

Nachruf auf Dietrich Burkhardt

17.5.1928 – 3.5. 2010

Jürgen Boeckh

Am 3. Mai 2010, kurz vor seinem 82. Geburtstag verstarb Dietrich Burkhardt, emeritierter Lehrstuhlinhaber am Institut für Zoologie der Universität Regensburg und langjähriges Mitglied unserer Gesellschaft. Bereits schwer erkrankt, erlag er in seinem Domizil bei Regensburg einem plötzlich eingetretenen Herzstillstand.

Ihm verdanken wir wesentliche Fortschritte in der neurophysiologischen Methodik sowie bedeutende Pionierarbeiten in der Sehphysiologie und zur Reiz-Erregungs-Transduktion bei Sinnesnervenzellen. Dazu kommt eine Vielzahl von Beiträgen zur Funktionsmorphologie und Physiologie von Sinnesorganen sowie zu deren Leistungen im Lebensraum und im Verhalten. Seine richtungsweisenden theoretischen Studien zur Herausarbeitung allgemeiner Prinzipien der Sinnesorganfunktion runden das Bild ab. Kennzeichnende Grundsätze seiner Forschung, welche er auch nachdrücklich in die Ausbildung des wissenschaftlichen Nachwuchses einbrachte, waren die quantitative Analyse biologischer Prozesse auf allen Ebenen der Organisation mit Hilfe physikalischer und mathematischer Methodik sowie das kritische Hinterfragen der eigenen Ansätze und Resultate.

Dietrich Burkhardt wurde am 17. Mai 1928 in Wiesbaden geboren, bestand 1946 das Abitur in Berlin, studierte dort



Dietrich Burkhardt als Organisator der 57. Jahresversammlung der DZG in München 1963

Foto privates Bildarchiv

Mathematik und Physik bis zum 1949 abgelegten Vordiplom und anschließend in Göttingen Physik, Mathematik, Physiologie und Zoologie. Zu seinen wichtigsten dortigen Lehrern zählte er selbst den Physiker R.W. Pohl und den Humanphysiologen H. Rein, sowie in der Zoologie den Entwicklungsbiologen K. Henke und den Neuro- und Sinnesphysiologen H.-J. Autrum. Dieser hatte bereits seit den dreißiger Jahren des vorigen Jahrhun-

derts wegweisende Studien über die Sinnesleistungen von Tieren unternommen und sie später essentiell ergänzt und erweitert durch neurophysiologische Untersuchungen der Funktionsweise der zuständigen Sinnesorgane. Er galt seinerzeit als herausragender Vertreter dieser Forschungsrichtung und war der Mentor einer heute legendären Gruppe sehr begabter und hoch motivierter Nachwuchswissenschaftler, aus der exzellente Forscher und Lehrer hervorgingen.

Bei ihm startete Burkhardt 1950 mit seiner Dissertation über eine damals kontrovers beurteilte, spezielle Form von rhythmischen Belichtungspotentialen aus dem Bereich der peripheren optischen Ganglien von *Calliphora*. In dieser 1953 abgeschlossenen, sehr gut beurteilten Arbeit hat Burkhardt alles damals Mögliche aus dem Thema herausgeholt, auch wenn der erhoffte Einstieg in die Neurophysiologie der zentralen Sehbahn von Insekten seinerzeit, erklärlicherweise, nicht gelang.

1953 -1958 war Burkhardt Assistent des mittlerweile an die Würzburger Zoologie berufenen Doktorvaters und versah, gemeinsam mit G. Schneider, dem Kollegen aus der Göttinger Zeit, Aufgaben beim Wiederaufbau des Instituts und der Einrichtung neuer Praktika, Forschungslabors und Werkstätten. Beide entlasteten Autrum in vielen Institutsangelegenheiten und auch der Lehre während seiner Tätigkeit in hohen Verwaltungsgremien. 1958 wurde Burkhardt in Würzburg habilitiert.

