

## Übertragungseigenschaften im Auswertesystem für das Bewegungssehen II

(Folgerungen aus Experimenten an dem Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis*)

DEZSÖ VARJU und WERNER REICHARDT

Max-Planck-Institut für Biologie in Tübingen, Abt. REICHARDT

(Z. Naturforsch. 22 b, 1343—1351 [1967]; eingegangen am 19. Juli 1967)

Some years ago a quantitative analysis of the optomotor responses in the beetle *Chlorophanus* was worked out. This analysis has led to the formulation of a model for the functional structure of perception describing stimulus response relations. The model consists of linear filters with different transfer characteristics and correlator units. The transfer characteristics of the filters was determined on the basis of experiments with rotating patterns of sinusoidally changing contrasts. The model enabled us to predict responses to moving patterns of various contrast configurations. In one of the predictions the response curve to the movements of a "white noise" contrast pattern was calculated and compared with reactions of the beetle which were elicited by a rotating cylinder carrying randomly distributed (vertically oriented) striped shades from white through black<sup>1</sup>. The comparison showed rough agreement between theory and experiment. Recently THORSON has pointed out that Equ. (38) in our 1959 paper<sup>1</sup>, which gives the analytic expression for the response to a moving "white noise" pattern, contains an algebraic error. Prompted by this finding, we have again taken up this part of the investigation in the present paper. If the algebraic error is corrected and the calculated response curve plotted, a misfit between the theoretically derived response and the experimental data is found. If however, the actual Fourier spectrum of the pattern is used in the calculations instead of the hypothetical "white noise", an acceptable fit is achieved. The approximation can be improved if the time constants  $\tau_F$  and  $\tau_H$  of the low pass filters of the model are slightly changed from the formerly obtained values. Furthermore it was investigated whether a reduced model, containing only one or two different filters lead to better approximations. The reported results favour the model originally suggested containing three different types of filters.

In einer 1959 erschienenen Arbeit<sup>1, \*</sup> haben wir aus Experimenten von HASSENSTEIN<sup>2-5</sup> die Übertragungseigenschaften der Nachrichtenkanäle in der Funktionsstruktur für das Bewegungssehen des Rüsselkäfers *Chlorophanus viridis* bestimmt. Die Untersuchung führte zur Aufstellung einer quantitativen Theorie für das Bewegungssehen, mit der sich optomotorische Reaktionen, die von bewegten Helligkeitsmustern ausgelöst werden, berechnen lassen. Eine Reihe von Voraussagen, die aus der Theorie folgen, wurden experimentell geprüft. Eine dieser Voraussagen ist, daß optomotorische Reaktionen auf bewegte Helligkeitsmuster, die aus mehreren Fourier-Komponenten verschiedener Amplituden und Phasen zusammengesetzt sind, invariant gegenüber einer beliebigen Verschiebung ihrer relativen Phasen

sein sollten<sup>1</sup>. Diese — besonders kritische — Voraussage der Theorie wurde experimentell geprüft und bestätigt<sup>5, 6</sup>. Eine weitere Aussage der Theorie bezieht sich auf die Reaktionen, die durch Bewegung von Mustern ausgelöst werden, innerhalb deren die einzelnen Grauwerte statistisch voneinander unabhängig angeordnet sind<sup>1, 4, 7-14</sup>. Bei der Berechnung der optomotorischen Reaktionen auf die Bewegung eines Musters dieses Typs wurde angenommen, daß die vom Käferauge aufgenommene statistische Helligkeitsverteilung aus einem Kontinuum räumlicher Wellenlängen konstanter Amplituden besteht („weißes“ Amplitudenspektrum). In diesem Grenzfall läßt sich ein geschlossener mathematischer Ausdruck für die Reaktionsgleichung angeben. Im Experiment konnte eine solche Helligkeitsverteilung jedoch nur

\* „Übertragungseigenschaften im Auswertesystem für das Bewegungssehen“; in dieser Arbeit im Text abgekürzt mit BI-Arbeit<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> W. REICHARDT u. D. VARJU, Z. Naturforsch. 14 b, 674 [1959].

<sup>2</sup> B. HASSENSTEIN, Z. vergl. Physiol. 33, 301 [1951].

<sup>3</sup> B. HASSENSTEIN, Z. vergl. Physiol. 40, 556 [1958].

<sup>4</sup> B. HASSENSTEIN, Z. Naturforsch. 13 b, 1 [1958].

<sup>5</sup> B. HASSENSTEIN, Z. Naturforsch. 14 b, 659 [1959].

<sup>6</sup> D. VARJU, Z. Naturforsch. 14 b, 724 [1959].

<sup>7</sup> B. HASSENSTEIN u. W. REICHARDT, Z. Naturforsch. 11 b, 513 [1956].

<sup>8</sup> W. REICHARDT, Z. Naturforsch. 12 b, 448 [1957].

<sup>9</sup> W. REICHARDT u. D. VARJU, in: Regelungsvorgänge in lebenden Wesen. R. Oldenbourg Verlag, München 1961.

<sup>10</sup> W. REICHARDT, in: Aufnahme und Verarbeitung von Nachrichten durch Organismen. S. Hirzel Verlag, Stuttgart 1961.

<sup>11</sup> W. REICHARDT, in: Sensory Communication, John Wiley, New York 1961.

<sup>12</sup> W. REICHARDT, Biophysical J. Vol. 2, part 2, 121 [1961].

<sup>13</sup> W. REICHARDT, in: Theoretical and Mathematical Biology, New York 1965.

<sup>14</sup> W. REICHARDT, in: Jahrbuch der Max-Planck-Gesellschaft 1962, S. 97.

approximativ verwirklicht werden, da die in statistischer Folge angeordneten Grauwerte eine endliche Winkelbreite besaßen und auf einem Zylinder angebracht waren. Die längste räumliche Wellenlänge  $\lambda_0$  des Zylindermusters beträgt naturgemäß  $360^\circ$ ; alle weiteren Wellenlängen sind nach dem Fourier-Theorem  $\lambda_n = \lambda_0/n$  mit  $n = 2, 3, 4, \dots$ . Die in der BI-Arbeit unter Annahme eines „weißen“ Amplitudenspektrums abgeleitete Reaktionsgleichung (38) beschrieb die experimentell gewonnenen Reaktionswerte im Bereich niedriger Mustergeschwindigkeiten gut. Im Bereich höherer Mustergeschwindigkeiten wich der errechnete Reaktionsverlauf dagegen von der gemessenen Reaktionskurve ab. Da diese – von uns diskutierte<sup>1</sup> – Diskrepanz wegen des Fehlens der langwelligen Komponenten im Fourierspektrum des Musterzylinders zu erwarten war, wurde diese Frage seinerzeit nicht weiter verfolgt. Die Wiederaufnahme dieses Teils der Untersuchung erwies sich jedoch als notwendig, nachdem THORSON<sup>15</sup> auf einen algebraischen Fehler in Gl. (38) der BI-Arbeit<sup>1</sup> hingewiesen hat. Da diese Gleichung die experimentell ermittelten Werte zumindest im unteren Geschwindigkeitsbereich gut wiedergibt, bestand der Verdacht, daß sich bei der Berechnung dieses Reaktionsverlaufs mehrere Einflüsse kompensiert haben.

