

Zur Kenntnis der Lichtkompassbewegung der Ohrwürmer

Von

Ichijiro HONJO

(Zoologisches Institut, Kaiserliche Universität zu Kyoto)

Mit 16 Abbildungen

(Eingegangen am 12. Februar, 1940)

Einleitung.

Im Freileben der Nachttiere wie der Ohrwürmer spielt der Lichtreiz wohl eine untergeordnete Rolle; das Licht hat scheinbar insofern die Bedeutung, als sich die Tiere im allgemeinen negativ phototaktisch verhalten. Von vielen Autoren ist aber festgestellt, dass die Ohrwürmer auf den Lichtreiz nicht immer negativ tropotaktisch, sondern auch menotaktisch reagieren können. So hat WEYRAUCH behauptet, dass sich der Gemeinohrwurm *Forficula auricularia* "in leichter erregtem Zustande" durch Beibehalten einer "Heller-Dunkler-Seitenbeleuchtung" orientiert. Er vermeidet zwar den Ausdruck "Lichtkompassbewegung" oder "Photomenotaxis", aber nach seinen Versuchsdaten muss man wohl die Lichtreaktion von *Forficula* in die Kategorie der L. K. B. einordnen (s. z. B. Fig. 3, 6 u. a., WEYRAUCH, 1930). Er schreibt auch selbst: Die Orientierung der Flucht vor stärkerer relativer Intensität einer radiärstrahligen Lichtquelle erfolgt an Hand dieses Lichtes in der Weise, dass das Tier nur mit der hintersten Randpartie des Orientierungsauges den leitenden Lichtstrahl festhält (S. 316, WEYRAUCH, 1930). Man sieht also, dass der Orientierungsmechanismus hier völlig nach der Theorie der L. K. B. erklärt ist. Es gibt sonst noch einige Arbeiten, in denen sich *Forficula* zur Untersuchung der L. K. B. als gutes Material erwiesen hat (v. BUDDENBROCK, 1931; v. BUDDENBROCK u. SCHULZ, 1933; HONJO, 1937). Danach kann man kaum mehr zweifeln, dass *Forficula* sich photomenotaktisch zu orientieren vermag.¹⁾

1) Nach KLEIN (1934) verhält sich *Forficula* negativ phototaktisch und auch positiv skototaktisch; das Tier kann beim Einlicht-Einschirmversuche auch in einer Interferenzbahn laufen. Unter Berücksichtigung der spiraligen Läufe, die bei einseitiger Blendung oftmals auftreten, mag die L. K. B. hier nicht vorhanden sein.

Der eigentliche Zweck der vorliegenden Untersuchung ist also, nicht von neuem die L. K. B. der Ohrwürmer zu bestätigen, sondern eine merkwürdige Tatsache aufzuklären, die in meiner vorherigen Arbeit meine Aufmerksamkeit gefesselt hat (Honjo, 1937). Ich habe nämlich beobachtet, dass es *Forficula* schwer fällt, sich bei Umschaltung zweier Lichtquellen um einen gesetzmässigen Winkel zu drehen. Besonders, wenn sich zwei Lichtquellen einander gegenüber stellen, macht das Tier sehr selten eine Wendung um 180°; es läuft meistens in einer ganz anderen Richtung, die nicht mehr der bisherigen Einstellung entspricht. Andererseits haben aber v. BUDDENBROCK u. SCHULZ festgestellt, dass *Forficula* auf Drehung des Lichtstrahles um einen kleinen Winkel (z. B. 6°) zu hohen Prozenten positiv, also mit einer kompensatorischen Drehung reagiert (85%). Da die beiden Resultate scheinbar nicht miteinander übereinstimmen, scheint es mir sehr notwendig, die L. K. B. der Ohrwürmer noch näher zu untersuchen.

Material und Methodik.

Als Material wurde der in Japan überall gefundene Ohrwurm, *Anisolabis marginalis* DOHRN genommen.¹⁾ Die Tiere wurden fast ausschliesslich aus einem bestimmten Bezirk, nämlich aus einem Eichenwäldchen im Botanischen Garten der Universität Kyoto gesammelt. In einem Glasgefäss (5 cm Durchmesser und 9 cm Höhe) wurde das Tier einzeln mit einer kleinen Menge Erde gehalten, die bei Sammlung der Tiere mitgebracht worden war. Etwa 20 Glasgefässe wurden nebeneinander in einem grossen, schwach und gleichmässig diffus beleuchteten Aquarium von Beton aufgestellt. Die Aquariumwand liess man möglichst nass bleiben. Als Futter wurden ausschliesslich fein geschnittene Mohrrüben gegeben. Die Versuchstiere stammten also sämtlich aus derselben Umgebung; sie wurden auch unter möglichst konstanten Lebensbedingungen gehalten. Zum Versuche diente aber nicht das Individuum, das die Körperlänge von 20 cm oder darunter hatte. Die Weibchen, die mit Besorgung der Eier beschäftigt waren, wurden auch wegen ihrer geringeren Lichtempfindlichkeit nicht zum Versuche benutzt.

Die Methodik ist wesentlich dieselbe wie in meiner vorherigen Arbeit (S. 379, HONJO, 1937), sodass hier nur einige davon abweichende Punkte darzulegen sind. 1) Die Lichtquellen wurden noch etwas weiter, nämlich stets 180 cm entfernt von dem Zentrum des Laufbrettes aufgestellt. 2) Um etwaige chemische Reizwirkung des Laufbrettes zu kontrollieren, wurde das Tier auch auf einer auf das Laufbrett aufgelegten Glasplatte (100 × 100 cm) laufen gelassen. Auf der Glasplatte bewegte sich das Tier allerdings etwas langsamer—wohl wegen der mechanischen Schwierigkeit der Schreitbewegungen, aber betreffs der Lichtreaktion konnte man keinen Unterschied zwischen dem Brette und der Glasplatte bemerken. 3) Zur

1) *Anisolabis* gehört zu Fam. *Labiduridae* (nach SHIRAKI, 1932); *Anisolabis* und *Forficula* stehen systematisch allerdings etwas weit voneinander, aber biologisch ist kein grosser Unterschied zwischen den beiden Ohrwürmern zu bemerken.

Verstellung des Tieres auf dem Brette wurde ein noch grösseres Kartonstück (15 × 15 cm) gebraucht, sodass der Einfluss des Berührungsreizes kaum in Frage kommen könnte.¹⁾ Über sonstige Methode soll später bei den einzelnen Versuchen näher berichtet werden.

1. Die Reaktion auf eine Lichtquelle.

Bevor die gewöhnlichen Umschaltungsversuche der L. K. B. vorgenommen werden, muss zuerst klar gemacht werden, wie der Ohrwurm nach genügender Dunkeladaptation auf eine radiärstrahlige Lichtquelle reagiert. Zu dieser Versuchsreihe waren die Tiere alle ungefähr 18 Stunden (etwa von 17 Uhr bis 11 Uhr) vorher dunkeladaptiert worden. Das Tier war also mitten auf das Laufbrett in der Dunkelkammer gebracht, mit einem reinen Glasgefäss (Durchmesser 5 cm, Höhe 9 cm) und draussen auch noch mit einer zum Glasgefäss passenden, schwarzen Schachtel lichtdicht bedeckt, somit im absoluten Dunkel gelassen worden. Beim Versuche wurde eine Lichtquelle (MAZDA-Lampe von 100 Watt) angezündet, alsdann wurde das Glasgefäss zusammen mit der Schachtel leise und schnell weggenommen. Wenn das Tier vom Lichtfeld abweichend weiter laufen wollte, so wurde es durch das Kartonstück wieder mitten auf das Laufbrett zurückgebracht. Mit einem Tier wurden 20 Laufspuren nacheinander protokolliert. Ein Versuch dauerte etwa 10 Minuten; es wurden insgesamt 23 Versuche mit 18 Individuen angestellt.

Im Moment der Wegnahme des Glasgefässes kann man beobachten, dass das Tier, meistens sein Abdomen rechts oder links krümmend, ruhig da liegt. Durch den Lichtreiz werden zunächst die lebhaften Bewegungen der Antennen ausgelöst, alsdann plötzlich oder, nachdem das Tier innerhalb eines kleinen Gebietes mäandrisch herumgelaufen hat, erfolgt die orientierte Ortsbewegung, die fast gerade oder selten in einer bogenförmigen Bahn verläuft. Die Latenzzeit, d. h. die Zeit von der Wegnahme des Glasgefässes bis zum Anfang der Ortsbewegung, ist sehr variabel; sie schwankt zwischen 35 Sek. und 5 Min. 3 Sek. (1 Min. 30 Sek. im Durchschnitte). Schon bei der ersten Ortsbewegung läuft das Tier meistens in der Richtung, die den Lichtstrahl schräg schneidet. Unter 23 Versuchen gibt es nur 2 bzw.

1) Nach WEYRAUCH (1930) und KLEIN (1934) sind bei *Forficula* 5 bzw. 3 Stufen der allgemeinen Erregungszustände zu unterscheiden. Im höchst erregten Zustand, der durch Packen des Tieres an den Zangen herbeigeführt ist, soll das Tier, unabhängig vom Lichtreize, schnurgerade (WEYRAUCH) oder in einer mehr oder weniger bogenförmigen Bahn laufen (KLEIN). Mir ist aber noch bedenklich, ob ein allgemeiner Erregungszustand des Tieres durch mechanische Reizung eines Körperteils (Zangen) gleichmässig erhöht werden kann. Man könnte auch mit Recht sagen, dass das Tier auf heftige Berührungsreize an den Zangen negativ reagiert, infolgedessen fast gerade davonläuft. Um jedenfalls die Interferenz des Berührungsreizes zu vermeiden, habe ich den Tierkörper niemals mit der Hand u. a. berührt. Es muss also betont werden, dass bei meinem Versuche sämtliche Tiere "im schwach erregten Zustand" gewesen sind.

