

Die Interaktion der paarigen antennalen Sinnesorgane bei der Windorientierung laufender Mist- und Schwarzkäfer (*Insecta, Coleoptera*)

K. EDUARD LINSENMAIR*

Zoologisches Institut der Universität Frankfurt a. M.

Eingegangen am 29. Juli 1970

The Interaction of the Paired Antennal Sense Organs in the Wind Orientation of Walking Dung Beetles and Tenebrionid Beetles (*Insecta, Coleoptera*)

Summary. 1. The interaction of the paired antennal sense organs perceiving wind directions—probably the Johnston organs—is a synergistic one. The loss of the specific afferent information concerning wind direction of one antenna is followed by a reduction of 50% of the strength of the “turning tendency” (Figs. 1-11). There is no evidence indicating a central compensation of this effect. Three different ways for eliminating one antenna all resulted in the same effect on orientation behaviour. The three ways were total (Fig. 2) or partial (Fig. 4) amputation (in which the pedicellus is not injured) or blocking up the pedicellus-flagellum joint by lacquer (Fig. 3).

2. After an adequate recovery period the beetle with only one antenna is able: a) to determine the wind direction, b) to orientate itself unambiguously anemomenotactically (Fig. 1, 9) and c) to turn back to its preferred direction over the smaller angle (Fig. 15).

3. The experimental data suggest a sinoidal function between the strength of the turning tendency and the stimulus direction. In evaluating the stimulus direction each antenna most probably measures its deviation from the nearest of the two basic positions, i.e. exactly with or against the wind: The right or left antenna evaluates equal deviations to the right or the left from the negative or positive basic direction with the same strength of the turning tendency (Fig. 13).

4. The afferent turning tendency and the efferent “course order” are turning excitations, which neutralize each other by their antagonistic action, if the set angle is reached. Halving the strength of the turning tendency by elimination of one antenna therefore leads to a doubling of the course order efficiency. The consequence of this and the sinoidal turning tendency pattern is that course orders, which in the intact beetle lead to angles of 30°, can not be compensated by a halved turning tendency. The beetles then can avoid continuous rotations by diminishing the course order to such an extent that it can be compensated by the halved turning tendency (Fig. 8).

* Mit dankenswerter Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft. Ich danke meiner Frau für Hilfe bei der Versuchsauswertung, Herrn Prof. Dr. D. Burkhardt und Herrn Prof. Dr. R. Jander für Diskussionen.

5. The standard deviation and the mean running-angles show a correlation. This correlation is the same for the intact beetle and for the beetle with one antenna amputated.

6. After amputation of one antenna in the beginning *Tenebrio molitor* and *Scaurus dubius* at first prefer running towards the side of the intact antenna. After amputation of one antenna all tested species showed an increasing tendency to transpose angles intramodally (Fig. 12).

7. In positive and negative anemotaxis as well as in anemomenotaxis the cooperation of the two antennae is not based on a tropotactic mechanism. Anemomenotaxis and anemotaxis differ only in the lack of an efferent course order in the latter.

8. The experimental findings with respect to the physiological mechanism concerning anemomenotaxis are discussed: They all are consistent with a compensation mechanism.

Zusammenfassung. 1. Bei der Anemomenotaxis arbeiten die Windrichtungen perzipierenden, paarigen Sinnesorgane der Antennen — vermutlich die Johnstonschen Organe — als Synergisten zusammen. Der Ausfall der für die Windrichtung spezifischen afferenten Meldungen eines Fühlers führt zu einer Halbierung der Drehtendenzstärke (Abb. 1—11). Es konnten keine Anhaltspunkte gefunden werden, die auf eine direkte zentrale Kompensation dieses Effektes hinweisen. Verschiedene Arten der Ausschaltung, totale (Abb. 2) oder teilweise (Abb. 4) Amputation (bei der der Pedicellus unverletzt bleibt) oder Blockierung des Pedicellus-Flagellumgelenks durch Lackierung (Abb. 3), bewirken dieselben Änderungen im Orientierungsverhalten.

2. Der einzelne Fühler fungiert bei der Anemomenotaxis als „zweisiniger Lenker“. Ein Käfer mit nur einem Fühler ist — nach einer genügend langen Erholungszeit — noch fähig, die Windrichtung festzustellen und zu ihr eindeutige menotaktische Kurse zu steuern (vgl. z. B. Abb. 1, 9). Außerdem kann er sich wie ein intakter Käfer (Abb. 14) bei plötzlicher Änderung der Reizrichtung um den kleineren Winkelbetrag zu seiner Sollrichtung zurückdrehen (Abb. 15).

3. Zwischen Drehtendenzstärke und Reizrichtung besteht nach den Ergebnissen der Ausschaltversuche eine Sinusfunktion. Gleichgroße Rechts- oder Linksabweichungen des Käfers von der positiven oder negativen Grundrichtung werden von rechtem und linkem Fühler mit der gleichen Drehtendenzstärke bewertet (Abb. 13). Es ist deshalb naheliegend, anzunehmen, daß jeder Fühler bei der Reizrichtungsbewertung seinen Abweichungsbetrag von der nächsten der beiden Grundstellungen mißt. In einer Grundstellung befindet sich der Fühler jeweils dann, wenn sich der Käfer genau gegen oder mit dem Wind eingestellt hat.

4. Afferente Drehtendenz und efferentes Drehkommando sind Dreherregungsgrößen, die sich bei Einstellung des Sollwinkels durch ihre antagonistische Wirkung aufheben. Halbierung der Drehtendenzstärke durch Ausschaltung eines Fühlers führt demnach erwartungsgemäß zu einer Verdopplung der Drehkommandowirkung. Daraus und aus der Sinusförmigkeit der Drehtendenzstärkenkurve ergibt sich, daß Drehkommandogrößen, die beim intakten Käfer die Einhaltung von Menotaxiswinkeln von $> 30^\circ$ zur Folge haben, von der halbierten Drehtendenz nicht mehr kompensiert werden können. Die Käfer können dann Dauerrotationen vermeiden, indem sie das Drehkommando soweit abschwächen, daß es von der halbierten Drehtendenz wieder kompensiert wird (Abb. 8).

5. Standardabweichung und mittlere Laufwinkelgröße sind miteinander korreliert. Die Korrelation gilt in gleicher Weise für das intakte und das einseitig antennenamputierte Versuchstier.

6. Nach einer einseitigen Fühlerauswahl bevorzugten *Tenebrio molitor* und *Scaurus dubius* anfänglich Laufrichtungen zur Seite der intakten Antenne hin. Bei allen VT-Arten nimmt die Neigung zum intramodalen Winkeltransponieren nach Fühlerauswahl sehr stark zu (Abb. 12).

7. Den Grundorientierungen — positive und negative Anemotaxis — liegt, wie auch der Menotaxis, kein tropotaktischer Mechanismus der Fühlerverschaltung zugrunde. Anemotaxis und Anemomenotaxis unterscheiden sich lediglich dadurch, daß bei letzterer ein efferentes Drehkommando die Sollrichtung verstellt.

8. Die experimentellen Befunde werden im Hinblick auf den, der Anemomenotaxis zugrunde liegenden, physiologischen Mechanismus diskutiert: Sie lassen sich alle widerspruchlos mit einem Kompensationsmechanismus vereinen.

A. Einleitung

Viele Käferarten können sich beim Laufen nach der Windrichtung orientieren (Birukow, 1958; Linsenmair, 1969¹). Die Sinnesorgane, die ihnen eine Wahrnehmung der Windrichtung erlauben, sprechen auf Bewegungen der Fühler im Pedicellus-Flagellumgelenk an. Es handelt sich vermutlich um die Johnstonschen Organe, deren Funktion als Strömungssinnesorgane schon mehrfach nachgewiesen wurde (vgl. u. a. Heran, 1959; Gewecke, 1967; Gewecke und Schlegel, 1970). Unter natürlichen Umständen dürften Windströme immer so breit sein, daß beide Fühler von ihnen erfaßt und damit die spezifischen Sinnesorgane beider Antennen adäquat gereizt werden. Es muß folglich mit irgendeiner Form der Zusammenarbeit der paarigen Sinnesorgane gerechnet werden. Diese sollte mit Hilfe von Ausschaltversuchen näher analysiert werden: In Vorversuchen hatte sich gezeigt, daß Mistkäfer mit nur einem Fühler meist noch gerade menotaktische Windkurse steuern können (vgl. Birukow, 1958). Dabei weichen sie normalerweise aber erheblich von ihrem Zwei-Fühler-Vorzugslaufwinkel ab, was für eine Verrechnung der spezifischen Erregungen der paarigen Sinnesorgane spricht.

Im folgenden wird der Einfachheit wegen meist von der Interaktion der Fühler gesprochen und nicht, wie es korrekt wäre, von der — vermutlich zentralen — Verrechnung spezifischer Erregungen paariger, der Windrichtungsbestimmung dienender Sinnesorgane der Antennen.

B. Versuchstiere und Methodik

Die in den Experimenten verwendeten Mistkäferarten stammten z.T. aus der Umgebung Frankfurts [*Geotrupes silvaticus* Panz., nach Freude, Harde und Lohse 1969 trägt diese Art den Namen: *Anoplotrupes* (Jekel) *stercorosus* (Scriba) und *Geotrupes stercorarius* L.], z.T. aus Algerien (*Geotrupes armifrons* Reitter, *Geotrupes niger* Marsham, *Scarabaeus variolosus* Fabricius)².

¹ Diese Arbeit, auf deren Ergebnisse die hier vorliegende Untersuchung aufbaut, wird im folgenden nur mit (L.1969) zitiert.

² Herrn Dr. R. zur Strassen, Senckenberg-Museum Frankfurt, danke ich herzlich für seine Hilfe beim Bestimmen der Käfer.

Artspezifische Differenzen bei der Windorientierung verschiedener Mistkäferarten ließen sich unter den Versuchsbedingungen nicht nachweisen, weshalb die Ergebnisse hier nicht nach Arten getrennt dargestellt werden. Wegen ihrer großen Ausdauer und Laufbereitschaft waren die bei Annaba in Algerien gesammelten *Geotrupes niger* für die Versuche am geeignetsten.

Die Mehlkäfer (*Tenebrio molitor* L.) wurden im Zoologischen Institut Frankfurt gezüchtet. *Scaurus dubius* Solier, ein flugunfähiger, vornehmlich nachtaktiver (Wüsten-) Tenebrionide, wurde hauptsächlich bei Bou Saada am Fuß des Atlas Saharienne in Algerien gesammelt.

Die Methodik entspricht der bei L.1969 beschriebenen: Die vollständig (Tenebrioniden) oder teilweise geblendeten (Mistkäfer — dorsale Augenhälfte) Versuchstiere (= VT) laufen auf einer waagrecht gelagerten, runden Preßspanplatte (Durchmesser 1 m) in einem Achteck, das Licht und Zugluft abschirmt. Die Arena wird senkrecht von oben über dem Mittelpunkt mit einer Dunkelrotglühbirne (Osram 4563) erleuchtet. 5 cm vor dem Arenarand überschreiten die Käfer einen Meßkreis mit Gradeinteilung. Die dort abgelesenen Meßwerte werden 5°-Klassen zugeordnet. Den Wind erzeugen verschieden ausgerichtete Walzenventilatoren. Bei jedem Käfer wird durch Umschalten der Windrichtung geprüft, ob er sich auch tatsächlich nach ihr orientiert.

Die Fühleramputationen werden unter dem Binokular mit einer Irisschere am unbetäubten Käfer vorgenommen. Zur reversiblen Fühlerausschaltung verwendete ich meist Nagellack, der relativ schnell trocknet und sich nach dem Versuch ohne große Schwierigkeiten wieder entfernen läßt.

Nach Amputationen, vor allem aber nach Lackierungen, zeigen manche VT vorübergehend sehr erhebliche Verhaltensstörungen. Diese Verhaltensstörungen verschwinden manchmal schon wenige Minuten, spätestens einige Stunden nach dem Eingriff entweder vollständig oder doch so weit, daß der Käfer wieder zu geraden, nach der Luftströmung ausgerichteten Läufen fähig ist.

