

Visuelle Mustererkennung und Parameterextraktion bei *Drosophila melanogaster*

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

vorgelegt von

Roman Ernst

aus

Westerhofen

Würzburg, 1999

INHALT

1	Einleitung	3
2	Material und Methoden	5
	2.1 Versuchstiere und Versuchsaufbau	5
	2.2 Begriffe und Definitionen zur Messung des Musterlernens im Flugsimulator	6
	2.3 Statistische Methoden	11
	2.4 Begriffe und Definitionen zur Formalisierung von Mustereigenschaften	11
3	Ergebnisse	13
	3.1 Retinaler Transfer mit horizontalen Balkenmustern	13
	3.2 Musterparameter	18
	3.2.1 Punktsymmetrische Muster	19
	3.2.2 Horizontale und vertikale Balkenmuster	21
	3.2.3 Nichtzentrierte vertikale Balken	26
	3.2.4 Vertikale Position des Schwerpunkts bei zusammengesetzten Mustern	27
	3.2.5 Eliminierung des Musterschwerpunkts als Unterscheidungskriterium	28
	3.2.6 Generalisierung des Musterschwerpunkts	29
	3.2.7 Vertikal nicht überlappende Muster	33
	3.2.8 Paarungen aus kompakten und räumlich verteilten Mustern	36
	3.2.9 Paarungen schräger Balken	37
	3.2.10 Verschiedene weitere Musterpaare	38
	3.3 Zusammenhänge zwischen Mustereigenschaften und Verhaltensparametern der Konditionierungsexperimente	40
	3.3.1 Flächenunterschiede und Mustersausrichtung	40
	3.3.2 Musterschwerpunkt	41
	3.3.3 Verteiltheit	42
	3.4 Modellierung der neuronalen Berechnung von Musterparametern	44
4	Diskussion	48
	4.1 Retinaler Transfer und Generalisierung	48
	4.2 Musterparameter und Verhaltensparameter	49
	4.3 Spezielle Effekte	52
	4.4 Vergleich von Ähnlichkeitsfunktion und Parametrisierung	52

4.5 Neuronale Pendanten von Muster- und Verhaltensparametern	53
5 Zusammenfassung / Summary	55
5.1 Zusammenfassung	55
5.2 Summary	56
6 Literatur	57

Anhang

1. EINLEITUNG

Untersuchungen über das Mustersehen zeigen, dass Honigbienen Parameter zur Unterscheidung von Mustern benutzen können. Unter diesen Parametern sind die Orientierung von Mustern (Wehner 1967, Wehner und Lindauer 1966, Van Hateren et al. 1990), die Orientierung von Kanten (Srinivasan et al. 1994), tangential und radiale Ausrichtung von Musterelementen (Lehrer et al. 1995, Horridge und Zhang 1995, Horridge 1997a) und Musterwellenlänge ('disruption', Horridge 1997b). Für das Erkennen von Musterorientierungen wurden sogar Mechanismen ähnlich denen im Primatencortex vorgeschlagen (Srinivasan et al. 1993, Srinivasan et al. 1994).

Dagegen gaben Studien über das Mustersehen bei Fliegen bisher wenig Hinweise, dass Musterparameter wie Form, Winkel oder Orientierung zur Musterunterscheidung und Mustererkennung verwendet werden. Für die Diskriminierung von Musterwellenlängen bei *Musca* wurden Mechanismen vorgeschlagen, die auf Musterbewegungen beruhen (Reichardt und Guo 1986).

Bei *Drosophila* wurden im Flugsimulator (Heisenberg und Wolf 1988) verschiedene Versuchsparadigmen zur Untersuchung von Musterdiskriminierung und Musterlernen verwendet. Im Flugsimulator ist die Fliege in der Mitte einer drehbaren Musterarena an einem Drehmomentaufnehmer befestigt. Über das von ihr produzierte Drehmoment kann sie die Winkelgeschwindigkeit und horizontale Winkelposition der Musterarena frei bestimmen, wohingegen sie die vertikale Position von Mustern nicht beeinflussen kann. Diese Eigenschaft des Flugsimulators wurde ausgenutzt, um retinalen Transfer in Musterlernexperimenten zu untersuchen. Die konditionierte Musterpräferenz konnte schon bei einer vertikalen Verschiebung der Muster zwischen Training und Test um nur 9° nicht mehr nachgewiesen werden. (Dill et al. 1993). Aus diesem Befund wurde geschlossen, dass die Muster retinotop im Gedächtnis abgelegt wurden.

Im Neuigkeitsparadigma (Dill und Heisenberg 1995) wurde gefunden, dass der entscheidende Parameter für die Erkennung eines Musters der Grad der Überlappung zwischen dem erlernten Muster (bzw. seiner Gedächtnisschablone) und dem aktuellen retinalen Muster ist. Bei diesem Experiment werden der Fliege in der Lernphase identische Muster (T) in den vier Quadranten der Musterarena präsentiert. In der Testphase werden in gegenüberliegenden Quadranten zwei davon durch neue, identische Muster (R) ersetzt. Dabei entwickeln die Fliegen häufig eine Präferenz für die neuen, noch unbekanntes Muster (novelty choice effect, *ibid.*). Die Befunde konnten durch eine relativ einfache Funktion für die Ähnlichkeit (SF) von erlerntem Muster (T) und aktuellem retinalen Bild (R) erklärt werden, bei der die Fliegen die Überlappung von T und R (Q) mit R verglichen. Dabei beschrieb die Funktion $SF = Q / R$ die Daten am besten. Invarianzleistungen für Form und Grösse wurden nicht gefunden. Diese Funktion konnte auch viele Daten von Diskriminierungsexperimenten mit Bienen gut beschreiben (Ronacher und Duft 1996), obwohl andere Studien an Bienen die Auswertung von Musterparametern nahelegen.

In dieser Arbeit soll an die Untersuchungen in Dill (1995) angeknüpft werden. Operante Konditionierungsexperimente mit Musterpaaren, die anhand der Ähnlichkeitsfunktion SF gute Lernindizes erwarten liessen, ergaben keine signifikant von null verschiedenen Werte. Dies wurde als Anlass genommen, in Versuchsserien mit einer grösseren Bandbreite von Musterpaaren das Mustersehen besonders auch im Hinblick auf die Extraktion von

Musterparametern zu untersuchen. Die Versuche basieren durchweg auf dem operanten Konditionierungsparadigma im Flugsimulator (Wolf und Heisenberg 1991). Neben den üblichen Lernindizes werden jedoch weitere Verhaltensparameter ausgewertet, die eine detailliertere Untersuchung der Zusammenhänge zwischen Mustereigenschaften und visuell gesteuertem Verhalten erlauben.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1 Versuchstiere und Versuchsaufbau

Für die Versuche wurden ausschliesslich Weibchen des Wildtypstammes "Berlin" (WTB) mit einem Alter von zwei bis fünf Tagen verwendet. Die Fliegen wurden bei 25°C und 60% Luftfeuchte in einem 14h/10h hell/dunkel Zyklus auf einem Standard Maismehl-Molasse Medium (Rezept siehe Guo et. al, 1996) gehalten. Am Tag vor den Experimenten wurde den Fliegen ein Haken aus Kupferdraht (50µm Ø) mit UV-härtendem Kleber (Loctite "Glaskleber") an Thorax und Kopf angeklebt. Bis zum Beginn der Experimente wurden die Tiere einzeln in kleinen Plexiglasbehältern auf feuchtem Filterpapier gehalten. In die Behälter wurde ausserdem eine Prise Traubenzucker gegeben.

Alle Experimente wurden im *Drosophila*-Flugsimulator durchgeführt (Details siehe Heisenberg und Wolf, 1988). Die Fliegen werden dazu mit dem Haken an der Aufnahme des Drehmomentkompensators eingehängt (Abb. 2.1). Dabei sind sie so ausgerichtet, dass sich ihr Kopf in Höhe des Äquators der Musterarena befindet und ihr Körper möglichst waagrecht liegt.

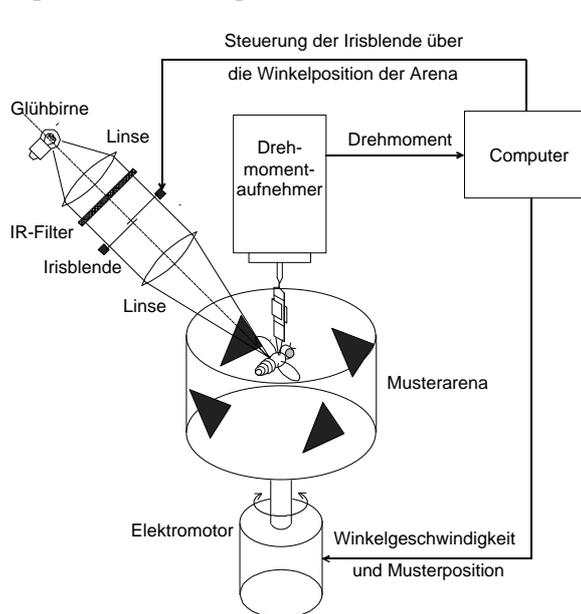


Abb. 2.1: Schema der Versuchsanordnung des *Drosophila*-Flugsimulators.

Die Winkelgeschwindigkeit der Arena mit einem möglichst gut an die Verhältnisse im freien Flug angepassten Kopplungsfaktor umgekehrt proportional zur Ausgangsspannung des Drehmomentkompensators eingestellt. Die stationären Fliegen können so die horizontale Winkelgeschwindigkeit und -position der Arena frei bestimmen, während in der vertikalen Richtung eine Steuerung der Musterposition nicht möglich ist.

Für jede Fliege wurde die Winkelposition der Arena mittels eines PC mit A/D Interface bei einer Datenrate von 20 Abtastungen/s aufgezeichnet. Die Gesamtdauer eines Experiments von 18 min wurde in neun aufeinanderfolgende Blöcke von je zwei Minuten Dauer aufgeteilt. Vor

Bedingt durch die Abmessungen der Arena beträgt so der nutzbare vertikale Blickwinkel $\pm 45^\circ$. Die gleichmässig von hinten beleuchtete transparente Arena ist mit zwei Musterpaaren bestückt, wobei gegenüberliegende Quadranten jeweils identische Muster tragen. Um die Beschreibung der Lage der Muster in der Arena zu vereinfachen, werden im weiteren stets die Muster im **ersten** und **dritten Quadranten** mit **A** referenziert (A-Muster) und die Muster im **zweiten** und **vierten Quadranten** mit **B** (B-Muster). Die Muster wurden mit einem CAD-Programm erstellt und mit einem Laserdrucker (HP Laserjet 4L) auf Transparentfolien ausgedruckt.

Die Apparatur wurde immer in der closed-loop Betriebsart verwendet. In dieser Betriebsart ist die

dem Einsetzen einer Fliege in die Arena und vor jedem Block wurden die Muster auf eine Zufallsposition gedreht.

Dieses standardisierte Konditionierungsexperiment, wie es für diese Arbeit mit wenigen Ausnahmen verwendet wurde, kann im wesentlichen in drei Phasen unterteilt werden:

1. Vortest (Pretest): Die ersten beiden Blöcke ohne Reinforcement dienen dazu, die Fliegen mit der künstlichen Umgebung vertraut zu machen und um ihre spontanen Musterpräferenzen zu messen.

2. Training: Das Training besteht aus je zwei Blöcken mit Reinforcement, zwischen die ein Block ohne Reinforcement geschaltet ist. Bei allen Musterpaaren war der Reinforcer für die eine Hälfte der Fliegen mit einem der beiden Muster assoziiert und für die andere Hälfte mit dem anderen Muster, um musterbezogene Asymmetrien mit berücksichtigen zu können. Für den Reinforcer wurde Hitzestrahlung verwendet, die aus dem Strahl einer fokussierten Mikroskoplampe (Zeiss 6V, 15W) mit einem Infrarotfilter herausgefiltert wurde. Die Hitze wurde über eine PC-gesteuerte Irisblende während des Trainings immer dann eingeschaltet, wenn die Fliege das vorher festgelegte Muster (A oder B) im vorderen Quadranten ihres Sehfeldes hielt.

3. Lerntest (Learning Test): In den letzten beiden Blöcken wird der Reinforcer wieder abgeschaltet und der Lernerfolg gemessen.

2.2 Begriffe und Definitionen zur Messung des Musterlernens im Flugsimulator

Das Musterlernen im Flugsimulator wird indirekt über die Auswertung der relativen Verweildauern (dwell times) der Muster im vorderen Quadranten des Sehfeldes bewertet. Für jeden der neun Blöcke werden dazu Verweildauerindizes (dwell time indices) DT_1 bis DT_9 ermittelt:

$$DT_k = \frac{t_A - t_B}{t_A + t_B}, \quad k = 1 \dots 9$$

In dieser Formel ist t_A (t_B) die Summe aller Zeitspannen, während der die Fliege die A-Muster (B-Muster) im vorderen Quadranten ihres Sehfeldes hielt und k die Nummer des jeweiligen Blocks. Aufgrund der Berechnungsformel ist DT positiv, wenn das A-Muster bevorzugt wird und negativ bei Bevorzugung des B-Musters.

Bei einer Konditionierung ist jedoch besonders von Interesse, wie sich die Verweildauern durch die Einwirkung des Reinforcers ändern. Um auf den Reinforcer bezogene Werte zu erhalten, werden sogenannte Performance Indices PI_1 bis PI_9 definiert:

$$PI_k = DT_k \cdot s$$

Der Vorzeichenfaktor s in dieser Formel wird zu -1 gewählt wenn das A-Muster das bestrafte Muster ist und +1 wenn das B-Muster das bestrafte Muster ist. Dadurch ist PI_k **positiv**, wenn das im Training **unbestrafte Muster** im Mittel der Dauer des Blockes k **bevorzugt** wird.

PS

$$PS = |SPP|$$

$$\overline{PS} = \frac{1}{n}$$

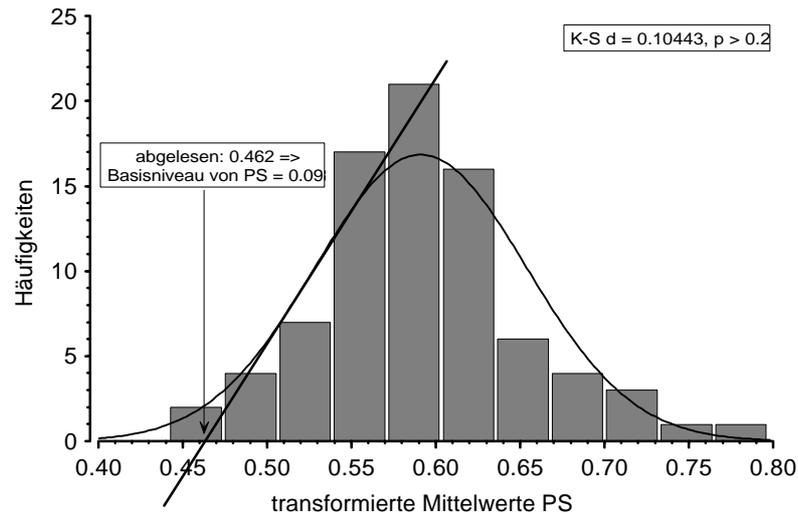


Abb. 2.3: Abschätzung des Basisniveaus für \overline{PS} anhand der Verteilung der Mittelwerte von 81 Experimenten mit verschiedenen Musterpaaren. Die \overline{PS} sind mit $f(x) = x^{1/3}$ korrigiert, um eine Normalverteilung zu erhalten.

