

Anemomenotaktische Orientierung bei Tenebrioniden und Mistkäfern (*Insecta, Coleoptera*)

K. EDUARD LINSENMAIR

Zoologisches Institut der Universität Frankfurt a. M.

Eingegangen am 24. Mai 1969

Anemomenotactic Orientation in Tenebrionidae and Dung Beetles (Insecta, Coleoptera)

Summary. 1. The tenebrionid beetles *Pimelia grossa*, *P. tenuicornis*, *Tenebrio molitor*, the dung beetles *Geotrupes silvaticus* and *G. stercorarius* can, under specific conditions, use pure anemomenotactic orientation (Figs. 1—8). They prefer running-angles which have relatively narrow angular deviations, left and right, to the basic directions (Figs. 3, 4, 26).

2. The preferences for particular angle sizes do not constantly alter with respect to the times of day, temperature (between 18 and 28° C) or feeding conditions (Figs. 8—11).

3. The lowest wind velocities which will evoke menotactic orientation lie at about 0.15 m/sec (*Geotrupes*) and 0.4 m/sec (*Pimelia*). The upper limit for anemomenotactic orientation are velocities higher than those against which the animal can move.

4. Only stimulus direction, not strength is evaluated for menotaxis (Figs. 13—15).

5. The continuity of the air stream is not a hard and fast requirement for anemomenotactic orientation: beetles can also orient themselves to short puffs of wind (Figs. 17, 19, 21). During still air, between puffs, the beetles characteristically deviate from their adopted course (Fig. 18). However the more puffs and intervals the less the deviation becomes (Fig. 20).

6. The anemomenotactic orientation is not greatly disturbed in partly turbulent air (for example over rough ground)(Fig. 22).

7. The sense organ which allows the intact beetle to detect wind direction is situated in the pedicellus-flagellum joint. In *Geotrupes* the loss of the clubs does not have a detrimental effect on either choice of direction or angular preference, neither does it result in significantly larger standard deviations. 2 segments of the flagellum allow the beetle to anemomenotactically orientate to wind directions when the air stream is moving at, or above, 1 m/sec (Table 3).

8. 3 dung beetles were able to orient themselves to wind directions 4 weeks respectively 4 months after antennal amputation (Fig. 23, Table 1).

9. Beetles are able to transpose their running-angles intramodally (Figs. 28, 29). This ability is most obvious in experimentally naive animals whose locomotion is flight motivated. Of the four possible directions they choose the one nearest to that of their long axis after they have been placed on the substrate (Figs. 25, 26).

10. The existence and working direction of a course order, and the participation of both basic orientations in anemomenotaxis are proven (Fig. 32). The ability to provide a sustained course order size (that can never deviate over the 90° limit of the basic directions) with different signs (of the turning direction) and the possibility to reverse taxis explains the orientation physiology of the four intramodal transpositions.

11. A compensation mechanism is suggested as the basis for anemomenotaxis of beetles by the experimental evidence in this account. Two main objections against such a mechanism are debated in the discussion.

12. The possible biological significances of anemomenotaxis are discussed. It is proposed that this taxis has its most important significance in appetitive behavior of beetles that are in readiness for an olfactory sign-stimulus. It is proposed that anemomenotaxis can also fulfill the basic rôle of space orientation (for example, compass true alignment during flight).

Zusammenfassung. 1. Die Feistkäfer *Pimelia grossa*, *P. tenuicornis*, der Mehlkäfer *Tenebrio molitor*, die Mistkäfer *Geotrupes silvaticus* und *G. stercorarius* können sich unter entsprechenden Bedingungen rein anemomenotaktisch orientieren (Abb. 1—8). Sie bevorzugen Laufwinkel, die in relativ enge Winkelbereiche rechts und links der beiden Grundrichtungen führen (Abb. 3, 4, 26).

2. Die Bevorzugung bestimmter Winkelgrößen ändert sich bei *Geotrupes* nicht gesetzmäßig mit der Tageszeit, der Temperatur (im Bereich $18-28^\circ\text{C}$) oder dem Fütterungszustand (Abb. 8—11).

3. Die untere Grenze der Windstärke, die eine menotaktische Einstellung ermöglicht, liegt für die Mistkäfer bei etwa $0,15\text{ m/sec}$, für die Feistkäfer bei etwa $0,4\text{ m/sec}$. Die obere Grenze befindet sich bei Geschwindigkeiten, die den Käfern ein Vorwärtskommen unmöglich machen.

4. Bei der menotaktischen Einstellung wird nur die Reizrichtung nicht aber die Reizstärke bewertet (Abb. 13—15).

5. Die Kontinuität des Luftstroms ist keine Voraussetzung für die anemomenotaktische Orientierung: Die Käfer orientieren sich auch nach kurzen Windstößen (Abb. 17, 19, 21). Während der Windstille kommt es zu regelhaften Abweichungen von dem bei Wind eingehaltenen Kurs (Abb. 18). Das Ausmaß dieser Abweichungen wird nach häufigen Windunterbrechungen stark verringert (Abb. 20).

6. Gegen Turbulenzen des Luftstroms, wie sie über unebenem Untergrund entstehen, ist die Anemomenotaxis der Käfer nicht sehr anfällig (Abb. 22).

7. Die Sinnesorgane, die dem intakten Käfer die Windrichtungsbestimmung ermöglichen, sprechen auf Bewegungen im Pedicellus-Flagellumgelenk an. Ein Verlust der Endkolben hat beim Mistkäfer keinen Einfluß auf die Richtungs- und Winkelgrößenwahl, auch die Streuung wird nicht signifikant größer. 2 Flagellenglieder pro Antenne ermöglichen bei Windgeschwindigkeiten um oder über 1 m/sec noch eine anemomenotaktische Orientierung (Tabelle 3).

8. Bei 3 Mistkäfern, deren Fühler 4 Wochen bzw. 4 Monate vor dem Versuch entfernt worden waren, konnte wieder eine Orientierung nach der Windrichtung nachgewiesen werden (Abb. 23, Tabelle 1).

9. Die Käfer können Laufwinkel intramodal vierdeutig transponieren (z.B. Abb. 28, 29). Am deutlichsten tritt diese Fähigkeit bei Versuchsneulingen zutage, deren Läufe rein fluchtmotiviert sind: Sie wählen normalerweise denjenigen der 4 möglichen Laufwinkel, der der Aufsetzrichtung am nächsten liegt (vgl. Abb. 25, 26).

10. Die Existenz und die Wirkungsrichtung eines Drehkommandos, sowie die Beteiligung beider Grundorientierungen an der Anemomenotaxis werden nach-

gewiesen (Abb. 31). Die Fähigkeit, eine gleichbleibende Drehkommandogröße (die nie zu einer stärkeren Abweichung als 90° von einer Grundrichtung führen kann) mit verschiedenem Vorzeichen der Drehrichtung versehen zu können und die Möglichkeit zur Taxisumkehr (Abb. 32) erklären die orientierungsphysiologische Seite des vierdeutigen intramodalen Transponierens.

11. Versuchsergebnisse, die Aussagen über den physiologischen Mechanismus der Anemomenotaxis der Käfer zulassen, sprechen für einen Kompensationsmechanismus. Die gegen die Kompensationstheorie der Menotaxis (JANDER, 1957) vorgebrachten Argumente werden im Rahmen der bisherigen Resultate kurz diskutiert.

12. Die möglichen biologischen Bedeutungen der Anemomenotaxis werden besprochen. Es wird angenommen, daß sie beim Appetenzverhalten des nach geruchlichen Schlüsselreizen „suchenden“ Käfers ihre biologisch wichtigste Aufgabe erfüllt. Sie kann auch die basalen Aufgaben einer Raumorientierung übernehmen und so z. B. kompaßtreue Fluchtkurse steuern.

A. Einleitung

Untersuchungen über die Orientierung von Wüstenarthropoden erbrachten den Nachweis einer Anemomenotaxis bei Skorpionen (LINSENMAIR, 1968 und in Vorb.). Freilandexperimente und -beobachtungen zeigten, welche große Bedeutung dieser Orientierungsweise zukommt. Unter anderem ermöglicht sie den Skorpionen auch bei Fehlen optischer oder statischer richtender Reize eine Kompaßorientierung.

Hinweise auf eine menotaktische Windorientierung konnten auch bei in gleichen Biotopen lebenden Tenebrioniden gefunden werden. Eine nähere Untersuchung dieser Käfer schien u. a. aus den beiden folgenden Gründen lohnend: 1. Wüstentenebrioniden lassen sich im Freiland leicht beobachten, denn sie leben in gut überschaubaren Biotopen und sind flugunfähig. Es bestehen daher gute Aussichten, bei ihnen die noch unbekannt biologische Bedeutung der Anemomenotaxis im natürlichen Lebensraum aufklären zu können. 2. Skorpione und Käfer sind verwandtschaftlich sehr fern stehende Arthropodengruppen; Einblicke in das Funktionsgefüge ihrer Anemomenotaxis sind vergleichend interessant und könnten vielleicht Aufschlüsse über die Evolution von menotaktischen Orientierungsmechanismen geben.

Bevor man sich mit den angedeuteten Fragen beschäftigen kann, gilt es, einige grundlegende Kenntnisse über den anemomenotaktischen Orientierungsmechanismus der Käfer zu erarbeiten. Von diesem wußten wir bislang nicht viel mehr, als daß es ihn beim Mistkäfer *Geotrupes silvaticus* gibt (BIRUKOW, 1958). Über die basalen Probleme hinausgehende Fragen werden hier nur gestreift; ihre Diskussion bleibt späteren Mitteilungen vorbehalten.

Aus mehreren Gründen schien es angebracht, Mistkäfer — und Mehlkäfer, die sich nach ANKERMANN (zit. aus BIRUKOW, 1958) auch nach dem Wind orientieren sollen — vergleichend zu untersuchen.

B. Versuchstiere und Methodik

Gelegentliche Beobachtungen und Experimente wurden an einer großen Zahl von Tenebrionidenarten in den verschiedensten Biotopen der zentralen und nördlichen Sahara sowie ihren mediterranen Randgebieten durchgeführt. Für die hier ausgewerteten Laborversuche standen nur die beiden sehr häufigen, in ihrer Ökologie und Lebensweise recht ähnlichen Arten *Pimelia tenuicornis* SOLIER (var. *tripolitana*) und *Pimelia grossa* FABRICIUS in genügender Anzahl (je etwa 100 Individuen) zur Verfügung. Die erste Art wurde im libysch-tunesischen Grenzgebiet, die zweite z. T. südlich Tripoli (Libyen) und in Tunesien (im Mai 1968) gesammelt. Beide Arten sind omnivor und lassen sich ohne Schwierigkeiten halten. Da sich bei den Orientierungsversuchen keinerlei artspezifische Differenzen ergaben, werden die an den beiden Arten gewonnenen Versuchsergebnisse nicht getrennt dargestellt.

Die Mistkäfer (*Geotrupes silvaticus* PANZ.) stammen aus dem Frankfurter Stadtwald, einige auch aus dem Südschwarzwald. Sie wurden vornehmlich an in Fäulnis übergegangenen Pilzen und an Pferdeäpfeln zwischen August und November 1968 gefunden. Auch einige *Geotrupes stercorarius* aus der Umgebung Frankfurts wurden in einzelnen Versuchen verwendet. Artspezifische Unterschiede waren nicht erkennbar. Die Mistkäfer lassen sich ebenfalls sehr leicht halten und man kann — wenn man sie warm genug hält — den ganzen Winter über mit ihnen experimentieren (vgl. BRUKOW, 1954). Die Mehlkäfer entstammen einer Zucht des Zoologischen Instituts.

Die Laborversuche wurden in einem Achteck (Durchmesser 3 m) (vgl. JANDER und VOSS, 1963) durchgeführt, das sowohl Tageslicht als auch Zugwind abschirmt. Als Lauffläche diente eine waagrecht gelagerte Preßspanplatte mit aufgezeichneter Gradeinteilung. Den laminaren, horizontalen Wind erzeugten Walzenventilatoren (Astron Super Heizlüfter). Die Windstärke wurde durch Zwischenschaltung von Widerständen und Entfernungsverstellung der Ventilatoren verändert.

Bei allen Versuchen prüfte ich durch wechselweises Umschalten von mindestens zwei — in verschiedenen Winkeln zueinander stehenden — Ventilatoren, ob sich die Versuchstiere (= VT) auch tatsächlich nach dem Wind orientierten. Die Käfer werden nach jedem Lauf vom Arenarand abgenommen — *Pimelia* und *Geotrupes* werden dabei von hinten an den Elytren angefaßt, *Tenebrio* läuft mit leichter Nachhilfe auf ein kleines Stückchen Karton — und wieder in der Arenamitte aufgesetzt, und zwar, wenn nicht ausdrücklich anders betont, mit dem Kopf in eine Richtung, die von der Aufsetzrichtung beim vorigen Lauf um 90 oder 180° abweicht; d. h. das VT wird entweder nach 0, 90, 180 oder 270° aufgesetzt. Die Art der Änderung der Aufsetzrichtung — regelmäßig mit oder gegen den Uhrzeigersinn oder regellos — übte keinen erkennbaren Einfluß auf die Verteilung der Laufrichtungen aus. Beim Überschreiten des Zielkreises ($r = 45$ cm) wird die in Winkelgraden des Vollkreises gemessene Laufrichtung abgelesen. Startet das VT nicht genau in der Arenamitte zum orientierten Lauf, wird die dadurch bedingte Parallelverschiebung berücksichtigt und vom abgelesenen Wert abgezogen. Die Meßwerte werden Klassen von 5°, in einigen Fällen auch solchen von 10° zugeordnet.

Um bei den reinen Windversuchen jede Möglichkeit einer Lichtorientierung auszuschalten, wurden die Versuche bei Rotlicht (Osram 4563, kürzeste Wellenlänge > 610 nm — zentral über der Lauffläche angebracht) durchgeführt. Da einige VT trotz der langen Wellenlänge noch sehr deutlich auf die Lampe reagierten, wurden sie zusätzlich mit einer Mischung aus Ruß und farblosem Nagellack, Ruß und Schellack oder schwarzem Nitrolack geblendet. Bei den Mistkäfern genügte es, die obere Hälfte der geteilten Augen zu lackieren, um richtende Effekte des Rotlichts auszuschalten. (Aufgrund der entfernungsbedingten Parallaxen-

verschiebung können die Käfer, sobald sie aus dem mittleren Bereich der Arena herauslaufen, einen Winkel zum Rotlicht — trotz seiner zentralen Aufhängung — einschlagen.) Manche Mistkäfer reagieren auch nach Blendung der oberen Augenhälfte noch auf Beschatten oder Löschen des Rotlichts, dabei handelt es sich aber um „Schattenreflexe“ (vgl. z. B. BUDDENBROCK, 1931) und nicht um gerichtete Orientierungsreaktionen.

Wenn immer möglich, wurde bei Operationen, Lackierungen etc. eine Betäubung der Käfer vermieden, da sich vor allem die Mistkäfer auch von kurzen CO₂-Narkosen nur schwer erholen. Bei Äthernarkosen zeigten sich oft nach Tagen noch deutliche Nachwirkungen. Am besten ertrugen die Käfer Unterkühlungen.

Bei den Windmessungen wurde ein thermisches Anemometer der Fa. Wilh. Lambrecht KG, Göttingen, verwendet. Weitere Angaben zur Versuchsmethodik werden bei den jeweiligen Kapiteln gemacht.

Zur Statistik: Verteilungen mit einer Variationsbreite über 90° wurden, falls sie nicht zwei- oder mehrgipflig sind, mit Methoden der Kreisstatistik behandelt (MARKL, 1964, 1966a; BATSCHULET, 1965), darunterliegende wurden mit den üblichen Methoden (*t*-Test, *F*-Test, χ^2 -Homogenitätstest usw.) linear berechnet. Zur Sicherung von Korrelationen diente der 4-Felder χ^2 -Test, da die Verteilungen stark von Normalverteilungen abweichen können.

Wenn im Text von signifikant die Rede ist, dann liegt eine Fehlerwahrscheinlichkeit von $p \leq 0,01$ vor; als hochsignifikant werden *p*-Werte bezeichnet, die $< 0,001$ sind.

Zur Terminologie: Einige häufig gebrauchte Begriffe, die im Text nicht ausdrücklich definiert werden, sollen hier kurz erläutert werden:

Spontan. Dieser Begriff wird hier lediglich als Gegensatz zu *experimentell dressiert* verwendet.

Laufrichtung. Sie ist eine eindeutige Richtungsgröße, die aus praktischen Gründen in Grad des Vollkreises angegeben wird.

Vorzugsrichtung. Sie ist die mittlere — über einen längeren Zeitraum gleichbleibende — Laufrichtungstendenz eines VT oder einer Gruppe von VT.

Orientierungsgenauigkeit. Sie umfaßt zwei miteinander korrelierte Parameter — einmal die Streuung der Läufe um die Vorzugsrichtung, zum anderen die Genauigkeit der Laufrichtungskorrekturen nach Windrichtungswechsel.

Laufserie. Mehr als 10 einanderfolgende Läufe desselben VT unter identischen Bedingungen vom Mittelpunkt zum Rand der Arena.

Positive oder *negative Grundorientierung*. = positive oder negative Taxis = Lauf genau gegen bzw. genau mit dem Wind.

(Lauf-)Winkelgröße. Sie gibt den Winkel zwischen Körperlängsachse und der nächstliegenden positiven oder negativen Grundrichtung an; sie ist also richtungsmäßig eine vierdeutige Größe.

Quadrant. Der Vollkreis wird in 4 Quadranten eingeteilt, deren Lage von der Windrichtung bestimmt wird. Sie werden im Uhrzeigersinn numeriert von 0° — der positiven Grundrichtung — ausgehend. Wie aus folgenden Ausführungen klar hervorgehen wird, handelt es sich hierbei nicht um eine willkürliche Kreiseinteilung meinerseits.

Vorzeichen. Dieser Begriff wird einmal in Verbindung mit der Grundorientierung verwendet (pos. oder neg. Grundorientierung s. o.), zum anderen im Zusammenhang mit drehtendenz- oder drehkommandobedingten Wendebewegungen, die entweder nach rechts (= + = im Uhrzeigersinn) oder nach links (= - = entgegen dem Uhrzeigersinn) führen.

Versuchsneuling. Ein Käfer, der zum erstenmal in einem Experiment verwendet wird.

C. Versuche zur Anemomenotaxis

I. Spontane Orientierung

1. Pimelia

Läuft ein Feistkäfer ohne jede optische Orientierungsmöglichkeit auf der horizontalen Arena, dann unterscheidet sich die resultierende Laufrichtungsverteilung nicht signifikant von einer Zufallsverteilung (als Beispiel Abb. 1).

Sobald ein horizontaler Luftstrom, dessen Stärke eine untere und obere kritische Grenze nicht überschreitet, über die Lauffläche streicht, hält das VT nach ca. 5—20 Läufen regelmäßig eine Vorzugsrichtung ein. Der eindeutige Nachweis, daß sich der Käfer dabei nach der Luftströmung orientiert, läßt sich durch alternatives Umschalten zweier verschieden ausgerichteter Walzenventilatoren erbringen: Änderungen der Windrichtung werden mit Laufrichtungskorrekturen beantwortet (als Beispiel Abb. 2), womit bewiesen ist, daß sich die beiden untersuchten Feistkäferarten *allein nach horizontalen Luftströmungen zu orientieren vermögen*.

Abb. 3 gibt die Richtungsverteilung von 769 Läufen 10 sich spontan nach der Luftströmung orientierender Feistkäfer wieder. Wie das Versuchsergebnis zeigt, können sämtliche möglichen Einstellungen zur Windrichtung gewählt werden, wobei die windzugewandte Kreishälfte signifikant bevorzugt wird (500 der 769 Läufe). Richtungen direkt auf den Wind zu oder vom Wind weg (= Grundrichtungen) wählen die VT hochsignifikant seltener als Einstellungen, bei denen die Körperlängsachse mit der Windrichtung einen Winkel bildet. Dieses Ergebnis wird sich im folgenden dauernd bestätigen: *Bei der Orientierung der untersuchten Käfer nach horizontalen Windströmungen, die keine biologisch bedeutsamen Düfte enthalten, handelt es sich im Regelfall um eine Anemomenotaxis*.

2. Tenebrio

Der hochsignifikante Unterschied zwischen der spontanen Laufrichtungsverteilung von *Pimelia* (Abb. 3) und der Verteilung von 643 Läufen von 13 Mehlkäfern (Abb. 4), die unter identischen Versuchsbedingungen liefen, fällt sofort ins Auge. Vergleichbar ist die signifikante Bevorzugung der windzugewandten Kreishälfte (359 Läufe gegenüber 284) und die hochsignifikante Bevorzugung von Winklereinstellungen zum Wind. Deutlich verschieden von der *Pimelia*-Spontanverteilung ist die *Konzentration der Laufrichtungen um 4 Vorzugsrichtungen*, die ungefähr symmetrisch rechts und links der Grundrichtungen liegen.

3. Geotrupes

In Abb. 5 sind die Richtungen aufgetragen, die 13 Mistkäfer bei 655 Läufen wählten. Ebenso eindeutig wie *Pimelia* und *Tenebrio* bevor-

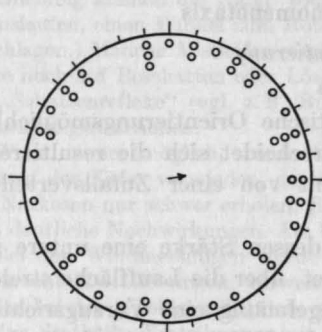


Abb. 1

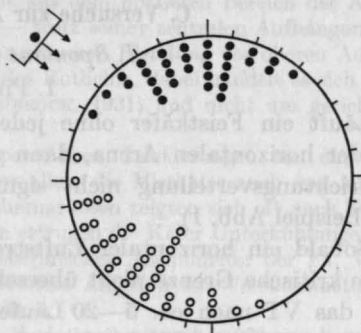


Abb. 2

Abb. 1. Verteilung der Laufrichtungen eines geblendeten Feistkäfers, der auf der waagrechten Arena bei Windstille läuft. Zumindest während der ersten 100—120 Läufe (Versuche mit einer größeren Zahl von Einzelläufen wurden unter diesen Bedingungen nicht durchgeführt) unterscheidet sich bei keinem der insgesamt fünf untersuchten Feistkäfer die so entstandene Laufrichtungsverteilung von einer Zufallsverteilung. (Im abgebildeten Fall $a = 0,13$; der Pfeil im Kreisinneren zeigt in die Richtung des mittleren Vektors.) In diesem und allen folgenden Kreisdiagrammen — ohne besondere Angabe — entspricht ein Zeichen 2 Läufen. In sämtlichen Abbildungen werden die Laufrichtungen 10° -Klassen zugeordnet

Abb. 2. Reaktion desselben Feistkäfers wie in Abb. 1 auf horizontale Luftströmungen wechselnder Richtung unter sonst identischen Versuchsbedingungen. Nach jeweils 3—5 Läufen wird die Windrichtung — durch Pfeile außerhalb des Kreises angegeben — durch alternatives Umschalten der beiden Walzenventilatoren um 130° geändert. (Kreis oder Punkt = Laufrichtungen, die nach Einschalten des in der Abbildung entsprechend gekennzeichneten Ventilators gewählt werden.)

zugt auch *Geotrupes* menotaktische Einstellungen und auch bei ihm führen die meisten Laufkurse in den windzugewandten Teil der Arena. Wie bei *Pimelia* fällt bei den Mistkäfern wieder die starke Konzentration der Laufrichtungen in 4 symmetrisch zu den Grundrichtungen liegenden Winkelbereichen auf.