Zur Statistik: In dieser Untersuchung überschreiten eingipflige Verteilungen nie einen 90°-Winkelbereich. Mehrgipflige Verteilungen kommen immer nur durch Winkeltransponieren zustande (s. L.1969). Bei der Berechnung der hier vor allem interessierenden Laufwinkelgröße werden deshalb die Quadranten übereinander projiziert und die mittlere Abweichung — und deren Standardabweichung — von der einen dann noch vorhandenen Grundrichtung berechnet (vgl. L.1969). Um die Standardabweichung nicht unzulässig zu verkleinern, unterbleibt eine Zusammenlegung der Verteilung auf einen Quadranten, wenn die Vorzugsrichtung bei 0, 90 oder 270° liegt und die Einzelläufe nicht stärker als $\pm 15^\circ$ um die Vorzugsrichtung streuen. In diesen Fällen muß man annehmen, daß es sich bei den Abweichungen in den rechts und links von 0, 90 bzw. 270° liegenden Quadranten häufiger um Zufallsabweichungen als um Winkeltranspositionen handelt. Kleinere subjektive Fehler lassen sich in diesem Bereich bei der hier verwendeten Versuchsmethodik kaum vermeiden, denn einzelne VT mit einseitig ausgeschaltetem Fühler drehen sich nach plötzlicher Windunterbrechung bevorzugt zur amputierten Seite, unabhängig von der Drehkommandorichtung. Bei solchen VT gelingt es folglich nicht, die Drehkommandorichtung sichtbar zu machen (vgl. L.1969) und damit zu entscheiden, ob es sich bei einem Lauf in den Nachbarquadranten um eine zufällige Abweichung handelt oder ob dieser Abweichung vom Vorzugskurs eine Umschaltung der Drehkommandorichtung vorausgegangen ist, mithin eine Winkeltransposition vorliegt.

Bei einem nur maximal 90° umfassenden Winkelbereich ist keine Kreisstatistik notwendig, es genügen die Methoden der linearen Statistik.

Ergebnisse werden als signifikant betrachtet, wenn die Fehlerwahrscheinlichkeit 1% nicht übersteigt (hochsignifikant: Fehlerwahrscheinlichkeit $\leq 0,1\%$).

Weitere Einzelheiten der Versuchsmethodik, statistischen Behandlung der Meßwerte und Terminologie müssen der vorausgegangenen Arbeit (L.1969) entnommen werden.

C. Ergebnisse

I. Menotaktische Orientierung

1. Laufwinkelgröße³

Die untersuchten Käferarten stellen sich in einem Windstrom ohne biologisch bedeutsamen Duft normalerweise menotaktisch ein. Die Versuchsergebnisse (L.1969), die Aussagen über den physiologischen Mechanismus der Anemomenotaxis zulassen, wie die Vierdeutigkeit der Drehkommandogröße, die quadrantenabhängige Wirkungsrichtung des Drehkommandos, die Beteiligung beider Grundorientierungen an der Menotaxis, sprechen für einen Kompensationsmechanismus (vgl. Jander, 1957, 1963): Einer, bei Abweichung von der positiven oder negativen Grundrichtung entstehenden, zur Grundrichtung hinführenden, afferenten Drehtendenz wirkt ein efferentes Drehkommando entgegen. Drehkommando und Drehtendenz kompensieren sich bei Einstellung der Sollrichtung. Eine aufgrund der Vorversuche zu erwartende Verrechnung der afferenten spezifischen Erregungen von rechtem und linkem Fühler müßte sich nach einseitiger Antennenausschaltung in einer Veränderung der Drehtendenzstärke bemerkbar machen.

Die Art der Drehtendenzstärkenänderung sollte Rückschlüsse auf die Verrechnungsweise der von den beiden Fühlern stammenden Erregungen zulassen. Zwei verschiedene Verrechnungsarten kommen nach unserem derzeitigen Wissen bei der menotaktischen Orientierung mit Hilfe paariger Sinnesorgane vor:

1. Die Verrechnung erfolgt — wie für die Photo(meno)taxis vermutet (s. z.B. Birukow, 1954; Jander, 1957, 1963) — nach einem *tropotaktischen* Prinzip. Im einfachsten Fall wird dabei die von einem Sinnesorgan einlaufende Erregung von der des anderen abgezogen. [Eine tropotaktische Verschaltung von Receptorgruppen innerhalb eines Sinnesorgans, wie sie bei der Phototropotaxis einäugiger *Eristalis* nachgewiesen wurde (Mast, 1923), kann hier aus methodischen Gründen nicht untersucht werden.] Bei einer tropotaktischen Verrechnung bestimmt die Erregungsdifferenz der zentral antagonistisch verschalteten Rezeptoren die Drehtendenzstärke.

Falls dieses Prinzip der Interaktion der beiden Fühler zugrunde liegen sollte, müßte die Ausschaltung einer Antenne infolge der fehlenden Differenzbildung — in bestimmten Laufwinkelbereichen — zur Erhöhung der Drehtendenzstärke führen. Außerdem dürfte das VT nach einer einseitigen Amputation nicht mehr fähig sein, positiv oder negativ anemotaktisch zu laufen (vgl. S. 271 ff), da

³ Die Laufwinkelgröße gibt den Winkelbetrag zwischen Körperlängsachse und der nächstliegenden positiven oder negativen Grundrichtung an (s. Terminologie L. 1969). Wenn nicht speziell von der Winkelgröße eines einzelnen Laufs die Rede ist, ist immer die *mittlere* Laufwinkelgröße gemeint!

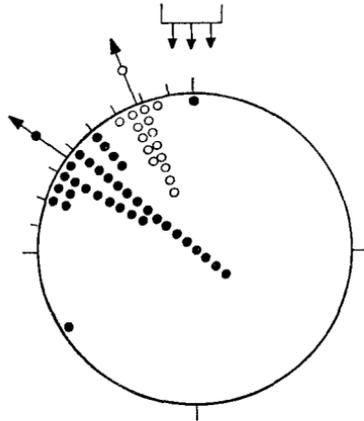


Abb. 1. Verteilung der Laufrichtungen eines Mistkäfers vor (Kreise) und nach vollständiger Amputation seines rechten Fühlers (Punkte). Die 3 gegen den Kreis gerichteten Pfeile geben die Windrichtung an. Die vom Kreis wegzeigenden Pfeile geben den Mittelwert der jeweiligen Laufrichtungsverteilung wieder. In diesem und den folgenden *Kreisdiagrammen* zeigt ein Zeichen — wenn nicht anders angegeben — die Richtung eines Einzellaufs an

danach eine Gleichgewichtseinstellung der afferenten Erregungen von rechtem und linkem Fühler nicht mehr möglich ist. Die Drehtendenzverstärkung müßte bei Vorhandensein eines Kompensationsmechanismus und gleichbleibender Drehkommandogröße eine *Verkleinerung* der Menotaxiswinkel nach sich ziehen.

2. Außer einer antagonistischen ist bei den Antennen auch eine *synergistische* Verschaltung vorstellbar, wie sie bei der Lageorientierung von Fischen (v. Holst, 1950) und macruren und brachyuren Krebsen (Schöne, 1959) festgestellt wurde: Die von den paarigen Statolithenorganen stammenden Erregungen werden addiert. Die Summe der Erregungen ist die Grundlage der Drehtendenzstärke.

Sollten die Fühler bei der Anemomenotaxis synergistisch arbeiten und, wie oben angenommen, immer beide spezifisch erregt werden, dann wäre bei der Ausschaltung einer Antenne eine Verminderung der Drehtendenzstärke zu erwarten. Die Kompensation einer dann noch gleichbleibenden Drehkommandogröße sollte in einem begrenzten Größenbereich (des Drehkommandos) durch verstärkte Abweichung von einer Grundrichtung und der damit einhergehenden Drehtendenzzunahme möglich sein. Es müßten sich also nach einseitiger Fühleraus-schaltung gesetzmäßige *Vergrößerungen* der Laufwinkel nachweisen lassen.

In den Experimenten, die Anschluß über die Form der Zusammenarbeit beider Antennen geben sollen, laufen die Käfer zunächst während 10 bis 60 Läufen in intaktem Zustand (= *Vorversuch*). Dabei wählen sie ihre Laufwinkelgröße spontan, was hier lediglich heißen soll, daß sie ihnen nicht von mir adressiert wurde. Danach wird entweder der rechte oder der linke Fühler im Kopfkapsel-Scapulgelenk amputiert. Zwischen Operation und erneutem Versuch, dem Hauptversuch, vergehen 5 min. Ein Hauptversuch besteht aus 20—120 Einzelläufen. Werden die Fühler durch Lackierung reversibel ausgeschaltet, dann kann dem Hauptversuch noch ein Nachversuch folgen. In ihm läuft das VT mit wieder freien Fühlern unter den im Vor- und Hauptversuch herrschenden Bedingungen.

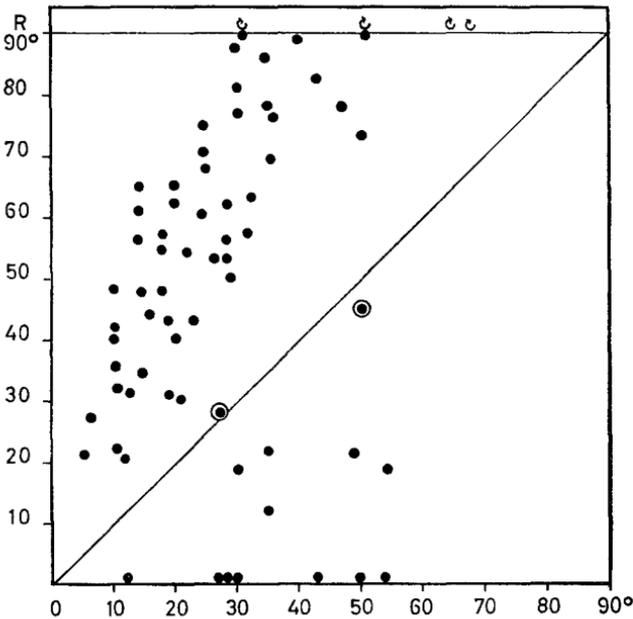


Abb. 2. Mistkäfer: Mittlere Winkelgrößen von Laufserien einzelner Individuen nach einer einseitigen vollständigen Fühleramputation (Ordinate) in Abhängigkeit von der mittleren Winkelgröße im Vorversuch (Abszisse) (vgl. Abb. 1). Eingekreiste Meßpunkte: nach der Amputation kommt es zu keiner signifikanten Veränderung der Winkelgröße. Gebogene Pfeile in der mit R bezeichneten Zeile symbolisieren Rotationen der VT. Ist nur ein derartiger Pfeil eingezeichnet, wurde bei 50maligem Aufsetzen des VT im Arenamittelpunkt kein einziger gerader Lauf beobachtet. Liegt unter dem Pfeil noch ein Punkt auf der 90°-Linie, dann lief das VT bei 50maligem Aufsetzen 10–30mal gerade Kurse 90° zur Windrichtung ($n = \text{ca. } 3500$ Einzelläufe von 60 VT)

a) *Versuche mit Geotrupes.* Abb. 1 zeigt an einem typischen Einzelbeispiel, wie sich die mittlere Laufwinkelgröße eines Mistkäfers nach der Amputation eines Fühlers ändert. Abb. 2 gibt die Ergebnisse von Amputationsversuchen an 60 Mistkäfern wieder. Bei der überwiegenden Zahl der VT kommt es zu einer *hochsignifikanten Vergrößerung des mittleren Laufwinkels.*

Das Ausmaß der auf eine einseitige Amputation folgenden Winkelvergrößerung zeigt nach den Ergebnissen der Abb. 2 im allgemeinen eine Abhängigkeit von der bevorzugten mittleren Laufwinkelgröße im Vorversuch. Die Reaktion der Käfer wird weder in qualitativer noch in quantitativer Hinsicht davon beeinflusst, ob der rechte oder der linke Fühler entfernt wurde. (Es ist hier nur von der Vergrößerung der

