

eine Ersatzschaltung, die summarisch die Zweige des aktiven und passiven Iontentransports abbildet, nach reizanaloger Parameterveränderung grundsätzlich die gleichen Potentialformen zeigt, wie sie bei der elektro-physiologischen Ableitung an biologischen Rezeptoren zu finden sind. Die Modellvorstellung und die danach aufgebaute Ersatzschaltung erlaubt somit eine sinnvolle Ordnung einer Vielzahl experimenteller Ergebnisse am biologischen Objekt. Es wird möglich, Teilzusammenhänge kausal nach den Gesetzen der Biophysik und Biochemie zu erklären.

Literatur. ADRIAN, E. D.: The basis of sensation. London: Christophers 1933. — BERTALANFFY, L. V.: Biophysik des Fließgleichgewichts. Braunschweig: F. Vieweg & Sohn 1953. BURKHARDT, D.: Spectral sensitivity and other response characteristics of single cells in the arthropod eye. In: Biological receptor mechanisms. Cambridge: Cambridge University Press 1962. — BURTON, A. C.: The properties of the steady state compared with those of equilibrium as shown in characteristic biological behavior. J. cell. comp. Physiol. **14**, 227—349 (1939). — DENBIGH, K. G., M. HICKS, and F. M. PAGE: The kinetics of open reaction systems. Trans. Faraday Soc. **44**, 479—495 (1948). — FRANKENHÄUSER, B., and A. L. HODGKIN: The aftereffects of impulses in the giant nerve fibres of *Loligo*. J. Physiol. (Lond.) **131**, 341—376 (1956). — GEREN, B. E., and F. O. SCHMITT: The structure of the Schwann cell and its relation to the action in certain invertebrate nerve fibers. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **40**, 863—871 (1954). — GROOR, S. R. DE: Thermodynamik irreversibler Prozesse. Mannheim: Bibliographisches Institut 1960. — GRÜSSER, O. J.: Rezeptorabhängige Potentiale der Katzenretina und ihre Reaktion auf Flimmerlicht. Pflügers Arch. ges. Physiol. **271**, 511—525 (1951). — HAASE, R.: Zur Thermodynamik der irreversiblen Prozesse. Z. Naturforsch. **6a**, 420—437, 522—540 (1951). — HECHT, S.: Die physikalische Chemie und die Physiologie des Sehaktes. Ergebn. Physiol. **32**, 243—390 (1931). — HENSEL, H.: Physiologie der Thermorezeption. Ergebn. Physiol. **47**, 166—368 (1952). — HESS, B., u. B. CHANCE: Über zelluläre Regulationsmechanismen und ihr mathematisches Modell. Naturwissenschaften **46**, 248—257 (1959). — HODGKIN, A. L., and A. F. HUXLEY: A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. J. Physiol. (Lond.) **117**, 500—545 (1952). — HORSTMANN, E.: Zur Frage des extrazellulären Raumes. Anat. Anz. **105**, 100—108 (1958). — ISHIKO, N., and W. R. LOEWENSTEIN: Effects of temperature on the generator potential of a sense organ. J. gen. Physiol. **45**, 105—124 (1961). — JUNG, F.: Zur Anwendung der Thermodynamik auf biologische und medizinische Probleme. Natur-

wissenschaften **43**, 73—78 (1956). — KEIDEL, W. D.: Rankes Adaptationstheorie. Z. Biol. **115**, 411—425 (1962). — KEYNES, R. D., and P. R. LEWIS: The sodium and potassium content in the giant nerve fibers. J. Physiol. (Lond.) **114**, 151—182 (1951). — MEIXNER, J., u. H. G. REIK: Thermodynamik irreversibler Prozesse. In: Handbuch der Physik, Bd. III/2. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1959. — PRINGEL, J. W. S.: The input element. In: Biological receptor mechanisms. Cambridge: Cambridge University Press 1962. — PÜTTER, A.: Studien zur Theorie der Reizvorgänge. Mitt. **1** bis **7**. Pflügers Arch. ges. Physiol. **171**, 201—261 (1918); **180**, 260—290 (1920). — RANKE, O. F.: In: W. D. KEIDEL, Rankes Adaptationstheorie. Z. Biol. **115**, 411—425 (1962). — SHANES, A. M.: Potassium movement in relation to nerve activity. J. gen. Physiol. **34**, 795—807 (1951). — STEVE, H.: Das Belichtungspotential der isolierten Retina des Einsiedlerkrebses in Abhängigkeit von der extrazellulären Ionenkonzentration. Z. vergl. Physiol. **47**, 457—492 (1964). — WILLIAM, E., u. E. ZERBST: Ein Vierpol als Analogmodell biologischer Rezeptoren. Int. Elektr. Rundsch. **18**, 264—266 (1964). — ZERBST, E.: Eine Methode zur Analyse und quantitativen Auswertung biologischer steady-state-Übergänge. Experientia (Basel) **19**, 166—168 (1963); — Die Analyse biologischer Anpassungsvorgänge mit der Methode der Thermodynamik irreversibler Prozesse. Pflügers Arch. ges. Physiol. **278**, 91 (1963); — Untersuchungen zur Veränderung energetischer Fließgleichgewichte bei physiologischen Anpassungsvorgängen. I. Ableitung eines elektrischen Analogrechenverfahrens zur Analyse der Temperatur-Leistungs-Adaptation. Pflügers Arch. ges. Physiol. **277**, 434—445 (1963); — II. Ansätze zur quantitativen Auswertung der Vorgänge bei der Temperatur-Leistungs-Adaptation mit Hilfe eines elektrischen Analogrechenverfahrens. Pflügers Arch. ges. Physiol. **277**, 446—457 (1963); — Ein Analogrechenverfahren zur Analyse biologischer Anpassungsvorgänge mit der Methode der Thermodynamik irreversibler Prozesse. (Vortrag auf dem I. Internat. Symposium für quantitative Biologie, 25. Sept. 1963 Helgoland.) Helgol. wiss. Meeresuntersuchn. **9**, 380—391 (1964). — ZERBST, E., K.-H. DITTBERNER u. E. WILLIAM: Untersuchungen zur prinzipiellen Abbildung von Sinneszellfunktionen am elektrischen Rezeptormodell. Bericht über die 29. Frühjahrstagung der Dtsch. Physiol. Ges. in Bad Nauheim 1964. Pflügers Arch. ges. Physiol. **279**, R. 6 (1964). — ZERBST, E., E. WILLIAM u. K.-H. DITTBERNER: Untersuchungen zum Kausalmechanismus biologischer Rezeptorfunktionen mit Hilfe elektrischer Ersatzschaltungen. Gem.-Tag. der Dtsch. Ges. für Biophysik, der Österr. Ges. für reine u. angew. Biophysik u. der Schweiz. Ges. für Strahlenbiologie, Wien 14.—16. Sept. 1964. Taggsber. S. 487—490.

Anschrift der Autoren:

Physiologisches Institut der
Freien Universität Berlin,
1000 Berlin 33, Arnimallee 22

Proprioceptoren am Subcoxal- und Femur-Tibia-Gelenk der Stabheuschrecke *Carausius morosus* und ihre Rolle bei der Wahrnehmung der Schwerkraftrichtung

Von ULRICH BÄSSLER, Stuttgart

Mit 54 Textabbildungen

(Eingegangen am 30. Oktober 1964)

Zusammenfassung. Am Subcoxalgelenk befinden sich außer den schon bekannten Borstenfeldern Proprioceptoren in Form von vier Borstenreihen an der Coxa. — Die Bewegung des Femur-Tibia-Gelenkes wird von einem Chordotonalorgan gemessen, das an der Basis des Femur liegt. Vom Receptor zieht eine cuticuläre Sehne (Receptorsehne) zum Femur-Tibia-Gelenk. Die wichtigsten Nervenverästelungen im Femur und eine anormale Lage des Chordotonalorganes werden beschrieben. — Das Chordotonalorgan ist Glied eines Regelkreises zur Stabilisierung des Femur-Tibia-Gelenkes. Dieser Regelkreis adaptiert, mindestens bei höherer Belastung, langsam, aber vollständig. — Wirkt bei einem senkrecht vom Körper abstehenden Bein eine Kraft in Richtung der Querachse auf das Tier ein, ist in der normalen Körperhaltung die Auslenkung des Tibia-Tarsus-Gelenkes für kurze Zeit proportional zur einwirkenden Kraft. Die Regelkreise der beiden Körperseiten beeinflussen sich nicht gegenseitig. — Die von der Streckmuskulatur erzeugte Kraft ist um so größer, je stärker der Receptor vor Beginn des Reizes gedehnt war. —

Wird die Receptorsehne nach außen gezogen, streckt das Tier das Femur-Tibia-Gelenk. Wird die Receptorsehne nach innen geschoben, beugt es das Femur-Tibia-Gelenk. Dabei ist ebenfalls vollständige Adaptation zu beobachten. — Die Streckung der Tibia (in Winkelgraden) ist proportional dem Logarithmus der Bewegung der Receptorsehne nach außen. Die Reaktion ist um so stärker, je mehr der Receptor vor Beginn des Reizes gedehnt war. — Die Beugung der Tibia (in Winkelgraden) ist proportional dem Logarithmus der Bewegung der Receptorsehne nach innen. Auch diese Reaktion ist um so stärker, je mehr der Receptor vor Beginn des Reizes gedehnt war. — Wird eine senkrechte Lauffläche von der Seite beleuchtet, stellen sich die Tiere teils in eine Resultierende zwischen Licht- und Schwerkraftrichtung ein, teils wenden sie sich vom Licht ab. — Der Mittelwert der Winkel zwischen Tierlängsachse und Schwerlot (α) ist bei dem dem Licht zugekehrten Tierstellungen von der Lichtintensität und dem Winkel zwischen Lichtrichtung und Schwerlot abhängig. — Er ist unabhängig von Körpergewicht und Hangneigung.

Die Streuung wird bei erhöhtem Körpergewicht kleiner. — Abschaben der Sinnesborsten an den Subcoxalgelenken verkleinert den Mittelwert der Winkel α_1 . Werden die Sehnen der femoralen Chordotonalorgane der nach oben zeigenden Körperseite durchtrennt, wird der Mittelwert der Winkel α_1 kleiner. Bei derartig operierten Tieren wird der Mittelwert der Winkel α_1 nach Erhöhung des Körpergewichtes größer. — Werden die Sehnen der femoralen Chordotonalorgane der nach unten zeigenden Körperseite durchtrennt, wird der Mittelwert der Winkel α_1 größer als bei intakten Tieren. Bei derartig operierten Tieren wird der Mittelwert der Winkel α_1 nach Erhöhung des Körpergewichtes wieder kleiner. — Werden die Sehnen der femoralen Chordotonalorgane einer Körperseite durchtrennt, weichen die Tiere auf einer senkrechten Fläche zur operierten Körperseite hin von der Senkrechten ab (intakte Tiere laufen unter denselben Bedingungen etwa senkrecht nach oben oder unten). Der Winkel zwischen Körperlängsachse und Schwerelot ist bei den operierten Tieren um so kleiner, je größer das Körpergewicht und je größer die Hangneigung ist. — Die Genauigkeit, mit der ein einmal eingeschlagener Kurs nach Drehung der Lauffläche wieder aufgenommen wird, ist um so größer, je steiler die Lauffläche steht. — Bei der Orientierung im Schwerfeld liegt die Labilitätsstellung für die Stabilitätsstellungen 0° und 180° ungefähr gegenüber der jeweiligen Stabilitätsstellung. — Es wird festgestellt, das Tier verhalte sich in allen Experimenten so, wie wenn bei ihm die von der negativen Geotaxis ausgelöste Drehendenz als Quotient aus der Belastung in Richtung der Querachse und dem Betrag der Belastung in Richtung der Längsachse gebildet würde. Ein Minimalmodell für die Bildung der Drehendenz wird aufgestellt. Theoretisch denkbare Möglichkeiten zur Verschiebung der Stabilitäts- und Labilitätsstellung werden diskutiert.

A. Einleitung

Die Schwerkraft unterscheidet sich von anderen Sinnesreizen, die auf ein Tier einwirken, vor allem dadurch, daß ihr Betrag und ihre Richtung unter natürlichen Bedingungen konstant bleiben. Diese Konstanz macht die Schwerkraft zu einem idealen Bezugssystem für die Bestimmung der Lage eines Körpers im Raum. Im Tierreich sind Sinnesorgane, die die Winkel zwischen den einzelnen Körperachsen und dem Schwerelot messen, weit verbreitet. Der wichtigste Typ eines solchen Schweresinnesorganes ist die Statocyste. Sie tritt in nahezu sämtlichen Tierstämmen jeweils mindestens bei einigen Arten auf. Landlebende Insekten besitzen keine Statocysten. Die Winkel zwischen den Körperachsen und dem Schwerelot werden bei diesen Tieren auf folgende Weise ermittelt: Verändert ein Tier seine Lage im Raum, greift die Schwerkraft an den einzelnen Körperteilen in einem anderen Winkel an als vorher. Damit verändert sich die Belastung der Gelenke zwischen diesen Körperteilen. Passive Veränderungen der Gelenkstellungen werden die Folge sein. Gelenkstellungen werden von sog. Proprioceptoren gemessen. Offensichtlich werden die Meldungen einiger Proprioceptoren über schwerkraftbedingte Lageveränderungen einzelner Körperabschnitte dazu benützt, die Stellung des Körpers im Raum zu ermitteln.

In einer früheren Arbeit (BÄSSLER 1961) wurde die Hypothese ausgesprochen, daß landlebende Insekten für die Bestimmung der Schwerkraftrichtung immer die Meldungen von mehreren verschiedenen Proprioceptoren auswerten. Diese Hypothese ist bis heute bestätigt durch Untersuchungen an Honigbienen (LINDAUER und NEDEL 1959, MARKL 1962), an Ameisen (MARKL 1962) und an Mehlkäfern (BÄSSLER 1961). Auch Befunde bei *Forficula* (WEYRAUCH 1929) und *Aedes* (BÄSSLER 1958, 1961) deuten in diese Richtung.

In den erwähnten Arbeiten wurde lediglich festgestellt, daß bestimmte Proprioceptoren für die Wahrnehmung der Schwerkraftrichtung von Bedeutung sind. Wie man sich das Zusammenspiel der Meldungen der verschiedenen Sinnesorgane vorzustellen hat, wurde jedoch nicht untersucht. Ein erster Ansatz zur Lösung dieses Problems wurde bei Stabheuschrecken unternommen (BÄSSLER 1962). In dieser Arbeit wurde beobachtet, wie sich die Tiere auf einer senkrechten Lauffläche verhalten. Auf einer senkrechten Lauffläche kann ein Tier nur dann die Winkel zwischen dem Schwerelot und seinen Körperachsen verändern, wenn es sich um seine Hochachse dreht. Die Versuche ergaben, daß bei Stabheuschrecken Veränderungen der Raumlage bei Drehung um die waagrecht liegende Hochachse von Proprioceptoren der Subcoxal- und wahrscheinlich auch der Femur-Tibia-Gelenke registriert werden. Adäquate Reize für die Wahrnehmung der Schwerkraftrichtung sind also Veränderungen der Stellungen dieser Beimgelenke, die von der Belastung durch den Tierkörper hervorgerufen werden. Unterschiede im Körpergewicht sind ohne Einfluß auf die Schwereorientierung (Einzelheiten der Versuche werden unter F1b referiert). In der erwähnten Arbeit habe ich am Schluß die Hypothese ausgesprochen, das Tier verhalte sich so, wie wenn die Meldung, die von Sinnesorganen an den Femur-Tibia-Gelenken ausgeht, durch die Meldung, die von Sinnesorganen an den Subcoxalgelenken ausgeht, dividiert werde. Der Betrag dieses Quotienten, der unabhängig vom Körpergewicht ist, wäre dann der physiologisch relevante Wert für den Winkel zwischen Körperlängsachse und Schwerelot.

Die vorliegende Arbeit soll untersuchen, wie weit diese Hypothese gerechtfertigt ist. Nun ist die Hauptaufgabe der betreffenden Proprioceptoren wahrscheinlich nicht die Wahrnehmung der Schwerkraftrichtung, sondern einfach die Messung der jeweiligen Gelenkstellung. Deshalb muß im ersten Teil der Arbeit der Bau und die normale Arbeitsweise der Proprioceptoren im Subcoxal- und Femur-Tibia-Gelenk untersucht werden (bis Kapitel E). Dann kann im zweiten Teil (Kapitel F) geprüft werden, wie die Meldungen dieser Sinnesorgane bei der Wahrnehmung der Schwerkraftrichtung miteinander verrechnet werden.

B. Die Haltung der Versuchstiere

Die Stabheuschrecken wurden in drei Käfigen ($40 \times 30 \times 35$ cm) gehalten, wobei die Tiere so gut wie möglich dem Alter nach getrennt wurden. Das hatte den Vorteil, daß sich die Tiere seltener gegenseitig verstümmelten. Gefüttert wurde im Sommer mit Linden-, im Winter mit Efeublättern. Im Abstand von 3—4 Tagen wurden die Pflanzen mit Wasser besprüht. Aus dem Käfig der Imagines wurden alle 2—3 Monate Eier und Kot vom Boden entfernt. Die Tiere konnten dann in Einmachgläsern aus den Eiern schlüpfen. Aus den Einmachgläsern wurden nur die für die Weiterzucht benötigten Eilarven in die Käfige gesetzt.

C. Proprioceptoren am Subcoxalgelenk

Das Subcoxal-Gelenk hat einen dorsalen und einen ventralen Angelpunkt. Die Verbindungslinie der beiden Angelpunkte (die Drehachse der Coxa) ist aus Abb. 4 zu sehen. Neben Drehungen um diese Achse sind wahrscheinlich auch Drehungen um eine horizontale Achse (parallel zur Körperlängsachse) in sehr beschränktem Umfang möglich. Auf der Vorder- (kopfwärtigen) Seite des Gelenkes (die relativen Lagebezeichnungen beziehen sich auf das senkrecht

vom Körper abstehende Bein) liegt in der Nähe des ventralen Angelpunktes ein Borstenfeld, das von WENDLER (1961, 1964) näher untersucht wurde (Bf 2 bei WENDLER). Für ein weiteres Borstenfeld am dorsalen Angelpunkt (Bf 3 bei

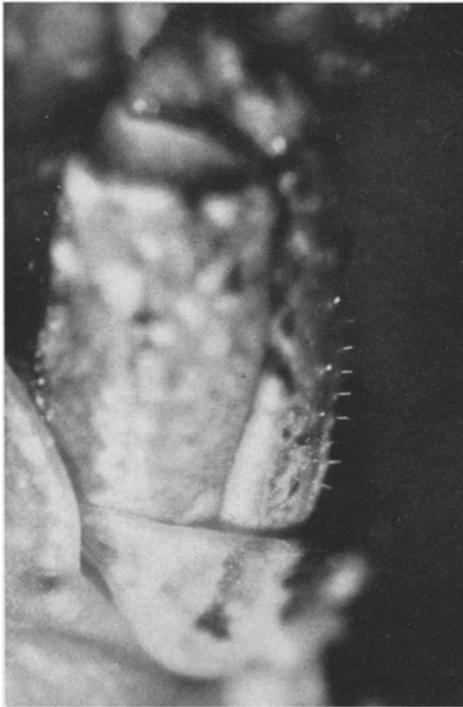


Abb. 1. Linkes Mittelbein, Subcoxalgelenk von ventral gesehen, Coxa nach vorn gebogen. An der Coxa ist die Borstenreihe Nr. 4 scharf abgebildet, Reihe 1—3 ist unscharf und deshalb nicht zu sehen

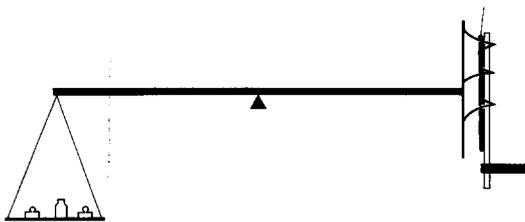


Abb. 2. Apparatur zur Messung der Belastbarkeit in Richtung der Längsachse, schematisch

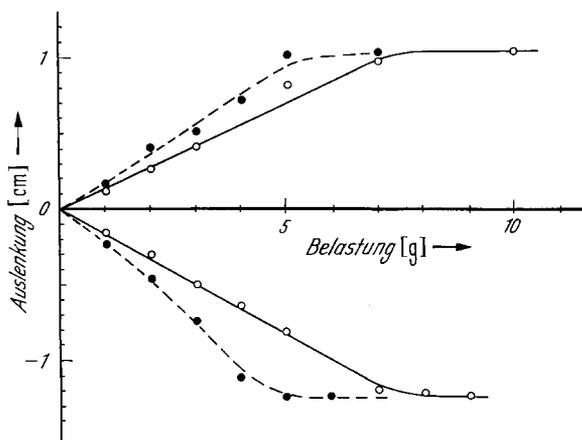


Abb. 3. Auslenkung der Beine nach vorn (in der Zeichnung oben) und hinten (in der Zeichnung unten) in Abhängigkeit von der Belastung in Richtung der Längsachse. Charakteristisches Tier. — intaktes Tier, - - - - dasselbe, aber alle vier Borstenreihen an allen Beinen abgeschabt

WENDLER) konnte von WENDLER keine Leistung nachgewiesen werden. Es kann also wohl auch für unsere Betrachtungen außer acht bleiben. Im folgenden wird das Bf 2 (WENDLER) als das Borstenfeld am Subcoxalgelenk bezeichnet.

