This optimization strategy has been implemented in the robot. Normal and optimized stepping have been compared at the same walking speed with regard to energy consumption. The fly-inspired adaptation saves 9% on energy.

Autonomous far orientation of the hexapod robot: By implementing a camera eye and some „mechanosensation“ on the six-legged robot the applicability of a cybernetic model for far orientation in walking *Drosophila melanogaster* by Mronz and Strauss (submitted) has been validated. Previously, the model has been validated solely on a smoothly driving wheeled robot. The transition to a walking robot is critical, since the walking mechanics of the tripod gait produces strong additional rotational and translational movements, which carry, however, no additional information on the distance to objects. *Drosophila melanogaster* is known, however, to rely exactly on that parallax motion when it comes to judging the distance to objects. If the cybernetic model would have failed on the walking robot, serious doubt would have been cast on the question, whether *Drosophila melanogaster* makes use of this mechanism. But despite of the “natural” additional camera shake, the robot showed all the aspects of far orientation known from the fly. Those are object choice depending on proximity, avoidance of re-choices of previously visited objects, discrete course corrections between straight elements of path, and the fly-typical order of visits to objects in given arrangements. The model of the far orientation of the walking fly has consequently passed the practical test and is applicable to robots walking in the efficient tripod coordination. The modified Tarry II robot of this work is the first hexapod walking robot, which can autonomously navigate.

Literaturverzeichnis

- Adams, M. D., Celniker, S. E., Holt, R. A., Evans, C. A., Gocayne, J. D., Amanatides, P. G., Scherer, S. E., Li, P. W., Hoskins, R. A., Galle, R. F. et al.** (2000). The genome sequence of *Drosophila melanogaster*. *Science* **287**, 2185-2195.
- Amendt, O.** (1995). Steuerung eines insektenartigen Schreitroboters Fortschritt-Berichte VDI Reihe 8 Nr. 483, Dissertation, Universität - GH Duisburg. Düsseldorf: VDI-Verlag.
- Amendt, O. und Frik, M.** (1995). Neuronale Steuerung einer sechsbeinigen Gehmaschine. *at - Automatisierungstechnik* **45**, 570 - 574.
- Armstrong, J. D. und Kaiser, K.** (1997). The Study of *Drosophila* Brain Development. In: L. M. Houdebine (Hrsg.) Transgenic animals - generation and use: Harwood Academic Publishers.
- Ayers, J., Davis, J. L. und Rudolph, A.** (2002). Toward the development of agile and mission-capable legged robots, Neurotechnology for Biomimetic Robots Neurotechnology for Biomimetic Robots. Cambridge, MA.
- Baessler, U.** (1983). Neural Basis of Elementary Behavior in Stick Insects. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
- Basil, J. und Sandeman, D.** (2000). Crayfish (*Cherax destructor*) use tactile cues to detect and learn topographical changes in their environment. *Ethology* **106**, 247-259.
- Blaesing, B. und Cruse, H.** (2004a). Mechanisms of stick insect locomotion in a gap-crossing paradigm. *J Comp Physiol A* **190**, 173-183.
- Blaesing, B. und Cruse, H.** (2004b). Stick insect locomotion in a complex environment: climbing over large gaps. *J Exp Biol* **207**, 1273-1286.
- Borst, A. und Egelhaaf, M.** (1989). Principles of visual motion detection. *Trends Neurosci* **12**, 297-306.
- Bronstein, I. N., Semendjajew, K. A., Musiol, G. und Mühlig, H.** (1999). Taschenbuch der Mathematik. Frankfurt am Main, Thun: Verlag Harri Deutsch.
- Brooks, R. A.** (1989). A robot that walks; emergent behavior from a carefully evolved network. *Neural Computation* **1(2)**, 253-262.
- Burrows, M.** (1992). Local circuits for the control of leg movements in an insect. *Trends in Neurosciences* **15**, 226-232.
- Callaerts, P., Leng, S., Clements, J., Benassayag, C., Cribbs, D., Kang, Y. Y., Walldorf, U., Fischbach, K.-F. und Strauss, R.** (2001). *Drosophila* Pax-6/eyeless is essential for normal adult brain structure and function. *J Neurobiol* **46**, 73-88.
- Camhi, J. M. und Johnson, E. N.** (1999). High-frequency steering maneuvers mediated by tactile cues: antennal wall-following in the cockroach. *J Exp Biol* **202**, 631-643.
- Clifford, C. W. und Ibbotson, M. R.** (2002). Fundamental mechanisms of visual motion detection: models, cells and functions. *Prog Neurobiol* **68**, 409-437.
- Collett, T. S.** (2002). Insect vision: controlling actions through optic flow. *Curr Biol* **12**, 615-617.
- Cruse, H.** (1976). Function of legs in free walking stick insect, *Carausius-Morosus*. *J Comp Physiol A* **112**, 235-262.
- Cruse, H.** (1979). The control of the anterior extreme position of the hindleg of a walking insect, *Carausius morosus*. *Physiological Entomology* **4**, 121-124.