7 Fälle, in denen sich die 1. Laufspur fast gerade auf die Lichtquelle hin (photopositiv) bzw. von der Lichtquelle weg (photonegativ) zieht; vom 3. oder 4. Lauf ab prädominiert aber auch hier die Schrägorientierung. (Es scheint mir also sehr wahrscheinlich, dass das Tier im Zustande der unvollkommenen Helladaptation auf eine Lichtquelle vielmehr reizsymmetrisch—photopositiv oder photonegativ—reagieren kann.) Während 20 Läufe wird die Bewegungsrichtung niemals streng festgehalten; es kommt sogar sehr oft vor, dass sich das Tier, das den Lichtstrahl z. B. auf seiner rechten Seite aufgenommen hat, plötzlich so dreht, dass es dem Lichte seine linke Seite aussetzt. Im folgenden sei ein Versuchsprotokoll, in welchem sich das Tier beim 1. und wohl beim 2. sowie 9. Lauf offenbar photonegativ verhalten hat, als ein Beispiel wiedergegeben:

Tier Nr. 50—Datum: 9. X, '38; Zimmertemp.: 17, 5°C; Latenzzeit: 40 Sek.

Nummer der Laufspur	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Die dem Licht ausgesetzte Seite	l	l	r	r	r	r	r	r	l	r
Richtungswinkel (Grad) ¹⁾	9	20	75	87	70	62	53	55	22	63
Nummer der Laufspur	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Die dem Licht ausgesetzte Seite	l	l	r	r	r	r	r	r	r	r
Richtungswinkel (Grad)	51	43	63	57	83	80	75	58	59	77

Wenn man nun die gesamten Versuchslaufspuren in bezug auf den Richtungswinkel arrangiert, so bekommt man die in Abb. 1 wiedergegebene Kurve. Aus der Kurve sieht man deutlich, dass die Orientierung mit einem Richtungswinkel, der innerhalb des Bereiches 41-120° liegt, d. h. die

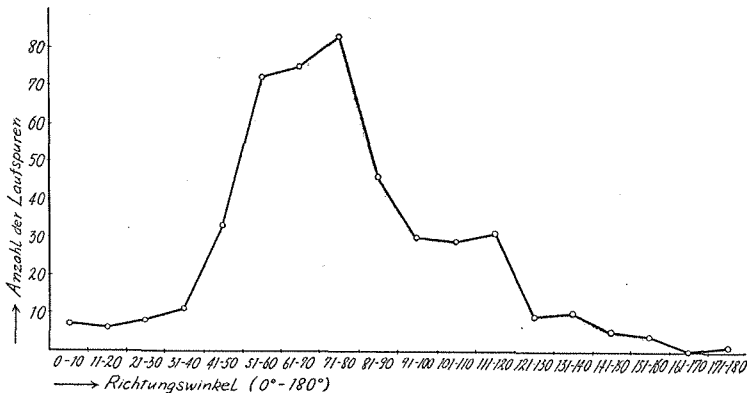


Abb. 1. Verteilungskurve von 460 Laufspuren (23 Versuche) in bezug auf den Richtungswinkel.

1) Der Richtungswinkel ist stets so gemessen, dass er beim Weglauf spitz und beim Zulauf stumpf ist (0°: ideal photonegativ, 180°: ideal photopositiv).

Schräg- oder Querorientierung viel öfter vorkommt als die Orientierung, die man photopositiv oder photonegativ bezeichnen kann. Unter den Schräg- und Querorientierungen prädominiert wiederum diejenige, die einen Richtungswinkel von $51-80^\circ$ hat; die orientierte Bewegung erfolgt nämlich meistens so, dass sich die Lichtquelle dem Tiere gegenüber schräg hinten befindet.

Nach genügender Dunkeladaptation reagiert also *Anisolabis* auf eine Lichtquelle meistens mit einer Schrägorientierung, die gewiss auf die L. K. B. hinweist. Es ergibt sich auch noch, dass *Anisolabis* in der Lichtorientierung ebenso labil wie *Forficula* ist (HONJO, 1937) und ausserdem die Neigung hat, vom Licht schräg wegzulaufen, indem die Lichtquelle wohl an der hinteren Partie des Orientierungsauges festgehalten wird (s. unten).

2. Das Verhalten bei Umschaltung zweier Lichtquellen.

Zu dieser Versuchsreihe war das Tier 3-20 Stunden lange dunkeladaptiert worden, und zwar im reinen Glasgefäss, das mit der schwarzen Schachtel bedeckt worden war. Eine Lichtquelle, z. B. L (100 Watt) wurde angezündet, alsdann wurde das Tier vom Glasgefäss auf das Laufbrett versetzt und im Lichtfeld wenigstens 2 Min. frei umherlaufen gelassen. Wenn das Tier einigemal ungefähr in derselben Richtung gerade lief,¹⁾ so wurde L unterwegs ausgeschaltet und zugleich die andere Lichtquelle L' (100 Watt) eingeschaltet. Der Punkt, in welchem die beiden Lichtquellen umgeschaltet wurden, wurde geradlinig mit dem Startpunkt verbunden; der Laufspur nach der Umschaltung wurde möglichst genau gefolgt, falls das Tier dabei nicht gerade lief. Für jeden Versuch wurden etwa 5-8 Spuren protokolliert.

1) Falls der Winkel LZL'²⁾ je 45° , 90° u. 135° ist :-

Die Gesamtergebnisse von je 10 Versuchen sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Aus der Tabelle ergibt sich klar, dass sich das Tier, falls der Winkel LZL' 45° ist, bei Umschaltung der Lichtquellen immer um etwa 45° kompensatorisch dreht, damit seine alte Einstellung zum Licht wieder eingenommen wird; das Tier reagiert also 100 % richtig menotaktisch auf Drehung des Lichtstrahles. Dagegen, falls der Winkel LZL' 90° oder 135° ist, erfolgt nicht immer die kompensatorische Umdrehung um den Drehungswinkel des Lichtstrahles, sondern das Tier läuft oftmals geradlinig in einer neuen Richtung, die von der bisherigen Bewegungsrichtung nur um einen kleinen Winkel abweicht, oder seltner in einer zickzackförmigen Bahn, die

1) Nach freiem Lauf von 2 Min. ist das Tier schon geneigt, von der Lichtquelle schräg wegzulaufen. Ausser beim Schräg-Weglauf ist es für das Tier anscheinend schwierig, einigemal ungefähr dieselbe Bewegungsrichtung zu halten. Deswegen kommt bei dieser Versuchsreihe der Fall vom Schräg-Weglauf noch viel öfter vor als in Abb. 1 (vgl. Tabelle 2).

2) Der durch die beiden Lichtbündel gebildete Winkel (Z: Zentrum des Laufbrettes).

Winkel LZL'	45°		90°		135°	
	+	-	+	-	+	-
kompensatorische Umdrehung						
Tier Nr. 34	8	0	5	3	1	5
36	6	0	6	1	2	3
38			4	3		
39			2	4		
40	7	0	7	0	0	8
41			7	1		
42			6	1		
43	7	0				
45	8	0				
46	7	0			6	2
47	8	0	7	1	3	5
48			4	1		
49	6	0			6	1
50	8	0			1	7
51			4	1	5	3
52					5	3
53	6	0			1	7
Summe	71	0	52	16	30	44
Umdrehungsprozent	100%		76%		41%	

Tabelle 1. Verhältnis der kompensatorischen Umdrehung mit dem Winkel LZL'.

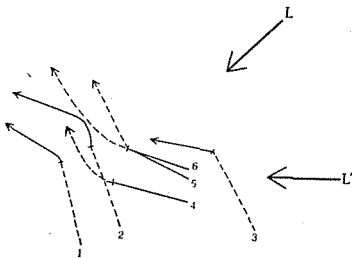


Abb. 2. Laufspuren des Tieres Nr. 53. Umschaltungspunkt der beiden Lichtquellen (L, L') durch kurzen Querstrich gezeigt; —: Laufspur gegen L, ---: Dieselbe gegen L'.

wohl auf die Disorientierung des Tieres hinweist (s. unten). Wie man aus der Tabelle sieht, ist die individuelle Differenz allerdings gross; so dreht sich ein Tier fast immer gesetzmässig um, während das andere kaum richtig reagiert. Vergleicht man aber die Umdrehungsprozente—d. h. die Prozentsätze der gesetzmässigen kompensatorischen Umdrehungen von den gesamten Laufspuren—miteinander (76 % bei 90°, 41 % bei 135°), so kann man im ganzen sagen, dass die komp. Umdreh. beim Winkel 135° schwieriger erfolgt als beim Winkel 90°.¹⁾

1) Man muss hierbei noch darauf aufmerksam machen, dass die komp. Umdreh. immer auf kürzestem Weg erfolgte, wie es bereits von v. BUDDENBROCK (1931) angegeben worden war. Es wurde also niemals beobachtet, dass sich das Tier z. B. beim Drehwinkel von 135° um etwa 225° (360°-135°) umgekehrt herumdreht.

