

Nachruf auf Horst Mittelstaedt

28. April 1923 - 18. Februar 2016

Gernot Wendler

Horst Mittelstaedt starb kurz vor Vollendung seines 93. Lebensjahres. Er wuchs als Sohn des Kunstmalers Carl Hieronimus Mittelstaedt, Lehrer für Kunst am Gymnasium in Neumünster, und von Else Mittelstaedt, geb. Rohweder, Lehrerin für Handarbeit und Werken, in Neumünster auf und besuchte dort das Gymnasium bis zum Abitur 1941. Nach einem Studienjahr in Kiel (Biologie und Chemie), u.a. bei Remane, wurde er zum Kriegsdienst einberufen und kämpfte zunächst gegen Partisanen in Jugoslawien. Beim anschließenden Einsatz in Italien wurde er Anfang Februar 1944 durch einen Durchschuss beider Beine verwundet und nach Zwischenaufenthalt längere Zeit in Metz behandelt. Es blieb eine Peroneus-Lähmung zurück. Anschließend nahm er das Studium in Kiel wieder auf, wurde aber Anfang 1945 zur Offiziersreserve nach Flensburg eingezogen.

Nach Kriegsende studierte er ein Semester wiederum in Kiel, wechselte jedoch zum WS 1945/46 nach Heidelberg. Dort lernte er bald den Zoologen Prof. Erich v. Holst kennen, der ihn nach einem Gespräch aufforderte, sich bei ihm zu melden, um ihn im Studium und bei der Doktorarbeit unterstützen zu können. In einer Vorlesung von v. Holst lernte er seine spätere Ehefrau Lore kennen, die ebenfalls Biologie studierte. Mittelstaedt promovierte 1949 mit einer Arbeit zum Flugverhalten von Libellen. Er folgte v. Holst nach Wil-



Foto privates Bildarchiv

helmshaven, als dieser 1948 als Abteilungsleiter an das Max-Planck-Institut für Meeresbiologie berufen wurde, und wechselte mit ihm nach Seewiesen bei Starnberg in das neue Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, wo er 1960 zum Mitglied der MPG und Leiter einer eigenen Abteilung berufen wurde.

Er nutzte die Chance, ein eigenes Institutsgebäude etwas außerhalb des eigentlichen Institutsgeländes errichten zu können. Das Gebäude wurde mit hervorragend ausgerüsteten Werkstätten für die

Anfertigung von komplizierten Versuchsaapparaturen ausgestattet, mit einem eigenen Flugraum für Insekten und mit einer Halle für eine große Zentrifuge. Mit dieser konnte u.a. geprüft werden, ob es außer den bekannten Schweresinnesorganen im Labyrinth noch weitere im Rumpf gibt, insbesondere bei Tauben und beim Menschen.

Sein wissenschaftliches Interesse galt bevorzugt Fragen der Lage- und Raumorientierung von Tieren, später auch des Menschen. Dabei standen Fragen der Lageorientierung zur Schwerkraft und zum Licht sowie der Kontrolle der Fortbewegungsrichtung mit und ohne richtende externe Faktoren im Vordergrund.

Die Doktorarbeit zur „Physiologie des Gleichgewichtssinnes bei fliegenden Libellen“ begann er in Heidelberg und setzte sie in Wilhelmshaven fort. Fliegende Libellen halten ihre Körperlage im Raum konstant, indem sie ihre Dorsalseite stets dem Helligkeits-Schwerpunkt zuwenden, also nach oben. Mittelstaedt konstruierte ein ultraleichtes Geschirr, in dem die Libelle (*Anax imperator*) ortsfest fliegen und sich dabei frei um die Längsachse drehen konnte. Führt man eine Lampe langsam um die fliegende Libelle herum, dann folgt sie mit dem Rücken exakt dieser Lampe. Sie verwendet also keine zusätzlichen Schwerekraft-Sinnesorgane. M. entdeckte jedoch ein neues, dynamisch arbeitendes Meßsystem: das Hals-Kopf-System. Bringt man die Libelle bei diffuser Beleuchtung durch einen kurzen Stoß wie durch eine Turbulenz aus ihrer Lage, so bleibt der große Kopf aufgrund seiner großen Trägheit zunächst zurück. Diese Drehung wird von Haarpol-

