

Analyse der Orientierung des Taumelkäfers gegenüber Wellenreizen*

Von

Ichijiro HONJO

Zoologisches Institut der Universität Kyoto

(Eingegangen am 23. Juni, 1947)

Durch die eingehende Untersuchung von SHIMA (1937) wurde es festgestellt, dass sich der Taumelkäfer (*Dineutus orientalis*) beim Futtererwerb dadurch orientierte, dass er auf Wasserwellen, die entweder durch eigene Bewegungen des Futters oder durch Reflexion von Schwimmwellen des Käfers am stillschwebenden Futter erzeugt wurden, mittels des Johnstonschen Sinnesorgans positiv reagierte. Eine weitere Frage bezieht sich auf den Prozess, wie sich das Johnstonsche Sinnesorgan an der positiven Wellenorientierung (Vibrotaxis) des Taumelkäfers beteiligt.—Wie kommt denn der Orientierungsmechanismus zustande?

Um dieser Frage näherzukommen, wurde die vorliegende Untersuchung vorgenommen. Untersucht wurden nämlich (1) die spontanen Bewegungen der normalen und der des Rezeptors (Pedicellus der Antenne, einschliesslich des Johnstonschen Sinnesorgans) bzw. des Effektors (Schwimmbein) einseitig beraubten Tiere, (2) die Reaktionen der normalen Tiere auf Wasserwellen von einer bzw. zweier Reizquellen, und (3) die Reaktionen der des Rezeptors bzw. des Effektors einseitig bzw. beiderseitig beraubten Tiere auf Wasserwellen von einer Wellenquelle.

Was die spontanen Bewegungen anbelangt, so sieht man im allgemeinen kaum eine Seitentendenz, obgleich das Tier seine Schwimmspur in vielerlei Kreisen zieht. Der Drehgrad, d.h. der durchschnittliche Winkelgrad der Drehung pro cm berechnet, liegt durch einwöchige Versuche im Bereich von $0.03-0.30^{\circ}/\text{cm}$. Auch nach einseitiger Entfernung vom Pedicellus bzw. vom einen der Schwimmbeine verhält sich das Tier fast normal. Dabei ist aber zu bemerken, dass es nach ein-

* Ausgeführt auf wissenschaftliche Forschungskosten von Unterrichtsministerium (Funktionelle Regulierung bei Organismen). Nähere Mitteilung: HONJO, I., Untersuchung über Vibrotaxis des Taumelkäfers, KYODAI SEIRI SEITAI, Nr. 37 (1945) (Japanisch).

seitiger Extirpation vom Pedicellus doch ein wenig geneigt ist, sich mehr nach der operierten Seite zu drehen (Drehgrad von etwa $2^\circ/\text{cm}$). Wenn beide Schwimmbeine einseitig entfernt worden sind, tritt eine dauerhafte Bewegungsstörung ein; das Tier bewegt sich kaum mehr spontan, sondern bei mechanischer Reizung nur sehr träge, wobei es, sein Abdomen nach der intakten Seite krümmend, die vorgestreckten Vorderbeine krampfartig bewegt.

Auf Wasserwellen, welche von der Spitze einer an einem Ende der Stimmgabel befestigten Nadel aus entstehen, reagiert das Tier, je nach dem Individuum und der Situation, in 5 verschiedenen Typen. Nämlich, Typus 1: Das Tier wendet sich auf kürzestem Weg nach der Wellenquelle, um dann geradlinig auf diese hinzustürzen; Typus 2: Das Tier bewegt sich zwar anfangs in einer unbestimmten Bahn, aber es orientiert sich schliesslich zur Wellenquelle und erreicht diese; Typus 3: Das Tier schwimmt geradlinig nach der Wellenquelle, in ihrer Nähe wendet es sich aber plötzlich um und geht davon weg; Typus 4: Das Tier schwimmt unorientiert umher; Typus 5: Das Tier bleibt vollkommen bewegungslos. Im allgemeinen erfolgt die eindeutige Orientierungsreaktion (Typus 1) um so schwieriger, je weiter sich das Tier von der Wellenquelle entfernt befindet, und ferner, je mehr es sich der Wellenquelle abgewandt einstellt.