4. Vergleich der spontanen Anemomenotaxis bei den untersuchten Käferarten

Beim Vergleich der Abb. 3 mit den Abb. 4 und 5 stellt sich die Frage, ob sich hier speziesspezifische Unterschiede im anemomenotaktischen Orientierungsverhalten zwischen *Pimelia* einerseits und *Geotrupes* und *Tenebrio* andererseits manifestieren.

Abb. 6 zeigt die typische Laufrichtungsverteilung eines einzelnen Feistkäfers, der sich zum erstenmal unter den Versuchsbedingungen

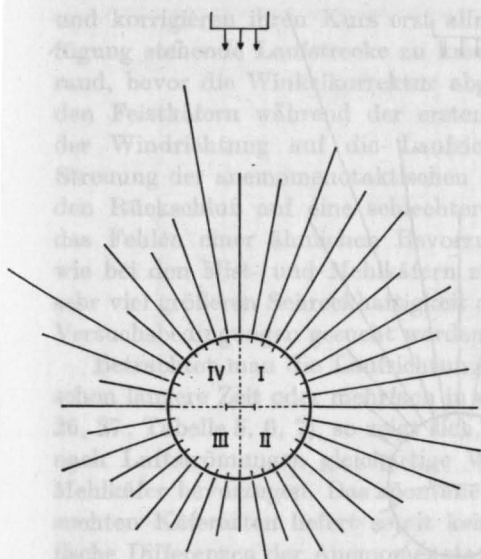


Abb. 3

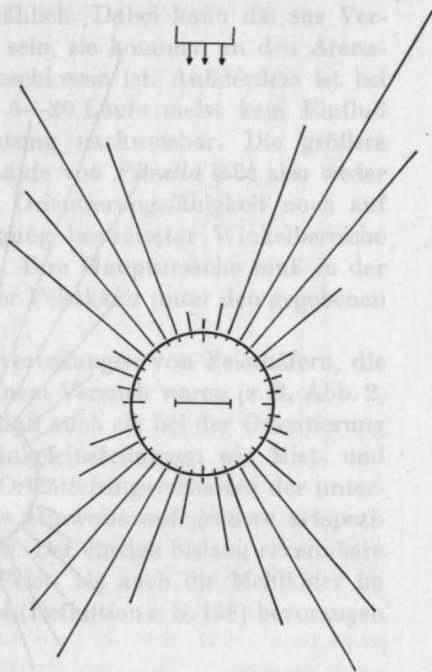


Abb. 4

Abb. 3. Spontane Laufrichtungsverteilung von 10 anemomenotaktisch orientierten Feistkäfern ($n = 769$ Einzelläufe; 10 Läufe entsprechen der Maßstablänge im Kreisinneren)

Abb. 4. Laufrichtungsverteilung von 13 Mehlkäfern, die sich spontan nach einer horizontalen Windströmung orientierten ($n = 643$ Läufe)

nach dem Wind orientierte. In Abb. 7 ist das ebenfalls typische Ergebnis des identischen Versuchs mit einem Mistkäfer wiedergegeben. Sofort fällt die viel geringere Streuung der Läufe um die Vorzugsrichtung beim Mistkäfer auf. Da hier, wie aus späteren Ausführungen klar hervorgehen wird (S. 186ff.), keine Kreisnormalverteilungen vorliegen, können beim statistischen Streuungsvergleich nur die Verteilungen in den jeweils bevorzugten Quadranten miteinander verglichen werden: Auch dann streuen die Läufe des Mistkäfers signifikant weniger um die Vorzugsrichtung als die des Feistkäfers. Ein Vergleich des Verhaltens läßt dieses Ergebnis erwarten: Während sich die Mistkäfer regelmäßig schon beim ersten oder zweiten Lauf nach dem Wind richten und sich durch das Anfassen nach sehr kurzer Zeit nicht mehr erkennbar stören lassen, stürzen die meisten Feistkäfer auch nach zahlreichen (> 50) Einzelläufen sofort nach dem Loslassen ungefähr in Aufsetzrichtung

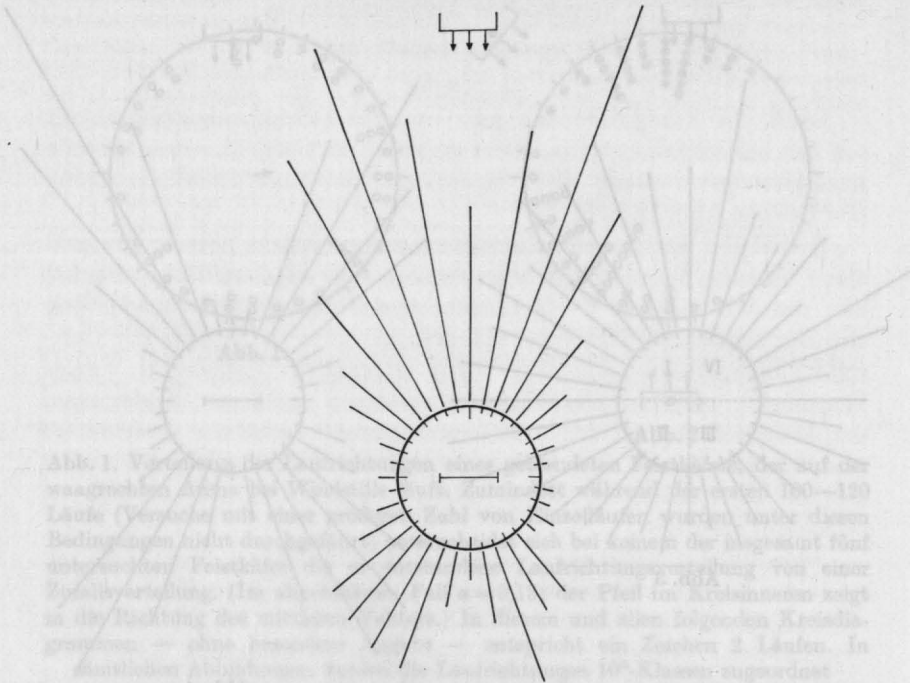


Abb. 5. Spontane Laufrichtungsverteilung von 13 Mistkäfern im horizontalen Luftstrom ($n = 655$ Läufe)

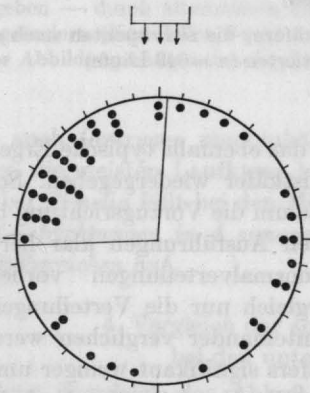


Abb. 6

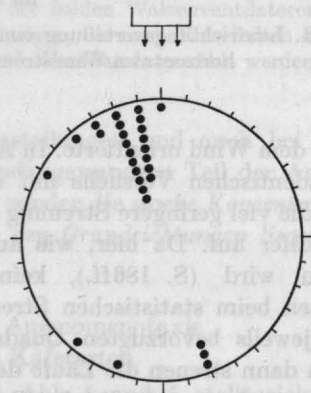


Abb. 7

Abb. 6. Typische Laufrichtungsverteilung eines Feistkäfers, der sich zum erstenmal unter den Versuchsbedingungen anemomenotaktisch orientierte

Abb. 7. Ebenfalls typische Laufrichtungsverteilung eines Mistkäfers, der — wie der Feistkäfer in Abb. 6 — noch nie zuvor Gelegenheit hatte, sich unter den Versuchsbedingungen anemomenotaktisch zu orientieren

und korrigieren ihren Kurs erst allmählich. Dabei kann die zur Verfügung stehende Laufstrecke zu kurz sein, sie kommen an den Arenarand, bevor die Winkelkorrektur abgeschlossen ist. Außerdem ist bei den Feistkäfern während der ersten 5—20 Läufe meist kein Einfluß der Windrichtung auf die Laufrichtung nachweisbar. Die größere Streuung der anemomenotaktischen Läufe von *Pimelia* läßt also weder den Rückschluß auf eine schlechtere Orientierungsfähigkeit noch auf das Fehlen einer ähnlichen Bevorzugung bestimmter Winkelbereiche wie bei den Mist- und Mehlkäfern zu. Ihre Hauptursache muß in der sehr viel größeren Schreckhaftigkeit der Feistkäfer unter den gegebenen Versuchsbedingungen gesucht werden.

Betrachtet man die Laufrichtungsverteilungen von Feistkäfern, die schon längere Zeit oder mehrfach in einem Versuch waren (z. B. Abb. 2, 26, 27; Tabelle 5, 6, 7), so zeigt sich, daß auch sie bei der Orientierung nach Luftströmungen gleichartige Winkeleinstellungen wie Mist- und Mehlkäfer bevorzugen. Das spontane Orientierungsverhalten der untersuchten Käferarten liefert somit keine Hinweise auf größere artspezifische Differenzen der Anemomenotaxis. Der einzige bislang erkennbare Unterschied ist der, daß sowohl die Feist- als auch die Mehlkäfer im Durchschnitt etwas größere Laufwinkel (Definition s. S. 158) bevorzugen als die Mistkäfer.

5. Die spontane Wahl der Laufwinkelgröße bei *Geotrupes*

Der erstmalige Nachweis einer Anemomenotaxis gelang BIRUKOW (1958) bei *Geotrupes silvaticus*. Er widerlegte damit die Feststellungen DANZERS (1956), der den Mistkäfern nur eine Anemotropotaxis, und diese ausschließlich im duftenden Luftstrom, zuspricht. [WARNKE (1931) beobachtete positiv und negativ anemotaktische Läufe in duftlosen Windströmungen, erwähnt aber nichts von menotaktischen Einstellungen].

BIRUKOW fand bei den von ihm untersuchten Käfern eine ausgeprägte Neigung, positiv, negativ und transversalanemotaktisch zu laufen. Diese Befunde stehen in auffallendem Gegensatz zu meinen Ergebnissen: 90° , 270° und die negativ anemotaktische Grundrichtung wurden bei der spontanen Laufrichtungswahl deutlich gemieden (vgl. Abb. 5). Die positive Grundrichtung wurde nur unter bestimmten Bedingungen (s. S. 173) häufig als Vorzugsrichtung gewählt. Es stellen sich die Fragen, ob gleiche Versuchs- und vielleicht zufällig gleiche Stimmungsbedingungen in meinen Versuchen für die Bevorzugung der genannten Winkelgrößenbereiche rechts und links der beiden Grundrichtungen verantwortlich sind und, ob die Käfer bei veränderten Bedingungen transversal- und negativ anemotaktische Einstellungen

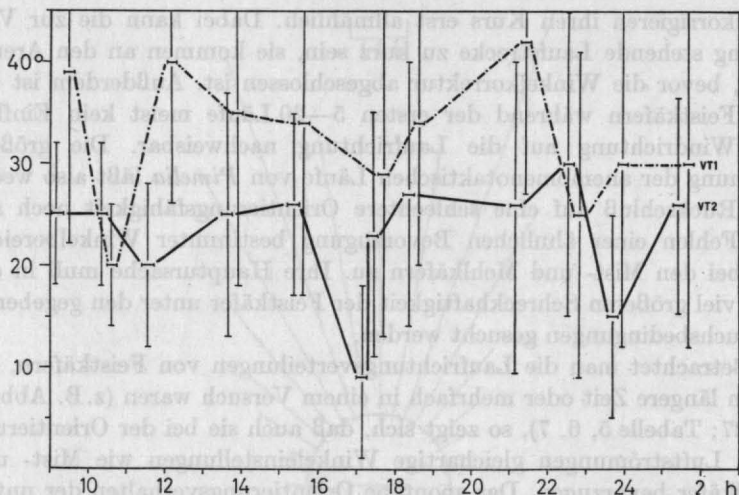


Abb. 8. Mittlere Größe der Laufwinkel (s. S. 158) und mittlere Streuung der Einzelläufe bei 2 Mistkäfern zu verschiedenen Stunden eines Tages unter sonst unveränderten Bedingungen. (Jeder Mittelwert wurde aus 30—70 Einzelläufen errechnet)

bevorzugen. Um diese Fragen zu beantworten, wurden folgende Faktoren variiert: 1. Tageszeit, 2. Temperatur (18° C gegenüber 28—30° C) und 3. der Fütterungszustand der VT.

Bei diesen Versuchen wird nur auf die Abweichung von der positiven Grundrichtung — alle VT liefen in die windzugewandte Kreishälfte — geachtet, nicht auf die Seitenabweichung gegenüber dem richtenden Reiz.

Die Abb. 8—11 zeigen, daß bei wechselnden Bedingungen entweder keine statistisch signifikanten Differenzen der mittleren Winkelgrößen auftreten oder aber diese Änderungen keine erkennbare Abhängigkeit vom veränderten Faktor aufweisen. Die im Laufe eines Tages gewählten Vorzugswinkelgrößen verändern sich nicht gesetzmäßig (vgl. Abb. 8, die Vorzugsrichtungen dieser beiden VT schwankten besonders stark, bei anderen hier nicht aufgeführten Käfern betragen die maximalen Differenzen der Winkelgrößen im Lauf von 12—18 Std oft weniger als 10°). Innerhalb 1/2 Std kann die mittlere Winkelgröße um 10—20° (vgl. Abb. 8, VT 1: 17.00—17.30 Uhr) vergrößert oder verkleinert werden, um dann wieder über viele Stunden annähernd gleich groß zu bleiben. Die Mittelwertsdifferenzen der bevorzugten Laufwinkelgrößen zur selben Stunde an verschiedenen Tagen sind nicht kleiner, als die zu verschiedenen Stunden am gleichen Tag (vgl. Abb. 9: der niedrigste und der höchste Wert stammen vom 15. 11., 12.30—13.00 Uhr bzw. vom 5. 12., 13.00—13.30 Uhr) was ebenfalls gegen eine tagesperiodische Abhängigkeit der Winkelgrößenwahl spricht.

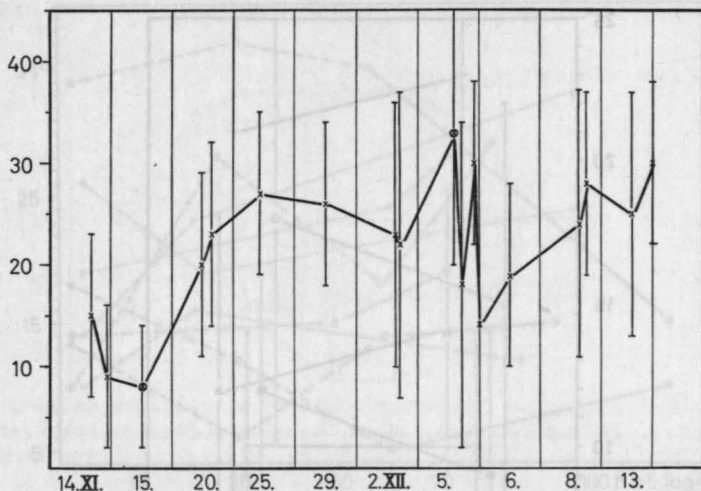


Abb. 9. Mittlere Größe und mittlere Streuung der Laufwinkel eines einzelnen Mistkäfers, der an 10 Tagen im Laufe eines Monats immer wieder unter denselben Bedingungen lief. Die meisten Versuche wurden jeweils am frühen Nachmittag durchgeführt. Es handelt sich um das VT 1 aus der Abb. 8. (Die den Mittelwerten zugrunde liegenden Verteilungen bestehen aus 25—55 Einzelläufen)

Eine tageszeitliche Bevorzugung von Rechts- oder Linkskursen, wie sie GEISLER (1961) bei der Photomenotaxis von *Geotrupes silvaticus* feststellte, war bei den — in einem natürlichen Tag-Nachtwechsel gehaltenen — Mistkäfern nicht feststellbar. Viele VT bleiben über viele Stunden, manchmal auch Tage, ihrer einmal gewählten Seitenbeziehung zum richtenden Reiz treu, um sie dann plötzlich während einer Laufserie ohne jeden erkennbaren Grund u. U. mehrfach zu wechseln.

Ebensowenig wie mit der Tageszeit ist die mittlere Winkelgröße im geprüften Bereich mit der Temperatur korreliert (Abb. 10). Die nur schwach gesicherte Differenz der Mittelwerte bei einem VT dürfte kaum etwas mit der veränderten Temperatur zu tun haben. Wie Abb. 8 zeigt, können in kürzerer Zeit größere Differenzen auftreten, ohne daß sich die Temperatur verändert hat. Auch der Hungerzustand beeinflusst im untersuchten Zeitraum die Wahl der Winkelgröße nicht erkennbar (Abb. 11).

Die Versuchsergebnisse zeigen, daß die Mistkäfer auch unter den bisher veränderten Bedingungen an ihren Vorzugswinkelgrößen festhalten. Bei keinem der hier und später untersuchten 150 Mistkäfer konnte jemals die Bevorzugung einer transversalanemotaktischen Einstellung beobachtet werden. Die Frage nach den Ursachen der gegensätzlichen Winkelbevorzugungen der Mistkäfer in den Versuchen BIRUKOWS muß noch offen bleiben.

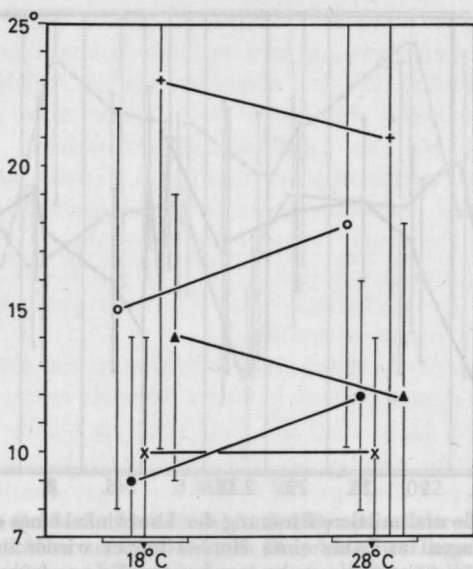


Abb. 10. Mittlere Größe und mittlere Streuung der Laufwinkel bei 5 Mistkäfern, die einmal bei 18° C und dann 3 Std später bei 28—30° C Lufttemperatur liefen. (Vor jedem Versuch befanden sich die Käfer 1/2 Std im Versuchsraum mit der entsprechenden Temperatur. Jeder Meßpunkt ist der Mittelwert von $n=24$ bis 43 Einzelwerten.) Signifikant ($p < 0,02$) unterscheiden sich nur die beiden — durch Punkte dargestellten — Mittelwerte eines VT (s. Text)

Die Tatsache, daß VT einer Art, die von verschiedenen Orten stammen und zu verschiedenen Zeiten gesammelt wurden, unabhängig von der Tageszeit, der Temperatur (in den geprüften Grenzen) und dem Fütterungszustand ähnliche Winkelgrößen wählen, spricht dafür, daß diese Präferenz *angeboren* ist. Einen endgültigen Beweis werden natürlich erst Versuche mit erfahrungslosen Käfern erbringen können. Die in den Versuchen verwendeten Mehlkäfer hatten *nie zuvor* Gelegenheit gehabt, sich anemotaktisch zu orientieren, trotzdem wählten *Neulinge spontan gleiche Vorzugswinkel* wie VT, die schon mehrfach unter den Versuchsbedingungen gelaufen sind. *Dies muß als ein sehr starkes Argument für eine angeborene Bevorzugung bestimmter Winkelgrößen* gelten.

II. Die Reizparameter

Die bisher geschilderten Versuche fanden bei gleichen Windverhältnissen statt. In den folgenden Kapiteln soll untersucht werden, ob und welche Reizparameteränderungen die Anemomenotaxis beeinflussen.

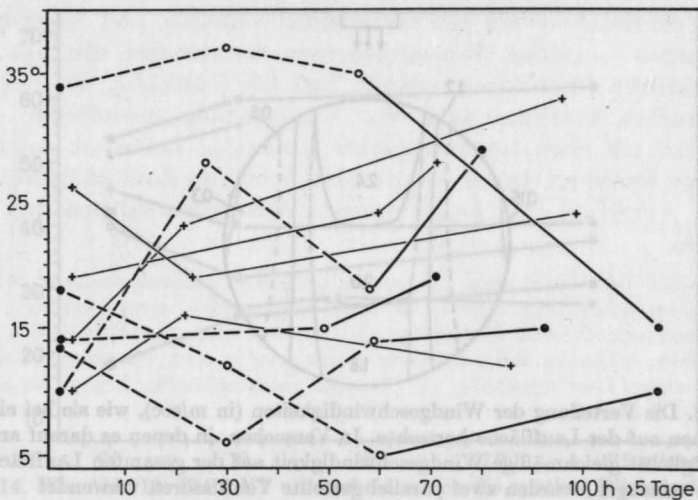


Abb. 11. Bevorzugte mittlere Winkelgrößen von 5 Mistkäfern, die zunächst in sattem Zustand liefen (Punkte links in der Zeichnung), dann nach verschiedenen langen Hungerzeiten (durchbrochene, dicke Verbindungslinien; Meßpunkte durch Kreise dargestellt) und dann wieder, nachdem ihnen eine zeitlang (die durchgezogene dicke Linie gibt den Zeitraum an) beliebig viel Nahrung zur Verfügung stand. Die mit Kreuzen dargestellten Mittelwerte stammen von sattem Kontrollieren. Da sich weder die mittlere Größe, noch die Streuung der Einzelläufe bei den Mistkäfern gesetzmäßig mit dem Fütterungszustand ändern, kann auf die Wiedergabe des statistischen Mittelwerts- und Streuungsvergleichs verzichtet werden. (Pro Meßpunkt wurden 25—71 Einzelläufe ausgewertet)

1. Die Windstärke

Beim Dickschwanzskorpion *Androctonus* konnte im Bereich von 0,05—5 m/sec kein Einfluß der Windgeschwindigkeit auf die Größe der Menotaxiswinkel festgestellt werden (LINSENMAIR, 1968). Der Skorpion bewertet bei seiner menotaktischen Einstellung also nur die Reizrichtung und nicht die Reizstärke. Wir haben es, wenn man die für die Photo- und Geotaxis von JANDER (1963) aufgestellte Terminologie auf die Anemomenotaxis überträgt, mit einer *Metataxis* zu tun.

Abb. 12 gibt die Windgeschwindigkeitsverteilung wieder, die bei einem Teil der Vorversuche auf der Lauffläche herrschte. Da die VT trotz der sehr unterschiedlichen Windgeschwindigkeiten normalerweise geradlinig liefen, mußte eine prinzipiell gleiche Unabhängigkeit der Menotaxiswinkel von der Reizstärke erwartet werden. Wie die in Abb. 13 und 14 für die Mist- bzw. Feistkäfer zusammengefaßten Ergebnisse zeigen, bestätigt sich diese Erwartung. Auch die *Anemomenotaxis* der untersuchten Käfer ist eine *Metataxis*.