- Cruse, H.** (1990). What mechanisms coordinate leg movement in walking arthropods? *Trends Neurosci* **13**, 15-21.
- Cruse, H.** (2001). Robotic experiments on insect walking. In: O. Holland und D. McFarland (Hrsg.) *Artificial Ethology*. Oxford: Oxford University Press, S. 122-139.
- Cruse, H., Kindermann, T., Schumm, M., Dean, J. und Schmitz, J.** (1998). Walknet--a biologically inspired network to control six-legged walking. *Neural Networks* **11**, 1435-1447.
- Cuttle, M.** (1992). Visual control of limb placement in insects. In: N. Elsner und D. W. Richter (Hrsg.) *Rhythmogenesis in Neurons and Networks*. Stuttgart, New York: Thieme-Verlag, S. 165.
- Dean, J. und Wendler, G.** (1982). Stick insect walking on a wheel: perturbations induced by obstruction of leg protraction. *J Comp Physiol A* **148**, 195-207.
- Dean, J. und Wendler, G.** (1983). Stick insect locomotion on a wheel: interleg coordination of leg position. *J Exp Biol* **103**, 203-216.
- Debaere, F., Swinnen, S. P., Beatse, E., Sunaert, S., Van Hecke, P. und Duysens, J.** (2001). Brain areas involved in interlimb coordination: A distributed network. *NeuroImage* **14**, 947-958.
- Delcomyn, F. und Nelson, M. E.** (2000). Architectures for a biomimetic hexapod robot. *Robot Auton Syst* **30**, 5-15.
- Demerec, M.** (1965). *Biology of Drosophila*. New York, London: Hafner Publishing.
- Douglass, J. K. und Strausfeld, N. J.** (2003). Anatomical organization of retinotopic motion-sensitive pathways in the optic lobes of flies. *Microsc Res Tech* **62**, 132-150.
- Duerr, V.** (2001). Stereotypic leg searching movements in the stick insect: kinematic analysis, behavioural context and simulation. *J Exp Biol* **204**, 1589-1604.
- Duerr, V. und Blaesing, B.** (2000). Antennal movements of two stick insect species: Spatio-temporal coordination with leg movements. *Zoology* **103**, Supplement III (DZG 93.91) 17.
- Duffy, J. B.** (2002). GAL4 system in *Drosophila*: a fly geneticist's Swiss army knife. *Genesis* **34**, 1-15.
- Ernst, R. und Strauss, R.** (2001a). Leg placement and coordination in *Drosophila* walking on rough terrain In: Elsner N, Kreutzberg GW (Hrsg.) *Göttingen Neurobiology Report 2001*. Stuttgart New York: Thieme, S. 346.
- Ernst, R. und Strauss, R.** (2001b). Vision and motor learning influence leg placement in *Drosophila* when walking on rough terrain. *J Neurogenet* **15**, 18-19.
- Espenshied, K. S., Quinn, R. D., Chiel, H. J. und Beer, R. D.** (1993). Leg coordination mechanisms in stick insect applied to hexapod robot locomotion. *Adapt Behav* **1**, 455-468.
- Ferrell, C.** (1995). Global Behavior via Cooperative Local Control. *Autonomous Robots* **2**, 105-125.
- Fire, A., Xu, S., Montgomery, M. K., Kostas, S. A., Driver, S. E. und Mello, C. C.** (1998). Potent and specific genetic interference by double-stranded RNA in *Caenorhabditis elegans*. *Nature* **391**, 806-811.
- Franceschini, N. und Chagneux, R.** (1997). Repetitive Scanning in the Fly Compound Eye. In: Elsner N, Wässle H (Hrsg.) *Göttingen Neurobiology Report 1997*. Stuttgart, New York: Thieme.