Auf der vom Kopf abgewandten Seite des Gelenkes befinden sich auf der Coxa vier ungefähr senkrecht zur Dreh-

achse der Coxa verlaufende Borstenreihen, bei BÄSSLER (1962) Haarreihen genannt (Abb. 1). Bei fortschreitender Bewegung des Beines nach hinten werden die Borsten der Reihe nach von der Gelenkhaut abgebogen. Die Borsten stehen nicht ganz genau in geraden Reihen. Die Zahl der Borsten einer Reihe, und zwar sowohl an den einzelnen Beinen eines Tieres als auch an den gleichen Beinen verschiedener Tiere, ist nicht genau dieselbe. Bei zehn Tieren wurden unter dem Binokular die einzelnen Reihen ausgezählt. Dabei lag die Anzahl der Borsten pro Reihe: in der ersten Reihe (Numerierung von innen nach außen) zwischen 4 und 5, in der zweiten Reihe zwischen 6 und 10, in der dritten Reihe zwischen 6 und 10, in der vierten Reihe zwischen 8 und 13.

Die Borsten auf der Vorderseite des Subcoxalgelenkes arbeiten als Proprioceptoren, und das ganze Borstenfeld ist Glied eines Regelkreises, der die Stellung des Subcoxalgelenkes gegenüber Kräften in Richtung der Körperlängsachse stabilisiert (WENDLER 1961, 1964).

Rasiert man die hinteren Borstenreihen an allen sechs Beinen ab, ändert sich die Einstellung der Tiere zum Schwerelot (BÄSSLER 1962). Diese Borstenreihen scheinen also ebenfalls Proprioceptoren zu sein. In einer Apparatur, ähnlich der von WENDLER (1961, 1964) benutzten, wurde die Belastbarkeit in Richtung der Längsachse geprüft:

An einem 32 cm langen Waagebalken war an einem Ende eine 3×10 cm große Platte, am anderen Ende eine Waagschale befestigt (Abb. 2). Das Ganze war austariert. Die Platte wurde von einer senkrecht stehenden Stabheuschrecke gehalten, die an einem Holzstäbchen festgeklebt war. Es wurde darauf geachtet, daß deren Beine nahezu senkrecht vom Körper abstanden. Durch Auflegen weiterer Gewichte konnte dann ein Zug nach vorne, durch Wegnehmen einzelner Gewichte ein Zug nach hinten jeweils auf alle Beine ausgeübt werden. Unmittelbar nach dem Auflegen bzw. Wegnehmen der Gewichte wurde an einem neben der Platte stehenden Maßstab abgelesen, um wie viele Millimeter sich die Platte bewegt hatte. Dann wurde das Gleichgewicht des Waagebalkens wieder hergestellt, die Tiere also entlastet. Falls erforderlich, wurden die Beine wieder in die Ausgangsstellung gebracht. Die Zeit zwischen zwei aufeinanderfolgenden Messungen betrug mindestens 1 min.

Die Ergebnisse bei einem charakteristischen intakten Tier und demselben, nachdem mit einem feinen Skalpell sämtliche vier Borstenreihen an allen Coxen abgeschabt wurden, sind in Abb. 3 zusammengefaßt. Es zeigt sich, daß die Auslenkung der Beine bei intakten Tieren ungefähr proportional zur Belastung ist. WENDLER (1961, 1964) kommt zu etwas anderen Ergebnissen: Bei seinen Messungen ist keine eindeutige lineare Abhängigkeit zu beobachten. Dabei wurden allerdings die Gewichte nicht nach jeder Messung heruntergenommen, sondern die Belastung stetig gesteigert. Wie in einer kurzen Meßreihe jedoch festgestellt werden konnte, kompensiert der Regelkreis zur Stabilisierung des Subcoxalgelenkes eine größere konstante Störgröße mit der Zeit immer weniger (ähnlich wie der Regelkreis zur Stabilisierung des Femur-Tibia-Gelenkes; nähere Erörterungen dort). Die Stellgröße ist also nicht nur eine Funktion der Regelabweichung, sondern auch eine Funktion der Zeit seit Beginn der Regelabweichung. Das unterschiedliche Reizprogramm in der Wendlerschen und der vorliegenden Arbeit muß sich also auswirken. Man kann sagen: der in Frage kommende Regler verhält sich bei der hier angewandten Meßmethode wie ein *P*-Regler mit nahezu linearer Abhängigkeit der Stellgröße von der Regelabweichung.

Die Regelabweichung ist in diesem Falle die Entfernung der Tarsusspitze von der Normalstellung,

wenn sich die Tarsusspitze entlang einer zur Körperlängsachse parallelen Geraden bewegt. Unter Normalstellung sei die Stellung verstanden, in der von oben gesehen das Bein senkrecht vom Körper absteht. Da bei der Bewegung der Tarsusspitze auf einer zur Körperlängsachse parallelen Geraden nicht nur eine Bewegung im Subcoxalgelenk, sondern vor allem bei größerer Entfernung von der Normallage auch eine Streckung der Femur-Tibia-Gelenke erfolgt, ist die obige Aussage allerdings nur für kleine Auslenkungen gültig. Der Unterschied zwischen den intakten und operierten Tieren ist lange nicht so groß wie beim Abrasieren der Borstenfelder, jedoch bei Auslenkung nach hinten deutlich vorhanden. Somit ist auch für die Borstenreihen an der Coxa nachgewiesen, daß sie Proprioceptoren sind und in ihrer Gesamtheit als „Fühler“ eines Regelkreises arbeiten, der die Stellung des Subcoxalgelenkes stabilisiert.

D. Proprioceptoren am Coxa-Trochanter-Gelenk

Die beiden Angelpunkte des Coxa-Trochanter-Gelenkes liegen vorn und hinten. Die Verbindungslinie der beiden Angelpunkte, die Drehachse des Gelenkes, verläuft bei einem senkrecht vom Körper abstehenden Bein ungefähr parallel zur Längsachse des Tieres (Abb. 4). Das Trochanterofemur bewegt sich deshalb in einer Ebene ungefähr parallel zur Hochachse. Wie WENDLER (1961, 1964) feststellte, befindet sich auch an diesem Gelenk ein Borstenfeld (Bf I), das ebenfalls Glied eines Regelkreises ist. Dieser Regelkreis stabilisiert die Körperhaltung hauptsächlich gegenüber Kräften in Richtung der Hochachse. Die Belastung des Gelenkes wird nur unwesentlich verändert, wenn sich das Tier um seine Hochachse dreht. Da in der vorliegenden Arbeit nur die Drehung um die Hochachse interessiert, kann dieses Borstenfeld unberücksichtigt bleiben.

Trochanter und Femur sind fest miteinander verwachsen (Abb. 4 und 5).

E. Der Proprioceptor am Femur-Tibia-Gelenk (Das femorale Chordotonalorgan)

1. Anatomische Verhältnisse

Die beiden Angelpunkte des Femur-Tibia-Gelenkes liegen vorn und hinten. Die Drehachse verläuft bei einem senkrecht vom Körper abstehenden Bein parallel zur Längsachse des Tieres. Die Tibia bewegt sich deshalb in einer Ebene, die ungefähr parallel zur Hochachse des Tieres steht. Die Belastung dieses Gelenkes erfolgt hauptsächlich durch Kräfte in Richtung der Längsachse des Beines. Bewegt sich das Tier fort, erfolgt die Hauptbelastung also durch Kräfte, deren Richtung ungefähr parallel zur Querachse des Tieres verläuft.

Am Gelenk habe ich keine Sinnesborsten gefunden. Herrn Prof. Dr. H. RITSLER (Universität Mainz) verdanke ich den mündlichen Hinweis auf ein Chordotonalorgan im Femur.

Das femorale Chordotonalorgan befindet sich kopfwärts dorsal an der Basis des Femur (die relativen Lagebezeichnungen beziehen sich wieder auf das senkrecht vom Körper abstehende Bein). Es besteht aus zwei stark dehnbaren Fasergruppen. In der dorsalen Fasergruppe konnten in fünf Präparaten jeweils mindestens 30 Stifte sicher erkannt werden, in der ventralen Fasergruppe dagegen vier. Die Präparate stammten von Larven, da sich die Stifte dort besser abheben als bei Imagines. Es ist anzunehmen, daß die Zahl der Skolopidien etwas größer ist als die obigen Zahlen, da einige Stifte möglicherweise übersehen wurden. Die beiden Fasergruppen ziehen zu einer gemeinsamen cuticularen Sehne (Abb. 4 und 5). Diese Sehne (Receptorsehne) setzt kurz vor der Sehne der Streckmuskulatur an der Tibia an (Abb. 6).

Das Chordotonalorgan wird in der sehr eingehenden Untersuchung MARQUARDTS (1940) nicht erwähnt, dagegen

ein „Retraktor der oberen Kniegelenkhaut“. Wahrscheinlich wurde das Chordotonalorgan als Muskel angesprochen. Dazu mag verleitet haben, daß es äußerlich eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Muskel hat, wenn auch jede Querstreifung fehlt.

Das Organ wird von einem Seitenast 1 des Nervus cruris (nach MARQUARDT 1940) versorgt. Dieser gibt noch zwei kleine Nerven ab (121 und 122), die beide bis zum Kniegelenk ziehen. Was sie dort versorgen, wurde nicht untersucht. Die Beugemuskulatur der Tibia wird von verschiedenen Seitenästen des Nervus cruris, die Streckmuskulatur von einem einzigen, schon früh vom Nervus cruris abgehenden Seitenast 2 innerviert (Abb. 5).

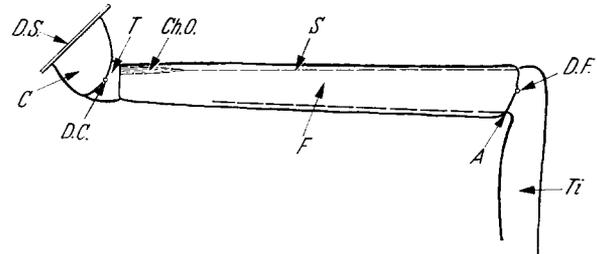


Abb. 4. Richtung der Drehachsen der hier erwähnten Beingelenke und Lage des femoralen Chordotonalorgans, schematisch. Ch.O. femorales Chordotonalorgan, S Receptorsehne, C Coxa, T Trochanter, F Femur, Ti Tibia, D.S. „Drehachse“ des Subcoxalgelenkes, D.C. „Drehachse“ des Coxa-Trochanter-Gelenkes, D.F. „Drehachse“ des Femur-Tibia-Gelenkes, A Ansatz der Beugerssehne

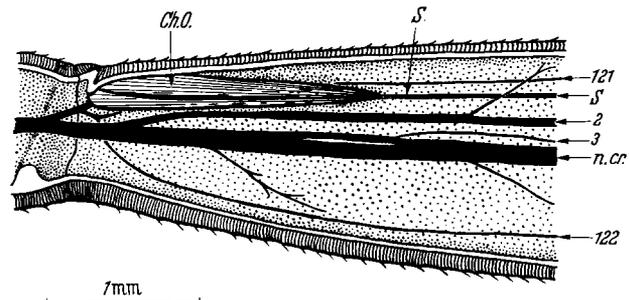


Abb. 5. Rechtes Mittelbein, Basis des Femur von hinten her aufpräpariert. Ch.O. Chordotonalorgan, S Receptorsehne; Nerven: ner Nervus cruris, 2 zur Streckmuskulatur, 3 zum Krallenmuskel, 121 dorsaler Nerv, 122 ventraler Nerv

Diese Beschreibung gilt für alle drei Beinpaare. Am Vorderbein sind durch die starke basale Einbuchtung geringe Abweichungen zu beobachten, die aber wohl für die Funktion unwesentlich sind. Die Schnittserie eines einzigen Beines bildete eine Ausnahme. In diesem Bein lag das Chordotonalorgan in unmittelbarer Nähe des Femur-Tibia-Gelenkes (Abb. 7). Die beiden Fasergruppen zogen ohne Vermittlung einer Sehne zu der Stelle der Tibia, an der bei den anderen Tieren die Sehne endet. Wie das Chordotonalorgan in diesem Falle innerviert wurde, konnte nicht geklärt werden, da die Schnittserie lückenhaft war. Bei allen späteren Untersuchungen und Operationen wurde das Organ nicht wieder in einer solchen Lage gefunden.

Die Abhängigkeit der Dehnung des Chordotonalorgans von der Stellung der Tibia habe ich folgendermaßen ermittelt:

Von einer frisch getöteten Imago wurde ein Bein im Subcoxalgelenk abgeschnitten. Die Tarsen wurden abgetrennt. Die Coxa des Beines wurde in einem Wachsbecken so festgelegt, daß Femur und Tibia voll beweglich waren, dabei aber immer dem Boden des Wachsbeckens anlagen. Im Abstand *a* vom Coxa-Trochanter-Gelenk war ein Maßstab angebracht (Abb. 8). Das femorale Chordotonalorgan wurde von der Seite her freigelegt. Dann wurde an der Receptorsehne direkt am Receptor und an der darunterliegenden Körperwand mit Tusche je eine Marke angebracht. Nach dem Trocknen der Tusche wurde das Präparat mit physiologischer Kochsalzlösung bedeckt. Die Tibiaspitze wurde entlang dem Maßstab

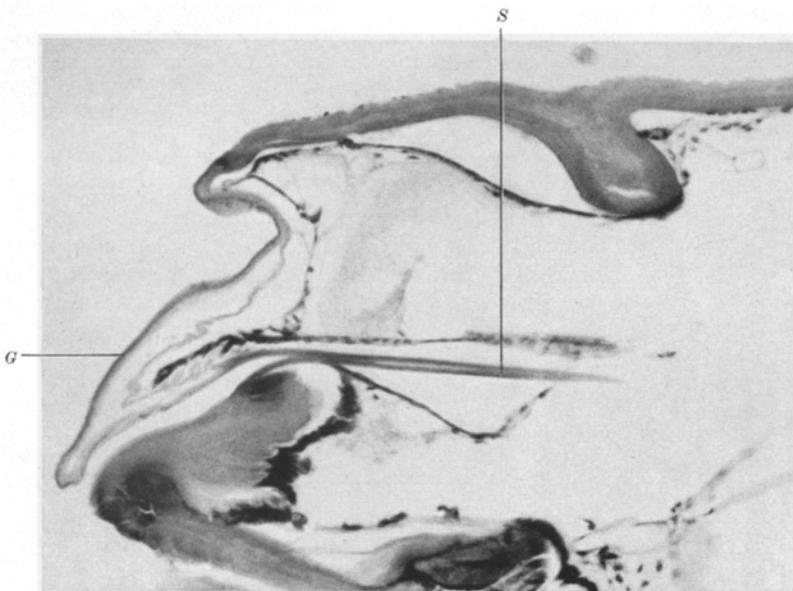


Abb. 6. Ansatz der Receptorsehne (S) an der Tibia, G Gelenkhaut

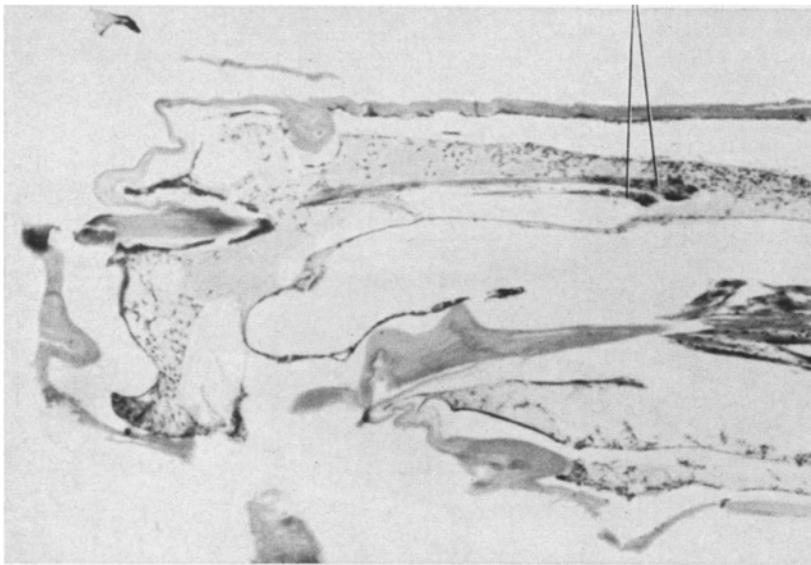


Abb. 7. Anormale Lage des femoralen Chordotonalorgans (Ch.O.) in der Nähe des Femur-Tibia-Gelenkes

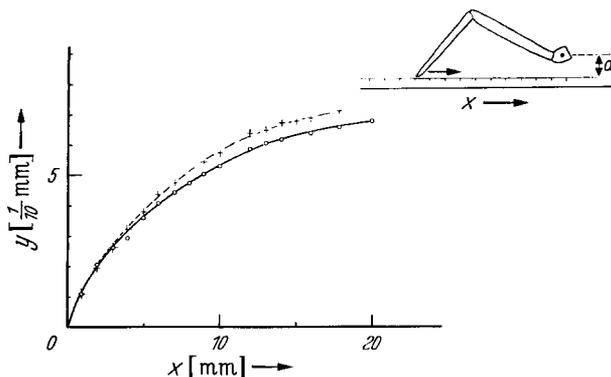


Abb. 8. Stellung der Meßmarke auf der Receptorsehne (y) in Abhängigkeit von der Stellung der Tibiaspitze auf einer Geraden (x), siehe rechte obere Ecke. — $a = 10$ mm, - - - $a = 1$ mm. Die Normalstellung des Beines liegt bei $x = 16$ bis $x = 18$

bewegt und dabei gleichzeitig unter dem Binokular die Stellung der Receptorsehne gemessen. Dieses Maß der Tibiastellung wurde verwendet, weil es dasselbe ist wie in den Versuchen zur Receptorfunktion. Die Meßgenauigkeit betrug etwa 30μ .

Abb. 8 zeigt die Stellung der Meßmarke auf der Receptorsehne in Abhängigkeit von der Stellung der Tibiaspitze auf dem Maßstab für $a = 10$ mm und $a = 1$ mm ($a = 10$ mm entspricht etwa der normalen Körperhaltung). Null bedeutet für Abszisse und Ordinate die Stellung bei vollständig gestrecktem Bein. Das Femur-Tibia-Gelenk wurde bei den Messungen nicht vollständig gebeugt. Der Kurvenverlauf ist etwas von der Größe des Beines abhängig. Trochanterofemur und Tibia waren bei dem für Abb. 8 verwendeten Bein je 13 mm lang.

Für spätere Berechnungen mußte noch die Lage der Ansätze der Streck- bzw. Beugemuskel an der Tibia bekannt sein. Für den Ansatz der Strecksehne der Tibia ergab sich am aufpräparierten Gelenk: Die Strecksehne setzt 0,4 bis 0,5 mm von der Drehachse des Femur-Tibia-Gelenkes entfernt in gerader Verlängerung der Tibialängsachse an der Tibia an (Abb. 4, setzt direkt neben der Receptorsehne an). Der Ansatz der Beugersehne ist ebenfalls 0,4—0,5 mm von der Drehachse des Femur-Tibia-Gelenkes entfernt und liegt etwa auf der Längsachse der Tibia (Abb. 4).

2. Versuche zur Receptorfunktion

Das femorale Chordotonalorgan liegt für Operationen außerordentlich günstig. Man kann es leicht außer Funktion setzen, indem man die Receptorsehne durchtrennt. Dabei wird der Receptor selbst nicht berührt. Die Operation habe ich folgendermaßen ausgeführt: Am festgeschnallten Tier wurde in der Nähe des Kniegelenkes von vorn dorsal ein kleines Fenster in das Femur geschnitten (wie in Abb. 19). Die dann frei liegende Receptorsehne wurde mit einer Nadel etwas angehoben und mit einem Rasierklingsplitter durchtrennt. Zum Schluß wurde das Fenster mit dem herausgeschnittenen Cuticulastückchen wieder verschlossen.