In der vorliegenden Arbeit werden wir uns vornehmlich mit dieser Frage befassen und die Theorie im Zusammenhang mit dem wichtigsten Teil des experimentellen Materials diskutieren. Zum Verständnis ist zumindest die Kenntnis der BI-Arbeit<sup>1</sup> erforderlich.

Die Funktionsstruktur für das Bewegungsehen<sup>1</sup> enthält drei voneinander verschiedene Übertragungsinstanzen, die Filter D, F und H. Wenn wir uns in der vorliegenden Arbeit auf sie beziehen, werden wir von dem DFH-Modell sprechen. Nach Gl. (23) der BI-Arbeit<sup>1</sup> liefert das DFH-Modell den nachstehend aufgeführten Zusammenhang zwischen der Muster-Winkelgeschwindigkeit  $w$  und der Reaktionsstärke  $R$

$$R(w) = \pi \int_{-\infty}^{+\infty} Y_D \left( \frac{w}{\lambda} \right) Y_D^* \left( \frac{w}{\lambda} \right) \left[ Y_F \left( \frac{w}{\lambda} \right) Y_H^* \left( \frac{w}{\lambda} \right) - Y_F^* \left( \frac{w}{\lambda} \right) Y_H \left( \frac{w}{\lambda} \right) \right] \cdot S \left( \frac{w}{\lambda} \right) e^{+i2\pi(\Delta s/w) \cdot (w/\lambda)} d \left( \frac{w}{\lambda} \right) \quad (1)$$

Hierin bezeichnen außerdem:  $\lambda$  die räumliche Wellenlänge einer Fourierkomponente;  $\Delta s$  (Abtastbasis)

den Winkel zwischen den optischen Achsen eines benachbarten oder durch ein Ommatidium voneinander getrennten Ommatidienpaares;  $S(w/\lambda)$  die Spektraldichte der Wechselkomponente des Lichtflusses, der bei bewegtem Muster von einem Ommatidium aufgenommen wird;  $Y_D$ ,  $Y_F$  und  $Y_H$  die Übertragungsfunktionen der Filter D, F und H,  $Y_D^*$ ,  $Y_F^*$  und  $Y_H^*$  deren konjugierte Komplexe. Die analytischen Ausdrücke für die Übertragungsfunktionen sind in den Gl. (33 A), (34 A) und (36 B) der BI-Arbeit<sup>1</sup> enthalten. Die Zeitkonstanten der Filter F und H wurden seinerzeit zu

$$\tau_F = 1,6 \pm 0,4 \text{ sec}; \quad \tau_H = 0,03 \pm 0,02 \text{ sec}; \quad \frac{\tau_F}{\tau_H} \approx 50 \quad (2)$$

bestimmt.

Wir diskutieren hier zunächst den Grenzfall eines hypothetischen Musters mit statistisch aufeinanderfolgenden Grauwerten, dessen Amplitudenspektrum „weiß“ ist. Da die Reaktion prinzipiell nur bis auf eine Proportionalitäts-Konstante bestimmt werden kann, setzen wir die Spektraldichte

$$S(w/\lambda) = \text{const} = 1$$

und erhalten mit den Übertragungsfunktionen  $Y_D$ ,  $Y_F$  und  $Y_H$  aus Gl. (1) den Ausdruck

$$R(z) = N \left[ \alpha e^{-\alpha/z} \overline{Ei} \left( \frac{\alpha}{z} \right) - \alpha e^{+\alpha/z} Ei \left( -\frac{\alpha}{z} \right) - e^{-1/z} \overline{Ei} \left( \frac{1}{z} \right) + e^{+1/z} Ei \left( -\frac{1}{z} \right) \right] \quad (3)$$

wobei  $z = w \cdot \tau_F / \Delta s$ ,  $\alpha = \tau_F / \tau_H$  sind und  $N$  ein Proportionalitätsfaktor ist. Die Funktionen  $Ei$  und  $\overline{Ei}$  sind tabelliert und in der BI-Arbeit angegeben.

Gl. (3) gibt die mathematisch korrekte Reaktionsabhängigkeit dieses Falles wieder. Die entsprechende Gl. (38) in der BI-Arbeit<sup>1</sup> unterscheidet sich von Gl. (3) um den Faktor  $1/z$ , der dort als Folge des von THORSON bemerkten algebraischen Fehlers auftritt. Zur Ermittlung des korrekten Reaktionsverlaufs, den die Theorie für ein bewegtes Muster mit „weißem“ Amplitudenspektrum voraussagt, müssen deshalb die Ordinatenwerte der nach Gl. (38) der BI-Arbeit<sup>1</sup> berechneten Reaktionskurve mit  $z = \frac{w \cdot \tau_F}{\Delta s}$  multipliziert werden. Führt man diese Korrektur durch, so ergibt sich der in Abb. 1 gestrichelt gezeichnete Reaktionsverlauf. Er ist gegenüber der seinerzeit berechneten Reaktionskurve (Abb. 4 in der BI-Arbeit<sup>1</sup>) – von Formunterschieden abgesehen – um etwa eine Zehnerpotenz zu höheren  $w$ -Werten verschoben. Abb. 1 enthält auch die Meßwerte, die

<sup>15</sup> J. THORSON, persönliche Mitteilung.

mit einem Musterzylinder aus etwa 1° breiten, statistisch angeordneten Graustreifen (zehn verschiedener Grauwerte) gewonnen wurden. Der korrigierte