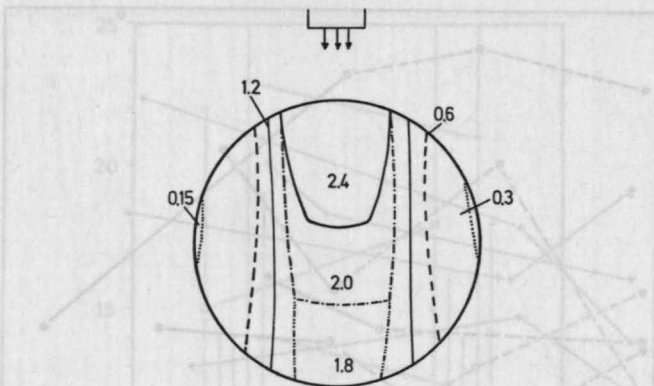


Abb. 12. Die Verteilung der Windgeschwindigkeiten (in m/sec), wie sie bei einigen Versuchen auf der Lauffläche herrschte. In Versuchen, in denen es darauf ankam, eine möglichst gleichmäßige Windgeschwindigkeit auf der gesamten Lauffläche zu erzeugen, wurden zwei parallel gestellte Ventilatoren verwendet

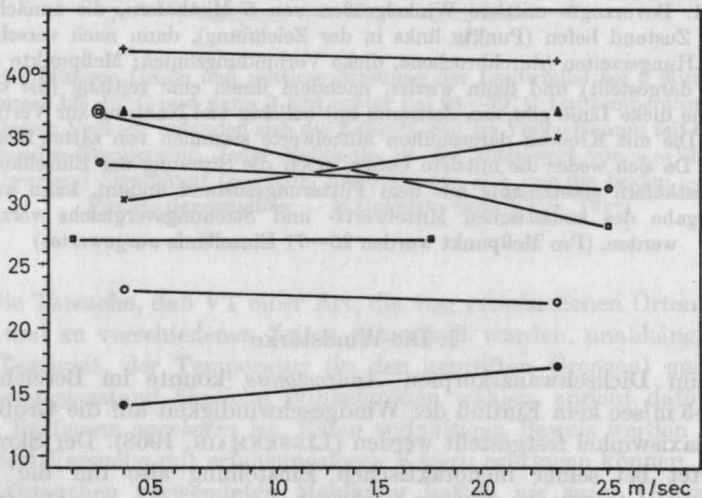


Abb. 13. *Geotrupes*: Mittlere Laufwinkelgrößen bei unterschiedlichen Windgeschwindigkeiten. Die untersuchten Windgeschwindigkeiten wurden bei jeder Laufserie eines einzelnen Käfers mehrfach alternativ geändert. Mittelwert und Streuung der Laufwinkelgröße bei niedriger Windgeschwindigkeit unterscheiden sich nur bei einem VT (Viereck in Kreis eingeschlossen) von den entsprechenden Größen bei höherer Strömungsgeschwindigkeit. (Jeder Mittelwert wurde aus 31–124 Einzelläufen errechnet)

Bei 3 VT (1 Mistkäfer und 2 Feistkäfer) unterscheiden sich die Mittelwerte bei niedriger Geschwindigkeit signifikant von dem oder denen bei höherer Windgeschwindigkeit. Bei näherer Überprüfung dieser Verteilungen findet man aber kein gesetzmäßiges Größer- oder Kleinerwerden der Menotaxiswinkel, sondern es

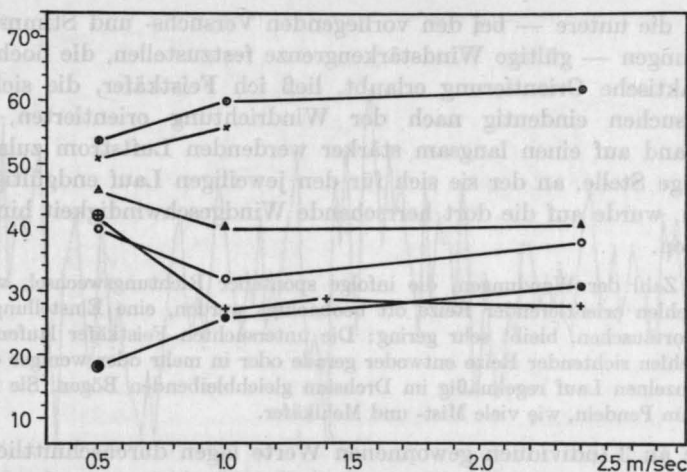


Abb. 14. Wie Abb. 13. Bei 2 VT unterscheiden sich die mittlere Winkelgröße und die mittlere Streuung (Kreuz und Punkt in Kreis) bei niedriger von den Werten bei größerer Windgeschwindigkeit. (13—72 Einzelwerte dienten der Berechnung des Mittelwertes)

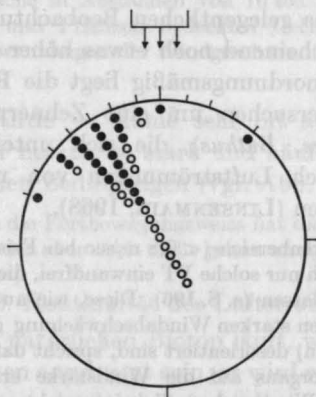


Abb. 15. Beispiel der Laufrichtungsverteilungen eines Mistkäfers, der bei stark unterschiedlichen Windgeschwindigkeiten lief. (Punkt = 2,4 m/sec, Kreis = 0,3 m/sec)

nimmt lediglich die Zahl der offensichtlich nicht anemotaktisch orientierten Läufe zu: In allen Fällen einer Mittelwertsabweichung bei niedriger Strömungsgeschwindigkeit ist die Streuung signifikant größer als bei den Verteilungen desselben VT bei höherer Windgeschwindigkeit. Zur Mittelwertsverschiebung kommt es dadurch, daß die Käfer bei bestimmten Aufsetzrichtungen den Wind anscheinend häufiger nicht bemerken und dann ungefähr in Aufsetzrichtung weiterlaufen.

Die Abb. 15 gibt ein Beispiel dafür, bis zu welchem Grad die Laufrichtungsverteilungen bei stark unterschiedlichen Windgeschwindigkeiten beim selben VT gleich bleiben können.

Um die untere — bei den vorliegenden Versuchs- und Stimmungsbedingungen — gültige Windstärkengrenze festzustellen, die noch eine menotaktische Orientierung erlaubt, ließ ich Feistkäfer, die sich bei Vorversuchen eindeutig nach der Windrichtung orientierten, vom Arenarand auf einen langsam stärker werdenden Luftstrom zulaufen. Diejenige Stelle, an der sie sich für den jeweiligen Lauf endgültig einstellten, wurde auf die dort herrschende Windgeschwindigkeit hin ausgemessen.

Die Zahl der Wendungen, die infolge spontaner Richtungswechsel, wie sie beim Fehlen orientierender Reize oft beobachtet werden, eine Einstellung zum Wind vortäuschen, bleibt sehr gering: Die untersuchten Feistkäfer laufen auch beim Fehlen richtender Reize entweder gerade oder in mehr oder weniger engen, beim einzelnen Lauf regelmäßig im Drehsinn gleichbleibenden Bögen. Sie neigen nicht zum Pendeln, wie viele Mist- und Mehlkäfer.

Die an 3 Individuen gewonnenen Werte lagen durchschnittlich bei $0,36 \pm 0,14$ m/sec ($n = 158$ Messungen). Bei Mistkäfern wurden orientierte menotaktische Läufe regelmäßig noch bei Windgeschwindigkeiten bis herab zu etwa 0,15 m/sec beobachtet. Der Windstärkenbereich, in dem sich die Mehlkäfer menotaktisch orientieren können, wurde nicht speziell untersucht. Aus gelegentlichen Beobachtungen ergab sich, daß die untere Grenze anscheinend noch etwas höher liegt, als bei *Pimelia* (um 0,5 m/sec). Größenordnungsmäßig liegt die Reaktionsschwelle der Käfer nach diesen Versuchen um eine Zehnerpotenz über der der Skorpione (*Androctonus*, *Buthus*), die sich unter gleichen Versuchsbedingungen noch nach Luftströmungen von nur 2—5 cm/sec Geschwindigkeit orientieren (LINSENMAIR, 1968).

Im unteren Windstärkenbereich ($< 0,8$ m/sec bei Feistkäfern, $< 0,4$ m/sec bei Mistkäfern) orientieren sich nur solche VT einwandfrei, die sich durch das Anfassen kaum mehr beunruhigen lassen (s. S. 196). Diese, wie auch die Tatsache, daß die Käfer nach einer plötzlichen starken Windabschwächung grundsätzlich für kürzere Zeit (max. einige Sekunden) desorientiert sind, spricht dafür, daß eine Einstellung des rezipierenden Sinnesorgans auf die Windstärke erfolgt. Diese Einstellung scheint bei sehr niedrigen Windgeschwindigkeiten nicht oder nur sehr schwer beim schnellen Laufen vorgenommen werden zu können.

Die obere Grenze des Windstärkenbereichs liegt bei Geschwindigkeiten, denen die Käfer auf der Lauffläche nicht mehr standhalten können. Im Grenzbereich (2,5—4,5 m/sec je nach Käfergröße und Untergrundbeschaffenheit), in dem sich die menotaktisch laufenden Käfer nicht mehr gegen die Windstärke durchsetzen können, versuchen sie öfters gegen den Wind zu laufen. Gelingt ihnen dies auch nicht, bemühen sie sich, mit dem Wind vorwärts zu kommen.

Die Unabhängigkeit der Anemomenotaxiswinkel von der Reizstärke in einem weiten Bereich erscheint biologisch sehr sinnvoll. Ein Käfer, der protaktisch reagieren würde — d. h. seine Laufwinkel mit der

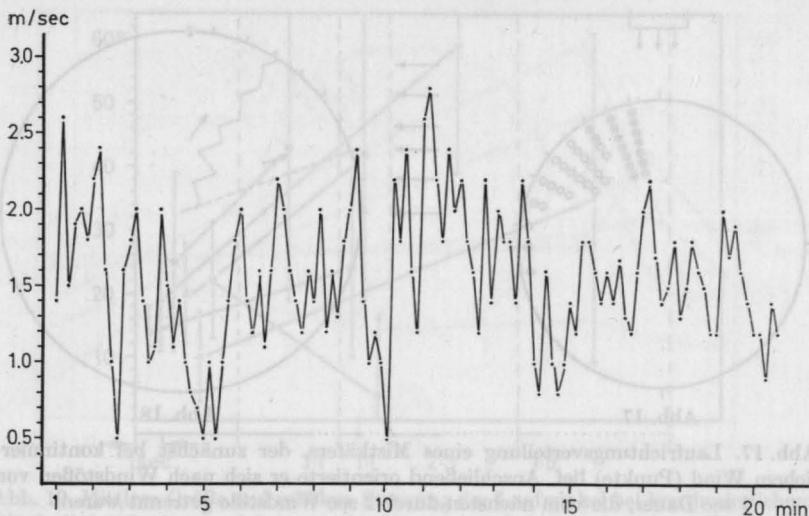


Abb. 16. Schwankungen der Windstärke in einem von *Pimelia grossa* bewohnten Biotop (28. 3. 68, 12.10—12.30 Uhr). Gemessen wurde 2 cm über einer relativ glatten, ebenen Lehmfläche in Abständen von 10 sec. Ein Käfer, der sich über unebenes, mit Steinen und Pflanzen bedecktes Gelände fortbewegt, ist noch stärkeren Schwankungen der Windgeschwindigkeit ausgesetzt

Reizstärke ändern würde —, käme sehr oft aus einem Zickzacklauf überhaupt nicht mehr heraus, so stark und häufig schwankt die Windstärke unter natürlichen Bedingungen (vgl. Abb. 16).

Auf die Haltung und die Fortbewegungsweise hat die Stärke der Luftströmung einen deutlichen Effekt, der aber noch nicht genau analysiert wurde.

2. Kontinuität des Luftstroms

Ein Käfer, der im natürlichen Biotop läuft, wird nicht nur sehr verschiedenen Windstärken ausgesetzt sein, er wird es auch nicht vermeiden können, ab und zu ganz aus der wahrnehmbaren Windströmung zu geraten. Normalerweise kann er eine solche windstille Strecke mit Hilfe einer anderen Orientierungsweise überwinden, ohne wesentlich vom Kurs abzuweichen. Die Frage, die hier untersucht werden sollte, war, wie sich die VT bei rein anemomenotaktischer Orientierung gegenüber einem unterbrochenen Windstrom verhalten.

Methode: Um mehr als 5 sec Windstille zu erzeugen, wurden die Ventilatoren ausgeschaltet. Kürzere Unterbrechungen erzielte ich durch Abschirmen des Windes (vgl. S. 200). Da die Feistkäfer die Teststrecke zu schnell durchliefen, wurden bei diesen Versuchen nur Mistkäfer verwendet.

Das wichtigste z.B. an der Abb. 17 ablesbare Ergebnis dieser Versuche ist: die Käfer orientieren sich auch nach nicht kontinuierlichen

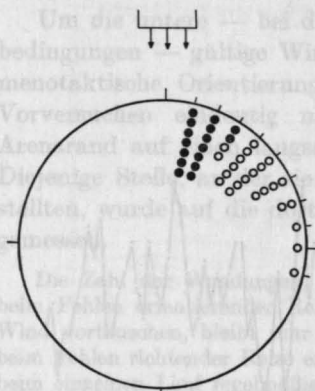


Abb. 17

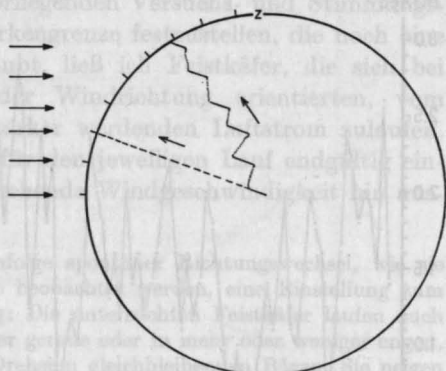


Abb. 18

Abb. 17. Laufrichtungsverteilung eines Mistkäfers, der zunächst bei kontinuierlichem Wind (Punkte) lief. Anschließend orientierte er sich nach Windstößen von 1 sec Dauer, die vom nächsten durch 2 sec Windstille getrennt waren

Abb. 18. Schematisierte Darstellung des Laufverhaltens eines Mistkäfers bei kontinuierlichem und diskontinuierlichem Wind. Die Pfeile außerhalb des Kreises geben die Windrichtung, die innerhalb des Kreises die Laufrichtung an. Z ist der Zielkreis, die unterbrochene gerade Linie vom Kreismittelpunkt zum Zielkreis gibt die Laufrichtung bei kontinuierlichem Wind wieder. Die zickzackförmige Linie zeigt, wie das VT bei diskontinuierlichem Wind läuft, wobei die durchgezogenen Striche die Laufrichtung bei Wind (4 sec Dauer), die gepunkteten die Fortbewegungsrichtung während der Windstille (6 sec Dauer) darstellen

Windströmungen kompaktreu. Dieses Resultat war nicht selbstverständlich, denn auf kurze, einzelne Windstöße, wie sie beim Anblasen durch den Beobachter entstehen, reagieren die VT jedesmal mit Zusammenzucken, Umdrehen und deutlich schnellerem, unorientiertem Fluchtverlauf.

Ein wichtiges fluchtauslösendes Moment scheint dabei die nicht horizontale Richtung des Luftstoßes zu sein — „man“ bläst normalerweise von schräg oben und auch ein Feind, der anfliegt erzeugt mehr oder weniger schräg von oben kommende Windstöße. Schreckreaktionen fehlen unter den Versuchsbedingungen mit horizontalen Windstößen bei 6 von 10 geprüften VT vollkommen, die übrigen zeigen anfänglich lediglich ein kurzes Kopfeinziehen.

Plötzliche Windunterbrechungen lösen Wendebewegungen aus, die in der Regel zu einer Vergrößerung der Laufwinkel führen — bezogen auf die (nur noch theoretisch vorhandene) nächstliegende anemotaktische Grundrichtung (vgl. Abb. 18 und S. 200). Normalerweise folgt dieser Wendung bei fortdauernder Windstille eine individuell verschieden lange (2—30 cm) gerade Laufstrecke, bevor es wieder zu einer — spontanen und deshalb nicht in ihrem Richtungssinn vorhersehbaren — Wendung

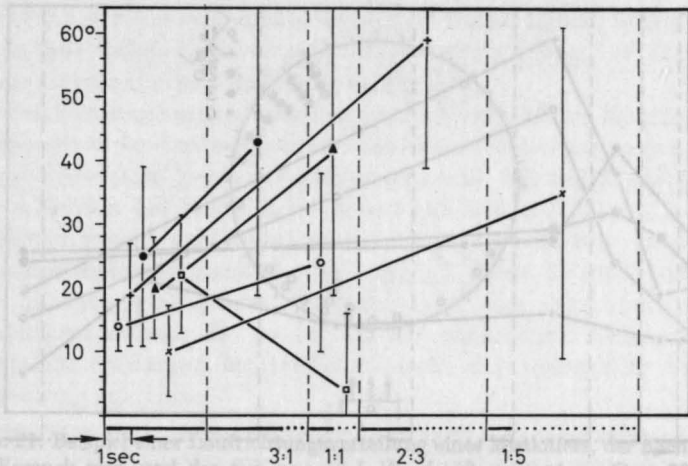


Abb. 19. Mittlere Größe und mittlere Streuung der Laufwinkel bei kontinuierlichem Wind (linke Spalte) und bei verschiedenartigem diskontinuierlichem Wind. Das Verhältnis von Wind (durchgezogene Striche) und Windstille (gepunktet) ist unter der Abszisse aufgetragen (pro Mittelwert $n = 20-40$ Einzelläufe)

kommt. Das Ausmaß der auf die Windunterbrechung folgenden Wendung läßt sich nach den bisherigen Beobachtungen nicht genau voraussagen; es scheint z.T. zufallsbedingt zu sein, weshalb bei diskontinuierlichem Wind die Streuung der Läufe um die Vorzugsrichtung im allgemeinen zunimmt (vgl. Abb. 17, 19).

Infolge der Wendebewegungen nach Windunterbrechungen muß man bei diskontinuierlichem Wind eine Abweichung der Laufrichtungen von dem bei kontinuierlichem Wind eingehaltenen Kurs erwarten, wie sie in Abb. 18 dargestellt ist. Die Ergebnisse an 5 VT der Abb. 19 bestätigen diese Erwartung.

Das 6. VT der Abb. 19 reagierte überraschend. Zwar zeigten auch bei ihm die beiden ersten Läufe die erwartete Richtungsabweichung, doch sämtliche folgenden Laufrichtungen zielten ungefähr in die *positive Grundrichtung*. Diese Bevorzugung der positiven Grundrichtung wurde auch bei den übrigen VT, allerdings nach einer viel größeren Zahl von Windunterbrechungen, zeitweilig gefunden. (Auch nach sehr häufigem Wechsel der Windrichtung bevorzugen viele VT die positive Grundrichtung.)

Eine sichere Erklärung dieser Beobachtungen kann noch nicht gegeben werden. Die Gründe könnten sinnesphysiologischer Natur sein. Die Erscheinung könnte aber auch mit einer möglichen biologischen Bedeutung der Läufe unter ähnlichen Bedingungen im natürlichen Lebensraum zu tun haben, etwa beim Herausfinden aus einem „Labyrinth“: Wo der Wind herbläst, gibt es einen Ausgang.

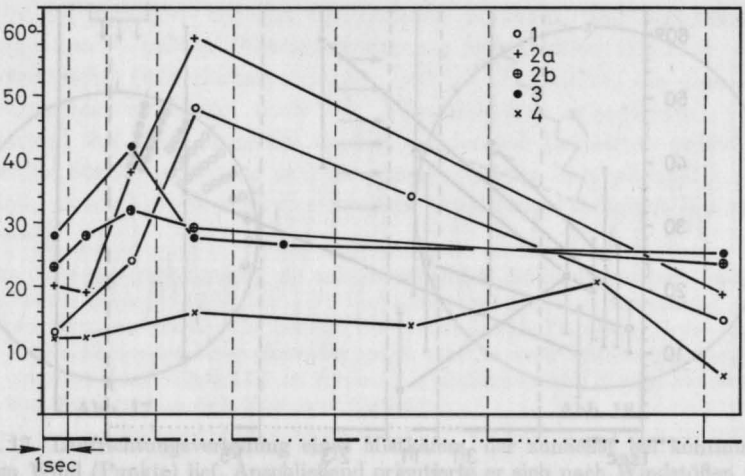


Abb. 20. Mittlere Winkelgröße (Ordinate) von 4 Mistkäfern, die sich in einander folgenden Laufserien zunächst bei kontinuierlichem Wind, dann bei Windstößen von 1 sec Dauer und zunehmender Länge der Windstille und schließlich wieder bei kontinuierlichem Wind orientierten. — Wie man an den Kurven 1, 2b und 3 erkennt, nimmt die Winkelgröße nicht kontinuierlich mit dem Längerwerden der Windstille zu, sondern sie bleibt nach einem anfänglichen Anstieg gleich oder nimmt sogar wieder ab. Diese Erscheinung hängt nicht, wie man zunächst vermuten könnte, mit der Pausenlänge zusammen, sondern mit der Zahl der vorausgegangenen Einzelversuche: Die Kurven 2a und 2b stammen vom selben VT. Während es bei der 1. Versuchsserie mit zunehmender Pausenlänge sehr stark von der bei kontinuierlichem Wind eingehaltenen Richtung abweicht, unterscheidet sich bei der anschließend (2b) durchgeführten Versuchsserie keiner der Mittelwerte bei diskontinuierlichem Wind von denen bei kontinuierlichem Wind signifikant. Das VT 4 hat im vorigen Versuch (s. Abb. 19, gleiche Zeichen —x—) bei einem Verhältnis Winddauer : Windstille von 1:5 seine Laufwinkel signifikant vergrößert, nicht mehr dagegen bei der 2. Versuchsserie hier. (Pro Mittelwert $n = 20-41$ Einzelläufe)

Bei Versuchsserien, in denen der Einfluß einer zunehmenden Pausenlänge auf die Laufrichtung festgestellt werden sollte, zeigte sich: Je mehr Wendebewegungen durch häufig wiederholtes Windausschalten induziert werden, um so geringer wird die Abweichung von der bei kontinuierlichem Wind eingehaltenen Laufrichtung und um so geringer wird der Einfluß einer zunehmenden Pausenlänge (vgl. Abb. 20). Die Ursachen hierfür sind: Nach häufig und in kurzen Zeitabständen wiederholten Windunterbrechungen werden die anfänglich meist zwischen $30-100^\circ$ von der Kompaßrichtung wegführenden Wendungen stark gedämpft. Sie betragen dann nur noch $10-20^\circ$ oder sind bei einzelnen VT überhaupt nicht mehr erkennbar. Gegenüber Versuchsneulungen reagieren diese Käfer sehr viel rascher auf einen wieder wahrnehmbaren Wind:

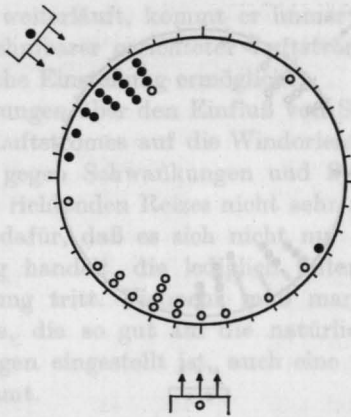


Abb. 21. Beispiel einer Laufrichtungsverteilung eines Mistkäfers, der noch nie zuvor im Versuch war, und der sich nur nach Windstößen von 1 sec Dauer, die durch 3 sec Windstille voneinander getrennt waren, orientieren konnte. Die ersten Läufe fanden bei Windstößen aus 180° statt (unten im Bild, „Kreis“ventilator), weshalb die Streuung der „Kreisläufe“ größer ist als die der „Punktläufe“ (vgl. Text)

Während bei den ersteren ein Windstoß von 1 sec Dauer, der vom folgenden durch eine Pause von 3—8 sec getrennt ist, nicht beachtet wird, beginnt das erfahrene VT schon Sekundenbruchteile nach erneut einsetzender Windströmung mit der Laufrichtungskorrektur.