DCP

$$CP = \frac{1}{2} (PI_8 + PI_9)$$

$$DCP = CP - IP$$

$$\overline{DCP} = \frac{1}{n} \sum DCP$$

Konditionierte Präferenz (**C**onditioned **P**reference) und differentielle konditionierte Präferenz (**D**ifferential **C**onditioned **P**reference)

CP ist der Mittelwert der PI der letzten beiden Lerntests und bezeichnet die nach dem Training gemessene, konditionierte Präferenz für das nicht bestrafte Muster (das Vorzeichen von CP ist also auf den Reinforcer bezogen). In allen Experimenten wurde immer eine Hälfte der Fliegen mit dem A-Muster konditioniert (Hitze im Training eingeschaltet, solange das A-Muster im vorderen Quadranten ist) und die andere Hälfte mit dem B-Muster (Hitze entsprechend, wenn B-Muster im vorderen Quadranten).

Zur Bewertung der Ergebnisse wird jedoch nicht CP direkt herangezogen, sondern der mit IP korrigierte differentielle Index DCP (Formel siehe nebenstehend). Dies geschieht aus zwei Gründen. Da immer gleich viele Fliegen auf das A-Muster wie auf das B-Muster konditioniert werden, sollten IP, PI_1 und PI_2 im Mittel eigentlich nicht signifikant von null verschieden sein. Jedoch bewegt sich die Anzahl Tiere pro Experiment meist in einer Größenordnung von 20 bis 30. Bei dieser Anzahl ist die zufällige Streuung oft so gross, dass sich z.T. signifikante Abweichungen von null ergeben. Im Extremfall können diese Abweichungen so stark sein, dass z.B. die Vortestwerte genauso gross sind wie die Lerntestwerte. Man kann in so einem Fall nicht sicher sein, ob die Tiere wirklich gelernt haben. Der differentielle Index DCP berücksichtigt dies, indem die Vortestwerte von den Lerntestwerten abgezogen werden.

Ein weiterer Grund für die Verwendung von DCP wird deutlich, wenn man die Verteilung der CP betrachtet. Aufgrund der Art wie die PI_k berechnet werden, ist ihr Wertebereich auf ± 1 begrenzt. Daraus ergibt sich, dass die Verteilung der Werte um so stärker schief wird, je mehr sich der Mittelwert dem oberen oder unteren Schranken annähert. Wird jedoch D

der Mittelwert der oberen oder unteren Schranke annähert. Wird jedoch IP von CP abgezogen, dann sind diese Werte (DCP) wiederum normalverteilt. Dies trifft selbst auf stark schiefe Verteilungen zu. In Abb. 2.4 ist dies anhand eines Beispiels mit T-förmigen Mustern (Abb. 3.2.12, C) zeigt.

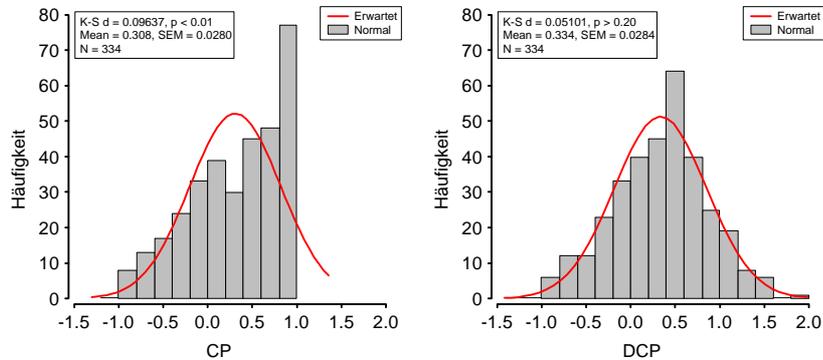


Abb. 2.4: Durch Subtraktion der IP-Werte von den nicht normalverteilten CP-Werten ist der resultierende differentielle Index DCP normalverteilt.

NACP

Nicht assoziative konditionierte Musterpräferenz (**Non-Associative Conditioned Pattern Preference**)

$$\overline{NACP} = \frac{1}{2} (\overline{DCP}_B - \overline{DCP}_A)$$

oder

$$NACP = DCP \cdot s$$

$$\overline{NACP} = \frac{1}{n} \sum NACP$$

Teilt man die Datensätze eines Experiments danach auf, welches Muster (A oder B) bestraft wurde, dann stellt man gelegentlich fest, dass die Teildatensätze \overline{DCP}_A und \overline{DCP}_B signifikant voneinander verschieden sind. Dieser Asymmetrie wird mit der nichtassoziativen konditionierten Musterpräferenz NACP Rechnung getragen. \overline{NACP} kann entweder als halbe Differenz der DCP der Teildatensätze berechnet werden, oder indem man die individuellen DCP-Werte analog wie bei SPP mit dem Vorzeichenfaktor s multipliziert um eine Sortierung der Präferenzen nach dem Mustertyp zu erhalten. Dies hat den Vorteil, dass Standardfehler und Standardabweichung nicht mittels Fehlerfortpflanzung berechnet werden müssen. Bedingt durch die Wahl von s (siehe unter SPP) ist \overline{NACP} dann positiv, wenn der Effekt zugunsten des A-Musters erfolgt und negativ, wenn er zugunsten des B-Musters erfolgt.

\overline{NACP} ist manchmal signifikant von Null verschieden, obwohl keine spontane Musterbevorzugung (\overline{SPP}) beobachtet werden kann. Dies kann ein Hinweis auf eine latente, durch den Konditionierungsprozess erst verstärkte oder ausgelöste Präferenz für einen Mustertyp sein.

DHA

Hitzevermeidung (**Heat Avoidance**) und differentielle Hitzevermeidung (**Differential Heat Avoidance**)

$$HA = \frac{1}{2} (PI_6 + PI_7)$$

$$DHA = HA - IP$$

Die Hitzevermeidung sagt aus, wie gut es den Fliegen gelingt, das bestrafte Muster nicht im vorderen Quadranten des Sehfeldes zu halten, und damit zu verhindern dass sich der Infrarotstrahl einschaltet. Das Vorzeichen von HA ist wiederum auf den Reinforcer bezogen. Wegen der

$$\overline{\text{DHA}} = \frac{1}{n} \sum \text{DHA}$$

im allgemeinen höheren Werte der HA sind diese, stärker noch als die CP-Werte, meistens nicht normalverteilt. Ähnlich wie bei den CP wird deshalb ein normalverteilter Index DHA durch Subtraktion der IP von HA berechnet.

2.3 Statistische Methoden

Zum Vergleich von Mittelwerten wird durchwegs der *t*-Test verwendet. Falls die zugrundeliegenden Stichproben nicht normalverteilt sind, werden sie zuvor entsprechend transformiert (siehe unten).

Wie bereits bei der Einführung von DCP und DHA gezeigt, können die Indizes IP, SPP, CP und HA aufgrund der Berechnungsmethode der PI_k teilweise extrem schief verteilt sein. Um Korrelationen dieser Indizes untereinander zu untersuchen und zu vergleichen, müssen diese Werte daher in der Regel vorher transformiert werden, um normalverteilte Datensätze zu erhalten. Die normalverteilten Indizes DCP und DHA können nicht miteinander oder mit anderen Indizes korreliert werden in denen IP enthalten ist, da sie nicht unabhängig voneinander sind. Als Korrekturfunktion wurde die Fisher-Z-Transformation gewählt (Sachs 1992), die $\text{artanh}(x)$ zur Streckung der Werte nahe bei ± 1 in Richtung $\pm\infty$ verwendet. Diese Funktion ist definiert als: $\text{artanh}(x) = 1/2 \ln[(1+x) / (1-x)]$.

Die PS-Werte haben eine einseitige Schranke ($PS > 0$) und dadurch bedingt eine asymmetrische Verteilung. Ihre Verteilung ähnelt solchen, die typischerweise bei der Untersuchung von Ausfallzeiten auftreten, wie z.B. Log-Normal-Verteilung, Gamma-Verteilung und Weibull-Verteilung. Als eine gute Transformation zur Anpassung der Verteilung der PS-Werte an eine Normalverteilung hat sich neben der inversen Weibull-Funktion (die aufwendig zu handhaben ist) die Funktion $f(x) = x^{1/3}$ erwiesen. Diese Funktion wird daher, wo nötig, zur Transformation von PS-Werten verwendet.

Zur Kennzeichnung von Signifikanzniveaus in Abbildungen werden die allgemein üblichen Symbole verwendet und zwar * für $0.01 < p \leq 0.05$, ** für $0.001 < p \leq 0.01$, *** für $p \leq 0.001$. Nicht signifikante Werte sind nur im Zweifelsfall mit "n.s." gekennzeichnet. Falls nicht anders vermerkt, ist in den Abbildungen immer der Standardfehler des Mittelwerts (S.E.M.) eingezeichnet.

2.4 Begriffe und Definitionen zur Formalisierung von Mustereigenschaften

Zur formalen Beschreibung von Mustereigenschaften werden in dieser Arbeit einige eingeführte Begriffe verwendet und eigene definiert:

a) Flächenschwerpunkt:

Die Koordinaten x_{COG} und y_{COG} des gemeinsamen Schwerpunktes (**C**enter **o**f **G**ravity) von *n* Flächen mit bekanntem Schwerpunkt und gleichem Gewicht (es wurden nur Muster mit maximalem Schwarz-Weiss-Kontrast verwendet) berechnen sich zu

$$x_{\text{COG}} = \frac{1}{\sum A_i} \sum A_i x_i, \quad y_{\text{COG}} = \frac{1}{\sum A_i} \sum A_i y_i$$

mit $i = 1 \dots n$ und A_i = Flächeninhalt der einzelnen Flächen (nach Hammer & Hammer, 1983).

Die meisten in dieser Arbeit verwendeten Muster lassen sich in Quadrate zerlegen, deren Schwerpunkt der Schnittpunkt ihrer Diagonalen ist. Bei den anderen handelt es sich entweder um punktsymmetrische Muster (Schwerpunkt = Symmetriepunkt) oder um Dreiecke (Schwerpunkt = Schnittpunkt der Seitenhalbierenden). Somit kann der Schwerpunkt der Gesamtmuster leicht berechnet werden. In dieser Arbeit wird vor allem der Einfluss y_{COG} auf das Mustersehen betrachtet.

b) Vertikalität / Horizontalität

Ob ein Muster eher horizontal oder eher vertikal orientiert ist, kann auf einfache Weise als das Verhältnis von maximaler vertikaler Ausdehnung (v_{max}) zu maximaler horizontaler Ausdehnung (h_{max}) ausgedrückt werden. Ein solcher Kennwert hat allerdings den Nachteil, dass die Werte für stark vertikale Figuren gegen unendlich streben, während die Werte für stark horizontale Figuren sich 0 annähern. Um dies zu umgehen kann der VH-Beiwert definiert werden als

$$\text{VH} = \log(v_{\text{max}}/h_{\text{max}})$$

VH ist positiv für vertikale Muster und negativ für horizontale Muster und 0 für Muster mit gleicher Höhe wie Breite.

c) Verteiltheit/Kompaktheit

Verteiltheit oder Kompaktheit lässt sich auf viele Arten definieren. Als einfache Definition wird hier das Verhältnis aus überspannter Fläche (A_u) zu bedeckter Fläche (A_b) gewählt.

$$\text{Verteiltheit} = A_u / A_b$$

Die bedeckte Fläche ist die Summe der Flächen aller schwarzen Pixel die zu einem Muster gezählt werden. Die überspannte Fläche ist die Fläche des einhüllenden Polygons mit dem kleinsten Umfang. Weitere Möglichkeiten zur Definition der überspannten Fläche wären die Fläche der kleinsten einhüllenden Ellipse oder des kleinsten einhüllenden Kreises oder Rechtecks.

Verteiltheit eines Musters nach der vorigen Definition ist äquivalent zum Kehrwert seines durchschnittlichen Schwärzungsgrades. Abstände von Musterelementen zueinander oder die Art der Verteilung der Pixel werden von dieser Definition nicht erfasst. Um auch dies zu berücksichtigen, muss Verteiltheit anders definiert werden, z.B. als Mittelwert oder Median des Abstandes aller schwarzen Pixel vom Musterschwerpunkt oder über die Haupt-Fourierkomponenten der Muster.

3. ERGEBNISSE

3.1 Retinaler Transfer mit horizontalen Balkenmustern

Ein bemerkenswerter Befund des Musterlernens bei *Drosophila* ist das Phänomen, dass Musterpaare, die im Flugsimulator in einer bestimmten Höhe im Sehfeld trainiert wurden, an einer anderen vertikalen Position im Lerntest nicht unterschieden wurden (Dill et al. 1993). Wurden Paare aus T-Mustern (T) oder Dreiecken (▼▲) nach dem Training um 30° oder 9° vertikal verschoben, dann unterschieden die Fliegen nicht mehr zwischen den Mustern. Lediglich eine Versetzung um 3° wurde toleriert. Ein Problem bei der Interpretation des Befundes ist, dass die Aufgabe nur im Erlernen eines einzigen Musterpaares bestand (Dill, 1995). D.h. die Fliege hatte nicht die Aufgabe die Unterscheidung zwischen den T-Figuren oder Dreiecken unabhängig von ihrer Lage zu erlernen.