Damals bemühte er sich intensiv um die Fortentwicklung elektrophysiologischer Methoden, speziell von Messver-

stärkern und Geräten zur Herstellung von Kapillar-Mikroelektroden für intrazelluläre Ableitungen. Das war selbst für den versierten Experimentalphysiker und Tüftler damals eine schwierige Aufgabe, brachte aber entscheidende Fortschritte für die künftige sinnesphysiologische Forschung nicht nur der Autrumschen Gruppe

Ihm selbst ging es vorderhand um die Aufklärung der Rolle und der Arbeitsweise von Mechanorezeptoren in unterschiedlichen Funktionskreisen der Körperhaltung und der Lokomotion. So untersuchte er, anfangs gemeinsam mit G. Schneider, in einer ersten Studie die Rolle von Mechanosensoren an den basalen Gelenken der Antennen von Fliegen als Anzeiger der Fluggeschwindigkeit.

Danach begann er seine viel beachtete, später gemeinsam mit Lotte Wendler in München abgeschlossene, grundlegende Untersuchung der Erregungsbildung in Sinnesnervenzellen am Beispiel der Streckrezeptoren in den Abdominalsegmenten des Flusskrebsses. Dabei wurden die Zeitverläufe der einzelnen Übertragerschritte zwischen Dehnreiz und Impulsantwort, dazu die beteiligten elektrischen Membranprozesse und Potentialformen beschrieben und interpretiert und hieraus der typische phasisch-tonische Zeitverlauf der Impulsantwort hergeleitet.

In seiner ersten theoretischen Abhandlung analysierte Burkhardt die Funktion von Mechanorezeptoren der Wirbeltiermuskulatur bei der nervösen Steuerung der Muskeltätigkeit. Er betrachtete dabei die Muskeln und das periphere wie das zentrale Nervensystem gemeinsam als funktionelle Einheit, vernetzt durch zahl-

reiche Regelkreise, in denen Muskel- und Sehnenspindeln als Kontroll- und Steuerelemente fungieren. Unter Anwendung regeltechnischer Gesichtspunkte spielte er im Rahmen eines Gesamtschaltbildes aller Komponenten der Motorik diverse Spinalreflexe durch und konnte dabei Regeln und Prinzipien aufzeigen, nach denen das Nervensystem bei diesen Aufgaben arbeitet. Die in dieser Arbeit entworfenen Schemata sind auch heute noch in Lehrbüchern der Physiologie zu finden.

1958 war Autrum als Nachfolger von K.v.Frisch nach München berufen worden und gewann nun Burkhardt nochmals als in vielem kongenialen Mitstreiter und unentbehrlichen Fachmann für neurophysiologische Methodik. Der begann 1958 als Dozent, wurde 1959 zum Oberassistenten, 1960 zum Konservator und 1964 zum außerplanmäßigen Professor ernannt. In diesen Jahren arbeitete in Autrums Institut eine bemerkenswerte Reihe origineller, sehr produktiver Neurobiologen, die wenig später in führende auswärtige Positionen gelangten. Neben Burkhardt, waren das J. Schwartzkopff, D. Schneider, K. Hamdorf, H. Langer, dazu kam eine Reihe besonders befähigter Doktoranden. Mit ihnen gewann damals die Münchner Zoologie eine auch international anerkannte Spitzenstellung in der Sinnesphysiologie.

Dank seiner in Würzburg entwickelten Technik konnte Burkhardt nun als erster Rezeptorpotentiale aus einzelnen Sehzellen des Insektenauges registrieren, Typen von Sehzellen unterschiedlicher spektraler Empfindlichkeit aufzeigen und damit die Gültigkeit der von Young und Helmholtz formulierten Dreifarbenlehre auf der Ebene der Sehzellen bestätigen. Er hatte

hiermit eine neue Ära in der Sehphysiologie der Insekten eröffnet und erhielt für seine Leistung einen Preis der bayerischen Akademie der Wissenschaften sowie erhebliche internationale Anerkennung. Zusammen mit seiner Schülerin Lotte Wendler wies er kurz darauf nach, dass einzelne Sehzellen im Fliegenauge auf polarisiertes Licht verschiedener Schwingungsrichtung mit unterschiedlichen Erregungszuständen reagieren und bestätigte damit eine weitere wichtige Theorie aus der Verhaltensphysiologie.