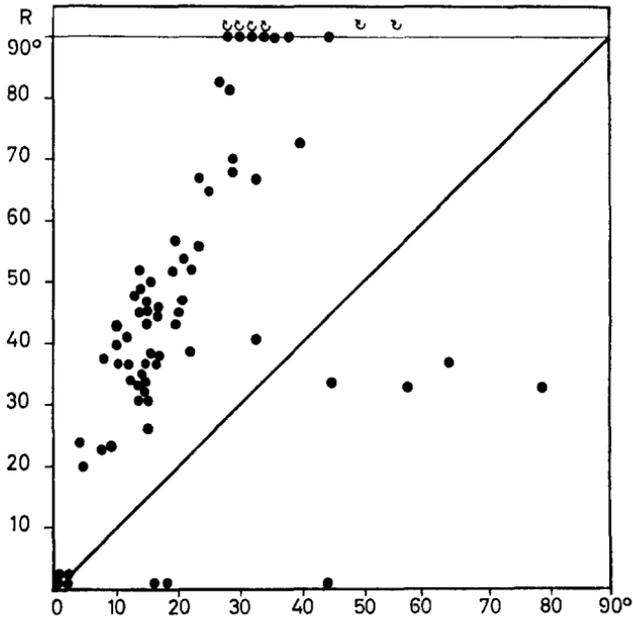


Abb. 3. Mistkäfer: wie Abb. 2 aber Fühler unverletzt. Pedicellus-Flagellumgelenk durch Lack unbeweglich gemacht. ($n = \text{ca. } 5000$ Einzelläufe von 49 VT; bei einzelnen VT wurde alternativ der rechte und linke Fühler ausgeschaltet, deshalb ist die Zahl der Meßpunkte höher als die Zahl der VT)

Menotaxiswinkel die Rede, nicht von der eindeutigen Richtungswahl im Vollkreis, s. S. 265 ff.).

Verletzungseffekte verfälschen das Resultat nicht; wird der Fühler durch Lack festgelegt⁴, so erhält man die gleichen Ergebnisse wie nach Amputationen (Abb. 3).

Die Versuchsergebnisse werden demnach nicht davon beeinflusst, ob das ungereizte Sinnesorgan vorhanden ist oder fehlt. Hierfür sprechen auch Versuche, in denen 30 Mistkäfern ein Fühler distal des ersten Flagellengliedes amputiert wurde. Wie Abb. 4 zeigt, unterscheiden sich die Laufrichtungen nach diesem Eingriff nicht nachweisbar von denjenigen, die bei Totalamputation eines Fühlers (Abb. 2) gewählt werden.

⁴ Nach den bisherigen Ergebnissen spielt es keine Rolle, ob allein das Pedicellus-Flagellumgelenk unbeweglich gemacht wird oder ob der Fühler durch eine Totallackierung in irgendeiner beliebigen Stellung fixiert wird. Die Totallackierung hat den Vorteil, daß es dem VT sehr viel seltener gelingt, den Lack mit Hilfe seiner „Putzgabeln“ am distalen Tibienende der Vorderbeine zu entfernen.

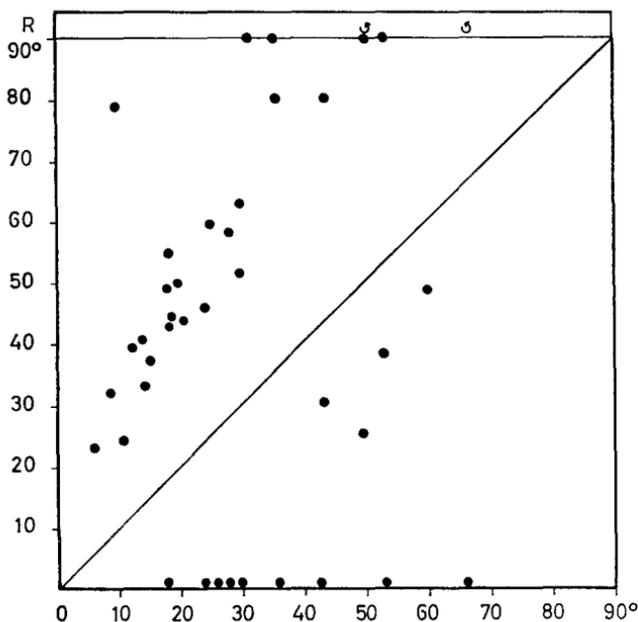


Abb. 4. Mistkäfer, wie Abb. 2, Fühler aber distal des 1. Flagellengliedes amputiert (30 VT, ca. 2500 Einzelläufe)

Die bei Amputationen und Lackierungen unvermeidlichen Manipulationen beeinflussen die Resultate nicht: Beunruhigungen der VT können Änderungen der Laufwinkelgröße veranlassen; dabei sind aber Vergrößerungen und Verkleinerungen gleich häufig. Auch 5—11 Tage nach einer einseitigen Antennenamputation kommt es nicht zu einer Annäherung der mittleren Laufwinkelgröße an den ursprünglichen oder artüblichen (vgl. L.1969) Wert in intaktem Zustand: 10 VT, die mit intakten Fühlern eine Laufwinkelgröße von $14 \pm 4^\circ$ bevorzugten ($n = 211$ Läufe), wählten in der, der Ausschaltung direkt folgenden Laufserie ($n = 381$ Läufe) eine Winkelgröße von $36 \pm 9^\circ$. 5—11 Tage nach der Ausschaltung wurden dieselben VT wieder getestet. Ihre mittlere Laufwinkelgröße ($n = 305$ Läufe) betrug $43 \pm 12^\circ$. Aufgrund der langen Pause zwischen Operation und den zur Diskussion stehenden Versuchen kann man keine Wirkung amputationsbedingter Verletzungs- und Beunruhigungseffekte mehr erwarten.

Gegen den Einfluß derartiger Faktoren sprechen schließlich auch Versuche, in denen den Mistkäfern nur Endkolben abgeschnitten wurden. Die Amputation eines *einzelnen* Endkolbens führt bei der Mehrzahl der VT zu einer signifikanten Winkelvergrößerung (vgl. Abb. 5). Entfernt man gleich anschließend den anderen Endkolben, wählt das

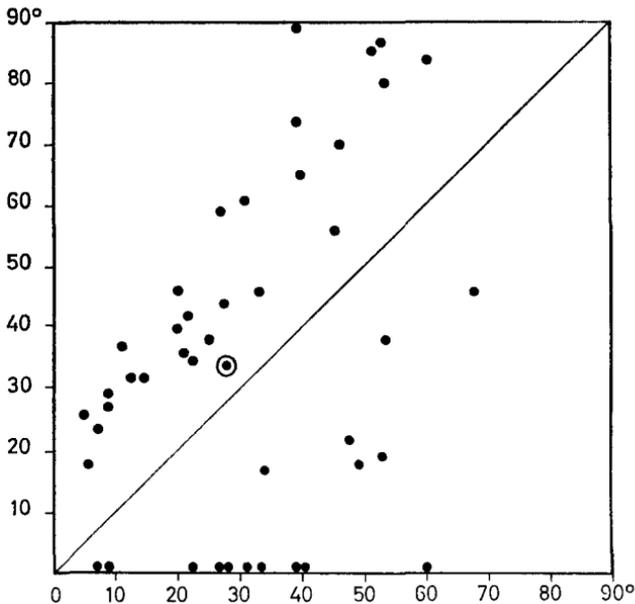


Abb. 5. Mistkäfer, mittlere Laufwinkelgrößen nach der Amputation eines Endkolbens. Ein nicht kontrollierter Störfaktor bei diesen Versuchen waren Hämolymphtropfen, die sich nach einer Amputation in unterschiedlicher Größe an der Schnittstelle bildeten. Sie beeinflussen mit Sicherheit das Schwingungsverhalten der Antenne und damit auch das afferente Erregungsmuster

VT — trotz zusätzlicher Manipulationen und neuerlicher Verletzung — wieder recht genau seine alte Laufwinkelgröße (vgl. als Beispiel Abb. 6; s. L. 1969). Möglicherweise führt die einseitige Endkolbentfernung infolge des veränderten Schwingungsverhaltens der verkürzten Antenne zu einer Asymmetrie der Afferenzen, die ähnliche Effekte bewirkt wie eine Totalamputation. Durch die Entfernung des zweiten Endkolbens wird die Symmetrie wiederhergestellt. Das VT bewertet die Windrichtung nun wieder sehr ähnlich wie ein Käfer mit intakten Fühlern.

Diese Ergebnisse legen die Annahme nahe, daß ausschließlich der *einseitige Ausfall der afferenten Meldungen der Windrichtungsreceptoren die Ursache der Laufwinkelvergrößerungen nach Ausschalten eines Fühlers* ist. Sie führen weiterhin zu dem Schluß, daß zumindest in dem Laufwinkelbereich intakter VT, in dem eine einseitige Fühlerausaltung regelmäßig eine Laufwinkelvergrößerung nach sich zieht, die *Fühler als Synergisten zusammenarbeiten* (Begründung vgl. S. 252).

Es stellen sich nun die Fragen: 1. Arbeiten die beiden Fühler bei allen Laufwinkelgrößen als gleichwertige Synergisten zusammen und 2. wie bewerten sie die Reizrichtung?

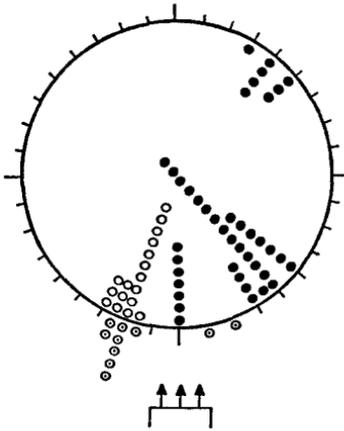


Abb. 6. Laufrichtungsverteilung eines Mistkäfers vor (Kreise nach innen aufgetragen) Amputation, nach Amputation des linken Endkolbens (Punkte) und nach zusätzlicher Amputation des rechten Endkolbens (Kreise mit Punkt). Nach der 1. Amputation wird bei 7 Läufen das Drehkommando abgeschaltet, das VT läuft in Grundrichtung (vgl. S. 271). Außerdem kommt es zu einer zweideutigen intramodalen Winkeltransposition (vgl. S. 267)

Bei spitzen Winkeln führt die Ausschaltung einer Antenne zu einer Winkelvergrößerung, die in der Größenordnung einer Verdopplung liegt (vgl. Abb. 1—6). Es scheint also, daß jeder Fühler immer gerade die Hälfte der spezifischen Erregung an das ZNS liefert, die der Drehendenzstärke entweder direkt oder nach zentralen Verarbeitungen zugrunde liegt. Sollte dies bei jeder Einstellung des Käfers zur Reizrichtung der Fall sein, so muß es einen Bereich von Sollwinkelgrößen des intakten VT geben, in dem die halbierte Drehendenzstärke des Amputierten eine gleichbleibende Drehkommandogröße nicht mehr zu kompensieren vermag. Das VT müßte dann entweder rotieren oder die Größe des efferenten Drehkommandos verkleinern. Der genaue Vergrößerungsmaßstab in dem Laufwinkelbereich, in dem es nach einseitiger Fühlerauswahl weder zu Rotationen noch zu Drehkommandoverkleinerungen kommt, sollte die zwischen Reizrichtung und Drehendenzstärke bestehende Funktion erkennen lassen.