stern in der Halshaut gemessen, deren Reizung lagestabilisierende Flügelverwindungen auslöst. Die Untersuchungen führten zu einer umfassenden Analyse des Systems, mit einer genialen Versuchsaapparatur, einer detaillierten physiologischen Analyse und einer bis ins kleinste Detail gehenden morphologischen Beschreibung.

Erich v. Holst und Mittelstaedt veröffentlichten 1950 in den »Naturwissenschaften« unter dem Titel „Das Refferenzprinzip - Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripherie“ eine Arbeit, die nicht nur bei Biologen eine ungewöhnlich große Resonanz hatte, sondern auch bei Psychologen, Medizinern und Technikern. Bis dahin wurde ein Tier oft einseitig als Reflexwesen betrachtet, dessen Verhalten vorwiegend als Antwort auf äußere Reize zu verstehen war. Und nun wurde umgekehrt die Rückwirkung eines aktiven Verhaltens auf die Reizsituation mit in die Betrachtung einbezogen. Mit diesem Ansatz ließ sich eine Fülle von bisher unverstandenen Beobachtungen deuten.

Konkret ging es um die Frage, auf welche Weise ein Organismus zwischen Sinnesmeldungen aus der Umwelt, die er durch Eigenaktivität selbst erzeugt hat, von solchen unterscheidet, die aus externen Ursachen erfolgen. Die Autoren schlugen vor, dass eine interne Kopie der motorischen Befehle („Efferenzkopie“) derart mit der Afferenz verrechnet wird, dass die sensorischen Rückmeldungen („Reafferenz“), die aufgrund der Eigenaktivität entstehen, quantitativ kompensiert werden, während extern verursachte Sinnesmeldungen nach wie vor wirksam

bleiben. Die Arbeit enthält eine Fülle von Beispielen, die zu einer Erweiterung dieses Zusammenhangs im Sinne eines Regelprozesses führten. Zwanzig Jahre später vollendete Mittelstaedt die damals als „rohen Entwurf“ bezeichnete Arbeit in seinem lesenswerten Beitrag „Reafferenzprinzip - Apologie und Kritik“.

1948 hatte Norbert Wiener sein Buch „Cybernetics. Communication and Control in the Animal and the Machine“ veröffentlicht und damit eine dynamische Entwicklung mit eingeleitet, die den Blick auf Systemzusammenhänge richtete, die unabhängig von der jeweiligen spezifischen Realisierung gelten.

Genau dies hatten v. Holst und Mittelstaedt im „Reafferenzprinzip“ geleistet, indem sie - ausgehend von einer biologischen Fragestellung - für ganz unterschiedliche Lebewesen gleichartige Signalflüsse vorschlugen. Die Arbeit enthält graphische Darstellungen des jeweiligen Signalfusses, für den M. später den Begriff „Wirkungsgefüge“ einführte. Mittelstaedt veränderte diese Darstellungen so, dass sie weitgehend den im technischen Bereich bewährten Blockschaltbildern entsprachen. Damit war der Weg frei, biologische Steuerungs- und Regelvorgänge unmittelbar mit technischen zu vergleichen.