Die seinerzeit erstmals erarbeiteten Kennlinien für Intensität und Spektral- und Richtungsempfindlichkeit einzelner Retinulazellen schlossen die Erfolgsserie ab (Burkhardt, Ch. Hoffmann, Y. Washizu, P. Streck).

In Fortsetzung seiner Würzburger Arbeiten untersuchte er, zusammen mit seinem Schüler M. Gewecke, die Wirkung anströmender Luft auf das Johnstonsche Sinnesorgan der Fliegenantenne und das dabei entstehende Erregungsmuster der Mechanorezeptoren, welches ein exaktes Bild der Stärke und des Zeitverlaufs des beim Flug an der Antenne auftretenden Luftstroms übermittelt. Mit dieser Information kann eine feine Regulierung der Amplitude des Flügelschlags und damit der Fluggeschwindigkeit erfolgen.

1961/62 verbrachte Burkhardt ein Freisemester an der Universität von Washington in Seattle bei E. Florey, einem führenden Experten der Neurotransmission und Neuromodulation mit großer Erfahrung in der Arbeit an Streckrezeptoren.

1965 folgte er dem Ruf auf den neu eingerichteten Lehrstuhl für Tierphysiologie am zoologischen Institut der Universi-

tät Frankfurt a. M. Als Mitarbeiter gewann er u.a. Ch. Winter und Ingrid de la Motte, später G. Seitz und B. Darnhofer-Demar. Im Vordergrund stand neben dem Aufbau der Labors und Werkstätten vor allem die Organisation des Unterrichts. Das Kernstück wurde ein an Themen und Methoden der modernen Forschung orientiertes physiologisches Großpraktikum. Dazu kamen tierphysiologische Vorlesungen und Spezialkurse, z.B. in der elektrophysiologischen Messtechnik. Für die Studenten bot die neue Tierphysiologie eine willkommene Bereicherung in der Lehre und eine attraktive Alternative für Abschlussarbeiten. Mit dem Nachbarlehrstuhl von M. Lindauer und den dort tätigen Wissenschaftlern H. Markl, W. Rathmayer, B. Hölldobler bestand gute Nachbarschaft. Eine Kooperation mit R. Jander erschloss Burkhardt Möglichkeiten zur Arbeit an Insekten des malaiischen Regenwaldes.

Die in München begonnenen Untersuchungen zur physiologischen Optik des Komplexauges von *Calliphora* wurden vertieft und komplettiert (Seitz, Burkhardt, de la Motte und Seitz). P. Schlegel führte die Arbeiten an Mechanorezeptoren an der Basis der Fliegenantenne fort, und mit der Untersuchung der circadianen Rhythmik der Belichtungspotentiale der Augen von Skorpionen brachte G. Fleissner ein neues Thema in die Sehphysiologie

1970 wechselte Burkhardt auf einen Lehrstuhl im Institut für Zoologie an der neu gegründeten Universität Regensburg. Seine Arbeitsrichtung ergänzte sehr gut die der dort tätigen Professoren für Morphologie (H. Altner), Physiologie (J. Boeckh, K. Hansen) und Ethoökologie (K. E.

Linsenmair, später B. Kramer). In Folge entstand ein gemeinsamer Schwerpunkt der Forschung und später ein langfristig geförderter Sonderforschungsbereich unter dem Generalthema „Sinnesleistungen, Anpassungen von Strukturen und Mechanismen“.

Als Mitarbeiter kamen B. Darnhofer-Demar und Ingrid de la Motte aus Frankfurt, dazu R. Streng und später K. Lunau, J. Prager, R. Schwind und J. Theiß. G. Seitz und Ch. Winter wurden nach kurzer Zeit in Regensburg zu Professoren in Erlangen bzw. Frankfurt ernannt.