- Frantsevich, I. und Frantsevich, L.** (1996). Space constancy in form perception by the stick insect. *Naturwissenschaften* **83**, 323-324.
- Frik, M., Guddat, M., Karatas, M. und Losch, D. C.** (1998). Terrain Adaptive Control of the Walking Machine TARRY II. Proc. Europ. Mechanics Colloq., Euromech 375 - Biol. and Technol. of Walking, München, S. 108-115.
- Frik, M., Guddat, M., Karatas, M. und Losch, D. C.** (1999). A novel approach to autonomous control of walking machines. In: G. S. Virk M. Randall und D. Howard (Hrsg.) Climbing and Walking Robots-and the Support Technologies for Mobile Machines. Proc. 2nd Int. Conf. on Climbing and Walking Robots (CLAWAR 1999). Bury St Edmunds, London: Professional Engineering Publishing, S. 333-342.
- Golic, K. G. und Golic, M. M.** (1996). Engineering the *Drosophila* genome: chromosome rearrangements by design. *Genetics* **144**, 1693-1711.
- Graham, D.** (1979). Effects of circum-oesophageal lesion on the behaviour of the stick insect *Carausius morosus*. 2. Changes in walking co-ordination. *Biol Cybern* **32**, 147-152.
- Graham, D.** (1985). Pattern and control of walking in insects. *Adv Insect Physiol* **18**, 31-140.
- Greenspan, R. J. und Ferveur, J. F.** (2000). Courtship in *Drosophila*. *Annu Rev Genet* **34**, 205-232.
- Guddat, M. und Frik, M.** (2000). Control of Walking Machines with Artificial Reflexes. Advanced Motion of Animals and Machines, Second International Symposium on Impact and Friction of Solids, Structures and Intelligent Machines, August 2000. Montreal, Canada.
- Hanesch, U.** (1987). Der Zentralkomplex von *Drosophila melanogaster*. Dissertation, Universität Würzburg.
- Hanesch, U., Fischbach, K.-F. und Heisenberg, M.** (1989). Neuronal architecture of the central complex in *Drosophila melanogaster*. *Cell Tissue Res* **257**, 343-366.
- Heisenberg, M.** (1994). Central brain functions in insects: genetic studies on the mushroom bodies and central complex in *Drosophila*. In: K. Schildberger und N. Elsner (Hrsg.) Neural Basis of Behavioural Adaptations. *Adv Zool*, Bd. 39. Stuttgart, Jena, New York: G. Fischer, S. 61-79.
- Heisenberg, M.** (2003). Mushroom body memoir: from maps to models. *Nat Rev Neurosci* **4**, 266-275.
- Heisenberg, M. und Wolf, R.** (1984). Vision in *Drosophila* - Genetics of Microbehavior. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: Springer.
- Homberg, U.** (1994). Flight-correlated activity changes in neurons of the lateral accessory lobes in the brain of the locust *Schistocerca gregaria*. *J Comp Physiol A* **175**, 597-610.
- Honegger, H. W.** (1981). A preliminary note on a new optomotor response in crickets: Antennal tracking of moving targets. *J Comp Physiol A* **142**, 419-421.
- Hotta, Y. und Benzer, S.** (1972). Mapping of behaviour in *Drosophila* mosaics. *Nature* **240**, 527-535.
- Ilg, W. und Berns, K.** (1995). A learning architecture based on Reinforcement Learning for adaptive control of the walking machine LAURON. *Robot Auton Syst* **15**, 321-334.
- Kien, J. und Altman, J. S.** (1984). Descending interneurons from the brain and subesophageal ganglia and their role in the control of locust behavior. *J Insect Physiol* **30**, 59-72.