Zwei Wellenquellen gleicher Intensität gegenüber nimmt das Tier nur selten eine Resultanteneinstellung, es begibt sich meistens zur einen von den beiden Wellenquellen. Daraus darf man jedoch nicht einfach den Mechanismus der Telotaxis schliessen, denn die intrazentrale Hemmung ist offenbar keine notwendige Charakteristik der Fixierreaktion wie Telotaxis und Menotaxis.* Da das Tier ausserdem oft in einer bogenförmigen Bahn schwimmt, die wohl auf die mangelhafte Hemmung im Zentralnervensystem hindeutet, ist die Telotaxis hier nicht mit Sicherheit anzunehmen. Für Beurteilung des Orientierungsmechanismus sollen die nachfolgenden Versuche wohl entscheidend sein.

An vielen, gut reagierenden Tieren wurden vielerlei Operationen ausgeführt: 1) Einseitige und beiderseitige Entfernung vom Funiculus, 2) partielle und totale Abschneidung der Borsten vom Pedicellus, 3) einseitige und beiderseitige Entfernung der distalen Hälfte vom Pedicellus, und 4) einseitige Entfernung des einen der beiden Schwimmbeine. Nach solchen Operationen verhält sich das Tier aber voll-

* Betreffs diesbezüglicher näherer Kritik, s. HONJO, I., *Tropismus der Tiere* (1947) (Japanisch).

kommen normal, auch der Wellenquelle gegenüber erfolgt die normale Orientierungsreaktion.

Wenn man dagegen den ganzen Pedicellus einseitig entfernt, oder, nachdem seine distale Hälfte abgeschnitten worden ist, das Johnstonsche Sinnesorgan mit einer glühenden Nadel zerstört, so zeigt sich eine dauerhafte Asymmetrie bei der Reaktion auf Wellenreize. Gleich nach Operation zeigt das Tier im Reizfeld eine starke Neigung, sich sehr schnell nach der intakten Seite zu kreiseln; mit diesen Kreiselmotionen kommt es in einer im ganzen zur operierten Seite konkav gebogenen Bahn (Zykloidenbahn) an die Wellenquelle heran, und dreht sich um dieselbe, sich ebenfalls nach der intakten Seite kreiselnd, dauernd in der Richtung der operierten Seite herum. Einige Tage nach der Operation treten die Kreiselmotionen immer weniger auf; das Tier bewegt sich dann vielmehr in einer Arkadenbahn, die im ganzen wie immer nach der operierten Seite konkav gekrümmt ist, und dreht sich, an die Nähe der Wellenquelle gelangend, um dieselbe auch zur operierten Seite herum, wobei es bald Kreiselmotionen ausführt, bald—seinen Kopf der Wellenquelle zugewandt haltend—den Hinterkörper rechts und links, also pendelnd bewegt. Diese Pendelmotionen übertreffen die Kreiselmotionen im Laufe der Versuchstage, bis schliesslich die letzteren auch in der Nähe der Wellenquelle kaum zu beobachten sind.

Jedenfalls kann man mit Sicherheit sagen, dass der Taumelkäfer nach einseitiger Extirpation des Johnstonschen Sinnesorgans niemals die Wellenquelle erreicht, sondern sich dauernd um dieselbe herumdreht, und weiter, dass solche "Reaktionsasymmetrie" monatenlang beibehalten worden ist. Da die "Reaktionsasymmetrie" offenbar auf die auf einseitiger Entfernung des Rezeptors beruhende Reizasymmetrie zurückzuführen ist, kann man kaum mehr zweifeln, dass ein tropotaktischer Mechanismus bei der Wellenorientierung eine entscheidende Rolle spielt. Hierbei ist aber zu bemerken, dass die asymmetrische Schwimmbahn des Käfers der typischen Bewegungsbahn eines des Rezeptors einseitig beraubten Tropotaxis-Tieres entgegengesetzt verläuft. Zur Erklärung der Zykloiden- oder Arkadenbahn müssen also die gegenseitigen Wirkungen zweier Faktoren in Betracht gezogen werden, demgemäss ein der tropotaktischen Ablenkung entgegenarbeitender Mechanismus anzunehmen ist (s. unten).

Nach beiderseitiger Entfernung vom Pedicellus oder Zerstörung der Johnstonschen Sinnesorgane erfolgt immer noch eine positive Reaktion; das Tier kommt dabei in einer wellenförmigen Bahn (Schlangenlinie), die

im ganzen weder rechts noch links abgebogen ist, an die schwingende Nadel (Wellenquelle) heran und stösst an diese ebenso lebhaft wie das normale an. Das Tier dreht sich keineswegs in irgendeiner Richtung um die Wellenquelle herum, es zeigt also keine "Reaktionsasymmetrie" mehr im Reizfeld.