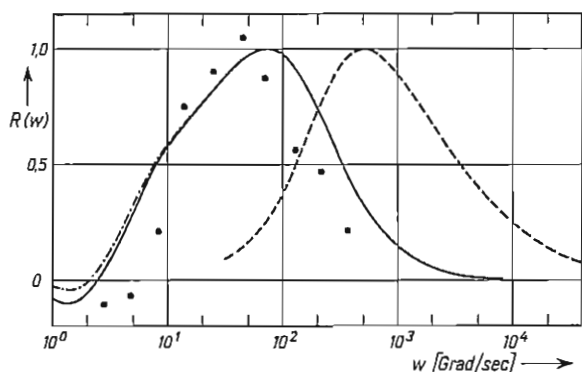


Abb. 1. Reaktion R (normiert) als Funktion der Winkelgeschwindigkeit w bewegter (vertikal orientierter) Streifenmuster innerhalb deren zehn linear abgestufte Grauwerte in statistischer Folge angeordnet sind. Meßpunkte: Erhalten mit einem Zylinder, bestehend aus etwa 1° breiten Graustreifen. Zwischen bewegtem Musterzylinder und Käfer befand sich ein stationärer Schlitzzylinder. Der Schlitzabstand betrug 7°, die Breite der vertikal orientierten Schlitzes 1,7°. Reaktionskurve (—): Berechnet auf der Basis des DFH-Modells mit den Parameterwerten  $\tau_F=1,6$  sec,  $\alpha=50$ . Die Berechnung wurde unter der Annahme eines statistischen Musters mit „weißem“ Amplitudenspektrum durchgeführt. Abtastbasis  $\Delta s = 14^\circ$ . Reaktionskurven (-·-·-): Berechnet auf der Basis des DFH-Modells mit den Parameterwerten  $\tau_F=1,6$  sec,  $\alpha=50$  als Summe der Partialreaktionen  $R_{\Delta s=7^\circ} + R_{\Delta s=14^\circ}$ .  $R_{\Delta s=7^\circ}$  = Partialreaktion, erzeugt über der Abtastbasis  $\Delta s = 7^\circ$ ;  $R_{\Delta s=14^\circ}$  = Partialreaktion, erzeugt über der Abtastbasis  $\Delta s = 14^\circ$ . Den Berechnungen liegt das Fourier-Spektrum des Zylindermusters zugrunde, mit dem die in der Abbildung eingetragenen Meßpunkte erhalten wurden. Das Amplitudenspektrum dieses Zylindermusters ist in Abb. 2 wiedergegeben. Verlauf (—) erhalten mit Schlitzöffnungen von 1,7° Ausdehnung; Verlauf (-·-·-) erhalten mit Schlitzöffnungen von 1,2° Ausdehnung (Einzelheiten im Text).

theoretische Reaktionsverlauf stimmt mit den Meßdaten nicht überein. Diese Diskrepanz kann folgende Ursachen haben: 1. Der im Experiment verwendete Musterzylinder stellt eine schlechte Approximation an den der Rechnung zugrunde gelegten Fall einer „weißen“ Amplitudenverteilung dar. 2. Im Experiment befand sich zwischen dem rotierenden Musterzylinder und dem in der Zylinderachse gehaltenen Käfer ein undurchsichtiger stationärer Zylinder mit 1,7° breiten vertikalen Schlitzes, die unter einem Winkelabstand von 7° zueinander angeordnet waren<sup>5, \*\*</sup>. Dies hat zur Folge, daß im Experiment sowohl Ommatidienpaare mit der Abtastbasis  $\Delta s = 7^\circ$

\*\* In der BI-Arbeit<sup>1</sup> wurde irrtümlich angegeben, daß die Experimente mit freiem Auge ausgeführt wurden.

(benachbarte Ommatidien), als auch Ommatidienpaare mit der Abtastbasis  $\Delta s = 14^\circ$  („übernächste“ Ommatidien) zur Reaktion beitragen. Die Reaktion muß daher als Summe der Partialreaktionen  $R_{\Delta s=7^\circ}$  und  $R_{\Delta s=14^\circ}$  errechnet werden<sup>2</sup>. Der gestrichelt gezeichnete Reaktionsverlauf in Abb. 1 stellt dagegen nur die Partialreaktion  $R_{\Delta s=14^\circ}$  dar. 3. Die Berechnung des Reaktionsverlaufs nach Gl. (3) basiert auf der Annahme einer „punktförmigen“ Abtastung des bewegten Musters und berücksichtigt nicht die Apertur bzw. die durch die Schlitzes von 1,7° Breite möglicherweise eingeschränkte Apertur der Ommatidien.

Zunächst soll untersucht werden, welcher Reaktionsverlauf sich ergibt, wenn bei der Berechnung die Punkte eins bis drei berücksichtigt werden. Die unter 1. beschriebene mögliche Fehlerquelle läßt sich beseitigen, wenn an Stelle der theoretisch angenommenen Helligkeitsverteilung mit „weißem“ Amplitudenspektrum das dem Experiment zugrunde liegende Spektrum des Musterzylinders berücksichtigt wird.

Das Spektrum des Musterzylinders wurde experimentell wie folgt bestimmt: Der mit konstanter Geschwindigkeit (1125°/sec) rotierende Musterzylinder wurde von innen beleuchtet und mit einem Photomultiplier (RCA 1 P 28) abgetastet. Die vom rotierenden Zylindermuster reflektierte Strahlung fiel durch ein hintereinander angeordnetes, vertikal orientiertes Doppelschlitzsystem auf die Photokathode des Multipliers. Die Öffnung des Schlitzsystems betrug 0,54°. Nach Impedanzwandlung wurde die Ausgangsspannung des Photomultipliers dem Eingang eines Klirrfaktor-Analysators<sup>\*\*\*</sup> (Fa. Wandel & Goltermann) zugeführt und die Amplituden der im Muster enthaltenen Fourier-Komponenten gemessen. Die Anordnung gestattete eine sichere Bestimmung der Amplituden  $a_n$  bis zur Ordnungszahl  $n = 120$  (Ordnungszahl der Grundfrequenz  $n = 1$ ). Im Ordnungsbereich  $n > 120$  (bis zu  $n = 195$  wurde gemessen) war die Auflösung nicht mehr so gut, daß eine sichere Zuordnung jedes gemessenen Amplitudenwertes zu seinem n-Wert möglich gewesen wäre.

Das Ergebnis dieser Messungen ist in Abb. 2 wiedergegeben. Die Abbildung enthält die Amplituden der Fourier-Komponenten in Abhängigkeit von der Ordnungszahl n. Die Spitzenwerte  $a_n$  der einzelnen Balken (weiß + schwarz) geben die Meßwerte wieder. Die Spitzenwerte  $a_n^*$  des weißen Anteils der

\*\*\* Vom Institut für Schwingungsforschung, Tübingen, freundlicherweise zur Verfügung gestellt.

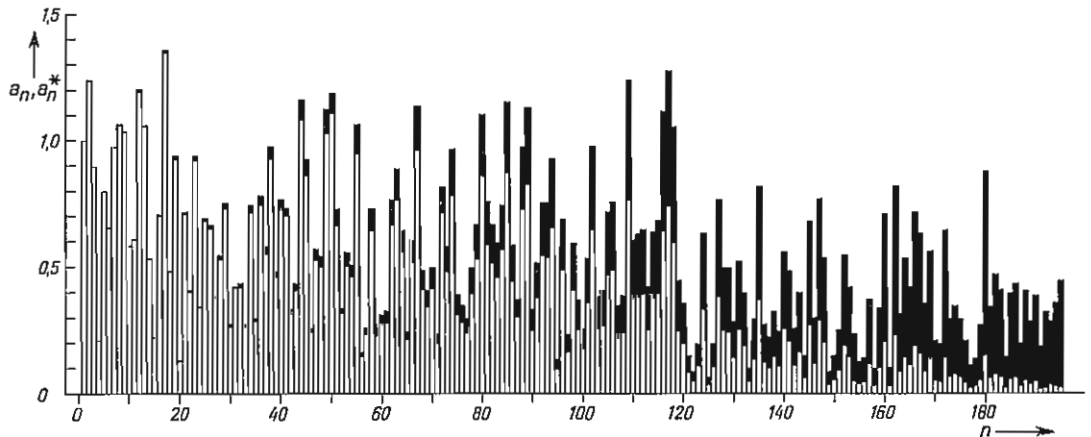


Abb. 2. Amplitudenspektrum des Zylindermusters, bestehend aus etwa  $1^\circ$  breiten (vertikal orientierten) Streifen, die in statistischer Folge angeordnet sind. Das Muster enthält zehn linear abgestufte Grauwerte.  $a_n$ : Amplituden, gemessen mit einer Schlitzöffnung von  $0,54^\circ$ .  $a_n^*$ : Amplituden, berechnet aus der  $a_n$ -Verteilung für eine Schlitzöffnung von  $1,7^\circ$ .  $n$ : Ordnungszahl der Spektralkomponenten,  $n=1$  entspricht der Grundwellenlänge  $\lambda_0=360^\circ$ .