- Kindermann, T.** (2001). Behavior and adaptability of a six-legged walking system with highly distributed control. *Adapt Behav* **9**, 16-41.
- Kirchner, F.** (1998). Q-Learning of complex behaviours on a six-legged walking machine. *Robot Auton Syst* **25**, 253-262.
- Ko, H. W., Jiang, J. und Edery, I.** (2002). Role for Slimb in the degradation of *Drosophila* Period protein phosphorylated by Doubletime. *Nature* **420**, 673-678.
- Kral, K.** (2003a). Behavioural-analytical studies of the role of head movements in depth perception in insects, birds and mammals. *Behav Processes* **64**, 1-12.
- Kral, K.** (2003b). Behavioural-analytical studies of the role of head movements in depth perception in insects, birds and mammals. *Behav Proc* **64**, 1-12.
- Kretzschmar, D., Tschäpe, J., Bettencourt Da Cruz, A., Asan, E., Poeck, B., Strauss, R. und Pflugfelder, G. O.** (2005). Glial and neuronal expression of polyglutamine proteins induce behavioral changes and aggregate formation in *Drosophila*. *Glia* **49**, 59-72.
- Lehmann, F. O.** (2001). The efficiency of aerodynamic force production in *Drosophila*. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* **131**, 77-88.
- Lehmann, F. O.** (2004). Aerial locomotion in flies and robots: kinematic control and aerodynamics of oscillating wings. *Arthropod Struct Dev* **33**, 331-345.
- Leng, S. und Strauss, R.** (1997a). Impaired step lengths common to three unrelated *Drosophila* mutant lines with common brain defects confirm the involvement of the protocerebral bridge in optimizing walking speed. In: Elsner N, Wässle H (Hrsg.) Göttingen Neurobiology Report 1997. Stuttgart, New York: Thieme, S. 294.
- Leng, S. und Strauss, R.** (1997b). Walking impairments in the *ocelliless*¹ mutant confirm the role of the protocerebral bridge for the control of step length in *Drosophila*. *J Neurogenet* **11**, 169.
- Martin, J., Faure, P. und Ernst, R.** (2001). The power law distribution for walking-time intervals correlates with the ellipsoid-body in *Drosophila*. *J Neurogenet* **15**, 205-219.
- Martin, J. R., Ernst, R. und Heisenberg, M.** (1999a). Temporal pattern of locomotor activity in *Drosophila melanogaster*. *J Comp Physiol A* **184**, 73-84.
- Martin, J.-R., Ernst, R. und Heisenberg, M.** (1998). Mushroom bodies suppress locomotor activity in *Drosophila melanogaster*. *Learn & Mem* **5**, 179-191.
- Martin, J. R., Raabe, T. und Heisenberg, M.** (1999b). Central complex substructures are required for the maintenance of locomotor activity in *Drosophila melanogaster*. *J Comp Physiol A* **185**, 277-288.
- McGuire, S. E., Le, P. T., Osborn, A. J., Matsumoto, K. und Davis, R. L.** (2003). Spatiotemporal rescue of memory dysfunction in *Drosophila*. *Science* **302**, 1765-1768.
- Montell, C.** (1999). Visual transduction in *Drosophila*. *Annu Rev Cell Dev Biol* **15**, 231-268.
- Mronz, M.** (2004). Die visuell motivierte Objektwahl laufender Taufliiegen (*Drosophila melanogaster*) – Verhaltensphysiologie, Modellbildung und Implementierung in einem Roboter. Dissertation: Universität Würzburg.
- Mronz, M. und Strauss, R.** (2003). New insight into the landmark orientation behavior of freely walking fruit flies: both object distance and azimuth po-