Um auszuschließen, daß außer dem Chordotonalorgan keine weiteren Proprioceptoren (z. B. freie Nervenendigungen) ausgeschaltet wurden, habe ich an anderen Tieren dieselbe Operation ausgeführt, allerdings ohne die Sehne zu durchtrennen (also Aufschneiden, Anheben der Sehne, wieder Verschließen des Fensters). Das Verhalten dieser Tiere unterschied sich in den unter 2a und 2b beschriebenen Versuchen nicht von demjenigen intakter Stabheuschrecken.

a) *Das Verhalten des frei beweglichen operierten Tieres.* Die Receptorsehnen aller sechs Beine eines Tieres wurden durchtrennt. Ein solches Tier zeigt Abb. 9 auf einer senkrechten Lauffläche bei Beleuchtung von links (zum Vergleich Abb. 10). Das Tier kann die normale Stellung der Femur-Tibia-Gelenke nicht mehr beibehalten. Nur die Tiere, die genau senkrecht nach oben laufen, verhalten sich einigermaßen normal. Auf horizontaler Lauffläche (nur geringe Belastung der Femur-Tibia-Gelenke) sind keine nennenswerten Unterschiede zwischen intakten und operierten Tieren zu beobachten, höchstens, daß die

Bewegungen im Femur-Tibia-Gelenk bei den operierten Tieren etwas „übertrieben“ erscheinen.

b) *Belastbarkeit aller Femur-Tibia-Gelenke.*

Die Apparatur war fast die gleiche wie in Abb. 2, nur war das Tier so befestigt, daß Längs- und Hochachse horizontal und die Querachse senkrecht standen. Entsprechend war auch die kleine Platte am Ende des Waagebalkens angebracht (Abb. 11). Beim Aufsetzen der Tiere auf die Platte wurde darauf geachtet, daß alle Beine ungefähr senkrecht vom Körper abstanden. Die Coxa-Trochanter-Gelenke waren je nach Größe der Tiere 10—12 mm von der Platte entfernt (entsprechend der normalen Körperhaltung). Im Abstand von mindestens 1 mm wurde jeweils ein Gewicht auf die Waagschale gelegt, die Entfernung der Platte von der Normallage abgelesen und sofort nach der Messung das Gewicht wieder heruntergenommen. Die Normallage ist hier und im folgenden die Stellung der Platte, die sich einstellt, wenn man das zu untersuchende Tier 15 min vor Beginn der Messungen in die Apparatur gebracht hatte. Die dann bei Beginn der Messungen eingenommene Beinstellung entspricht derjenigen beim frei beweglichen Tier, das sich nicht in einer ausgesprochenen Ruhe- oder Starreinstellung befindet. Die Beine kehrten nach Entlastung teilweise nicht wieder ganz in die Normalstellung zurück. Dann wurde der Waagebalken vor der neuen Messung mit dem Finger in die Normalstellung zurückgestellt.

Die Ergebnisse für ein charakteristisches intaktes Tier und dasselbe, nachdem alle Receptorsehnen durchtrennt waren, zeigt Abb. 12. Daraus ergibt sich, daß bei intakten Tieren unmittelbar nach Reizbeginn die *Auslenkung aus der Normallage ungefähr proportional der Belastung* ist. Die Platte wird nicht mehr weiter von der Normallage entfernt, wenn ein Bein, normalerweise das Mittelbein, gestreckt ist (die Mittelbeine sind die kürzesten Beine). Das Ergebnis kann auch anders ausgedrückt werden: Die vom Tier erzeugte Kraft ist proportional der Auslenkung. Während bei intaktem Tier (allerdings einem kräftigen) noch 11 Gramm keine vollständige Auslenkung bewirken, lenken bei Tieren mit durchtrennten Receptorsehnen schon 1—2 Gramm maximal aus.

c) *Belastung nur einer Körperseite.*

Zwei in kurzem Abstand untereinander angebrachte Waagebalken (32 cm lang) trugen an einem Ende jeweils einen schmalen, horizontalen Stab. Das parallel zu diesen Stäben angebrachte Tier hielt den einen Stab mit den linken, den anderen mit den rechten Tarsen fest (Abb. 13). Am anderen Ende der Waagebalken befanden sich getrennte Waagschalen. Der Abstand der Coxa-Trochanter-Gelenke von der Ebene der Stäbe betrug wieder 10—12 mm.

Die Tiere drückten die Stäbe fast immer weitgehend zusammen, so daß die Auslenkung der Beine einer Seite ausschließlich vom Tierkörper weg möglich war. Bei Zug nach innen hätten sich die Stäbe sofort berührt, und eine einwandfreie Messung wäre nicht möglich gewesen.

Abb. 14 gibt eine typische Messung wieder. Bei allen zehn untersuchten Tieren herrschte ungefähr Proportionalität zwischen auslenkender Kraft und Auslenkung, wenn auch die Einzelwerte, ebenso wie bei den Versuchen unter 2b, je nach Stärke der Tiere schwankten (das relativ schwache Tier von Abb. 14 zeigte z. B. auf der Apparatur von Abb. 11 schon bei 8 Gramm volle Auslenkung).

Belastet man die rechten Beine, so bewegen sich die linken, nicht gereizten Beine mit ihrem Waagebalken nicht. Also hat die Auslenkung eines Beines auf das gegenüberliegende keinen Einfluß.

Vergleicht man die unter 2b und 2c erhaltenen Kurven miteinander, so läßt sich bei Messungen am gleichen Tier der Einfluß der nach innen gebogenen



Abb. 9. Die Sehnen aller femoralen Chordotonalorgane durchtrennt. Das Tier befindet sich auf senkrechter Fläche bei Beleuchtung von links

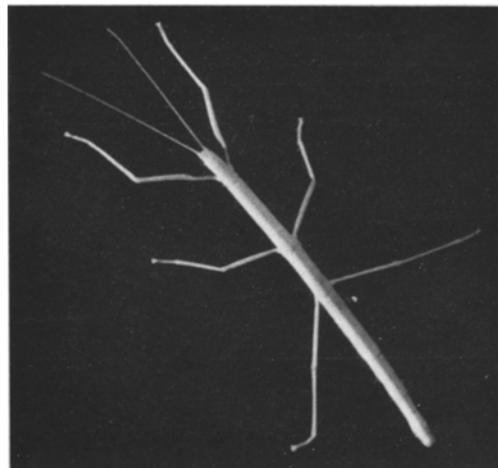


Abb. 10. Intaktes Tier auf senkrechter Fläche bei Beleuchtung von links



Abb. 11. Stellung des Tieres am Waagebalken (derselbe wie in Abb. 2) bei der Messung der Belastbarkeit in Richtung der Querachse

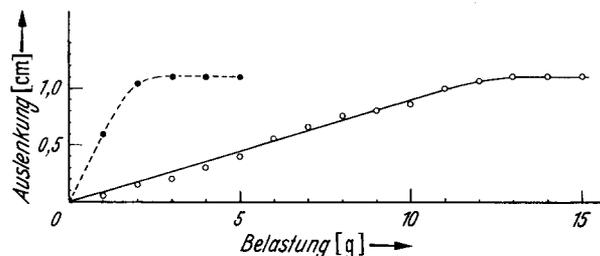


Abb. 12. Auslenkung der Beine in Richtung der Querachse in Abhängigkeit von der Belastung. Charakteristisches Tier. — intakt, ---- die Sehnen aller femoralen Chordotonalorgane durchtrennt (dasselbe Tier)

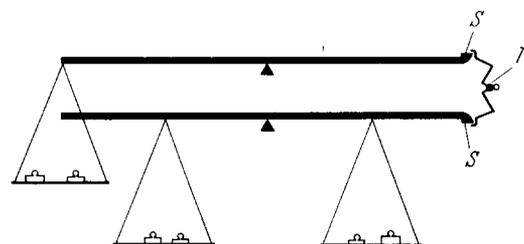


Abb. 13. Apparatur zur Messung der getrennten Belastbarkeit der linken und rechten Beine in Richtung der Querachse. T Versuchstier, S Stab

Beine auf die Stabilisierung der Körperhaltung abschätzen. Er ist bei den acht untersuchten Tieren wesentlich kleiner als der Einfluß der nach außen gebogenen Beine. Das entspricht zum Teil wohl der Tatsache, daß die Streckmuskulatur der Tibia schwächer ist als ihre Beugemuskulatur. Es läßt sich nichts darüber aussagen, wie die der Auslenkung entgegengesetzte Kraft bei nach innen gebogenen Beinen von der Auslenkung abhängt. Auch wenn hier keine Proportionalität herrschte, würde sich das innerhalb der Meßgenauigkeit nicht auf die Auslenkung aller sechs Beine auswirken.

abhängigen Zeit vollständig ausgelenkt. Nach Entlastung kehren die Beine nicht wieder ganz in ihre Normlage zurück. Bei einer Belastung mit 0,5 Gramm und 1 Gramm änderte sich die sofort eingenommene Auslenkung bei 1½-stündiger Beobachtung nicht in meßbarer Weise. Bei schwächeren Tieren als das im Beispiel herangezogene nahm bei Belastung mit 1 Gramm allerdings die Auslenkung noch ganz langsam zu (z. B. bei einem Tier in 1½ Std etwa 1 mm).

f) Schwingungen.

Bei den Versuchen der Abschnitte 2b, 2c und 2d fiel auf, daß die Tiere häufig den Waagebalken ins Schwingen

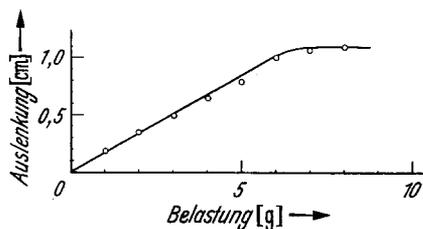


Abb. 14

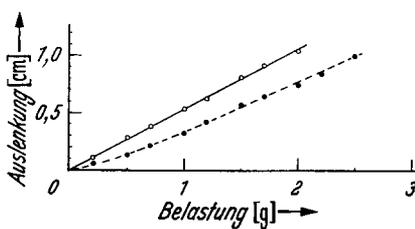


Abb. 15

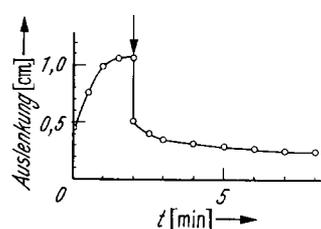


Abb. 16

Abb. 14. Auslenkung der rechten Beine vom Körper weg (Ordinate) in Abhängigkeit von der Belastung in Richtung der Querachse (Abszisse). — Abb. 15. Auslenkung eines Hinterbeines vom Körper weg in Abhängigkeit von der Belastung in Richtung der Querachse. Trochanterofemur und Tibia je 13 mm lang. — $a = 10$ mm, - - - - $a = 1$ mm. — Abb. 16. Belastung aller Beine mit 7 Gramm in Richtung der Querachse. Abhängigkeit der Auslenkung von der Zeit nach Beginn der Belastung (t). Charakteristisches Tier. Beim Pfeil erfolgte Entlastung. Vor der Belastung standen die Beine auf Auslenkung Null

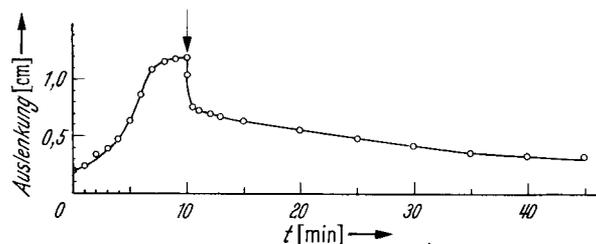


Abb. 17. Wie Abb. 16, jedoch mit 5 Gramm belastet

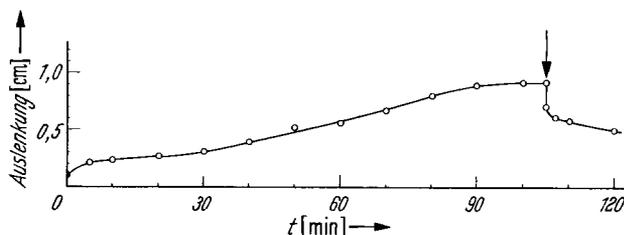


Abb. 18. Wie Abb. 16, jedoch mit 2 Gramm belastet. Die Zeit ist bei den Abb. 16 bis 18 in verschiedenem Maßstab aufgetragen

Bei Durchtrennung der Receptorsehnen ergaben sich ähnliche Resultate wie unter 2b: Schon 1—2 Gramm vermochten die drei Beine einer Seite vollständig nach außen auszulenken.

d) Belastung eines einzelnen Beines.

Das zu untersuchende Tier war wie in den Abschnitten 2b und 2c festgelegt. Fünf seiner Beine standen auf einer unbeweglichen senkrechten Platte. Das zu testende Bein hielt mit den Tarsen das Ende des Waagebalkens fest.

Für die Versuche wurden Beine ausgewählt, bei denen Trochanterofemur und Tibia je ungefähr 13 mm lang waren, um die Ergebnisse später mit den Ergebnissen der Abb. 8 (Abhängigkeit der Dehnung des Chordotonalorganes von der Tibiastellung) in Beziehung setzen zu können. Abb. 15 zeigt die Abhängigkeit der Auslenkung von der Belastung, und zwar beim Abstand $a = 10$ mm des Coxa-Trochanter-Gelenkes von der Ebene der Trittfläche am Ende des Waagebalkens und beim Abstand $a = 1$ mm.

e) Veränderung der Auslenkung mit der Zeit.

Bei den Versuchen der vorigen Abschnitte fiel auf, daß sich die Auslenkung bei höheren Gewichten mit der Zeit veränderte. Deshalb wurden die Gewichte nicht wie bei den Versuchen unter 2b bis 2d sofort nach der Messung (nach 5—10 sec) heruntergenommen, sondern verblieben auf der Waagschale. Gemessen wurden alle Beine gemeinsam wie unter 2b (Abstand $a = 10$ mm bis $a = 12$ mm). Das Gewicht der für die Experimente verwendeten Tiere betrug ungefähr 1 Gramm.

Die Abb. 16, 17 und 18 zeigen die Ergebnisse für Belastungen mit 7, 5 und 2 Gramm. In allen drei Versuchen werden die Beine in einer von der Belastung

brachten. Die Amplitude dieser Schwingungen lag zwischen wenigen Zehntel Millimeter und 2 mm. Manche Tiere zeigten dieses Phänomen mehrere Minuten lang, andere überhaupt nicht. Aber auch diese Tiere erzeugten die Schwingungen wenigstens einige Sekunden lang nach einem leichten Schlag auf den Waagebalken. Bei der Versuchsanordnung von 2c war die Frequenz der Schwingungen der rechten und linken Beine verschieden. Die beiden Waagebalken plus Waagschalen waren allerdings nicht gleich schwer. Waren die Sehnen der femoralen Chordotonalorgane bei den Beinen einer Seite durchtrennt, konnten nie Schwingungen dieser Seite beobachtet werden, auch wenn die Beine der Gegenseite Schwingungen zeigten.

g) Direkte Reizung des Chordotonalorganes.

Das nicht narkotisierte Tier war auf einer Paraffinplatte festgeschnallt, und zwar so, daß das zu untersuchende Bein senkrecht vom Körper abstand. Dieses Bein lag mit etwa drei Viertel des Femur auf der Platte auf. Das letzte Viertel des Femur, die Tibia und der Tarsus waren frei. Das Femur war mit Wachs so festgelegt, daß die Tibia ungefähr senkrecht nach unten zeigte (etwa wie in Abb. 19).

Schneidet man in der Nähe des Femur-Tibia-Gelenkes in das Femur von vorn dorsal ein kleines Fenster (wie bei den Operationen zur Durchtrennung der Receptorsehne), so ist, wie schon erwähnt, die Receptorsehne frei zugänglich. Durchtrennt man diese, wird das Femur-Tibia-Gelenk gebeugt (meist so weit, wie es die Apparatur zuläßt). Nach einiger Zeit kehrt die Tibia wieder in ihre alte Lage zurück. Zieht man dann mit einer Pinzette an dem zum Receptor führenden Teil der Receptorsehne, wird das Femur-Tibia-Gelenk gestreckt. Jegliche Reaktion auf Zug

an der Receptorsehne hört auf, wenn man das Bein im Subcoxalgelenk vom Körper trennt.

Zur genaueren Untersuchung der zugrunde liegenden Tatsachen mußte der Zug an der Receptorsehne nicht von Hand, sondern mit einem Mikromanipulator ausgeführt werden¹.

Die Tiere waren, wie eben beschrieben, auf einer Paraffinplatte befestigt (Abb. 19). Die Tibia konnte fast im gleichen Umfang wie am freien Tier bewegt werden. An die Tibia wurde ein Zeiger aus kräftigem Papier geklebt, so daß an einem Winkelmesser die Stellung der Tibia abgelesen werden konnte. Die Receptorsehne wurde freigelegt, durchtrennt und der zum Receptor führende Teil in eine Pinzette eingespannt (Abb. 19). Diese Pinzette war an einem Mikromanipulator befestigt. Da das Femur von der kopfwärtigen Seite her aufpräpariert werden mußte und der Mikromanipulator links vom Beobachter stand, wurden nur rechte Beine untersucht. Die Vorderbeine machten bei der Befestigung Schwierigkeiten, so daß die Experimente auf die rechten Hinter- und Mittelbeine beschränkt blieben.

Ist die Dehnung des Chordotonalorganes wirklich die einzige mögliche Ursache für die beobachtete Tibiabewegung, oder kommen noch andere Erklärungen in Betracht? Die erste Möglichkeit, daß die Pinzettenbewegung mechanisch auf die Tibia übertragen wird, fällt weg, weil am abgetrennten Bein keine Bewegung festgestellt wurde. Möglich wäre nach Lage der Pinzette ja auch nur eine Verbindung zur Streckersehne. Dann müßte sich aber die Tibia entgegen der beobachteten Richtung bewegen. Eine weitere Erklärungsmöglichkeit wäre, daß andere, noch unbekannte Sinnesorgane mit erregt wurden und die Tibiabewegung steuerten. Um diesen Einwand zu entkräften, wurde das Chordotonalorgan an solchen Beinen, die auf Zug an der Receptorsehne mit Tibiabewegung geantwortet hatten, freigelegt und die Sehne direkt am Ansatz des Receptors durchgeschnitten. Nach dieser Operation unterblieb die Tibiabewegung. An anderen Tieren wurde das Chordotonalorgan freigelegt, die Receptorsehne direkt beim Chordotonalorgan durchtrennt und dann mit der Pinzette am Chordotonalorgan gezogen: Die Tibia bewegte sich wie beim Zug an der Receptorsehne. Damit kann mit großer Wahrscheinlichkeit ausgesagt werden, daß die Tibiabewegung auf die Dehnung des Chordotonalorganes zurückzuführen ist.

Zunächst wurde die Receptorsehne so schnell wie möglich (in ca. $\frac{1}{4}$ sec) um einen bestimmten Betrag nach außen gezogen und die Tibiastellung abgelesen. 15 sec nach Beginn der Reizung wurde die Receptorsehne in ihre Ausgangslage zurückgebracht und die Zeit abgestoppt, die bis zur Rückkehr der Tibia in ihre Ausgangslage verstrichen war. Ein typisches Beispiel ist in Abb. 20 wiedergegeben. Die Absolutwerte der Tibiabewegung schwankten von Tier zu Tier. Bei höheren Reizen zeigte sich aber immer, daß die Tibia nach Ende des Reizes nicht einfach in die Ausgangslage zurückkehrte, sondern nach innen überschwang. Die gestrichelten Teile der Kurven wurden nicht im einzelnen gemessen. Sie geben nur die Zeit bis zur Rückkehr der Tibia in ihre Ausgangslage an. Diese Ausgangslage war bei allen Versuchen die Stellung senkrecht nach unten. Daß sie in den einzelnen Versuchen bei verschiedenen Winkelgraden liegt, kommt daher, daß in diesen ersten Versuchen die Befestigung des Winkelmessers teilweise verändert wurde.

Im nächsten Versuch wurde die Receptorsehne 0,6 mm herausgezogen und gewartet, bis die Tibia wieder in der Normalstellung war. Dann wurde die Receptorsehne um einen bestimmten Betrag so schnell wie möglich nach innen gelassen und die Stellung der Tibia abgelesen. Nach 15 sec wurde die ursprüngliche Stellung der Receptorsehne wieder hergestellt. Die

Ergebnisse eines typischen Beispiels zeigt Abb. 21. Sie stimmen mit den vorigen Ergebnissen überein, nur mit dem Unterschied, daß hier die Tibia, entsprechend der veränderten Reizrichtung, bei Reizbeginn gebeugt wird.