Das Leitmotiv des Forschungsschwerpunkts entsprach auch Burkhardts Tendenz, Sinnesleistungen vermehrt unter Aspekten ihrer ökologischen und verhaltensphysiologischen Relevanz zu studieren. So galt ein Projekt den im Retinogramm erfassbaren Kenndaten der Komplexaugen (und Ocellen) von Insekten unterschiedlicher Tag/Nacht-Aktivität und aus unterschiedlichen Lichtklimata hinsichtlich ihrer Intensitätskennlinien, spektralen Empfindlichkeit, Adaptationsumfang und zeitlichem Auflösungsvermögen.

Eigenständige, ausgeprägte öko-physiologische Projekte bearbeiteten R. Schwind („Sehphysiologie und visuelle Ökologie von Wasserinsekten“) und J. Prager und J. Theiß („Bioakustik von Wasserwanzen“).

In Dressurversuchen mit Kolibris und Sonnenvögeln zeigten Burkhardt und Mitarbeiter, dass diese Vögel über gute Sehleistungen im Ultraviolettbereich verfügen und dass Objekte „von Interesse“ für Vögel wie Vogelfedern oder Früchte für Menschen unsichtbare UV- Anteile des

einfallenden Lichts stark reflektieren. Diese Befunde widersprachen bisherigen Annahmen und wiesen deutlich auf Defizite der damaligen Kenntnis über die Farbwelt der Vögel und die tatsächliche spektrale Zusammensetzung verhaltensrelevanter Farbtöne und -muster.

Um die Sehleistungen bei der Orientierung und optisch gesteuerten innerartlichen Interaktionen ging es Burkhardt vor allem bei Diopsiden, deren Männchen spektakuläre, auf langen Stielen vom Kopf abstehende Komplexaugen besitzen. Hierzu entstand eine umfassende, funktionsmorphologische und physiologische Studie zur Rundumsicht, Sehschärfe, Entfernungs- und Größensehen und Mustererkennung, bis hin zur formal-mathematischen Modellierung des binokularen Sehraums (G. Seitz, Burkhardt, B. Darnhofer-Demar, K. Fischer, J. Peter, H. v.d.Grün; s.a. Abb. 2).

Bei ihren extensiven Beobachtungen des Fortpflanzungsverhaltens solcher Fliegen stießen dann Burkhardt und de la Motte auf eine besondere Rolle der bei Männchen stark vergrößerten Stielaugen, die sich als interessantes Beispiel für innerartliche Kommunikation mittels optischer Signale und gleichzeitig für sexuelle Selektion bei Insekten erwies. Sie fanden, dass größere Männchen mit überproportional längeren Augenstielen sowohl bei Auseinandersetzungen mit anderen Männchen um den Zugang zu Weibchen als auch bei der Zuchtwahl der Weibchen gewannen. Dabei galt der Augenabstand dem Rivalen als Erkennungsmerkmal für Körpergröße und Kampfkraft und dem Weibchen als Merkmal für Attraktivität und Vaterqualität. Die Augen