In den oben beschriebenen Versuchen waren die Mistkäfer grundsätzlich zu Versuchsbeginn etwa 20—30mal bei kontinuierlichen Luftströmungen gelaufen. In Versuchen mit 4 nicht versuchserfahrenen Mistkäfern wurde geprüft, wie sich die VT verhalten, wenn sie sich von vornherein nur nach Windstößen orientieren können.

Wie die Abb. 21 als Beispiel zeigt, ist auch unter diesen Bedingungen eine Anemomenotaxis möglich. Die VT waren anfänglich immer sehr unsicher; nach einiger Zeit orientierten sie sich dann aber genau so schnell und sicher wie andere VT bei kontinuierlichem Wind.

3. Laminarität

Infolge großer meßtechnischer Schwierigkeiten lassen sich noch keinerlei quantitativ exakte Aussagen darüber machen, wie turbulent ein Windstrom sein darf, daß sich die untersuchten Käfer eben noch sicher anemomenotaktisch orientieren können. Soll diese Orientierungsweise beim Lauf in natürlicher Umgebung von Nutzen sein, so darf sie entweder gegenüber kleineren Turbulenzen nicht sehr anfällig sein oder aber sie muß grundsätzlich mit einer zweiten Richtungsorientierung gekoppelt sein, die bei Auftreten von Turbulenzen allein die Kurs-

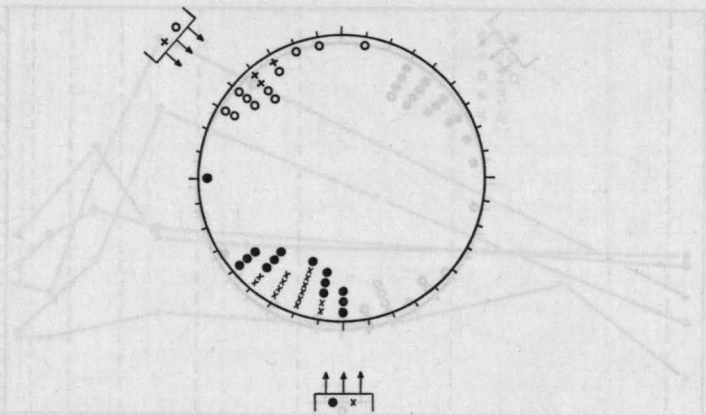


Abb. 22. Lauffrichtungen eines Mistkäfers, der bei laminarem (× bzw. +) und bei stellenweise stark turbulentem Wind (Punkte bzw. Kreise) lief

steuerung übernimmt. In der Regel werden wahrscheinlich immer mehrere Orientierungsweisen zusammenarbeiten, doch spricht die Schnelligkeit und „Selbstverständlichkeit“ mit der sich alle untersuchten Käfer unter den Versuchsbedingungen rein anemomenotaktisch orientierten gegen eine zwangsläufige Kopplung der Anemomenotaxis mit einer zweiten Richtungsorientierung.

Bei Freilandversuchen mit Skorpionen konnte bewiesen werden, daß deren Anemomenotaxis sie auch in dicht bewachsenem und mit Steinen besätem Gelände befähigt, eine Kompaßrichtung über längere Zeit sicher einzuhalten. Entsprechende systematische Freilandversuche an Käfern liegen noch nicht vor. Im Labor wurden einige Versuche mit Mistkäfern durchgeführt: Die VT liefen zunächst unter den üblichen Bedingungen auf der relativ glatten Arenafäche. Nach einer Serie von 20—30 Läufen mußten sie ihren Weg auf einem extrem unebenen Untergrund finden: auf sehr stark zerknitterten Aluminiumfolien. Die Untergrundbeschaffenheit führt zu starken Turbulenzen, wie sich durch Raucheinblasen zeigen läßt. Trotzdem sind die Mistkäfer noch zu einer menotaktischen Orientierung fähig (vgl. Abb. 22). Grundsätzlich nimmt die Streuung um die Vorzugsrichtung gegenüber den Kontrollversuchen auf glatter Lauffläche signifikant zu. Die Streuungszunahme und die bei 2 VT beobachtete Vergrößerung der mittleren Laufwinkelgröße werden durch Wendungen im Windschatten (vgl. das vorige Kapitel) und gleichartige Drehbewegungen an Stellen, an denen größere stationäre Windwirbel (Durchmesser > 1 cm) ein Erkennen der Windrichtung für den Käfer offensichtlich unmöglich machen, verursacht. Dadurch, daß der Käfer, der in einen großen stationären Windwirbel gerät, nach einer evtl.

Wendung gerade weiterläuft, kommt er immer wieder schnell an eine Stelle mit wahrnehmbarer gerichteter Luftströmung, die ihm eine erneute menotaktische Einstellung ermöglicht.

Die Untersuchungen über den Einfluß von Stärke, Kontinuität und Laminarität des Luftstromes auf die Windorientierung zeigen, daß die Anemomenotaxis gegen Schwankungen und Störungen der physikalischen Größen des richtenden Reizes nicht sehr anfällig ist. Auch diese Tatsache spricht dafür, daß es sich nicht nur um eine unbedeutende Zusatzorientierung handelt, die lediglich unter Versuchsbedingungen klar in Erscheinung tritt. Vielmehr muß man vermuten, daß einer Orientierungsweise, die so gut auf die natürlichen Bedingungen und möglichen Störungen eingestellt ist, auch eine wesentliche biologische Bedeutung zukommt.

III. Windwahrnehmung

Eine selbstverständliche Voraussetzung der Anemomenotaxis ist, daß Luftströmungen und ihre Richtung wahrgenommen werden können. Beobachtet man Mistkäfer, Mehlkäfer und „ruhige“ (s. u.) Feistkäfer, wie sie sich z. B. nach plötzlicher Windstille aufrichten und mit Kopf und Fühlern pendeln, so hat man den — durch Versuche BIRUKOWS an den Mistkäfern schon bestätigten — Eindruck, daß die Fühler bei der Windwahrnehmung beteiligt sein müssen.

Um nachzuprüfen, ob nur allein die Fühler eine Feststellung von Wind und Windrichtung erlauben und wo an den Antennen die spezifischen Rezeptoren liegen, wurden eine Reihe von Ausschaltversuchen durchgeführt.

1. Vollständiges Entfernen der Fühler

In Tabelle 1 sind die Resultate von Versuchen wiedergegeben, in denen antennenlose Mistkäfer (und Mehlkäfer) unter den üblichen Bedingungen bei einer Windstärke von 1,5—2,5 m/sec liefern.

Das Entfernen der Fühler hat einen hemmenden Einfluß auf die Laufbereitschaft der Mistkäfer beim Windversuch. Sie laufen sehr langsam, bleiben häufig stehen, drehen sich oft im Kreis, richten sich dauernd „suchend“ auf und „putzen“ die nicht vorhandenen Fühler mit den Vorderbeinen. Die Tatsache, daß Fühlerlose bei richtender Lichtquelle wesentlich williger, größere Strecken und deutlich schneller laufen, zeigt, daß es sich nur z. T. um einen Verletzungseffekt handeln kann.

Bei 4 der 7 antennenlosen Mistkäfer und bei allen 5 untersuchten Mehlkäfern (in Tabelle 1 sind nur zwei Beispiele angeführt) ließ sich ein richtender Einfluß kontinuierlicher Luftströmungen nicht nachweisen. Richtungsänderungen des Luftstromes während des Laufens und kurzes, stoßweises Anblasen lösten bei sämtlichen fühlerlosen Käfern z. T. Wendungen, deren Ausmaß und Richtung nicht voraussagbar waren,

Tabelle 1. *Laufrichtungswahlen fühlloser Mistkäfer (G) und fühlloser Mehlkäfer (T) in horizontalen Luftströmen wechselnder Richtung. Die Fühler wurden zwischen Kopfkapsel und Scapus durchtrennt. (n = Zahl der ausgewerteten Einzelläufe)*

	Zeit zwischen Operation und Versuch	Mittlere Vorzugs- richtung Wind aus 50°	Mittlere Vorzugs- richtung Wind aus 180°	Mittelwerts- Differenz differenz ? zu erwarten 130°	Differenz stat. signi- fikant ?
1. VT G	5 Std	105° ± 58° ^a (n = 46)	130° ± 58° (n = 51)	25°	—
2. VT G	12 Std	115° ± 70° (n = 54)	78° ± 60° (n = 46)	37°	—
3. VT	24 Std	169° ± 40° (n = 51)	147° ± 44° (n = 31)	22°	—
4. VT G	4 Wochen	128° ± 42° (n = 68)	147° ± 43° (n = 59)	19°	—
5. VT G	4 Wochen	157° ± 58° (n = 46)	202° ± 65° (n = 45)	45°	p = 0,03
6. VT G	4 Monate	97° ± 50° (n = 51)	158° ± 46° (n = 62)	61°	p < 0,001
7. VT G	4 Monate	114° ± 32° (n = 42)	164° ± 46° (n = 59)	50°	p < 0,001
1. VT T	intakt	24° ± 14° (n = 29)	143° ± 15° (n = 31)	119° ^b	p << 0,001
	operiert 1 Std	(151° ± 74°) ^c (n = 53)	(157° ± 68°) (n = 45)	(6°)	—
	operiert 14 Tage	(0° ± 66°) (n = 39)	(71° ± 77°) (n = 69)	(71°)	—
5. VT T	intakt	18° ± 15° (n = 25)	149° ± 10° (n = 21)	131°	p << 0,001
	operiert 1 Std	(186° ± 77°) (n = 36)	(153° ± 76°) (n = 26)	(33°)	—
	operiert 14 Tage	(84° ± 69°) (n = 39)	(52° ± 72°) (n = 57)	(32°)	—

^a In diesen Experimenten wurden die VT immer gleich (nach 130°) aufgesetzt, um die Streuung — z. B. durch zu langsame Laufrichtungskorrekturen — möglichst gering zu halten, damit auch leichte Einflüsse eines Windrichtungswechsels noch erkannt werden können. Auch die Laufrichtungsverteilungen von solchen VT, bei denen keinerlei Einfluß der Windrichtung festgestellt werden konnten, unterscheiden sich hier z. T. noch signifikant von Zufallsverteilungen, da ein großer Teil der Läufe ungefähr in Aufsetzrichtung weiterführt. Setzt man diese Käfer in verschiedene Richtungen auf, so weichen ihre dann erhaltenen Laufrichtungsverteilungen nicht mehr signifikant von Zufallsverteilungen ab.

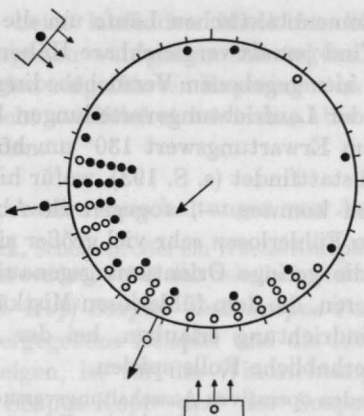


Abb. 23. Verteilung der Laufrichtungen eines fühlernen Mistkäfers in Luftströmungen wechselnder Richtung. Die Fühler wurden 4 Monate vor dem Versuch entfernt. — Der Pfeil in der Kreismitte zeigt die Aufsetzrichtung an; die Pfeile, die vom Kreisrand nach außen weisen, geben die Richtung der beiden Vorzugsvektoren wieder

z.T. nur Kopfeinziehen, aus. *Windstöße werden also auch ohne Fühler noch wahrgenommen*, normalerweise aber nicht mit gerichteten Orientierungsreaktionen beantwortet.

Die beiden Mittelwerte des 5. VT sind mit $p=0,03$ knapp gesichert; bei den VT 6 und 7 unterscheiden sich die Mittelwerte hochsignifikant. Diese Ergebnisse zeigen, daß — einzelne fühlernen VT zumindest — Wind mit einer Strömungsgeschwindigkeit von 1,5—2,5 m/sec nicht nur wahrnehmen, sondern daß sie auch *seine Richtung ungefähr bestimmen* können. (Welche Rezeptoren sie zu dieser Leistung befähigen, ist noch unbekannt.)

Wie ein Vergleich der Laufrichtungsverteilungen des „besten“ Fühlernen (Abb. 23) z.B. mit der in Abb. 7 dargestellten eines normalen VT zeigt, bleibt nur ein vergleichsweise kümmerliches Orientierungsvermögen beim Fühlernen übrig. Bei keinem der intakten Käfer erreicht

^b Es wurde mit ungeblendeten Mehlkäfern gearbeitet. Wie die Ergebnisse nach Ausschaltung der Fühler zeigen (bzw. hier nicht aufgeführte Kontrollversuche mit intakten VT ohne Wind), ermöglicht das zentral aufgehängte Rotlicht allein keine Richtungsorientierung. Es kann aber die Ergebnisse insofern verfälschen, als die anemomenotaktisch orientierten VT versuchen, sobald sie aus dem zentralen Teil der Lauffläche gekommen sind, sich zusätzlich noch nach der Lichtquelle zu richten (vgl. S. 158). Hierauf dürften die relativ geringen Differenzen der Mittelwerte vom Erwartungswert 130° zurückzuführen sein.

^c Eingeklammerte Werte zeigen an, daß sich die Verteilung nicht signifikant von einer Zufallsverteilung unterscheidet.

die Streuung der anemomenotaktischen Läufe um die Vorzugsrichtung bei kontinuierlichem Wind jemals vergleichbare Höhen. Beim normalen VT weichen unter den hier gegebenen Versuchsbedingungen die realen Mittelwertsdifferenzen der Laufrichtungsverteilungen bei Wind aus 50° und Wind aus 180° vom Erwartungswert 130° um höchstens 5° ab — falls kein Seitenwechsel stattfindet (s. S. 193), wofür hier keine Anhaltspunkte gefunden werden konnten —, wogegen die Abweichungen vom Erwartungswert bei den Fühlerlosen sehr viel größer sind.

Die Befunde über die geringe Orientierungsgenauigkeit lassen vermuten, daß die Receptoren, die dem fühlerlosen Mistkäfer die ungefähre Wahrnehmung der Windrichtung erlauben, bei der Anemomenotaxis des intakten VT keine erhebliche Rolle spielen.

Hiergegen, wie gegen jeden operativen Ausschaltversuch, könnte man einwenden, daß nicht die Entfernung der entscheidenden Receptoren zu den Ausfallerscheinungen führt, sondern irgendwelche allgemeine Störungen des Verhaltens, die von den operationsbedingten Verletzungen verursacht werden. Dagegen sprechen aber:

1. Die Ausschaltexperimente, bei denen die Gelenke nur verklebt wurden (s. u.). Das Orientierungsverhalten dieser VT unterschied sich nicht erkennbar von dem der Operierten.

2. VT, deren Fühler beidseitig stark verkürzt wurden (s. u.), orientieren sich einige Stunden nach dem Eingriff eindeutig anemomenotaktisch.

3. Auch nach einer Erholungszeit von 4 Monaten ist keine genaue Richtungsorientierung möglich (vgl. Tabelle 1). Nach einer so langen Zeit kann kein Effekt der Operationsverletzungen mehr erwartet werden. Es muß vorerst auch noch fraglich bleiben, ob alle antennenlosen Mistkäfer nach genügend langer Zeit sich wieder ungefähr nach der Windrichtung orientieren können (vgl. Tabelle 3: trotzdem 2 Monate zwischen Operation und Versuch lagen, war kein signifikanter Einfluß der wechselnden Windrichtungen auf die Laufkurse nachweisbar).

4. Die Mistkäfer Nr. 6 und 7 der Tabelle 1 zeigten auf Windgeschwindigkeiten unter 1 m/sec keinerlei Orientierungsreaktionen mehr, während sie sich mit intakten Fühlern noch nach wesentlich langsameren Windgeschwindigkeiten orientieren können (vgl. S. 170).

5. Bei keinem der untersuchten Tenebrioniden ließ sich 14 Tage (5 Mehlkäfer, vgl. Tabelle 1) oder 2 Monate (2 Feistkäfer) nach der Operation eine Windorientierung nachweisen. Es wäre natürlich möglich, daß nach einer noch längeren Erholungszeit auch bei den Tenebrioniden wieder ein Einfluß der Windrichtung auf die Laufrichtungen nachweisbar wird. Da es aber hier primär darauf ankommt, nachzuweisen, daß die Ausfallerscheinungen nicht auf einen unspezifischen Verletzungseffekt zurückzuführen sind, genügt es m. E. zu zeigen, daß nach 14 Tagen eine Windorientierung noch nicht möglich ist.

Aufgrund dieser Resultate scheint es gerechtfertigt, im folgenden davon auszugehen, daß der intakte Käfer die Windrichtung ganz überwiegend mit Hilfe von Antennenreceptoren bestimmt.

Nach den bisherigen Untersuchungen über Strömungsreceptoren der Insektenantenne (u. a. Biene: HERAN, 1959; *Calliphora*: BURKHARDT u. SCHNEIDER, 1957; P. SCHNEIDER, 1965; GEWECKE, 1967; *Culex*: BÄSSLER, 1958) liegt die von BIRUKOW (1958) geäußerte Vermutung

nahe, daß auch beim laufenden Mistkäfer Strömungsreize von den Johnstonschen Organen wahrgenommen werden. Diese Annahme kann mit den im folgenden aufgeführten Experimenten zwar aus methodischen Gründen noch nicht zweifelsfrei bewiesen, aber doch sehr wahrscheinlich gemacht werden.

2. Nichtoperative Ausschaltungen von Antennengelenken

Es wird Nagellack, Schellack oder ein Wachs-Kolophoniumgemisch zur Blockierung der Gelenke verwendet, wobei sich Schellack nicht bewährte.

Festlegung von Kopf-Scapus- und Scapus-Pedicellusgelenk. Wie das in Tabelle 2 wiedergegebene Beispiel und die identischen Ergebnisse an 2 weiteren VT zeigen, ist für die Windrichtungsperzeption keine Beweglichkeit des Scapus-Kopf- und des Scapus-Pedicellusgelenks erforderlich.

Diese Aussage muß etwas eingeschränkt werden, sie gilt in vollem Umfang nur für VT, die in den windzugewandten Teil der Arena laufen, was alle hier geprüften taten. Bei Läufen, die in die windabgewandte Kreishälfte zielten, konnte bei späteren Versuchen mehrfach ein auffallendes Pendeln während des Laufens beobachtet werden. Es ist naheliegend zu vermuten, daß die Unfähigkeit der Käfer, die Antennen höher zu stellen und damit dem von hinten kommenden Wind eine bessere Angriffsfläche zu bieten, zu diesem Verhalten führt (vgl. S. 184).

In allen Versuchen wurden die Grundglieder immer so festgelegt, daß eine ungefähr normale Winkelstellung des Fühlers zur Körperlängsachse resultierte. Differenzen von bis zu 20° zwischen rechtem und linkem Fühler führten zu keiner auffallenden Beeinträchtigung der anemomenotaktischen Orientierungsfähigkeit.

Festlegung der Geißelglieder distal des Pedicellus-Flagellumgelenks und Ausschaltung der Beweglichkeit sämtlicher Antennengelenke mit Ausnahme des Pedicellus-Flagellumgelenks. Wie die an je 2 VT gewonnenen Resultate zeigen (in Tabelle 2 ist nur je ein Beispiel wiedergegeben), haben diese Eingriffe keine signifikante Verschlechterung der Orientierungsfähigkeit zur Folge, wenn man nur die Laufrichtungsverteilungen vergleicht (zur Streuungserhöhung vgl. Fußnote b zu Tabelle 2).

Betrachtet man nicht nur das Endergebnis des Versuchs, sondern auch das Verhalten der VT, so zeigen sich deutliche Störungen. Die VT bemühen sich mit kurzen Unterbrechungen stundenlang, den Lack zu entfernen. Dabei lassen sie sich anfänglich auch durch starkes Kneifen nur für wenige Sekunden stören. Zur Laufrichtungskorrektur nach Windrichtungsänderungen benötigen sie längere Zeiten als intakte Käfer, sie zögern häufiger während des Laufens und gehen öfters einmal ein kurzes Stück in eine falsche Richtung. Sehr deutlich wird auch die untere Grenze der notwendigen Windgeschwindigkeit nach oben verschoben: VT, deren Flagellum mit Lack überzogen war, orientierten sich in keinem Fall nach Luftströmungen unter etwa $0,8 \text{ m/sec}$ (s. u.).

Blockierung des Pedicellus-Flagellumgelenks. Nach diesem Eingriff ist, zumindest während der folgenden 48 Std, keine Windorientierung mehr nachweisbar. Bei keinem der 5 untersuchten VT unterscheidet sich nach dem Eingriff die mittlere Vorzugsrichtung bei 50° -Wind von der bei

Tabelle 2. *Richtungsorientierung von Mistkäfern im horizontalen Luftstrom nach der Festlegung verschiedener Fühlergelenke. (n = Zahl der ausgewerteten Läufe)*

	Intaktes VT oder Art des Eingriffs	Vorzugs- richtung, Wind aus 50°	Vorzugs- richtung, Wind aus 180°	Signi- fikante Mittel- werts- differenz	Signifikante Unter- schiede der Streu- ungen vor und nach Eingriff, Wind aus	
					$p \ll 0,001$	50° 180°
1. VT	intakt	70° ± 13° (n = 25)	198° ± 8° (n = 27)	128°		$p < 0,01^b$
	Kopf-Scapus und Scapus- Pedicellus- gelenk festgelegt	28° ± 18° (n = 22)	159° ± 16° (n = 28)	131°	—	
1. VT	intakt	201° ± 8° (n = 23)	30° ± 7° (n = 35)	189 ^a		
	Flagellen- gelenke blockiert	195° ± 8° (n = 31)	325° ± 9° (n = 29)	130°		
1. VT	intakt	79° ± 9° (n = 28)	210° ± 7° (n = 35)	131°		$p < 0,01^b$
	nur Pedicellus- Flagellum- gelenk frei	1° ± 11° (n = 37)	217° ± 12° (n = 31)	126°	—	$p \approx 0,03$
	wieder intakt	80° ± 9° (n = 38)	210° ± 7° (n = 26)	130°	—	
2. VT	intakt	61° ± 6° (n = 21)	192° ± 3° (n = 19)	131°	$p \ll 0,001$	$p \ll 0,001$
	Pedicellus Flagellum- gelenk festgelegt	220° ± 50° (n = 42)	220° ± 48° (n = 34)	(0°)	$p \ll 0,001$	$p \ll 0,001$
	wieder intakt	62° ± 5° (n = 20)	190° ± 7° (n = 15)	128°		

^a Diese vom Erwartungswert abweichende Mittelwertsdifferenz ist auf einen Seitenwechsel zurückzuführen (vgl. S. 193).