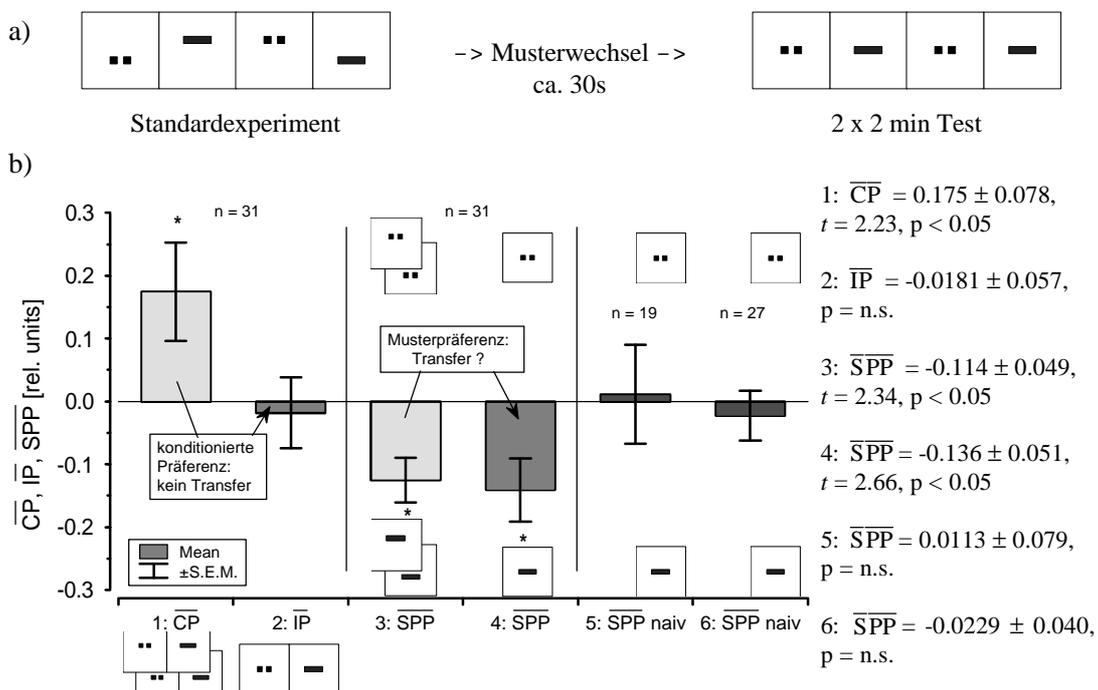


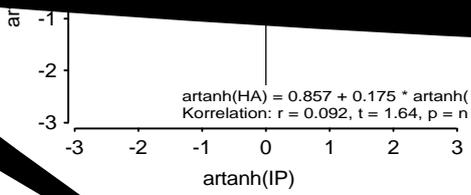
Abb. 3.1.1: Ist retinaler Transfer bei Präsentation der Muster an zwei verschiedenen vertikalen Positionen während des Trainings möglich? **a)** Im oberen Teil ist das aufgefaltete Musterpanorama mit den vier Quadranten zu sehen. Die Quadrate des Doppelpunkt-musters im 1. und 3. Quadranten messen $8^\circ \times 8^\circ$ und haben einen horizontalen Abstand von ebenfalls 8° . Die horizontalen Balken im 2. und 4. Quadranten sind jeweils 32° lang und 8° hoch. Der Abstand zwischen der oberen und der unteren Reihe in der linken Anordnung beträgt 18° . Zunächst wird das 18-minütige Standardexperiment mit der linken Anordnung durchgeführt. Dann wird die Musterfolie ausgetauscht (Anordnung rechts oben) und es folgt ein 2x2 min Test mit den Mustern an einer Position genau in der Mitte zwischen der oberen und der unteren Reihe. **b)** Die konditionierte Präferenz (1: \overline{CP}) wird nicht auf das zweite Musterpaar übertragen (2: \overline{IP}). Dagegen tritt die spontane Musterpräferenz für den langen Balken, die bei der linken Anordnung mit versetzten Mustern gemessen wird (3: \overline{SPP}), auch bei der Anordnung mit zentrierten Mustern auf (4: \overline{SPP}). Diese spontane Musterpräferenz bei der zentrierten Anordnung ist jedoch weder bei einer Kontrollgruppe zu beobachten, die im gleichen Zeitraum wie die Transferexperimente gemessen wurde (5: \overline{SPP} naiv), noch bei einer Gruppe die zu einem andern Zeitpunkt gemessen wurde (6: \overline{SPP} naiv).

Eine Variation der vertikalen Position von Mustern ohne wenigstens kurzzeitige Unterbrechung des Versuchs ist jedoch mit der verwendeten Apparatur nicht möglich. Mit den folgenden Experimenten wurde daher zunächst auf anderem Wege versucht, ein Musterpaar im Training wenigstens an zwei vertikalen Positionen gleichzeitig zu präsentieren. Dazu wurde, abweichend von der üblichen Positionierung von 2 x 2 Mustern in der Arena (Abb. 2.1), eine Anordnung von Balken und Doppelpunktmustern wie in Abb. 3.1.1 gewählt. Bei dieser Anordnung befindet sich im ersten und dritten Quadranten der Arena das Doppel-Quadratmuster (A-Muster), jedoch einmal unterhalb des Äquators und einmal oberhalb. Dasselbe gilt für den horizontalen Balken (B-Muster) im zweiten und vierten Quadranten. Im Training wird also ein Muster an zwei verschiedenen vertikalen Positionen bestraft (Abb. 3.1.1a, links). Falls die Fliegen daraus generalisieren, dass die Verknüpfung von Hitzebestrafung und Mustertyp unabhängig von der Position konsistent ist, sollte auch nach dem Musterwechsel das im Training unbestrafte Muster bevorzugt werden, auch wenn es jetzt an einer neuen vertikalen Position auf dem Äquator liegt (Abb. 3.1.1a, rechts).

Die konditionierte Präferenz (1: \overline{CP}) mit den Mustern an zwei vertikalen Positionen zeigt, dass die Fliegen dieses Musterpanorama erlernen konnten. Nach dem Musterwechsel ist jedoch keine Musterpräferenz (2: \overline{IP}) mehr vorhanden. Die an den Äquatorfernen Positionen erlernte Bevorzugung wurde also nicht auf die Äquatorialen Muster übertragen. Betrachtet man jedoch die spontane Musterpräferenz (\overline{SPP}), so sieht man, dass die beim linken Panorama vorhandene Musterpräferenz für die langen Balken (3: \overline{SPP} ; siehe auch Kontrollen Abb. 3.1.2a, Musterpaar C) auch bei den Äquatorialen Mustern (4: \overline{SPP}) vorhanden ist. Eine solche signifikante spontane Musterpräferenz mit den Äquatorialen Mustern ist weder bei einer Kontrollgruppe naiver Fliegen zu sehen, die parallel zu den Transferexperimenten gemessen wurden (5: \overline{SPP} naiv), noch bei einer Gruppe naiver Fliegen, die zu einer anderen Zeit konditioniert wurden (6: \overline{SPP} naiv). Falls es sich nicht um einen blossen Zufall handelt, so ergibt sich hier das widersprüchliche Ergebnis, dass zwar die konditionierte Präferenz nicht auf die neuen Muster übertragen wurde, wohl aber die Musterpräferenz für den langen Balken.

In Abb. 3.1.2 sind die Ergebnisse von Kontrollversuchen zu den Transferexperimenten in Abb. 3.1.1 ausführlich dargestellt (18 min Standardexperimente). Beim Musterpaar A handelt es sich um eine Paarung aus zwei horizontalen Balken, die ursprünglich für die Transferversuche vorgesehen war. Jedoch konnte die Musterpaarung entgegen den Erwartungen (gemaess der Ähnlichkeitsfunktion SF, siehe Einleitung) nicht konditioniert werden (\overline{DCP}). Die Musterpaarung B (identisch mit dem rechten Musterpaar in Abb. 3.1.1a), geht aus A durch Teilung des kurzen Balkens in zwei Quadrate und deren horizontale Versetzung hervor. Bei Paarung C handelt es sich um das linke Musterpaar in Abb. 3.1.1a.

Beim Paar A tritt eine spontane signifikante Musterpräferenz (\overline{SPP}) für den langen Balken auf. Der \overline{SPP} -Wert von Paar B ist das zusammengefasste Ergebnis der beiden Teilgruppen 5: \overline{SPP} und 6: \overline{SPP} aus Abb. 3.1.1. Bei der versetzten Balkenanordnung (C) tritt wie schon bei den Transferversuchen (Abb. 3.1.1, 3: \overline{SPP}) eine signifikante Bevorzugung des langen Balkens auf. Wie bereits erwähnt, ist die konditionierte Präferenz (\overline{DCP}) bei Paar A nicht signifikant von null verschieden. Hingegen ist \overline{DCP} Sowohl bei Paar B als auch bei Paar C signifikant von null verschieden. Bei Paar B kann zudem eine signifikante nichassoziative konditionierte Präferenz zugunsten des langen Balkens beobachtet werden. Bei allen Paaren ist die Musterstetigkeit deutlich höher als das Basisniveau.



artanh(IP)

In Abb. 3.2.14a ist die Hitzevermeidung (HA) gegen die initiale Präferenz (IP) aufgetragen. Bereits hier ergibt sich eine sehr starke und hochsignifikante Korrelation mit $r = 0.66$. Das bedeutet, dass der Grad der Hitzevermeidung zu 2/3 durch die initiale Präferenz vorhergesagt wird. Noch etwas stärker ($r = 0.71$) ist der Zusammenhang zwischen initialer Präferenz und konditionierter Präferenz (CP). Zählt man die Datenpunkte in den vier Quadranten ab, dann ergibt sich, dass von den 20 Fliegen die während des Trainings ihre ursprüngliche Präferenz gewechselt haben (Abb. 3.2.14a), beim anschliessenden Lerntest immerhin 8 wieder auf ihre ursprüngliche Präferenz zurückfallen (Abb. 3.2.14b). Offenbar sind bei dieser Art von Musterpaaren die spontanen bzw. nichtassoziativen Musterpräferenzen so stark, dass selbst durch die Hitze einwirkung während des Trainings nur etwa die Hälfte der Fliegen dazu gebracht werden kann, sich überwiegend dem von ihnen 'ungeliebten' Muster zuzuwenden. Man beachte auch, dass diese Zusammenhänge unabhängig davon sind, ob eines und welches der beiden Muster eines Paares im Mittel spontan von den Fliegen bevorzugt wird (vergl. Abb. 3.2.13a, \overline{SPP} der Musterpaare A \Leftrightarrow B).

Zum Vergleich sind in Abb. 3.2.14c/d die entsprechenden Graphiken für die T-Musterpaarung von Abb. 3.2.12 (C) dargestellt. Hier ist trotz der hohen Datenmenge kein signifikanter Zusammenhang zwischen initialer Präferenz und Hitzevermeidung vorhanden. Die konditionierte Präferenz korreliert immerhin leicht ($r = 0.17$) mit der initialen Präferenz. Für die meisten Musterpaare sind Korrelationen in dieser Grössenordnung typisch.

3.2.8 Paarungen aus kompakten und räumlich verteilten Mustern

Ein weiterer Parameter, der möglicherweise von *Drosophila* zur spontanen und konditionierten Musterunterscheidung ausgenutzt werden kann, ergibt sich aus dem Kontrollversuch der in Abb. 3.2.12 dargestellt ist. Es ist die Kompaktheit oder Verteiltheit von Mustern. Für die Versuche in Abb. 3.2.15 werden Paarungen von vertikalen (V-1,2,3) oder horizontalen (H-1,2,3) Doppelbalken mit variierendem Abstand verwendet.

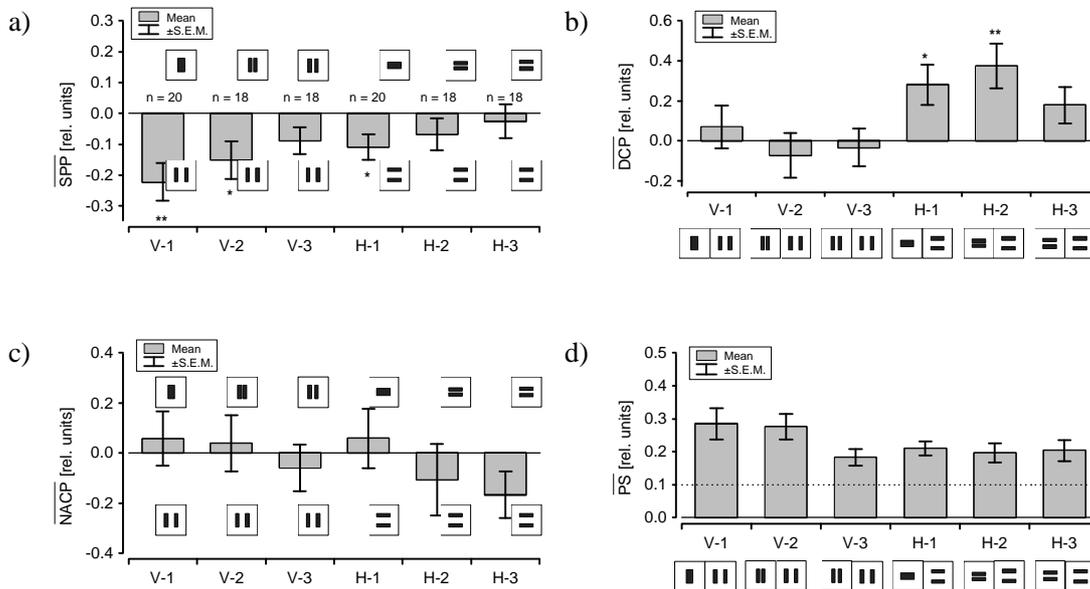


Abb. 3.2.15: Musterpaare aus kompakten und räumlich verteilten Mustern. Die dicken Balken (V-1, H-1) messen $40^\circ \times 20^\circ$, die dünnen Balken alle $40^\circ \times 10^\circ$. Der Abstand zwischen den dünnen Balken des linken bzw. oberen Musters beträgt 5° (V-2, H-2) bzw. 10° (V-3, H-3), bei den rechten bzw. unteren Mustern beträgt er immer 20° . **a)** Bei den Paaren mit vertikalen Balken (V-1,2,3) gibt es eine signifikante spontane Musterpräferenz (\overline{SPP}) zugunsten der Doppelbalken mit dem weiteren Abstand bei V-1 ($\overline{SPP} = -0.222 \pm 0.061$, $t = 3.64$, $p < 0.01$) und V-2 ($\overline{SPP} = -0.151 \pm 0.062$, $t = 2.46$, $p < 0.05$). Es gibt eine abnehmende Tendenz vom Paar V-1, wo der Unterschied kompakt \leftrightarrow verteilt am grössten ist, bis zu V-3, wo er am geringsten ist. Ähnlich sieht es bei den Paaren mit horizontalen Balken (H-1,2,3) aus, jedoch sind die Präferenzen insgesamt geringer und nur bei H-1 ($\overline{SPP} = -0.109 \pm 0.042$, $t = 2.62$, $p < 0.05$) signifikant. **b)** Bei keinem der drei Paare mit vertikalen Balken ist die konditionierte Präferenz (\overline{DCP}) signifikant. Hingegen sind die Werte der Paare H-1 ($\overline{DCP} = 0.281 \pm 0.10$, $t = 2.79$, $p < 0.05$) und H-2 ($\overline{DCP} = 0.374 \pm 0.11$, $t = 3.33$, $p < 0.01$) signifikant von null verschieden. **c)** Die nichtassoziative konditionierte Musterpräferenz (\overline{NACP}) ist in keinem Fall signifikant von null verschieden. **d)** Bei allen Musterpaaren liegt die Musterstetigkeit (\overline{PS}) deutlich über dem Basisniveau und ist bei den Paaren mit vertikalen Balken tendenziell höher.