- sition matter. In: N. Elsner und H. Zimmermann (Hrsg.) Göttingen Neurobiology Report 2003. Stuttgart, New York: Thieme, S. 572.
- Mronz, M. und Strauss, R.** (eingereicht). Visual Object Orientation in the Walking Fruit Fly is Based on Weighted and Compartmented Temporal Motion Integration and is Applicable to Mobile Robots. *Eingereicht bei Curr Biol*.
- Okada, J. und Toh, Y.** (2001). Peripheral representation of antennal orientation by the scapal hair plate of the cockroach *Periplaneta americana*. *J Exp Biol* **204**, 4301-4309.
- O'Tousa, J. E., Baehr, W., Martin, R. L., Hirsh, J., Pak, W. L. und Applebury, M. L.** (1985). The *Drosophila ninaE* gene encodes an opsin. *Cell* **40**, 839-850.
- Patla, A. E. und Vickers, J. N.** (1997). Where and when do we look as we approach and step over an obstacle in the travel path? *NeuroReport* **8**, 3661-3665.
- Peiffer, F., Weidemann, H. J. und Eltze, L.** (1994). The TUM Walking Machine. In: M. Jamshidi, Yuh, J. C. C. Nguyen und R. Lumia (Hrsg.) Intelligent Automation and Soft Computing. Trends in Research, Development and Applications, Bd. 2. Albuquerque, NM: TSI Press, S. 167-174.
- Pfeiffer, F., Eltze, J. und Weidemann, H. J.** (1995). 6-Legged Technical Walking Considering Biological Principles. *Robot Auton Syst* **14**, 223-232.
- Pichon, J. M., Blanes, C. und Franceschini, N.** (1989). Visual guidance of a mobile robot equipped with a network of self-motion sensors. *Mobile Robots* **1195**, 44-53.
- Pick, S. und Strauss, R.** (2002). In search of the fly`s visuo-motor interface for walking: influences on step size, climbing motivation, and emergency stopping but not leg targeting. *J Neurogenet*, im Druck.
- Quinn, R. D., Nelson, G. M., Bachmann, R. J. und Ritzmann, R. E.** (2001). Toward mission capable legged robots through biological inspiration. *Auton. Robots* **11**, 215-220.
- Ramnani, N., Toni, I., Passingham, R. E. und Haggard, P.** (2001). The cerebellum and parietal cortex play a specific role in coordination: A pet study. *NeuroImage* **14**, 899-911.
- Renn, S. C., Armstrong, J. D., Yang, M., Wang, Z., An, X., Kaiser, K. und Taghert, P. H.** (1999). Genetic analysis of the *Drosophila* ellipsoid body neuropil: organization and development of the central complex. *J Neurobiol* **41**, 189-207.
- Ritzmann, R. E., Gorb, S. und Quinn, R. D.** (2004). Arthropod locomotion systems: from biological materials and systems to robotics. *Arthropod Struct Dev* **33**, 183-185.
- Sandeman, D. C. und Varju, D.** (1988). A behavioural study of tactile localisation in the crayfish *Cherax destructor*. *J Comp Physiol A* **163**, 525-536.
- Schmitz, J. und Hassfeld, G.** (1989). The treading-on-tarsus reflex in stick insects: phase dependence and modifications of the motor output during walking. *J Exp Biol* **143**, 373-388.
- Schneider, A., Cruse, H. und Schmitz, J.** (2003). Using local positive feedback for compliant motion in a multi-joint limb. In: N. Elsner und G. W. Kreutzberg (Hrsg.) The Neurosciences: From Basic Research to Therapy. Proc. 5th Meeting German Neurosci. Soc. 2003, 29th Göttingen Neurobiol. Conf. Stuttgart: Thieme, S. 280.