Worauf ist solche Schwierigkeit der menotaktischen Umdrehung zurückzuführen? Um dieser Erage näher zu kommen, muss man die einzelnen Versuchslaufspuren noch eingehender betrachten. Dabei ist gleich zu bemerken, dass bei den 45°-Versuchen die beiden Lichtstrahlen fast immer auf dieselbe Körperseite fallen (Abb. 2), während sie bei den 135°-Versuchen stets auf beide Körperseiten getrennt geworfen werden (Abb. 4). Bei den 90°-Versuchen sind nun die beiden Situationen möglich; je nach der Bewegungsrichtung wird die zweite Lichtquelle entweder auf das bisherige Orientierungsauge (Situation A; Abb. 3, Spur Nr. 1 u. 6) oder auf das andere Auge—selten ausserhalb des Gesichtsfeldes projiziert (Situation B; Abb. 3, Spur Nr. 2, 3, 4 u. 5). Wie man aus Abb. 3 klar sieht, dreht sich das Tier bei Situation A richtig kompensatorisch um, während es bei Situation B disorientiert (Spur Nr. 2 u. 4) oder in einer neuen Richtung läuft (Spur Nr. 3 u. 5). Unter

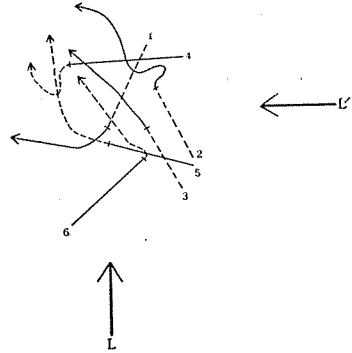


Abb. 3. Laufspuren des Tieres Nr. 39. Erklärungen wie in Abb. 2.

sämtlichen protokollierten Laufspuren von den 90°-Versuchen (68) sind es nun 29 Spuren, die in Situation A eingeordnet werden müssen, und zwar führt in diesen Fällen die Umschaltung der Lichtquellen immer eine sofortige Umdrehung um etwa 90° herbei—mit einem einzigen Ausnahmefall, in welchem das Tier nach Umschaltung disorientiert gelaufen war.

Man kann also ohne Rücksicht auf den Winkel LZL' schliessen, dass die komp. Umdreh. stets erfolgt, wenn die zweite Lichtquelle auf das bisherige Orientierungsauge projiziert wird (Situation A). Dieser Satz ist aber keineswegs umzukehren, denn das Tier kann sich auch dann gesetzmässig umdrehen, wenn die zweite Lichtquelle nicht auf das Orientierungsauge projiziert wird (Situation B). Wenn man nun das Umdrehungsprozent bei den 90°-Versuchen nur in bezug auf Situation B berechnet, so erhält man den Wert $52-29/68-29=0,59$, also 59% —, der immer noch höher liegt als bei 135° (41%). Andererseits ist bei 180° das Umdrehungsprozent, wie später gezeigt wird, noch weit geringer als bei 135° (24%, s. Tabelle 2). Es muss also eine derartige Tendenz des Tieres anerkannt werden, dass bei Situation B die komp. Umdreh. um so schwieriger erfolgt, je grösser der Winkel LZL' ist. Was nun das Wesen solcher Tendenz ist, ist vorläufig noch nicht zu erklären, aber

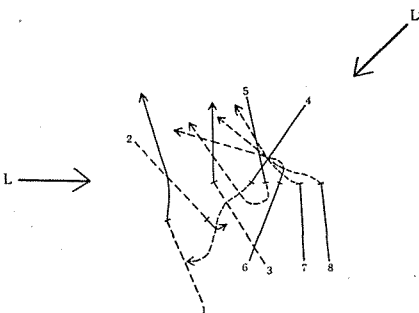


Abb. 4. Laufspuren des Tieres Nr. 50. Erklärungen wie in Abb. 2.

Abb. 4. Laufspuren des Tieres Nr. 50. Erklärungen wie in Abb. 2.

man kann jedenfalls behaupten, dass die Möglichkeit der komp. Umdreh. in enger Beziehung steht zur räumlichen Situation des Tieres gegenüber 2 Lichtquellen. Somit ist es mir auch nicht unbegreiflich, dass *Forficula* auf Drehung des Lichtstrahles um einen kleinen Winkel, der nahe am Ommatidienwinkel ist, fast immer kompensatorisch reagierte (v. BUDDENBROCK u. SCHULZ, 1934), während bei grösseren Drehwinkeln (90° u. besonders 180°) die Schwierigkeit der Umdrehung sehr auffällig war (HONJO, 1937).

Kurz gefasst, nimmt die L. K. B. von *Anisolabis* oftmals keinen normalen Verlauf bei Umschaltung zweier Lichtquellen, falls deren Strahlen nicht auf dasselbe Auge fallen; das Tier läuft dann entweder disorientiert oder gerade in einer neuen Richtung, die nicht mehr der bisherigen Orientierung entspricht. Die nächste Frage ist, ob im allgemeinen irgendeine Gesetzmäßigkeit von der neuen Bewegungsrichtung zu erfassen ist. Für Lösung dieser Frage passt vor allem der Umschaltungsversuch mit dem Winkel LZL' von 180° , denn 2 Lichtquellen werden hierbei sicher nicht auf dasselbe Auge projiziert und ausserdem kann man den Messfehler des Richtungswinkels dadurch möglichst vermindern, dass die Umschaltung der Lichtquellen immer im Moment des Betretens der Verbindungslinie LL' vorgenommen wird.

2) Falls der Winkel LZL' 180° ist :-

Es wurden insgesamt 595 Laufspuren mit 40 Individuen protokolliert. Da die einzelnen Laufspuren sehr mannigfaltig sind, sei zunächst ein typischer Fall als Beispiel angegeben, in welchem das Tier meistens von der

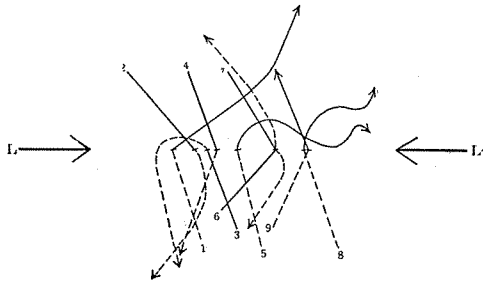


Abb. 5. Laufspuren des Tieres Nr. 23.
Erklärungen wie in Abb. 2.

Lichtquelle schräg weglief (Abb. 5). Aus Abb. 5 sieht man deutlich, dass sich Tier Nr. 23 nur einmal richtig kompensatorisch umdrehte (Spur Nr. 3) und zweimal der zweiten Lichtquelle gegenüber disorientiert bewegte (Spur Nr. 5 u. 8). Sonst erfolgte die Reaktion etwa folgenderweise: Wenn sich die erste Lichtquelle dem Tiere gegenüber z. B.

rechts schräg hinten befindet, so läuft das Tier nach Umschaltung der Lichtquellen in solcher Richtung fort, dass die zweite Lichtquelle nun *links* schräg hinten vom Tiere liegt. Man kann hierbei den Richtungswinkel vor (α) sowie nach (β) Umschaltung je in bezug auf die erste sowie die zweite Lichtquelle messen und somit alle Laufspuren in Abb. 5 wie das folgende Protokoll ordnen:

Nummer der Laufspur	Die erste Lichtquelle	α (Grad)	Die zweite Lichtquelle	β (Grad)	$\beta-\alpha$ (Grad)
1	L'	72	L	73	1
2	L	49	L'	51	2
3	L	110	L'	Umdreh.	3
4	L	70	L'	71	1
5	L'	75	L	Disor.	
6	L	48	L'	50	2
7	L	58	L'	57	-1
8	L'	72	L	Disor.	
9	L'	114	L	113	-1

Das Bemerkenswerte an diesem Protokoll ist, dass die Winkeldifferenz $\beta-\alpha$ bei allen Laufspuren sehr gering ist. Es bedeutet dies wohl nichts anders als, dass das Tier, das die erste Lichtquelle mit einer bestimmten Augenpartie einer Körperseite festgehalten hat, bei Umschaltung der Lichtquellen seine Orientierung so verändert, dass die zweite Lichtquelle an der entsprechenden Augenpartie der anderen Körperseite fixiert wird. Man kann nun dieselben Protokolle über die gesamten Versuchslaufspuren aufnehmen und wie in Tabelle 2 zusammenstellen. In Tabelle 2 fällt es uns

α (Grad)	0-45	46-90	91-135	136-180	Summe
1. komp. Umdreh.	4	100	35	3	142(24%)
2. Disorientierung	14	71	26	3	114(19%)
3. Veränderung der Orientierungsrichtung	17	286	36	0	339(57%)
21 od. mehr	8	23	1		
20-11	4	33	1		
10-1	3	71	7		
$\beta-\alpha$ (Grad): 0	0	8	0		
-1--10	1	112	8		
-11--20	1	29	0		
-21 od. mehr	0	10	18		
Summe	35(6%)	457(77%)	97(16%)	6(1%)	595

Tabelle 2. Übersicht der Reaktionen auf Umschaltung zweier Lichtquellen ($\angle LZL' = 180^\circ$).

vor allem auf, dass, wie oben bereits beschrieben wurde, 1) die Schräg-Weg-Einstellung ($\alpha=46-90^\circ$) sehr weit prädominiert, und 2) dass das Umdrehungsprozent noch geringer ist als bei den 135° -Versuchen. Was nun die 3. Reaktion, d. h. die Veränderung der Orientierungsrichtung anbetrifft, so ist die Differenz $\beta-\alpha$, falls α 0-45° ist, 21° oder mehr in 8 (den meisten) Fällen; β liegt dann im ganzen innerhalb des Beriches von 46-90° (80°, 90°, 66°, 71°, 44°, 61°, 91°, 62°), d. h. das Tier läuft auch nach Umschaltung von der

Lichtquelle weg, aber nicht mit so einem kleinen Richtungswinkel, d. h. nicht so steil wie vor der Umschaltung. Das Verhältnis ist ähnlich, falls α 91-135° ist; Dass $\beta-\alpha$ hier in den meisten Fällen (18) -21° oder mehr ist, bedeutet im allgemeinen, dass das Tier, das vor der Umschaltung auf die Lichtquelle schräg zugelaufen war, nach dem Umschalten schräg davon wegläuft. Das Tier ist also nach Umschaltung jedenfalls geneigt, von der Lichtquelle schräg wegzulaufen. Zuletzt, falls α 46-90° ist, sieht man zwar vielerlei Veränderungen der Bewegungsrichtung, am meisten aber die Fälle, in denen $\beta-\alpha$ nicht über $\pm 10^\circ$ ist (67%); d. h. die neue Bewegungsrichtung ist in bezug auf Linie LL' ungefähr spiegelbildlich zu der alten. Dasselbe gilt auch, falls α 91-135° ist. Man kann also sagen, dass das Tier geneigt ist, nach Umschaltung, nur die der Lichtquelle zugewandte Körperseite wechselnd, mit demselben Richtungswinkel orientiert zu laufen. Dieses Phänomen soll künftig "Seitenwechsel" der L. K. B. genannt werden.