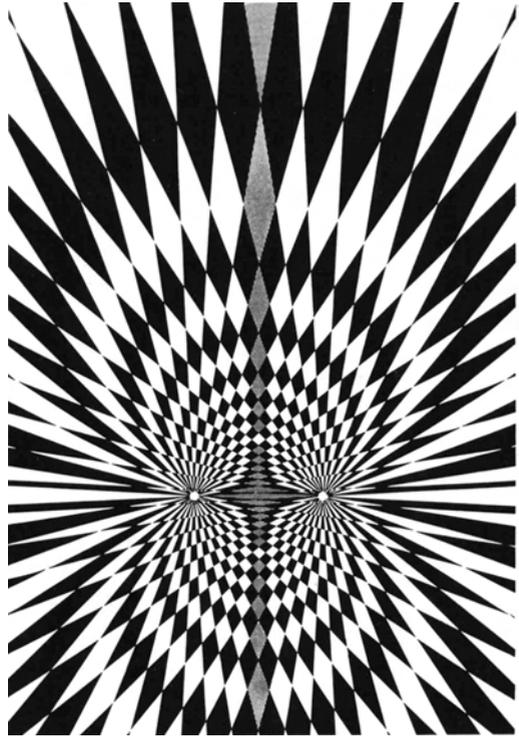


Abb. 2: Binokularer Sehraum eines synthetischen Insekts (*Aequiaster frischi* Bu) in seiner horizontalen Ausdehnung von dorsal betrachtet. Formal-mathematisches Modell. Die von den beiden als kleine helle Kreise gezeichneten Augen strahlenförmig ausgehenden Sehfelder einzelner Ommatidien kreuzen sich im binokularen Sehraum und schließen dabei meist rautenförmige sog. Unschärfe-Vierecke ein, im Bild als Schachbrettmuster verdeutlicht. Die Vierecke längs der Mittellinie (im Bild nach oben bzw. unten) sind schattiert bis auf je ein quadratisches, helles in der Entfernung des halben Augenabstands nach vorne bzw. hinten gelegen. Hier ist die Unschärfe am geringsten (aus: Burkhardt D, Darnhofer-Demar B, Fischer K 1973, J. comp. Physiol. A 87: 165-188 mit frdl. Genehmigung des Verlags).

dienten in diesem Zusammenhang gleichzeitig als Signal und Signalempfänger. Gemeinsam mit K. Lunau wurde mit geeigneten genetischen Methoden nach-

gewiesen, dass die Zahl der Nachkommen eines Männchens tatsächlich in quantitativer Weise mit dessen Augenabstand, also der Größe des Abzeichens, korrelierte.

Gerade an diesem Projekt zeigte sich wieder Burkhardts Lust und Fähigkeit, neue und originelle Fragen zu stellen und sich dabei auch einmal wieder ganz von vorn in eine ihm nicht eben naheliegende Disziplin und ihre Methoden einzuarbeiten. Darüber, wie das bei einem avancierten Sinnesphysiologen mit der Elektrophysiologie der Stielaugen der Diopsiden begann und nach einigen Wendungen in der Verhaltensökologie endete, hat Burkhardt leicht ironisch, amüsant und informativ berichtet.

In Kollegs und Seminaren überzeugte Burkhardt durch seine sehr klare und präzise, systematische Darstellung selbst komplizierter Sachverhalte und Gedankengänge. Hierin spiegelte sich auch der Stil seiner Publikationen, sein Vorgehen in der Forschung und nicht zuletzt seine Tendenz, Ordnung zu schaffen, sei es im Schaltbild eines Verstärkers oder in einer Vielfalt von Phänomenen. Was solches bringt, demonstrierte Burkhardt eindrucksvoll in seinen Schriften zur allgemeinen Sinnesphysiologie. Hier dient ihm und dem Leser ein System von stringent definierten Begriffen zur Identifizierung und Klassifizierung physiologischer Pro-

zesse und erleichtert damit deutlich die Herausarbeitung genereller Prinzipien sensorischer und nervöser Funktionen.

Bei den Kollegen und dem wissenschaftlichen Nachwuchs genoss Burkhardt großes Ansehen wegen seiner Kompetenz in Methoden der Neurowissenschaft, seiner eleganten Experimentiertechnik, seiner profunden Kenntnis in der Neuro- und Sinnesphysiologie und seiner sattelfesten Diskussion. Für die Popularität seines weiteren Forschungsgebietes hat Burkhardt viel getan. In vielen, oft brillanten Vorträgen und an die Allgemeinheit gerichteten Artikeln weckte er das Interesse an sinnes- und verhaltensphysiologischen Fragen und gleichzeitig die Entdeckerfreude seiner Zuhörer und Leser, wenn er sie geschickt und mit ansteckendem Spaß durch ein Forschungsprojekt lotste.

1980 lehnte Burkhardt einen Ruf an die Universität Wien ab, 1993 wurde er entpflichtet. Er arbeitete und publizierte auch als Emeritus noch viele Jahre und konnte sich noch lange an der beeindruckenden Ästhetik hoch geordneter, komplexer Strukturen erfreuen, wie sie ihm in den Facettenaugen begegneten oder an der strengen Geometrie, die hinter dem scheinbaren Chaos von Schatten und Konturen in den Rekonstruktionsbildern ihrer Sehräume steckt.

Prof. Dr. Jürgen Boeckh
Aggensteinweg
87629 Füssen - Hopfen