- Schuster, S., Strauss, R. und Gotz, K. G.** (2002a). Virtual-reality techniques resolve the visual cues used by fruit flies to evaluate object distances. *Curr Biol* **12**, 1591-1594.
- Schuster, S., Strauss, R. und Götz, K. G.** (2002b). Virtual-reality techniques resolve the visual cues used by fruit flies to evaluate object distances. *Curr Biol* **12**, 1591-1594.
- Schwaerzel, M., Monastirioti, M., Scholz, H., Friggi-Grelin, F., Birman, S. und Heisenberg, M.** (2003). Dopamine and octopamine differentiate between aversive and appetitive olfactory memories in *Drosophila*. *J Neurosci* **23**, 10495-10502.
- Srinivasan, M. V., Zhang, S. und Chahl, J. S.** (2001). Landing strategies in honeybees, and possible applications to autonomous airborne vehicles. *Biol Bull* **200**, 216-221.
- Strauss, R.** (1995). A screen for EMS-induced X-linked locomotor mutants in *Drosophila melanogaster*. *J Neurogenet* **10**, 53-54.
- Strauss, R.** (1997). Ist der "Zentralkomplex" des Fliegenhirns Leitstelle für die Bewegung im Raum? In: G. d. Max-Planck-Gesellschaft (Hrsg.) Jahrbuch1997, S. 208-214.
- Strauss, R.** (1998). Automatische Diagnose genetisch bedingter Laufanomalien der Fliege *Drosophila* bei freier Bewegung in realer und virtueller Umgebung. In: Plesser T, Wittenburg P (Hrsg.) Forschung und wissenschaftliches Rechnen. GWDG-Bericht Nr. 51. Gesellschaft für wissenschaftliche Datenverarbeitung mbH Göttingen, S.53-78.
- Strauss, R.** (2002a). The central complex and the genetic dissection of locomotor behaviour. *Curr Opin Neurobiol* **12**, 633-638.
- Strauss, R.** (2002b). Die übergeordnete Steuerung des Laufverhaltens durch das Insektengehirn, studiert mit Methoden der *Drosophila*-Neurogenetik. Habilitationsschrift: Universität Würzburg.
- Strauss, R.** (2002c). Functional and neuroanatomical brain modules controlling aspects of *Drosophila* walking and orientation behavior. *J. Neurogenet.*, im Druck.
- Strauss, R., Hanesch, U., Kinkelin, M., Wolf, R. und Heisenberg, M.** (1992). No-bridge of *Drosophila melanogaster*: portrait of a structural brain mutant of the central complex. *J Neurogenet* **8**, 125-155.
- Strauss, R. und Heisenberg, M.** (1990). Coordination of legs during straight walking and turning in *Drosophila melanogaster*. *J Comp Physiol A* **167**, 403-412.
- Strauss, R. und Heisenberg, M.** (1993). A higher control center of locomotor behavior in the *Drosophila* brain *J Neurosci*, Bd. 13, S. 1852-1861.
- Strauss, R. und Pichler, J.** (1998). Persistence of orientation toward a temporarily invisible landmark in *Drosophila melanogaster*. *J Comp Physiol A* **182**, 411-423.
- Strauss, R. und Pick, S.** (2004). Screening Climbing Fruit Flies: Visual Gap Size Estimation Controls their Motivation to Climb. *J Neurogenet*, im Druck.
- Strauss, R., Renner, M. und Götz, K.** (2001). Task-specific association of photoreceptor systems and steering parameters in *Drosophila*. *J Comp Physiol A* **187**, 617-632.
- Tammero, L. F. und Dickinson, M. H.** (2002). Collision-avoidance and landing responses are mediated by separate pathways in the fruit fly, *Drosophila melanogaster*. *J Exp Biol* **205**, 2785-2798.

- Tang, S., Wolf, R., Xu, S. und Heisenberg, M.** (2004). Visual pattern recognition in *Drosophila* is invariant for retinal position. *Science* **305**, 1020-1022.
- Vitzthum, H., Müller, M. und Homberg, U.** (2002). Neurons of the central complex of the locust *Schistocerca gregaria* are sensitive to polarized light. *J Neurosci* **22**, 1114-1125.
- Wannek, U.** (1999). Diagnostik der normalen und erblich gestörten Bewegungskoordination der Fliege *Drosophila* bei induzierter Laufrichtungsänderung. Dissertation: Universität Tübingen.
- Wannek, U. und Strauss, R.** (1997). Turning strategies of the walking fly, *Drosophila melanogaster*, and impairments thereof in the brain defective mutant *no bridge*. In: Elsner N, Wässle H (Hrsg.) Göttingen Neurobiology Report 1997. Stuttgart, New York: Thieme, Bd.II, S.292.
- Wannek, U. und Strauss, R.** (1998). How flies perform turns - high resolution statistical analyses in normal and brain-defective *Drosophila melanogaster*. In: N. Elsner und R. Wehner (Hrsg.) Göttingen Neurobiology Report 1998. Stuttgart, New York: Thieme, S. 258.
- Watson, J. T., Ritzmann, R. E., Zill, S. N. und Pollack, A. J.** (2002). Control of obstacle climbing in the cockroach, *Blaberus discoidalis*. I. Kinematics. *J Comp Physiol A* **188**, 39-53.
- Webb, B., Harrison, R. R. und Willis, M. A.** (2004). Sensorimotor control of navigation in arthropod and artificial systems. *Arthropod Struct Dev* **33**, 301-329.
- Wehner, R., Michel, B. und Antonsen, P.** (1996). Visual navigation in insects: coupling of egocentric and geocentric information. *J Exp Biol* **199**, 129-140.
- Yellman, C., Tao, H., He, B. und Hirsh, J.** (1997). Conserved and sexually dimorphic behavioral responses to biogenic amines in decapitated *Drosophila*. *Proc Natl Acad Sci* **94**, 4131-4136.
- Zars, T., Fischer, M., Schulz, R. und Heisenberg, M.** (2000). Localization of a short-term memory in *Drosophila*. *Science* **288**, 672-675.
- Zeil, J., Sandeman, R. und Sandeman, D.** (1985). Tactile localisation: the function of active antennal movements in the crayfish *Cherax destructor*. *J Comp Physiol A* **157**, 607-617.