Wenn man nun auf Abb. 3 und 4 zurückblickt und ebenfalls $\beta-\alpha$ bei Spur Nr. 3 u. 5 in Abb. 3 sowie bei Spur Nr. 1, 3, 6, 7 u. 8 in Abb. 4 berechnet, so sieht man wieder, dass $\beta-\alpha$ meistens unter $\pm 10^\circ$ ist, infolgedessen der Seitenwechsel hier auch zustandekommt, indem die Fixierungsstelle der Lichtquelle wohl von der bestimmten Augenpartie einer Körperseite auf die entsprechende der anderen Seite spiegelbildlich verlegt wird. Der Schluss lautet: Auf Umschaltung zweier Lichtquellen reagiert *Anisolabis*, wenn es weder komp. Umdreh. noch Disor. erfolgt, im allgemeinen mit derartigen Veränderung der Orientierungsrichtung, dass 1) die Lichtquelle an der hinteren Augenpartie fixiert wird und 2) dass der Seitenwechsel zustandekommt.

Hier muss man noch auf die Frage der Rechts-Links-drehung bei der komp. Umdreh. kommen. v. BUDDENBROCK hat nämlich bei den 180°-Versuchen an *Forficula* u. a. beobachtet, dass—angenommen, dass sich die erste Lichtquelle auf der linken Seite des Tieres befindet—die Linksdrehung vorherrscht, d. h. die Tendenz des Tieres, sich dem verschwundenen Lichte

Situationen	3		5		7	
Drehung des Tieres	r	l	r	l	r	l
	48	45	12	7	11	19

Tabelle 3.

zuzudrehen, überwiegt. Um dasselbe Verhältnis an *Anisolabis* klar zu machen wollen wir 142 Laufspuren mit den komp. Umdreh. (s. Tabelle 2) in 3 Situationen einordnen^D und die Anzahl der Rechts- und Linksdrehungen genau nach dem Verfahren von v. BUDDENBROCK wiedergeben (Tabelle 3). In Tabelle 3 sieht man nun, dass die Zahl der Rechts- und Linksdrehungen für jede Situation ungefähr auf demselben Niveau liegt. Aus diesem Er-

1) Es handelt sich hierbei um Situation 3, 5 u. 7 (s. Abb. 2, v. BUDDENBROCK, 1931). 3 Situationen sind hier wie folgt dargestellt: $\alpha \leq 80^\circ$: Situation 3, $80^\circ < \alpha \leq 100^\circ$: Situation 5, $\alpha > 100^\circ$: Situation 7.

gebnis kann man aber noch nicht einfach schliessen, dass *Anisolabis* keine merkliche Tendenz zeigt, sich dem verschwundenen Lichte zuzudrehen. Denn es wurde bei den einzelnen Laufspuren oftmals beobachtet, dass sich das Tier erst etwas nach links dreht, alsdann allmählich ganz nach rechts herumdreht. Man muss also darauf achten, dass in Tabelle 3 dieser Fall auch in die Rechtsdrehungen eingeordnet ist (s. unten).

3. Das Verhalten bei Umschaltung unter verschiedenen Bedingungen.

Der Zweck der vorliegenden Versuchsreihe besteht darin, den dem oben angegebenen Seitenwechsel zugrunde liegende Mechanismus zu untersuchen. Vom Standpunkt der L. K. B. aus haben wir den Seitenwechsel zwar als solche Neigung des Tieres erfasst, dass die Fixierungsstelle der Lichtquelle wohl zentralnervös von der bestimmten Sinnesfläche einer Körperseite auf die entsprechenden der anderen Körperseite verlegt wird. Ob noch andere Erklärungen möglich sind, muss man aber einzeln näher untersuchen.

1) Wenn man zuerst bei dem Tiere die obengenannte Tendenz, sich dem verschwundenen Lichte zuzudrehen, annimmt, so kann der Seitenwechsel wenigstens beim Schräg-Weglauf als ein notwendiger Erfolg dieser Tendenz erklärt werden. Die Einschaltung der zweiten Lichtquelle müsste dann für den Anlass des Seitenwechsels gleichgültig sein. Obgleich Tabelle 3 anscheinend nicht für solche Auffassung spricht, ist es doch sehr erforderlich, deren Richtigkeit genauer zu prüfen.

Die Methode ist fast dieselbe wie bei der letzten Versuchsreihe (der Winkel $LZL' = 180^\circ$). Es wurde nur eine Pause von 5 Sek. zwischen der Auslöschung der ersten und Anzündung der zweiten Lichtquelle eingeschaltet. Nachdem die erste Lichtquelle beim Betreten der Linie LL' ausgeschaltet worden war, wurde also das Tier noch 5 Sek. im absoluten Dunkeln laufen gelassen, alsdann wurde die zweite Lichtquelle angezündet, wobei die Einstellung des Tieres sogleich protokolliert wurde. Die Dunkellaufspur wurde nachher möglichst naturgetreu ergänzt. Es wurden ausschliesslich die Schräg-Wegläufe in Betracht gezogen.

Ein Versuchsbeispiel ist in Abb. 6 wiedergegeben. Bei Spur Nr. 2 u. 3 sieht man deutlich, dass sich das Tier während seines Dunkellaufes dem verschwundenen Lichte (L') hin zudreht. Der Seitenwechsel mag hierbei dadurch erklärt werden, dass das Tier nach Anzündung von L auch noch in der Richtung des Dunkellaufes weiterläuft. Dagegen bei Spur Nr. 1 u. 4 zieht

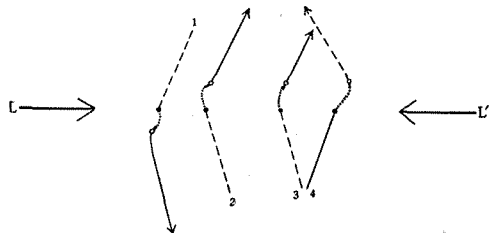


Abb. 6. Laufspuren des Tieres Nr. 59.
● Ausschaltung, ○ Einschaltung; Dicker Strich: Einstellung des Tieres im Moment der Einschaltung; Punktierter Linie: Ergänzter Dunkellaufspur. Sonst wie in Abb. 2.

sich die Dunkelspur vielmehr im entgegengesetzten Sinne, nämlich vom verschwundenen Lichte weg; infolgedessen findet der Seitenwechsel erst dann statt, wenn eine scharfe Drehung bei Anzündung der zweiten Lichtquelle wieder eintritt. Unter 45 Versuchsspuren von 8 Individuen sind es nun 20 Spuren, bei denen sich das Tier nach Auslöschung der ersten Lichtquelle offenbar dieser hin zugekehrt hat, während es 22 Spuren gibt, bei denen das Tier umgekehrt, also von der verschwundenen Lichtquelle weg, reagiert hat. Übrige 3 Spuren können nicht deutlich in einen von den beiden Fällen eingeordnet werden. In jedem Fall erfolgt aber der Seitenwechsel—natürlich mit einigen Ausnahmefällen, wo entweder die komp. Umdreh. oder die Disor. stattgefunden hat—genau in derselben Weise wie bei der letzten Versuchsreihe. Man kann also sagen, dass für Zustandekommen des Seitenwechsels nicht nur die Ausschaltung der ersten, sondern auch die Einschaltung der zweiten Lichtquelle bedeutsam ist. Daraus kann sich wohl ergeben, dass der Mechanismus des Seitenwechsels etwa durch die dem verschwundenen Lichte zudrehende Tendenz allein nicht aufzuklären ist.