^b Die signifikant höhere Streuung nach Blockierung von Antennengelenken bei den beiden VT hängt nur indirekt mit dem Eingriff zusammen. Die Käfer sind nach den Lackierungen immer sehr schreckhaft und fliehen deshalb anfänglich oft ungefähr in Aufsetzrichtung, wobei sie ihren Lauf entweder gar nicht oder erst zu spät nach der Luftströmung ausrichten. Läßt man die ersten ca. 10—15 Läufe außer acht und vergleicht nur die Verteilung der folgenden Kurse mit den Laufrichtungsverteilungen der intakten Käfer, dann unterscheiden sich die Streuungen in keinem Fall mehr signifikant.

180°-Wind signifikant (in Tabelle 2 ist wieder nur eines der 5 gleichen Resultate wiedergegeben). Dagegen weicht vor dem Festlegen des Gelenks oder nach dem Entfernen des Lacks die tatsächliche Mittelwertdifferenz der beiden Laufrichtungsverteilungen vom Erwartungswert um höchstens 4° ab. Der identische Versuch an 2 Mehlkäfern ergab dasselbe Resultat. Im Endeffekt spielt es keine Rolle, ob die Fühler vollständig entfernt oder nur die Pedicellus-Flagellumgelenke festgelegt werden.

Bewegungen im Pedicellus-Flagellumgelenk werden bei den bislang untersuchten Insekten vorwiegend vom Johnstonschen Organ wahrgenommen (Lit. s. S. 180). Da aber auch andere Sinnesorgane, die auf Bewegungen im Pedicellus-Flagellumgelenk ansprechen könnten, bei manchen Insekten vorkommen (s. EGGERS, 1924; SCHLEGEL, 1967), sind die obigen Ergebnisse noch kein endgültiger Beweis, daß in den Fühlern allein die Johnstonschen Organe eine Bestimmung der Windrichtung erlauben.

3. Fühlerverkürzungen

Die gerade geschilderten Versuche haben bewiesen, daß diejenigen Antennenreceptoren, die der Windrichtungsbestimmung dienen, auf Bewegungen im Pedicellus-Flagellumgelenk ansprechen. Die distalen Glieder der Antenne dienen demnach als windfangender Hebelarm.

Verändert man die beiden Hebelarme unsymmetrisch, wie es sich bei einer Lackierung leicht ereignet, muß man Störungen erwarten, wie sie in einigen Fällen auch auftraten, in denen das Flagellum mit Lack überzogen worden war (unsicheres, langsames Korrigieren der Laufrichtungen, zeitweilige Laufrichtungsfehler u.ä.). Auch die Beobachtung, daß Windgeschwindigkeiten unter etwa 0,8 m/sec nach Flagellumlackierung keine anemotaktische Orientierung mehr erlauben (vgl. S. 181) findet hier ihre einleuchtende Erklärung: Die bei niedriger Windgeschwindigkeit am Fühler angreifenden Kräfte reichen nicht aus, um den lackbestrichenen und dadurch schwereren Fühler so auszulenken, wie es zur Erregung der Receptoren notwendig wäre.

Bei Betrachtung der Mistkäferfühler ist man geneigt, den aus Lamellen bestehenden Endkolben ihrer großen Oberfläche wegen eine besondere Bedeutung bei der windbedingten Antennenauslenkung beizumessen. DANZER (1956) schließt aus seinen Versuchen, in denen er die Endkolben entfernte: „...die Receptoren für eine anemotaktische Orientierung müssen in den Fühlerlamellen liegen“, was mit Sicherheit nicht zutrifft, wie die oben angeführten Versuche schon zeigten. Sein Irrtum ist darauf zurückzuführen, daß er eine positive, durch Kotgeruch ausgelöste Anemotaxis untersuchte. Die Endkolbenamputation führt durch die Ausschaltung der Geruchsreceptoren auf den Lamellen (vgl. WARNKE, 1931) zu einer starken Störung der hierbei beteiligten Duftorientierung. BIRUKOW (1958) fand, daß sich die Käfer nach einer Endkolbenamputation noch gerichtet fortbewegen, „wenn auch sehr unsicher“.

Bei den Amputationsversuchen habe ich mich darauf beschränkt, 1. den Einfluß des Entfernens der Endkolben auf die Orientierungsgenauigkeit festzustellen und 2. zu prüfen, wieviel Flagellenglieder minimal erforderlich sind, um bei einer Windstärke zwischen 1—2,5 m/sec noch eine anemomenotaktische Orientierung zu ermöglichen.

1. In einem Windstärkenbereich von 1—2,5 m/sec hat das Entfernen der Endkolben — von einer anfänglichen Unsicherheit während der ersten 10—20 Läufe abgesehen — keine signifikante Verschlechterung der Orientierungsgenauigkeit zur Folge (vgl. 1 von 3 identischen Versuchsergebnissen in Tabelle 3).

Läßt man einige Stunden zwischen Operation und 1. Versuch verstreichen, dann erkennt man VT, deren Endkolben entfernt wurden, nur daran, daß sie bei Läufen in die windabgewandte Kreishälfte stark um die letztlich doch genau eingehaltene Vorzugsrichtung pendeln. Zur Erklärung dieses Pendelns bietet sich die folgende Vermutung an (vgl. S. 181): Bei spitzwinkligen Laufrichtungen kann der von hinten kommende Wind nicht am ganzen Fühler angreifen, da dessen proximaler Teil im Körperwindschatten liegt. Kann der Wind nur am distalen Teil der Antenne wirken, muß die relative Bedeutung der Endkolben größer sein, als wenn er an der gesamten Fühlerlänge angreifen kann. Bei Geschwindigkeiten um oder unter 0,6 m/sec konnte bei VT, deren Endkolben entfernt worden waren, keine Windorientierung festgestellt werden.

2. Je 2 Flagellenglieder pro Antenne ermöglichen noch eine anemomenotaktische Orientierung bei Windstärken bis herab zu 1 m/sec und bei Läufen in die windzugewandte Hälfte der Lauffläche (VT2 als Beispiel in Tabelle 3). Mit nur noch je einem Flagellenglied konnte sich keiner der 4 getesteten Käfer mehr nachweisbar nach der Windrichtung orientieren, auch wenn 2 Monate zwischen Operation und Versuch lagen (vgl. Tabelle 3).

Deutlicher als an der Streuungszunahme der Einzelläufe um die Vorzugsrichtung konnte man den Effekt einer fortschreitenden Fühlerverkürzung an der zunehmenden Häufigkeit von Kreisläufen erkennen. Auffallend war, daß die Kreisläufe häufig phasenweise auftraten. 15 gerichteten Läufen folgten z. B. 5 min, in denen sich das VT nur um sich selbst drehte, danach hielt es wieder für eine Reihe von Läufen einen geraden anemomenotaktisch gesteuerten Kurs ein, darauf folgte wieder eine „Drehphase“ usw. Mehrfach mußten Versuche abgebrochen werden, da die VT — auch wenn Tage und Wochen zwischen Operation und Versuch lagen — nach anfänglicher Windorientierung in ein nicht mehr endenwollendes Kreislaufen gerieten. Sobald man während des Kreislaufens die Platte kippt, so daß eine Schwerkraftorientierung ermöglicht wird oder nach Entfernen des Lacks auf den Augen eine Lichtquelle einschaltet, schlägt das VT wieder einen geraden Kurs ein.

Nach den bisherigen — noch nicht quantifizierten — Beobachtungen zeigen völlig Antennenlose aber auch Intakte bei Windstille wesentlich seltener diese Manegebewegungen, als VT, die sich gerade noch nach dem Wind orientieren können. Die Vermutung liegt nahe, daß sie den Wind zwar noch mit Hilfe der Fühler wahrnehmen, seine Richtungsfeststellung aber große Schwierigkeiten bereitet und leicht gestört werden kann. (Diese VT sind immer sehr viel schreckhafter als intakte Käfer!)

Tabelle 3. *Geotrupes silvaticus*: Orientierung in horizontalen Luftströmen nach Amputation der Endkolben und einiger Flagellenglieder.
(*n* = Zahl der ausgewerteten Läufe)

	Ausmaß der Amputation; Zeit zwischen Amputation und Versuch	Vorzugsrichtung, Wind aus 50°	Vorzugsrichtung, Wind aus 180°	Mittelwertsdifferenz erwartet 130°	Mittelwertsdifferenz signifikant <i>p</i> = ?
3. VT	intakt	69° ± 8° (<i>n</i> = 22)	198° ± 10° (<i>n</i> = 28)	129°	<i>p</i> << 0,001
	Endkolben amputiert 1 Std	270° ± 10° (<i>n</i> = 20)	43° ± 11° (<i>n</i> = 26)	133°	<i>p</i> << 0,001
1. VT	noch 3 Flagellenglieder an jeder Antenne vorhanden 24 Std	20° ± 18° (<i>n</i> = 47)	142° ± 26° (<i>n</i> = 37)	122°	<i>p</i> << 0,001
2. VT	noch 2 Flagellenglieder an jeder Antenne vorhanden 14 Std	184° ± 23° (<i>n</i> = 39)	312° ± 23° (<i>n</i> = 24)	128°	<i>p</i> << 0,001
3. VT	rechter Fühler 2 Flagellenglieder, links 1 Flagellenglied 12 Std	(115° ± 70°) ^a (<i>n</i> = 64)	(168° ± 72°) (<i>n</i> = 56)	(55°)	—
	selbes VT 2 Monate nach Amputation	195° ± 48° ^b (<i>n</i> = 56)	165° ± 46° (<i>n</i> = 65)	(30°)	—
4. VT	pro Fühler nur je 1 Flagellenglied 14 Tage	146° ± 48° (<i>n</i> = 40)	174° ± 49° (<i>n</i> = 29)	(28°)	—
5. VT	wie 4. VT	50° ± 49° (<i>n</i> = 86)	75° ± 55° (<i>n</i> = 70)	(25°)	—
6. VT	wie 4. und 5. VT, aber 2 Monate	100° ± 45° (<i>n</i> = 42)	106° ± 44° (<i>n</i> = 40)	(6°)	—

^a Einklammerte Werte = die Verteilungen unterscheiden sich nicht signifikant von einer Zufallsverteilung.

^b Vgl. Fußnote a zu Tabelle 1.

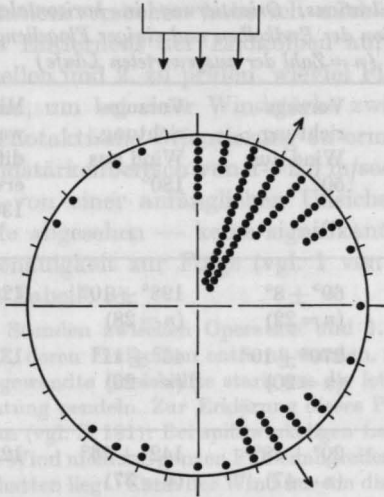


Abb. 24. Verteilungen der Laufrichtungen von 4 Mistkäfern, deren individuelle Vorzugsrichtung etwa 30° ($27-32^\circ$) rechts der positiven Grundrichtung liegt. Die Läufe, die nicht in den Vorzugsquadranten führen, verteilen sich nicht gleichmäßig über den Restkreis (s. Text)

Ein Nebenergebnis dieser Amputationsversuche ist der sichere Beweis, daß ein Verlust der Geruchsreceptoren die menotaktische Einstellung zur Luftströmung nicht beeinflußt. Die Receptoren, die dem Mistkäfer eine Ferngeruchsorientierung erlauben, liegen ausschließlich auf den Lamellen der Fühlerkeulen (WARNKE, 1931). Die Palpenreceptoren sprechen nur auf sehr hohe Duftkonzentrationen im engsten Nahbereich an.

IV. Die mehrdeutige Richtungsorientierung

Schon bei Betrachtung der Abb. 7, viel deutlicher aber bei Abb. 24, fällt auf, daß diejenigen Läufe, die nicht in die Vorzugsrichtung zielen, sich nicht gleichmäßig über den Rest des Kreises verteilen. Vergleicht man in den beiden am häufigsten angelaufenen Quadranten von Abb. 24 die mittleren Abweichungen der Laufrichtungen von der jeweiligen Grundrichtung (d.h. im windzugewandten von der positiven im windabgewandten von der negativen Grundrichtung, s. S. 200ff.) und die Streuung der Werte um die jeweilige Vorzugsrichtung, so trifft für beide Größen die Nullhypothese zu: Bezogen auf die Grundrichtungen laufen die 4 Mistkäfer also in beiden Quadranten denselben Vorzugswinkel mit derselben Streuung.

Bei Versuchen, in denen einzelne VT, die sich für eine bestimmte Richtung entschieden hatten, nach längeren Ruhepausen immer wieder laufen mußten, erhielt ich häufig vergleichbare Ergebnisse: Von einer

Laufserie zur nächsten änderte sich die Grundorientierung und/oder Seitenbeziehung zum richtenden Reiz, nicht aber die Winkelgröße. Seitenwechsel bei unveränderter Winkelgröße beobachtet man nicht selten auch, wenn bei gleichbleibender Aufsetzrichtung die Windrichtung um mehr als 90° geändert wird.

Die spontanen anemomenotaktischen Laufrichtungen von Mist- und Mehlkäfern führen nicht in sämtliche möglichen Richtungen des Vollkreises, sondern es heben sich 4 Vorzugsrichtungen — in jedem Quadrant eine — deutlich ab (vgl. Abb. 4 und 5). Berechnet man die Abweichungen der Laufrichtungen von der jeweiligen Grundrichtung in jedem Quadranten (Tabelle 4), dann zeigt sich eine bemerkenswerte Übereinstimmung in der Größe der Vorzugswinkel.

Tabelle 4. *Mittlere Abweichungen der Laufrichtungen von der jeweiligen Grundrichtung bei spontaner anemomenotaktischer Orientierung. Die Verteilungen sind in der Abb. 4 (Tenebrio molitor) und der Abb. 5 (Geotrupes silvaticus) dargestellt*

	1. Quadrant ^a	2. Quadrant	3. Quadrant	4. Quadrant
<i>Tenebrio molitor</i>	$34^\circ \pm 12^\circ$ ($n = 184$)	$32^\circ \pm 14^\circ$ ($n = 134$)	$38^\circ \pm 15^\circ$ ($n = 150$)	$36^\circ \pm 15^\circ$ ($n = 175$)
<i>Geotrupes silvaticus</i>	$23^\circ \pm 15^\circ$ ($n = 218$)	$28^\circ \pm 18^\circ$ ($n = 77$)	$34^\circ \pm 19^\circ$ ($n = 108$)	$27^\circ \pm 17^\circ$ ($n = 257$)

^a Die Quadranten werden im Uhrzeigersinn von 0° ausgehend numeriert; 0° = die positive Grundrichtung (vgl. Abb. 3). n = die Zahl der ausgewerteten Einzelläufe.

Die Bevorzugung gleicher Winkelgrößenbereiche in den 4 Quadranten durch das einzelne wie auch durch verschiedene Individuen einer Art legt folgende Vermutung nahe: Die Wahl dieser Winkelbereiche ist darauf zurückzuführen, daß die Käfer spontan bestimmte Drehkommandogrößen, die Sollwinkeln zwischen 10 — 45° Größe entsprechen, bevorzugen und diese mit wechselnder Seitentendenz und/oder wechselndem Taxisvorzeichen verbinden.

Wenn die Drehkommandogröße tatsächlich, wie sich aus der gerade geäußerten Vermutung ergibt, vierdeutig in ihrem Richtungssinn ist, sollte es im Experiment gelingen, die Quadrantenwahl von Versucheneulingen zu beeinflussen, ohne daß sich an der Winkelgröße etwas ändert.

Bei vielen Experimenten war ein Zusammenhang zwischen Quadrantenwahl und Aufsetzrichtung festgestellt worden. Es lag nahe, diese Beobachtungen im Zusammenhang mit der gerade aufgeworfenen Frage systematisch zu untersuchen.

1. Der Einfluß der Aufsetzrichtung auf die Vorzugslaufrichtung

Bei den Versuchen wurden *ausschließlich* solche Mistkäfer und Tenebrioniden verwendet, mit denen zuvor noch *nie* experimentiert worden war. Die Individuen einer Versuchsgruppe wurden vom ersten bis zum letzten Lauf in eine gleichbleibende Richtung (entweder nach 0, 90, 180 oder 270°) aufgesetzt. Jedes VT lief etwa 40—50mal. Während und am Ende eines jeden Versuchs wurde durch Änderung der Windrichtung um 40—60° geprüft, ob sich die VT auch wirklich nach dem Wind orientierten.

Die Ergebnisse dieser Versuche sind in der Abb. 25 (Mistkäfer) und der Abb. 26 (Feistkäfer) zusammengefaßt. Die Verteilungen der Laufrichtungen der einzelnen — nach der Aufsetzrichtung getrennten — VT-Gruppen einer Art lassen sich nach dem Homogenitätstest hochsignifikant gegeneinander sichern ($p < 0,0005$): *Die Wahl der spontanen Vorzugslaufrichtung hängt unter diesen Versuchsbedingungen beim nicht versuchserfahrenen Käfer also eindeutig von der Aufsetzrichtung ab.*

VT, die gegen den Wind aufgesetzt werden, wählen ungefähr gleichhäufig entweder den rechten oder den linken Quadranten. Bei einer größeren VT-Gruppe besteht also ein ausgewogenes Verhältnis zwischen der spontanen Rechts- und Linkstendenz, wie es bei Aufsetzen gegen den Wind erwartet werden muß, wenn eine bevorzugte Winkelgröße gegeben ist, es aber dem Zufall überlassen bleibt, ob der Vorzugslaufwinkel nach rechts oder links von der Grundrichtung führt.

Setzt man die Käfer mit dem Wind auf, so werden alle 4 Quadranten angefahren. Während dieses Versuchs kommt es bei einem Teil der Mistkäfer kurz nach Versuchsbeginn zu Konflikten: Eine starke Neigung, in die windzugewandte Kreishälfte zu laufen, konkurriert offensichtlich mit der durch die Aufsetzrichtung geförderten Richtungstendenz. Diesen Konflikt kann man bei Beobachtung auch direkt am Verhalten der Käfer erkennen. Die Neigung, trotz einer gegensätzlichen Aufsetzrichtung, in die windzugewandte Kreishälfte zu laufen, nimmt mit zunehmender Zahl der Einzelversuche zu (s. S. 207).

Mistkäfer (bei Stichproben ebenso Feistkäfer), die mit dem Kopf nach 90 oder 270° aufgesetzt werden, bevorzugen jeweils hochsignifikant den gleichseitigen windzugewandten Quadranten.

Betrachtet man die Versuchsergebnisse jetzt nicht unter dem Aspekt der Richtungswahl, sondern achtet man lediglich auf die Winkelgröße in den einzelnen Quadranten, dann zeigt sich, daß die Aufsetzrichtung hier keinen vergleichbaren Einfluß ausübt (Tabelle 5). Mistkäfer, die sich bei einem ersten Versuch (ca. 20—50 Einzelläufe) für eine bestimmte Laufrichtung entschieden haben, lassen sich durch einen Wechsel der Aufsetzrichtung in einem gleich anschließend durchgeführten Experiment nur in sehr seltenen Fällen zu einer Laufrichtungsänderung veranlassen. Bei Feistkäfern dagegen übt eine neue Aufsetzrichtung auch bei einem 2. Versuch noch einen starken Einfluß auf die Laufrichtungswahl aus. Somit bestand die Möglichkeit, bei derselben VT-Gruppe die Abhängigkeit der Quadranten- und Winkelgrößenwahl von einer wechselnden Aufsetzrichtung zu untersuchen.