Sowohl bei den vertikalen Balkenpaarungen (V-1,2,3) als auch bei den horizontal ausgerichteten Paaren (H-1,2,3) gibt es eine spontane Musterpräferenz (\overline{SPP}) für das Muster mit den weiter separierten Balken. Diese ist bei den vertikalen Mustern tendenziell noch ausgeprägter, hier treten signifikante Werte bei zwei verschiedenen Graden von Verteiltheitsunterschieden auf (V-1, V-2). Ebenso gibt es bei der Musterstetigkeit (\overline{PS}) eine Tendenz für höhere Werte bei vertikaler Ausrichtung der Balken. Im Kontrast dazu sind signifikante Werte bei der konditionierten Präferenz (\overline{DCP}) nur mit horizontalen Balken zu beobachten (H-1, H-2), in keinem Fall bei vertikalen Balken.

Bei den Musterpräferenzen gibt es bezüglich des Verteiltheitsparameters also keinen grossen Unterschied zwischen vertikaler und horizontaler Ausrichtung der Balken. Bei der Konditionierung hingegen ist die Ausrichtung offensichtlich entscheidend. Die Konditionierung ist nicht erfolgreich mit den vertikalen Balken. Anders als bei den Versuchen nach Abb. 3.2.3b und Abb. 3.2.4b ist hier also ein qualitativer Unterschied zwischen vertikaler und horizontaler Ausrichtung vorhanden.

Vergleicht man die Paarung V-1 bezüglich ihrer horizontalen Ausdehnung mit ähnlichen Paarungen horizontaler Balken (Abb. 3.2.5, Breitenverhältnis 20°:40°, Höhe 32°, 40°, 48°), so gibt es dort keine signifikanten spontanen Musterpräferenzen, jedoch einen \overline{DCP} -Wert von ≈ 0.2 (signifikant, wenn man alle drei Gruppen zusammenfasst). Dies ist ein Hinweis darauf, dass die Musterpaarungen aus Abb. 3.2.15 funktional nicht äquivalent mit den Paarungen in Abb. 3.2.5 sind. Mit anderen Worten, das Unterscheidungskriterium kann (zumindest nicht alleine) die horizontale Ausdehnung sein. Da für die Paarung H-1 keine direkt vergleichbaren ausgefüllten Muster vorliegen, lässt sich hierzu leider keine entsprechende Aussage treffen.

Weitere Paarungen, deren Muster sich durch Kompaktheit/Verteiltheit unterscheiden sind Abb. 3.1.2 (B und C) und Abb. 3.2.17 (A und B). Hier treten entweder spontane Musterpräferenzen (\overline{SPP} ; Abb. 3.1.2, B, zugunsten des kompakteren Musters; Abb. 3.2.17, A, zugunsten des verteilteren Musters) oder signifikante konditionierte Präferenzen auf (\overline{DCP} ; Abb. 3.1.2, B und C; Abb. 3.2.17, B).

3.2.9 Paarungen schräger Balken

Die in den vorigen Versuchen festgestellte ausgeprägte Abhängigkeit der Erlernbarkeit (\overline{DCP}) der Verteiltheitsunterschiede von horizontaler bzw. vertikaler Ausrichtung könnte auf die spezifischen Verhältnisse im Flugsimulator (nur horizontale Bewegungsfreiheit des Musterpanoramas) zurückzuführen sein. Dadurch sind die Muster der Paare H-1,2,3 in Abb. 3.2.15 wegen fehlender Überlappung immer optimal unterscheidbar, während sich die Muster in V-1,2,3 um bis zu 50% retinal überlappen können. Um den durch die Apparatur bedingten Einfluss der vertikalen oder horizontalen Ausrichtung zu verringern, werden in weiteren Versuchen die obigen Paarungen um $\pm 45^\circ$ geneigt (Abb. 3.2.16, A, B, C). Ein weiterer Vorteil dieser Anordnung ist, dass die Breite und Höhe der beiden Muster einer Paarung ungefähr gleich sind. Weiterhin sind für zwei Kontrollversuche Doppelbalken (D) und einfache Balken (E) gepaart, die sich nur durch ihre Neigung unterscheiden.

Bei den Paaren aus gegeneinander geneigten Balken D und E sind signifikant von null verschiedene Werte weder bei der spontanen Musterpräferenz (\overline{SPP}), der konditionierten Präferenz (\overline{DCP}) noch bei der nichtassoziativen konditionierten Musterpräferenz (\overline{NACP}) zu beobachten. Beim Paar E ist auch die Musterstetigkeit kaum über das Basisniveau erhöht. Damit gehören Balkenmuster, die sich allein durch ihre Neigung unterscheiden, zu den am schlechtesten unterscheidbaren Muster. Der Neigungswinkel scheint für *Drosophila* als Musterparameter allenfalls von untergeordneter Bedeutung zu sein.

Bei den Paaren A - C tritt ähnlich wie in Abb. 3.2.15 wieder eine signifikante spontane Musterpräferenz für das verteiltere Muster bei der Paarung mit dem grössten Verteiltheitsunterschied auf (A). Bei der konditionierten Präferenz (\overline{DCP}) beobachtet man merkwürdigerweise einen signifikant von null verschiedenen Wert bei der Paarung mit dem geringsten Verteiltheitsunterschied (C). Bei den Paaren mit grösserem Unterschied (A, B) ist

\overline{DCP} weder signifikant noch tendenziell von null verschieden. Bezüglich der horizontalen und vertikalen Ausdehnung unterscheiden sich die Muster der Paare A - C nur geringfügig, wenn man über das gesamte Muster misst. Dies unterstützt die Vermutung, dass die signifikanten Werte bei \overline{SPP} (A) und \overline{DCP} (C) auf die Unterschiede in der Kompaktheit zurückzuführen sind.

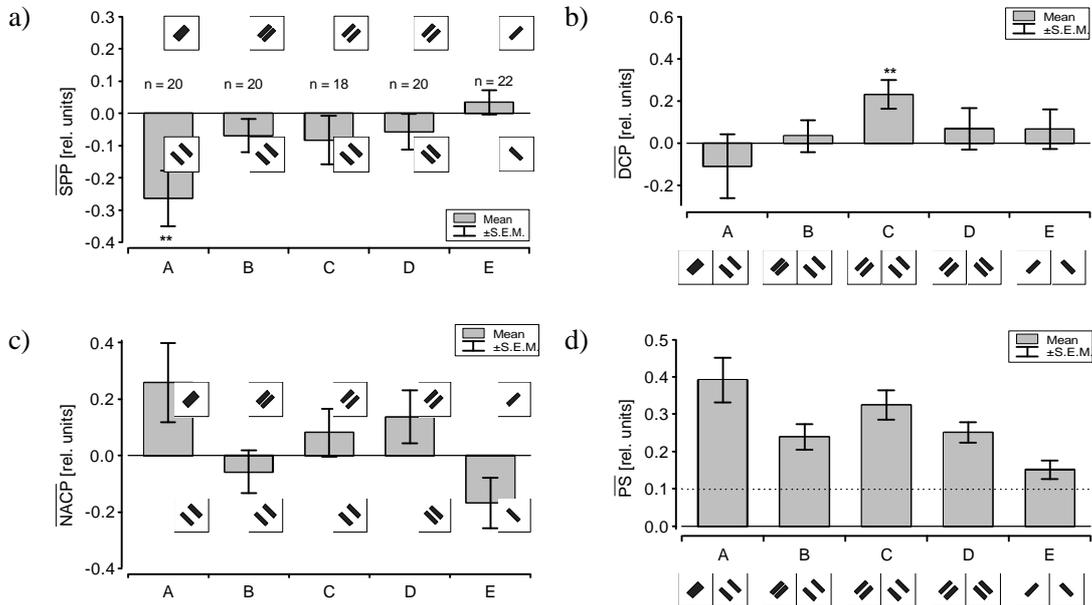


Abb. 3.2.16: Musterpaare aus gegeneinander geneigten Balken und Doppelbalken. Die Abmessungen der Balken sind identisch mit den entsprechenden Mustern aus Abb. 3.2.15. Bei A - C sind jeweils nur die Anordnungen mit nach links geneigtem A-Muster und nach rechts geneigtem B-Muster dargestellt, diese Musterpaarungen sind jedoch zur Hälfte auch mit den umgekehrten Anordnungen gemessen worden. **a)** Die spontane Musterpräferenz ist bei den Paaren D und E, wo sich die Muster nur durch ihre Neigung unterscheiden, nicht signifikant. Bei den anderen Paaren, wo ein Unterschied durch das Merkmal Kompaktheit/Verteiltheit hinzukommt, gibt es nur in einem Fall (A: $\overline{SPP} = -0.264 \pm 0.086$, $t = 3.05$, $p < 0.01$) eine signifikante spontane Musterpräferenz für das verteiltere Muster (vergl. hierzu Abb.3.2.15, V-1, H-1). **b)** Die konditionierte Präferenz ist mit einer Ausnahme nicht signifikant von null verschieden. Erstaunlicherweise handelt es sich dabei um das Musterpaar C ($\overline{DCP} = 0.231 \pm 0.067$, $t = 3.43$, $p < 0.01$), wo der Merkmalsunterschied Verteiltheit, abgesehen von D und E, am geringsten ausgeprägt ist. **c)** Die nichtassoziative konditionierte Musterpräferenz (\overline{NACP}) ist in keinem Fall signifikant von null verschieden. **d)** Mit Ausnahme der einfachen Balken in E liegt bei allen Musterpaaren die Musterstetigkeit (\overline{PS}) deutlich über dem Basisniveau und ist bei den Paaren mit Doppelbalken tendenziell höher.

3.2.10 Verschiedene weitere Musterpaare

In Abb. 3.2.17 sind die Ergebnisse verschiedener Paarungen dargestellt. Auf die Musterpaare A und B, die sich durch die vertikale Verteiltheit unterscheiden, wurde bereits in Kap. 3.2.8 eingegangen. Die Muster der Paarung C gehen aus den T-Mustern C von Abb. 3.2.12 durch Einführung eines zusätzlichen Querbalkens hervor, durch den die Musterschwerpunkte näher zusammenrücken ($\Delta y_{\text{COG}} = 4^\circ$) und die vertikale Überlappung

geringer wird. Zwar ist eine spontane Musterpräferenz (\overline{SPP}) für das Muster mit dem tieferliegenden Schwerpunkt vorhanden, jedoch ist die konditionierte Präferenz (\overline{DCP}) nicht mehr signifikant von null verschieden (allerdings ist mit $N = 12$ die Anzahl der gemessenen Fliegen recht gering).

Ebenfalls durch die Lage des Musterschwerpunkts unterscheiden sich die Muster des Pairs E ($\Delta y_{COG} = 4.8^\circ$). Der Unterschied ist jedoch offenbar nicht ausreichend, um zu signifikant von null verschiedenen Werten bei einem der Indizes zu führen.

Die Muster in Paar D schliesslich unterscheiden sich durch die vertikale oder horizontale Ausrichtung ihrer Balkenelemente. Weder die spontane noch die nichtassoziative konditionierte Musterpräferenz (\overline{SPP} , \overline{NACP}) weisen signifikant von null verschiedene Werte auf. Die konditionierte Präferenz (\overline{DCP}) ist nicht signifikant, aber tendenziell grösser als null. Auch die erhöhte Musterstetigkeit (\overline{PS}) deutet zumindest auf eine Unterscheidbarkeit der Muster hin.

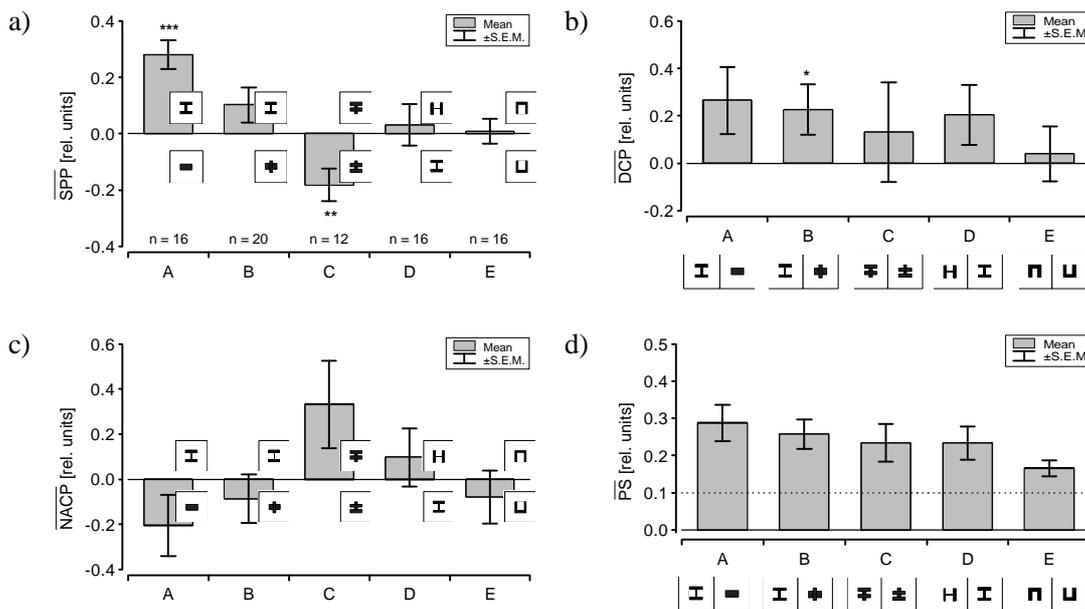


Abb. 3.2.17: Weitere Musterpaare, die sich verschiedenen Kategorien zuordnen lassen. Die Abmessungen aller Muster betragen $32^\circ \times 32^\circ$ (Höhe \times Breite), die Balken sind jeweils 8° dick (bzw. 16° bei A und B, unteres/rechtes Muster). Die Muster der Paare A und B unterscheiden sich im Merkmal Kompaktheit/Verteiltheit (siehe hierzu auch Abb. 3.2.15), in A ausserdem durch ihre Fläche und ihre Höhe. Die Muster der Paare C und E unterscheiden sich durch die vertikalen Positionen ihrer Musterschwerpunkte deren Abstände bei C 4° und bei E 4.8° betragen (vergl. z.B. Abb. 3.2.12). Paar D lässt sich zu den punktsymmetrischen Mustern zuordnen (siehe Abb. 3.2.1, 3.2.2). Die Muster dieses Paares unterscheiden sich jedoch z.B. auch durch horizontale und vertikale Elemente. **a)** Die spontane Musterpräferenz ist beim Paar A signifikant ($\overline{SPP} = 0.280 \pm 0.051$, $t = 5.54$, $p < 0.001$), bei dem der Unterschied zwischen Kompaktheit und Verteiltheit deutlich ausgeprägt ist. Ansonsten ist nur noch die Präferenz für das "liegende doppelt gestrichene T" in Paar C signifikant ($\overline{SPP} = -0.181 \pm 0.058$, $t = 3.14$, $p < 0.01$). **b)** Die konditionierte Präferenz ist nur bei Paar B signifikant von null verschieden ($\overline{DCP} = 0.225 \pm 0.11$, $t = 2.12$, $p < 0.05$). Auch bei B ist der Merkmalsunterschied Kompaktheit/Verteiltheit vorhanden. **c)** Die nichtassoziative konditionierte Musterpräferenz (\overline{NACP}) ist in keinem Fall signifikant von null verschieden. **d)** Die Musterstetigkeit liegt bei allen Paaren (\overline{PS}) deutlich über dem Basisniveau, evtl. mit Ausnahme von Paar E.