Lebenslauf

Persönliche Daten	
Name	Simon Pick
Geburtsdatum/-ort	Geboren 6.1.74 in Stuttgart
Staats	Deutsch
Familienstand	Ledig
Adresse	Heilmeyersteige 51, 89075 Ulm
Schulausbildung	1984-1993 Ludwig Uhland Gymnasium Tübingen Fremdsprachen: Latein, Englisch, Französisch Leistungskurse: Physik, Mathematik 05.1993 Abitur (Note: 1,8)
Studium	Physik Diplom 10.1993-07.1995 Eberhard-Karls-Universität, Tübingen 08.1995-08.1996 University of Texas, Austin 10.1996-11.2000 Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg im Breisgau Experimentelle Diplomarbeit am Fraunhofer-Institut für Solare Energiesysteme ISE in Freiburg unter der Leitung von Prof. Dr. Luther, Thema: „Bestimmung solarer Gewinne von winkelselektiven Verglasungen“ 10.1997 Zwischenprüfung im Fach Mathematik (Note: 1)
Abschluss	11.2000 in Freiburg: Diplom im Fach Physik (Note: 2)
Doktorarbeit	Seit 05.2001, am Biozentrum der Bayerische Julius-Maximilians-Universität Würzburg am Lehrstuhl für Genetik und Neurobiologie unter der Leitung von Priv. Doz. Dr. Roland Strauß
Praktika	07.1993 Mehrwöchiges Praktikum am Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik in Tübingen: Durchführung von Verhaltensexperimenten in der Abteilung von Prof. Dr. Karl Götz bei Priv. Doz. Dr. Roland Strauß 06.-08.1996 Dreimonatiges experimentelles Praktikum am Center for nonlinear Dynamics in Austin in der Abteilung von Prof. Dr. Harry Swinney: Bau und Vermessung eines steuerbaren chaotischen Schaltkreises 1997-04.2001 Hilfwissenschaftler am Fraunhofer-Institut für Solare Energiesysteme ISE in Freiburg: u. a. Konstruktion und Bau eines optischen Messgerätes (Ulbrichtkugel aus PTFE) zur Charakterisierung industrieller Verglasungen, Diplomarbeit

Liste der Veröffentlichungen

Pick, S. Strauss, R. (2002) Adaptive leg placement strategies in the fruit fly set an example for six-legged walking systems. in From Animals to Animats 7 Hallam, B., Floreano, D., Hallam, J., Hayes, G. Meyer, J.-A. (Hrsg.), S. 70-71, MIT Press, Cambridge.

Pick, S, Strauss, R. (2002) In search of the fly's visuo-motor interface for walking: influences on step size, climbing motivation, and emergency stopping but not leg targeting. J Neurogenet

Pick, S. Strauss, R. (2003) Towards the neural substrate underlying insect climbing behavior – a high-speed 3D-video analysis of normal and mutant flies. In The neurosciences From Basic Research to Therapy. Proc. 5th Meeting German Neurosci. Soc. 2003, 29th Göttingen Neurobiol. Conf. (Eds. N. Elsner and G. W. Kreutzberg), pp. 217. Stuttgart: Thieme.

Scharvogel, M., Klügl, F., Pick, S. Strauss, R. (2004) Generating Walking Behaviour of a Six-Legged Robot Using Multi-Agent Systems. In: Proceedings of the 6th German Workshop on Artificial Life (GWAL6), April 14-16, 2004, Bamberg, Germany, (Eds. H. Schaub, F. Detje, U. Brüggemann), S. 113-121, Akademische Verlagsgesellschaft Aka, Berlin.

Strauss, R., Pick, S. (2004) Screening Climbing Fruit Flies: Visual Gap Size Estimation Controls their Motivation to Climb. J Neurogenet, im Druck.