In der Folge führte Mittelstaedt eine Reihe von Analysen von Orientierungsvorgängen bei verschiedenen Tierarten und beim Menschen durch. Eine wichtige Bedingung war für ihn, dass die Versuche möglichst ohne wesentliche Beeinträchtigung

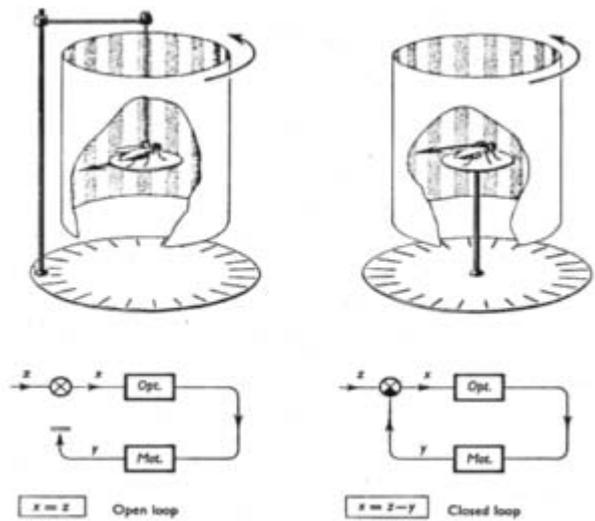


Abb. 1. Optomotorischer Regelkreis bei der Fliege *Eristalis*. z - Winkelgeschwindigkeit des Streifenzylinders. x - gesehene Winkelgeschwindigkeit. y - Winkelgeschwindigkeit der Fliege. In den schwarzen Kreis-Sektor führende Signale werden negativ verrechnet. Aus: Mittelstaedt H.: Basic control patterns of orientational homeostasis. Symp. Soc. exp. Biol. 18, 365-385 (1964). Cambridge University Press.

des Versuchstiers stattfanden. Damit man einen Eindruck von seiner Vorgehensweise bekommt, sei ein recht einfaches Beispiel etwas ausführlicher beschrieben: Der Nachweis und die quantitative Analyse des optomotorischen Regelkreises bei der Fliege *Eristalis*.

Dreht man um eine ruhig sitzende Fliege einen senkrecht schwarz-weiß gestreiften Zylinder (Abb. 1 rechts), dann dreht sich das Tier in gleichem Sinne mit. Es zeigt den von vielen Tierarten bekannten optomotorischen Reflex. Entscheidend für die neue Denkweise war, dass nicht nur dieser Reflex betrachtet wird, sondern seine Rückwirkung auf den visuellen Eingangsreiz, denn das Tier verringert durch sein Mitdrehen den Ein-

gangsreiz. Betrachtet wird also der gesamte Signalfluss. Dieser Zusammenhang kann mit einem einfachen Regelkreis beschrieben werden (Abb. 1 rechts unten). Die negative Rückführung kann nun unterbrochen werden, indem man das Tier dorsal fixiert und ihm ein Papierscheibchen gibt, das es mit den Füßen drehen kann. Diese Drehung relativ zur Unterlage hat keinen Einfluss mehr auf die visuelle Relativbewegung: Der Regelkreis ist aufgeschnitten (Abb. 1 links, unten). Vergleicht man die Drehgeschwindigkeiten des Tiers als Funktion der Streifenzyklendrehung in den beiden experimentellen Situationen, kommt man zu einer quantitativen Beschreibung des Regelkreises, die den grundlegenden Gesetzmäßigkeiten auch technischer Regelkreise entspricht.

Die von Mittelstaedt anschließend analysierten Verhaltensweisen sind weitaus komplexer. Entsprechend ermöglichten sie daher auch weitere Manipulationsansätze, ohne das Tier zu beschädigen. Im Folgenden werden die wichtigsten Analysen kurz umrissen.

Die Analyse des Fangschlag-Mechanismus bei Gottesanbeterinnen: Sieht eine Gottesanbeterin eine Beute in erreichbarer Nähe, dann dreht sie ihren Kopf mit den darin feststehenden Augen in diese Richtung. Dabei misst sie die Kopfdrehung mit Sinneshaaren im Halsgelenk, und deren Information geht zusammen mit der Restabweichung des Kopfes zur Beuterichtung in die Bestimmung der Schlagrichtung der Vorderbeine ein.