3.3. Zusammenhänge zwischen Mustereigenschaften und Verhaltensparametern der Konditionierungsexperimente

Aufgrund der einzelnen Ergebnisse der in Kapitel 3.2 beschriebenen Versuche deuten sich vier Musterparameter an, die *Drosophila* zur spontanen und/oder konditionierten Unterscheidung und Erkennung zweier Muster im Flugsimulator auswerten kann:

- Flächenunterschiede
- Schwerpunktsunterschiede
- Verteiltheitsunterschiede
- Musterausrichtung in horizontaler und vertikaler Richtung

Mit den mehr als 80 Musterpaaren, mit denen eine Konditionierung nach dem Standardschema durchgeführt wurde, steht umfangreiches Datenmaterial zur Verfügung um quantitative Zusammenhänge zwischen diesen Musterparametern und den gemessenen Indizes zu untersuchen. Zwar erscheint die Diversität der Musterpaare hinreichend gross, dennoch müssen die Aussagen vorsichtig erfolgen, da die Gefahr besteht, aufgrund einseitiger Auswahl der Muster Fehlinterpretationen zu erliegen. Da sich die Muster fast aller Paarungen nicht nur in einem möglichen Parameter unterscheiden, wurden die Muster bezüglich des jeweils untersuchten Parameters so eng wie möglich kategorisiert. Da sich nur wenige deutliche Zusammenhänge erkennen lassen werden im folgenden nur diese Fälle dargestellt.

3.3.1 Flächenunterschiede und Musterausrichtung

Zunächst wird der Zusammenhang zwischen Flächenunterschieden (nicht Überlappungsunterschieden!) und der konditionierten Präferenz untersucht. In diese Auswertung werden alle Balkenmusterpaare einbezogen, die keine Schwerpunktsunterschiede aufweisen (Abb. 3.2.3 - 6; Abb. 3.2.9 A,C,E). Die Muster, die zusätzlich Verteiltheitsunterschiede aufweisen (Abb. 3.2.15, 3.2.16, 3.2.17), sind nicht enthalten. Da Flächenunterschiede relativ als Verhältnis (RF, Abb. 3.3.1a) oder absolut als Differenz (DF, Abb. 3.3.1b) gemessen werden können, werden beide Möglichkeiten untersucht.

Die beiden Graphen nach Abb. 3.3.1a und 3.3.1b scheinen auf den ersten Blick praktisch gleichwertig zu sein. Nach Abb. 3.3.1a ergäbe sich ein deutlicher Anstieg von \overline{DCP} ab einem Flächenverhältnis von $RF \approx 2.5$. Dies würde bedeuten, dass Musterpaare gut konditioniert werden können, wenn ein Muster mindestens 2.5x grösser als das andere ist. Betrachtet man allerdings die Datenpunkte bei $RF = 2.0$ genauer, dann ist dort auch das signifikante Resultat aus Abb. 3.2.5b aufgetragen. Weitere signifikante \overline{DCP} -Werte sind zu erwarten bei entsprechend optimierten Höhen- bzw. Breitenverhältnissen anderer Balkenpaarungen. Das auf relativen Unterschieden basierende Modell scheint daher die Zusammenhänge nicht optimal zu beschreiben.

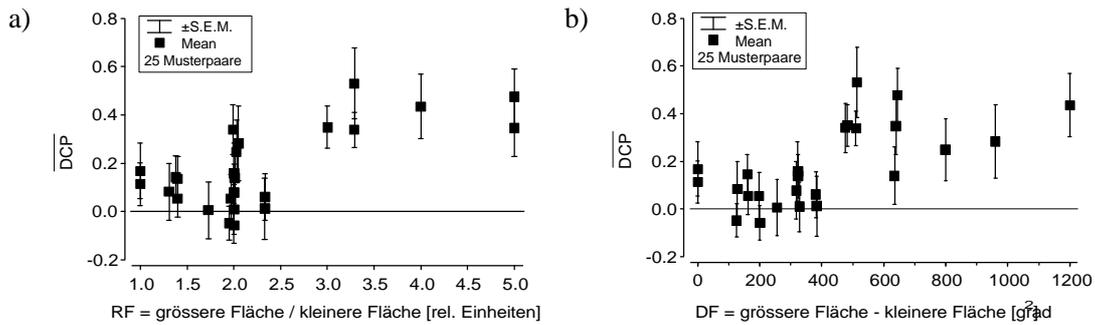


Abb. 3.3.1: Konditionierte Präferenz (\overline{DCP}) in Abhängigkeit vom Flächenunterschied zwischen den beiden Mustern eines Musterpaares. Diese Auswertung umfasst alle Paarungen mit Balkenmustern ohne Schwerpunktsdifferenz. Zum Teil sind die Ordinaten der Datenpunkte geringfügig verschoben um übereinanderliegende Punkte besser sichtbar zu machen. **a)** Flächenunterschied gemessen als Verhältnis der Flächen des grösseren und des kleineren Musters (RF). **b)** Flächenunterschied gemessen als Differenz der Flächen des grösseren und des kleineren Musters (DF).

Bei Auftragung von \overline{DCP} gegen die absoluten Flächenunterschiede (DF, Abb. 3.3.1b) liegen unterhalb von $DF \approx 400 \text{ grad}^2$ keine signifikanten Werte. Fasst man die Datenpunkte für $DF < 400 \text{ grad}^2$ zusammenfassen, so muss man wohl von einer residualen Konditionierbarkeit ausgehen. Darüber steigen die \overline{DCP} -Werte jedoch schnell bis auf das Sättigungsniveau an, allerdings sind auch drei nichtsignifikante \overline{DCP} -Werte darunter. Diese relativ schlechten Resultate trotz $DF > 400 \text{ grad}^2$ lassen sich erklären, wenn man annimmt, dass sie durch überlagerte nichtassoziative konditionierte Musterpräferenzen (\overline{NACP}) zustande kommen, die bei diesen drei Musterpaaren relativ stark sind. Wie in Kap. 3.2.2 beschrieben, sind Vorlieben für ausgeprägt horizontale Balken schlecht zu konditionieren, wenn diese mit ausgeprägt vertikalen Balken gepaart sind.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass Flächenunterschiede von mehr als 400 grad^2 (entsprechend der Fläche von ca. 20 Sehelementen mit 5° Durchmesser) grundsätzlich zu einer guten konditionierten Unterscheidung führen. Diese Unterscheidung kann jedoch durch überlagerte nichtassoziative konditionierte und möglicherweise auch spontane Musterpräferenzen modifiziert sein. In den vorliegenden Fällen sind es Präferenzen bezüglich der Ausrichtung von Balken in horizontaler und vertikaler Richtung.

3.3.2 Musterschwerpunkt

In die Untersuchung des Einflusses des vertikalen Abstands des Musterschwerpunkts sind alle Musterpaare einbezogen, bei denen die Schwerpunkte der beiden Muster nicht auf gleicher Höhe liegen (zusätzlich Muster A-2 und B-2 in Abb. 3.2.10) und die keinen Flächenunterschied und keinen Verteiltheitsunterschied aufweisen (Abb. 3.2.8, 3.2.9, 3.2.10, 3.2.13).

Die Auswertungen der einzelnen Experimente lassen schon deutlich einen Zusammenhang zwischen Schwerpunktsunterschieden und der Stärke der konditionierten Präferenz (\overline{DCP}) und der spontanen Musterpräferenz (\overline{SPP}) erkennen. Beide Zusammenhänge sind in Abb. 3.3.2 quantitativ ausgewertet.

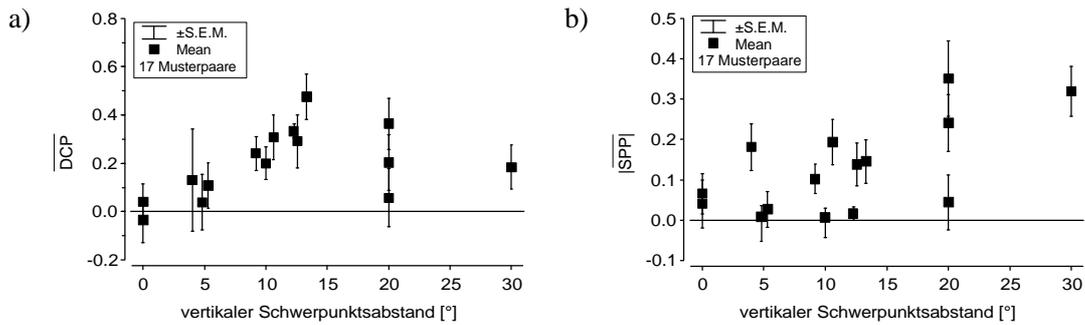


Abb. 3.3.2: Musterparameter ‘vertikaler Abstand des Musterschwerpunkts’. In die Auswertung sind alle Musterpaare mit Schwerpunktsunterschied aufgenommen, die weder einen Flächenunterschied noch einen Verteiltheitsunterschied aufweisen. Zur Berechnung der Schwerpunkte siehe Kap. 2.4. **a)** Konditionierte Präferenz (\overline{DCP}) in Abhängigkeit vom Schwerpunktsunterschied. **b)** Betrag der spontanen Musterpräferenz (\overline{SPP}) in Abhängigkeit vom Schwerpunktsunterschied.

Schwerpunktsunterschiede um 5° scheinen einen minimalen Anteil zur konditionierten Präferenz beizutragen (Abb. 3.3.2a). Signifikant von Null verschiedene \overline{DCP} -Werte treten aber erst ab ca. 9° auf und erreichen bei ca. 13° bereits das Sättigungsniveau. Bei noch grösseren Schwerpunktsunterschieden gibt es bei drei Musterpaaren sogar wieder niedrigere, nicht signifikant von null verschiedene Werte. Bei diesen Musterpaaren handelt es sich um die vollständig vertikal gegeneinander versetzten Balken aus Abb. 3.2.13. bei denen sehr starke Musterpräferenzen die konditionierten Präferenzen überlagern. Ähnlich wie bei Flächenunterschieden kann offenbar auch bei Schwerpunktsunterschieden die Stärke der konditionierten Präferenz durch spontane oder nichtassoziative konditionierte Musterpräferenzen modifiziert sein. Der modifizierende Faktor ist hier möglicherweise der Grad der vertikalen Separierung der Muster. Es ist jedoch nicht auszuschliessen, dass statt des hier postulierten Parameters ‘Musterschwerpunkt’ von den Fliegen in Wahrheit eine komplexere Auswertung vorgenommen wird, die beide Phänomene abdeckt.

Anders als die konditionierten Präferenzen sind die spontanen Musterpräferenzen eher schwach mit Schwerpunktsunterschieden korreliert (Abb. 3.3.2b; es sind die Beträge der \overline{SPP} -Werte aufgetragen). Fast über die gesamte Skala treten hohe und niedrige \overline{SPP} -Werte auf, wobei es eine Tendenz für stärkere Präferenzen bei grösseren Schwerpunktsunterschieden gibt.

3.3.3 Verteiltheit

Bei der Auswertung der einzelnen Experimente mit Musterpaaren, bei denen sich die Muster durch den Grad der Verteiltheit unterscheiden, ergaben sich Hinweise, dass dieser Parameter bei der konditionierten Präferenz (\overline{DCP}) in vertikaler Richtung stärker zum Tragen kommt als in horizontaler Richtung (z.B. Abb. 3.2.15) oder bei um 45° geneigten Mustern (Abb. 3.2.16). Der Einfluss auf die spontanen Musterpräferenzen (\overline{SPP}) scheint dagegen eher unabhängig von der Ausrichtung zu sein. In die folgende Auswertung (Abb. 3.3.3) werden alle Musterpaarungen einbezogen, bei denen mindestens eines der Muster als verteilt nach der unten stehenden Definition gelten kann.

Eine Schwierigkeit bei der quantitativen Untersuchung des Einflusses dieses Parameters stellt seine formale Definition dar. Als eine mögliche, einfache Definition wird hier das

Verhältnis aus der vom Muster überspannten Fläche zu der tatsächlich bedeckten Fläche vorgeschlagen, wobei als überspannte Fläche die Fläche des einhüllenden Polygons mit dem kleinsten Umfang gewählt wird (siehe Kap. 2.4).

In Abb. 3.3.3b deutet sich ein positiver Zusammenhang zwischen Verteiltheitsunterschieden und dem Betrag der spontanen Musterpräferenz ($|\overline{SPP}|$) an. Kleine Verteiltheitsunterschiede um 15% ergeben \overline{SPP} -Werte von ≈ 0.1 (fast alle Werte nicht signifikant von Null verschieden). Ab 30..35% treten gehäuft signifikante Werte auf, und darüber erhöhen sich die \overline{SPP} -Werte auf ≈ 0.3 . Möglicherweise würde hier eine andere Definition der Verteiltheit einen noch engeren Zusammenhang ergeben.

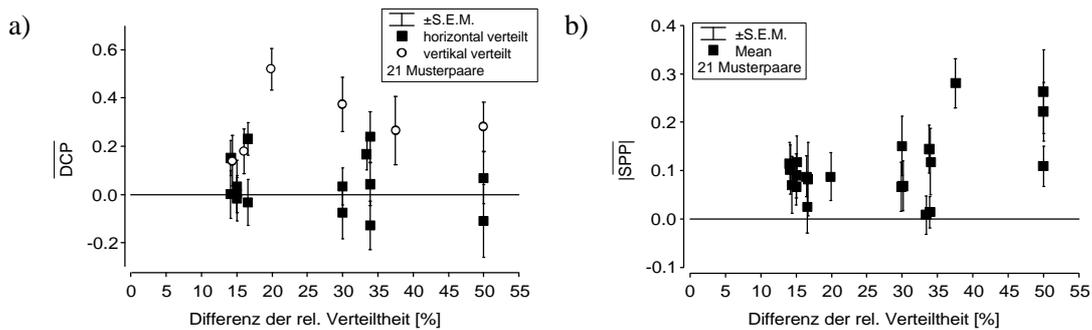


Abb. 3.3.3: Musterparameter Verteiltheit. In die Auswertung sind alle Musterpaarungen aufgenommen, bei denen mindestens eines der Muster als verteilt im Sinne der hier verwendeten formalen Definition (siehe Text) gelten kann. **a)** Konditionierte Präferenz (\overline{DCP}) in Abhängigkeit vom Verteiltheitsunterschied. **b)** Betrag der spontanen Musterpräferenz in Abhängigkeit vom Verteiltheitsunterschied.