Balken stellen Werte dar, die man erhält, wenn das Muster mit einem Schlitz von  $1,7^\circ$  Breite abgetastet wird. Der  $1,7^\circ$  breite Schlitz bewirkt, daß die Amplituden der Spektralverteilung mit wachsender Ordnungszahl gegenüber den mit  $0,54^\circ$  Schlitzbreite gemessenen absinken.

Die Kenntnis dieser Spektralverteilung erlaubt die numerische Berechnung der Reaktion auf der Basis des DFH-Modells. Der Berechnung kann jedoch Gl. (1) nicht unmittelbar zugrunde gelegt werden, weil sie von der Annahme eines kontinuierlichen Spektrums des bewegten Musters ausgeht. Da das gemessene Spektrum (wegen der  $360^\circ$ -Periodizität des Musters) jedoch aus einzelnen Spektrallinien besteht, ist eine zu Gl. (1) äquivalente Reaktionsgleichung für die numerische Berechnung zu verwenden, in der an Stelle der Integration [nach Gl. (1)] die Summation über die Teilreaktionen auftritt. Diese Gleichung wurde in einer früheren Arbeit<sup>6</sup> abgeleitet und sei hier nochmals wiedergegeben.

$$R(w) = \sum_{n=1}^{+\infty} a_n^2 F\left(\frac{w}{\lambda_0} \cdot n\right) \sin(2\pi \Delta s n / \lambda_0), \quad (4A) \text{ mit}$$

$$F\left(\frac{w}{\lambda_0} \cdot n\right) = Y_D\left(\frac{w}{\lambda_0} \cdot n\right) Y_D^*\left(\frac{w}{\lambda_0} \cdot n\right) \left[ Y_F\left(\frac{w}{\lambda_0} \cdot n\right) Y_H^*\left(\frac{w}{\lambda_0} \cdot n\right) - Y_F^*\left(\frac{w}{\lambda_0} \cdot n\right) Y_H\left(\frac{w}{\lambda_0} \cdot n\right) \right]. \quad (4B)$$

Die analytischen Ausdrücke der Übertragungsfunktionen der Filter D, F und H sind in den Gln. (33A), (34A), (36B) der BI-Arbeit<sup>1</sup> angegeben. Unter Berücksichtigung der weiter oben aufgeführten Punkte 1–3 erhält man aus Gl. (4A) die der numerischen Rechnung zugrunde liegende Gleichung

$$R(w) = R_{\Delta s=7^\circ} + R_{\Delta s=14^\circ} = \sum_{n=1}^n a_n^2 F\left(\frac{w}{360^\circ} \cdot n\right) [\sin(2\pi \cdot 7^\circ \cdot n / 360^\circ) + \sin(2\pi \cdot 14^\circ \cdot n / 360^\circ)]. \quad (4C)$$

Die numerische Auswertung von Gl. (4C), die mit einem Rechner IBM 7090 ausgeführt wurde, erfolgte mit den Parameter-Werten  $\tau_F=1,6$  sec;  $\alpha=53,3$ . Zwei Fälle wurden ausgewertet. Fall a: Es wurde angenommen, daß der Öffnungswinkel der Ommatidien groß gegenüber dem durch die Schlitz freigegebenen Reizeinzugsbereich von  $1,7^\circ$  ist. Unter diesen Bedingungen ist die Schlitzöffnung der für das Sehfeld des Ommatidiums begrenzende Faktor, so daß den Rechnungen die in Abb. 2 dargestellte Spektralverteilung  $a_n^*$  zugrunde zu legen ist. Fall b: Ist der Öffnungswinkel der Ommatidien dagegen kleiner als die Schlitzöffnung von  $1,7^\circ$ , so begrenzt er das Sehfeld. Wir behandeln diesen Fall approximativ. Die Rechnungen wurden mit einer Spektralverteilung vorgenommen, die man entsprechend einer früheren Abschätzung des möglichen, physiologisch wirksamen, Ommatidium-Öffnungswinkels<sup>6</sup> mit einem  $1,2^\circ$  ausgedehnten Abtastschlitz erhält. Die Ergebnisse der numerischen Berechnungen beider Fälle sind ebenfalls in Abb. 1 dargestellt. Das Maximum der berechneten Reaktionskurven hat sich um fast eine Zehnerpotenz zu kleineren Geschwindigkeiten verlagert, während sich die Halbwertsbreiten vergrößert haben. Die Übereinstimmung zwischen den Meßpunkten und den auf der Basis des DFH-Modells unter Berücksichtigung der Punkte 1–3 berechneten Reaktionsverläufen kann noch nicht als gut, aber in den wesentlichen Punkten als erfüllt angesehen wer-

den<sup>+</sup>. Die angenommenen Unterschiede im Reizeinzugsbereich (Fälle a und b) äußern sich in geringen Abweichungen der Reaktionsverläufe unterhalb von  $w = 10$  Grad/Sekunde. Bei einem Reizeinzugsbereich von  $1,7^\circ$  ist die Gegenreaktion bei niedrigen Mustergeschwindigkeiten stärker ausgeprägt als bei  $1,2^\circ$  und entspricht eher dem experimentellen Befund.

An dieser Stelle ergibt sich die Frage, ob die Übereinstimmung zwischen Experiment und Theorie weiter verbessert werden kann. Zwei Wege sind hier von besonderem Interesse: 1. Man könnte im DFH-Modell die Parameter  $\tau_F$  und  $\alpha$  variieren und nach einer besseren Anpassung an die Meßwerte suchen. 2. Das DFH-Modell könnte durch Einführen anderer linearer Filterkombinationen modifiziert werden. Insbesondere bieten sich vereinfachte Modelle an, die nur eine F-Filterkombination (F-Modell) oder eine FH-Filterkombination (FH-Modell) enthalten (vgl. THORSON<sup>10</sup>). Das Modell braucht nicht aufgegeben zu werden, da Experimente vorliegen, die die Korrelation linear transformierten Reizdaten im ZNS von *Chlorophanus* belegen. Wird das Modell in dieser Weise abgeändert, so müssen wir prinzipiell alle Experimente des Bewegungssehens von *Chlorophanus* heranziehen und untersuchen, welche Filterkombination und welche Parameterwerte eine möglichst gute Approximation an alle experimentell erhobenen Befunde liefern. Beide Wege wurden eingeschlagen und eine Reihe von numerischen Berechnungen durchgeführt, deren Ergebnisse nachstehend wiedergegeben und kurz besprochen werden sollen. Wir beschränken uns jedoch auf vier Experimente mit den nachstehend aufgeführten Mustern, die wir als Schlüsselexperimente ansehen:

a) Sinusförmige Kontrastverläufe der räumlichen Wellenlänge  $\lambda = 72^\circ$ . Die Meßpunkte<sup>1,5</sup> sind in Abb. 4 wiedergegeben.