Dauerrotationen oder eine auffallende Zunahme⁵ von Kreisläufen nach einseitiger Fühleramputation traten nur bei Mistkäfern auf, die in intak-

⁵ Bei fünfzigmaligem Aufsetzen in der Laufflächenmitte kommt es höchstens zu 1—30 geradlinigen Läufen. In den übrigen Fällen dreht sich das VT entweder um sich selbst oder beschreibt Kreisbögen mit wechselndem Radius. Vereinzelt Kreisläufe kann man auch bei intakten VT beobachten.

tem Zustand einen mittleren Laufwinkel von $\geq 30^\circ$ zu einer Grundrichtung eingehalten hatten (vgl. Abb. 2—4). Zusammen mit dem schon an anderer Stelle geführten Nachweis (L. 1969), daß Laufwinkel nur maximal 90° -Größe erreichen, legt dieser Befund den Verdacht auf eine Sinusfunktion zwischen Reizrichtung und Drehtendenzstärke nahe. Denn falls die Annahme stimmt, daß jeder Fühler immer die halbe Drehtendenzstärke liefert, dann könnte ein VT mit nur einem Fühler bei 90° -Abweichung von einer Grundrichtung gerade die halbe maximale Drehtendenzstärke aufbauen, die bei einem intakten VT — eine sinusförmige Reizrichtungsbewertung vorausgesetzt — bei einem Abweichungsbetrag von 30° entsteht. Bei größeren Laufwinkeln des intakten Käfers (künftig im Text als *Intaktlaufwinkel* bezeichnet) wäre eine Kompensation bei unveränderter Drehkommandogröße nicht mehr möglich.

Nun weisen die nach Amputationen eingehaltenen Vorzugslaufwinkelgrößen bei gleichen Ausgangswerten der mittleren Intaktlaufwinkelgrößen von Käfer zu Käfer so erhebliche Differenzen auf, daß auch sämtliche in Abb. 7 zusammengefaßten Daten von Ausschaltversuchen an Mistkäfern diese Vermutung nicht bestätigen. (Vgl. die bei sinusförmiger Reizrichtungsbewertung zu erwartende theoretische Kurve a in Abb. 7 mit den bei großen Intaktlaufwinkeln gefundenen Meßpunkten.)

Die Abb. 2—5 und 7 zeigen, daß es einen über 30° liegenden Bereich der Laufwinkelgröße intakter VT gibt, in dem nach einer einseitigen Fühleramputation sowohl signifikante Winkelvergrößerungen als auch signifikante Winkelverkleinerungen auftreten. Man muß also damit rechnen, daß zumindest bei Intaktlaufwinkeln von $\geq 30^\circ$ nach einer Amputation auf irgendeine Weise Laufwinkelgrößen reduziert werden können.

Schaltete man bei einem der Mistkäfer, dessen Intaktlaufwinkel nicht größer als 30° war, einen Fühler durch Lackierung aus, dann kam es ausnahmslos zu einer hochsignifikanten Vergrößerung des mittleren Laufwinkels (Abb. 8). Entfernte man den Lack wieder, dann unterschied sich die nun eingehaltene Winkelgröße vom Intaktwinkel der ersten Laufserie im Vorversuch entweder nicht statistisch signifikant (16 von 22 VT) oder sie wich um höchstens $\pm 6^\circ$ ab (VT 6 und zwei weitere nicht in Abb. 8 aufgeführte VT).

Von den insgesamt geprüften 22 Mistkäfern, deren Intaktlaufwinkel $\leq 30^\circ$ war, wurden nur die Ergebnisse von VT 1—12 in der Abb. 8 aufgetragen. Die übrigen 10 Mistkäfer wählten beim Vorversuch in intaktem Zustand Laufwinkelgrößen, die mit einem der von VT 1—12 gewählten mittleren Laufwinkel identisch waren. Da sich die Reaktionsweise der Käfer in keinem Fall prinzipiell von derjenigen der VT 1—12 unterschied, hätte die Aufnahme dieser Ergebnisse lediglich zu einer geringeren Übersichtlichkeit der Abb. 8 geführt.

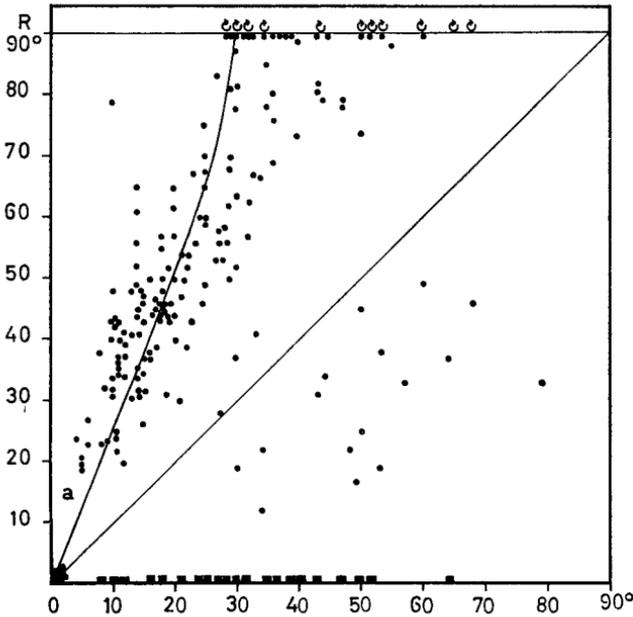


Abb. 7. Zusammenfassende Darstellung aller Ausschaltversuche (nach dem Muster der Abb. 2—4; ohne Endkolbenamputationen; $n = 139$ Mistkäfer, rund 11 000 Einzelläufe). Die eingezeichnete Kurve a wäre bei einer sinusförmigen Reizrichtungsbewertung und genau halbiertes Drehtendenzstärke zu erwarten. Die Vierecke auf der Nulllinie zeigen an, daß nach der Ausschaltung z. T. mehrere VT zeitweilig in Grundrichtung liefen (vgl. S. 271ff.)

Die Ergebnisse dieser *reversiblen* Ausschaltexperimente zeigen, daß sich im Verlauf der Versuche die *effereute Drehkommandogröße nicht oder nur sehr unwesentlich ändert*. Die Vergrößerung des Laufwinkels nach der einseitigen Fühleraussschaltung muß demnach *ausschließlich auf eine Abschwächung der afferenten Drehtendenz zurückgeführt werden*.

Laufwinkel über 30° können nach einer einseitigen Antennenblockierung verkleinert (VT 15, 18, 20 in Abb. 8) und vergrößert werden (VT 13, 14, 17, 19 in Abb. 8). Einzelne VT (hier VT 16) sind zeitweilig nicht mehr fähig, einen geraden Kurs einzuhalten; sie drehen sich am Ort um sich selbst oder laufen im Kreis. Entscheidend wichtig für die Beurteilung der Reaktionen der VT 13—20 ist die Größe der mittleren Laufwinkel, die nach der Entfernung des Lacks eingehalten werden: 7 von 8 VT verkleinern ihren Winkel hochsignifikant auf Werte von $\leq 30^\circ$ (Abb. 8 und 9).

Der Befund, daß VT 18 seinen zunächst auf 10° verkleinerten Vorzugswinkel in einem Sprung um fast 70° änderte, hat im vorliegenden Zusammenhang

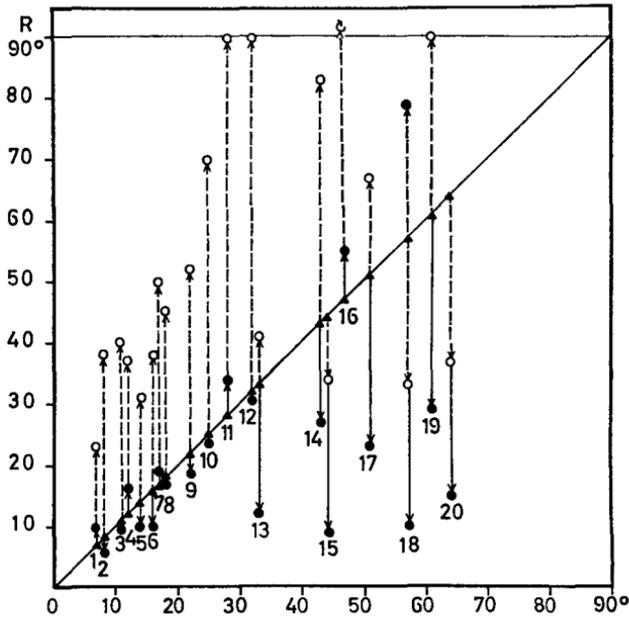


Abb. 8. Veränderungen der mittleren Laufwinkelgröße bei einseitiger reversibler Antennenausschaltung an 20 Mistkäfern. Dreiecke = mittlere Winkelgröße im Vorversuch; unterbrochener Pfeil mit Kreis = Richtung und Ausmaß der Laufwinkelveränderung nach der Lackfestlegung eines Fühlers; durchzogener Pfeil mit Punkt = Richtung und Ausmaß der Winkelgrößenänderung im Nachversuch (mit wieder freien Fühlern) gegenüber dem entsprechenden Wert im Vorversuch. Punkt-Strich-Pfeil mit Punkt bei VT 18 = spontane Änderung der Vorzugsrichtung während des Versuchs (s. Text)

sicher keine Bedeutung. Es dürfte sich dabei um eine wahrscheinlich rein endogen bedingte Änderung der Laufwinkelgröße handeln, die nicht als Folge der vorausgegangenen Ausschaltung eines Fühlers angesehen werden kann.

Ohne die Kontrollversuche mit wieder freien Fühlern hätte man die Verkleinerung der Vorzugswinkelgröße nach einseitiger Fühleramputation bei vorausgehenden Intaktlaufwinkelgrößen über 30° auf einen sich ändernden Verrechnungsmodus auf der afferenten Seite des Systems zurückführen können. Die Ergebnisse der Experimente mit reversibler Antennenausschaltung verbieten diese Annahme. Die regelmäßigen und erheblichen Verkleinerungen der Intaktlaufwinkel in Abb. 8 bei wieder freien Fühlern gegenüber den Werten im Vor- und Hauptversuch zeigen vielmehr, daß die Laufwinkelverkleinerungen durch Abschwächung des efferenten Drehkommandos erzielt werden und nicht durch irgendeine Form der Drehtendenzverstärkung.

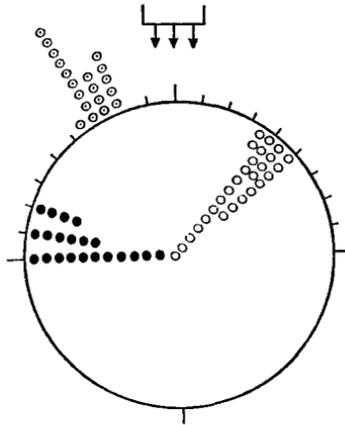


Abb. 9. Dieser Mistkäfer (VT 14 aus Abb. 8) bevorzugte im Vorversuch eine mittlere Winkelgröße von $43 \pm 5^\circ$ (Kreise). Nach Lackfestlegung des linken Fühlers hielt er einen mittleren Winkel von $83 \pm 8^\circ$ ein (Punkte). Im Nachversuch mit wieder freien Fühlern verkleinerte er seinen mittleren Laufwinkel gegenüber dem Mittelwert im Vorversuch um 16° auf $27 \pm 5^\circ$ (Kreise mit Punkt.) Die Drehkommandorichtung wird endgültig umgeschaltet (vgl. S. 267)

Beobachtet man die Mistkäfer, die im Vorversuch einen Intaktlaufwinkel von über 30° einhielten, so zeigt sich, daß sie nach der Amputation oft ein bis mehrere Male volle Kreise oder zumindest Halbkreise laufen. Danach scheint erst die Erfolglosigkeit des VT, zum richtenden Reiz einen geraden Kurs zu steuern, eine Verkleinerung der Drehkommandogröße zu veranlassen. Vielleicht sollte man vorsichtiger formulieren und nur von einer Veränderung der Drehkommandogröße sprechen, die solange fortgesetzt wird, bis das VT die Drehkommandogröße durch eine entsprechende Drehtendenzgröße zu kompensieren vermag. Es gibt Hinweise darauf, daß es bei vereinzelt VT eine zeitlang nach der Amputation auch zu einer Vergrößerung des Drehkommandos kommen kann, die dann natürlich zu Rotationen (vgl. VT 16 in Abb. 8) führt. Früher oder später verkleinert aber jedes der bislang über längere Zeit untersuchten VT sein Drehkommando so stark, daß es wieder zu anemomenotaktischen Läufen fähig ist.