2) In den letzten Versuchen ist es noch unklar gelassen, welchen Verlauf die Laufspur während des Dunkelaufenthaltes von 5 Sek. nimmt. Um festzustellen, ob das Tier tatsächlich im Moment der Auslöschung des Orientierungslichtes keine merkliche Tendenz der Links- bzw. Rechtsdrehungen hat, und weiter, um klar zu machen, wie sich das Tier überhaupt im Dunkeln verhält, wurde folgender Versuch angestellt: Während das Tier

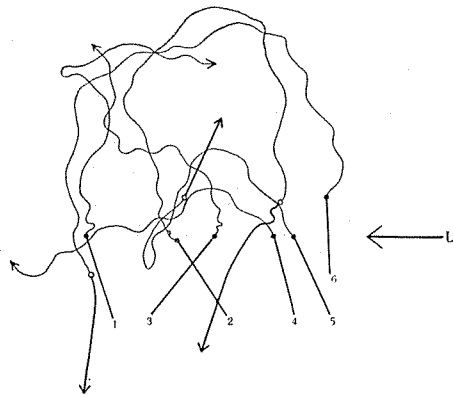


Abb. 7. Laufspuren des Tieres Nr. 46 gegen Orientierungslicht (dick) und bei oberer diffuser Beleuchtung (dünn). ● Aus., ○ Einschaltung des Orientierungslichtes.

einer Lichtquelle (100 W) gegenüber orientiert läuft, wird diese mit einer oberen schwachroten diffusen Beleuchtung¹⁾ umgeschaltet und umgekehrt. Es wurden noch zur Kontrolle einige Laufspuren, statt unter der schwachroten Beleuchtung zu markieren, im absoluten Dunkeln auf einem Russpapier protokolliert, wonach der Unterschied jedoch kaum bemerkbar war.

In Abb. 7 ist ein Versuchsbeispiel wiedergegeben. Man bemerkt hier zunächst folgendes: Bei Spur Nr. 1, 3 u. 6 dreht sich das Tier *im Moment* der Auslö-

1) Die diffuse Beleuchtung wurde dadurch hergestellt, dass eine durch weisse Tücher mehrfach abgedämpfte rubinrote Lampe in der Höhe von 80 cm mitten auf dem Laufbrette aufgehängt wurde. Das Laufbrett wurde dabei in solchem Masse gleichmässig beleuchtet, dass man das Verhalten des Tieres auch im Moment der Umschaltung noch eben zu beobachten vermag.

schung des Orientierungslichtes mehr oder weniger nach links—im Sinne von v. BUDDENBROCK (1931)—, während bei Spur Nr. 2, 4 u. 5 eine Rechtsdrehung erfolgt. Die gesamten Versuchsergebnisse an 10 Individuen kann man nun in dieselbe Tabelle wie Tabelle 3 zusammenstellen (Tabelle 4). Danach muss die Auffassung wohl verneint werden, dass das Tier bei Auslöschung der Lichtquelle eine Tendenz der Links- bzw. Rechtsdrehungen zeigt.

Situationen	3		5		7	
	r	l	r	l	r	l
Drehung des Tieres	20	17	1	1	8	4

Tabelle 4.

Bezüglich des Dunkellaufes im allgemeinen beobachtet man sehr häufig, dass sich das Tier einige Sekunden nach Auslöschung des Lichtes noch in einer fein gekrümmten Bahn und zwar mit geringerer Geschwindigkeit bewegt (Unterschiedsreaktion?), alsdann wieder ebenso schnell wie im Lichtfeld (Spur Nr. 3). Es kommt aber der Fall noch öfter vor, dass ein derartiger Übergang nicht deutlich zu beobachten ist (Spur Nr. 2, 4 usw.). Die Dunkelspur ist, wie man in Abb. 7 sieht, meistens eine zickzackförmige Bahn, die sich allmählich nach rechts bzw. links gebogen hinzieht. Eine bogenartige oder geradlinige Dunkelbahn ist dagegen kaum beobachtet worden. Wird nun das Orientierungslicht wieder eingeschaltet, so läuft das Tier gleich (Spur Nr. 6) oder nach mäandrischen Schreckbewegungen (Spur Nr. 2) wieder in einer geradlinigen Bahn, deren Richtung zuweilen mit der alten übereinstimmt. Nach dem Dunkellauf nimmt das Tier aber gewöhnlich eine andere Orientierungsrichtung als die bisherige; somit ist die Labilität der L. K. B. bei *Anisolabis* hier auch auffällig zu ersehen.

3) Der Mechanismus des Seitenwechsels könnte noch möglicherweise wie folgt erklärt werden: Bei Umschaltung der Lichtquellen wird das Auge der bisherigen Schattenseite plötzlich stark beleuchtet, infolgedessen läuft das Tier etwa von der zweiten Lichtquelle schräg weg, um deren intensive Beleuchtung zu vermeiden. Zur Prüfung dieser Auffassung dienten die Umschaltungsversuche mit 2 radiärstrahligen Lichtquellen verschiedener Intensität sowie mit einer radiärstrahligen und einer diffusen Lichtquelle (der Winkel $LZL' = 180^\circ$). Die diffuse Lichtquelle wurde da-

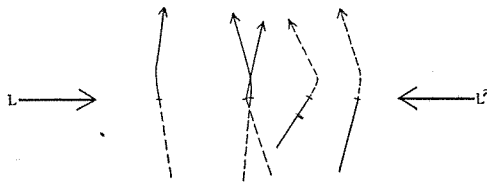


Abb. 8. Laufspuren des Tieres Nr. 57. L: 60 W, L': 100 W. Sonst wie in Abb. 2.

durch hergestellt, dass man die Öffnung des Metallrohrs mit einem Weisschirm (Durchmesser 13 cm) bedeckte. Es wurden Lampen von 60, 100 u. 200 Watt gebraucht, und zwar in den folgenden Kombinationen: 100 W u. 100 W diffus, 60 W u. 100 W, 60 W u. 100 W diffus, 60 W u. 200 W, 60 W u. 200 W diffus. Obgleich die Intensität jeder Lichtquelle nicht gemessen

wurde, war es doch ohne weiteres ersichtlich, dass die diffuse Lichtquelle stets heller als die radiärstrahlige ist, wenn man auch dieselbe Lampe dazu verwendet.

Als Beispiel sei in Abb. 8-11 eine Reihe der Versuche an Tier Nr. 57 wiedergegeben. In Abb. 8 u. 10 sieht man, dass der Seitenwechsel, trotz der Intensitätsdifferenz zwischen den beiden radiärstrahligen Lichtquellen, im ganzen wie immer erfolgt— β ist ungefähr gleich wie α . Es kommt also bei Umschaltung nicht vor, dass das Tier z. B. von der stärkeren zweiten Lichtquelle mit einem kleineren Richtungswinkel weg-

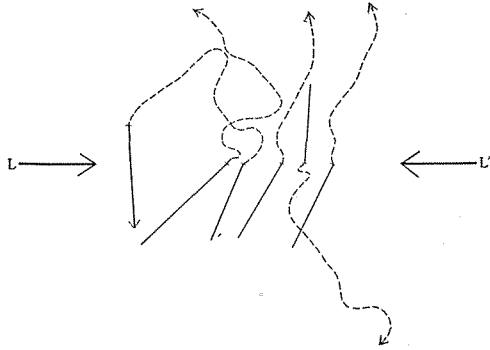


Abb. 9. Laufspuren des Tieres Nr. 57. L: 60 W, L': 100 W diffus. Sonst wie in Abb. 2.

läuft u. dergl. Andererseits zeigt es sich in Abb. 9 u. 11, dass das Tier der diffusen Lichtquelle gegenüber scheinbar seine Orientierung verliert, indem die Laufspur mehr oder weniger zickzackförmig gezogen ist. Aus vielen

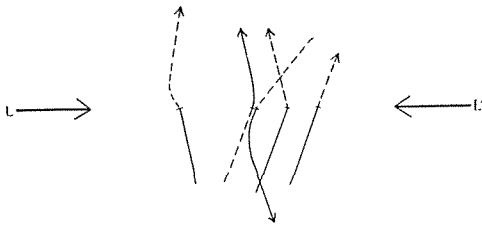


Abb. 10. Laufspuren des Tieres Nr. 57. L: 60 W, L': 200 W. Sonst wie in Abb. 2.

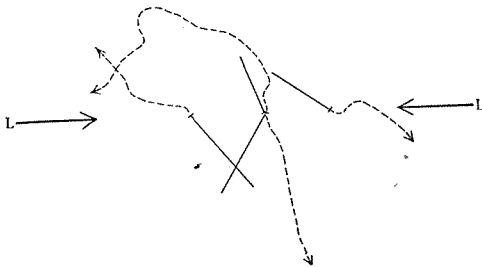


Abb. 11. Laufspuren des Tieres Nr. 57. L: 60 W, L': 200 W diffus. Sonst wie in Abb. 2.

derartigen Versuchen an 5 Individuen ergibt sich, dass der Seitenwechsel, unabhängig von der—hier in Frage kommenden—Intensitätsdifferenz fast normal erfolgt, soweit die zweite Lichtquelle eine radiärstrahlige ist. Man kann also sagen, dass der Mechanismus des Seitenwechsels dadurch noch schwer auszudeuten ist, dass das Tier zwecks der Vermeidung des starken Lichtreizes davon wegläuft.

4) Wie reagiert nun das Tier auf Hinzufügung der zweiten Lichtquelle? Wenn das Tier dabei keinen Seitenwechsel zeigt und unter 2 Lichtquellen immer in der sogenannten Resultantenrichtung läuft, so

kann die L. K. B. überhaupt auch durch Gedanke der Tropotaxis ausgelegt werden. Der Versuch wurde wie folgt ausgeführt: Während das Tier einer Lichtquelle (100 W) gegenüber orientiert läuft, wird die zweite Lichtquelle (100 W) eingeschaltet und, nachdem das Tier etwa 2 Quadrate des

Laufbrettes durchlaufen hat, wird nun eine von den beiden Lichtquellen ausgeschaltet (der Winkel $LZL' = 180^\circ$).