b) Zwei Muster<sup>5,\*</sup>, bestehend aus weißen, mittelgrauen und schwarzen Streifen, die durch Überlagerung zweier mäanderförmiger Kontrastverläufe der

Grundwellenlängen  $\lambda_0 = 90^\circ$  und  $\lambda_0 = 22,5^\circ$  erzeugt wurden, sowie ein Muster<sup>5,\*\*</sup>, in dem nach Überlagerung je ein benachbartes schwarz-weißes Streifenpaar pro Periode gegeneinander ausgetauscht wurde. Die Meßwerte<sup>5,0,\*\*\*</sup> sind in Abb. 5 wiedergegeben.

c) Mehrere Muster<sup>5,\*\*\*\*</sup>, bestehend aus weißen, mittelgrauen und schwarzen Streifen, in denen das Verhältnis  $k$  von mittelgrau zu weiß und schwarz variiert. Die Meßwerte<sup>5,0,\*\*\*\*\*</sup> sind in Abb. 6 wiedergegeben.

d) Das schon besprochene Muster, bestehend aus zehn verschiedenen Grauwerten, die in statistischer Reihenfolge angeordnet waren. Die Meßpunkte<sup>1,5</sup> sind in den Abb. 1 und 3 enthalten.

Zunächst wurde untersucht, ob sich auf der Basis des DFH-Modells eine Parameterkombination von  $\tau_F$  und  $\alpha$  angeben läßt, die eine gute Approximation der Meßdaten der Schlüsselexperimente gewährlei-

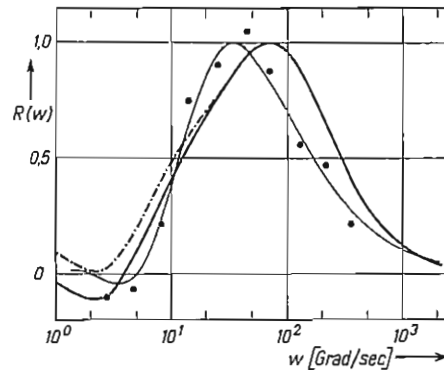


Abb. 3. Meßpunkte: Wie in Abb. 1. Reaktionskurven (---): Berechnet auf der Basis des DFH-Modells mit den Parameterwerten  $\tau_F = 1,09$  sec,  $\alpha = 30$  als Summe der Partialreaktionen  $R_{\Delta S = 7^\circ} + R_{\Delta S = 14^\circ}$ . Die Berechnungen wurden mit dem in Abb. 2 wiedergegebenen Musterspektrum durchgeführt. Verlauf (—) erhalten mit Schlitzöffnungen von  $1,7^\circ$  Ausdehnung; Verlauf (- · - · -) erhalten mit Schlitzöffnungen von  $1,2^\circ$  Ausdehnung. Reaktionskurve (—): Berechnet auf der Basis des F-Modells mit dem Parameterwert  $\tau_F = 0,218$  sec als Summe der Partialreaktionen  $R_{\Delta S = 7^\circ} + R_{\Delta S = 14^\circ}$ . Berechnungen durchgeführt mit dem in Abb. 2 abgebildeten Musterspektrum bei einer Schlitzöffnung von  $1,7^\circ$ .

3. Nach Austausch der zehn größten Spektralampplituden mit den zehn kleinsten. In allen drei Fällen erhält man den in Abb. 3 wiedergegebenen stark ausgezogenen Reaktionsverlauf.

<sup>10</sup> J. THORSON, Kybernetik 3, 53 [1966].

\* In 5: Abbn. 11a bis 11d.

\*\* In 5: Abb. 11e.

\*\*\* In 5: Abb. 12; In 6: Abb. 5.

\*\*\*\* In 5: Abb. 6.

\*\*\*\*\* In 5: Abb. 8; In 6: Abb. 6.

<sup>+</sup> Im Zusammenhang mit der Bestimmung des in Abb. 2 wiedergegebenen Spektrums wurde darauf hingewiesen, daß im Ordnungszahlbereich  $n > 120$  keine sichere Zuordnung der gemessenen Amplitudenwerte zu ihren  $n$ -Werten mehr möglich ist. Bei der Berechnung der stark ausgezogenen Reaktionskurve in Abb. 1 wurde daher untersucht, ob die Zuordnung der Spektralampplituden zu ihren Ordnungszahlen einen Einfluß auf den Verlauf der Reaktion besitzt. Die numerischen Berechnungen wurden durchgeführt: 1. Mit dem in Abb. 2 angegebenen Spektrum. 2. Unter statistischer Vertauschung der Spektralampplituden im Bereich  $n > 120$ .

stet. Wir haben zunächst die optimalen Werte der Parameter  $\tau_F$ ,  $\alpha$  mit den Reaktionswerten bestimmt, die mit dem sinusförmigen Kontrastverlauf (Muster a) der räumlichen Wellenlänge  $\lambda = 72^\circ$  ergaben. Es liegen in diesem Fall besonders einfache Reizbedingungen vor, weil  $360^\circ$  ein ganzzahliges Vielfaches von  $72^\circ$  ist und dementsprechend das Musterspektrum nur aus einer Fourier-Komponente besteht<sup>+</sup>. Berücksichtigt man, daß die Experimente mit einem Schlitzzylinder durchgeführt wurden, bei dem die Schlitz unter  $14^\circ$  Abstand zueinander angeordnet waren, so läßt sich der Reaktionsverlauf dieses Falles aus Gl. (4 C) unter alleiniger Berücksichtigung der Partialreaktion  $R_{\Delta s = 14^\circ}$  berechnen. Das Ergebnis dieser Berechnung ist der stark ausgezogene Verlauf in Abb. 4. Die optimale Anpassung an die Meßpunkte wurde mit den Parameter-Werten  $\tau_F = 1,09$  sec,  $\alpha = 30$  erreicht<sup>++</sup>.

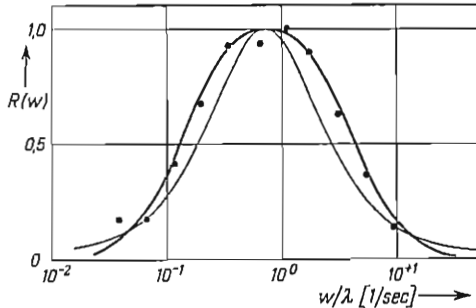


Abb. 4. Reaktion (normiert) als Funktion des Verhältnisses Winkelgeschwindigkeit zu Wellenlänge  $w/\lambda$  eines Zylindermusters mit sinusförmigem Kontrastverlauf. Meßpunkte: Reaktion gemessen mit sinusförmigem Kontrastverlauf der Wellenlänge  $\lambda_0 = 72^\circ$ . In diesem Fall besteht das Musterspektrum aus einer Linie. Während der Messung befand sich zwischen dem Musterzylinder und dem Versuchstier ein stationärer Schlitzzylinder mit  $1,7^\circ$  breiten Schlitz. Der Schlitzabstand betrug  $14^\circ$ . Reaktionskurve (—): Berechnet auf der Basis des DFH-Modells mit den Parameter-Werten  $\tau_F = 1,09$  sec,  $\alpha = 30$  als Partialreaktion über der Abtastbasis  $\Delta s = 14^\circ$ . Reaktionskurve (---): Berechnet auf der Basis des F-Modells mit dem Parameter-Wert  $\tau_F = 0,218$  sec als Partialreaktion über der Abtastbasis  $\Delta s = 14^\circ$ .