Vorzugswinkelgrößen von ca. 90° nach reversibler Ausschaltung eines Fühlers liegen Drehkommandogrößen zugrunde, die Intaktwinkeln von ca. 30° im Nachversuch entsprechen (vgl. Abb. 8: VT 11, 12, 14, 19). Intaktwinkelgrößen über 30° führen nach einer einseitigen Amputation zu Rotationen, falls sie nicht auf Intaktwerte von $\leq 30^\circ$ reduziert werden (z.B. VT 16 in Abb. 8). Diese beiden Beobachtungen und der Vergrößerungsmodus im Intaktwinkelbereich von $0-30^\circ$ rechtfertigen derzeit die Annahme einer *sinusförmigen Reizrichtungsbewertung*⁶. Es besteht kein Widerspruch zu der Annahme einer gleichen Beteiligung

⁶ Darüber, ob die Sinusförmigkeit bereits im Sinnesorgan entsteht oder erst nach zentraler Bewertung, ist noch keine Aussage möglich.

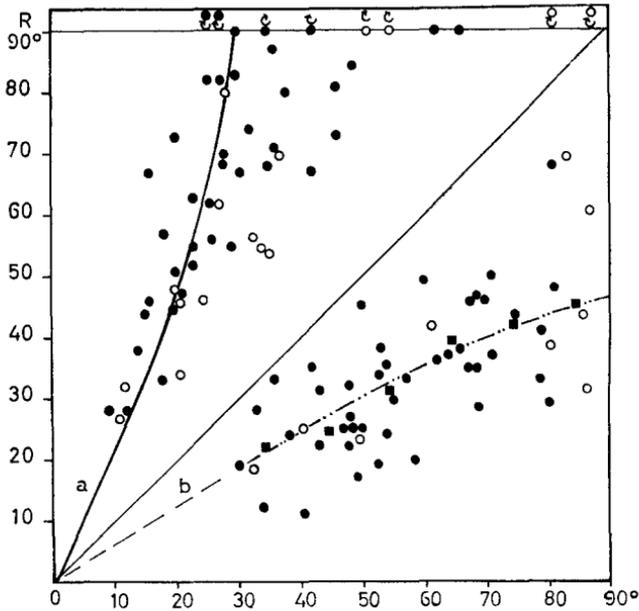


Abb. 10. *Tenebrio molitor* (Punkte) und *Scaurus dubius* (Kreise): Mittlere Winkelgrößen nach einseitiger Antennenamputation in Abhängigkeit von der mittleren Intaktwinkelgröße im Vorversuch. (Rotationen symbolisierende Pfeile mit oberhalb der 90°-Linie liegenden Zeichen (Rotationen für die mittlere Winkelgröße zeigen an, daß das VT bei 50maligem Aufsetzen nur 2- bis maximal 10mal einen geraden 90°-Kurs steuerte.) Die Kurve *a* muß bei sinusförmiger Reizrichtungsbewertung erwartet werden. Die Kurve *b* wurde aus den nach einer Amputation verkleinerten Laufwinkelwerten errechnet: Die Vierecke geben jeweils den Mittelwert einer Verteilung an, der eine 10°-Intaktlaufwinkelklasse zugrunde liegt. (109 VT, ca. 10000 Einzelläufe)

beider Fühler am Zustandekommen der Drehtendenzstärke bei jeder Einstellung des VT zur Reizrichtung.

Bei der Drehkommandoverkleinerung scheinen sich die Käfer zweier Methoden zu bedienen (s. Abb. 8): Entweder wird das Drehkommando um mehr als die Hälfte verkleinert: Der nach der Amputation bevorzugte Laufwinkel wird trotz halbiertes Drehtendenzstärke kleiner als der vorausgehende Intaktlaufwinkel. Oder aber das Drehkommando wird nur soweit abgeschwächt, daß gerade wieder ein anemomenotaktisch gerichteter Lauf ermöglicht wird: Die VT mit nur einem funktionsfähigen Fühler halten dann Vorzugswinkel um 90° ein. Bei Intaktwinkeln zwischen 30—50° beobachtet man beide Methoden der Winkelverkleinerung etwa gleich häufig. Mit weiter zunehmender Winkelgröße

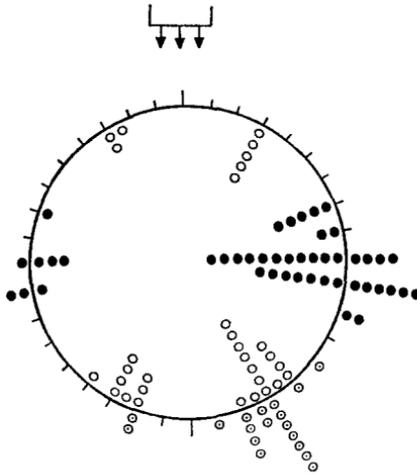


Abb. 11. Änderungen der bevorzugten Laufwinkelgröße eines intakten Mehlkäfers, der intramodal vierdeutig transponiert (Kreise nach innen aufgetragen) nach reversibler Lackfestlegung des linken Fühlers (Punkte, ebenfalls nach innen aufgetragen). Die im Vorversuch bei $30 \pm 6^\circ$ liegende mittlere Winkelgröße beträgt im Hauptversuch $92 \pm 10^\circ$. Im Nachversuch mit wieder freien Fühlern hält das VT einen Winkel von $27 \pm 9^\circ$ ein (Kreis mit Punkt nach außen aufgetragen). Eine nun folgende Amputation des linken Fühlers hat wieder eine Vergrößerung der Vorzugslaufwinkel auf $82 \pm 7^\circ$ zur Folge (Punkte nach außen aufgetragen). Die Vergrößerungen stimmen jeweils recht genau mit den nach Kurve *a* aus Abb. 10 zu erwartenden Werten überein

kommt es immer häufiger zu sehr starken Winkelverkleinerungen (vgl. z. B. Abb. 7).

b) Versuche mit Tenebrio molitor und Scaurus dubius. Die Reaktionen dieser beiden Käferarten nach einseitiger Antennenausschaltung gleichen denjenigen der Mistkäfer (vgl. Abb. 10): Im Intaktlaufwinkelbereich von $> 0^\circ$ bis etwa 30° werden die Laufwinkel regelmäßig und hochsignifikant vergrößert. Kontrollversuche an 10 VT nach der in Abb. 8 beschriebenen Methode mit reversibel ausgeschalteten Fühlern (Einzelbeispiel, Abb. 11) zeigten, daß einem Vorzugswinkel von ca. 90° während der Antennenblockierung ein im Nachversuch eingehaltener Intaktwinkel von ungefähr 30° entsprach. Es muß deshalb auch bei diesen Käferarten eine Sinusfunktion zwischen Reizrichtung und Drehendenzstärke angenommen werden. Erfolgt die Fühlerausschaltung bei einem Käfer, der zuvor einen Vorzugslaufwinkel von $30\text{--}40^\circ$ Größe eingehalten hat, dann kommt es etwa gleich häufig zu einer signifikanten Vergrößerung oder Verkleinerung des Laufwinkels. Mittlere Laufwinkelgrößen über 50° werden in der weitaus überwiegenden Zahl der Fälle nach einer Fühlerausschaltung stark verkleinert.

Das Maß der Abschwächung bei vorausgegangenen Intaktlaufwinkeln über 30° schwankt individuell erheblich. Trotzdem läßt sich z. B. mit Hilfe eines Vierfelder χ^2 -Tests zeigen, daß zwischen dem Ausgangswert im Vorversuch und dem Folgewert im Hauptversuch (Kurve b in Abb. 10) eine hochsignifikante ($p \ll 0.001$) Korrelation besteht: Im statistischen Mittel wird das — stark verkleinerte — Drehkommando auf etwa $\frac{1}{3} - \frac{1}{4}$ der ursprünglichen Stärke reduziert. (Man muß sich bei Betrachtung der Kurve b in Abb. 10 vor Augen halten, daß das Drehkommando verdoppelt erscheint, da ihm infolge der einseitigen Fühlerausschaltung nur eine halbierte Drehtendenz entgegenwirkt.)

c) *Einseitige Fühleramputation und Standardabweichung.* Bisher war nur vom Effekt der einseitigen Fühlerausschaltung auf die mittlere Laufwinkelgröße die Rede. Beeinflußt dieser Eingriff auch die Standardabweichung? Betrachtet man z. B. Abb. 1 oder Abb. 16, so neigt man zu einer positiven Beantwortung dieser Frage. Vergleicht man sämtliche Standardabweichungen der Laufserien intakter VT mit den entsprechenden Werten nach einer einseitigen Fühleramputation (nur Läufe von VT, die Anfangsstörungen (s. S. 250) überwunden haben und wieder zu geraden anemomenotaktischen Läufen fähig sind, werden gewertet), dann erhält man das etwas überraschende Ergebnis, daß die Standardabweichung nur bei Mistkäfern signifikant von $\pm 8^\circ$ auf $\pm 11^\circ$ (100 bzw. 140 Laufserien, F-Test) nach einer Amputation zunimmt. Bei *Tenebrio molitor* und *Scaurus dubius* dagegen läßt sich keine signifikante Zunahme der Standardabweichung nachweisen. Liegen hier artspezifische Reaktionsunterschiede vor oder hat diese Erscheinung andere Ursachen? Ein Vergleich der Größe der mittleren Laufwinkel mit der Größe der Standardabweichung ergibt bei allen intakten VT-Arten: Die Streuung bei Laufserien mit mittleren Laufwinkelgrößen unter 30° ist signifikant kleiner als bei Laufserien, deren mittlere Laufwinkelgröße über 30° liegt ($\pm 7,5^\circ$ bei $n = 90$ Laufserien mit ca. 4000 Einzelläufen gegenüber $\pm 11,3^\circ$ bei $n = 90$ Laufserien mit ca. 4500 Einzelläufen). Eine gleichartige Abhängigkeit der Standardabweichung von der mittleren Laufwinkelgröße findet man auch bei den VT mit einseitig ausgeschalteter Antenne ($\pm 8,3^\circ$ bei $n = 59$ Laufserien mit ca. 3600 Einzelläufen gegenüber $\pm 12,2^\circ$ bei $n = 176$ Laufserien mit ca. 10500 Einzelläufen)⁷. Ein statistischer Vergleich der Standardabweichungen im gleichen Laufwinkelbereich zeigt, daß in diesen Versuchen ihre Größe nicht direkt

7 Wählt man einen 15° -Bereich der mittleren Laufwinkelgrößen — VT intakt oder mit nur einer funktionsfähigen Antenne —, dann erhält man eine signifikante Zunahme der Standardabweichung vom $0/15^\circ$ - zum $15/30^\circ$ - und zum $30/45^\circ$ -Bereich. Bei größeren Laufwinkeln läßt sich keine weitere Zunahme der Standardabweichung nachweisen, worauf hier nicht weiter eingegangen werden soll.

davon abhängt, ob das VT beide oder nur eine Antenne hat: Die beobachteten Differenzen sind nicht signifikant. Indirekt kann sie von der Amputation insofern abhängen, als diese in vielen Fällen zu einer Laufwinkelvergrößerung führt (s.o.).