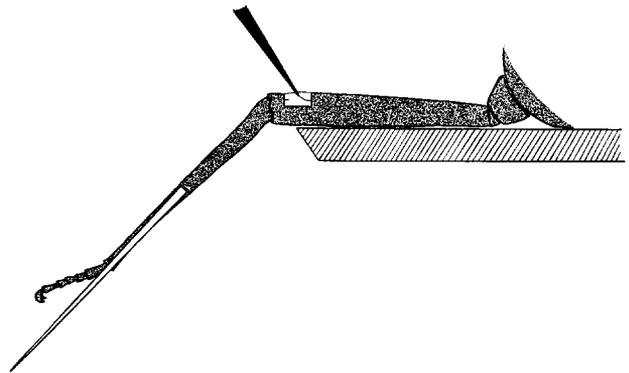


Abb. 19. Apparat zum Zug an der Receptorsehne am rechten Mittel- oder Hinterbein, schematisch. Die Bewegung der Pinzette erfolgte parallel zu sich selbst in Richtung der Längsachse des Femur

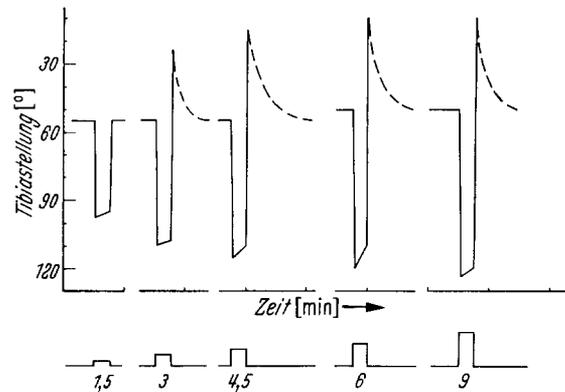


Abb. 20. Zug an der Receptorsehne nach außen. Abhängigkeit der Tibiabewegung (in Winkelgraden) von der Reizgröße (unten) und der Zeit. Die Reizgröße ist in Einheiten von $\frac{1}{10}$ mm angegeben. Große Winkelgrade bei der Tibiabewegung bedeuten gestrecktes Bein. Zwischen den einzelnen Reizungen Pausen von 1–2 min

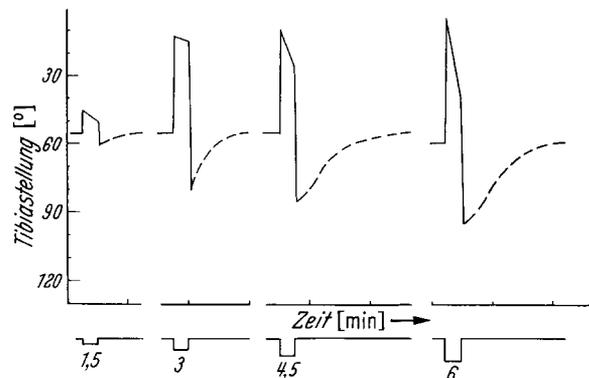


Abb. 21. 0,6 mm herausgezogene Receptorsehne nach innen gelassen. Sonst wie Abb. 20

Wie ist der zeitliche Verlauf der Tibiabewegung bei Dauerreizung? Bei verschieden stark vorgedehntem Receptor wurde die Sehne jeweils 0,3 mm herausgezogen. In allen untersuchten Fällen kehrte die Tibia nach einiger Zeit in ihre Ausgangslage zurück (Abb. 22). Die Tiere bewegten die Beine gelegentlich aktiv. Deshalb kommt kein regelmäßiger Kurvenverlauf zustande. Viele schnelle Bewegungen sind sogar schon ausgefiltert, da nur alle $\frac{1}{2}$ min abgelesen wurde, alle dazwischen eingenommenen Stellungen

¹ Herrn Prof. Dr. F. HUBER (zur Zeit der Versuche: Zoophysiolgisches Institut der Universität Tübingen) möchte ich dafür danken, daß er es mir gestattete, diese Untersuchungen in seinem Laboratorium auszuführen.

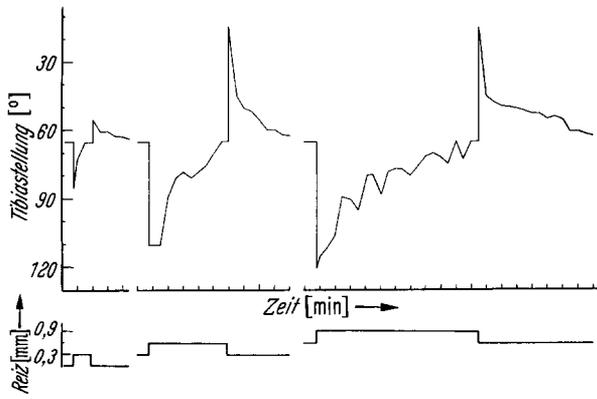


Abb. 22. Zug an der Receptorsehne während eines größeren Zeitraumes bei verschiedener Vordehnung des Receptors. Abhängigkeit der Tibiabewegung von Reiz (unten) und Zeit. Zwischen den einzelnen Messungen mußte zuerst der Receptor auf die neue Vordehnung gebracht und gewartet werden, bis das System vollständig adaptiert war

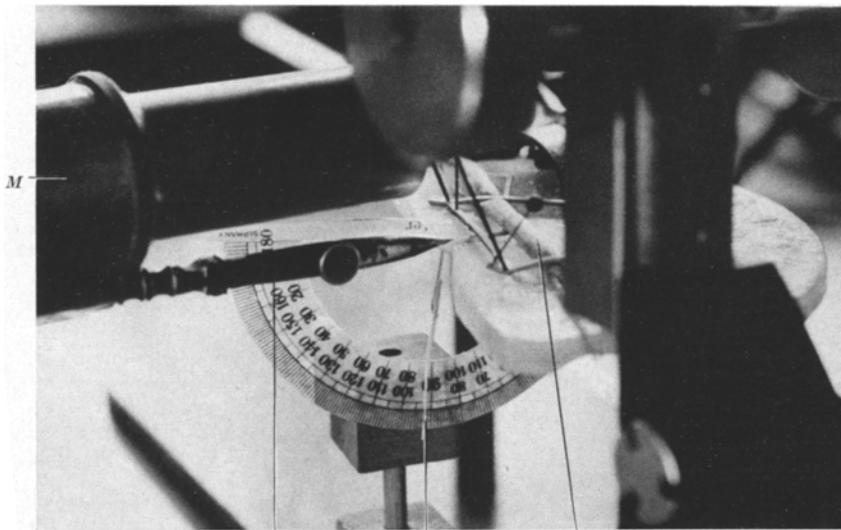


Abb. 23. Apparatur zum Zug an der Receptorsehne. M Mikroskop, R Reißfeder, T festgeschmalttes Tier, Z an der Tibia befestigter Zeiger

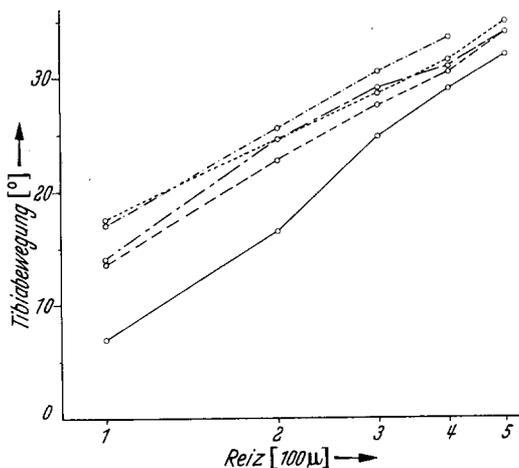


Abb. 24. Bewegung der Tibia (in Winkelgraden) aus der Normalstellung senkrecht nach unten vom Tierkörper weg (Streckung) in Abhängigkeit vom Betrag der Bewegung der Receptorsehne vom Tierkörper weg (Reiz). Die Reizgröße ist in logarithmischem Maßstab aufgetragen. Reizprogramme im Text. Jeder Punkt ist ein Mittelwert aus 16 Einzelmessungen. — Vordehnung 0 μ , - - - Vordehnung 100 μ , - · - · Vordehnung 200 μ , · · · · Vordehnung 300 μ , - - - - Vordehnung 400 μ

also unberücksichtigt blieben. Wurde die Receptorsehne wieder in ihre Ausgangslage gebracht (Reizende), bewegte sich die Tibia zunächst nach innen, um bald darauf wieder in die ursprüngliche Lage zu-

rückzukehren. Die Tibia kehrt bei Dauerreizung wieder in ihre Ausgangslage zurück, jedoch ist der Winkel, um den sie sich bewegt, nicht nur von der Bewegung der Receptorsehne, sondern auch von der Vordehnung des Receptors abhängig. Je stärker der Receptor schon vor Beginn der Reizung gedehnt war, desto stärker ist die Tibiabewegung beim Reiz. Unter Vordehnung wird im folgenden die Entfernung der Receptorsehne von der Nullage vor Beginn des Reizes verstanden. Die Nullage der Receptorsehne ist die Stellung, in der bei Bewegung der Receptorsehne nach innen keine Bewegung der Tibia, bei einer geringen Bewegung der Receptorsehne nach außen aber eine Bewegung der Tibia auftritt.

Für die folgenden quantitativen Versuche wurde statt des Mikromanipulators die Mechanik eines Mikroskopes verwendet. Sowohl an der Makro- wie an der Mikrometerschraube war eine Skala befestigt. Bewegungen von mehr als $\frac{1}{10}$ mm wurden mit der Makrometerschraube, Bewegungen von weniger als $\frac{1}{10}$ mm mit der Mikrometerschraube ausgeführt. Die Ablesegenauigkeit an der Makrometerschraube betrug etwa 20 μ , an der Mikrometerschraube etwa 5 μ . Das Spiel der beiden Triebe war jeweils geringer als die Ablesegenauigkeit. Das Mikroskop war um 90° gekippt. An ihm war eine spitz geschliffene Reißfeder befestigt, in die die Receptorsehne eingespannt werden konnte (Abb. 23).

Ein Präparat ließ nicht mehr als 100 Einzelmessungen zu. Häufig zeigten die Beine aber schon nach 50 Messungen nur noch geringe Ausschläge, so daß weitere Experimente unmöglich waren. Die Ermüdung der Beine mußte bei der Aufstellung des Reizprogrammes berücksichtigt werden. Das Programm sah folgendermaßen aus:

1. Bei Vordehnung 0 nacheinander die Reize 100, 200, 300, 400, 500 μ , darauf bei Vordehnung 100 μ dieselbe Reihenfolge, dasselbe dann nacheinander bei den Vordehnungen 200, 300 und 400 μ . Dann folgten:
2. Bei Vordehnung 400 μ die Reize in der Reihenfolge 500, 400, 300, 200, 100 μ , dasselbe dann nacheinander bei den Vordehnungen 300, 200, 100 μ , 0. Aus den beiden Werten, die sich für einen gleichen Reiz ergaben, wurde der Mittelwert gebildet. Bei anderen Tieren kam der zweite Teil des Programms vor dem ersten.

Bei den acht untersuchten Beinen zeigte sich: Der Winkel, um den die Tibia gestreckt wird, ist ungefähr proportional dem Logarithmus der Auslenkung der Receptorsehne (Abb. 24), wenn auch die Einzelwerte von einem Bein zum anderen sehr unterschiedlich sind. Diese Abhängigkeit gilt auch, wenn man entweder nur die Ergebnisse von Teil 1 des Reizprogramms eines Beines oder nur diejenigen von Teil 2 betrachtet. Bei allen Beinen ist die Tibiabewegung auch von der Vordehnung des Receptors abhängig. Je stärker der Receptor vor der Reizung gedehnt war, desto größer ist der Winkel, um den sich die Tibia beim Reiz bewegt.

Um festzustellen, wie die Tibiabewegung von der Entdehnung des Chordotonalorganes abhängt, wurde die Receptorsehne 800 μ vom Körper weg herausgezogen. Nach Rückkehr der Tibia in ihre Ausgangslage wurde die Receptorsehne um bestimmte Beträge nach innen bewegt (Reiz). Bewegte man die Receptorsehne um 200 μ nach innen, wurde die Tibia meist schon vollständig gebeugt. Die Ermüdungserscheinungen waren nicht so stark wie bei der Bewegung der Tibia vom Körper weg. Gemessen wurde mit folgendem Reizprogramm:

1. Bei Vordehnung 800μ folgten aufeinander die Reize $12,5, 25, 37,5, 50, 75, 100, 200 \mu$. Dieselbe Reihenfolge dann nacheinander bei $600, 400, 200 \mu$ Vordehnung.

2. Bei Vordehnung 200μ die Reizfolge $200, 100, 75, 50, 37,5, 25, 12,5 \mu$. Dieselbe Reihenfolge dann nacheinander bei $400, 600, 800 \mu$ Vordehnung. Wie bei der Bewegung der Receptorsehne vom Tierkörper weg kam bei einem Teil der Tiere der zweite Teil des Reizprogramms vor dem ersten.

Bei den sechs untersuchten Beinen ist zwischen Reiz 25μ und Reiz 100μ der Winkel, um den die Tibia gebeugt wird, ungefähr proportional dem Logarithmus der Auslenkung der Receptorsehne zum Tierkörper hin. Das gilt auch, wenn man nur die Ergebnisse von Teil 1 des Reizprogramms eines Tieres oder nur diejenigen von Teil 2 betrachtet. Abb. 25 zeigt die Mittelwerte aus Messungen an vier Tieren. Da die Beine beim Reiz 200μ häufig schon vollständig gebeugt waren, müssen diese Werte aus der quantitativen Betrachtung ausgenommen werden. Auch hier ist die Stärke der Reaktion von der Vordehnung des Chordotonalorganes abhängig. Je stärker das Chordotonalorgan vor Beginn des Reizes gedehnt ist, desto stärker reagiert die Tibia auf einen bestimmten Reiz.

Zum Schluß wurde versucht, jeweils nur eine der Fasergruppen des Chordotonalorganes zu reizen. Die Experimente wurden an rechten Hinterbeinen ausgeführt. Der basale Teil des Femur des Versuchsbeines ging durch eine kleine Wanne aus Paraffin hindurch. Diese Wanne war auf die Paraffinplatte der vorigen Versuche aufgeschmolzen. Das Kniegelenk befand sich außerhalb der Wanne. Die Receptorsehne wurde wie in den vorhergehenden Versuchen freigelegt, durchtrennt und der zum Receptor führende Teil in die Reißfeder eingespannt. Dann folgte eine kurze Prüfung, ob das System in normaler Weise arbeitet. Schließlich wurde die Wanne mit 2–3 Tropfen physiologischer Kochsalzlösung gefüllt und das Chordotonalorgan freigelegt. Die Bedeckung mit physiologischer Kochsalzlösung verhinderte das Austrocknen. Mit Nadel und Rasierklingsplitter wurde jeweils eine der beiden Fasergruppen des Chordotonalorganes möglichst nahe an der Receptorsehne durchtrennt.

Führte man an diesen Beinen einige der vorangegangenen Experimente durch, konnten keine deutlichen Unterschiede festgestellt werden gegenüber solchen Beinen, bei denen beide Fasergruppen intakt waren.

3. Folgerungen

Die vorangehenden Versuche zeigen, daß das femorale Chordotonalorgan proprioceptorische Eigenschaften hat und Fühler in einem Regelkreis ist, der die Stellung des Femur-Tibia-Gelenkes stabilisiert. In den Waageversuchen (2b–2e) war im stationären Zustand die vom Tier erzeugte Kraft genau so groß wie die über den Waagebalken von außen einwirkende Kraft. Die Tatsache, daß die Auslenkung proportional der Belastung ist, kann also auch so ausgedrückt werden: Die Stellgröße (die von der Beugemuskulatur erzeugte Kraft) ist für einige Zeit proportional der Regelabweichung (der Auslenkung aus der Normalstellung). Als Maß für die Tibiabewegung und damit auch für die Regelabweichung muß man dann die jeweilige Stellung der Tibia auf einer Geraden (siehe S. 172) nehmen. WENDLER (1964) hat seine Stabheuschrecken ebenfalls in Richtung der Querachse belastet. Seinen Experimenten ist kein linearer Zusammenhang zwischen Belastung und Auslenkung zu entnehmen. Das Reizprogramm bestand aus einer allmählichen Erhöhung der Belastung, ohne daß die Tiere zwischen den einzelnen Messungen entlastet wurden. Bei höheren Belastungen ist aber die Auslenkung nicht nur von der Belastung, sondern auch

von der Zeit seit Beginn der Belastung abhängig. In den Kurven von WENDLER (1964) überlagern sich also beide Vorgänge. Die Form der Kurven steht mit den hier durchgeführten Messungen im Einklang. Ähnliches gilt auch, wie schon angedeutet, von den Belastungen in Richtung der Längsachse.

Wie die von der Streckmuskulatur erzeugte Kraft von der passiven Bewegung der Tibia zum Tierkörper hin abhängt, kann den Experimenten nicht entnommen werden.

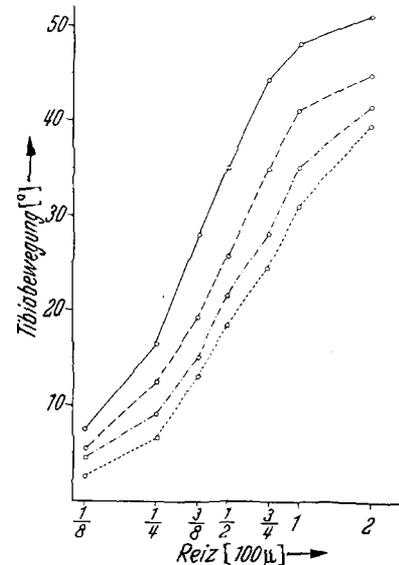


Abb. 25. Bewegung der Tibia (in Winkelgraden) aus der Normalstellung senkrecht nach unten zum Tierkörper hin (Beugung) in Abhängigkeit vom Betrag der Bewegung der Receptorsehne zum Tierkörper hin (Reiz). Die Reizgröße ist in logarithmischem Maßstab aufgetragen. Reizprogramm im Text. Jeder Punkt ist ein Mittelwert aus 12 Einzelmessungen. — Vordehnung 800μ , - - - - Vordehnung 600μ , ····· Vordehnung 400μ , ····· Vordehnung 200μ .

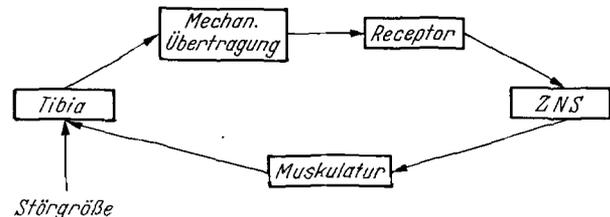


Abb. 26. Regelkreis zur Stabilisierung der Stellung des Femur-Tibia-Gelenkes

Aus der Tatsache, daß die Stellgröße proportional der Regelabweichung ist, kann man nichts über die Funktionsweise des Receptors ableiten, sondern nur etwas über das Verhalten des gesamten Regelkreises zur Stabilisierung der Stellung des Femur-Tibia-Gelenkes. Dieser Regelkreis besteht mindestens aus den in Abb. 26 angegebenen Gliedern. Die Dehnung des Chordotonalorganes hängt in nichtlinearer Weise von der Tibiabewegung ab. Deshalb muß bei mindestens einem der folgenden Glieder des Regelkreises der Ausgang ebenfalls in nichtlinearer Weise vom Eingang abhängen.

Als Nächstes soll versucht werden, die Ergebnisse der Abschnitte 2b bis 2d mit denjenigen des Abschnittes 2g zu vergleichen. Um die Kraft berechnen zu können, die ein Tier in den Waageversuchen erzeugte, wurden an einem Modell die Winkel zwischen Femur, Tibia und Untergrund für verschiedene Auslenkungen der Tibia ermittelt. Da außerdem der An-

satz der Beugersehne und die Länge der Tibia bekannt sind (alle Größen für ein Bein, bei dem Trochanterofemur und Tibia je ungefähr 13 mm lang sind), läßt sich für jeden Punkt der Abb. 15 die von der Beugemuskulatur erzeugte Kraft berechnen. Aus dem Kurvenverlauf in Abb. 8 geht die Abhängigkeit der Receptordehnung von der Tibiabewegung hervor. Man kann deshalb die erzeugte Kraft auch als Funktion der Entdehnung des femoralen Chordotonalorganes auftragen (Abb. 27). Die Normalstellung des Tibia-Tarsus-Gelenkes liegt in den Versuchen der Abb. 15 für den Abstand $a = 10$ mm bei $x = 18$, für den Abstand $a = 1$ mm ebenfalls bei $x = 18$ (die Größen a und x beziehen sich auf die Abb. 8). Wie aus Abb. 8 hervorgeht, ist das Chordotonalorgan bei $a = 1$ mm in der Normalstellung der Beine stärker

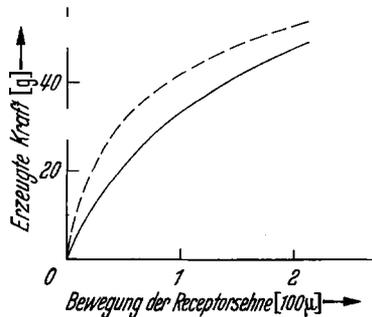


Abb. 27. Die in den Waageversuchen von der Beugemuskulatur eines Beines erzeugte Kraft in Abhängigkeit von der Bewegung der Receptorsehne nach innen. — $a = 10$ mm, - - - $a = 1$ mm

gedehnt als bei $a = 10$ mm. In Übereinstimmung mit den Versuchen des Abschnittes 2g ergibt sich also auch in den Waageversuchen: Die Kraft, die von der Beugemuskulatur erzeugt wird, ist nicht nur von der Abnahme der Receptordehnung, sondern auch von der Vordehnung des Receptors abhängig. Bei beiden Versuchsgruppen ist die Kraft, die von der Beugemuskulatur erzeugt wird, um so größer, je stärker der Receptor vor seiner Verkürzung gedehnt war. Aus beiden Versuchsreihen ergibt sich weiterhin, daß zwischen Entdehnung des Receptors und erzeugter Kraft keine lineare Beziehung herrscht. Die Kurven in Abb. 27 lassen sich im einzelnen jedoch nicht mit denen der Abbildungen des Abschnittes 2g vergleichen, da unter völlig verschiedenen Bedingungen gemessen wurde. Eine Näherungsrechnung ergibt, daß die in den Versuchen des Abschnittes 2g erzeugte Kraft viel geringer ist als diejenige in den Waageversuchen bei jeweils gleicher Verkürzung des Receptors.

Bis jetzt wurde nur das Verhalten des Regelkreises unmittelbar nach dem Auftreten einer Störgröße besprochen. Aus 2e und 2g geht hervor, daß der Regelkreis eine konstante Störgröße nach einiger Zeit immer weniger zu korrigieren versucht. Im Rahmen der Meßgenauigkeit adaptiert der Regelvorgang vollständig.