Mit diesen neu bestimmten Parametern wurden die Reaktionsverläufe zu den Experimenten b, c und d errechnet und mit den experimentell gewonnenen Daten verglichen. Auch bei den Versuchen mit dem

Muster b befand sich zwischen Musterzylinder und Käfer ein stationärer Schlitzzylinder mit  $1,7^\circ$  breiten Schlitz in Abständen von  $14^\circ$  zueinander. Dementsprechend ist in Gl. (4 C) nur die Partialreaktion  $R_{\Delta s = 14^\circ}$  zu berücksichtigen. Das Ergebnis der Berechnungen sind die in Abb. 5 wiedergegebenen stark ausgezogenen Reaktionsverläufe. Aus der Abbildung erkennt man, daß die theoretische Voraussage dem Verlauf der Meßpunkte in allen wesent-

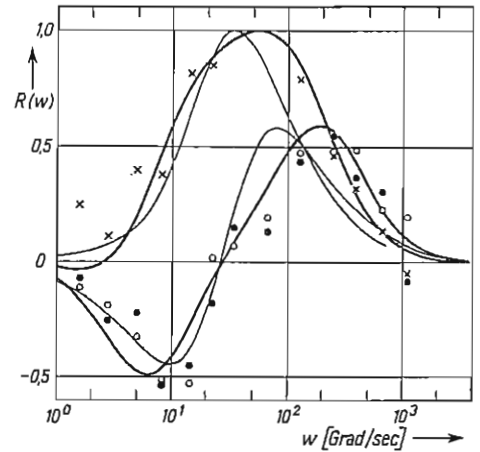


Abb. 5. Reaktion  $R$  (normiert) als Funktion der Winkelgeschwindigkeit  $w$  bewegter (vertikal orientierter) Streifenmuster, bestehend aus weißen, mittelgrauen und schwarzen Streifen, die in gesetzmäßiger Reihenfolge angeordnet sind. Zwei Muster<sup>5\*</sup> wurden durch Überlagerung zweier mäandrierender Kontrastverläufe der Grundwellenlänge  $\lambda_0 = 90^\circ$  und  $\lambda_0 = 22,5^\circ$  erzeugt. In einem weiteren Muster<sup>5\*\*</sup> wurde nach Überlagerung je ein benachbartes schwarz-weißes Streifenpaar pro Periode gegeneinander ausgetauscht. Punkte und offene Kreise: Reaktion gemessen mit den beiden durch Überlagerung erzeugten Mustern. Die relative Phase der Komponenten war in den beiden Mustern unterschiedlich. Kreuze: Reaktion gemessen mit einem durch Überlagerung erzeugten Muster in dem je zwei benachbarte Streifen pro Periode vertauscht sind. In allen drei Messungen befand sich zwischen Musterzylinder und Käfer ein stationärer Schlitzzylinder. Der Schlitzabstand betrug  $14^\circ$ , die Breite der vertikal orientierten Schlitz  $1,7^\circ$ . Reaktionskurven (—): Berechnet mit dem DFH-Modell und den Parameter-Werten  $\tau_F = 1,09$  sec,  $\alpha = 30$  als Partialreaktion über der Abtastbasis  $\Delta s = 14^\circ$ . Die Berechnungen wurden mit den Musterspektren bis zur Ordnungszahl  $n = 200$  durchgeführt. Reaktionskurven (---): Berechnet mit dem F-Modell und dem Parameterwert  $\tau_F = 0,218$  sec als Partialreaktion über der Abtastbasis  $\Delta s = 14^\circ$ . Der Berechnung liegen die Musterspektren bis zur Ordnungszahl  $n = 200$  zugrunde. \* In 5: Abbn. 11 c und 11 d. \*\* In 5: Abb. 11 e.

<sup>+</sup> Meßpunkte aus 5, Abb. 7. Die Meßpunkte in Abb. 3 der BI-Arbeit wurden mit einem sinusförmigen Kontrastverlauf der Wellenlänge  $\lambda = 66^\circ$  gewonnen. Das Spektrum eines Musters dieser Wellenlänge besteht aus mehreren Linien, da  $360^\circ$  kein ganzzahliges Vielfaches von  $66^\circ$  ist. Die Experimente wurden nicht zuletzt aus diesem Grunde mit dem Muster der Wellenlänge  $\lambda = 72^\circ$  wiederholt. Die

Ergebnisse konnten in der BI-Arbeit jedoch nicht mehr berücksichtigt werden.

<sup>++</sup> Unter optimaler oder bestmöglicher Anpassung verstehen wir in dieser Arbeit stets eine Anpassung „nach Augenmaß“. Objektive mathematische Anpassungskriterien wurden nicht herangezogen.

lichen Punkten (Lage der Maxima und Minima, Nulldurchgänge) entspricht. Die Übereinstimmung zwischen den gemessenen und vorausberechneten Reaktionsverläufen ist noch etwas besser als die, die mit den Parameter-Werten  $\tau_F = 1,6$  sec,  $\alpha = 50$  erzielt worden war <sup>6, \*\*</sup>.

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Reaktionsverläufen, die als Funktion der Winkelgeschwindigkeit  $w$  gemessen bzw. berechnet wurden, wurde die Reaktion auf das Muster c in Abhängigkeit vom Verhältnis  $k$  des Graufächenanteils zum Weiß- bzw. Schwarz-Flächenanteil bei der Winkelgeschwindigkeit  $w = 34$  Grad/sec bestimmt. Zwischen dem Musterzylinder und dem Versuchstier befand sich wiederum ein Schlitzzylinder. Der Winkelabstand der Schlitz betrug  $14^\circ$ . Berechnet wurde daher die Partialreaktion  $R_{\Delta s = 14^\circ}$  nach Gl. (4 C) unter Berücksichtigung der entsprechenden Musterspektren <sup>6, \*</sup>. Als Ergebnis der numerischen Berechnungen erhielten wir die in Abb. 6 wiedergegebene stark ausgezogene