In Abb. 12 ist ein Versuchsbeispiel wiedergegeben. Es sind hier die Reaktionen auf Hinzufügung der zweiten Lichtquelle etwa in 3 Typen einzuordnen: Bei Spur Nr. 2 u. 3 läuft das Tier unter 2 Lichtquellen in derjenigen Richtung, die mit der Linie LL' mehr oder weniger rechtwinklig gekreuzt ist (Resultantenrichtung)—Reaktionstypus 1. Bei Spur Nr. 1, 4 u. 5 bleibt dagegen die Hinzufügung der zweiten Lichtquelle vollkommen einflusslos, indem das Tier der ersten Lichtquelle gegenüber orientiert weiter läuft—Reaktionstypus 2. Zuletzt, bei Spur Nr. 6, erfolgt der Seitenwechsel der zweiten Lichtquelle gegenüber, obgleich die erste Lichtquelle immer noch wirksam ist—Reaktionstypus 3. Nur schwer zu beurteilen ist, ob Spur Nr. 7 eigentlich zu Typus 1 oder 3 gehören soll. Wenn man diesen Fall jedoch unter Typus 1 einordnet und somit die ganzen Laufspuren (von 10 Individuen) auf die 3 obengenannten Reaktionstypen verteilt, so kann man die Versuchsergebnisse wie in Tabelle 5 zusammenstellen. Aus Tabelle 5 ergibt sich

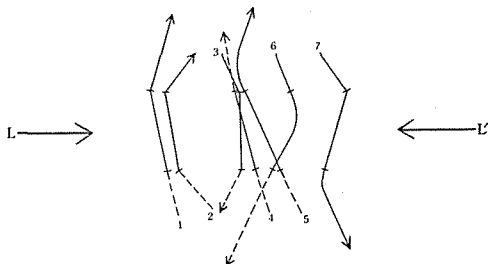


Abb. 12. Laufspuren des Tieres Nr. 70.—: Laufspur gegen L, ---: Dieselbe gegen L'; Der unter 2 Lichtquellen gezogene Spurenteil ist etwas dicker gezeichnet.

im allgemeinen, dass sich das Tier bei Hinzufügung der zweiten Lichtquelle etwa zu 60 % in der Resultantenrichtung orientiert, während es zu 40 % entweder die Orientierung zur ersten Lichtquelle festhält oder den Seitenwechsel ausführt. Es ist auch bei allen Typen oftmals beobachtet, dass das Tier unter 2 Lichtquellen unterwegs zum Stillstand kommt—als ob es seiner Orientierungsrichtung nicht vertrauen könnte—, alsdann aber meistens in derselben Richtung weiter läuft. Wider Erwarten ist jedoch sehr selten beobachtet, dass sich das Tier unter 2 Lichtquellen zickzack oder sonstwie disorientiert bewegt. Betreffs der nachherigen Ausschaltung ist nichts besonders zu sagen; das Tier ist dann jedenfalls geneigt, von der jetzt noch wirksamen Lichtquelle schräg wegzulaufen. Kurz gefasst, orientiert sich das Tier unter 2 Lichtquellen nicht immer maschinenartig in der Resultantenrichtung, sondern je nach dem Fall wird einer von den beiden Licht-

Tier Nr.	58	61	62	63	66	67	68	70	74	77	Summe
Typus 1	2	4	0	3	4	2	5	3	4	3	30
Typus 2	0	3	0	1	1	2	0	3	1	1	12
Typus 3	1	0	2	0	0	2	0	1	1	0	7

Tabelle 5.

reizen intrazentral ausgeschaltet, damit der Seitenwechsel wie immer hervorgebracht werden kann.

5) Wie verhält sich nun das Tier, wenn dessen Auge partiell lackiert ist? Die Lackierung wurde wie folgt durchgeführt: Das Tier wird durch Äther schwach betäubt und unter das Binokular gebracht; an den hinteren bzw. vorderen Rand des linken Auges wird ein Tropfen weiches, schwarzes Paraffin hingesezt, das dann durch eine erwärmte Nadel möglichst genau bis zur Mitte des Auges ausgedehnt wird. So ist die hintere bzw. vordere Augenhälfte mit Schwarzparaffin lichtdicht bedeckt worden, ohne dass man irgendeine Anstosswirkung der Lackierung an dem Tiere bemerken konnte. Das lackierte Tier wurde, nachdem es aus der Betäubung erwachte, wie immer dunkeladaptiert und zum gewöhnlichen Umschaltungsversuche bezogen (der Winkel $LZL' = 180^\circ$). Nach jedem Versuche wurde immer nachgesehen, ob die Lackierung vollkommen war. Zur Kontrolle wurden noch einige Individuen untersucht, von denen das linke Auge an der oberen Hälfte lackiert worden war.

Es sei zuerst ein Versuchsbeispiel zu besprechen, in welchem die hintere Augenhälfte lackiert ist (Abb. 13). Hierbei fällt uns vor allem auf, dass dem Tiere die orientierte Bewegung in derartigen Richtung unmöglich ist,

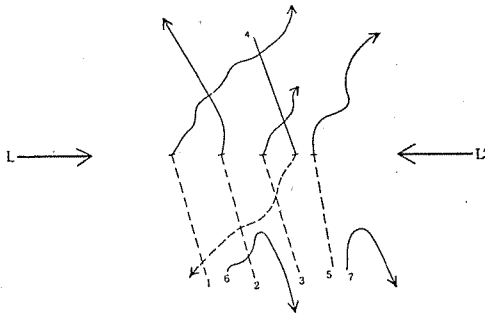


Abb. 13. Laufspuren des Tieres Nr. 66.
Erklärungen wie in Abb. 2.

dass die Lichtquelle am lackierten Augenteil fixiert wird. Wenn man auch das Tier in solcher Richtung starten lässt, dreht es sich bald so um, dass dem Lichte das intakte Auge zugewandt wird (Spur Nr. 6 u. 7). Auch bei Umschaltung ist das Tier zwar geneigt, von der zweiten Lichtquelle schräg wegzulaufen, aber die Laufspur zieht sich nicht geradlinig, da der dem Licht ausgesetzte Augenteil durch Lackierung ausser Tätigkeit gesetzt ist (Spur Nr. 1, 3, 4 u. 5). Der Seitenwechsel ist also jedenfalls unmöglich, indem sich das Tier disorientiert bewegt, solange der Lichtstrahl den lackierten Augenteil trifft. Zweitens, das Tier, dessen Auge an der vorderen Hälfte lackiert ist, verhält sich etwa so, wie in Abb. 14 gezeigt ist. Abgesehen von den Fällen der komp. Umdreh. (Spur Nr. 1 u. 5), erfolgt der Seitenwechsel stets normal, wenn das intakte Auge der zweiten Lichtquelle gegenüber zugewandt ist (Spur Nr. 2 u. 4). Dagegen sieht man bei Spur Nr. 3, dass sich das Tier einige Sekunden nach Umschaltung noch disorientiert bewegt, obwohl der Seitenwechsel schliesslich zustandekommt. Die Einschaltung solcher Disorientierung, die beim normalen Individuum niemals beobachtet worden ist, ist leicht dadurch zu erklären, dass im Moment der Umschaltung die zweite Lichtquelle auf den lackierten Augenteil projiziert wird. Die Lackierung

der vorderen Augenhälfte hat also wenig Einfluss auf Zustandekommen des Seitenwechsels, zumal das Tier meistens die Schräg-Weg-Einstellung nimmt. Zuletzt, beim Tier, dessen Auge an der oberen Hälfte lackiert ist, verläuft der Seitenwechsel vollkommen normal, sodass es wohl überflüssig ist, diesbezüglich ein Versuchsbeispiel wiederzugeben. Für

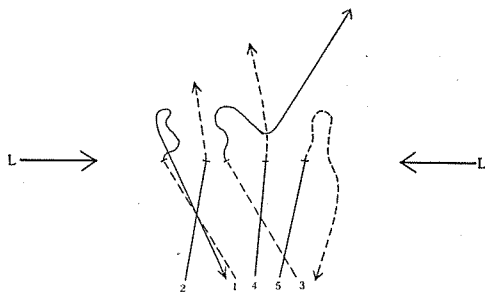


Abb. 14. Laufspuren des Tieres. Nr. 79.
Erklärungen wie in Abb. 2.

alle 3 Fälle sei nur noch darauf aufmerksam zu machen, dass sich das Tier im Lichtfeld keineswegs in der spiralförmigen Bahn oder sonstwie asymmetrisch bewegt. Zum Schluss kann man also sagen, dass für Zustandekommen des Seitenwechsels das Facettenauge, insbesondere dessen Hinterteil eine entscheidende Rolle spielt.

Die gesamten Ergebnisse dieser Versuchsreihe widersprechen sich offenbar nicht, sondern gestatten vielmehr die Auffassung, dass *der Seitenwechsel wohl auf dem zentralen Umschaltungsmechanismus beruht, die Fixierungsstelle der Lichtquelle von einem Augenteil auf den entsprechenden der anderen Körperseite spiegelbildlich zu verlegen*. Diese Auffassung stimmt selbstverständlich vollkommen mit der Theorie der L. K. B. (Menotaxis) überein. Wenn man dagegen an dem Gedanken der Tropotaxis festhält, so ist der Seitenwechsel gewiss ein schwierig erklärbares Phänomen. Auf dem Standpunkt der Tropotaxis könnte man z. B. beim Schräg-Weglauf solchen Mechanismus annehmen, dass sich das Tier in einer Erregungssymmetrie orientiert, die durch Zusammenwirken der negativen Phototropotaxis mit einer inneren asymmetrischen Tendenz herbeigeführt ist. Aber es wäre dann sehr schwer zu verstehen, dass das Tier bei jeder Umschaltung der Lichtquellen dessen innere Tendenz plötzlich verändert und zwar immer so, dass dem Lichte der entsprechende Augenteil der bisher vom Lichte abgewandten Seite ausgesetzt wird. Für den Gedanken der Tropotaxis sind auch folgende Befunde offenbar ungünstig: 1) Der Seitenwechsel findet auch dann normal statt, wenn 2 Lichtquellen verschiedener Intensität umgeschaltet werden; 2) Bei Hinzufügung der zweiten Lichtquelle verläuft der Seitenwechsel oftmals normal, indem die erste Lichtquelle wohl intrazentral ausgeschaltet wird; 3) Durch partielle Lackierung wird kein asymmetrisches Verhalten hervorgerufen, usw. Schliesslich kann man also den Seitenwechsel als ein Phänomen ansehen, das der Theorie der L. K. B. eine weitere Stütze liefert.