Was läßt sich bei diesem Verhalten über die einzelnen Glieder des Regelkreises aussagen? Die mechanische Übertragung adaptiert nicht. Adaptiert der Receptor auf die Impulsfrequenz Null, dann muß er für Dehnung und Entdehnung gesonderte Elemente besitzen, da sich sonst die Tatsache nicht erklären läßt, wieso das Bein bei vollständig adaptiertem Regelvorgang auf Dehnung und Entdehnung in jeweils spezifischer Weise antwortet (2g). Sind solche

getrennten Elemente vorhanden, sind aber in beiden Fasergruppen beide Typen vertreten. Es könnte aber auch sein, daß das Chordotonalorgan auf eine mittlere Impulsfrequenz adaptiert. Oder es besitzt eine gut ausgebildete tonische Komponente. Die vollständige Adaptation wäre dann auf die restlichen Glieder des Regelkreises zurückzuführen.

Man kann also nur sagen, daß das in diesem Kapitel beschriebene Chordotonalorgan ein Proprioceptor ist und als Fühler in einem Regelkreis arbeitet, der die Körperhaltung gegenüber Kräften in Richtung der Querachse stabilisiert. Sowohl im aufgeschnittenen (2g) wie im geschlossenen Regelkreis (2b—2e) zeigt sich eine langsame, aber vollständige Adaptation. Bei normaler Körperhaltung ist die von der Beugemuskulatur erzeugte Kraft ungefähr proportional der Tibiabewegung. Wie sich später zeigen wird, paßt diese Proportionalität gut in das in Abschnitt F4 abgeleitete Minimalmodell. Trotzdem ist nicht bei allen Gliedern des Regelkreises der Ausgang eine lineare Funktion des Eingangs. Wie die von der Streckmuskulatur erzeugte Kraft von der Tibiabewegung abhängt, ist den Versuchen nicht zu entnehmen. Der Anteil der Streckmuskulatur an der Gesamtregelleistung ist nur gering.

F. Die Rolle der Proprioceptoren am Subcoxal- und Femur-Tibia-Gelenk bei der Wahrnehmung der Schwerkrafttrichtung bei Drehung um die Hochachse

In der Einleitung habe ich erwähnt, daß Proprioceptoren am Subcoxal- und Femur-Tibia-Gelenk an der Wahrnehmung der Schwerkrafttrichtung bei Drehung um die Hochachse beteiligt sind (BÄSSLER 1962). Nachdem nun einiges über die Proprioceptoren bekannt ist, kann untersucht werden, wie deren Meldungen im Zentralnervensystem verrechnet werden, um auf diese Weise eine physiologisch relevante Größe für die Lage des Tieres im Raum zu erhalten. Dabei soll die früher aufgestellte Hypothese der Quotientenbildung (BÄSSLER 1962) überprüft werden. Die damals erwähnten Versuche habe ich der Vollständigkeit halber noch einmal aufgezählt.

1. Experimente mit seitlicher Beleuchtung

a) Methode. Wie schon früher (BÄSSLER 1962) geschildert, konnten sich mehrere (meist fünf) Stabheuschrecken auf einer senkrechten, mit schwarzem Tuch bespannten Fläche von 50×70 cm frei bewegen. 2 m von der Mitte der Lauffläche entfernt stand eine Lampe mit einer 60 W- bzw. 200 W-Birne. Der Winkel zwischen den Lichtstrahlen und der Lauffläche betrug etwa 10° . Die Fläche wurde also flach streifend beleuchtet. Die optische Umgebung war nicht homogen, jedoch wurden die Versuche immer am selben Ort ausgeführt, so daß eine Veränderung der Ruhestellung nicht auf eine veränderte optische Umgebung zurückzuführen war. Bei dem hellen Licht liefen die Tiere freiwillig meist nur kurze Strecken, so daß die Messung der Körperlängsachse in der Ruhestellung günstiger erschien als die Messung der Laufrichtung. Außerdem zeigte sich, daß die Streuung bei den Laufrichtungen etwas größer ist und auch oft nach unten gerichtete Läufe auftreten, während Ruhestellungen mit dem Kopf nach unten sehr selten sind. Nach der Messung (s. unten) wurde die Lauffläche 180° um eine gedachte Achse senkrecht zur Lauffläche gedreht. Trotz dieser Drehung blieben nahezu alle Tiere sitzen. 10—20 min nach der Drehung wurden sie angehaucht oder am Abdomen angestoßen. Tiere, die sich daraufhin nicht bewegten, wurden nicht gewertet. Berührte ein Tier bei seinem Lauf den Rand, wurde es weggenommen und in der Mitte der Lauffläche neu aufgesetzt. Die Ruhestellungen wurden erst dann gewertet, wenn sich vorher bei einem Lauf von mindestens Körperlänge der Winkel zwischen Längsachse und

Schwerelot nicht wesentlich geändert hatte. Von einem Tier wurden an einem Tag nicht mehr als zehn Messungen gemacht.

Mit einem Winkelmesser, an dem ein Senkblei befestigt war, wurde der Winkel α zwischen Längsachse und Schwerelot gemessen (Abb. 28). $\alpha=0^\circ$ bedeutet senkrecht nach oben. Weitere, im folgenden verwendete Winkelbezeichnungen sind (Abb. 28): β , der Winkel zwischen Längsachse und der Richtung der Lichtstrahlen ($\beta=0^\circ$ ist die Richtung zum Licht). Der Winkel zwischen der Richtung der Lichtstrahlen und dem Schwerelot und damit die Summe von α und β heißt γ ($\gamma=0^\circ$ bedeutet: Licht senkrecht von oben). Die Versuche wurden abends etwa zwischen 18 und 23 Uhr ausgeführt.

b) *Vorversuche.* Zuerst wurde die Lauffläche mit der 60 W-Lampe im Winkel $\gamma=90^\circ$ von links her beleuchtet. Die Ruhestellungen von fünf Stabheuschrecken (α), gemessen an zwei hintereinander liegenden Tagen, zeigt Abb. 29. Wie schon früher erwähnt (BÄSSLER 1962), stellt sich der größte Teil der Tiere in eine Resultierende zwischen der Richtung des einfallenden Lichtes und der Senkrechten ein, der kleinere Teil der Tiere wendet sich vom Licht ab. Die Winkel α der dem Licht zugekehrten Tierstellungen werden im folgenden α_1 , die Winkel α der vom Licht abgewandten Tierstellungen α_2 genannt (Abb. 29). Die Winkel α_1 und die Winkel α_2 hatten in allen Versuchen getrennte Häufigkeitsmaxima. Bei Wiederholung eines Versuches änderte das Häufigkeitsmaximum der Winkel α_1 seine Lage nicht. Dagegen war das Häufigkeitsmaximum der Winkel α_2 nur schlecht reproduzierbar, und zwar wohl deshalb, weil die Anzahl der Winkel α_2 sehr klein, in den meisten Fällen kleiner als in dem gewählten Beispiel war. Der prozentuale Anteil der Winkel α_2 konnte bei zwei völlig gleichartigen Versuchen das eine Mal groß und das andere Mal sehr klein sein. Nimmt man den Mittelwert von sämtlichen Winkeln α , so fällt dieser auf einen Winkel, der in den Messungen nur selten vorkommt. Außerdem ist dieser Mittelwert wegen der wechselnden Zahl der Winkel α_2 nur schlecht reproduzierbar. Nimmt man aber die Mittelwerte der Winkel α_1 und der Winkel α_2 getrennt, so fällt der Mittelwert der Winkel α_1 (im vorliegenden Beispiel 37°) mit dem Häufigkeitsmaximum ungefähr zusammen. Dieser Mittelwert ist auch gut reproduzierbar. (Die Mittelwerte der Winkel α_1 zweier gleichartiger Versuche wichen nie mehr als 4° voneinander ab. Der Einzelwert wurde dabei nur auf 5° genau gemessen.) Die Mittelwerte der Winkel α_2 schwankten ihrer geringen Häufigkeit wegen stärker. So läßt es sich verantworten, die Winkel α_1 und α_2 getrennt zu behandeln. Es stellte sich bald heraus, daß die Winkel α_2 , vor allem wegen ihrer geringen Häufigkeit, für das in dieser Arbeit aufgeworfene Problem nicht zu verwenden waren. Deshalb bezieht sich das folgende nur auf die Winkel α_1 .

Um die Einflüsse der inhomogenen optischen Umgebung so gut wie möglich auszuschalten, wurde die Platte, wie schon erwähnt, immer an derselben Stelle aufgestellt und die Lampe immer links davon. Von jeder größeren Versuchsserie wurden jedoch auch Kontrollmessungen bei Beleuchtung von rechts gemacht. Es ergab sich dabei, daß die geübte Vorsicht unbegründet war, da die Werte der Kontrollmessungen nicht wesentlich von denjenigen bei Beleuchtung von links abwichen. Die Ergebnisse sind immer so dargestellt, wie wenn das Licht von links käme.

Die Streuung der Einzelwerte ist bei gleich schweren Tieren größenordnungsmäßig immer gleich. Einen Anhaltspunkt geben die Abb. 29, 35 und 46. Um die Abbildungen übersichtlicher zu gestalten, wurde darauf verzichtet, die Streuung der Einzelwerte bei jedem Mittelwert in einer Kurve anzugeben. Außerdem ist

die schon erwähnte gute Reproduzierbarkeit der Mittelwerte von α_1 ein Maß für die Genauigkeit der einzelnen Kurvenpunkte. In den Abb. 33—43 wurde jeder Mittelwert durch zwei getrennte Messungen ermittelt. (In Abb. 33 sind für ein Beispiel zwei Versuchsreihen angegeben, sonst wurde immer nur die erste Versuchsreihe abgebildet.) Außer in einem besonders im Text erwähnten Beispiel wichen die beiden Mittelwerte nie mehr als 4° voneinander ab.

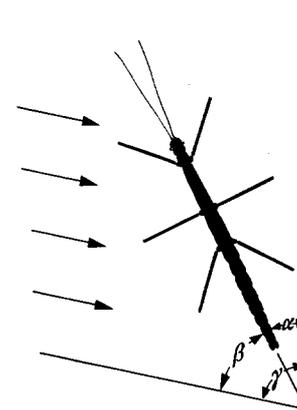


Abb. 28. Die in diesem Abschnitt verwendeten Winkelbezeichnungen. Die Pfeile von links bedeuten den Lichteinfall

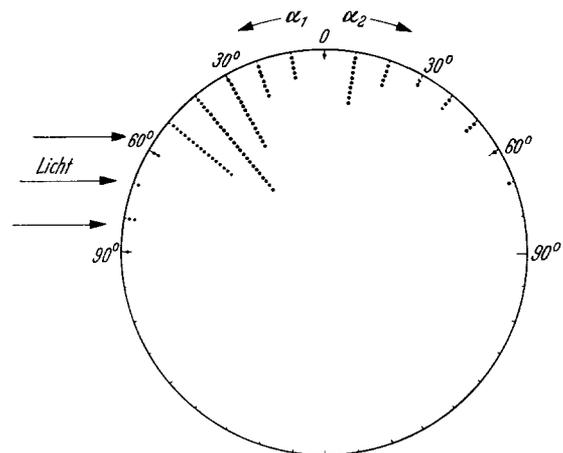


Abb. 29. Ruhestellungen von 5 Stabheuschrecken bei Beleuchtung mit 60 W ($\gamma=90^\circ$) auf senkrechter Fläche. 100 Messungen

Bei gleichbleibender Lichtintensität und gleichem Abstand der Lampe von der Mitte der Lauffläche wurde der Winkel γ variiert und die jeweiligen Winkel α gemessen. Abb. 30 zeigt die Mittelwerte der Winkel α_1 in Abhängigkeit von γ sowohl bei der 60 W- wie bei der 200 W-Lampe.

Bei ähnlichen Versuchen mit Fischen (z. B. v. HOLST und KAISER 1948, BRAEMER 1957) konnten die Ergebnisse als

$$\frac{\sin \beta}{\sin \alpha} = K$$

formuliert werden. Die Gleichung ist so zu erklären, daß sowohl die Drehtendenz zum Schwerelot hin, als auch die Drehtendenz zur Lichtrichtung hin vom Sinus des jeweiligen Reizwinkels abhängig sind. Ist das Tier im Gleichgewicht, müssen sich die beiden Drehtendenzen aufheben.

Versucht man auch bei Stabheuschrecken, die Meßwerte durch diese Gleichung darzustellen, so kommt man zu wenig befriedigenden Ergebnissen (Abb. 30).

Die Konstanten der in Abb. 30 angegebenen Verhältnisse wurden wie folgt ermittelt: Für jeden Punkt der beiden Versuchsreihen wurde der Quotient $\frac{\sin \beta}{\sin \alpha_1}$ gebildet und dann der Mittelwert der Quotienten einer Versuchsreihe errechnet. Dieser Mittelwert wurde für die Konstante K eingesetzt.

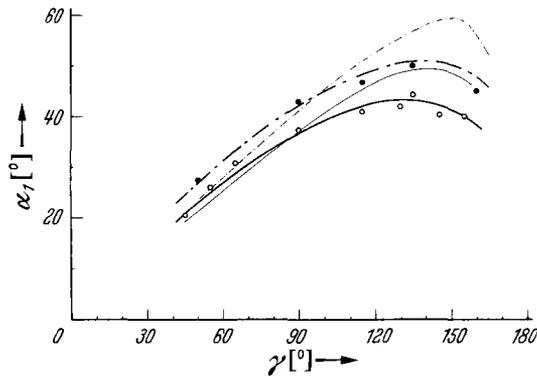


Abb. 30. Mittelwerte von α_1 in Abhängigkeit von γ auf senkrechter Fläche. \circ Beleuchtung mit 60 W-Lampe, \bullet Beleuchtung mit 200 W-Lampe.
 Starke Linie: — $\frac{\sin \beta}{\sin \alpha_1} = 1,07$, --- $\frac{\sin \beta}{\sin \alpha_1} = 0,82$,
 Schwache Linie: — $\frac{\sin \beta}{\sin \alpha_1} = 1,33$, --- $\frac{\sin \beta}{\sin \alpha_1} = 1,16$.
 Die einzelnen Punkte stellen Mittelwerte von 40—50 Einzelmessungen dar

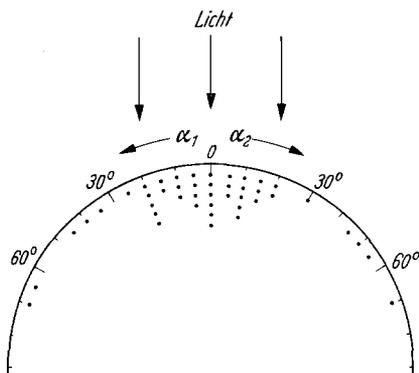


Abb. 31. Verteilung der Ruhestellungen auf senkrechter Fläche bei Beleuchtung mit der 60 W-Lampe im Winkel $\gamma = 0^\circ$. 44 Messungen

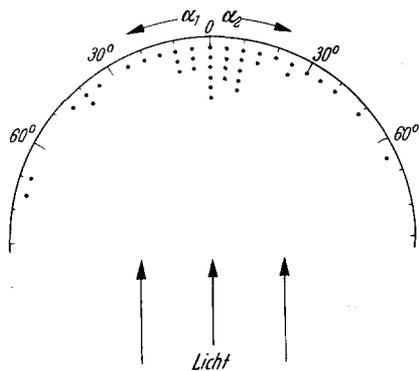


Abb. 32. Verteilung der Ruhestellungen auf senkrechter Fläche bei Beleuchtung mit der 60 W-Lampe im Winkel $\gamma = 180^\circ$. 40 Messungen

Auch wenn man auf andere Weise versucht, das Verhältnis $\frac{\sin \beta}{\sin \alpha_1} = K$ an die Kurvenpunkte anzupassen, kommt man zu keinem befriedigenden Ergebnis. Bei der Berechnung der Quotienten fiel außerdem auf, daß der Wert für $\frac{\sin \beta}{\sin \alpha_1}$ mit steigendem Winkel γ zunimmt.

Während also das bei Fischen gefundene Verhältnis die Meßwerte nur sehr ungenau wiedergibt, lassen sich

die beiden Versuchsreihen im Rahmen der Meßgenauigkeit durch das Verhältnis

$$\frac{\sin \beta}{\text{tg } \alpha_1} = K$$

darstellen. (K ist eine Funktion der Lichtintensität.) Der Wert für K beträgt bei der 60 W-Lampe 1,07, bei der 200 W-Lampe 0,82. Die Werte für K wurden wie oben, nur für $\frac{\sin \beta}{\text{tg } \alpha_1}$ ermittelt.

Es könnte eingewendet werden, daß α_1 und α_2 bei kleinem Winkel γ möglicherweise nicht mehr vollständig zu trennen sind, die Werte für α_1 bei kleinem Winkel γ also für eine quantitative Betrachtung nicht mehr verwendet werden können. Dem ist entgegen zu halten: Beim Wert $\gamma = 50^\circ$, 200 W-Lampe besteht zwischen dem kleinsten Winkel α_1 und dem kleinsten Winkel α_2 eine Differenz von 20° und beim Wert $\gamma = 45^\circ$, 60 W-Lampe eine solche von 15° . Selbst wenn man bei kleinem Winkel γ die kleinsten Winkel α_2 in die

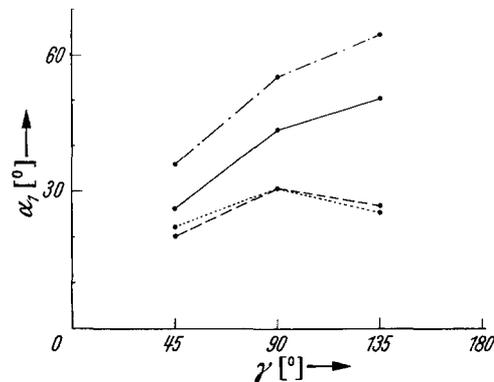


Abb. 33. Mittelwerte von α_1 in Abhängigkeit von γ bei Beleuchtung von links mit der 200 W-Lampe. Senkrechte Lauffläche. — intakte Tiere. ---- Borstenreihen an der Coxa abgeschabt, 1. Versuchsreihe; Borstenreihen an der Coxa abgeschabt, 2. Versuchsreihe; - · - · - rechte Femur-Tibia-Gelenke mit Gummifäden festgelegt. (Nach BÄSSLER 1962)

Mittelwertbildung der Winkel α_1 mit einbezogen werden die Mittelwerte der Winkel α_1 im äußersten Fall um 2° kleiner als in Abb. 30.

Das Verhältnis $\frac{\sin \beta}{\text{tg } \alpha_1} = K$ sagt nur wenig aus, da es zwei Unbekannte enthält, nämlich die Bewertungsfunktionen für die Lichtrichtung und für die Schwerkrafttrichtung. Wenn also gesagt wurde, daß die Versuchsergebnisse in befriedigender Weise durch dieses konstante Verhältnis darzustellen sind, wurde damit keine Aussage über Funktionszusammenhänge im Tier gemacht. Allerdings wird sich später zeigen, daß das konstante Verhältnis gut zu den folgenden Versuchsergebnissen paßt und durch das Minimalmodell eine hinreichende Erklärung findet.

Die Kurven der Abb. 30 sind nicht mit Eindeutigkeit bis $\gamma = 0^\circ$ und $\gamma = 180^\circ$ zu verlängern, da bei diesen Werten α_1 und α_2 nicht zu trennen sind. Jedoch sind die Mittelwerte aller Winkel α in beiden Meßreihen kaum von 0° verschieden (Abb. 31 und 32).

In einer früheren Arbeit (BÄSSLER 1962) wurde geschildert, daß die Mittelwerte von α_1 nach Abschaben der vier Borstenreihen an der Coxa signifikant kleiner waren als die Werte bei intakten Tieren (Abb. 33). Bei anderen Tieren wurde je ein Gummifaden von der Mitte des Femur zur Mitte der Tibia der rechten Beine geführt, und zwar so, daß die Femur-Tibia-Gelenke nicht wesentlich über die 90° -Stellung hinaus gestreckt werden konnten. Untersuchte man diese Tiere bei Beleuchtung von links, so war die Belastung der Femur-Tibia-Gelenke bei den dem Licht zuge-

wandten Tieren geringer als bei normalen, weil die Last des Körpers teilweise durch die Gummifäden getragen wurde. Die Winkel α_1 waren bei diesen Tieren signifikant größer als bei intakten Stabheuschrecken (Abb. 33). Daraus habe ich geschlossen, daß die Borstenreihen an der Coxa und ein damals noch unbekannter Proprioceptor im Femur-Tibia-Gelenk für die Wahrnehmung der Schwerkrafttrichtung verantwortlich sind (BÄSSLER 1962).

c) *Versuche mit erhöhtem Körpergewicht oder geringerer Hangneigung.* Wie verhält sich das Tier bei veränderter Schwerkraft? Nach den vorangegangenen Versuchen stand fest, daß die Proprioceptoren, die für die Wahrnehmung der Schwerkrafttrichtung bei Drehung um die Hochachse verantwortlich sind, in den Beinen liegen. Wird einem Tier also ein Gewicht so aufgeklebt, daß der Schwerpunkt des Gewichtes so gut wie möglich mit dem Schwerpunkt des Tieres zusammenfällt, entspricht dies angenähert einer Erhöhung der Schwerkraft. Eine Verringerung der Schwerkraft ist direkt nicht möglich. Bei der hier nur betrachteten Drehung um die Hochachse spielt auf geneigter Fläche nicht die Schwerkraft selbst, sondern nur die zur Lauffläche parallele Komponente der Schwerkraft eine Rolle (Abb. 34), da nur sie eine asymmetrische Belastung der in Frage kommenden Gelenke hervorruft. Die zur Lauffläche parallele Komponente ist proportional dem Sinus des Neigungswinkels der Fläche und damit kleiner als die Schwerkraft.