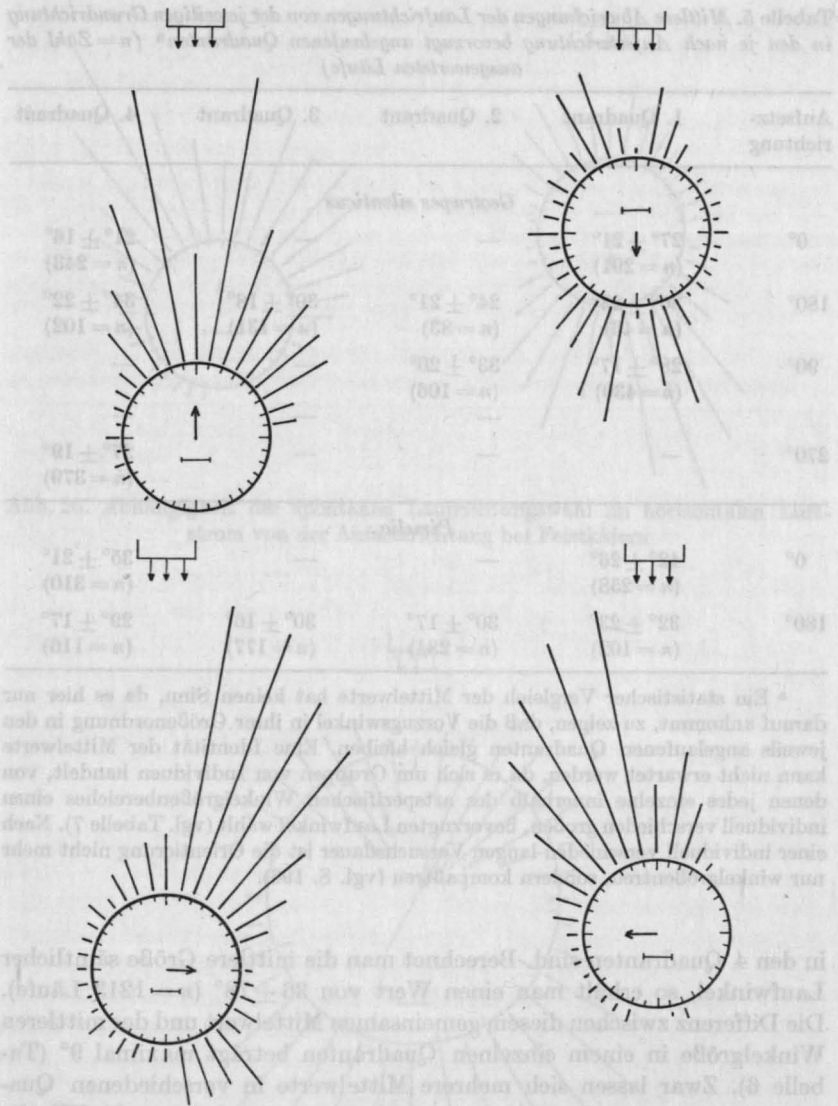


Abb. 25. Abhängigkeit der spontanen Laufrichtungswahl von der Aufsetzrichtung (= Pfeile in der Kreismitte). Versuche mit Mistkäfern, die alle erstmalig unter den Versuchsbedingungen liefen. (Maßstab in der Kreismitte hier und in den folgenden Diagrammen = 10 Läufe)

Die in Abb. 27 wiedergegebenen Versuchsergebnisse zeigen, wie stark sich die Quadrantenwahl bei *Pimelia* durch einen Wechsel der Aufsetzrichtung beeinflussen läßt und wie ähnlich die Laufrichtungsverteilungen

Tabelle 5. *Mittlere Abweichungen der Laufrichtungen von der jeweiligen Grundrichtung in den je nach Aufsetzrichtung bevorzugt angelaufenen Quadranten^a (n = Zahl der ausgewerteten Läufe)*

Aufsetz- richtung	1. Quadrant	2. Quadrant	3. Quadrant	4. Quadrant
<i>Geotrupes silvaticus</i>				
0°	27° ± 21° (n = 291)	—	—	21° ± 16° (n = 243)
180°	30° ± 23° (n = 46)	24° ± 21° (n = 83)	30° ± 18° (n = 131)	34° ± 22° (n = 102)
90°	28° ± 17° (n = 430)	33° ± 20° (n = 106)	—	—
270°	—	—	—	27° ± 19° (n = 379)
<i>Pimelia</i>				
0°	42° ± 26° (n = 258)	—	—	35° ± 21° (n = 310)
180°	32° ± 23° (n = 102)	30° ± 17° (n = 284)	30° ± 16° (n = 177)	29° ± 17° (n = 116)

^a Ein statistischer Vergleich der Mittelwerte hat keinen Sinn, da es hier nur darauf ankommt, zu zeigen, daß die Vorzugswinkel in ihrer Größenordnung in den jeweils angelaufenen Quadranten gleich bleiben. Eine Identität der Mittelwerte kann nicht erwartet werden, da es sich um Gruppen von Individuen handelt, von denen jedes einzelne innerhalb des artspezifischen Winkelgrößenbereiches einen individuell verschieden großen, bevorzugten Laufwinkel wählt (vgl. Tabelle 7). Nach einer individuell verschieden langen Versuchsdauer ist die Orientierung nicht mehr nur winkelgrößentreu, sondern kompaktreu (vgl. S. 196).

in den 4 Quadranten sind. Berechnet man die mittlere Größe sämtlicher Laufwinkel, so erhält man einen Wert von $36 \pm 18^\circ$ ($n = 1213$ Läufe). Die Differenz zwischen diesem gemeinsamen Mittelwert und der mittleren Winkelgröße in einem einzelnen Quadranten beträgt maximal 9° (Tabelle 6). Zwar lassen sich mehrere Mittelwerte in verschiedenen Quadranten gegeneinander absichern, doch kann man bei nur 11 VT, die individuell verschiedene Vorzugswinkel haben, die sie mit unterschiedlicher Streuung anlaufen, keine Identität der Laufrichtungen erwarten.

Um die wichtige Frage zu entscheiden: Behält ein Käfer, der in verschiedene Quadranten läuft, denselben Winkel zur Grundrichtung bei? — muß man die Laufrichtungsverteilungen der einzelnen Käfer in den angelaufenen Quadranten untereinander vergleichen. Dies ist in der Tabelle 7 geschehen. Bei 7 von 9 Individuen trifft die Nullhypothese

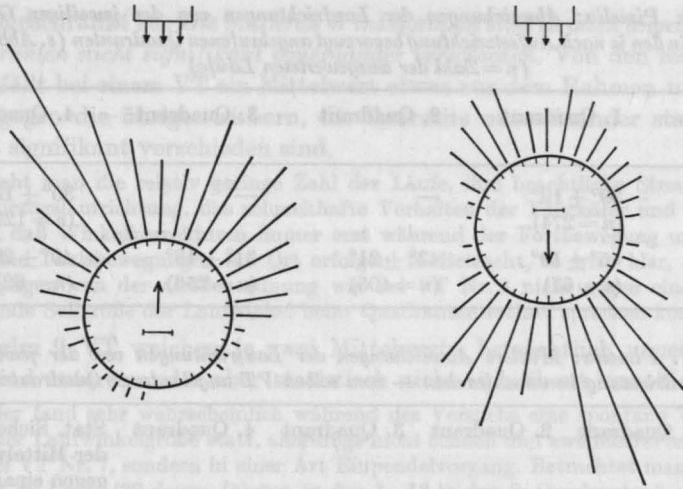


Abb. 26. Abhängigkeit der spontanen Laufrichtungswahl im horizontalen Luftstrom von der Aufsetzrichtung bei Feistkäfern

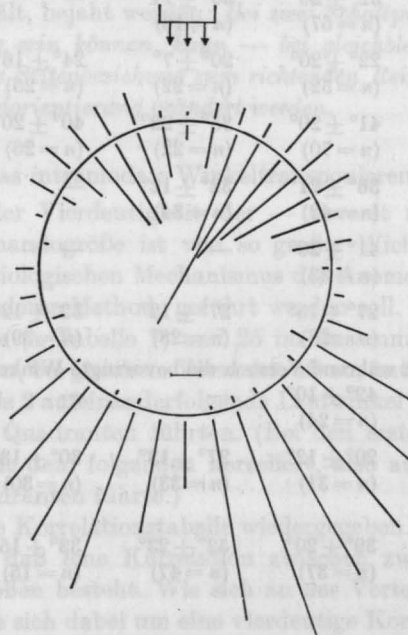


Abb. 27. Laufrichtungsverteilungen von 11 Feistkäfern, die zunächst gegen den Wind aufgesetzt wurden (Verteilung nach der Kreismitte zu aufgetragen) und dann mit dem Wind (Laufrichtungen nach außen aufgetragen)

Tabelle 6. *Pimelia*: Abweichungen der Laufrichtungen von der jeweiligen Grundrichtung in den je nach Aufsetzrichtung bevorzugt angelaufenen Quadranten (s. Abb. 27).
(*n* = Zahl der ausgewerteten Läufe)

Aufsetzrichtung	1. Quadrant	2. Quadrant	3. Quadrant	4. Quadrant
0°	39° ± 19° (<i>n</i> = 274)	—	—	30° ± 15° (<i>n</i> = 129)
180°	45° ± 19° (<i>n</i> = 67)	43° ± 21° (<i>n</i> = 405)	31° ± 18° (<i>n</i> = 256)	40° ± 20° (<i>n</i> = 62)

Tabelle 7. *Pimelia*: Mittlere Abweichungen der Laufrichtungen von der jeweiligen Grundrichtung in verschiedenen — vom selben VT angelaufenen Quadranten

VT Nr.	1. Quadrant	2. Quadrant	3. Quadrant	4. Quadrant	Stat. Sicherung der Mittelwerte gegen einander möglich ?
1	32° ± 14° (<i>n</i> = 31)	31° ± 14° (<i>n</i> = 39)	38° ± 23° (<i>n</i> = 32)	28° ± 19° (<i>n</i> = 11)	—
2	36° ± 12° (<i>n</i> = 38)	32° ± 20° (<i>n</i> = 57)	30° ± 14° (<i>n</i> = 16)	—	—
3	22° ± 12° (<i>n</i> = 26)	22° ± 20° (<i>n</i> = 52)	20° ± 7° (<i>n</i> = 22)	24° ± 16° (<i>n</i> = 25)	—
4	44° ± 17° (<i>n</i> = 33)	41° ± 20° (<i>n</i> = 70)	35° ± 22° (<i>n</i> = 22)	40° ± 20° (<i>n</i> = 26)	—
5	30° ± 10° (<i>n</i> = 34)	36° ± 21° (<i>n</i> = 42)	32° ± 12° (<i>n</i> = 34)	—	—
6	36° ± 19° (<i>n</i> = 13)	41° ± 20° (<i>n</i> = 33)	—	—	—
7	—	27° ± 15° (<i>n</i> = 28)	27° ± 12° (<i>n</i> = 28)	32° ± 12° (<i>n</i> = 39)	—
VT wechselt während Versuch die bevorzugte Winkelgröße plötzlich:					
	40° ± 11° (<i>n</i> = 34)	42° ± 10° (<i>n</i> = 24)	—	—	—
8	30° ± 15° (<i>n</i> = 23)	20° ± 12° (<i>n</i> = 31)	27° ± 13° (<i>n</i> = 33)	30° ± 13° (<i>n</i> = 30)	2. gegen die übrigen Werte <i>p</i> < 0,025
9	54° ± 16° (<i>n</i> = 50)	39° ± 20° (<i>n</i> = 37)	52° ± 23° (<i>n</i> = 47)	33° ± 15° (<i>n</i> = 15)	1. + 3. und 2. + 4. lassen sich nicht gegeneinander sichern alle übrigen Kombinationen <i>p</i> < 0,01

uneingeschränkt zu: *Die mittleren Winkelgrößen sind in allen angelaufenen Quadranten nicht signifikant voneinander verschieden.* Von den restlichen zwei fällt bei einem VT ein Mittelwert etwas aus dem Rahmen und läßt sich gegen die übrigen sichern, die ihrerseits untereinander statistisch nicht signifikant verschieden sind.

Zieht man die relativ geringe Zahl der Läufe, ihre beachtliche Streuung um die Vorzugslaufrichtung, das schreckhafte Verhalten der Feistkäfer und die Tatsache, daß Winkelkorrekturen immer erst während der Fortbewegung und nicht als reine Taxisbewegungen am Ort erfolgen, in Betracht, so wird klar, daß Abweichungen von der Größenordnung wie bei VT Nr. 8 nicht gegen eine gleichbleibende Sollgröße der Laufwinkel beim Quadrantenwechsel sprechen können.

Beim 9. VT weichen je zwei Mittelwerte beträchtlich voneinander ab, sind untereinander aber statistisch nicht signifikant verschieden.

Hier fand sehr wahrscheinlich während des Versuchs eine spontane Veränderung der Laufwinkelgröße statt, allerdings nicht schnell und zweifelsfrei erkennbar wie bei VT Nr. 7, sondern in einer Art Einpendelvorgang. Betrachtet man nur die letzten 40 Läufe (22 davon führten in den 1., 18 in den 2. Quadranten), so unterscheiden sich die beiden bevorzugten Winkelgrößen — 50° gegenüber 48° — statistisch nicht mehr signifikant.

Nach den Ergebnissen dieser Versuche muß die oben gestellte Frage, ob ein Käfer, der abwechselnd in verschiedene Quadranten läuft, die Winkelgröße beibehält, bejaht werden: *Bei zwei Schaltprozessen, die voneinander unabhängig sein können, kann — bei gleichbleibender Winkelgröße — entweder die Seitenbeziehung zum richtenden Reiz (und) oder das Vorzeichen der Grundorientierung geändert werden.*

2. Das intramodale Winkeltransponieren

Der Nachweis der Vierdeutigkeit der — vorerst noch hypothetischen — Drehkommandogröße ist von so großer Wichtigkeit für eine Diskussion des physiologischen Mechanismus der Anemomenotaxis, daß er noch mit einer anderen Methode geführt werden soll. Bei den 9 in der letzten Versuchsserie (s. Tabelle 7) und 25 im Zusammenhang mit anderen Fragestellungen, bei gleichem Versuchsaufbau, untersuchten Feistkäfern wurden jeweils 2 aufeinanderfolgende Laufwinkel korreliert, wenn sie in verschiedene Quadranten führten. (Bei den ersten 9 VT wurde jeder Laufwinkel mit dem folgenden korreliert, also auch dann, wenn er in denselben Quadranten führte.)

In Abb. 28 ist die Korrelationstabelle wiedergegeben. Mit aller Deutlichkeit zeigt sich, daß eine Korrelation zwischen zwei aufeinanderfolgenden Winkelgrößen besteht. Wie sich an der Verteilung leicht ablesen läßt, handelt es sich dabei um eine vierdeutige Korrelation: *Einem Lauf mit einer bestimmten Abweichung von der Grundrichtung, kann ein Lauf mit gleicher oder sehr ähnlicher Winkelabweichung im gleichen oder jedem der 3 übrigen Quadranten folgen.*

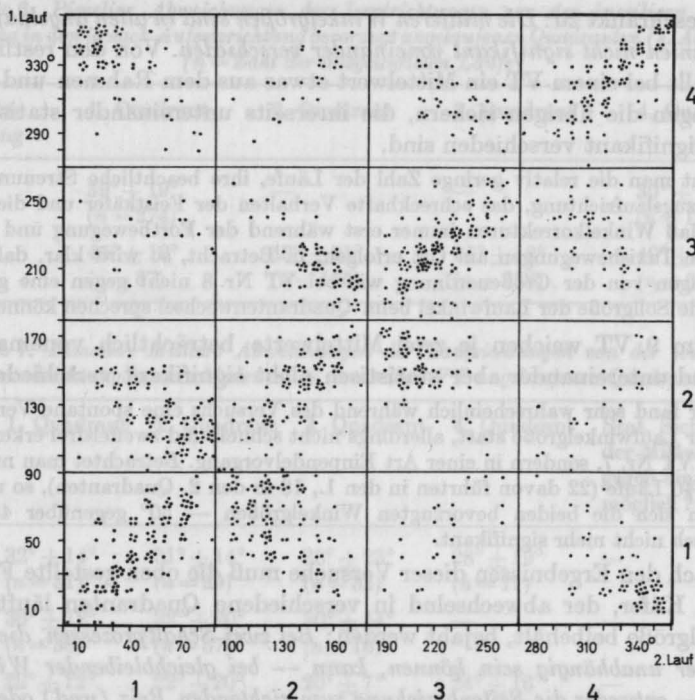


Abb. 28. Korrelationstabelle — *Pimelia*: Es wurden zwei aufeinanderfolgende Läufe korreliert, wenn sie in zwei verschiedene Quadranten führten. Bei einigen VT wurden sämtliche einander folgenden Laufrichtungen paarweise korreliert

Die Korrelationstabelle wird in 16 $90 \times 90^\circ$ -Felder eingeteilt. Jedes Feld wird durch seine Lage in einer der 4 nummerierten vertikalen Spalten (= 1. Zahl) und horizontalen Spalten (= 2. Zahl) eindeutig charakterisiert: Das Feld 21 liegt z. B. in der 2. vertikalen und 1. horizontalen Spalte.

Im einzelnen lasse sich folgende Korrelationen nachweisen und mit dem Vierfelder- χ^2 -Test sichern:

1. Die zwei aufeinanderfolgenden Läufe führen in denselben Quadranten. Sämtliche Korrelationen in den Feldern 11, 22, 33, 44 sind mit $p \ll 0,0005$ gesichert.

2. Der 2. Lauf führt in den benachbarten Quadranten mit gleichem Taxisvorzeichen.

a) Links-Rechtswechsel in der windzugewandten Kreishälfte, Felder 23, 32: χ^2 der beiden zusammengefaßten Verteilungen 43, 78; $p \ll 0,005$.

b) Links-Rechtswechsel in der windabgewandten Kreishälfte, Felder 14, 41: $\chi^2 = 197,7$; $p \ll 0,0005$.

3. Der 2. Lauf führt in den benachbarten Quadranten mit gegensätzlichem Taxisvorzeichen.

a) In beiden Quadranten wird die rechte Körperseite dem Wind zugewendet, Felder 34, 43: $\chi^2 = 25,31$; $p < 0,0005$.

b) In den beiden Quadranten wird die linke Körperseite dem Wind zugewendet, Felder 12, 21: $\chi^2 = 63,5$; $p < 0,0005$.

4. Der 2. Lauf führt in den nicht benachbarten Quadranten mit gegensätzlichem Taxisvorzeichen.

a) Windzugewandter Quadrant rechts der positiven, windabgewandter Quadrant rechts der negativen Grundrichtung, Felder 24, 42: $\chi^2 = 11,02$; $p < 0,0001$.

b) Windzugewandter Quadrant links der positiven, windabgewandter Quadrant links der negativen Grundrichtung, Felder 13, 31: $\chi^2 = 10,22$; $p < 0,005$.

Mit diesen Versuchsergebnissen ist der endgültige Nachweis erbracht, daß Käfer, die sukzessiv in verschiedene Quadranten laufen, ihre Winkelgröße beibehalten können. Bei einem Vorgang, der dem zwei- oder vierdeutigen photo-geotaktischen Winkeltransponieren mancher Insekten entspricht (vgl. u.a. VOWLES, 1954; TENCKHOFF-EIKMANN, 1959; LINSENMAIR-ZIEGLER, 1969, dort Zusammenfassung der bisherigen Ergebnisse) und den ich nach LINSENMAIR-ZIEGLER als *intramodales Transponieren* bezeichne, können offensichtlich *gleichbleibende Drehkommando-Größen mit verschiedenem Taxisvorzeichen und verschiedener Seitentendenz verschaltet werden*.

Die an den Feistkäfern gewonnenen Ergebnisse werden in vollem Umfang von den entsprechenden Resultaten an Mistkäfern bestätigt (vgl. Abb. 29): Wie nach früheren Ergebnissen nicht anders zu erwarten, können auch die Mistkäfer vierdeutig intramodal transponieren. Sämtliche Korrelationsmodi (s.o.) sind mit $p < 0,005$ gesichert.

Da Mistkäfer sehr viel seltener die Laufrichtungen wechseln als die Feistkäfer, mußten die Ergebnisse von Experimenten mit über 80 Individuen ausgewertet werden, um ein genügend großes Zahlenmaterial zu erhalten. Bei 8 zufällig ausgewählten Individuen wurden jeweils alle einanderfolgenden Läufe paarweise korreliert.

Man könnte nun einwenden, daß das intramodale Transponieren nichts weiter als ein Zeichen für die Verwechslung der Richtungen mit gleicher Abweichung von einer Grundrichtung ist. So versucht VOWLES (1954) Versuchsergebnisse bei geomenotaktischer Orientierung von Ameisen (*Myrmica*) zu interpretieren. Er nimmt an, daß die Ameisen gleichgroße Abweichungen nach rechts und links von einer geotaktischen Grundrichtung nicht unterscheiden können. Die Dressurversuche von MARKL (1964) an *Formica polyctena* beweisen, daß Ameisen sehr wohl zu einer eindeutigen geomenotaktischen Kurssteuerung fähig sind. (Die Annahme von derartig großen gattungsspezifischen Unterschieden des Orientierungsverhaltens erscheint höchst unwahrscheinlich).

Die Versuche zur Anemomenotaxis der Käfer zeigen zweifelsfrei, daß eindeutige Kurse gelaufen werden können. *Sämtliche Käfer halten nach einer individuell und artspezifisch verschieden großen Zahl von Einzelläufen eine eindeutige, von der Aufsetzrichtung dann unabhängige Richtung ein.* VT, die schon mehrfach im Versuch waren (vor allem Mistkäfer) laufen

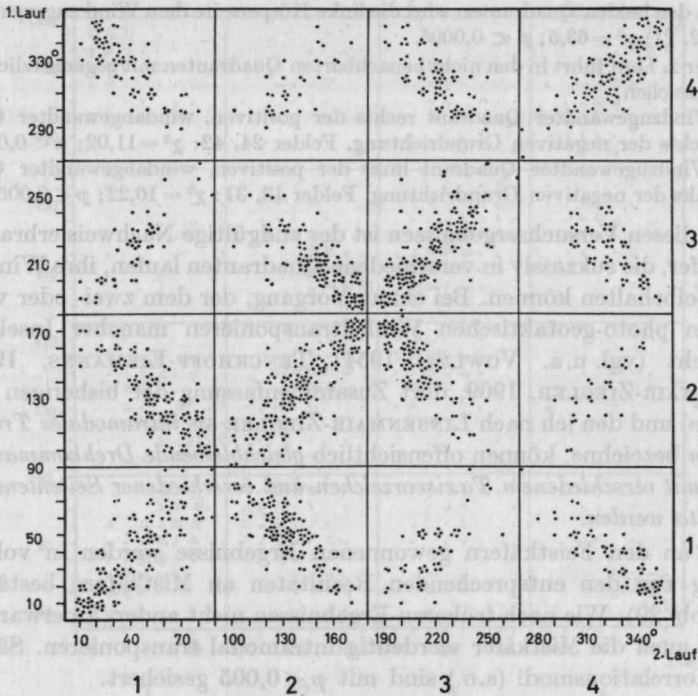


Abb. 29. Wie Abb. 28, aber *Geotrupes*

oft schon vom ersten Lauf an in eine einzige Richtung. Diese Feststellungen verbieten die Annahme, die Mehrdeutigkeit der Windorientierung könnte auf einer sinnesphysiologischen Unfähigkeit zur eindeutigen Kurssteuerung beruhen; sie muß andere Ursachen haben.

3. Die „Stimmung“ als Ursache der mehrdeutigen anemomenotaktischen Orientierung

Parallel mit der stärker werdenden Neigung, nur noch in eine einzige Richtung zu laufen, gehen auffallende Änderungen des Verhaltens einher. Während sich die VT (vor allem die Tenebrioniden) zu Beginn einer Laufserie äußerst schreckhaft verhalten, werden sie mit zunehmender Zahl der Läufe immer ruhiger.

Sie stellen sich nicht mehr tot und beginnen gleich nach dem Aufsetzen mit der Laufrichtungskorrektur, während sie zu Beginn des Versuchs immer erst eine mehr oder weniger lange Strecke in Aufsetzrichtung davonstürzen, bevor sie mit einer Kurskorrektur beginnen. Die zunächst sehr hohe Laufgeschwindigkeit bei den Feist- und Mehlkäfern nimmt signifikant ab. Feistkäfer ♂♂, die nach längeren Laufserien diesen Zustand erreicht haben, nehmen oft eine charakteristische Schrägstellung ein — Kopf nach unten, Vorderbeine stark eingeknickt — und stülpen

ihren Penis aus; man muß vermuten, daß sie hierbei Duftstoffe abgeben. Ähnliches Verhalten konnte auch bei Mehlkäfer-♂♂ beobachtet werden. Ruhige Tenebrioniden nehmen Futter an, während sie zu Beginn einer Laufserie darüber stolpern können, ohne es zu beachten.

Diese Beobachtungen sprechen für eine sich ändernde Motivation der Läufe. Während sie zu Versuchsbeginn rein fluchtmotiviert zu sein scheinen, gewinnen später andere Motivationen zunehmend an Einfluß, wie man an den dann auftretenden Verhaltensweisen ablesen kann. Hiermit bietet sich uns eine Erklärungsmöglichkeit für die zu Versuchsbeginn so oft beobachtete mehrdeutige Richtungstendenz an: Ihre Ursache muß außer im physiologischen Orientierungsmechanismus in der biologischen Bedeutung der Läufe gesucht werden. Da es sich zunächst um reine Fluchtläufe handelt, ist es für den Käfer vorteilhaft, möglichst wenig Zeit mit der Suche nach der richtigen Laufrichtung zu verbringen und möglichst geradlinig vom Feind — dem Experimentator — wegzulaufen.