Nun bleibt noch die schwierigste Frage, nämlich: Was ist denn die biologische Bedeutung des Seitenwechsels bei den Ohrwürmern? Ausgenommen die Sonderfälle wie bei den Ameisen, den Spinnen usw., sieht man im allgemeinen die Bedeutung der L. K. B. darin, dass sich das Tier überhaupt

geradlinig bewegen kann (v. BUDDENBROCK, 1937). Bei *Anisolabis* scheint die L. K. B. ausserdem noch eine andere Bedeutung zu haben: Dass das Tier meistens vom Lichte schräg wegläuft, passt offenbar zu dessen lichtscheuen Leben, da das Tier dadurch bald zu einer dunklen Stelle gelangen kann. Wenn man also annimmt, dass die L. K. B. auch dazu dient, sich vom Lichte zu entfernen, so ist es nicht schwer begreifbar, dass z. B. bei Umschaltung zweier gegenüber gestellten Lichtquellen, statt der Umdrehung um 180° , der Seitenwechsel erfolgt, damit sich das Tier schliesslich auch vom Lichte entfernt. Man kann sogar sagen, dass dem Tiere der Seitenwechsel deswegen ökonomischer als die komp. Umdreh. ist, weil es bei jenem Fall meistens die Drehung des Tieres nur um einen kleinen Winkel genügt.

Es wäre nun eine weitere Frage, wie weit der Seitenwechsel bei anderen Tieren verbreitet ist. Vergleicht man aber *Anisolabis* mit *Geotrupes* u. a., bei denen der Seitenwechsel kaum zu beobachten ist, so bekommt man den Eindruck, dass bei *Anisolabis* die beiden Sehzentren im Gehirne miteinander weniger koordiniert sind, sodass bei Umschaltung der Lichtquellen, deren Strahlen auf die beiden Augen getrennt geworfen sind, die komp. Umdreh. nicht regelmässig erfolgt wie bei *Geotrupes*. Der Ohrwurm reagiert darauf vielmehr mit dem Seitenwechsel oder sogar mit der Disorientierung.

4. Der Augenbau in seiner Beziehung zur L. K. B.

Es muss hier noch eine wichtige Frage aufgestellt werden, nämlich, ob die Struktur des *Anisolabis*-Auges—vor allem Raumverhältnis, Öffnungswinkel u. a. der Ommatidien—nicht in Widerspruch steht mit unserer Auffassung über den Mechanismus der Lichtorientierung. Bei *Anisolabis* fehlen bekanntlich die Ocellen; das Tier hat nur ein Paar asymmetrisch ovalförmige Facettenaugen, die etwa 300 Ommatidien umfasst (Abb. 15). Nach PORTILLO (1936) könnte man aus der äusseren Gestalt des Facettenauges allein nicht auf dessen innere Organisation schliessen; die Appositionsaugen zeigen sogar immer eine Unregelmässigkeit des inneren Baues, auch wenn sie äusserlich kugelförmig sind. Der Augenbau von *Anisolabis* ist also auch auf Grund mikroskopischer Schnitte zu verstehen, zumal es sich hierbei um ein ovalförmiges Appositionsauge handelt. Da die Tiere bei den bisherigen Versuchen immer den horizontalen Lichtstrahlen ausgesetzt worden sind, kommen hier notwendigerweise nur diejenigen Schnitte in Frage, die, wie in Abb. 15, frontal bezüglich des Kopfes geführt sind.

Am Anfang wurden einige Köpfe der frisch gehäuteten Nymphen durch BOUIN fixiert und wie gewöhnlich in Paraffin geschnitten. Bei den so hergestellten Präparaten ist aber der zarte Kopf verschieden deformiert, sodass das Raumverhältnis des Auges am Kopf mehr oder weniger gestört ist. Man musste also trotz der technischen Schwierigkeit die Imaginen-Köpfe schneiden. 10 Köpfe von Mittelgrösse wurden in CERFONTAINESCHE Flüssigkeit eingetaucht (nach YAMANOUCHI, 1934); während der Entwässerung wurden die Mundwerkzeuge sämtlich weggenommen. Von 100% Alkohol

wurden die Materialien erst in 1 % und dann in 2 % Celloidin-Methylbenzoat übergeführt (je 2-5 Tage), alsdann mit Benzol gespült und in Paraffin eingebettet. Es wurde immer in der Dicke von $10\ \mu$ geschnitten; bei jedem Schnitt wurde die Oberfläche des Paraffinblocks vorher mit 1 % Celloidin (in Alkohol-Ether) mittels eines kleinen Pinsels gleichmässig übergezogen und das Mikrotommesser wurde jedesmal erst dann in Bewegung gesetzt, wenn Celloidin bis zu einem gewissen Grade trocken wurde. Dieses Verfahren hat natürlich den Nachteil, dass es zum Schneiden eines ganzen Kopfes geraume Zeit in Anspruch nimmt, auch nachdem man in Urteil der passenden Trockenheit des Celloidins geübt ist. Der zweite Nachteil ist, dass es wegen der Undurchsichtigkeit des Paraffinblocks kaum möglich ist, die Orientierung so fein zu kontrollieren, dass die Schnittebene genau eine gewünschte Ommatidienreihe trifft. Man musste höchstens damit zufrieden sein, dass die obere Ansicht des Kopfes einigermaßen die Frontalschnitte, die in der in Abb. 15 gezeigten Richtung geführt sind, gewährleistete. PORTILLO (1936) hat ausserdem einen Nachteil der Celloidinparaffin-Methode angegeben, nämlich, dass die Schnitte "beim Strecken (Erwärmung!) auf dem Objektträger beschädigt" worden sind. Solche Schädigung konnte aber dadurch völlig beseitigt werden, dass man beim Strecken der Schnitte, statt zu erwärmen, den Objektträger mit einem feinen Filtrierpapier bedeckte und leicht und gleichmässig mit dem Finger darauf drückte. Die geklebten Schnitte wurden mit 0,5 % Celloidin (in Alkohol-Ether) überzogen, durch GRENACHER entpigmentiert und mit Hämatoxilin-Eosin gefärbt. Man bekam somit 5 gut gelungene Schnittserien aus 10 Köpfen. Von jeder Schnittserie wurde nun ein Augenschnitt, der das Auge ungefähr quer halbierte (Abb. 15), ausgewählt und mittels ABBESCHES Zeichenapparates möglichst genau nachgezeichnet.

Wenn man das so gezeichnete Augen- oder Ommatidienbild in eine relative Lage betreffs der Längsachse des Kopfes (VH) bringt und dazu noch die durch die Schnittpunkte der Ommatidienachsen gebildete Brennkurve beifügt, so kann man die Organisation des *Anisolabis*-Auges—frontal bezüglich des Kopfes—etwa wie in Abb. 16 veranschaulichen. In Abb. 16 fällt uns zunächst auf, dass weder die vorderste noch die hinterste Ommatidienachse über die Achse VH nach der anderen Seite hinübergeht. Wenn man also den Winkel, der durch die Achse VH und die vorderste bzw. die hinterste Ommatidienachse gebildet ist, mit γ bzw. δ bezeichnet, so ist der Gesichtswinkel—d. h. der durch die beiden extremen optischen Achsen gebildete Winkel—etwa gleich wie $180^\circ - (\gamma + \delta)$, also kleiner als 180° . Man muss hierbei noch darauf aufmerksam machen, dass γ um 7° kleiner als δ ist. Betreffs der inneren Struktur, deren Ungleichmässigkeit schon aus der Form der Brennkurve leicht zu ersehen ist, belehrt uns Abb. 16 noch die folgenden Punkte: 1) Ausgenommen an einigen mittleren Ommatidien, zeigt

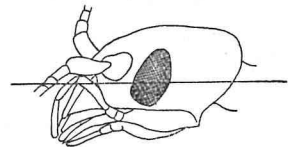


Abb. 15. Seitenansicht des *Anisolabis*-Kopfes ($\times 10$) s. Text.

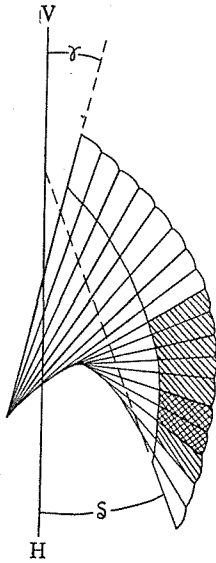


Abb. 16. Organisation eines Facettenauges des Tieres Nr. X (frontal bzgl. des Kopfes, $\times 120$) Erklärungen in Text.

sich die gegenseitige Verschiebung der Ommatidien sehr hervorragend, indem die Ommatidienachsen nach vorn sowie nach hinten immer mehr vom Lot auf die Augenoberfläche abweichen. 2) Der Öffnungswinkel der hinteren Ommatidien ist grösser als derjenige der vorderen; der hinterste Ommatidienwinkel (10°) ist sogar zweimal so gross wie der vorderste (5°). 3) Bezüglich der Ommatidiengrösse ist keine grosse Verschiedenheit zu bemerken; die mittleren Ommatidien sind nur etwas höher als die anderen.