Wie in Abb. 3.3.3a zu sehen, ist kein klarer Zusammenhang zwischen den Verteiltheitsunterschieden in horizontaler und 45°-Ausrichtung (schwarze Quadratsymbole) und der konditionierten Präferenz (\overline{DCP}) zu erkennen. Signifikante und nichtsignifikante \overline{DCP} -Werte treten bei kleinen und bei grossen Verteiltheitsunterschieden gleichermassen auf. Betrachtet man dagegen nur die Musterpaare mit Verteiltheitsunterschieden in vertikaler Richtung (Abb. 3.3.3a, offene Kreissymbole), so treten ab ca. 19% Verteiltheitsunterschied relativ hohe, signifikant von null verschiedene Werte auf (bei allerdings nur sechs Musterpaaren). Verteiltheitsunterschiede können also insbesondere bei Ausrichtung der Verteiltheit in vertikaler Richtung gut erlernt werden. Ansonsten ist nur je ein signifikanter \overline{DCP} -Wert bei Verteiltheitsunterschied in horizontaler Richtung und bei um 45° gegen die horizontale Achse geneigter Ausrichtung vorhanden.

Auch bei den \overline{NACP} -Werten ist kein Zusammenhang mit Verteiltheitsunterschieden vorhanden (nicht gezeigt). Die vor allem auf vertikale Ausrichtung beschränkte Erlernbarkeit von Verteiltheitsunterschieden ist demnach auch nicht auf nichtassoziative Präferenzen zurückzuführen. Insgesamt müssten zu diesem Parameter noch eingehendere systematische Versuche erfolgen um genauere Aussagen treffen zu können.

3.4 Modellierung der neuronalen Berechnung von Musterparametern

Viele Mustereigenschaften wie z.B. Form, Winkel und Grösse sind für uns relativ leicht abschätzbar. An den Preisen von gängiger Bildanalysesoftware lässt sich jedoch ablesen, dass es sich dabei durchaus nicht um triviale Probleme handelt. Auch bei den Mustereigenschaften, für die hier postuliert wird, dass sie von *Drosophila* ausgewertet werden, stellt sich die Frage, wie sie neuronal berechnet werden könnten. Kann man sich für die Messung der Musterfläche noch am ehesten neuronale Summationsmechanismen vorstellen, so ist dies für die Messung des Musterschwerpunktes schon schwieriger.

Hier soll die Bestimmung des Musterschwerpunktes SP über künstliche neuronale Filter (KNF) modelliert werden. Dabei soll einem Bildelement der Retina ein KNF zugeordnet sein. Das KNF soll einen Einzugsbereich mit Mittelpunkt FM und Radius R besitzen, innerhalb dessen alle Bildelemente der Retina mit einem Filtereingang (I) verschaltet sind. Der Ausgang (O) jedes KNF soll den Abstand von FM zum Musterschwerpunkt der Bildpunkte innerhalb seines Einzugsbereichs kodieren. Das hier vorgeschlagene Modell (Abb. 3.4.1) basiert auf einem einfachen Feed-Forward-Netzwerk, ähnlich dem Perceptron (Rosenblatt, 1958). Das Perceptron ist einer der frühesten Ansätze zur Modellierung neuronaler Vorgänge, insbesondere der Mustererkennung und -klassifizierung. Die Beziehung zwischen seinen Eingangssignalen und dem Ausgangssignal kann z.B. folgendermassen formuliert werden:

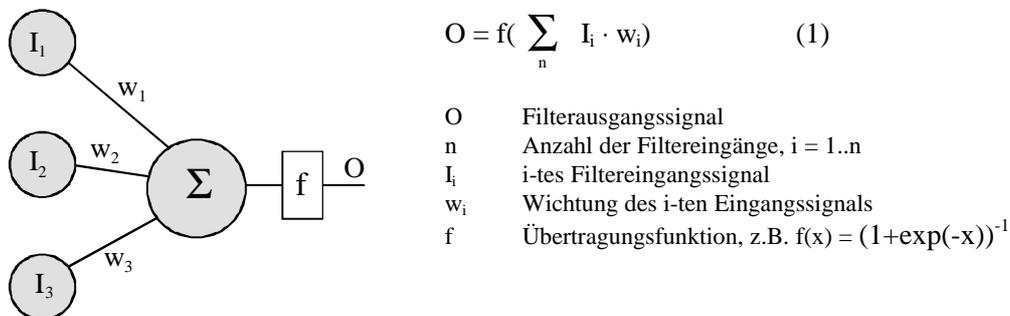


Abb. 3.4.1 Schematische Darstellung des Perceptrons zur Modellierung neuronaler Funktionen.

Um das Ausgangssignal O zu bilden werden alle Eingangssignale I_i mit den zugehörigen Wichtungen w_i ('Synapsenstärken') multipliziert und aufsummiert. Eine Übertragungsfunktion f generiert aus dem Summensignal das Ausgangssignal ('Aktionspotential'). Wenn Aktionspotentiale generierende Neurone modelliert werden, wird für f oft eine sigmoidale Funktion gewählt, z.B. $f(x) = (1 + \exp(-x))^{-1}$.

Die Formel zur Berechnung der Position des Musterschwerpunktes, die bereits in Kap. 2.4 vorgestellt wurde, bietet sich durch ihre Struktur zur Übertragung auf ein KNF geradezu an:

$$SP_y = \frac{1}{\sum_n A_i e_i} \sum_n A_i e_i y_i \quad (2)$$

SP_y vertikale Position des Musterschwerpunktes
i Index für n Teilflächen aus denen sich das Muster zusammensetzt

$$SP_y = \frac{1}{\sum_n e_i} \sum_n e_i y_i \quad (3)$$

A_i Flächeninhalt der i-ten Teilfläche
 e_i Intensität (Schwärzung) der i-ten Teilfläche
 y_i Position des Schwerpunktes der i-ten Teilfläche

(3a) ↙ (3b)

Die Formel (2) vereinfacht sich zu (3) wenn man alle Teilflächen gleich gross wählt (Pixel). Diese Bedingung ist beim Facettenauge von *Drosophila* annähernd gegeben, da die Achsen aller Ommatidien ungefähr den gleichen Winkelabstand von 4.6° haben (Götz, 1964). Die in dieser Arbeit verwendeten Muster weisen nur Schwarz-Weiss-Kontraste auf, in einer natürlichen Umgebung hingegen gibt es beliebige Kontraste.

Überträgt man (3) auf die Perceptronstruktur (1), dann entspricht der Bezugspunkt für die Messung von SP_y dem Filtermittelpunkt FM. Die Abstände y_i werden durch die festen Wichtungen w_i repräsentiert und die Intensitäten e_i entsprechen den Eingangssignalen I_i . Die Formel (3) kann nun als Parallelschaltung zweier KNFs dargestellt werden (Abb. 3.4.2). Das KNF_a repräsentiert die Gesamtintensität des Bildteils der sich innerhalb des Einzugsbereichs des Filters befindet und normiert das Ausgangssignal von KNF_b , welches die eigentliche Schwerpunktmessung vornimmt. Ohne die notwendige Normierung ergäben kleinere Muster schwächere Signale als grosse, und das Resultat wäre nicht mehr eindeutig.

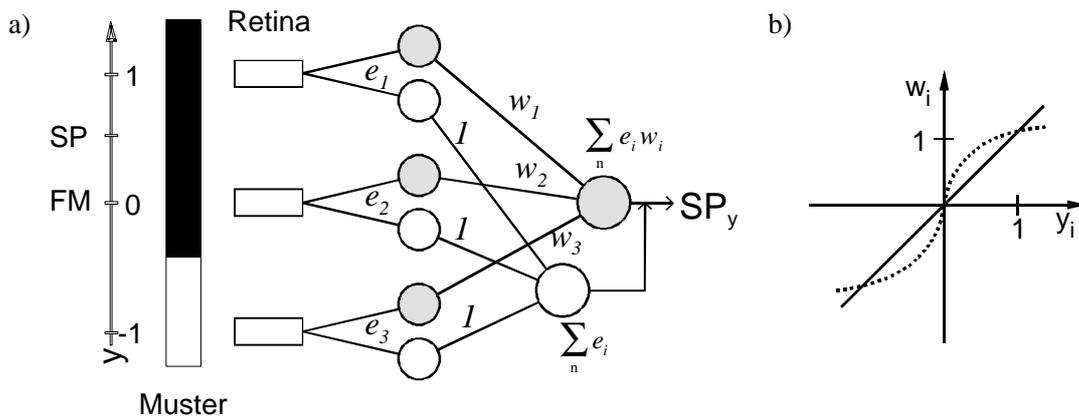


Abb. 3.4.2 a) Verschaltung zweier KNFs zur Bestimmung des vertikalen Musterschwerpunkts SP_y . Die Intensitäten des Musters werden von den Sehelementen der Retina aufgenommen und auf die Eingänge der zwei KNFs verteilt. Das Ausgangssignal von KNF_a (weiss) normiert das Ausgangssignal von KNF_b (grau), das die eigentliche Schwerpunktmessung vornimmt. **b)** Die Wichtungen w_i von KNF_b können linear abhängig von den Abständen y_i des Filtermittelpunkts FM von den Sehelementen der Retina gewählt werden (durchgezogene Linie). Nichtlineare Zusammenhänge (gestrichelte Linie) können die Trennschärfe erhöhen, indem nahe Bildpunkte überproportional gewichtet werden.

Nun stellt sich die Frage, wie die Gewichtungen w_i gewählt werden sollen. Da y_i der Abstand des i -ten Bildelements vom Filtermittelpunkt FM ist, können als Wichtungen einfach die relativen Abstände genommen werden (lineare Kodierung). Im Beispiel von Abb. 3.4.2: $y_1 = 1$, $y_2 = 0$, $y_3 = -1$. Damit ergibt sich mit $e_1 = 1$, $e_2 = 1$ und $e_3 = 0$ der Abstand $SP_y = (1 \times 1 + 0 \times 1 - 1 \times 0) / (1 + 1 + 0) = 0.5$. Bei mehr Eingängen müssen die Wichtungen angepasst sein, wenn man als Maximalwert am Filterausgang z.B. immer 1 haben möchte. Auch nichtlineare Zusammenhänge zwischen y_i und w_i können gewählt werden um z. B. die Trennschärfe zwischen nahe beieinander liegenden Schwerpunkten zu erhöhen (Abb. 3.4.2b).

Man kann jedem Bildelement der Retina ein solches Filter zuordnen, oder auch nur jedem n -ten Bildelement. Auf diese Weise kann die Datenmenge reduziert werden. Im Extremfall genügt ein einziges Filter, dessen Einzugsbereich das gesamte Sehfeld abdeckt. Über das Ausgangssignal kann dann die Position des globalen Schwerpunktes codiert werden. Ein solches Signal könnte z.B. zur Musterfixation (SP_x statt SP_y), zur Präferenzbildung (z.B. für tieferliegendes Muster) oder zur Blickfeldstabilisierung verwendet werden. Eine Regelschleife

müsste dann dafür sorgen, dass das Filterausgangssignal solange wie gewünscht in einem bestimmten Bereich bleibt.

In Abb. 3.4.3 sind für einige der Muster, die für die Experimente in Kap. 3 verwendet wurden, die Filterausgangssignale dargestellt. Für diese Graphiken wurde jedem Bildelement (Abstand 5°) ein Filter zugeordnet. Die Schwerpunktsabstände sind als Grauwert codiert, helle Töne bedeuten kleiner Abstand und dunkle Töne grosser Abstand. Der Filterradius ist jeweils 45° . Weitere Details siehe Legende.

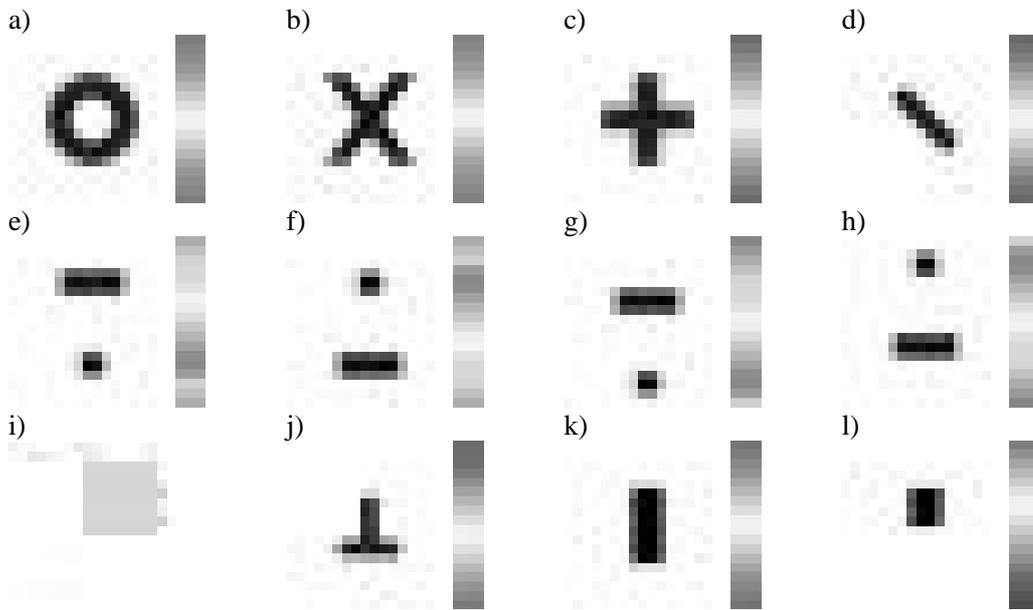


Abb. 3.4.3 Ausgangssignale des künstlichen neuronalen Filters nach Abb. 3.4.2 für einige Muster die in den Experimenten verwendet wurden. Der Bildausschnitt entspricht jeweils der Grösse eines Quadranten der Musterarena von $90^\circ \times 90^\circ$. Die Muster sind in einer Auflösung von 5° gerastert und damit ungefähr dem visuellen Auflösungsvermögen von *Drosophila* angepasst. Jeder Bildzeile ist ein KNF mit einem Filterradius von 45° zugeordnet. Die Schwerpunktsprofile rechts neben den Mustern geben die Stärke der Filterausgangssignale wieder. Helle Töne bedeuten kleine Abstände des Filtermittelpunkts zum Musterschwerpunkt und dunkle Töne grosse Abstände. **a-d**) Muster mit Schwerpunkt (SP) auf Höhe des Arenaäquators (siehe Abb. 3.2.1, 3.2.2). Die Profile sind allenfalls durch ihre Steilheit voneinander zu unterscheiden. **e-f**) Kompositmuster mit Balken auf gleicher Höhe (siehe Abb. 3.2.10, A-1). Die SP-Profile haben ihr Maximum im Abstand von 5 Rasterzeilen (entsprechend 25°). Bei dem gewählten Filterradius von 45° wird der Schwerpunktsabstand gegenüber dem wahren Wert um 5° überschätzt. Es treten auch schwächere Nebenmaxima unterhalb bzw. oberhalb der kleinen Quadrate auf. Diese vom Filterradius abhängigen Nebenmaxima würden bei bestimmten Musterkonstellationen Verwechslungen verursachen. Könnte eine solche Verwechslung experimentell nachgewiesen werden, wäre dies ein Hinweis auf die Existenz solcher Filter bei *Drosophila*. **g-h**) Dieselben Muster wie e-f) aber mit Schwerpunkt auf gleicher Höhe (siehe Abb. 3.2.10, A-2). Die Maxima des Profils sind nun ebenfalls auf gleicher Höhe. **i-j**) T-Muster zum Vergleich mit den Kompositmustern. Das SP-Profil ähnelt dem von e-f), jedoch treten keine Nebenmaxima auf. **k-l**) Balkenmuster nach Abb. 3.2.8, C. Die Abstände der Maxima der SP-Profile betragen drei Rasterzeilen und unterschätzen den Schwerpunktsabstand gegenüber dem wahren Wert um 5° .