Nach einem äußeren, richtenden Reiz scheinen sich die Käfer orientieren zu müssen, da sie ohne einen solchen — zumindest bei Fluchtstimmung — früher oder später im Kreis laufen. Es leuchtet ein, daß es unter diesen Umständen für das VT am günstigsten ist, wenn es intramodal transponieren und den nächsten — seiner spontan eingestellten Drehkommandogröße entsprechenden — Laufwinkel zu einer Grundrichtung wählen kann.

Käfer, die sich an die Versuchssituation gewöhnt haben, reagieren auf das Anfassen und anschließende Aufsetzen in verschiedene Richtungen, wie auf ein harmloses Hindernis, das sie einen Moment aufhält und dann zu einem Umweg zwingt.

Während es bei einem Fluchtlauf, der das VT aus einer unmittelbaren Gefahr retten soll, nur darauf ankommt, dem Feind zu entfliehen, wobei ein gerader und in seinem Richtungssinn eindeutiger Kurs nur solange sinnvoll ist, als der Feind seine relative oder absolute Position nicht verändert, ist es im Gegensatz dazu wohl die wichtigste Aufgabe einer nicht „feindflucht“motivierten Richtungsorientierung, *dem Tier die Einhaltung eines geraden und eindeutigen Kurses zu ermöglichen*. Sie soll verhindern, daß das Tier etwa bei der Suche nach einem biologisch relevanten Objekt oder wie hier, beim Bestreben eine bestimmte Umgebung zu verlassen und eine andere aufzusuchen, immer wieder dasselbe Gebiet durchläuft.

4. Intramodales Transponieren bei „ruhigen“ VT

Eine Situation gibt es, in der auch manche VT, die sich schon lange an die Versuchssituation gewöhnt haben, intramodal transponieren: Käfer, die während einer Laufserie immer in dieselbe Startrichtung auf-

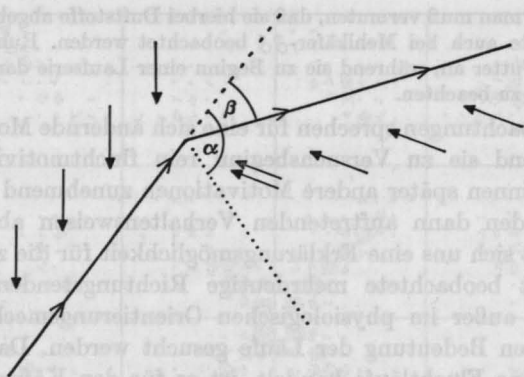


Abb. 30. Reaktion eines „ruhigen“ Mistkäfers auf einen Windrichtungswechsel. Er transponiert intramodal, d.h. er wechselt die Seite gegenüber dem richtenden Reiz, ohne die Laufwinkelgröße zu verändern. Dadurch weicht er nur um den Winkel β von der ursprünglichen Kompaßrichtung ab. Bei einer kompaßtreuen Korrektur würde er um den Winkel α von der vorher eingehaltenen Laufrichtung abweichen

gesetzt werden, können bei gleichbleibender mittleren Abweichung von der Grundrichtung die Seite gegenüber dem richtenden Reiz wechseln, sehr selten auch die Grundorientierung ändern, wenn man entweder bei gleichbleibender Aufsetzrichtung die Windrichtung um mehr als 90° verändert oder aber bei gleichbleibender Windrichtung die Aufsetzrichtung um einen entsprechenden Betrag verschiebt. Eine naheliegende Erklärung dieser auch bei Skorpionen beobachteten Erscheinung (vgl. Abb. 5 in LINSEMAIR, 1968) ist die folgende:

Die plötzliche Änderung des über einen längeren Zeitraum gleichen Verhältnisses zwischen Aufsetz- und Windrichtung empfindet das VT als *Windrichtungswechsel*. (Da es keine weitere Orientierungsmöglichkeit besitzt, kann es einen realen Windrichtungswechsel nicht von einem durch plötzliche Änderung der Aufsetzrichtung vorgetäuschten unterscheiden.) Indem das VT einem plötzlichen starken Windrichtungswechsel nicht in vollem Ausmaß ($\sphericalangle \alpha$) folgt, sondern nur soweit als in Abb. 30 ($\sphericalangle \beta$) dargestellt, weicht es um einen viel geringeren Betrag von der ursprünglichen Kompaßrichtung ab. Dies könnte eine Vorkehrung gegen schleifen-, im Extremfall auch kreisförmiges Gehen sein, wenn sich das VT nur nach einer stark schwankenden Windrichtung orientieren kann. Im Freiland wurden bei Skorpionen für die Richtigkeit dieser Deutung wichtige Anhaltspunkte gefunden, für die Käfer stehen vergleichbare Ergebnisse noch aus.

Käfer, die die Möglichkeit haben, ihre Laufrichtung noch mit Hilfe eines weiteren richtenden Reizes zu kontrollieren, zeigen — bezogen auf

die Windrichtung — Seiten- und Taxiswechsel, sobald die Windrichtung entsprechend stark schwankt. Sie können so ihre Laufrichtung einigermaßen konstant halten, worauf in der vorliegenden Arbeit aber noch nicht näher eingegangen werden kann.

V. Untersuchungen zum und Diskussion über den physiologischen Mechanismus der Anemomenotaxis

Wie sich bei allen Versuchen zeigte, laufen sowohl die Mistkäfer als auch die Tenebrioniden in duftlosen Windströmen im Regelfall nicht direkt gegen oder mit dem Wind, sondern sie halten Winkel zur Strömungsrichtung ein, *sie laufen menotaktisch*.

Zwei Theorien versuchen derzeit, die besonderen Leistungen der Menotaxis zu erklären:

1. JANDERS (1957, 1963) Kompensationstheorie, die von der Annahme eines engen Zusammenhangs zwischen Grundorientierung und Menotaxis ausgeht: Bei Abweichung von der Grundrichtung entsteht eine reaktive Dreherregung — die Drehtendenz —, die zur Grundrichtung zurückführt. Bei der Menotaxis wird eine entgegengerichtete Dreherregung — das Drehkommando — zentral erzeugt. Seine Größe entspricht (mit umgekehrtem Vorzeichen) derjenigen der Drehtendenz des jeweiligen Sollwinkels; Drehtendenz und Drehkommando kompensieren sich also bei einer bestimmten Stellung zur Reizrichtung. Nach dieser Theorie entsteht die neue dreherregungsfreie Sollage durch Addition einer sollwertverstellenden Führungsgröße — des Drehkommandos — zur Regelgröße.

2. Einen anderen Mechanismus nimmt MITTELSTAEDT (1961, 1962) an: Er vermutet, daß sowohl das Drehkommando — als Winkelgröße — als auch die jeweilige Abweichung von der Grundrichtung — der Istwinkel — in 2 Komponenten aufgespalten werden, wobei eine dem Sinus, die andere den Cosinus der Abweichung von der Grundrichtung proportional ist. Das wesentliche Prinzip seiner Bikomponententheorie ist nun das „der reziproken Modulation der beiden Abweichungskomponenten durch das Drehkommando“. Die neue dreherregungsfreie Sollrichtung zeichnet sich dadurch aus, daß die Summe der Produkte aus den ungleichnamigen Größen von Soll- und Istwinkel gleich null ist.

Beide Theorien stützen sich auf Befunde, die an der Photo- und Geomenotaxis von Insekten und Wirbeltieren erarbeitet wurden. Da in den bisher besprochenen Versuchsergebnissen keinerlei Anhaltspunkte gefunden werden konnten, die die Annahme eines prinzipiellen Unterschiedes zwischen den möglichen zentralen physiologischen Mechanismen der menotaktischen Orientierung von Insekten nach Licht und Schwerkraft einerseits und Wind andererseits erfordern, soll im folgenden untersucht werden, ob bestimmte Versuchsergebnisse eine der beiden Theorien unterstützen.

Zur hypothetischen Erklärung des intramodalen Winkeltransponierens wurde oben angenommen, daß eine gleichbleibende Drehkommandogröße verschiedenartig verschaltet werden kann. Es gilt also zunächst, die Existenz eines Drehkommandos nachzuweisen.

1. Experimenteller Nachweis des Drehkommandos und der Beteiligung der beiden Grundorientierungen an der menotaktischen Einstellung

Beim Vorliegen eines Kompensationsmechanismus müßte man das beim menotaktisch orientierten Tier eingestellte Gleichgewicht zwischen Drehtendenz und Drehkommando stören können, indem man die Drehtendenz — die eine reaktive Dreherregung sein soll — aufhebt. (Eine Abschwächung ist bei reiner Anemomenotaxis nicht möglich, da keine Abhängigkeit der Laufwinkel von der Reizstärke nachweisbar war.) Wie die Versuche mit diskontinuierlichem Wind zeigten, reagierten die Käfer — die in diesen Versuchen immer in die windzugewandte Kreishälfte gelaufen waren — auf eine plötzliche Windabschirmung in der Regel mit einer Wendung von der Windrichtung weg (vgl. S. 172).

Bei 26 Mistkäfern, 5 Feistkäfer und 16 Mehlkäfern wurde nun nachgeprüft, in welcher Weise Laufrichtung bei kontinuierlichem Wind und Drehrichtung nach Unterbrechung des Luftstromes voneinander abhängen.

Methode. Sobald die VT eine gerade Laufstrecke von mindestens 25 cm zurückgelegt hatte, wurde der Luftstrom plötzlich unterbrochen. Dabei wurde der Wind mit einem Kartonstück abgeschirmt, sehr gut bewährte sich auch die Methode, einen 4 cm hohen und im Durchmesser 7,5 cm messenden Zylinder über die laufenden Käfer zu stülpen. In Kontrollversuchen ohne Wind wurde festgestellt, daß der Karton oder Zylinder selbst — wenn man ihn, wie in den Versuchen immer geschehen, vorsichtig auf die Lauffläche aufsetzt — erst bei direkter Berührung wahrgenommen wird. Eine Wendung direkt nach der Windunterbrechung und lange vor der Berührung erfolgt somit als Reaktion auf die Windstille und wird nicht von einer sonstigen Eigenschaft des Kartons bedingt.

Es ist wichtig, die Windunterbrechung erst vorzunehmen, wenn das VT in seiner Vorzugsrichtung läuft. Schaltet man den Wind während einer Korrekturbewegung aus, so wird diese in der Regel im gleichen Sinn noch etwas weitergeführt. Bei jedem 2.—3. Lauf fand keine Windunterbrechung statt, um eine Abschwächung der Drehreaktion zu vermeiden, wie sie nach häufigen und in kurzen Abständen aufeinanderfolgenden Windunterbrechungen festgestellt wurde (vgl. S. 174).

Gewertet werden folgende beide Reaktionen: 1. Eine ruckartige Wendung von $> 20^\circ$ gleich nach der Windunterbrechung, der ein kurzes Anhalten oder eine auffallende Verminderung der Laufgeschwindigkeit vorausgehen kann, und 2. ein deutliches bogenförmiges Abweichen des VT von seiner ursprünglich geraden Laufrichtung, das meist ohne erkennbare Verlangsamung der Laufgeschwindigkeit nach dem Windausschalten einsetzt. Bei etwa $\frac{1}{5}$ der Windunterbrechungen erhält man unklare Reaktionen. Entweder sind Wendebewegungen überhaupt nicht erkennbar oder es erfolgt ein gleichmäßiges Pendeln nach beiden Seiten. Manche VT bleiben nach einer Windunterbrechung zunächst 20—60 sec — manchmal auch noch länger — stehen, bevor sie weiterlaufen. Ihre dann erfolgenden Wendungen wurden nicht mehr gewertet.

Von entscheidender Wichtigkeit bei diesen Versuchen ist, daß man entweder mit vollständig geblendeten VT oder bei völlig homogener Beleuchtung arbeitet, andernfalls kann man auch bei Dunkelrotbeleuchtung lichtabhängige Wendungen erhalten.

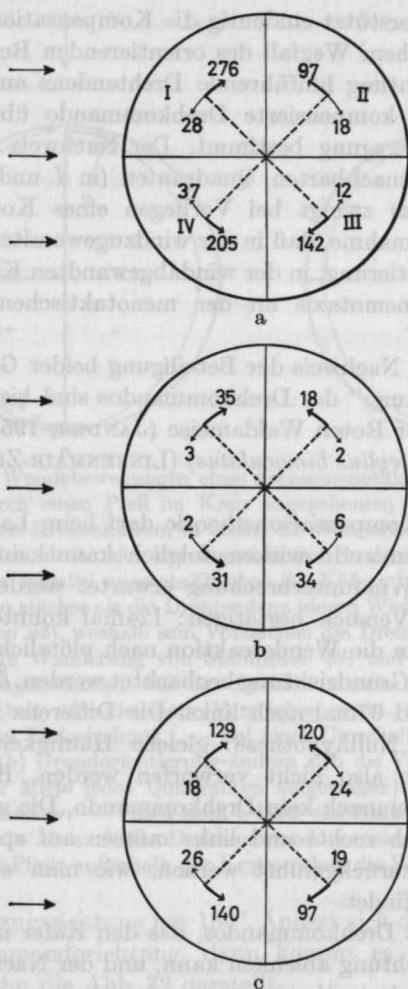


Abb. 31a—c. Richtungssinn der durch plötzliche Windunterbrechung induzierten Wendebewegungen bei menotaktischen Läufen. Sämtliche Laufkurse, die in einen Quadranten führen, wurden zusammengefaßt, da die Winkelgröße im überprüften Bereich von etwa 5° bis etwa 80° innerhalb eines jeden Quadranten den Drehsinn der Wendebewegungen nicht beeinflusst. a Mistkäfer; b Feistkäfer; c Mehlkäfer

Abb. 31a, b und c gibt die Resultate dieser Versuche wieder. Die Ergebnisse an den verschiedenen VT-Arten gleichen sich: *In der vorderen Kreishälfte drehen sich die VT signifikant bevorzugt von der Windrichtung weg, in der hinteren, windabgewandten Kreishälfte dagegen zur Windrichtung hin, unabhängig von der Größe des im jeweiligen Quadranten eingehaltenen Winkels.*

Dieses Resultat unterstützt eindeutig die Kompensationstheorie der Menotaxis: Bei plötzlichem Wegfall des orientierenden Reizes wird die reaktive, zur Grundrichtung hinführende Drehtendenz aufgehoben; es bleibt das nicht mehr kompensierte Drehkommando übrig, das den Drehsinn der Wendebewegung bestimmt. Der Nachweis einer gegensinnigen Drehung in benachbarten Quadranten (in *I* und *IV* oder *II* und *III*, vgl. Abb. 31a) zwingt bei Vorliegen eines Kompensationsmechanismus zu der Annahme, daß in der windzugewandten Kreishälfte die positive Grundorientierung, in der windabgewandten Kreishälfte dagegen die negative Anemotaxis an der menotaktischen Einstellung beteiligt ist.

Gleiche Ergebnisse: Nachweis der Beteiligung beider Grundorientierungen, „Sichtbarmachung“ des Drehkommandos sind bislang nur von der Photomenotaxis der Roten Waldameise (JANDER, 1957), des Mehlkäfers und der Grille (*Gryllus bimaculatus*) (LINSENMAIR-ZIEGLER, 1969) bekannt geworden.

Bei Zutreffen der Kompensationstheorie darf beim Lauf in Grundrichtung kein Drehkommando wirken, folglich kann keine bevorzugte Wendung nach einer Windunterbrechung erwartet werden. Diese Erwartung ließ sich im Versuch bestätigen: 124mal konnte bei den 26 untersuchten Mistkäfern die Wendereaktion nach plötzlicher Windstille während eines Laufs in Grundrichtung beobachtet werden, 57mal drehten die VT nach rechts und 67mal nach links. Die Differenz ist statistisch nicht signifikant, die Nullhypothese: gleiche Häufigkeit der beiden Wenderichtungen kann also nicht verworfen werden. Beim Lauf in Grundrichtung wirkt demnach kein Drehkommando. Die gleichhäufigen Wendebewegungen nach rechts und links müssen auf spontane Laufrichtungsänderungen zurückgeführt werden, wie man sie bei jedem desorientierten Insekt findet.

Der Nachweis eines Drehkommandos, das den Käfer nur um bis zu 90° von einer Grundrichtung ablenken kann, und der Nachweis der Beteiligung beider Grundorientierungen an der Anemomenotaxis läßt nun eine gut fundierte Hypothese über die Vorgänge beim vierdeutigen Transponieren zu: Eine gleichbleibende Drehkommandogröße kann mit verschiedenen Vorzeichen der reaktiven Drehtendenz entgegenwirken: Ein (willkürlich so genanntes) positives Vorzeichen führt zu einer — drehkommandobedingten — Rechtsdrehung, ein negatives Vorzeichen zu einer Linksdrehung. Bleibt die Grundorientierung gleich — sie bestimmt die Richtung (= Vorzeichen) der Drehtendenzen in der rechten und linken Kreishälfte (vgl. Abb. 32) — so kommt es zum Rechts-Linkswechsel in derselben (reizzu- oder reizabgewandten) Kreishälfte. Wird das Vorzeichen der Drehtendenzen durch Taxiswechsel bei gleichbleibender Drehkommandorichtung umgeschaltet, dann resultiert daraus eine Verlage-

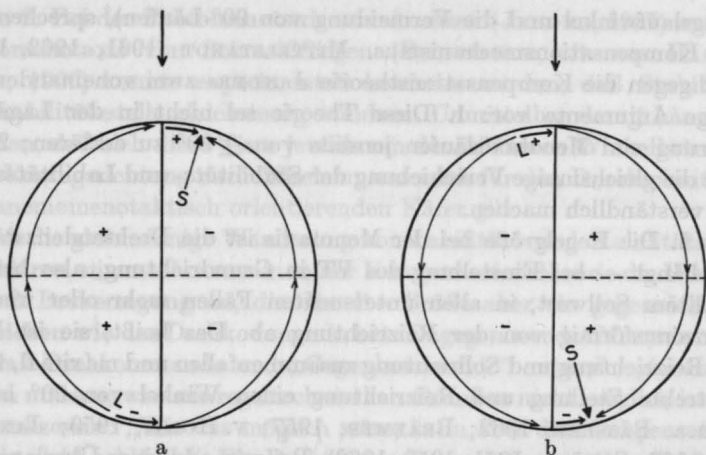


Abb. 32a u. b. Wendebewegungen eines anemomenotaktisch laufenden Käfers, der aus seiner (durch einen Pfeil im Kreis angegebenen) Vorzugsrichtung abgelenkt wird. Nur in den Kreissektoren, in denen die Wenderichtungen durch dicke Pfeile angezeigt werden, dreht sich der menotaktisch laufende entgegengesetzt wie ein positiv (a) oder negativ anemotaktischer (b) Käfer: In diesen Bereichen ist das Drehkommando stärker als die Drehtendenz (deren Wirkungsrichtung durch dünne Pfeile angegeben ist), weshalb sein Vorzeichen die Drehrichtung bestimmt. — Um die gleichsinnige Wanderung von Stabilitäts- (*S*) und Labilitätsstelle (*L*) zu erklären, wird angenommen, daß das Drehkommando im vorderen und hinteren Winkelbereich mit verschiedenem Vorzeichen wirkt. (+ bedeutet eine Rechtsdrehung — eine Linksdrehung.) — Bei einer Umschaltung von der positiven (a) zur negativen (b) Grundorientierung ändern sich die Vorzeichen der Drehtendenz (sie sind in der Mitte jedes Quadranten aufgetragen) in der linken und rechten Kreishälfte alternativ. — Von a nach b fand ein Transponierschritt statt, bei dem sowohl das Taxis- als auch das Drehkommandovorzeichen umgeschaltet wurde. — Die Pfeile außerhalb der Kreise geben die Windrichtung an

zung der Vorzugsrichtung um 180° . Ändert sich das Taxisvorzeichen und die Drehkommandorichtung, dann kommt es zu einem Transponierschritt, wie ihn die Abb. 32 darstellt.

2. Diskussion über den physiologischen Orientierungsmechanismus

Die bislang erarbeiteten Versuchsergebnisse erlauben noch keine abschließende Betrachtung über den Mechanismus der Anemomenotaxis. Die Diskussion enthält infolgedessen nur eine sehr kurze — und daher für einen mit den hier behandelten Problemen nicht vertrauten Leser vielleicht teilweise etwas schwer verständliche — Stellungnahme zu den beiden Haupteinwänden MITTELSTAEDT's gegen die Kompensationstheorie JANDERS's.

Alle bisherigen Versuchsergebnisse, die Aussagen über den Mechanismus der Anemomenotaxis zulassen (Vierdeutigkeit des Drehkommandos, Wirkungsrichtung des Drehkommandos, Beteiligung beider Grundorientierungen an der Menotaxis; evtl. auch die Bevorzugung relativ spitzer

Vorzugslaufwinkel und die Vermeidung von 90° -Läufen), sprechen für einen Kompensationsmechanismus. MITTELSTAEDT (1961, 1962, 1963) bringt gegen die Kompensationstheorie JANDERS zwei voneinander abhängige Argumente vor: 1. Diese Theorie sei nicht in der Lage die Steuerung von Menotaxisläufen jenseits von $\pm 90^\circ$ zu erklären; 2. sie könne die gleichsinnige Verschiebung der Stabilitäts- und Labilitätsstelle nicht verständlich machen.

Zu 1. Die Regelgröße bei der Menotaxis ist die Drehtendenzstärke. Diese hängt — bei Einstellung des VT in Grundrichtung, also bei unverstelltem Sollwert, in allen untersuchten Fällen mehr oder weniger genau sinusförmig von der Reizrichtung ab. Das heißt, sie ist Null, wenn Reizrichtung und Sollrichtung zusammenfallen und maximal, wenn angestrebte Stellung und Reizrichtung einen Winkel von 90° bilden (vgl. u. a. BÄSSLER, 1962; BRAEMER, 1957; v. HOLST, 1950; JANDER, 1957, 1963; SCHÖNE, 1951, 1959, 1962). Bei rein additiver Überlagerung des, im Vorzeichen gleichbleibenden, Drehkommandos über den Gesamtbereich der Regelgröße müssen die Stellen, an denen sich die beiden entgegengerichteten Dreherregungen einmal im stabilen Gleichgewicht — Stabilitätsstelle — zum anderen in einem labilen Gleichgewicht — Labilitätsstelle — gegenseitig kompensieren, aufeinander zuwandern. Bei $\pm 90^\circ$ -Abweichungen von der Grundrichtung fallen die beiden Stellen zusammen. Kurse, die jenseits 90° liegen, können demnach nicht mehr gelaufen werden, da ein Drehkommando, welches das Tier zu einer stärkeren Abweichung als 90° von der Grundrichtung zwingt, zu einer Dauerrotation führen muß (vgl. auch HASSENSTEIN, 1966; SCHÖNE, 1962). Nun zeigen sowohl die Untersuchungen von JANDER (1957) an der Photomenotaxis der Roten Waldameise, wie auch die hier vorgelegten Versuchsergebnisse, daß Winkel jenseits von 90° wieder „kleiner werden“. Das heißt, das Drehkommando, das dem VT die Einhaltung eines stabilen menotaktischen Laufwinkels jenseits von 90° erlaubt, zwingt das VT nicht zu einer größeren Abweichung von der *einen* Grundrichtung, die MITTELSTAEDT annimmt, sondern es wirkt von einer *zweiten* Grundrichtung aus, *weshalb es in keinem Fall eine größere Abweichung als 90° von einer der beiden Grundrichtungen zu kompensieren hat.*

Der Nachteil eines solchen Mechanismus mit gegensinniger Wanderung von Stabilitäts- und Labilitätsstelle ist der, daß die $\pm 90^\circ$ -Laufrichtungen gegen Störungen sehr anfällig sein müssen und die bei Abweichungen notwendigen Korrekturen immer eine annähernd volle Umdrehung erfordern. Da erst ein Fall bekannt wurde, bei dem eine derartige rein additive Überlagerung des Drehkommandos über die Regelgröße stattfindet (SCHÖNE, 1962) kann noch nicht gesagt werden, ob — wie bei der Photomenotaxis der dort untersuchten Dydiscidenlarven — 90° -Kurse einfach vermieden werden.