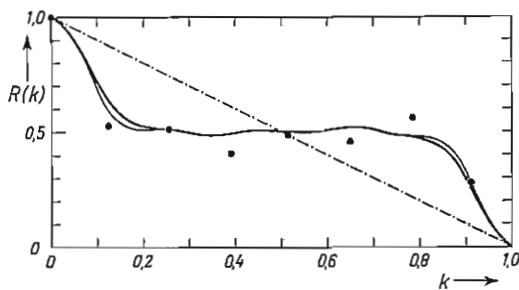


Abb. 6. Reaktion R (normiert) als Funktion der relativen Winkelbreite  $k$  mittelgrauer Streifenanteile, in Mustern aus weißen, mittelgrauen und schwarzen Streifen, die in gesetzmäßiger Reihenfolge angeordnet sind <sup>6, \*\*</sup>. Die Versuche wurden mit der Winkelgeschwindigkeit  $w = 34$  Grad/sec durchgeführt. Meßpunkte: Reaktion gemessen mit den oben angegebenen Mustern <sup>5, \*\*\*</sup>. Während der Messungen befand sich zwischen dem rotierenden Musterzylinder und dem Käufer ein stationärer Schlitzzylinder. Der Schlitzabstand betrug  $14^\circ$ , die Breite der vertikal orientierten Schlitz  $1,7^\circ$ . Je ein Meßpunkt wurde mit einem Muster erhalten. Reaktionskurve (—): Berechnet mit dem DFH-Modell und den Parameter-Werten  $\tau_F = 1,09$  sec,  $\alpha = 30$  als Partialreaktion über der Abtastbasis  $\Delta s = 14^\circ$ . Die Berechnung wurde mit den entsprechenden Musterspektren <sup>6</sup> ausgeführt. Reaktionskurve (—): Berechnet mit dem F-Modell und dem Parameter-Wert  $\tau_F = 0,218$  sec als Partialreaktion über der Abtastbasis  $\Delta s = 14^\circ$ . Die Berechnung wurde mit den entsprechenden Musterspektren durchgeführt. \* In 5: Abb. 6. \*\* In 5: Abb. 8; in 6: Abb. 6 b.

Reaktionskurve. Auch in diesem Fall ergibt sich eine verbesserte Übereinstimmung zwischen den Meßpunkten und dem berechneten Reaktionsverlauf.

Wir stellen fest, daß die Wertekombination  $\tau_F = 1,09$  sec,  $\alpha = 30$  im Fall des Musters a zu einer sehr guten, in den Fällen der Muster b und c zu einer guten Übereinstimmung zwischen Theorie und Experiment führt. Zu den Experimenten mit dem Muster d wurden nach Gl. (4 C) zwei Reaktionsverläufe errechnet, die in Abb. 3 wiedergegeben sind. Die stark ausgezogene Reaktionskurve beruht auf der Annahme eines Reizeinzugsgebiets von  $1,7^\circ$ , die strichpunktiert dargestellte auf der Annahme eines Reizeinzugsgebiets von  $1,2^\circ$ . Die berechneten Reaktionsverläufe unterscheiden sich nur im Geschwindigkeitsbereich  $w < 2 \cdot 10^{+1}$  Grad/Sekunde. Vergleicht man die Reaktionskurven mit den Meßpunkten und den in Abb. 1 wiedergegebenen Reaktionsverläufen, die mit der Wertekombination  $\tau_F = 1,6$  sec,  $\alpha = 50$  berechnet wurden, so zeigt sich, daß die Übereinstimmung zwischen Theorie und Experiment verbessert ist. Die beste Approximation ergibt sich bei einem Reizeinzugsgebiet von  $1,7^\circ$ . Das mittlere Schfeld des Ommatidiums läßt sich daher offenbar besser durch eine Schlitzöffnung von  $1,7^\circ$  als durch eine Öffnung von  $1,2^\circ$  ersetzen.

Die in der angegebenen Weise bestimmten Reaktionsverläufe stellen die beste Approximation dar, die wir auf der Basis des DFH-Modells angeben können. Weitere Berechnungen, die zum Ziel hatten, eine optimale Parameterkombination für die mit dem Muster d gewonnenen Meßpunkte zu finden, haben zu keinen besseren Resultaten geführt. Eine geringfügige Verbesserung der Approximation dieses Falles zieht eine Verschlechterung der Anpassung an die Reaktionswerte der anderen Experimente nach sich.

Um die zweite Möglichkeit zu einer Verbesserung der Theorie zu prüfen, ersetzen wir das DFH-Modell versuchsweise durch FH- bzw. F-Modelle, in denen nur noch die Filterkombinationen FH bzw. F auftreten. Die numerische Berechnung der Reaktionsverläufe läßt sich wieder nach Gl. (4 C) ausführen. Dabei ist jedoch zu beachten, daß sich die Funktion  $F\left(\frac{w}{\lambda_0} n\right)$  nach Gl. (4 B) vereinfacht: Im Fall eines FH-Modells sind die Übertragungsfunktionen der D-Filter  $Y_D = 1$ , im Fall eines F-Modells die Übertragungsfunktionen der D- und H-Filter  $Y_D = 1, Y_H = 1$  zu setzen.

Zunächst wurde wieder die beste Approximation an die mit dem Muster a erhaltenen Meßpunkte ge-

\* In 6: Gl. (23).

\*\* In 6: Abb. 5.

sucht. Mit dem F-Modell ergibt sich der in Abb. 4 eingetragene – schwach ausgezogene – Reaktionsverlauf, wenn  $\tau_F = 0,218$  sec gesetzt wird. Mit dem Parameter  $\tau_F$  läßt sich nur die Lage des Reaktionsverlaufs auf der Abszisse  $w/\lambda$  beeinflussen; die Halbwertsbreite ist dagegen nicht beeinflussbar. Ein Vergleich zwischen Theorie und Experiment zeigt, daß die Halbwertsbreite der berechneten Reaktion offensichtlich zu klein ist. Diese Approximation läßt sich mit dem FH-Modell nicht verbessern, da die Halbwertsbreite auch in diesem Fall nicht vergrößert werden kann, obwohl zwei Parameter ( $\tau_F$ ,  $\alpha$ ) zur Verfügung stehen.

Bezeichnen wir in Abb. 4 die zum Reaktionswert  $R = 0,5$  gehörenden Abszissenwerte mit  $\frac{w_1}{\lambda}$  und  $\frac{w_2}{\lambda}$ , wobei  $\frac{w_1}{\lambda} < \frac{w_2}{\lambda}$  ist, so ist das Verhältnis  $\frac{w_2/\lambda}{w_1/\lambda} = \frac{w_2}{w_1}$  die Halbwertsbreite des Reaktionsverlaufs. Berechnet man die Halbwertsbreiten der Reaktionsverläufe, die sich in diesem Fall aus den Modellen F, FH und DFH als Funktion von  $\alpha$  ergeben, so erhält man die in Abb. 7 dargestellten Zusammenhänge. Im einzelnen ergeben sich für das F-Modell: Eine Halbwertsbreite  $\frac{w_2}{w_1} = 13,8$  (Parallel zur Abszissenachse beim Ordinatenwert 13,8), die unabhängig vom Parameter  $\tau_F$  ist. Für das FH-Modell: Eine ausschließlich vom Parameter  $\alpha$  abhängige Halbwertsbreite,