Viele Fische richten ihre Körperhochachse mit Hilfe der Statolithenorgane im Schwerfeld vertikal aus. Bei passiver seit-

licher Auslenkung von der Vertikalen erfolgen Korrekturbewegungen der Flossen. Wie E. v. Holst gezeigt hatte, ist hierfür der Utriculus verantwortlich, der eine dem Sinus des Auslenkungswinkels entsprechende Meldung liefert. Nun können viele Fische jedoch nahezu beliebige Abweichungen von der Vertikalen aktiv einnehmen. Dies ist bis 90 Grad seitwärts unproblematisch. Bei Winkeln über 90 Grad nimmt die dem Sinus entsprechende Rückmeldung jedoch ab, was eine stabile Lage bei stumpfen Winkeln unmöglich machen würde, wenn allein der Utriculus zur Messung verwendet würde. Zur Lösung dieses Problems schlug Mittelstaedt vor, dass die Meldungen des 90 Grad zum Utriculus stehenden Sacculus (oder der Lagena) mit in die Betrachtung einbezogen werden, die dem Cosinus des Winkels entsprechen. Gegenstand seiner „Bikomponententheorie“ ist das Verfahren, mit dem der Fisch die sensorischen Rückmeldungen der Statolithenorgane überlagert, um beliebige Lagen zur Schwerkraft einzunehmen - eine äußerst elegante und überzeugende Lösung des Problems.

Es zeigte sich in der Folge, dass dieser Ansatz nicht nur für das Verständnis dieses einzelnen Problems wichtig ist, sondern weit darüber hinaus auch für die Analyse einer Vielzahl von Orientierungsvorgängen anderer Tiere und des Menschen, und zwar auch in Fällen, bei denen die Sinnesorgane die trigonometrischen Winkelfunktionen nicht direkt liefern.

Es ist lange bekannt, dass Tiere wie Menschen in völliger Dunkelheit und ohne äußere richtende Reize nicht dauerhaft einen geraden Kurs laufen können. Dennoch ist der momentane Kurs gere-

gelt, da das Tier nach einer erzwungenen Ablenkung den alten Kurs wieder aufnimmt, so z. B. bei Tausendfüßern. Die hierfür notwendige Information wird den vom Organismus selbst erzeugten Signalen entnommen, also z. B. den propriozeptiven Rückmeldungen über die Bewegungen des motorischen Apparats. Diese Art der Kursregelung nannte Mittelstaedt idiothetisch im Gegensatz zur allothetischen Orientierung nach Außenreizen, wie z. B. dem Sonnenazimuth. Die idiothetische Orientierung des Tausendfüßers impliziert einen segmentalen Speicher, der in komplizierter Weise bei der Ablenkung aufgeladen und danach wieder ausgelesen wird. Diese wie auch die spätere ausführliche Analyse des Heimfindevermögens von mongolischen Rennmäusen

erfolgte in Zusammenarbeit mit seiner zweiten Frau, Marie-Luise Mittelstaedt, geb. Burger.

Trichterspinnen können allein idiothetisch von jedem Ort ihres Netzes, zu dem sie auf beliebigem Weg gelangt sind, zum Eingang ihrer Wohnhöhle zurückfinden. Für diese von Görner ausführlich untersuchte Verhaltensweise konnte Mittelstaedt eine überzeugende Erklärung mit Hilfe der Elemente der Bikomponententheorie liefern.

Mittelstaedt griff schließlich eine Thematik auf, die schon zuvor durch Norbert Bischof und Hermann Schöne im gleichen Institut bearbeitet worden war. Es handelt sich um die Fähigkeit des Menschen, bei seitlichen Neigungen des Kopfes oder des ganzen Körpers noch recht gut zu wissen, wo oben und unten ist. Dies gilt auch, wenn er in Dunkelheit einen Leuchtstab vertikal einstellen will. Die erforderliche Kompensation der Körperneigung muss durch Meldungen von Schwererezeptoren erfolgen, für die in erster Linie das Labyrinth infrage kommt, und zwar vom Sacculus, wie Mittelstaedt und Mitarbeiter mit Hilfe der großen Zentrifuge im Laborgebäude feststellten (Abb. 2). Es ist bekannt, dass bei zunehmender seitlicher Körperneigung allerdings immer größere Abweichungen des Leuchtstabs von der Vertikalen auftreten (Aubert-Phänomen), und zwar in Richtung der Körperlängsachse. Die große Anzahl von eigenen experimentellen Daten und Daten aus der Literatur erklärt Mittelstaedt in einem (komplizierten) Wirkungsgefüge, in dem wiederum Elemente der Bikomponententheorie sowie der Schwerevektor, der visuelle Vektor (falls ein gegliedertes vi-