Wurde die 45° geneigte Lauffläche im Winkel $\gamma = 90^\circ$ zur Falllinie der Fläche mit der 200 W-Lampe von links her beleuchtet, so ergab sich die in Abb. 35 wiedergegebene Verteilung. Der Mittelwert der Winkel α_1 lag bei 41° . Bei senkrechter Lauffläche unter sonst denselben Bedingungen (200 W-Lampe, $\gamma = 90^\circ$) betrug der Mittelwert der Winkel α_1 43° (Verteilung s. Abb. 35).

Vor der Erhöhung des Körpergewichtes wurde das Tier gewogen. Dann wurde ein Stück Draht abgeschnitten, das dem betreffenden Bruchteil des Körpergewichtes entsprach. Der Draht wurde mit Alleskleber so auf dem Rücken des Tieres befestigt, daß er gleich weit über den Schwerpunkt des Tieres (knapp hinter der Grenze Thorax-Abdomen) nach vorn und hinten hinausragte. Die Drähte wurden höchstens so lang gemacht wie das betreffende Tier selbst. War das gewünschte Gewicht mit einem Drahtstück nicht zu erreichen, wurden zwei genommen. Die höchste Belastung, auf die die Tiere noch nicht mit starkem Durchknicken der Hinterbeine reagierten, war etwa gleich dem Körpergewicht frisch geschlüpfter, also verhältnismäßig leichter Imagines. Diese Tiere wogen unbelastet bis 1 Gramm, belastet also bis 2 Gramm.

Abb. 36 gibt die Verteilung von jeweils 75 Ruhestellungen von fünf Stabheuschrecken wieder, die mit $\frac{1}{4}$ bzw. 1 Körpergewicht belastet waren (200 W-Lampe, $\gamma = 90^\circ$). Der Mittelwert der Winkel α_1 der mit $\frac{1}{4}$ Körpergewicht belasteten Tiere betrug 43° , der mit 1 Körpergewicht belasteten Tiere 41° .

Aus den Versuchen folgt: Veränderungen des Körpergewichtes haben mindestens unter den angewandten experimentellen Bedingungen keinen Einfluß auf den Mittelwert der Winkel α_1 . Das war nicht zu erwarten, denn die Kapitel C und E haben gezeigt, daß die Meldungen der Proprioceptoren an den Subcoxal- und Femur-Tibia-Gelenken eine Funktion der auf das betreffende Gelenk von außen einwirkenden Kraft sind. Gerade die Proprioceptoren dieser Gelenke scheinen aber für die Wahrnehmung der Schwer-

krafttrichtung verantwortlich zu sein. Bei der Verrechnung der Meldungen der beiden Sinnesorgantypen muß sich also das Körpergewicht herausheben. Die Frage, wie das möglich ist, wird der Ausgangspunkt für die Ableitung des Minimalmodells für die Bildung der Drehtendenz sein.

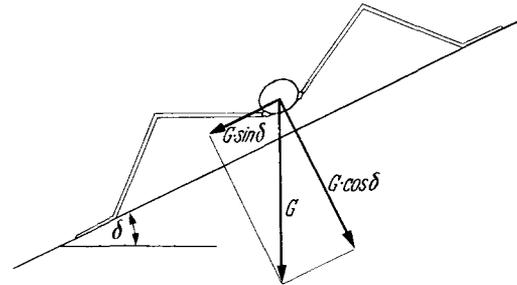


Abb. 34. Kräfteverteilung auf einer schiefen Ebene (G Körpergewicht)

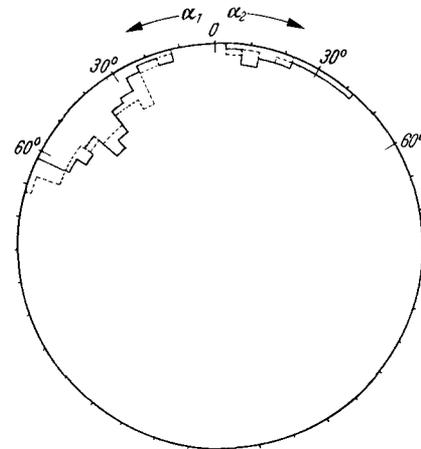


Abb. 35. Verteilung der Ruhestellungen bei Beleuchtung mit der 200 W-Lampe von links im Winkel $\gamma = 90^\circ$ ----- Fläche 45° geneigt, — Fläche senkrecht. Je 75 Messungen

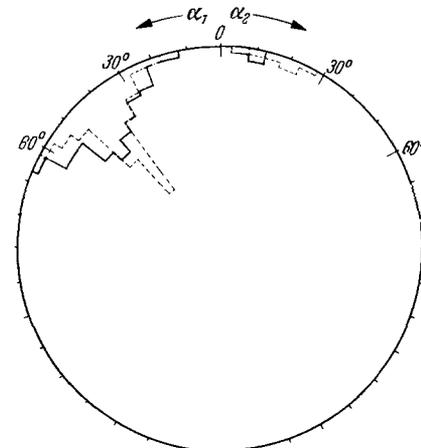


Abb. 36. Verteilung der Ruhestellungen auf senkrechter Fläche bei Beleuchtung mit der 200 W-Lampe von links im Winkel $\gamma = 90^\circ$. — Tiere zusätzlich mit $\frac{1}{4}$ Körpergewicht belastet, ----- Tiere mit zusätzlich 1 Körpergewicht belastet. Je 75 Messungen

Weiter sieht man, daß die Streuung bei steigender Schwerkraft abnimmt. Da bei den Versuchen mit 1 Körpergewicht Belastung gleichzeitig der gesamte Körper vom Kopf bis zum letzten Abdomensegment „geschiebt“ war, ergibt sich, daß Proprioceptoren in den Körpergelenken nicht wesentlich an der Wahrnehmung der Schwerkrafttrichtung beteiligt sind. Der Einwand, daß vielleicht ein Einfluß der erhöhten Schwerkraft durch das Ausschalten von Proprioceptoren der Körpergelenke gerade aufgehoben

wird, ist leicht zu widerlegen: Beim „Schienen“ der gesamten Tiere mit einem leichten Strohalmstück betrug unter den obigen Versuchsbedingungen der Mittelwert der Winkel α_1 42° . Die Streuung der Winkel α_1 war etwa so groß wie die Streuung derselben Winkel bei Normaltieren auf senkrechter Fläche.

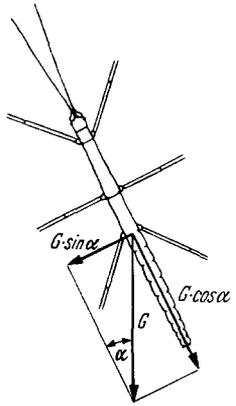


Abb. 37. Kräfteverteilung auf der senkrechten Fläche bei schräg stehendem Tier (G Körpergewicht)

d) *Proprioceptoren am Subcoxalgelenk.* Die Belastung des Subcoxalgelenkes erfolgt nach Kapitel C hauptsächlich durch Kräfte in Richtung der Körperlängsachse. In der hier verwendeten Apparatur war diese Kraft $G \cdot \cos \alpha$ ($G =$ Körpergewicht, s. Abb. 37).

Aus Abb. 33 ist zu ersehen, daß die Winkel α_1 nach Abrasieren der Borstenreihen an der Coxa bei sonst gleichen Bedingungen kleiner waren als bei intakten Tieren. Aus

Kapitel C geht hervor, daß das Tier eine Kraft in Richtung der Längsachse auch mit den Borstenfeldern am Subcoxalgelenk mißt. Deshalb wurden im folgenden die Borstenfelder an den Subcoxal-

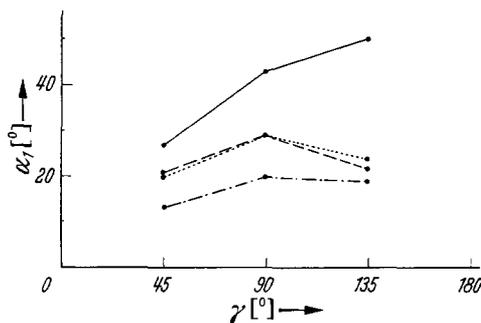


Abb. 38. Mittelwerte von α_1 in Abhängigkeit von γ bei Beleuchtung von links mit der 200 W-Lampe. Senkrechte Lauffläche. — intakte Tiere, - - - - alle Borstenfelder an den Subcoxalgelenken abgeschaft, ····· dieselben, mit ca. $\frac{1}{3}$ Körpergewicht belastet, - - - - alle Borstenfelder und Borstenreihen an den Subcoxalgelenken abgeschaft

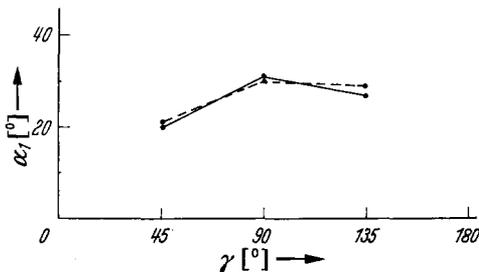


Abb. 39. Mittelwerte von α_1 in Abhängigkeit von γ bei Beleuchtung von links mit der 200 W-Lampe. Senkrechte Lauffläche. — alle Borstenreihen an der Coxa abgeschaft, - - - - dieselben, mit ca. $\frac{1}{3}$ Körpergewicht belastet

gelenken an allen sechs Beinen abgeschaft. Die operierten Tiere wurden dann auf die übliche Weise untersucht. Es interessierte nur die Frage: Sind die Winkel α_1 die gleichen wie bei intakten Tieren, oder ändern sie sich und wie stark? Deshalb wurden die folgenden Versuche nur bei drei verschiedenen Winkeln γ gemacht: 45° , 90° , 135° . Die Ergebnisse zeigt Abb. 38: Auch nach Abschaben der Borstenfelder sind die Winkel α_1 kleiner als bei intakten Tieren.

Dieselben Tiere wurden nach der Operation mit $\frac{1}{3}$ Körpergewicht belastet. Wie Abb. 38 erkennen läßt, ändern sich die Ergebnisse gegenüber unbelasteten, aber gleichartig operierten Tieren nicht.

Dann wurden sowohl die Borstenreihen an der Coxa als auch die Borstenfelder an den Subcoxalgelenken aller Beine abgeschabt. Die Mittelwerte der Winkel α_1 sind kleiner, als sie bei getrenntem Abschaben von Borstenreihen bzw. Borstenfeldern waren (Abb. 38). Wurden diese Tiere mit $\frac{1}{3}$ Körpergewicht beschwert, wurden die Mittelwerte der Winkel α_1 ca. 4° kleiner. Diese Werte waren jedoch gegenüber den Werten bei unbelasteten Tieren nicht statistisch abzusichern.

Um festzustellen, ob α_1 auch nach Abschaben der Borstenreihen an der Coxa unabhängig vom „Körpergewicht“ (besser: Körpergewicht plus Belastung) ist, wurden zwei Versuchsreihen durchgeführt. Zuerst wurden unbelastete Tiere, denen die Borstenreihen an allen sechs Coxen abgeschabt waren, untersucht und dann dieselben Tiere mit $\frac{1}{3}$ Körpergewicht belastet. Die Ergebnisse zeigt Abb. 39. Eine Erhöhung des Körpergewichtes hat also auch hier keinen Einfluß auf α_1 .

e) *Femorale Chordotonalorgane.* Die Belastung des Femur-Tibia-Gelenkes erfolgt nach Kapitel E bei einem senkrecht vom Körper abstehenden Bein hauptsächlich durch Kräfte in Richtung der Querachse des Tieres. In der hier verwendeten Apparatur tritt eine Kraft in Richtung der Querachse als $G \cdot \sin \alpha$ auf (Abb. 37). Da der Mittelwert der Beinstellungen beim laufenden Tier ungefähr senkrecht vom Körper abstehend ist, können diese Überlegungen angenähert auch auf das laufende Tier übertragen werden.

Da nach den Vorversuchen anzunehmen war, daß die femoralen Chordotonalorgane an der Wahrnehmung der Schwerkraftrichtung beteiligt sind, wurden auch Versuche mit durchtrennten Receptorsehnen durchgeführt. Bei durchtrennter Receptorsehne ist der Receptor entspannt, genau wie bei gestrecktem Femur-Tibia-Gelenk. Unter normalen Bedingungen werden bei erhöhter Belastung die Femur-Tibia-Gelenke der einen Seite gestreckt und die der anderen Seite gebeugt. Deshalb wurden die linken und rechten Receptorsehnen getrennt durchgeschnitten (Operation wie in Abschnitt E 2). Die Lichtquelle stand immer links von der Lauffläche.

Zuerst wurden alle linken Receptorsehnen durchtrennt. Bei Tieren, die sich in eine Resultierende zwischen Licht- und Schwerkraftrichtung einstellten (nur diese wurden ja für den Mittelwert von α_1 gewertet), konnte dann die Beugung der nach unten zeigenden Beine nicht mehr gemessen werden. Die Mittelwerte der Winkel α_1 waren bei diesen Tieren signifikant größer als bei intakten Tieren (Abb. 40). Wurden dieselben Tiere mit $\frac{1}{3}$ Körpergewicht belastet, lagen die Mittelwerte der Winkel α_1 zwischen denen normaler Tiere und denen unbelasteter, gleichartig operierter Tiere (Abb. 40).

Durchtrennt man die Receptorsehnen der rechten Beine (unter den Versuchsbedingungen die Sehnen der femoralen Chordotonalorgane der nach oben zeigenden Beine), ergaben sich signifikant kleinere Mittelwerte für α_1 als bei intakten Tieren (Abb. 40). Wurden auch hier dieselben Tiere mit ca. $\frac{1}{3}$ Körpergewicht belastet, so zeigte sich, daß die Mittelwerte der Winkel α_1

zwischen denen normaler Tiere und denen unbelasteter, gleichartig operierter Tiere lagen (Abb. 40).

Die Werte waren außerdem bei allen vier Versuchsreihen nicht so gut reproduzierbar wie sonst. Bei den bisherigen Versuchen hatte ja das Körpergewicht auf α_1 keinen Einfluß, während der Winkel α_1 bei den letzten Versuchen vom Körpergewicht abhängig war. Bei Wiederholung eines Versuches wird man aber nie genau gleich schwere Tiere finden. Bei beiden Wiederholungen der Versuche zeigten sich jedoch gleichsinnige Veränderungen der Mittelwerte.

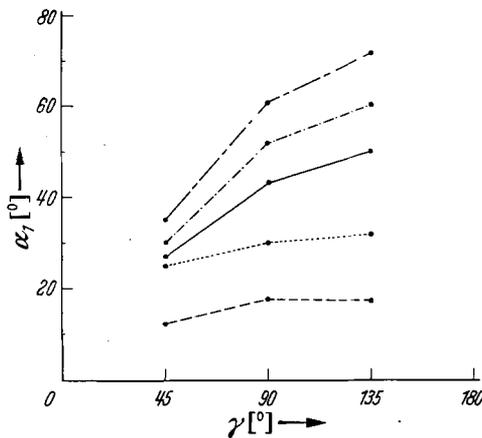


Abb. 40. Mittelwerte von α_1 in Abhängigkeit von γ bei Beleuchtung von links mit der 200 W-Lampe. Senkrechte Lauffläche. — intakte Tiere, ---- Receptorsehnen der rechten Beine durchtrennt, dieselben, mit ca. $\frac{1}{3}$ Körpergewicht belastet, - · - · - Receptorsehnen der linken Beine durchtrennt, - · - · - dieselben, mit ca. $\frac{1}{3}$ Körpergewicht belastet

Die femoralen Chordotonalorgane sind also an der Wahrnehmung der Schwerkraft-richtung beteiligt. Allerdings könnte eingewendet werden, daß durch die Operation auch noch andere Veränderungen eingetreten sind, z. B. eine allgemeine Schädigung an der Operationsstelle und evtl. eine Senkung des Blutdruckes. Deshalb wurde bei einigen Tieren an den Femur-Tibia-Gelenken der einen Seite wie bei der vorigen Operation je ein Fenster geschnitten, das anschließend wieder verschlossen wurde, ohne daß die Receptorsehne durchtrennt wurde. Solche Tiere verhielten sich wie intakte. Um ganz sicher zu gehen, wurde an einer Stelle, die etwa $\frac{1}{3}$ Femurlänge vom Trochanter entfernt war, von hinten mit einem Rasierklingsplittter in das Femur eingeschnitten, so daß alles, was sich im dorsalen Drittel des Femur befindet, durchtrennt wurde. Außer an der Schnittstelle wurde die Cuticula nicht verletzt. Bei einer solchen Operation bluten die Tiere meist nur gering oder gar nicht. Durchtrennt wurde bei diesem Schnitt außer der Receptorsehne ein Tracheenast, der Nerv, der die Streckmuskulatur innerviert, der dorsale Nerv (121) und der hinterste Teil der Streckersehne der Tibia. Weil der zur Streckmuskulatur ziehende Nerv durchtrennt war, konnten die Tiere die Femur-Tibia-Gelenke nicht über die 90° -Stellung hinaus strecken. Die Ergebnisse der verschiedenen Messungen zeigt Abb. 41. Qualitativ besteht eine gute Übereinstimmung mit den Ergebnissen der Abb. 40. Daß die Unterschiede zwischen den operierten und intakten Tieren geringer waren als in Abb. 40, dürfte seinen Grund in der erheblichen Behinderung der Tiere haben. Außerdem waren sie nicht gleich schwer wie diejenigen in Abb. 40.

Zum Schluß wurde noch die Receptorsehne eines einzigen Beines durchtrennt. Hier wurde nur noch bei $\gamma = 90^\circ$ und $\gamma = 135^\circ$ gemessen, da anzunehmen war, daß die Werte bei $\gamma = 45^\circ$ zu nahe beieinander liegen. Die Ergebnisse sind in Abb. 42 zusammengefaßt.

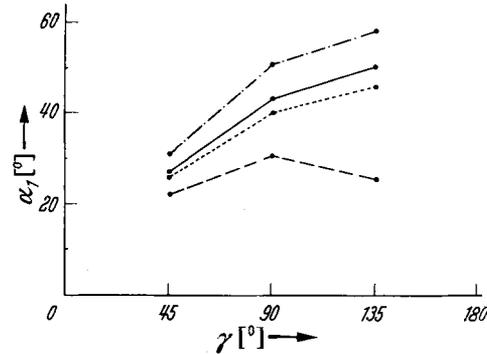


Abb. 41. Mittelwerte von α_1 in Abhängigkeit von γ bei Beleuchtung von links mit der 200 W-Lampe. Senkrechte Lauffläche. — normale Tiere, ---- Operation wie im Text beschrieben, an den rechten Beinen ausgeführt, dieselben, mit ca. $\frac{1}{3}$ Körpergewicht belastet, - · - · - Operation an den linken Beinen ausgeführt

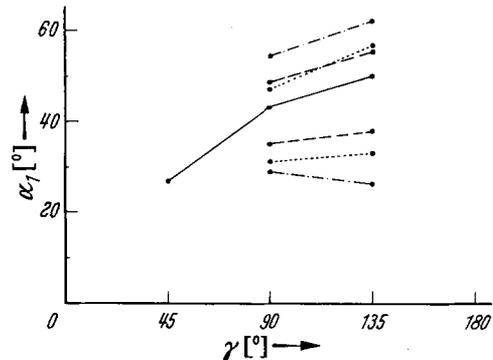


Abb. 42. Mittelwerte von α_1 in Abhängigkeit von γ bei Beleuchtung von links mit der 200 W-Lampe. Senkrechte Lauffläche. — intakte Tiere, ---- Receptorsehne eines Mittelbeines durchtrennt, Receptorsehne eines Vorderbeines durchtrennt, Receptorsehne eines Hinterbeines durchtrennt. Die Werte, die über denen der Normaltiere liegen, stammen von Operationen an linken Beinen, die, die unter denen der Normaltiere liegen, von Operationen an rechten Beinen

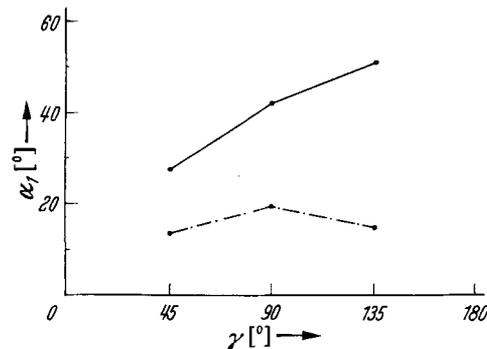


Abb. 43. Mittelwerte von α_1 in Abhängigkeit von γ bei Beleuchtung von links mit der 200 W-Lampe. Senkrechte Lauffläche. — Receptorsehnen der linken Beine durchtrennt sowie Borstenfelder und Borstenreihen an den linken Subcoxalgelenken abgeschabt, Receptorsehnen der rechten Beine durchtrennt sowie Borstenfelder und Borstenreihen an den rechten Subcoxalgelenken abgeschabt

Daraus geht hervor, daß sich der Mittelwert der Winkel α_1 schon nach der Durchtrennung einer einzigen Receptorsehne ändert.