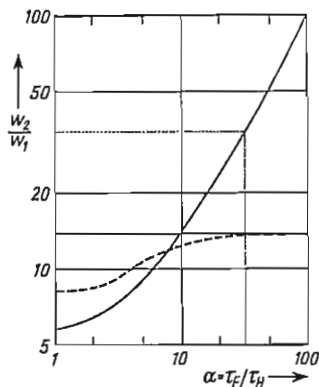


Abb. 7. Halbwertsbreite  $w_2/w_1$  berechneter Reaktionen auf die Bewegung eines Musters mit sinusförmigem Kontrastverlauf. Die Halbwertsbreite der Reaktionen hängt nicht vom Parameter  $\tau_F$  ab. F-Modell: Die Halbwertsbreite beträgt  $w_2/w_1 = 13,8$ . (Parallele zur Abszisse mit dem Ordinatenwert 13,8.) FH-Modell: Die Halbwertsbreite hängt vom Parameter  $\alpha$  ab und nähert sich mit wachsendem  $\alpha$  dem Grenzwert  $w_2/w_1 = 13,8$  (gestrichelte Kurve). DFH-Modell: Die Halbwertsbreite hängt vom Parameter  $\alpha$  ab und überschreitet mit wachsendem  $\alpha$  den Wert  $w_2/w_1 = 13,8$  (ausgezogene Kurve). Die punktierte Linie bezeichnet den durch die Werte  $w_2/w_1 = 34,6$ ,  $\alpha = 30$  ausgezeichneten Kurvenpunkt.

die mit wachsendem  $\alpha$  ansteigt (gestrichelt dargestellter Verlauf) und sich dem Wert  $\frac{w_2}{w_1} = 13,8$  nähert. Reaktionsverläufe, die mit dem FH-Modell berechnet werden, können daher nur Halbwertsbreiten aufweisen, die kleiner oder höchstens gleich der Halbwertsbreite sind, die man mit einem F-Modell erhält. Für das DFH-Modell: Auch in diesem Fall hängt die Halbwertsbreite des Reaktionsverlaufs ausschließlich von  $\alpha$  ab. Mit wachsendem  $\alpha$  überschreitet die Halbwertsbreite jedoch den Wert  $\frac{w_2}{w_1} = 13,8$  (ausgezogene Kurve). Damit ist nachgewiesen, daß der mit dem F-Modell berechnete Reaktionsverlauf in Abb. 4 (schwach ausgezogene Kurve) mit dem FH-Modell nicht verbessert werden kann. Er stellt die bestmögliche Approximation dar, die mit dem F- bzw. FH-Modell erzielt werden kann.

Im weiteren Verlauf der Berechnungen wurde untersucht, welche Reaktionsverläufe sich für die anderen Schlüsselexperimente ergeben, wenn man den Berechnungen das F-Modell mit  $\tau_F = 0,218$  bzw. das FH-Modell mit  $\tau_F = 0,218$  und  $\alpha \gg 1$  zugrunde legt. Für den Fall der Muster b erhielten wir die in Abb. 5 dargestellten (schwach ausgezogenen) Reaktionskurven, die offensichtlich eine schlechtere Approximation an die Meßpunkte darstellen als die mit dem DFH-Modell berechneten. Der Fall der Muster c ist in Abb. 6 dargestellt (schwach ausgezogene Kurve). Von einer Verbesserung oder Verschlechterung der Anpassung an die Meßpunkte kann kaum gesprochen werden. Das Ergebnis im Fall des statistischen Musters d ist in Abb. 3 dargestellt (schwach ausgezogene Kurve). Die Berechnung wurde mit einem Reizeinzugsgebiet von  $1,7^\circ$  durchgeführt. Aus dem Verlauf der berechneten Reaktion erkennt man, daß die Anpassung an die Meßpunkte dieses Experiments wesentlich verbessert werden konnte.

Die Ergebnisse dieser Untersuchung lassen folgende Schlußfolgerung zu: Die Modelle für das Bewegungssehen, die hier diskutiert werden, basieren übereinstimmend auf der Korrelation transformierter Reizdaten. Die Transformation erfolgt in linearen Übertragungsinstanzen (Filter). Die Modelle unterscheiden sich in der Zahl der verschiedenen Übertragungsinstanzen. Die Anwendung des DFH-Modells auf die in dieser Arbeit besprochenen Schlüsselexperimente an *Chlorophanus* führt zu dem Ergebnis, daß eine befriedigende bis sehr gute Übereinstimmung zwischen Experiment und Theorie erzielt werden kann, wenn die Berechnung der Reaktions-

verläufe mit den Parameter-Werten  $\tau_F = 1,09$ ,  $\alpha = 30$  vorgenommen wird. Im einzelnen ergibt sich, daß die Übereinstimmung um so besser ist, je weniger Spektralkomponenten (hoher Amplituden) im Versuchsmuster auftreten. Sie ist also am besten für die Reaktion auf den bewegten Musterzylinder mit sinusförmigem Kontrast (Abb. 4) und am schlechtesten für den Musterzylinder mit statistischer Grauwertfolge (Abb. 3). Bei Anwendung des F-Modells zeigte sich, daß man mit dem Parameter-Wert  $\tau_F = 0,218$  sec zu Ergebnissen gelangt, die sich auch mit einem FH-Modell ergeben, wenn  $\alpha \gg 1$  gewählt wird. Die Übereinstimmung zwischen Experiment und Theorie kann auch in diesem Fall als befriedigend bis sehr gut bezeichnet werden. Befriedigende Übereinstimmung konnte in den Versuchen nach Abb. 4 und 5, gute Übereinstimmung in dem Versuch nach Abb. 6 und sehr gute Übereinstimmung in den Versuchen nach Abb. 3 erzielt werden. Die höhere Zahl der Spektralkomponenten (hoher Amplitude) in den Versuchsmustern verschlechtert also in diesem Fall offenbar nicht die Güte der Approximation. Würde man noch berücksichtigen, daß die mit dem Spangen-

globus gemessenen Reaktionsstärken im Maximum ( $R_{\max} = 1$ ) der Reaktionsverläufe um maximal etwa 17% bei zu tiefen Werten liegen können<sup>4</sup>, so würde sich eine bessere Anpassung der in Abb. 4 aufgetragenen (schwach ausgezogenen) Reaktionskurve an die Meßwerte ergeben. Auch in Abb. 5 würde diese Korrektur die Übereinstimmung zwischen dem Verlauf der Meßpunkte und der (schwach ausgezogenen) Reaktionskurve mit dem Maximum  $R_{\max} = 1$  verbessern; dagegen ist diese Korrektur bei dem (schwach ausgezogenen) Reaktionsverlauf, der sein Vorzeichen wechselt, praktisch ohne Bedeutung. Die Diskrepanz zwischen dem berechneten Verlauf und den Meßpunkten, die besonders im Maximum auftritt, bleibt bestehen. Wir sind daher der Auffassung, daß das DFH-Modell eine bessere Übereinstimmung zwischen Experiment und Theorie liefert.

Herrn Dr. J. Thorson danken wir für zahlreiche anregende Diskussionen. Dr. J. Thorson und Frau Dr. M. Thorson-BIEDERMAN schrieben die Fortran-Programme für die numerischen Berechnungen, wofür auch an dieser Stelle besonders gedankt sei.