Die Filterarchitektur nach Abb. 3.4.2 hat die interessante Eigenschaft, dass als Nebenprodukt die Musterfläche gemessen wird (KNF_a). Wie die experimentellen Befunde nahelegen, ist auch die Musterfläche ein Parameter der beim Musterlernen ausgewertet werden kann (Kap. 3.3.1). Weiterhin kann durch Differenzbildung der Ausgangssignale benachbarter

oder auch weiter entfernter Schwerpunktsfilter auch die Verteiltheit eines Musters gemessen werden. Dies soll jedoch nicht als Beleg für die Existenz von neuronalen Filtern analog dem vorgeschlagenen Modell gewertet werden.

Um solche Filter zu realisieren, sind verschiedene arithmetische Operationen durchzuführen. Für die beim Bewegungssehen von *Calliphora* involvierten Grossfeldneurone (Lobulaplatten-Tangentialzellen) sind Mechanismen für Operationen wie Integration (Borst 1996) oder Subtraktion (Egelhaaf und Borst 1993) vorgeschlagen oder sogar gezeigt worden (Single und Borst 1998). Diese Operationen können offenbar in einem biologischen Nervensystem nicht perfekt durchgeführt werden. Dies würde jedoch die grundsätzliche Funktion des vorgeschlagenen Filters nicht beeinträchtigen.

4. DISKUSSION

4.1 Retinaler Transfer und Generalisierung

Mit 'retinalem Transfer' soll hier die Übertragung einer konditionierten Musterpräferenz (bezogen auf ein Musterpaar) von der im Training gezeigten vertikalen retinalen Musterposition auf die im Lerntest gezeigte Position bezeichnet werden. Retinaler Transfer ist somit eine Generalisierungsleistung.

a) Retinaler Transfer von Breitenunterschieden

Bei den Experimenten nach Abb. 3.1.1 und Abb. 3.1.4 wurden den Fliegen unterschiedlich breite Balkenmuster an zwei verschiedenen Trainingspositionen gleichzeitig oder nacheinander präsentiert. Es kann jedoch kein signifikanter Transfer der Musterpräferenz von den Trainingspositionen auf eine dritte Position im Test beobachtet werden. Damit werden die Resultate früherer Versuche (Dill et al. 1993) erhärtet, bei denen ebenfalls kein retinaler Transfer beobachtet wurde, wenn die Muster im Training nur an einer bestimmten vertikalen Position und im Lerntest an einer zweiten Position gezeigt werden. Ein Übertrag der spontanen Musterpräferenz vom Trainingsmusterpaar auf das Testmusterpaar (Abb. 3.1.1) gibt indes einen Hinweis darauf, dass es möglicherweise doch Interaktionen zwischen Trainingsmustern und Testmustern gibt. Schliesslich kann auch nicht ausgeschlossen werden, dass bei kontinuierlicher Variation der vertikalen Musterpositionen ein Erlernen des Breitenunterschieds unabhängig von der Präsentationshöhe möglich wäre. Da dies mit der verwendeten Apparatur nicht durchführbar ist, kann diese Frage nur mit einem elektronischen Musterdisplay endgültig geklärt werden. Damit könnte man auch die vertikale Musterhöhe von der Fliege selbst bestimmen lassen, denn in Bezug auf die vertikale Achse der Muster befindet sich die Fliege in einer open-loop Situation. Diese fehlende Kontrollmöglichkeit mag ebenfalls zur Unmöglichkeit eines retinalen Transfers beitragen. Mit einem variablen Display könnte auch untersucht werden, ob die Fliege von sich aus versucht, Muster in einer bestimmten Vorzugshöhe zu halten. Wenn dies so wäre, dann wäre retinaler Transfer nicht erforderlich.

Weiterhin könnten auch die Unterbrechungen durch den Musterwechsel das Mustergedächtnis beeinträchtigen. Hier zeigt der Kontrollversuch (Abb. 3.1.4c), dass diese erhebliche Störung des Experiments durch den Musterwechsel toleriert wird.

b) Generalisierung des Musterschwerpunkts

In den Versuchen nach Abb. 3.2.11 ändern sich Form und Grösse der Muster zwischen Training und Lerntest. Die Positionen der Flächenschwerpunkte der Muster hingegen bleiben erhalten (A-1 \leftrightarrow A-2) oder sind geringfügig verändert (B-1 \leftrightarrow B-2). Im Gegensatz zu den obigen Experimenten ist die Generalisierung von Mustern unter Beibehaltung des Schwerpunkts in drei von vier Fällen erfolgreich (ein weiterer Beleg dafür, dass die Prozedur des Musterwechsels das Mustergedächtnis nicht löscht).

Daneben fällt jedoch bei beiden Kombinationen von Trainings- und Testmusterpaaren (A-1/2, B-1/2) eine Asymmetrie in Bezug auf die Richtung der Generalisierung auf. Bei der Kombination der Quadrate mit den Kompositmustern (A-1/2) wird ein Präferenztransfer nur beobachtet, wenn der Lerntest mit den Kompositmustern erfolgt. Eine mögliche Ursache liegt in

den ungewöhnlich starken Musterpräferenzen, die Musterpaare vom Typ der Quadratpaare auslösen (Abb. 3.2.13, siehe auch Kap. 4.3). Besonders interessant ist hierbei, dass mit den Quadraten im Training eine Assoziation zwischen Hitzebestrafung und Schwerpunktsposition aufgebaut und anschliessend mit einem anderen Musterpaar im Test abgerufen werden kann (Abb. 3.2.11c, A-2). Die Konditionierung gelingt jedoch nicht, wenn sowohl Training als auch Test mit den Quadratmustern erfolgen (Abb. 3.2.13b, A). Dies deutet daraufhin, dass 'variable' Präferenzen (konditionierte Präferenzen) und 'feste' Präferenzen (spontane Musterpräferenzen, nichtassoziative konditionierte Präferenzen) unabhängig voneinander das Verhalten beeinflussen und sich in ihrer Wirkung je nach Betrag und Richtung addieren oder subtrahieren können.

Zwar ist die Generalisierung bei der Kombination zweier Kompositmuster (Abb. 3.2.11c, B-1/2) in beide Richtungen erfolgreich. Eine gewisse, allerdings nicht ganz signifikante Assymmetrie ($p = 0.080$) ist jedoch vorhanden. Die Ursache dürfte jedoch eine andere sein als bei der obigen Kombination (A-1/2). Bei keinem der beiden Kompositmuster treten ungewöhnlich starke Präferenzen auf (weder spontane noch nichtassoziative konditionierte) und beide für sich können gut konditioniert werden (Abb. 3.2.10, A-1; Abb. 3.2.12, A). Auch Korrelationen zwischen initialer Präferenz und konditionierter Präferenz sind gering (nicht gezeigt). Wie im Ergebnisteil erwähnt, sind bei dieser Kombination die Schwerpunkte der korrespondierenden Muster nicht exakt auf gleicher Höhe, sondern sind bei B-2 gegenüber B-1 (Abb. 3.2.11a) um je 3.7° nach unten bzw. nach oben verschoben. Für die Differenz der Schwerpunkte ergibt sich ein Verhältnis von $20.0^\circ:12.6^\circ$. Bei Generalisierungsexperimenten kann häufig beobachtet werden, dass die Test-Performance höher ist, wenn beim Lerntest ein stärkerer Reiz geboten wird als beim Training. Dieser Effekt (Hanson 1959) wird auch 'Peak-Shift' genannt. Auch im vorliegenden Fall weist das Musterpaar mit 12.6° Schwerpunktsdifferenz ein tendenziell schlechteres Ergebnis auf, wenn es im Test präsentiert wird (Abb. 3.2.11b, B-1) als wenn das Paar mit 20° Schwerpunktsdifferenz im Test verwendet wird (Abb. 3.2.11b, B-2).

Ein wichtiger Punkt bei diesen Experimenten ist die Tatsache, dass die Trainingsmuster nicht dieselben Sehelemente reizen wie die Testmuster, da zwischen ihnen keine Überlappung in vertikaler Richtung besteht. Man könnte daher von retinalem Transfer sprechen. Andererseits ist der Parameter, vertikaler Musterschwerpunkt, retinastabil oder nahezu retinastabil. Im Grunde genommen ergibt sich damit ein ähnliches Ergebnis wie bei den Transferversuchen mit den Balkenmustern, nur bezieht sich die Retinotopie nun nicht direkt auf die Bildelemente der Retina selbst, sondern auf einen abgeleiteten Parameter, der jedoch ebenfalls festen Retinapositionen zugeordnet ist.

4.2 Musterparameter und Verhaltensparameter

Bei der Interpretation der Ergebnisse der Konditionierungsexperimente im Flugsimulator muss man stets die sehr hohe Streuung der gemessenen Verhaltensparameter beachten. Die typischen Standardabweichungen für die DCP-Werte liegen bei ≈ 0.5 (Wertebereich ± 2.0 , typische Mittelwerte $-0.1..+0.5$) und die der SPP-Werte bei ≈ 0.3 (Wertebereich ± 1.0 , typische Mittelwerte $-0.2..+0.2$). Auch zeigt sich, dass die gewonnenen Resultate trotz kontrollierter Versuchsbedingungen gelegentlich erheblichen Fluktuationen unterliegen. So sind z.B. die spontanen Musterpräferenzen (\overline{SPP}), die für die gleiche Paarung zweier vertikal gegeneinander

versetzter Quadrate mit zwei Gruppen von Fliegen im Abstand von ca. zwei Wochen gemessen wurden, hochsignifikant voneinander verschieden ($t = 4.50$, $p < 0.001$; Abb. 3.2.11a, A-1 und Abb. 3.2.13a, A). Trotz dieser Vorbehalte lassen sich aus den Ergebnissen der Versuche einige Regeln für die Musterunterscheidung im unbeeinflussten stationären Flug (ohne Hitzebestrafung) bei *Drosophila* ableiten. Die Regeln sind im folgenden nach den Verhaltensparametern, aus denen sie abgeleitet wurden, geordnet.

spontane individuelle Musterpräferenzen (Verhaltensparameter PS)

Individuelle Musterpräferenzen (reflektiert durch den Parameter Musterstetigkeit, siehe Kap. 2.2), zeigen, dass *Drosophila* die Muster fast aller untersuchten Musterpaare unterscheiden kann. Die möglichen Ausnahmen betreffen einen sehr begrenzten Bereich. Es handelt sich hierbei um Musterpaare mit folgenden Eigenschaften: die beiden Muster besitzen die gleiche vertikale Höhe, sie haben keine Schwerpunktsunterschiede, geringe Flächenunterschiede ($< 200 \text{ grad}^2$) und keine Verteiltheitsunterschiede. Insbesondere kleinste Höhenunterschiede ($\geq 8^\circ$) führen sofort zu einer ausgeprägten Erhöhung von \overline{PS} , während Breitenunterschiede von 10° noch keine Erhöhung bewirken. Auch bei der Paarung aus einfachen schrägen Balken bleibt \overline{PS} auf minimalem Niveau.

spontane Musterpräferenzen (formaler Verhaltensparameter: SPP)

Die individuellen Präferenzen werden selten durch signifikante spontane Präferenzen für ein bestimmtes Muster reflektiert (ca. 1/3 aller Musterpaare). Erkennbare Zusammenhänge bestehen mit folgenden Musterparametern:

- Musterschwerpunkt in vertikaler Richtung
die Präferenz geht überwiegend in Richtung des Musters mit tieferliegendem Schwerpunkt
- Verteiltheit in beliebiger Richtung
die Präferenz geht überwiegend in Richtung des verteilteren Musters
- vertikale Länge (rel. schwache Befunde)
die Präferenz geht überwiegend in Richtung des längeren Musters

Interessanterweise ergaben stichprobenhafte Spontanpräferenztests in einem Laufparadigma sehr ähnliche Musterpräferenzen, die z. T. sogar noch stärker ausgeprägt sind (nicht gezeigt).

nicht assoziative konditionierte Musterpräferenzen (formaler Verhaltensparameter: NACP)

Es gibt Zusammenhänge mit folgenden Musterparametern:

- Länglichkeit von Balken
die Präferenz geht überwiegend in Richtung des länglicheren Musters
- horizontale und vertikale Ausrichtung von Balken
die Präferenz geht überwiegend in Richtung des vertikalen Musters
- extremer vertikaler Musterabstand (vertikale Ausdehnung überlappt nicht)
keine einheitliche Präferenz, aber konditionierte Präferenz wird überschrieben

konditionierte Präferenzen (formaler Verhaltensparameter: DCP)

Es bestehen Zusammenhänge mit drei Musterparametern. Die Zusammenhänge sind stärker als bei den anderen Verhaltensparametern. Da die konditionierte Präferenz auf dem Vergleich von Gedächtnisinhalten mit dem aktuellen visuellen Input beruht, werden Gedächtnisschablonen möglicherweise nur für diese drei Parameter angelegt.

- **Musterschwerpunkt in vertikaler Richtung**
der Zusammenhang ist vermutlich linear im Bereich von 0° bis 20°
- **Musterfläche**
der Zusammenhang ist eher sigmoidal mit einer Schwelle bei ca. 400 grad^2 Unterschied
- **Verteiltheit in vertikaler Richtung**
der Zusammenhang ist möglicherweise sigmoidal mit einer Schwelle bei 20% Unterschied

Wie erwähnt, gibt es durch die Generalisierungsexperimente (Kap. 3.2.6, Abb. 3.2.11, siehe auch Kap. 4.1) Hinweise, dass konditionierte Präferenzen und spontane Präferenzen auf voneinander unabhängigen Prozessen beruhen (die konditionierte Präferenz zeigte sich nur beim Test mit einem anderen Musterpaar, nicht aber beim Trainingspaar). Demnach ist es denkbar, dass sich die Musterpräferenzen im Lerntest zusammensetzen aus einer relativ variablen Komponente (die durch Konditionierung beider Mustertypen eines Paares beliebig zugeordnet werden kann) und relativ invariablen Komponenten (die bereits vor der Konditionierung vorhanden waren oder durch diese ausgelöst werden, aber nicht mit dem Reinforcer assoziiert sind).