Die Receptorsehnen aller sechs Beine können bei diesen Versuchen nicht durchtrennt werden. Solche Tiere zeigen ja auf senkrechter Fläche eine Haltung wie in Abb. 9. Bewegt sich das dort abgebildete Tier fort, muß es irgendwann das rechte Hinterbein abheben. Die anderen Beine können das

Tier dann nicht mehr in der Schräglage halten. Dadurch fällt es passiv in die Kopf-nach-oben-Stellung.

f) *Einseitige Ausschaltung der Proprioceptoren.* Da die Ausschaltung der linken und der rechten Chordotonalorgane verschiedene Folgen hatte, sollte noch geprüft werden, wie sich die Tiere verhalten, wenn die hier beschriebenen Sinnes-

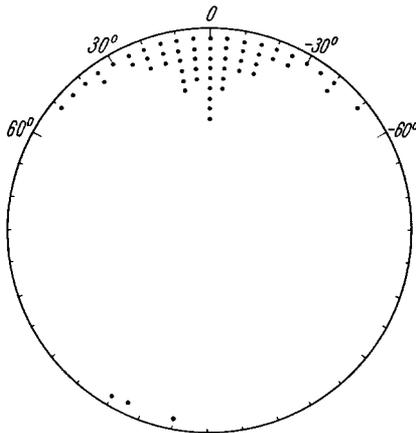


Abb. 44. Verteilung der Laufrichtungen intakter Tiere auf senkrechter Lauffläche. Beleuchtung äußerst schwach, senkrecht zur Lauffläche. 57 Messungen

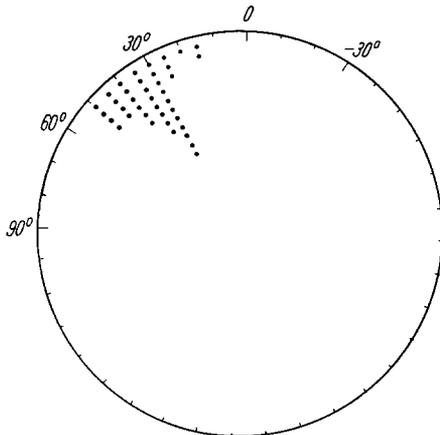


Abb. 45. Verteilung der Laufrichtungen auf senkrechter Lauffläche. Tiere mit durchtrennten Receptorsehnen der linken Beine, mit ca. $\frac{1}{3}$ Körpergewicht belastet. 40 Messungen

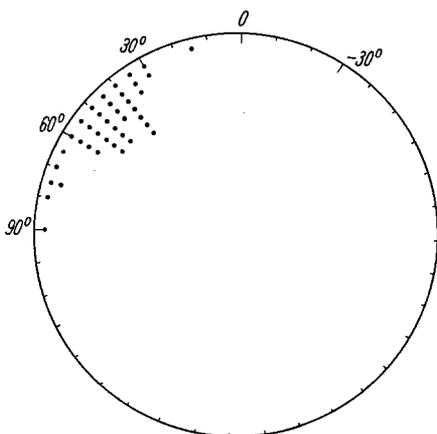


Abb. 46. Verteilung der Laufrichtungen auf senkrechter Lauffläche. Dieselben Tiere wie in Abb. 45, jedoch unbelastet. 40 Messungen

organe an den Subcoxal- und Femur-Tibia-Gelenken jeweils nur auf einer Seite ausgeschaltet werden. Die Ergebnisse zeigt Abb. 43. Wie erwartet, ist es für das Tier nicht dasselbe, ob die linken oder die rechten Proprioceptoren ausgeschaltet wurden.

2. Experimente mit schwacher senkrechter Beleuchtung

Auf der Lauffläche (derselben wie in Abschnitt F 1) waren fünf Tiere, 1,5 m von der Mitte der Lauffläche entfernt stand eine Dunkelkammerlampe mit dunkelgrünem Licht. Das schwache Licht fiel senkrecht zur Ebene der Lauffläche ein. Deshalb konnten sich die Tiere bei einer Drehung um die Hochachse nicht am Licht orientieren. Die Tiere blieben bei dem schwachen Licht äußerst selten auf der Lauffläche sitzen, so daß in diesem Fall nicht der Winkel der Längsachse in der Ruhestellung, sondern der Winkel zwischen Laufrichtung und Schwerelot bzw. Fallinie gemessen wurde. Auch diese Experimente wurden in den Abendstunden zwischen 18 und 23 Uhr ausgeführt. Die Winkel α zwischen Laufrichtung und Schwerelot bzw. Fallinie werden nach links als positiv, nach rechts als negativ bezeichnet.

Intakte Tiere zeigten in dieser Apparatur die in Abb. 44 wiedergegebenen Laufrichtungen mit einem Mittelwert von $+2^\circ$. Dann wurden die Sehnen der linken femoralen Chordotonalorgane bei fünf Tieren durchtrennt. Die Laufrichtungen dieser Tiere auf der

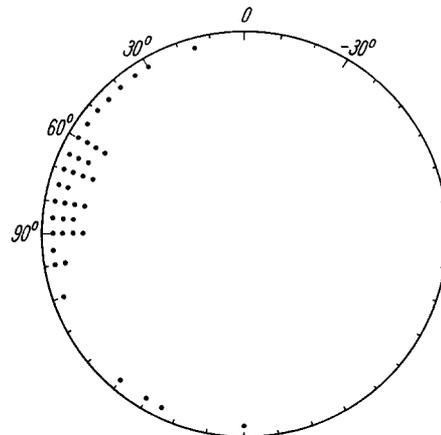


Abb. 47. Verteilung der Laufrichtungen auf 45° -geneigter Lauffläche. Dieselben Tiere wie in Abb. 45 und 46, unbelastet. 40 Messungen

senkrecht stehenden Fläche sind in Abb. 46 dargestellt. Der Mittelwert betrug $+50^\circ$. Wurden dieselben Tiere mit ca. $\frac{1}{3}$ Körpergewicht belastet, traten die in Abb. 45 wiedergegebenen Resultate mit einem Mittelwert von $+34^\circ$ auf. Wurden dieselben Tiere nochmals unbelastet auf der 45° geneigten Lauffläche untersucht, ergab sich die Verteilung von Abb. 47. Der Mittelwert lag bei $+70^\circ$. Je geringer also das Körpergewicht bzw. die zur Lauffläche parallele Kraft ist, desto größer ist die Abweichung zur operierten Seite hin. Auch bei diesen Versuchen ist die Streuung, wie nicht anders zu erwarten, vom Körpergewicht abhängig.

Durchtrennung der rechten Receptorsehnen ergab entsprechende Abweichungen zur rechten (operierten) Seite hin.

3. Experimente mit drehbarer Fläche

Die Lauffläche war, ähnlich der früher bei Mehlkäfern verwendeten Versuchseinrichtung (BÄSSLER 1961), um eine waagrechte, parallel zur Ebene der Lauffläche verlaufende Achse in ihrer Mitte drehbar. Die Apparatur war nur äußerst schwach diffus beleuchtet. Wurde eine Imago auf die senkrecht stehende Lauffläche gebracht, begann sie meist sofort ungefähr senkrecht nach oben oder unten zu laufen. Dann wurde die Lauffläche um die in ihrer Mitte angebrachte Achse um 180° gedreht, bis sie also wieder senkrecht stand (bei senkrecht nach oben oder unten laufenden Tieren war die Drehachse der Fläche parallel zur Querachse der Tiere). Daraufhin änderten die Tiere in nahezu allen Fällen ihre Laufrichtung deutlich.

Eine genaue Aussage wird erst dann möglich sein, wenn die Änderung der Laufrichtung quantitativ festgehalten wird. Deshalb wurde der Winkel zwischen Laufrichtung und Schwerelot

lot sowohl vor als auch nach der Drehung der Lauffläche ermittelt. Die beiden Werte wurden voneinander subtrahiert. Ist in den Abbildungen die Abweichung von der ursprünglichen Laufrichtung gleich Null, heißt das, daß die Tiere nach Drehen der Lauffläche ihre Laufrichtung, bezogen auf das Schwerelot, wieder aufgenommen, bezogen auf die Platte, also um 180° geändert haben.

Die Differenz zwischen den Laufrichtungen vor und denjenigen nach Drehen der Fläche bei jeweils senkrecht stehender Lauffläche sind in Abb. 48 wiedergegeben. Die Tiere haben in nahezu allen Fällen die Tendenz, ihre ursprüngliche Laufrichtung, bezogen auf das Schwerelot, wieder herzustellen. Diese Richtung ist mit ganz wenigen Ausnahmen die Richtung senkrecht nach oben oder unten. Unter den 75 Messungen dieser Serie waren nur zwei, bei denen mit einiger Wahrscheinlichkeit von einem von $\alpha = 0^\circ$ oder 180° verschiedenen, menotaktisch eingehaltenen Laufwinkel gesprochen werden kann. Die eine Ausnahme, bei der das Tier unbeirrt nach Drehen der Lauffläche weiterlief, ist unter Umständen dadurch zu erklären, daß das Tier vor Einsetzen der Wendereaktion den Rand der Lauffläche erreicht hatte.

Dann wurde die Lauffläche nur 45° geneigt und wie oben in eine andere, 45° geneigte Stellung gedreht. Die Differenzen zwischen den Laufrichtungen vor und denjenigen nach Drehen der Lauffläche (bezogen auf die Fallinie) zeigt Abb. 49. Bei diesem Versuch sind die Abweichungen von der ursprünglichen Laufrichtung erheblich größer als bei dem Versuch mit senkrechter Fläche. So bestätigt sich hier, daß die Meßgenauigkeit bei geringerer Hangneigung und damit geringerer Kraft parallel zur Lauffläche offensichtlich abnimmt (s. auch die Abschnitte F 1 c und F 2). Die von der Senkrechten abweichenden Laufrichtungen sind also höchstens in wenigen Ausnahmefällen als menotaktisch orientierte Läufe zu deuten. Sie stellen vielmehr durch Meßungenauigkeiten der Tiere bedingte Abweichungen von einem positiv oder negativ geotaktischen Lauf dar.

Die Tiere versuchen, den Winkel zwischen Laufrichtung und Schwerelot konstant zu halten. Ändert sich dieser Winkel, treten Drehtendenzen auf, die das Tier wieder in die „gewünschte“ Laufrichtung zurückführen. Die Tiere verhalten sich analog zu einem Körper in stabiler Gleichgewichtslage. Man kann deshalb sagen: Das System der Schwereorientierung hat eine Stabilitätsstellung. Diese Stabilitätsstellung kann ihre Lage ändern, mindestens von $\alpha = 0^\circ$ auf $\alpha = 180^\circ$. Möglicherweise kann sie in Ausnahmefällen auch auf anderen Winkelgraden liegen.

Es muß aber auch eine Körperstellung geben, in der die Drehtendenz zur Stabilitätsstellung nach rechts herum genau so groß ist wie nach links herum. In dieser Stellung wirken dann auf das Tier genau wie in der Stabilitätsstellung keine Drehtendenzen ein. Entfernt sich das Tier etwas aus dieser Stellung, wird die Drehtendenz nach der einen Seite größer als die nach der anderen: Das Tier strebt der Stabilitätsstellung zu. Es verhält sich analog zu einem Körper in labiler Gleichgewichtslage. Man spricht deshalb von einer Labilitätsstellung. Lassen sich auch über die Lage der Labilitätsstellung Aussagen machen? Sie liegt, mindestens für die Stabilitätsstellungen 0° und 180° ungefähr gegenüber der jeweiligen Stabilitätsstellung, da sich die Tiere in den obigen Versuchen immer um den kleineren Winkel in die neue Laufrich-

tung drehten. In den Versuchen des Abschnittes F 1 war eine sichere Aussage über die Lage der Labilitätsstellung nicht möglich, weil das Tier durch das immer nötige Anstoßen bzw. Anhauchen wohl meist (unbewußt für den Untersucher) schon in eine gewisse Richtung gedrängt wurde.

4. Minimalmodell für die Bildung der vom statischen Lageapparat erzeugten Drehtendenz

Auf einer senkrechten Fläche wirken auf ein Tier zwei gerichtete physikalische Größen ein, die als Bezugssysteme für die Messung der Laufrichtung bzw. der Körperhaltung zu verwenden sind: Das Schwerelot und die Lichtrichtung. Wie die Versuche ergeben haben, versucht das Tier seine Körperlängsachse sowohl in die Richtung des Schwerelotes (negative

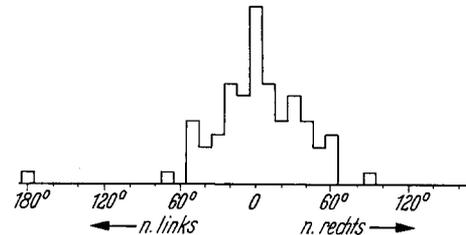


Abb. 48. Abweichung der Tiere von der ursprünglichen Laufrichtung (bezogen auf die Vertikale) nach Drehung der Lauffläche. Jeweils senkrechte Lauffläche. 75 Messungen

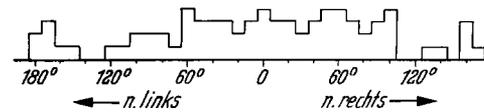


Abb. 49. Dasselbe wie in Abb. 48. Lauffläche jeweils 45° geneigt. 75 Messungen

Geotaxis) wie in die Richtung der Lichtstrahlen (positive Phototaxis) einzustellen. Bei Dunkelheit tritt manchmal positive und manchmal negative Geotaxis auf. Bildet die Lichtrichtung mit dem Schwerelot einen Winkel, so stellt sich das Tier in eine Resultierende zwischen ihnen ein. Es ist im Gleichgewicht, wenn die von der positiven Phototaxis ausgelöste Drehtendenz (D_L) die von der negativen Geotaxis ausgelöste Drehtendenz (D_S) gerade aufhebt, wenn also gilt:

$$D_S = -D_L \quad (\text{Gleichgewichtsbedingung}) \quad (1)$$

Die Drehtendenz D_S ist eine Funktion des Winkels α_1 . Sie ist gleich Null, wenn α_1 gleich Null ist. Ihr Betrag nimmt, mindestens bis $\alpha_1 = 70^\circ$, mit steigendem Betrag des Winkels α_1 zu. D_L ist eine Funktion des Winkels β . Sie ist gleich Null, wenn β gleich Null ist. Ihr Betrag steigt mit zunehmendem Betrag von β bis $\beta = 90^\circ$ an. Ist der Betrag von β größer als 90° , wird D_L wieder kleiner.

Läßt sich nun aus den Versuchen der Abschnitte F 1 bis F 3 etwas darüber aussagen, wie die Drehtendenz D_S im Zentralnervensystem aus den verschiedenen Sinnesdaten errechnet wird? Diese Frage ist ein spezieller Fall des Problems: Kann man aus den Verhaltensweisen eines Tieres Rückschlüsse auf die zugrunde liegenden Funktionszusammenhänge im Zentralnervensystem ziehen? Für eine gegebene Verhaltensweise sind selbstverständlich viele Funktionszusammenhänge denkbar, die im Endeffekt alle dasselbe leisten könnten. Aber es gibt eine untere Grenze für ihre notwendige Kompliziertheit (HASSENSTEIN

und REICHARDT 1953). Ein solches Minimalmodell für die Bildung der Drehtendenz D_S gilt es zu finden. Ein Minimalmodell beschreibt natürlich nur formale Zusammenhänge, ist jedoch in der Lage, Hinweise auf deren physiologische und molekulare Verwirklichung zu geben.

In den Versuchen der Abschnitte F 1 bis F 3 wurde immer der Winkel α_1 gemessen. Wie hängt nun die Drehtendenz D_S mit dem Winkel α_1 zusammen? Durch irgendeine Ursache werde D_S größer als normal. Die Stellung, in der sich das Tier dann im Gleichgewicht befindet — gleiche Beleuchtungsverhältnisse vorausgesetzt — liegt bei einem kleineren Winkel α_1 als bei normalen Tieren. Verkleinert eine bestimmte Ursache D_S , so verschiebt sich die Gleichgewichtslage zu einem größeren Winkel α_1 . Ist der Winkel α_1 nach

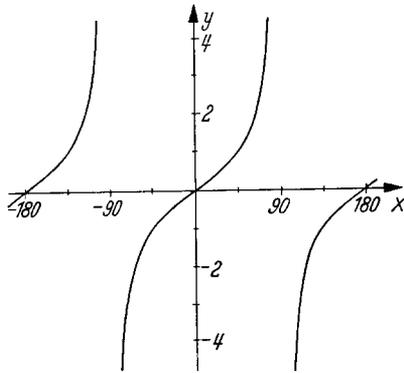


Abb. 50. Die Funktion $y = \operatorname{tg} x$ von $x = -180^\circ$ bis $x = +180^\circ$

einer Operation also kleiner geworden, so heißt das, daß D_S gewachsen ist; ist er größer geworden, so muß sich D_S vermindert haben.

Im folgenden werden die Winkel α wie bei Abb. 44 bis 47 nach links (gegen den Uhrzeigersinn) als positiv, nach rechts (im Uhrzeigersinn) als negativ bezeichnet. Damit werden die Winkel α_1 der Versuche des Abschnittes F 1 positiv. Eine positive Drehtendenz D_S sei nach rechts, eine negative nach links gerichtet. Die Definition hat den Vorteil, daß bei positivem α positive, bei negativem α negative Drehtendenzen auftreten. Ordnete man einem positiven Winkel α eine negative Drehtendenz zu und umgekehrt, müßte im Minimalmodell eine Vorzeichenumkehr angenommen werden, die durch die obige Definition umgangen wird.

Werden entweder die Sinnesborsten an den Subcoxalgelenken abgeschabt oder die Receptorsehnen einer Körperseite durchtrennt, so ändert sich bei seitlicher Beleuchtung der Winkel α_1 (Abb. 33, 38 und 40). Daraus ergibt sich, daß sowohl die Meldungen aus den Sinnesborsten der Subcoxalgelenke als auch diejenigen aus den femoralen Chordotonalorganen an der Bildung der Drehtendenz D_S beteiligt sein müssen. Nun ist auch bei einem sich bewegenden Tier die Meldung der Gesamtheit der Sinnesborsten an den Subcoxalgelenken angenähert eine Funktion von $G \cdot \cos \alpha$, die Meldung aller femoralen Chordotonalorgane angenähert eine Funktion von $G \cdot \sin \alpha$ (Abb. 37). In den Kapiteln C und E war davon die Rede, daß sowohl bei einer Kraft in Richtung der Längsachse als auch bei einer Kraft in Richtung der Querachse die vom Tier erzeugte Kraft proportional der Regelabweichung ist. Es kann deshalb mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß die Größen, die Kräfte

sowohl in Richtung der Querachse als auch solche in Richtung der Längsachse im Zentralnervensystem repräsentieren, proportional zu den entsprechenden Kräften sind. Im folgenden sei der Wert, der eine bestimmte physikalische Größe x im Zentralnervensystem repräsentiert, als $\{x\}$ bezeichnet. Unter der Voraussetzung (die allerdings vorerst nicht bewiesen werden kann), daß die zentralnervösen Repräsentationen proportional zu den entsprechenden Kräften sind, ergibt sich also für die Kraft in Richtung der Querachse

$$\{G \cdot \sin \alpha\} = K_1 \cdot G \cdot \sin \alpha \quad (\text{Voraussetzung}) \quad (2)$$

($K_1 = \text{Konstante}$) und für die Kraft in Richtung der Längsachse

$$\{G \cdot \cos \alpha\} = K_2 \cdot G \cdot \cos \alpha \quad (\text{Voraussetzung}) \quad (3)$$

($K_2 = \text{Konstante}$).