Es fällt nun sehr leicht, zu erklären, warum sich bei den Mistkäfern die Standardabweichung nach Amputation eines Fühlers gegenüber dem entsprechenden Intaktwert signifikant vergrößerte und warum dieses Ereignis bei den beiden Tenebrionidenarten nicht eintrat: Da intakte Mistkäfer spitze Winkel unter 30° (s.o. und L. 1969) bevorzugen, besteht nach einer einseitigen Fühlerausschaltung kein direkter Zwang zur Drehkommandoverkleinerung (s.o.). Mistkäfer bevorzugen deshalb nach einer Amputation im Mittel rund auf das Doppelte vergrößerte Laufwinkel, die eine erhöhte Standardabweichung mit sich bringen. *Tenebrio molitor* und *Scaurus dubius* dagegen wählen häufig auch relativ große Laufwinkel in intaktem Zustand (vgl. Abb. 10). Es ergibt sich bei ihnen ein Gesamtmittelwert der Laufwinkelgrößen von $35 \pm 11^\circ$. Nach einer einseitigen Fühleramputation halten sich Laufwinkelvergrößerungen bei vorausgehenden kleinen und Laufwinkelverkleinerungen bei vorausgehenden großen (über 30°) Intaktwinkeln ungefähr die Waage: Die mittlere Laufwinkelgröße nach einer Amputation ($39 \pm 12^\circ$) liegt bei *Tenebrio* und *Scaurus* im Bereich des mittleren Intaktwinkels. Es kann, wenn die Streuung in der oben dargelegten Weise von der Laufwinkelgröße abhängt, nach einseitiger Fühlerausschaltung keine signifikante Vergrößerung der Standardabweichung erwartet werden.

2. Richtungswahl

Ogleich alle untersuchten Käferarten in unterschiedlichem Ausmaß zum intramodalen Transponieren neigen (L. 1969; vgl. auch Linsenmair-Ziegler, 1970), wird zumindest bei einem länger dauernden Versuch fast immer eine einzige Richtung im Vollkreis statistisch signifikant bevorzugt. Hat die Amputation eines Fühlers Einfluß auf die Richtungswahl?

Die Resultate der zu dieser Frage durchgeführten Analyse der Seitenwahlen vor und nach einer einseitigen Fühleramputation sind in der Tabelle zusammengefaßt. Bei den Mistkäfern verschwindet nach einseitiger Antennenausschaltung bei 3 von 4 VT-Gruppen eine beim Vorversuch hochsignifikante Seitenbevorzugung. Nach einer Amputation wechseln einzelne Mistkäfer sofort für den Zeitraum der nächsten Versuchsserie von etwa 20—100 Einzelläufen ihre Seitenbevorzugung (vgl. Abb. 9). Dabei sind aber Kursrichtungswechsel zur amputierten Seite und zur intakten Seite gleich häufig. Die Ursache für das Verschwinden der früheren Seitenbevorzugung ist die bei vielen VT nach einseitiger Fühlerausschaltung stark zunehmende Neigung zum intra-

Tabelle. *Seitenwahlen der 3 VT-Arten nach einseitiger Fühleramputation*

2. Spalte: Prozentuale Häufigkeiten der Abweichungen von Gruppen intakter VT (= Vorversuch) nach rechts (IR) oder links (IL) von einer Grundrichtung bei n Läufen. (Die bevorzugte Abweichungsrichtung im Vorversuch bestimmt die Zugehörigkeit des einzelnen VT zu einer Gruppe). 3. Spalte: Prozentuale Häufigkeiten der Rechts (AR)- oder Links (AL)-Abweichungen derselben VT-Gruppen bei n Läufen nach Fühleramputation (= Hauptversuch; r/l = rechter oder linker Fühler amputiert). 4. Spalte: Signifikante Seitenbevorzungen vor und nach der Amputation. Bei AR = AL keine signifikante Bevorzugung. 5. Spalte: Vergleich der Seitenbevorzungen. + = die Seitenbevorzugung bleibt vor und nach der Amputation gleich; 0 = eine im Vorversuch deutliche Seitenbevorzugung verschwindet, nach der Amputation werden beide Seiten etwa gleich häufig angelaufen; - = die Seitenbevorzugung ändert sich nach einer Amputation alternativ.

VT-Art	Intakt			1 Fühler ausgeschaltet				Seitenbevorzugung ($p \leq 0,01$)		Vergleich I/A
	IR	IL	n	r/l	AR	AL	n			
Mistkäfer	89%	11%	450	r	63%	37%	1005	IR	AR	+ ^a
	80%	20%	272	l	50%	50%	531	IR	AR = AL	0
	15%	85%	330	l	52%	48%	610	IL	AR = AL	0
	8%	92%	229	r	51%	49%	565	IL	AR = AL	0
<i>Scaurus dubius</i>	79%	21%	107	r	44%	56%	153	IR	AR = AL	0
	94%	6%	122	l	88%	12%	145	IR	AR	+
	16%	84%	182	l	66%	34%	238	IL	AR	-
	7%	93%	175	r	36%	64%	243	IL	AL	+
<i>Tenebrio molitor</i>	78%	22%	286	r	35%	65%	406	IR	AL	-
	69%	31%	196	l	68%	32%	199	IR	AR	+
	17%	83%	494	l	59%	41%	679	IL	AR	-
	16%	84%	359	r	35%	65%	395	IL	AL	+

^a Eine plausible Erklärung dafür, warum bei dieser VT-Gruppe besonders viele Käfer nach Amputation ihre Seitenbevorzugung beibehielten, kann nicht gegeben werden.

modalen Transponieren — vor allem unter Seitenwechsel, seltener unter Vorzeichen-(und evtl. Seiten-)wechsel (vgl. Abb. 12).

Bei *Scaurus* und *Tenebrio* hat die einseitige Fühlerausschaltung einen stärkeren Einfluß auf die Wahl der Richtung als bei den Mistkäfern: Die Seitenbevorzugung nach einer Amputation hängt bei einer größeren VT-Gruppe in voraussagbarer Weise davon ab, ob der rechte oder linke Fühler ausgeschaltet wird. Die im Vorversuch eingehaltene Vorzugsrichtung hat dagegen bei den meisten VT keinen eindeutig erkennbaren Einfluß auf die Entscheidung. In 7 von 8 Fällen weicht die Mehrzahl der einseitig antennenlosen Tenebrioniden in den der Amputation immer direkt folgenden Läufen signifikant bevorzugt *zur*

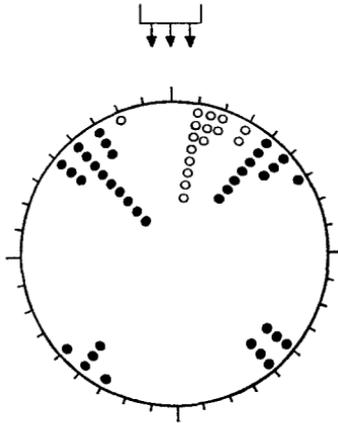


Abb. 12. Laufwinkel eines Mistkäfers vor der Amputation seines linken Fühlers distal des 1. Flagellengliedes (Kreise) und danach (Punkte). Neben der Vergrößerung der mittleren Abweichung von den Grundrichtungen, fällt vor allem die starke Zunahme von intramodalen vierdeutigen Winkeltranspositionen auf (1 Kreis steht für 2 Läufe)

Seite der noch vorhandenen Antenne hin ab. Wie bei den Mistkäfern verstärkt sich auch bei den Tenebrioniden nach einer einseitigen Fühlerausschaltung die sowieso schon sehr ausgeprägte Neigung (vgl. Abb. 11) zum intramodalen, zwei- oder vierdeutigen Transponieren.

Die verstärkte Tendenz zum intramodalen Transponieren nach einseitiger Ausschaltung ist sehr wahrscheinlich zu einem wesentlichen Teil auf eine verstärkte Fluchtmotivation der Läufe nach dem Eingriff zurückzuführen (vgl. L.1969). Für diese Annahme spricht, daß die Häufigkeit intramodaler Winkeltranspositionen mit zeitlichem Abstand zwischen Eingriff und Versuch stark abnimmt — bei Mistkäfern war 5—11 Tage nach einer einseitigen Fühleramputation keine gesteigerte Transponierneigung mehr nachweisbar.

In vielen Fällen ist die Umschaltung der Drehkommandorichtung bei reversibler Antennenausschaltung zeitlich nicht auf den Hauptversuch beschränkt: Mistkäfer, die aufgrund einer Fühlerausschaltung ihre Laufrichtung änderten und nach mehr als 20 Läufen in diesem Zustand nicht wieder zu ihrer alten Richtung zurückgekehrt waren, hielten in 8 von 10 Fällen auch bei wieder freien Fühlern ihre gegenüber dem Vorversuch veränderte Drehkommandorichtung bei (Abb. 9). Hieran zeigt sich nochmals, daß die Fühlerausschaltung nicht auf einem unspezifischen Weg — etwa über einseitige, nicht über das Kommandozentrum laufende Muskeltonusveränderungen — die Vorzugsrichtung beeinflußt.

Es sei aber ausdrücklich darauf hingewiesen, daß die Aussagen über veränderte Laufrichtungswahlen und verstärkte Transponierneigung nach einseitiger Fühleramputation nur für die Mehrzahl der VT und nur für die ersten Laufserien nach der Amputation zutreffen. Sie haben keineswegs gesetzmäßigen Charakter. Nicht wenige Individuen beider Tenebrionidenarten zeigen bei keinem einzigen, der Fühlerausschaltung folgenden Lauf eine aufgrund der Amputation zu erwartende Seitenabweichung. Bei keiner VT-Art geht die Fähigkeit verloren, bei gegebener Drehkommandostärke, die die Winkelgröße bestimmt (s. o.), eine beliebige der vier möglichen Richtungen unabhängig von der Aufsetzrichtung (vgl. L. 1969) zu wählen und diese Richtung während vieler Läufe beizubehalten (vgl. z. B. Abb. 1 und 9). Ein Fühler allein ermöglicht also noch eine *eindeutige Reizrichtungsbestimmung* und eine *richtungsmäßig beliebige Kurssteuerung*: Demnach ist der einzelne Fühler bei der *Anemomenotaxis* des laufenden Käfers ein „*zweisinniger Lenker*“ (vgl. Birukow, 1958; s. Diskussion).

Ein Käfer, der nach einer Amputation intramodal zwei- oder vierdeutig transponiert, weicht in jedem Quadranten im Mittel um den gleichen Winkelbetrag von der nächstliegenden Grundrichtung ab (vgl. z. B. Abb. 6, 12). VT, die nach Amputation eines Fühlers bei gleichartiger Richtungs- und Winkelgrößenbevorzugung im Vorversuch z. T. ihre Richtung beibehalten, z. T. die Seite wechseln, weichen im Mittel um die gleichen Beträge von der Grundrichtung ab (vgl. als Beispiel Abb. 13). Man muß deshalb annehmen, daß das windperzipierende Organ eines Fühlers bei gleichgroßen Abweichungen nach rechts oder links von einer Grundrichtung gleiche Erregungen — soweit sie zur Festlegung der Drehtendenzstärke dienen — liefert. Dieser Schluß führt zu der Hypothese, daß der Fühler bei der Reizrichtungsbewertung den Betrag seiner Abweichung von der nächstliegenden Grundstellung mißt, in der sich das VT genau mit bzw. gegen den Wind eingestellt hat. (Da die Antenne schwingt, darf Grundstellung nicht statisch verstanden werden.)

Diese Abweichung hat bei jeder Stellung des Käfers zur Windrichtung für beide Fühler immer dieselbe Größe. Vorübergehende asymmetrische aktive Bewegungen der Antennen können sicherlich refferent kontrolliert und verrechnet werden. Würden die beiden Fühler ihre Abweichung von der nächstliegenden Grundstellung nicht jeweils bei Rechts- und Linksdrehung gleichartig bewerten, dann müßten sich beim intramodalen Transponieren unter Seitenwechsel beim einantennigen Käfer gesetzmäßige Veränderungen der Laufwinkelgröße nachweisen lassen, wofür keine Anhaltspunkte vorliegen. In einem solchen Fall wäre man nicht berechtigt gewesen, die Winkelgröße unabhängig von der Laufrichtung im Vollkreis zu betrachten.