Betrachtet man die obige Übersicht, so fällt auf, dass die Verhaltensparameter z.T. spezifisch zu den Musterparametern in Beziehung stehen oder ihre Ausprägung je nach Musterparameter unterschiedlich stark ist. So ist die Verteiltheit bei Spontanpräferenzen unabhängig von Orientierung, bei konditionierten Präferenzen mit einer Ausnahme nur in vertikaler Richtung signifikant, während die Orientierung und Länglichkeit von Balken besonders bei der nichtassoziativen konditionierten Präferenz zum Tragen kommt. Dies kann ein weiterer Hinweis auf getrennte Verarbeitung von konditionierten und nichtassoziativen Präferenzen sein. Bei der Musterstetigkeit als empfindlichstem Indikator für die Diskriminierbarkeit ist möglicherweise nochmals ein weiterer Prozess involviert. So ist bei Höhenunterschieden zwischen dem kleinsten und dem grössten Unterschied kaum ein Anstieg der Mustersteigigkeit zu verzeichnen. Insbesondere in vertikaler Richtung reicht für diesen Parameter möglicherweise bereits eine Überlappungsdifferenz von einem Sehelement aus um signifikant anzusteigen. Lediglich bei reinen Breitenunterschieden scheinen etwas grössere Differenzen nötig zu sein.

4.3 Spezielle Effekte

Vertikal separierte Balkenpaare

Dieser Typ von Musterpaaren (Abb. 3.2.13) nimmt eine gewisse Sonderstellung ein. Sowohl spontane Gruppenpräferenzen als auch Individualpräferenzen erreichen sehr hohe Werte und die konditionierten Präferenzen und die Hitzevermeidung sind stark mit den initialen Präferenzen korreliert. Dadurch stellt sich die Frage nach der biologischen Signifikanz dieses Phänomens. Die Erklärung könnte in der spezifischen Geometrie der Musterpaarung liegen. Einerseits haben diese Musterpaare hohe Schwerpunktsunterschiede von 20° .. 30° . Doch diese Größenordnung tritt auch bei anderen Musterpaaren auf (z.B. Abb. 3.3.10, A-1), ohne dass sie dort zu solchen Präferenzen oder zur Beeinträchtigung der Konditionierbarkeit führen. Ein besonderes Merkmal der Paarung ist, dass sich eines der Muster vollständig unterhalb, und das

Modelle nicht sehr weit voneinander entfernt. Die für die konditionierte Präferenz (also für den Vergleich von Gedächtnisschablone und retinalem Bild) gefundenen Parameter sind die vertikale Position des Musterschwerpunkts, die Mustergrösse und Verteiltheit in vertikaler Richtung. Diese Parameter sind zwar nicht direkt in SF enthalten. Jedoch ist die Auswahl der Muster, mit denen SF gewonnen wurde, relativ eingeschränkt. Es wurden nur kompakte Muster (Dreiecke und Quadrate) verwendet, bei denen zwischen Training und Test im wesentlichen die Mustergrösse, die Ausrichtung von Dreiecken (auf Basis oder Spitze stehend) und die vertikale Position variiert wurden (Dill 1995). Sowohl Änderungen in der vertikalen Position, als auch in der Ausrichtung von Dreiecken wirken sich unmittelbar auch auf die Lage des jeweiligen Musterschwerpunkts aus. Damit ergibt sich eine Übereinstimmung der beiden auf den ersten Blick so verschiedenen Befunde, wenn man sich auf Mustergrösse und Musterposition kompakter Muster beschränkt.

Für die Gewinnung von SF wurden keine vertikal verteilten Muster, Kompositmuster oder langgezogene Balkenmuster verwendet. Zieht man alle hier gefundenen Zusammenhänge zwischen Musterparametern und Verhaltensparametern in Betracht, dann können sie mit SF nicht mehr konsistent erklärt werden. Es ist allerdings auch nicht auszuschliessen, dass es paradigmenpezifische Zusammenhänge gibt, die zu den unterschiedlichen Erklärungsmodellen führen. Auch wenn die beiden verwendeten Paradigmen (Neuigkeitslernen, operante Hitzekonditionierung) verschieden sind, so wäre es dennoch interessant zu prüfen, ob der Versuch mit den schwerpunkts gleichen Kompositmustern (Abb. 3.2.10b, A-2) im Neuigkeitsparadigma ein ähnliches Resultat liefert (keine Diskriminierung der Muster).

Interessant ist weiterhin, dass in Dill (1995) erwähnt wird, dass in einigen Versuchen (z. B. mit vertikal gegeneinander versetzten Quadraten) Musterpräferenzen das Neuigkeitslernen überlagern. Auch dies wurde in der vorliegenden Arbeit beobachtet und quantifiziert (Verhaltensparameter NACP, Korrelationen von initialer Präferenz und konditionierter Präferenz).

4.5 Neuronale Pendants von Muster- und Verhaltensparametern

In der vorliegenden Arbeit werden für das Mustersehen von *Drosophila* einige wenige Parameter postuliert, die bei der Musterevaluierung ausgewertet werden. In Kap. 3.4 wird für die Ermittlung eines dieser Parameter, die vertikale Position des Musterschwerpunkts, ein auf künstlichen neuronalen Netzen basierendes Modell vorgeschlagen. Dieses Modell setzt eine vertikal geordnete Struktur mit lateralen Verschaltungen der künstlichen Neurone voraus. Beides kann in den optischen Loben von *Drosophila* gefunden werden. Für das Bewegungssehen ist ein ganzes System aus bewegungssensitiven Grossfeldneuronen bereits identifiziert (Lobula Plate Tangential Cells), die in einer ähnlichen Weise hochgradig miteinander verschaltet sind. Theoretisch vorhergesagte Eigenschaften eines Modells des Bewegungssehens (Reichardt und Guo, 1986) konnten in diesem System bereits experimentell mit bildgebenden Verfahren nachgewiesen werden (Single und Borst 1998).

Für die Verarbeitung stationärer Muster sind jedoch bisher keine solchen Neurone identifiziert worden. Hier bieten sich die gefundenen Musterparameter für gezielte experimentelle Untersuchungen mit neurogenetischen, neurophysiologischen oder bildgebenden Verfahren an.

Auch sich andeutende parallele Verarbeitungswege für die verschiedenen Parameter des visuell gesteuerten Verhaltens (SPP, NACP, DCP) müssten sich funktional und strukturell

niederschlagen. Für die visuelle Kontextgeneralisierung bei *Drosophila* wurde bereits gezeigt, dass dabei die Pilzkörper involviert sind. Pilzkörperlose Fliegen sind in der Kontextgeneralisierung gestört, während eine Stimulusgeneralisierung noch nachgewiesen werden kann (Liu et al. 1999) und keine Beeinträchtigung bei der operanten Konditionierung auftritt (Wolf et al. 1998). Neurogenetisch könnte z.B. nach Mutanten gesucht werden, die mit den vertikal separierten Balken (Abb. 3.2.13) konditioniert werden können, jedoch nicht die extremen Musterpräferenzen zeigen. Damit könnte man möglicherweise konditionierte Präferenzen und Spontanpräferenzen getrennt untersuchen.

5. ZUSAMMENFASSUNG / SUMMARY

5.1 Zusammenfassung

a) In operanten Konditionierungsexperimenten im Flugsimulator werden vier Parameter gefunden die *Drosophila melanogaster* aus visuellen Mustern extrahieren kann: Musterfläche, vertikale Position des Musterschwerpunkts, Verteiltheit und Musterausrichtung in horizontaler und vertikaler Richtung. Es ist nicht auszuschliessen, dass die Fliege weitere Musterparameter extrahieren kann. Spontane Musterpräferenzen und konditionierte Präferenzen zeigen unterschiedliche Zusammenhänge mit den Musterparametern.

b) Aus räumlich getrennten Musterelementen zusammengesetzte Muster werden von der Fliege wie ein Gesamtmuster behandelt.

c) Retinaler Transfer wird auch bei der Präsentation von Mustern an zwei verschiedenen vertikalen Trainingspositionen nicht beobachtet. Muster werden generalisiert, wenn die Schwerpunkte korrespondierender Muster zwischen Training und Test ungefähr an der gleichen Position liegen aber keine retinale Überlappung von Trainings- und Testmustern besteht. Retinotopie des Mustergedächtnisses liegt in diesem Fall nicht auf der Ebene der Bildpunkte, jedoch möglicherweise auf der Ebene des Parameters 'Musterschwerpunkt' vor.

d) Fliegen können nicht trainiert werden bestimmte Musterpaare zu diskriminieren die sich nur durch die vertikale Position ihres Musterschwerpunktes unterscheiden. Dennoch bevorzugen sie beim Lerntest mit anderen Mustern mit korrespondierenden Schwerpunktspositionen die zuvor nicht bestrafte Schwerpunktsposition.

e) Für die Modellierung der Extraktion von Musterschwerpunkt und Musterfläche wird ein einfaches künstliches neuronales Filter präsentiert, dessen Architektur auf einem Berechnungsalgorithmus für den gemeinsamen Schwerpunkt mehrerer Teilelemente beruht.

5.2 Summary

a) The results of operant conditioning experiments at the flight simulator suggest that *Drosophila melanogaster* can extract four parameters from visual patterns: pattern area, vertical position of the center of gravity, separatedness and horizontal/vertical pattern orientation. It can not be excluded that the fly can extract additional parameters. Spontaneous pattern preferences and conditioned preferences show different relationships with pattern parameters.

b) The fly treats separated pattern elements as a compound figure.

c) Retinal transfer is not observed even when patterns are presented at two different vertical training positions. Patterns are generalized if the positions of the centers of gravity of corresponding patterns are retained between training and test although training and test patterns do not overlap retinally. In this case there is no retinotopy of pattern memory on the pixel level but possibly on the level of the pattern parameter 'center of gravity'.

d) Flies can not be trained to discriminate certain patterns that differ only by the vertical position of their centers of gravity. However, when tested with different patterns with corresponding centers of gravity they prefer the previously unpunished position of the center of gravity.

e) The extraction of center of gravity and pattern area are modelled with a simple artificial neuronal filter. The architecture of this filter is based on an algorithm for the computation of the common center of gravity of multiple elements.

6. LITERATUR

- Borst A. (1996) How do nerve cells compute? Dendritic integration in fly visual interneurons. *Acta Physiologica Scandinavica* **157**, 403-407
- Dill, M., Wolf, R., and Heisenberg, M. (1993) Visual pattern recognition in *Drosophila* involves retinotopic matching. *Nature* **365**, 751-753
- Dill, M. and Heisenberg, M. (1995) Visual pattern memory without shape recognition. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **B 349**, 143-152
- Dill, M. (1995) Unterscheidung und Wiedererkennung visueller Muster bei der Tauffliege *Drosophila Melanogaster*. [Ph D Thesis]. Dissertation, Bayerische Ludwig-Maximilians-Universität Würzburg.
- Egelhaaf, M. and Borst, A. (1993) A Look into the Cockpit of the Fly: Visual Orientation, Algorithms, and Identified Neurons. *The Journal of Neuroscience* **13**, 4563-4574
- Götz, K.G. (1964) Optomotorische Untersuchung des visuellen Systems einiger Augenmutanten der Fruchtfliege *Drosophila*. *Kybernetik* **2**, 77-92
- Guo, A., Liu, L., Xia, S-Z., Feng, C-H., Wolf, R., and Heisenberg, M. (1996). Conditioned visual flight orientation in *Drosophila*: Dependence on age, practice and diet. *Learning & Memory* **3**, 49-59.
- Hammer A. and Hammer K. (1983). Taschenbuch der Physik 6. Aufl., München.: J. Lindauer Verlag.
- Hanson, H. M. (1959) Effects of discrimination training on stimulus generalization. *Journal of Experimental Psychology: Learning* **58**, 321-333.
- Hateren, J.H. van, Srinivasan, M.V., and Wait, P. B. (1990). Pattern Recognition in Bees: Orientation Discrimination. *J. Comp. Physiol. A* **167**(5), 649-654
- Heisenberg, M. and Wolf, R. (1988) Reafferent control of optomotor yaw torque in *Drosophila melanogaster*. *J. Comp. Physiol. A* **163**, 373-388
- Horridge, G.A. (1996). Vision of the honeybee *Apis mellifera* for patterns with two pairs of equal orthogonal bars. *Journal of Insect Physiology* **42**(2), 131-138
- Horridge, G.A. (1997a). Vision of the honeybee *Apis mellifera* for patterns with one pair of equal orthogonal bars. *Journal of Insect Physiology* **43**(8), 741-748
- Horridge, G.A. (1997b). Pattern discrimination by the honeybee: Disruption as a cue. *J. Comp. Physiol. A* **181**(3), 267-277

- Horridge, G.A. and Zhang S.W. (1995). Pattern vision in honeybees (*Apis mellifera*): Flower-like patterns with no predominant orientation. *Journal of Insect Physiology* **41**(8), 681-688
- Lehrer, M., Horridge, G.A., Zhang, S.W. and Gadagkar, R. (1995). Shape vision in bees: Innate preference for flower-like patterns. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* **B 347**(1320), 123-137
- Liu, L., Wolf, R., Ernst, R. and Heisenberg, M. (1999) Context generalization in *Drosophila* visual learning requires mushroom bodies. *Nature*, im Druck.
- Nalbach, G. (1994) Extremely Non-Orthogonal Axes in a Sense Organ for Rotation: Behavioural Analysis of the Dipteran Haltere System. *Neuroscience*, **61**, 149-163
- Reichardt, W. and Guo, A. (1986). Elementary Pattern Discrimination (Behavioural Experiments with the Fly *Musca Domestica*). *Biological Cybernetics* **53**, 285-306
- Ronacher B. and Duft U. (1996). An image-matching mechanism describes a generalization task in honeybees. *J. Comp. Physiol.* **A 178**, 803-812
- Rosenblatt, F. (1958) The perceptron: A probabilistic model for information storage and organization in the brain. *Psychological Review* **65**, 386-408
- Sachs L. (1988). Statistische Methoden: Planung und Auswertung. 6. Auflage, Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- Sachs L. (1992). Angewandte Statistik (Anwendung statistischer Methoden), 7. Auflage, Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- Single, S., Borst, A. (1998) Dendritic integration and its role in computing image velocity. *Science* **281**, 1848-1850
- Srinivasan, M. V., Zhang, S. W. and Rolfe, B. (1993). Is pattern vision in insects mediated by 'cortical' processing? *Nature* **362**, 539-540.
- Srinivasan, M.V., Zhang, S.W., and Witney, K. (1994). Visual discrimination of pattern orientation by honeybees: performance and implications for 'cortical' processing. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **B 343**, 199-210.
- Wehner, R. (1967) Pattern Recognition in Bees. *Nature* **215**, 1244-1248
- Wehner R. and Lindauer M. (1966). Zur Physiologie des Formensehens bei der Honigbiene. I. Winkelunterscheidung an vertikal orientierten Streifenmustern. *Z. vergl. Physiol.* **52**, 290-324
- Wolf, R. and Heisenberg, M.(1991). Basic organization of operant behavior as revealed in *Drosophila* flight orientation. *J. Comp. Physiol.* **A 169**, 699-705
- Wolf, R., Wittig, T., Liu, L., Wustmann, G., Eyding, D., Heisenberg, M. (1998) *Drosophila* mushroom bodies are dispensable for visual, tactile, and motor learning. *Learning & Memory* **5**, 1-2