Zu 2. Bei der Photomenotaxis von Ameisen (JANDER, 1957) und der Photomenotaxis von Schmeißfliegen (BUTENANDT, zit. aus HASSENSTEIN, 1966) konnte experimentell bewiesen werden, daß Stabilitäts- und Labilitätsstelle gleichsinnig wandern. Unmittelbar damit hängt zusammen, daß sich diese Tiere jeweils um den kleineren Winkelbetrag zu ihrer Vorzugsrichtung zurückdrehen, was auch für den Durchschnitt der sich anemomenotaktisch orientierenden Käfer gilt.

Um die gleichsinnige Wanderung von Labilitäts- und Stabilitätsstelle zu erklären, nimmt JANDER in seiner Kompensationstheorie die Wirkung einer 2. Dreherregung an, die dieselbe Größe aber ein gegensätzliches Vorzeichen wie das Drehkommando hat. Dagegen wendet MITTELSTAEDT ein, daß Drehkommando und „Gegenkommando“ entweder gleichzeitig wirken müssen, was aus regeltechnischen Gründen nicht möglich ist oder aber sukzessiv: „Wie das möglich wäre, kann aber die Kompensationstheorie nicht erklären“. Die Drehtendenzkurven eines in Grundrichtung laufenden VT sind bis auf das Vorzeichen in der rechten und linken Kreishälfte identisch. Eine gleiche Abweichung nach rechts oder links von einer Grundrichtung wird mit der gleichen Drehtendenzstärke aber verschiedenem Vorzeichen bewertet, d. h. das VT dreht sich in der einen Kreishälfte nach links, in der anderen aber nach rechts. Da ein VT niemals gleichzeitig in der rechten und linken Kreishälfte laufen kann, stören sich die beiden gegensätzlichen Vorzeichen nicht.

Vorerst liegen keine Beobachtungen vor, die die Annahme einer analogen Vorzeichenumkehr der Drehkommandorichtung in der reizzugewandten und der reizabgewandten Kreishälfte verbieten. Die beiden Vorzeichen können sich dabei ebensowenig gegenseitig stören, wie die gegensätzlichen Drehtendenzvorzeichen, da das Tier nie gleichzeitig in beiden Kreishälften läuft. Man muß lediglich fordern, daß das VT feststellen kann, ob es sich in der vorderen oder hinteren Kreishälfte befindet. Daß die Käfer zur Umschaltung des Vorzeichens des Drehkommandos fähig sind, beweisen die Versuchsergebnisse, in denen intramodales Transponieren bei gleichbleibender Grundorientierung nachgewiesen wurde: Hierbei kann sich nur die Wirkungsrichtung des Drehkommandos geändert haben.

Ein Kompensationsmechanismus, bei dem Winkel nicht größer als 90° werden können, und bei dem der — umschaltbare — Richtungssinn der Drehtendenzen in der rechten und linken Kreishälfte und der — ebenfalls umschaltbare — Richtungssinn der Drehkommandogrößen in der vorderen und hinteren Kreishälfte alternative Vorzeichen aufweisen, erklärt nicht nur die zur Anemomenotaxis der Käfer erarbeiteten Befunde adäquat, er widerspricht auch keinem wesentlichen, bei der Untersuchung menotaktischer Orientierungsweisen anderer Insekten gefundenen Sachverhalt.

Eine erschöpfende Diskussion und eine abschließende Behandlung der hier angeschnittenen Probleme wird erst möglich sein, wenn der genaue Verlauf der Drehtendenzstärkenkurve bei menotaktischer Orientierung bekannt ist.

D. Diskussion über die biologische Bedeutung der Anemomenotaxis

Alle folgenden Überlegungen beziehen sich ausschließlich auf laufende Insekten, denn eine reine Anemomenotaxis, wie sie hier untersucht wurde, ist nur beim laufenden oder sitzenden Tier vorstellbar, nicht aber beim fliegenden.

Damit ist nicht gesagt, daß bei Insekten, die auch kleinste Wegstrecken fliegend zurücklegen, keine Anemomenotaxis vorkommen kann. Man könnte sich durchaus vorstellen, daß sie vor dem Abflug eine anemomenotaktische Einstellung vornehmen, die sie während des Fluges — optisch gesteuert — beibehalten. Sichere Hinweise auf ein solches Verhalten liegen allerdings nicht vor.

Bei einem großen Teil der oben besprochenen Versuche hat die Anemomenotaxis der Käfer die Funktion einer Kompaßorientierung, die — wie eine Photo- oder Geomenotaxis unter entsprechenden Bedingungen — gerichtete Fluchtläufe oder allgemeiner: eine geradlinige Fortbewegung im Raum erlaubt. Sicherlich werden sich die Käfer auch unter natürlichen Bedingungen der Anemomenotaxis als Raumorientierung bedienen, wenn andere richtende Reize fehlen. Ob aber die Anemomenotaxis der Käfer auch bei Vorhandensein z. B. optischer richtender Reize und bei verschiedensten Stimmungen noch eine so bedeutende Rolle für die Raumorientierung spielt, wie bei den Skorpionen, bleibt vorerst sehr zweifelhaft.

Vielfach erkannt und beschrieben, allerdings noch in keinem Fall befriedigend analysiert, ist die Bedeutung der positiven Anemotaxis bei geruchlicher Zielfindung von Insekten (DANZER, 1956; DAYKIN, 1967; FLÜGGE, 1934; HERAN, 1962; OTTO, 1951; SCHANZ, 1953; SCHWINCK, 1954, 1955; STEINER, 1953, 1954; TRAYNIER, 1968; WARNKE, 1931; u. a.).

Während für die Nahorientierung von Insekten (im cm-Bereich) mehrfach bewiesen werden konnte, daß eine rein osmotropotaktische oder osmoklinotaktische Orientierung zur Geruchsquelle führen kann (u. a. HANGARTNER, 1967; HARTUNG, 1935; LINDAUER und MARTIN, 1963; MARTIN, 1964; MURR-DANIELCZICK, 1930), steht ein solcher Beweis für die Fernorientierung noch aus. Einige Autoren (FLÜGGE, 1934; DANZER, 1956; SCHNEIDER, 1957; SCHWINCK, 1954; STEINER, 1953, 1954; u. a.) nehmen an, daß eine sichere geruchliche Fernorientierung ohne die Anemotaxis nicht möglich ist, wofür sie überzeugende Argumente ins Feld führen. Danach löst der Duft bei der osmischen Fernorientierung nur eine spezifische Orientierungshandlung aus: eine posi-

tive Anemotaxis, die die genaue Zielfindung ermöglicht. Vergleichbares ist auch über die geruchliche Orientierung von Molchen an Land (CELOT, 1931) und Wassertieren, vor allem Fischen (u.a. WISBY und HASLER, 1954; CREUTZBERG, 1953) aber auch z.B. von Planarien (DOFLEIN, 1926; KOEHLER, 1932, u.a.) und von Meeresschnecken (HAAFTEN und VERWEY, 1960) bekannt geworden, bei denen der Duft eine positive Rheotaxis auslöst (vgl. auch FRAENKEL und GUNN, 1961).

Dem Problem, wie ein laufendes Tier den gesuchten Duft findet, wurde bislang recht wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Es liegt nahe, anzunehmen, daß die *Anemomenotaxis beim Appetenzverhalten des laufenden Käfers, der nach einem geruchlichen Schlüsselreiz „sucht“, ihre biologisch wichtigste Aufgabe erfüllt*. Da der Wind Träger der Duftmoleküle ist und seine Strömungsrichtung Auskunft über die Lage der Duftquelle gibt, ist es vorteilhaft, bei der Suche nach einem bestimmten Duft auf Luftströmungen zu achten. Es ist einleuchtend, daß ein Käfer, der menotaktisch zur Windrichtung läuft, pro Zeiteinheit einen größeren Windquerschnitt „abriechen“ kann, als einer der sich mit oder gegen den Wind fortbewegt. Achtet er überhaupt nicht auf die Windrichtung, sondern steuert er seinen Kurs ausschließlich mit Hilfe anderer richtender Reize, so hängt es vom Zufall ab, ob er eine günstige Richtung zur Windströmung einschlägt.

Düfte spielen aber im Leben vieler Insekten eine so hervorragende Rolle, daß es schwerfällt, sich vorzustellen, ihr Auffinden bleibe rein dem Zufall überlassen (zumal bei den hier betrachteten entweder nur oder doch zeitweilig laufenden Insekten, die sich ja immer sehr viel langsamer fortbewegen als fliegende). Selbstverständlich kann ein Insekt so genaue angeborene oder erworbene Informationen darüber besitzen, wo es den gesuchten Duft — etwa mit Hilfe optischer Auslöser — finden kann, daß eine Geruchsfernorientierung überflüssig ist. Sehr viele Insekten besitzen derartige Kenntnisse sicher nicht, ihnen könnte eine Anemomenotaxis große Vorteile bieten.

Freilandversuche und -beobachtungen, die die hier geäußerte Vermutung über die biologische Hauptaufgabe der Anemomenotaxis bestätigen, fehlen noch vollständig; durch Vorversuche unter Laborbedingungen wird sie bestätigt: Ruhige Mistkäfer laufen in duftlosem Wind normalerweise menotaktisch, sobald man den Luftstrom über frische Pferdeäpfel leitet, wird die menotaktische Einstellung sofort abgegeben und der Mistkäfer läuft *positiv anemotaktisch der Duftquelle entgegen*.

Es sei in diesem Zusammenhang daran erinnert, daß Versuchsneulinge, deren Anemomenotaxis vermutlich nur als Kompaßorientierung zur Fluchtrichtungssteuerung dient, bei entsprechender Aufsetzrichtung während ihrer ersten Läufe die windabgewandte Kreishälfte mit gleicher Bereitschaft anlaufen, wie die wind-

zugewandte. Sobald sie sich an die Versuchssituation gewöhnt haben, laufen sie praktisch nur noch in die windzugewandte Kreishälfte. Bei einem Kompensationsmechanismus, wie er für die Anemomenotaxis der Käfer angenommen wird, erscheint es sinnvoll, wenn bereits bei den Menotaxisläufen diejenige Grundorientierung eingeschaltet wird, die der Käfer benutzt, sobald er den geruchlichen Signalreiz gefunden hat.

Der Befund, daß relativ spitze Winkel zur Luftströmung bevorzugt werden, überrascht zunächst etwas, wenn man die wichtigste Aufgabe der Anemomenotaxis im Zusammenhang mit der Suche nach Duftschlüsselreizen sieht: Den größten Luftstrom pro Zeiteinheit könnte ein Käfer bei transversalanemotaktischer Einstellung „abriechen“. Die Bevorzugung kleiner Winkel könnte mit der Position der Geruchsrezeptoren zusammenhängen. Diese liegen bevorzugt auf den beiden Seiten des mittleren und den Innenseiten der zwei äußeren Blätter der Fühlerkeule (WARNKE, 1931). Bei großen Winkeln könnten an der Fühlerkeule Windverhältnisse herrschen, die einen Austausch der Luft zwischen den Keulenblättern erschweren und damit ungünstige Voraussetzungen für die Wahrnehmung niederer Duftkonzentrationen schaffen. Es liegen eine Reihe Hinweise darauf vor, daß die Vorzugswahl spitzer Winkel — zumindest auch — auf Eigenschaften des Orientierungsmechanismus zurückgeführt werden müssen.

Hier, wie bei einer großen Zahl sonstiger noch offener Fragen, werden nur weitere Versuche Klarheit bringen.

Mit dankenswerter Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft. Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes danke ich Herrn Dr. R. JANDER.

Literatur

- BÄSSLER, U.: Versuche zur Orientierung der Stechmücken: Die Schwarmbildung und die Bedeutung des Johnstonschen Organs. *Z. vergl. Physiol.* **41**, 300—330 (1958).
- Zum Einfluß von Schwerkraft und Licht auf die Ruhestellung der Stabheuschrecke (*Carausius morosus*). *Z. Naturforsch.* **17b**, 477—480 (1962).
- BATSCHULET, E.: Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms. American Institute of Biological Sciences (AIBS Monograph), Washington 1965.
- BIRUKOW, G.: Photo-Geomenotaxis bei *Geotrupes silvaticus* PANZ. und ihre zentralnervöse Koordination. *Z. vergl. Physiol.* **36**, 176—211 (1954).
- Zur Funktion der Antennen beim Mistkäfer (*Geotrupes silvaticus*). *Z. Tierpsychol.* **15**, 265—276 (1958).
- BRAEMER, W.: Verhaltensphysiologische Untersuchungen am optischen Apparat bei Fischen. *Z. vergl. Physiol.* **39**, 374—398 (1957).
- BUDDENBROCK, W. v.: Untersuchungen über den Schattenreflex. *Z. vergl. Physiol.* **13**, 164—213 (1931).
- BURKHARDT, D., u. G. SCHNEIDER: Die Antennen von *Calliphora* als Anzeiger der Fluggeschwindigkeit. *Z. Naturforsch.* **12b**, 139—143 (1957).

- CREUTZBERG, F.: The role of tidal streams in the navigation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris* TURT.). *Ergebn. Biol.* **26**, 118—127 (1963).
- CZELOTH, H.: Untersuchungen über die Raumorientierung von *Triton*. *Z. vergl. Physiol.* **13**, 74—163 (1931).
- DANZER, A.: Die Duftorientierung von *Geotrupes silvaticus* im natürlichen Biotop. *Z. vergl. Physiol.* **39**, 76—83 (1956).
- DAYKIN, P. N.: Orientation of *Aedes aegypti* in vertical air currents. *Canad. Entomol.* **99**, 303—308 (1967).
- DOFLEIN, I.: Chemotaxis und Rheotaxis bei Plannarien. Ein Beitrag zur Reizphysiologie und Biologie der Süßwassertrikladen. *Z. vergl. Physiol.* **3**, 62—112 (1926).
- EGGERS, F.: Zur Kenntnis der antennalen stiftführenden Sinnesorgane der Insekten. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **2**, 259—349 (1924).
- FLÜGGE, CH.: Geruchliche Raumorientierung von *Drosophila melanogaster*. *Z. vergl. Physiol.* **20**, 463—501 (1934).
- FRAENKEL, G. S., and D. L. GUNN: The orientation of animals. New York: Dover 1961.
- GEISLER, M.: Untersuchungen zur Tagesperiodik des Mistkäfers *Geotrupes silvaticus* PANZ. *Z. Tierpsychol.* **18**, 389—420 (1961).
- GEWECKE, M.: Die Wirkung von Luftströmung auf die Antennen und das Flugverhalten der Blauen Schmeißfliege (*Calliphora erythrocephala*). *Z. vergl. Physiol.* **54**, 121—164 (1967).
- Der Bewegungsapparat der Antennen von *Calliphora erythrocephala*. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **59**, 95—133 (1967).
- HAAFTEN, J. L. VAN, and J. VERWEY: The role of water currents in the orientation of marine animals. *Arch. Néerl. Zool.* **13**, 493—499 (1960).
- HANGARTNER, W.: Spezifität und Inaktivierung des Spurhormons von *Lasius fuliginosus* LATR. und Orientierung der Arbeiterinnen im Duftfeld. *Z. vergl. Physiol.* **57**, 103—136 (1967).
- HARTUNG, E.: Untersuchungen über die Geruchsorientierung von *Calliphora erythrocephala*. *Z. vergl. Physiol.* **22**, 119—144 (1935).
- HASSENSTEIN, B.: Kybernetik und biologische Forschung. Handbuch der Biologie, Bd. I, S. 629—719. Frankfurt a. M.: Akad. Verl.-Ges. Athenaion 1966.
- HERAN, H.: Wahrnehmung und Regelung der Flugeigengeschwindigkeit bei *Apis mellifica* L. *Z. vergl. Physiol.* **42**, 103—163 (1959).
- Anemotaxis und Fluchtorientierung des Bachläufers *Velia caprai* TAM. *Z. vergl. Physiol.* **46**, 129—149 (1962).
- HOLST, E. VON: Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen. *Z. vergl. Physiol.* **32**, 60—120 (1950).
- JANDER, R.: Die optische Richtungsorientierung der roten Waldameise (*Formica rufa*). *Z. vergl. Physiol.* **40**, 162—238 (1957).
- Grundleistungen der Licht- und Schwereorientierung von Insekten. *Z. vergl. Physiol.* **47**, 381—430 (1963).
- , u. CH. VOSS: Die Bedeutung von Streifenmustern für das Formensehen der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.). *Z. Tierpsychol.* **20**, 1—9 (1963).
- KOEHLER, O.: Beiträge zur Sinnesphysiologie der Süßwasserplanarien. *Z. vergl. Physiol.* **16**, 606—756 (1932).
- LINDAUER, M., u. H. MARTIN: Über die Orientierung der Biene im Duftfeld. *Naturwissenschaften* **50**, 509—514 (1963).
- LINSENMAIR, K. E.: Anemomenotaktische Orientierung bei Skorpionen (*Chelicerata, Scorpiones*). *Z. vergl. Physiol.* **60**, 445—449 (1968).

- LINSENMAIR-ZIEGLER, CH.: Vergleichende Untersuchungen zum photogeotaktischen Winkeltransponieren pterygoter Insekten. Diss. Frankfurt a. M. 1969.
- MARKL, H.: Geomenotaktische Fehlorientierung bei *Formica polyctena* FÖRSTER. Z. vergl. Physiol. **48**, 552—586 (1964).
- Schwerkraftdressuren an Honigbienen. I. Die geomenotaktische Fehlorientierung. Z. vergl. Physiol. **53**, 353—371 (1966).
- MARTIN, H.: Zur Nahorientierung der Biene im Duftfeld. Zugleich ein Nachweis für die Osmotropotaxis bei Insekten. Z. vergl. Physiol. **48**, 481—533 (1964).
- MITTELSTAEDT, H.: Probleme der Kursregelung bei freibeweglichen Tieren. Aufnahme und Verarbeitung von Nachrichten durch Organismen, S. 138—148. Stuttgart: Hirzel 1961.
- Control systems of orientation in insects. Ann. Rev. Entomol. **7**, 177—198 (1962).
- Bikomponententheorie der Orientierung. Ergebn. Biol. **26**, 253—258 (1963).
- MURR-DANIELCZICK, L.: Über den Geruchssinn der Mehlmottenschlupfwespe *Habrobracon juglandis* ASHMEAD. Z. vergl. Physiol. **11**, 210—270 (1930).
- OTTO, E.: Untersuchungen über die Frage der geruchlichen Orientierung bei Insekten. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **62**, 65—92 (1951).
- SCHANZ, M.: Der Geruchssinn des Kartoffelkäfers (*Leptinotarsa decemlineata* SAY). Z. vergl. Physiol. **35**, 353—379 (1953).
- SCHLEGEL, P.: Einzelableitungen von einem Stellungsreceptor im Pedicellus-Funiculus-Gelenk des Blauen Brummers (*Calliphora vicina* ROB. DESV., *erythrocephala* auct.). Z. vergl. Physiol. **55**, 278—285 (1967).
- SCHNEIDER, D.: Elektrophysiologische Untersuchungen von Chemo- und Mechanoreceptoren der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. Z. vergl. Physiol. **40**, 8—41 (1957).
- SCHNEIDER, P.: Vergleichende Untersuchungen zur Steuerung der Fluggeschwindigkeit bei *Calliphora vicina* ROB.-DESVOIDY (*Diptera*). Z. wiss. Zool. **173**, 114—173 (1965).
- SCHÖNE, H.: Die Lichtorientierung der Larven von *Acilius sulcatus* L. und *Dytiscus marginalis* L. Z. vergl. Physiol. **33**, 63—98 (1951).
- Die Lageorientierung mit Statolithenorganen und Augen. Ergebn. Biol. **21**, 161—209 (1959).
- Optisch gesteuerte Lageänderungen (Versuche an Dytiscidenlarven zur Vertikalorientierung). Z. vergl. Physiol. **45**, 590—604 (1962).
- SCHWINCK, I.: Experimentelle Untersuchungen über Geruchssinn und Strömungswahrnehmung in der Orientierung bei Nachtschmetterlingen. Z. vergl. Physiol. **37**, 19—57 (1954).
- Weitere Untersuchungen zur Frage der Geruchsorientierung der Nachtschmetterlinge: Partielle Fühleramputationen bei Spinnermännchen, insbesondere am Seidenspinner *Bombyx mori* L. Z. vergl. Physiol. **37**, 439—458 (1955).
- STEINER, G.: Zur Duftorientierung fliegender Insekten. Naturwissenschaften **40**, 514—515 (1953).
- Über die Geruchsfernorientierung von *Drosophila melanogaster* in ruhender Luft. Naturwissenschaften **41**, 287 (1954).
- TENCKHOFF-EIKMANN, I.: Licht- und Erdschwereorientierung beim Mehlkäfer *Tenebrio molitor* L. und bei einigen anderen Insekten. Zool. Beiträge, N.F. **4**, 307—341 (1959).
- TRAYNIER, R. M. M.: Sex attraction in the mediterranean flour moth, *Anagasta küniella*: location of the female by the male. Canad. Entomol. **100**, 5—10 (1968).

- VOWLES, D. M.: The orientation of ants. I. The substitution of stimuli. *J. exp. Biol.* **31**, 341—355 (1954).
— II. Orientation to light, gravity and polarized light. *J. exp. Biol.* **31**, 356—375 (1954).
- WARNKE, G.: Experimentelle Untersuchungen über den Geruchssinn von *Geotrupes silvaticus* PANZ. und *Geotrupes vernalis* L. *Z. vergl. Physiol.* **14**, 121—199 (1931).
- WISBY, W. J., and A. D. HASLER: Effect of olfactory occlusion on migrating silver salmon (*O. kisutch*). *J. Fish. Res. Board Canada* **11**, 472—478 (1954).

Dr. K. EDUARD LINSENMAIR
Zoologisches Institut
6 Frankfurt a. M., Siesmayerstr. 70