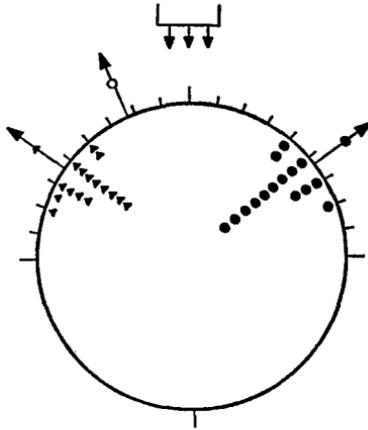


Abb. 13. Mittlere Laufrichtungen (mit den entsprechenden Zeichen markierte Pfeile) von 2 Mistkäfern (Punkte bzw. Dreiecke) nach der Amputation ihres rechten Fühlers. Beide hatten im Vorversuch einen mittleren Intaktwinkel von $22 \pm 4^\circ$ (bzw. $\pm 7^\circ$) links der positiven Grundrichtung angelaufen (Pfeil mit Kreis). Ein VT behält diese Seitenbevorzugung bei (Dreiecke) und bevorzugt einen Laufwinkel von $53 \pm 9^\circ$. Der andere Mistkäfer ändert nach der Amputation seine Seitenbevorzugung. Seine Winkelgröße ($52 \pm 9^\circ$) unterscheidet sich nicht signifikant von der des anderen VT

3. Einseitige Fühleramputation und Prinzip des kleinsten Drehwegs

Eines der Charakteristika menotaktischer Orientierung ist, daß sich das Tier bei plötzlicher Änderung der Reizrichtung in voraussagbarer Weise — nämlich um den kleineren Winkelbetrag — dreht, um wieder die alte menotaktische Einstellung zu erlangen (vgl. u. a. Buddenbrock, 1931). Lediglich bei Reizung aus der Labilitätsrichtung, die der Fixier- oder Stabilitätsrichtung auch bei menotaktischer Orientierung genau gegenüberliegen kann (vgl. Jander, 1957; Butenandt, 1968), kommt es zu einer rein zufälligen Verteilung der Rechts- und Linksdrehungen. Dieses Prinzip des kleinsten Drehwegs gilt auch für den Durchschnitt der sich menotaktisch nach der Windrichtung orientierenden Käfer (als Beispiel Abb. 14). Da, wie oben festgestellt, eine Antenne noch eine eindeutige Reizrichtungsbestimmung ermöglicht, war zu erwarten, daß auch nach einer einseitigen Amputation das Prinzip des kleinsten Drehwegs gewahrt bleibt. Diese Erwartung bestätigt sich bei einem kleinen Teil der VT schon direkt nach der Amputation (vgl. Abb. 15) (nur eindeutig laufende Mistkäfer wurden untersucht, Tenebrioniden neigen allzusehr zu Winkeltranspositionen). Bei den meisten Mistkäfern

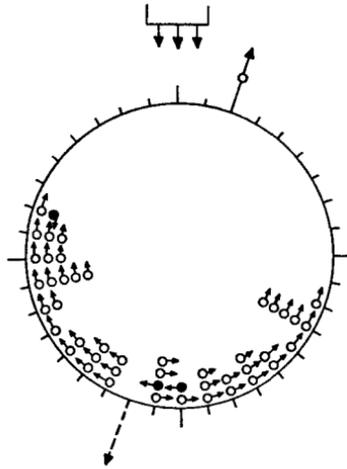


Abb. 14. Prinzip des kleinsten Drehwegs: Rückdrehreaktionen (Drehsinn = Pfeilrichtung) eines intakten Mistkäfers bei plötzlicher Windrichtungsänderung oder wechselnder Aufsetzrichtung. Der durchgezogene Pfeil mit dem Kreiszeichen gibt die mittlere Laufrichtung (= Stabilitätsrichtung) wieder. Rechts und links des unterbrochenen Pfeils (= Labilitätsrichtung) ändert sich der Richtungssinn der Rückdrehreaktionen. Punkte mit Pfeil = der Erwartung widersprechende Drehreaktionen

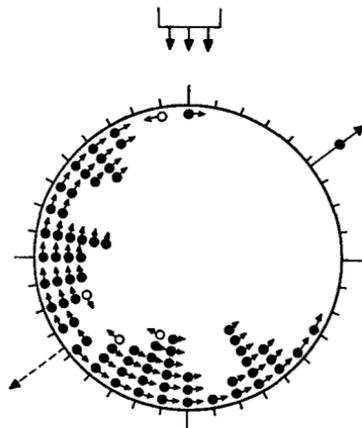


Abb. 15. Wie Abb. 14 aber 2 VT, deren rechter Fühler entfernt worden war (direkt vor Versuchsbeginn). Ihre Vorzugsrichtung lag bei 52° rechts der positiven Grundrichtung (durchzogener Pfeil mit Punkt). In dieser Abb. geben Kreise mit Pfeil nicht mit der Erwartung übereinstimmende Wendungen wieder (1 Zeichen = 2 Wendungen)

muß man aber wenigstens einige Stunden nach der Operation verstreichen lassen, bevor sie sich wieder regelhaft um den kleineren Betrag zur Vorzugsrichtung zurückdrehen.

Viele amputierte VT neigen anfänglich dazu, bei einer plötzlichen Windrichtungsänderung sich immer gleichartig zu drehen. Streben sie z. B. einen Winkel von 50° rechts der positiven Grundrichtung an, dann drehen sie sich bei jeder Windrichtungs- oder Aufsetzrichtungsänderung solange im Uhrzeigersinn (bzw. entgegen dem Uhrzeigersinn, wenn die angestrebte Richtung links der positiven Grundrichtung liegt), bis sie die erwünschte Winkelstellung eingenommen haben. Plötzliche Windrichtungswechsel verursachen bei solchen VT nicht selten verschieden lang dauernde Rotationen in Drehkommandorichtung.

Wesentlich ist hier nicht die Feststellung, daß nach einer Amputation Störungen auftreten können, sondern daß 1. zumindest ein Teil der VT mit nur einem Fühler noch in der Lage ist, das Prinzip des kleinsten Drehwegs beizubehalten und sich 2. als zwingende Folge daraus ergibt, daß auch bei der durch eine Abschwächung der Drehtendenz erzielten Veränderung der Stabilitätsrichtung eine gleichsinnige Veränderung der Labilitätsrichtung erfolgt. Beide Richtungen liegen sich auch dann immer gegenüber (vgl. Abb. 15).

II. Grundorientierung

Nach den Angaben von Danzer (1956) weichen positiv anemotaktische Mistkäfer nach einseitiger Antennenamputation im duftlosen Windstrom zur operierten Seite hin ab⁸.

Dieser Befund spräche für eine tropotaktische Verschaltung der Fühler bei der Grundorientierung oder für einen Verletzungseffekt. Nach den bisherigen Versuchsergebnissen war dagegen eher anzunehmen, daß keine verletzungsbedingten Drehbewegungen auftreten und auch bei der Grundorientierung eine im Prinzip synergistische Verrechnung erfolgt: Im Fall der Grundorientierung weichen die Fühler nicht von ihrer Grundstellung ab (s. S. 268).

Von jeder Antenne sollte deshalb eine Erregung gemeldet werden, die der Drehtendenzstärke 0 entspricht: Nach einseitiger Fühleraus-schaltung könnten dann keine regelhaften Abweichungen von einer Grundrichtung erwartet werden. Die Versuchsergebnisse (vgl. als Beispiel Abb. 16) an mehr als 50 VT bringen eine eindeutige Entscheidung zugunsten der letzten Annahme: *Bei der anemotaktischen Grundorientierung sind die Fühler nicht tropotaktisch gegeneinander geschaltet.* Grundorientierung und Menotaxis unterscheiden sich im Fall der Windorientierung *ausschließlich* darin, daß bei der Grundorientierung kein Drehkommando wirkt.

⁸ Ähnliche Befunde erhielt Heran (1962) an einantennigen Bachwasserläufern. Da aber sehr wahrscheinlich ein Teil der Velen menotaktische Kurse steuerte, lassen seine Ergebnisse keine eindeutige Aussage über den Effekt einer einseitigen Antennenausschaltung auf die Grundorientierung zu. Deutlich erkennt man an der abgebildeten Laufrichtungsverteilung einantenniger Bachwasserläufer, daß sie noch zu positiv und negativ anemotaktischen Läufen fähig sind.

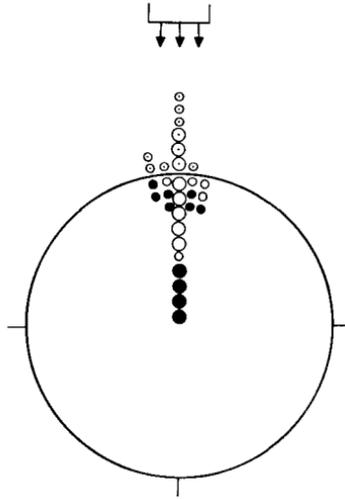


Abb. 16. Reaktion eines in Grundrichtung laufenden Mistkäfers (Kreise) auf eine Lackfestlegung seines linken Fühlers (Punkte). Kreise mit Punkt = beim Nachversuch — mit wieder freien Fühlern — gewählte Laufrichtungen. (Große Kreise bzw. Punkte = je 4 Läufe)

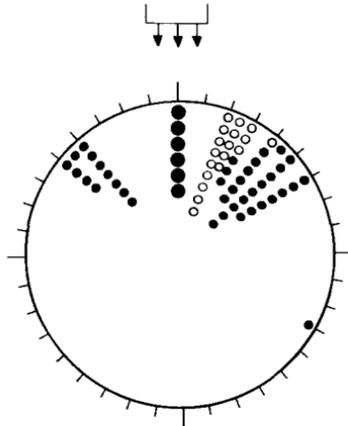


Abb. 17. Dieser Mistkäfer bevorzugte in intaktem Zustand einen mittleren Laufwinkel von $24 \pm 5^\circ$ (Kreise). Nach Amputation seines linken Fühlers lief er abwechselnd menotaktisch (mittlere Abweichung $46 \pm 11^\circ$) und in Grundrichtung (Punkte). (Große Punkte = je 6 Einzelläufe)

Läßt man VT unter Bedingungen einer erschwerten Windrichtungsbestimmung laufen, z. B. bei nur kurzen Windstößen oder bei dauerndem Windrichtungswechsel, dann neigen sie dazu, von der Menotaxis zur

Grundorientierung überzugehen (L. 1969). Mistkäfer, deren einer Fühler ausgeschaltet wurde, tendieren in noch viel stärkerem Ausmaß zu dieser Reaktion (vgl. Abb. 2—7).

Alle VT, Mistkäfer wie Tenebrioniden, die nach einer Amputation im Gegensatz zum Vorversuch in der negativen oder positiven Grundrichtung laufen, gehen früher oder später (d.h. nach 10 bis weit über 100 Einzelläufen) wieder zu einer menotaktischen Orientierung über. In den Fällen, in denen der mittlere Intaktlaufwinkel unter 30° lag, entspricht die dann eingehaltene Vorzugsrichtung normalerweise dem Erwartungswert (aus dem Vorversuch). Ein Teil der VT wechselt nicht abrupt von der Grundorientierung zur Menotaxis, sondern läuft in unregelmäßiger Folge menotaktisch und in einer Grundrichtung (Abb. 17). Bei ihren menotaktischen Läufen halten solche VT statistisch gesehen einen einzigen Vorzugswinkel ein. Die gleiche Feststellung konnte auch vielfach an intakten Käfern gemacht werden, die durch äußere Einwirkungen (s.o. häufige Windunterbrechungen) bzw. ohne erkennbare Ursache vorübergehend von der menotaktischen zu einer Grundorientierung übergangen. Diese Beobachtungen zeigen, daß das Drehkommando offenbar einfach abgeschaltet werden kann, ohne dabei gelöscht oder in seiner Größe verändert zu werden (Ausnahme: vorausgehende Intaktlaufwinkel über 30°). Das VT nimmt eine solche Abschaltung ohne Löschung bevorzugt dann vor, wenn ihm die Bestimmung der Windrichtung besonders erschwert wird. Vielleicht fällt es ihm leichter, einen Lauf in Grundrichtung zu steuern als einen menotaktischen. (Vgl. hierzu die Ergebnisse der Ausschaltversuche Markls [1962, 1966] an den Schwererezeptoren von Ameisen und Bienen.)