Abb. 2. Horst Mittelstaedt vor der großen Zentrifuge, Konstruktion durch Howard C. Howland (Cornell University), Reinhard Stroebel und Karl Fischer. Foto privates Bildarchiv

suelles Umfeld vorhanden ist) und ein „idiotroper Vektor“ verrechnet werden. Letzterer ist die Tendenz, die Leuchtlinie in Richtung der Körperlängsachse zu ziehen. Sie entspricht der idiothetischen Tendenz bei der Richtungsorientierung der Tausendfüßer oder der Trichterspinne.

Spannend war die Frage, ob dieses Wirkungsgefüge einen Beitrag zum Verständnis einer Illusion leistet, von der einige Astronauten im Weltraum berichten. Sie empfinden sich und den Raum dann als kopfunter. Tatsächlich lässt sich die Illusion zwanglos erklären, wenn der Schwerevektor Null ist und wenn man die physiologische Variabilität des Sacculus berücksichtigt.

Mittelstaedt hat für eine Fülle von Verhaltensweisen im Bereich der Orientierung den zugrundeliegenden Signalfluss, also das Wirkungsgefüge ermittelt oder zumindest eine überzeugende Hypothese entwickelt. Über diese Beispiele hinaus war er einer der führenden Köpfe in der Aufbruchzeit der 50iger Jahre und später. Von seinen vielen Auslandseinladungen seien nur einige erwähnt: Gastprofessor an der University of Chicago (E.H. Hess), ebenso an der University of Minnesota (G.C. Stephens) und als Research Associate an der Tufts University (K.D. Roeder), wo er 1956-58 forschte. Später, in seiner eigenen Abteilung, hatte er seinerseits viele auswärtige Kollegen

zu Gast. Seine experimentellen Untersuchungen wurden im Rahmen des Sonderforschungsbereichs 50, Kybernetik, gefördert. Als Präsident der Deutschen Gesellschaft für Kybernetik hatte er weitere Gestaltungsmöglichkeiten.

Von 1979 bis zu seiner Emeritierung am 30. September 2004 war Mittelstaedt Honorarprofessor des Lehrstuhls für Nachrichtentechnik der TU München und betreute dort Doktoranden.

In den Frühzeiten des Seewiesener Instituts fand jährlich das Leib-Seele-Kolloquium statt, zu dem Kollegen aus den Bereichen der Psychologie, Philosophie und Physik anreisten, um Probleme aus diesem Themenkreis zu diskutieren. Mittelstaedt war dabei ein engagierter, kenntnisreicher und konstruktiver Diskutant. Auch wenn es im Institutskolloquium um konkrete Fragen des engeren Wissenschaftsbereichs ging, argumentierte er leidenschaftlich. Er schätzte Diskussionspartner, die wie er selbst in der Lage waren, komplexe Sachverhalte zu durchschauen. Zeit spielte keine Rolle. Wenn die Fakten es hergaben, wurde so lange diskutiert, bis man zu einem Ergebnis kam.

Seine Publikationen zeichnen sich durch eine überaus klare Sprache sowie eine stringente Beweisführung aus. Es ist auch heute noch ein ästhetischer Genuss, eine Publikation von ihm zu lesen.

Prof. Dr. Gernot Wendler,
Heddinghovener Str. 41
50374 Erftstadt
wendler-erftstadt@t-online.de