Das Verhältnis ist im ganzen dasselbe bei 4 Augenbildern, die ebenfalls bei 4 anderen Schnittserien gezeichnet sind. So bekommt man überall fast dieselbe Form der Brennkurve wie in Abb. 16 usw. Es sind nun in Tabelle 6 einige wichtige Messwerte von 5 Augenbildern zusammenzustellen. In der Tabelle findet man zwar, dass die einzelnen Winkelwerte ziemlich grossen Schwankungen unterworfen sind, aber es lässt sich wohl nicht vermeiden, weil die genaue Orientierung der Schnittebene leider nicht möglich war. Jedenfalls kann man aus Tabelle 6 ersehen, dass das *Anisolabis*-Auge in seinem Frontalschnitte, der das Auge quer halbiert, 16-18 Ommatidien einschliesst und einen Gesichtswinkel von etwa

140° hat, so dass der Öffnungswinkel eines Ommatidiums im Durchschnitt ungefähr 8° beträgt.¹⁾ Der Ommatidienwinkel ist jedoch, wie bereits be-

Tier Nr.	IV	V	VIII	IX	X	Durchschnitt
Anzahl d. Ommatidien	16	18	16	16	18	16,8
γ (Grad)	18	11	22	11	14	15,2
δ (Grad)	42	26	23	14	21	25,2
Gesichtswinkel (Grad)	120	143	135	155	145	139,6
Durchschnittswert der Ommatidienwinkel(Grad)	7,5	8,0	8,4	9,7	8,0	8,3

Tabelle 6.

schrieben wurde, selbst in einem Auge sehr variabel; er wird im allgemeinen immer grösser von vorn nach hinten.

Betracht man nun diese morphologischen Befunde im Vergleich mit den oben erwähnten Versuchsergebnissen der L. K. B., so ergeben sich von selbst die folgenden Bemerkungen:

1) Dieser Wert des Ommatidienwinkels stimmt ungefähr mit demjenigen von *Forficula* überein ($6.7-8.1^\circ$; HESSE, 1908).

1) *Anisolabis* ist, wie gesagt, im allgemeinen geneigt, von der Lichtquelle schräg wegzulaufen, d. h. die Lichtquelle wohl an einer gewissen hinteren Augenpartie zu fixieren, die jetzt nach der Organisation des Auges leicht festzustellen ist. Wenn man also z. B. Abb. 16 in Beziehung mit Abb. 1 bringt, so sieht man zuerst, dass die Lichtquelle, falls sich das Tier mit einem Richtungswinkel von $41-120^\circ$ orientiert, an einem von den mit Streifen bezeichneten Ommatidien (Abb. 16) festgehalten werden muss. Bei den allermeisten Orientierungen, nämlich bei den Schräg-Orientierungen von Richtungswinkel $51-80^\circ$, ist die Lichtquelle notwendigerweise an einem von den beiden karierten Ommatidien zu fixieren (Abb. 16). Im allgemeinen kann man also wohl sagen, dass die hintere Augenhälfte—ausgenommen einige der hintersten Ommatidien—vielmehr für die Fixierung der Lichtquelle bei der L. K. B. differenziert ist, und weiter, dass, der Übermacht der Schräg-Weg-Orientierungen gemäss, einige hintere Ommatidien besonders zum Festhalten der Lichtquelle geneigt sind.

2) Wir haben schon gesehen, dass beim Seitenwechsel die Winkeldifferenz $\beta-\alpha$ meistens innerhalb $\pm 10^\circ$ liegt (s. oben). Unter Berücksichtigung der Tatsache, dass der Ommatidienwinkel im Durchschnitte $8'$ —oder noch grösser bei der hinteren Augenpartie—ist, kann man also den Mechanismus des Seitenwechsels praktisch so auslegen, dass die Fixierungsstelle der Lichtquelle von einem Ommatidium auf das entsprechende—oder höchstens auf dessen benachbartes—Ommatidium der anderen Körperseite verlegt wird.

3) Wie man in Tabelle 6 sieht, beträgt γ und δ je $15'$ und $25'$ im Durchschnitte, sodass die Gesichtsfelder beider Augen weder vorn noch hinten übereinanderzulegen sind. Solches Raumverhältnis der Augen deutet wohl darauf hin, dass dann ein tropotaktischer Orientierungsmechanismus zugrunde liegt, wenn sich das Tier gerade auf die Lichtquelle hin oder davon weg bewegt (photopositiv oder photonegativ).

Es ergibt sich also, dass die Struktur des *Anisolabis*-Auges nicht gegen unsere Auffassung über den Mechanismus der L. K. B. und des Seitenwechsels spricht, sondern wesentlich mit derselben in Übereinstimmung steht. Die morphologische Differenzierung des Auges ist nach der äusseren Gestalt sowie nach der inneren Organisation—verschiedene Winkelgrössen und gegenseitige Verschiebung der Ommatidien—sehr hervorragend zu bemerken. Es kommt jedoch ein gut entwickeltes Formsehen kaum in Frage, zumal der Ommatidienwinkel im Durchschnitte $8'$ beträgt. Infolgedessen liegt es sehr nahe, dass das *Anisolabis*-Auge mit dessen heterogenen Organisation hauptsächlich für ein Richtungssehen (L. K. B.) spezialisiert ist.

Was die feinere histologische Struktur der Ommatidien anbetrifft, so ist hierüber nichts besonders neues zu erwähnen; sowohl bei den Nymphen als auch bei den Imaginen zeigt sich die Struktur jedes Ommatidiums ungefähr als dieselbe wie bei der Arbeit von JÖRSCHKE (1914).

Zusammenfassung.

1. Der vorher dunkeladaptierte Ohrwurm, *Anisolabis marginalis*, rea-

giert auf eine Lichtquelle im allgemeinen mit einer labilen Lichtkompassbewegung und zwar am meisten so, dass er von der Lichtquelle schräg wegläuft (Richtungswinkel von 51–80°).

2. Auf Umschaltung zweier Lichtquellen reagiert der Ohrwurm je nach der Situation auf verschiedene Weise: Falls die zweite Lichtquelle auf das bisherige Orientierungsauge projiziert wird, erfolgt stets eine kompensatorische Umdrehung um den Drehwinkel der Lichtstrahlen, aber andernfalls läuft der Ohrwurm oftmals disorientiert oder in derartiger Orientierungsrichtung, 1. dass er auch von der zweiten Lichtquelle schräg wegläuft, und 2. dass er etwa unter Erhaltung des bisherigen Richtungswinkels seine dem Licht ausgesetzte Körperseite wechselt. Dieses letzte Phänomen soll "Seitenwechsel" genannt werden.

3. Aus Umschaltungsversuchen unter verschiedenen Bedingungen wird geschlossen, dass dem Seitenwechsel wohl ein zentralnervöser Mechanismus zugrunde liegt, die Fixierungsstelle der Lichtquelle von einer Augenpartie einer Körperseite auf die entsprechende der anderen Seite spiegelbildlich zu verlegen. So wird der Theorie der L. K. B. eine weitere Stütze geliefert.

4. Nach morphologischer Untersuchung des *Anisotabis*-Auges stimmt dessen Organisation wesentlich mit unserer Auffassung über den Mechanismus der L. K. B. sowie des Seitenwechsels überein.

Literaturverzeichnis.

- V. BUDDENBROCK, W.: Beiträge zur Lichtkompassorientierung (Menotaxis) der Arthropoden. Z. vergl. Physiol. 15 (1931).
- V. BUDDENBROCK, W.: Grundriss der vergleichenden Physiologie, 2. Aufl., 1. Bd., Physiologie der Sinnesorgane und des Nervensystems (1937).
- V. BUDDENBROCK, W. u. SCHLÜZ, E.: Beiträge zur Kenntnis der Lichtkompassbewegung und der Adaptation des Insektenauges. Zool. Jb., Abt. Physiol. 52 (1933).
- HESSE, R.: Das Sehen der niederen Tiere (1908).
- HONJO, I.: Beiträge zur Lichtkompassbewegung der Insekten, insbesondere in bezug auf zwei Lichtquellen. Zool. Jb., Abt. Physiol. 57 (1937).
- JÖRSCHKE H.: Die Facettenaugen der Orthopteren und Termiten. Z. wiss. Zool. 111 (1914).
- KLEIN, K.: Über die Helligkeitsreaktion einiger Arthropoden. Z. wiss. Zool. 145 (1934).
- PORTILLO, J. d.: Beziehungen zwischen den Öffnungswinkel der Ommatidien, Krümmung und Gestalt der Insektenaugen und ihrer funktionellen Aufgabe. Z. vergl. Physiol. 23 (1936).
- SHIRAKI, T.: Dermapteren aus dem Kaiserreich Japan. Insecta Matsumurana 3 (1928).
- WEYRAUCH, W. K.: Untersuchungen und Gedanken zur Lichtorientierung von Arthropoden, 1. Teil. Zool. Jb., Abt. Physiol. 47 (1930).
- YAMANOUCHI, T.: Eine Technik für mikroskopische Präparate der Insekten. Bot. & Zool. 2 (1934) (Japanisch).