D. Diskussion

1. Die Interaktion der beiden Fühler

Sowohl bei der anemotaktischen Grundorientierung als auch bei der Anemomenotaxis arbeiten die Fühler als gleichwertige Synergisten zusammen. Jeder Fühler ist bei der Windorientierung des laufenden Käfers für sich allein zu den wesentlichen qualitativen Leistungen, die sonst von beiden Fühlern erfüllt werden, fähig: Das VT mit nur einem Fühler kann sowohl in Grundrichtung als auch menotaktisch laufen, es kann Reizrichtungen eindeutig bestimmen und sich beim Wechsel der Reizrichtung über den kürzeren Weg zurückdrehen. Anders verhält es sich mit den qualitativen Leistungen: *Ein* Fühler kann über seine afferenten Meldungen nur die Hälfte der maximalen Drehtendenzstärke aufbauen. Die Fähigkeit der Käfer, die Drehkommandogröße so abzuschwächen, daß sie von der halbierten Drehtendenzgröße wieder kompensiert werden kann, vermag die nachteilige

Wirkung dieses Defekts auf das anemomenotaktische Orientierungssystem in Grenzen zu halten. Diese Aussagen gelten nur für den laufenden oder sich am Ort einstellenden Käfer. Eine *reine* Anemo(meno)taxis ist beim fliegenden Käfer nicht vorstellbar. Der Analogieschluß von einer der wichtigsten Aufgaben der Fühler bei fliegenden Dipteren (Bässler, 1958; Gewecke und Schlegel, 1970; u.a.) und Hymenopteren (Heran, 1959) auf eine identische Fühlerfunktion bei fliegenden Käfern scheint als Arbeitshypothese gerechtfertigt. Danach muß angenommen werden, daß sie dann in erster Linie zur Beurteilung der Anströmgeschwindigkeit dienen, einer Größe also, die bei der Anemomenotaxis die Orientierungsreaktion in weiten Grenzen nicht beeinflußt (L. 1969). Mit der veränderten Meßaufgabe der Windströmungen perzipierenden Sinnesorgane ändert sich sehr wahrscheinlich auch deren Interaktion: Nach den bisherigen Untersuchungen an anderen Insekten arbeiten beide Fühler dann antagonistisch, die einzelne Antenne nur oder überwiegend als einsinniger Lenker, von dem vorwiegend an die Muskulatur der ipsilateralen Körperseite steuernde Impulse laufen (vgl. Heran, 1959). Werden beide Körperseiten von einem Fühler beeinflußt, dann wird die eine Seite gehemmt, während die andere gefördert wird (Gewecke, 1967).

Nach dem gleichen Prinzip wie die Fühler bei der Anemotaxis des laufenden Käfers sind die paarigen Statolithenorgane von Fischen und Krebsen bei der Gleichgewichtsorientierung verschaltet (v. Holst, 1950; Braemer, 1958; Schöne, 1959). Ein Unterschied in den beiden Orientierungssystemen scheint der zu sein, daß das Sinnesepithel der Statocysten spontane Dauerentladungen zeigt, die bei Zerstörung eines Epithels Rotationen zur operierten Seite auslösen. Hinweise auf eine vergleichbar wirkende Spontanaktivität der Windrichtungsrezeptoren konnten nicht gefunden werden (vgl. S. 253ff: gleiche Wirkung von Total- und Teilamputation sowie von nicht operativen Antennenausschaltungen).

2. Der physiologische Mechanismus der Anemomenotaxis

Eines der Hauptziele der Untersuchungen über die Windorientierung von Arthropoden (L. 1968, 1969) ist es, den physiologischen Mechanismus der Anemomenotaxis näher zu analysieren, ihn mit anderen menotaktischen Orientierungsweisen zu vergleichen, um so ein experimentell fundiertes Bild vom prinzipiellen Funktionsprinzip der Menotaxis zu erhalten. Die Befunde der vorausgegangenen Untersuchung (L. 1969) sprachen deutlich zugunsten eines Kompensations- (Jander, 1957, 1963) und nicht für einen Bikomponenten-Mechanismus (Mittelstaedt, 1961, 1962). Lassen sich die in der vorliegenden Arbeit

gewonnenen Einblicke in den Mechanismus der Anemomenotaxis ohne Zusatzhypothesen mit einem Kompensationsmechanismus vereinen?

Drehtendenz und Drehkommando werden bei der Kompensations-
theorie als antagonistische Dreherregungsgrößen betrachtet, die bei ein-
gestelltem Sollwinkel im Gleichgewicht miteinander stehen. Existenz
und Wirkungsrichtung eines Drehkommandos konnten bereits in der
vorhergehenden Arbeit durch Wegnahme der Drehtendenz (durch plötz-
liche Windabschirmung) nachgewiesen werden. Weitere Beweise, daß
Drehtendenz und Drehkommando gerichtete Dreherregungsgrößen sind,
liefert die vorliegende Untersuchung: Halbierung der Drehtendenz-
stärke führt zu einer Verdopplung der Drehkommandowirkung. Eine
Verdopplung der Drehtendenzstärke im Nachversuch beim VT, dessen
Fühler im Hauptversuch reversibel ausgeschaltet war, hat — unabhängig
davon, ob das Drehkommando gleichgeblieben ist oder verändert
wurde — die genau umgekehrte Wirkung. Dies zeigt deutlich, daß bei
Einstellung des Sollwinkels ein Gleichgewicht zwischen zwei entgegen-
gesetzten Kräften herrscht. Wie die Experimente, bei denen die Dreh-
tendenz vollkommen aufgehoben wird, zeigen auch die Abschwächungs-
versuche, daß die Wirkungsrichtung des Drehkommandos im Quadranten,
in dem die Sollrichtung liegt, immer von der nächstliegenden
Grundrichtung wegführt, wogegen die Drehtendenz immer zu dieser
Grundrichtung hinführt. Laufwinkel können deshalb nicht größer als
 90° werden, was sich auch nach einseitiger Fühleramputation deutlich
zeigt: In all den Fällen, in denen VT nach einer Antennenamputa-
tion in einen Nachbarquadranten laufen, kann nachgewiesen werden,
daß diese VT Winkel transponieren. Drehkommandogrößen, die der
Käfer mit nur einem Fühler bei 90° -Abweichung von einer Grundrich-
tung nicht mehr kompensieren kann, führen, falls sie nicht verkleinert
werden, infolge des Kräftegleichgewichts zu Rotationen und nicht in
einen Nachbarquadranten. Die Rotationen können — wie die angeführ-
ten Beobachtungen zeigen — nicht auf ein Zusammenfallen von
Stabilitäts- und Labilitätsrichtung aufgrund einer rein additiven Auf-
schaltung der Drehkommandogröße auf die sinusförmige Regelgröße
zurückgeführt werden (vgl. Mittelstaedt, 1961, 1962; Schöne, 1962;
Hassenstein, 1966; u. a.). Dagegen spricht außerdem, daß auch nach einer
Amputation Stabilitätsrichtung und Labilitätsrichtung gleichsinnig
wandern. Daß dies Tatsache und die damit zusammenhängende Fähig-
keit des Käfers, sich bei Kursablenkung über den kleineren Winkel zur
Sollrichtung zurückzudrehen, nicht als Beweis gegen einen Kompen-
sationsmechanismus dienen kann, wurde an anderer Stelle gezeigt
(L. 1969, vgl. auch Butenandt, 1968).

Für einen Kompensationsmechanismus spricht auch die Abhängigkeit
der Standardabweichungen von der mittleren Größe der Vorzugswinkel.

Die Sinusform der zwischen Reizrichtung und Drehtendenzstärke bestehenden Funktion läßt im unteren Winkelbereich ($0-30^\circ$) bei steiler Drehtendenzstärkenkurve eine höhere Einstellgenauigkeit der sich gegenseitig kompensierenden Dreherregungen erwarten als im oberen Teil, in dem sich die Kurve zunehmend abflacht und schon kleine Ungenauigkeiten bei der Kompensation zu relativ großen Winkelabweichungen führen müssen.

Als Schlußfolgerung ergibt sich: Sämtliche bisherigen Ergebnisse der experimentellen Analyse der Anemomenotaxis lassen sich mit einem Kompensationsmechanismus, wie er bei L. 1969 auf der Grundlage der von Jander (1957, 1963) aufgestellten Kompensationstheorie kurz skizziert wurde, ohne weitere Zusatzhypthesen formal erklären.

Literatur

- Bässler, U.: Versuche zur Orientierung der Stechmücken: Die Schwarmbildung und die Bedeutung des Johnstonschen Organs. *Z. vergl. Physiol.* **41**, 300—330 (1958).
- 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. u. H.: Zur Gleichgewichtsorientierung schrägsteher Fische. *Z. vergl. Physiol.* **40**, 529—542 (1958).
- Buddenbrock, W. v.: Beiträge zur Lichtkompaßbewegung (Menotaxis) der Arthropoden. *Z. vergl. Physiol.* **15**, 597—612 (1931).
- Butenandt, E.: Wirkungstheoretische Analyse der Menotaxis bei *Calliphora*. In: *Biokybernetik*, Bd. II (H. Drischel und N. Tiedt, Hsg.), S. 58—63. Leipzig: Karl Marx Universität 1968.
- Danzer, A.: Die Duftorientierung von *Geotrupes silvaticus* im natürlichen Biotop. *Z. vergl. Physiol.* **39**, 76—83 (1956).
- Freude, H., Harde, K. W., Lohse, G. A.: Die Käfer Mitteleuropas, Bd. 8. Krefeld: Goecke u. Evers 1969.
- Gewecke, M.: Die Wirkung von Luftströmung auf die Antennen und das Flugverhalten der Blauen Schmeißfliege (*Calliphora erythrocephala*). *Z. vergl. Physiol.* **54**, 121—164 (1967).
- u. Schlegel, P.: Die Schwingungen der Antenne und ihre Bedeutung für die Flugsteuerung bei *Calliphora erythrocephala*. *Z. vergl. Physiol.* **67**, 325—362 (1970).
- Hassenstein, B.: Kybernetik und biologische Forschung. *Handbuch der Biologie*, Bd. I, S. 629—719. Frankfurt a. M.: 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).

- Jander, R.: Grundleistungen der Licht- und Schwereorientierung von Insekten. Z. vergl. Physiol. **47**, 381—430 (1963).
- Linsenmair, K. E.: Anemomenotaktische Orientierung bei Skorpionen (*Chelicerata, Scorpiones*). Z. vergl. Physiol. **60**, 445—449 (1968).
- Anemomenotaktische Orientierung bei Tenebrioniden und Mistkäfern (*Insecta, Coleoptera*). Z. vergl. Physiol. **64**, 154—211 (1969).
- Linsenmair-Ziegler, C.: Vergleichende Untersuchungen zum photogeotaktischen Winkeltransponieren pterygoter Insekten. Z. vergl. Physiol. **68**, 229—262 (1970).
- Markl, H.: Borstenfelder an den Gelenken als Schweressinnesorgane bei Ameisen und anderen Hymenopteren. Z. vergl. Physiol. **45**, 475—569 (1962).
- Schwerkraftdressuren an Honigbienen. II. Die Rolle der schwerereceptorischen Borstenfelder verschiedener Gelenke für die Schwerekompaßorientierung. Z. vergl. Physiol. **53**, 353—371 (1966).
- Mast, S. O.: Photic orientation in insects, with special reference to the drone-fly, *Eristalis tenax*, and the robberfly, *Erax rufibarbis*. J. exp. Zool. **38**, 109—205 (1923).
- Mittelstaedt, H.: Probleme der Kursregelung bei frei beweglichen 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).
- Schöne, H.: Die Lageorientierung mit Statolithenorganen und Augen. Ergebn. Biol. **21**, 161—209 (1959).
- Optisch gesteuerte Lageänderungen (Versuche an Dytiscidenlarven zur Verticalorientierung). Z. vergl. Physiol. **45**, 590—604 (1962).

Dr. K. Eduard Linsenmair
Universität Regensburg
Lehrstuhl für Biologie II
D-8400 Regensburg