Die Schwimmbahn des beiderseitig operierten Tieres ist immer eine gerichtete Schlangenlinie, die offenbar aus einer Reihe regelmässiger Ablenkungen besteht. Da die regelmässigen Ablenkungen kaum dem eigenen Lokomotionstypus des Tieres zuzuschreiben sind, muss man hier annehmen, dass infolge des Fehlens der beiden Johnstonschen Sinnesorgane die Tätigkeit des zweiten Rezeptors in den Vordergrund auftritt und "phobische Akte" ermöglicht, wodurch das Tier in der Schlangenlinie zur Wellenquelle hinschwimmt. Die Orientierung ist übrigens so eindeutig, dass sie wohl berechtigt erscheint, eine besondere Stelle in der Reihe von Taxien einzunehmen. Wir nehmen hier den Namen Klinotaxis auf und betrachten die Wellenorientierung des pedicelluslosen Taumelkäfers als ein typisches Beispiel von Klinotaxis, d.h. "a directed orientation made possible by means of regular deviations and involving comparison of intensities at successive points in time."*

Die positiv Vibrotaxis des Taumelkäfers ist also gewissermassen doppelt versichert—einerseits von der Tropotaxis, die an jeder Körperseite durch das Johnstonsche Sinnesorgan gesteuert wird, und andererseits von der Klinotaxis, die durch einen unpaarigen, vorläufig noch unbekanntem Intensitäts-Rezeptor ausgelöst wird. Auf Grund dieses Gedankens soll der Fall der "Reaktionsasymmetrie" wie folgt ausgelegt werden: Nach einseitiger Ausschaltung des Johnstonschen Sinnesorgans tritt notwendigerweise eine tropotaktische Ablenkung ein, wodurch die Kreiselbewegungen zur intakten Seite herbeigeführt werden. Das Tier schwimmt aber, infolge der gleichzeitigen, klinotaktisch ausgelösten Gegenwendung, nicht abweichend von der Wellenquelle, sondern an dieselbe in der Zykloidenbahn heran. Mit der Zeit prädominiert nun die Klinotaxis; die Zykloidenbahn geht dann allmählich in die Arkadenbahn über, indem die tropotaktische Ablenkung klinotaktisch leichter korrigiert wird und infolgedessen die Kreiselbewegungen durch die Pendelbewegungen ersetzt werden.

Nach einseitiger Entfernung der beiden Schwimmbeine bewegt sich das Tier, wie bei spontanen Bewegungen—die vorgestreckten Vorderbeine krampfartig bewegend, sehr langsam nach der Wellenquelle und

* FRAENKEL, G. S. & D. L. GUNN, The orientation of animals (1940).

zwar in einer nach der intakten Seite konkav gebogenen Kurve, die vielmehr der asymmetrischen Bahn eines typischen Tropotaxis-Tieres ähnelt.

Zusammenfassung

1. *Dineutus orientalis* zeigt bei spontanen Bewegungen keine Seitentendenz, im allgemeinen ebenso wenig auch nach asymmetrischer Extirpation des Johnstonschen Sinnesorgans und des Schwimmbeins.

2. Auf Wellenreize reagiert das Tier in 5 verschiedenen Typen; das gut reagierende wendet sich auf kürzestem Weg nach der Wellenquelle, um dann gerädling auf diese hinzustürzen (positive Vibrotaxis). Zwei Wellenquellen gleicher Intensität gegenüber nimmt es selten die Resultantenorientierung.

3. Nach einseitiger Ausschaltung des Johnstonschen Sinnesorgans führt das Tier im Reizfeld die nach der intakten Seite gerichteten Kreiselbewegungen; es kommt somit in einer zur operierten Seite konkav gebogenen Zykloidenbahn an die Wellenquelle heran und dreht sich um dieselbe dauernd zur operierten Seite herum. Mit der Zeit geht die Zykloidenbahn in die Arkadenbahn über, indem die Kreiselbewegungen durch die Pendelbewegungen ersetzt werden.

4. Das beiderseitig pedicellulose Tier begibt sich zur Wellenquelle in einer gerichteten Schlangenlinie, bis es fast normal an die schwingende Nadel (Wellenquelle) anstösst.

5. Aus diesen Versuchen lässt sich schliessen, dass der Mechanismus der Vibrotaxis in zwei Faktoren (Tropotaxis und Klinotaxis) zu analysieren ist.