$K_1 \cdot G \cdot \sin \alpha$ und $K_2 \cdot G \cdot \cos \alpha$ gehen in die Berechnung von D_S ein. Obwohl G in beiden Größen enthalten ist, hängt D_S jedoch bei normalen Tieren nicht vom Körpergewicht ab (Abb. 35 und 36). Nur Tiere, bei denen die Receptorsehnen einer Körperseite durchtrennt waren, zeigten eine von G abhängige Drehtendenz D_S (Abb. 40). Das heißt, G muß in die Bestimmung der Drehtendenz derart eingehen, daß sich sein Wert beim normalen Tier kürzen läßt oder aufhebt, nicht aber bei einem Tier mit einseitig durchtrennten Receptorsehnen. Diese Bedingung wird als einfachster Fall von der Quotientenbildung

$$D_S = \frac{\{\text{Kraft in Richtung der Querachse}\}}{\{\text{Kraft in Richtung der Längsachse}\}} \quad (4)$$

erfüllt. Gl. (2) und Gl. (3) in Gl. (4) eingesetzt, ergibt:

$$D_S = \frac{K_1 \cdot G \cdot \sin \alpha}{K_2 \cdot G \cdot \cos \alpha} = \frac{K_1}{K_2} \cdot \operatorname{tg} \alpha. \quad (5a)$$

Die Bedingung wird auch erfüllt, wenn die Größe $K_2 \cdot G \cdot \cos \alpha$ nur mit ihrem Betrag, nicht aber mit ihrem Vorzeichen in den Quotienten eingeht, wenn also gilt:

$$D_S = \frac{K_1 \cdot G \cdot \sin \alpha}{|K_2 \cdot G \cdot \cos \alpha|} = \frac{K_1 \cdot \sin \alpha}{|K_2 \cdot \cos \alpha|}. \quad (5b)$$

In den Messungen der Abschnitte F 1 und F 2 lagen alle Werte für α zwischen $+90^\circ$ und -90° . In diesem Bereich ist $\cos \alpha$ immer positiv, die beiden Gleichungen ergeben also die gleichen Werte. Eine Entscheidung zwischen Gl. (5a) und (5b) ist nur durch die Ergebnisse des Abschnittes F 3 möglich: Gilt Gl. (5a), ist D_S von $\operatorname{tg} \alpha$ abhängig. Abb. 50 zeigt die Funktion $y = \operatorname{tg} x$ von $x = -180^\circ$ bis $x = +180^\circ$. Für $x = +90^\circ$ und $x = -90^\circ$ wird $y = \pm \infty$. D_S wäre also für $\alpha = \pm 90^\circ$ unbestimmt. Leider sind zu diesem Sachverhalt keine näheren experimentellen Aussagen möglich, da sich die Tiere nur sehr selten im Winkel $\alpha = 90^\circ$ einstellen. Bei der Definition der einzelnen Größen des Modells wurde gesagt, daß eine positive Drehtendenz D_S nach rechts und eine negative nach links gerichtet sei. Schaut man sich den Kurvenverlauf in Abb. 50 an, erkennt man zwei Punkte, an denen D_S gleich Null ist, nämlich $\alpha = 0^\circ$, und $\alpha = \pm 180^\circ$. Der Wert für 0° ist, so sind ja die Größen definiert, stabil. Würde sich das Tier nach rechts aus der Stellung $\alpha = 180^\circ$ entfernen, würde D_S negativ oder nach links gerichtet. Das Tier würde also wieder der

Stellung $\alpha = 180^\circ$ zustreben. Wenn also die Kosinuskomponente mit Betrag und Vorzeichen in die Verrechnung einging (Gl. 5a), müßten zwei stabile Stellungen, nämlich $\alpha = 0^\circ$ und $\alpha = 180^\circ$ vorhanden sein. In Abschnitt F 3 ergab sich aber, daß nur eine stabile Stellung vorhanden ist, der eine Labilitätsstellung gegenüberliegt. Diese Tatsache ist mit Gl. (5a) nicht zu vereinbaren. Vielmehr muß für α von 0° bis $+180^\circ$ eine Drehtendenz nach rechts, für α von 0° bis -180° eine Drehtendenz nach links bestehen. Stellt man D_S in Abhängigkeit von α dar, müssen also die Werte von D_S für positives α auf der einen, für negatives α auf der anderen Seite der Abszisse liegen. Das ist erreicht, wenn die zentralnervöse Repräsentation der Kraft in Richtung der Längsachse nur mit ihrem Betrag, nicht aber mit ihrem Vorzeichen in den Quotienten eingeht, wenn also Gl. (5b) gilt. Während der Betrag von D_S nach Gl. (5b) von beiden Komponenten bestimmt wird, hat der Quotient immer das Vorzeichen von $\sin \alpha$. Wie $\sin \alpha$ liegt die Kurve zwischen $\alpha = -180^\circ$ und $\alpha = 0^\circ$ unter, zwischen $\alpha = 0^\circ$ und $\alpha = +180^\circ$ über der Abszisse.

Gl. (5b) gibt nicht nur die Tatsache wieder, daß D_S unabhängig von G ist, sondern erklärt auch, warum sich die Ergebnisse bei den Versuchen mit verändertem Winkel γ durch die Funktion $\frac{\sin \beta}{\operatorname{tg} \alpha} = K$ darstellen ließen. Ist nämlich $D_S = \frac{K_1}{K_2} \cdot \operatorname{tg} \alpha \left(\frac{\sin \alpha}{|\cos \alpha|} \right)$ ist für α zwischen $+90^\circ$ und -90° gleich $\operatorname{tg} \alpha$ und $D_L = p \cdot \sin \beta$ (p ist eine Funktion der Lichtintensität), dann ist im Gleichgewicht

$$\frac{K_1}{K_2} \cdot \operatorname{tg} \alpha = p \cdot \sin \beta \quad (\text{Gleichgewichtsbedingung}) \quad (6)$$

oder

$$\frac{\sin \beta}{\operatorname{tg} \alpha} = \frac{K_1}{p \cdot K_2} = K.$$

Nach den Kapiteln C und E kann ein ruhendes Tier Kräfte in Richtung der Quer- und der Längsachse wahrnehmen. Wie nimmt nun ein sich bewegendes Tier diese Kräfte wahr? Wenn sich ein Bein aus seiner Normallage heraus bewegen soll, muß das Zentralnervensystem den Sollwert der Beinstellungen ändern. Soll das Bein fortwährend bewegt werden, müssen sich also die Sollwerte der einzelnen Gelenkstellungen dauernd ändern (Folgerregelung). Wirkt auf das Tier eine Kraft ein, weichen alle Gelenkstellungen fortwährend etwas vom Sollwert ab. Eine Kraft in Richtung der Längsachse oder Querachse ist also durch eine Vielzahl von Abweichungen von den jeweiligen Sollwerten (Regelabweichungen) repräsentiert.

Eine Kraft in Richtung der Längsachse erzeugt hauptsächlich Regelabweichungen im Subcoxalgelenk. Die Regelabweichungen werden durch jeweils ein Borstenfeld an der Vorderseite und vier Borstenreihen an der Rückseite der Gelenke gemessen. Sind entweder die Borstenreihen oder das Borstenfeld abgeschabt, kann eine Regelabweichung nach Kapitel C bei ruhendem Bein nicht mehr in vollem Umfang gemessen werden. {Kraft in Richtung der Längsachse} wird also kleiner als bei intakten Tieren. Es ist anzunehmen, daß auch bei sich bewegendem Tieren {Kraft in Richtung der Längsachse} nach der Opera-

tion kleiner wird. Damit wird D_S sowohl nach Abschaben der Borstenfelder als auch der Borstenreihen in Gl. (5b) größer als bei intakten Tieren. Gerade diese Tatsache geht auch aus den Experimenten des Abschnittes F 1d hervor. Wenn {Kraft in Richtung der Längsachse} auch nach Abschaben entweder des Borstenfeldes oder der Borstenreihen proportional der Kraft in Richtung der Längsachse ist, bleibt D_S bei so operierten Tieren unabhängig vom Körpergewicht, da sich dann das Körpergewicht G im Quotienten der Gl. (5b) kürzen läßt. Diese Forderungen stimmen ebenfalls mit den Ergebnissen des Abschnittes F 1d überein.

Werden sowohl die Borstenfelder als auch die Borstenreihen abgeschabt, dürfte eine Bewegung im Subcoxalgelenk kaum mehr wahrgenommen werden. Die Sinnesborsten melden also immer: Das Bein steht still. Bewegt ein so operiertes Tier ein Bein im Subcoxalgelenk nach vorne, indem es die Führungsgröße „Coxa nach vorne“ gibt, registriert das Zentralnervensystem eine Regelabweichung nach hinten, da ja die Sinnesborsten melden: Bein steht still. Umgekehrt erzeugt eine Bewegung der Coxa nach hinten im Zentralnervensystem eine scheinbare Regelabweichung nach vorne. Bei der Fortbewegung folgen also dauernd Regelabweichungen nach vorne und solche nach hinten aufeinander. Werden beide gleich bewertet, müssen sie sich im zeitlichen Mittel aufheben, die Regelabweichung also scheinbar zu Null werden. Werden sie verschieden bewertet, tritt an Stelle von $K_2 \cdot G \cdot \cos \alpha$ in Gl. (5b) ein kleiner konstanter Wert. Im ersten Fall wird D_S gleich unendlich, α_1 wird also Null. Im zweiten Fall wird D_S sehr groß, α_1 also ziemlich klein. Der zweite Fall wurde im Experiment beobachtet (Abb. 38). Bei den so operierten Tieren tritt also an Stelle von $K_2 \cdot G \cdot \cos \alpha$ in Gl. (5b) eine kleine positive Konstante. Wird bei solchen Tieren das Körpergewicht erhöht, wird die Sinuskomponente größer, die Kosinuskomponente bleibt konstant. D_S wird also größer als bei gleich operierten unbelasteten Tieren. Aus den Experimenten geht allerdings nicht mit Sicherheit hervor, ob D_S wirklich größer wird, da die beiden Werte nicht statistisch gegeneinander abzusichern sind.

Die Repräsentation der Kraft in Richtung der Querachse des Tieres, $\{G \cdot \sin \alpha\}$, setzt sich aus zwei Komponenten zusammen, nämlich der {Regelabweichungen der linken Beine} (F_{1l}) und der {Regelabweichungen der rechten Beine} (F_{re}). Da die linken und rechten Beine mechanisch gekoppelt sind, weichen die Tarsusspitzen der rechten Beine bei positivem Winkel α genau so weit nach außen vom Sollwert ab, wie die Tarsusspitzen der linken Beine nach innen abweichen. F_{re} und F_{1l} haben also verschiedenes Vorzeichen. Für das folgende wird definiert: F_{re} und F_{1l} sind positiv, wenn die Tibiastellung nach innen (zum Tierkörper hin) vom Sollwert abweicht. Eine Abweichung der Tibiastellung vom Sollwert (Regelabweichung) vom Tierkörper weg ist dann negativ (Abb. 51). Mit der gleichen Berechtigung, mit der die Gl. (2) und (3) aufgestellt wurden, kann man voraussetzen, daß F_{re} und F_{1l} proportional zur Kraft in Richtung der Querachse sind. Eine bestimmte Regelabweichung nach außen wird möglicherweise nicht nur dem Vorzeichen, sondern auch dem Betrag nach anders bewertet als die gleiche Regelabweichung nach

innen. Es ergibt sich damit:

$$\{\text{Regelabweichung nach innen}\} = K_3 \cdot G \cdot \sin \alpha \quad (\text{Voraussetzung}), \quad (7)$$

$$\{\text{Regelabweichung nach außen}\} = -K_4 \cdot G \cdot \sin \alpha \quad (\text{Voraussetzung}). \quad (8)$$

Für einen Winkel $+\alpha$ gilt also (Abb. 51):

$$\begin{aligned} F_{re} &= -K_4 \cdot G \cdot \sin \alpha \\ F_{li} &= K_3 \cdot G \cdot \sin \alpha \end{aligned} \quad (+\alpha) \quad (9)$$

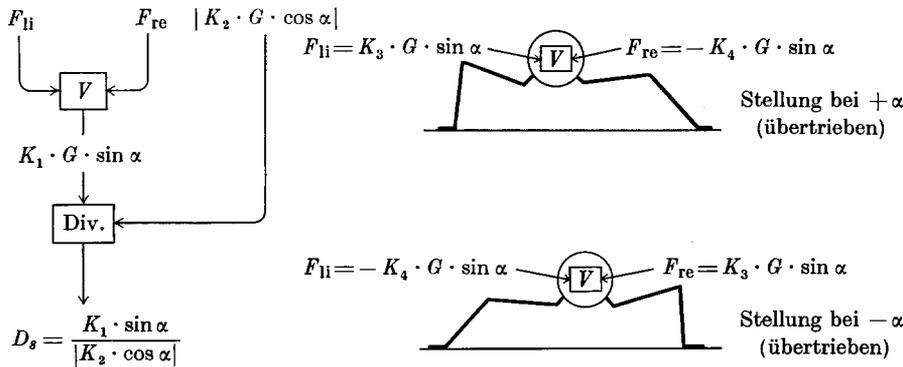


Abb. 51. Vorläufiges Blockschaltbild der Bildung der Drehtendenz D_s

und für einen Winkel $-\alpha$ (Abb. 51):

$$\begin{aligned} F_{re} &= -K_3 \cdot G \cdot \sin(-\alpha) = K_3 \cdot G \cdot \sin \alpha \\ F_{li} &= +K_4 \cdot G \cdot \sin(-\alpha) = -K_4 \cdot G \cdot \sin \alpha \end{aligned} \quad (-\alpha). \quad (10)$$

F_{re} und F_{li} fließen einem Verrechnungszentrum V zu (Abb. 51). Das Zentrum V muß aus ihnen den Ausdruck $K_1 \cdot G \cdot \sin \alpha$ bilden. $\sin \alpha$ hat beim Winkel $+\alpha$ und beim Winkel $-\alpha$ denselben Betrag, aber verschiedenes Vorzeichen. F_{re} und F_{li} müssen also im Zentrum V der Abb. 51 so miteinander verrechnet

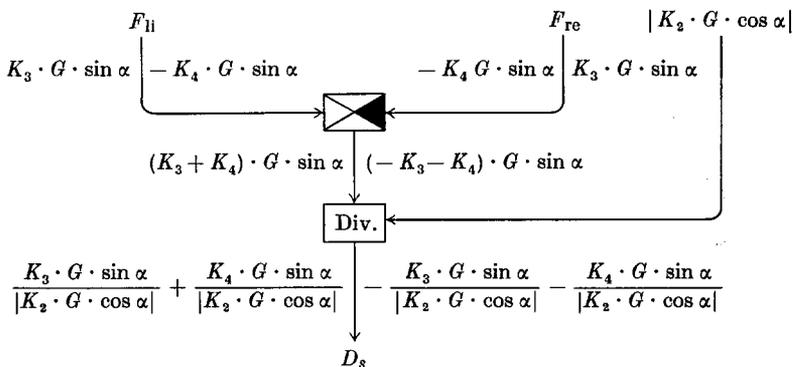


Abb. 52. Blockschaltbild der Bildung der Drehtendenz D_s beim Winkel $+\alpha$ (links der Pfeile) und beim Winkel $-\alpha$ (rechts der Pfeile).

werden, daß beim Winkel $+\alpha$ ein Ausdruck A , beim Winkel $-\alpha$ ein Ausdruck $-A$ resultiert.

Welche einfachen Rechenoperationen erfüllen diese Bedingung?

1. Das Produkt $F_{re} \cdot F_{li}$ oder der Quotient F_{re}/F_{li} fallen weg, da immer eine der beiden Größen positiv und die andere negativ ist, Produkt oder Quotient also keinen positiven Wert annehmen können.

2. Die Summe $F_{li} + F_{re}$ gibt sowohl für $+\alpha$ wie für $-\alpha$ den Wert $(K_3 - K_4) \cdot G \cdot \sin \alpha$. Im Zentrum V kann also nicht der Ausdruck $F_{re} + F_{li}$ gebildet werden.

3. Die Möglichkeit, daß die Beträge von F_{re} und F_{li} im Verrechnungszentrum V auf eine der drei Arten verrechnet werden und das Vorzeichen nur

von einer der Komponenten stammt, kann ebenfalls ausgeschlossen werden. Würde man nämlich die Receptorsehnen auf der „vorzeichengebenden“ Seite durchtrennen, würde der Faktor F dieser Seite einen konstanten Wert annehmen (s. unten). Die nach dieser Operation auftretenden Drehtendenzen dürften dann nur noch eine Richtung haben, was im Gegensatz zu den Experimenten steht.

4. Es ist auch daran zu denken, daß F_{re} , ehe es dem Verrechnungszentrum V zugeführt wird, mit

einem konstanten Faktor f multipliziert wird. Im Zentrum V würden dann F_{li} und $F_{re} \cdot f$ addiert. Beim Winkel $+\alpha$ würde der Ausdruck $(K_3 - f \cdot K_4) \cdot G \cdot \sin \alpha$ gebildet, beim Winkel $-\alpha$ der Ausdruck $(f \cdot K_3 - K_4) \cdot G \cdot \sin \alpha$. Unter der Bedingung, daß $K_3 = K_4$ ist, ist der Betrag der beiden Ausdrücke gleich groß. Ob diese Bedingung erfüllt ist, soll später untersucht werden.

5. Schließlich könnte das Verrechnungszentrum V den Ausdruck $F_{li} - F_{re}$ bilden

(Abb. 52). Beim Winkel $+\alpha$ verläßt in diesem Fall der Ausdruck $(K_3 + K_4) \cdot G \cdot \sin \alpha$ das Zentrum V , beim Winkel $-\alpha$ der Ausdruck $(-K_4 - K_3) \cdot G \cdot \sin \alpha$. Die beiden Ausdrücke haben gleichen Betrag, aber verschiedenes Vorzeichen.

Von den untersuchten einfachen Rechenoperationen sind nur zwei (4 und 5) in der Lage, die Größe $K_1 \cdot G \cdot \sin \alpha$ aus F_{re} und F_{li} zu bilden. Im folgenden soll versucht werden, zwischen den beiden eine Entscheidung zu treffen.

Tiere, in denen die Receptorsehnen der linken Beine durchtrennt waren, wichen auf einer senkrechten Fläche nach links von der Lotrechten ab (Abb. 46). Ihre Laufrichtungen waren stabil. In dieser Laufrichtung muß somit $D_s = 0$ gewesen sein. Was folgt daraus unter Verwendung der Gl. (5b) für den Wert von F_{li} nach der Operation? Die Kosinuskomponente in Gl. (5b) hat in dieser Stellung einen von Null verschiedenen Wert. Um den ganzen Quotienten zu Null zu machen, muß die Sinuskomponente also Null gewesen sein. F_{re} ist der Definition nach in dieser Stellung von Null verschieden und negativ. Gleichgültig, auf welche der beiden Arten F_{re} und F_{li} miteinander verrechnet werden, kann F_{li} also durch die Operation nicht zum Verschwinden gebracht worden sein.

Wird die Receptorsehne durchtrennt, meldet das betreffende Chordotonalorgan: Das Bein bewegt sich nicht. Streckt ein so operiertes Tier das betreffende Femur-Tibia-Gelenk, indem es die Führungsgröße „gestreckte Gelenkstellung“ gibt, so registriert das Zentralnervensystem eine Abweichung vom Sollwert der Tibiastellung, und zwar zum Tierkörper hin, weil sich das Bein für das Tier nicht bewegt hat. Wird umgekehrt das operierte Bein im Femur-Tibia-Gelenk gebeugt, empfindet das Tier eine scheinbare Regel-

abweichung der Tibiastellung vom Körper weg. Wenn sich das Bein bewegt, ist die Regelabweichung nach außen genau so groß wie nach innen. Werden beide gleich bewertet, müßten sie sich im zeitlichen Mittelwert gegenseitig aufheben, F_{1i} müßte im zeitlichen Mittel also Null sein. F_{1i} ist aber nach der Operation von Null verschieden. Weicht also eine Tibia das eine Mal um einen bestimmten Betrag nach außen (x), das andere Mal um denselben Betrag nach innen ($-x$) vom Sollwert ab, so muß daher die Repräsentation von x auch dem Betrag nach von der Repräsentation von $-x$ verschieden sein. Eine Regelabweichung nach außen wird also anders bewertet als eine solche nach innen. Mit den Konstanten der Gl. (7) und (8) ausgedrückt heißt das:

$$K_3 \neq K_4. \quad (11)$$

Die Bedingung (11) ist nur bei der Verrechnungsmöglichkeit 5 erfüllt. Der zunächst denkbare Fall 4 kann also ausgeschlossen werden.

Mit der Möglichkeit 4 ist außerdem nicht zu erklären, warum die Tiere sowohl nach Durchtrennung der linken als auch nach Durchtrennung der rechten Receptorsehnen um etwa den gleichen Winkel zur jeweils operierten Seite hin abweichen (Abschnitt F 2). Damit bleibt unter den einfachen Rechenoperationen als einzige die Möglichkeit 5 übrig (Abb. 52).

Beim Winkel $+\alpha$ (in Abb. 52 jeweils links der Pfeile) ist also

$$D_S = \frac{K_3 \cdot G \cdot \sin \alpha}{|K_2 \cdot G \cdot \cos \alpha|} + \frac{K_4 \cdot G \cdot \sin \alpha}{|K_2 \cdot G \cdot \cos \alpha|} \quad (+\alpha). \quad (12)$$

Beim Winkel $-\alpha$ (in Abb. 52 jeweils rechts der Pfeile) gilt:

$$D_S = -\frac{K_3 \cdot G \cdot \sin \alpha}{|K_2 \cdot G \cdot \cos \alpha|} - \frac{K_4 \cdot G \cdot \sin \alpha}{|K_2 \cdot G \cdot \cos \alpha|} \quad (-\alpha). \quad (13)$$

Sowohl in Gl. (12) wie in Gl. (13) läßt sich G kürzen. Das in Abb. 52 wiedergegebene Minimalmodell erfüllt also auch die eingangs erwähnten Bedingungen. Kann es aber auch das Verhalten der Tiere nach den Operationen beschreiben?

Werden die Receptorsehnen der linken Beine durchtrennt, nimmt F_{1i} , wie schon erwähnt, einen von Null verschiedenen Wert an. D_S ist bei so operierten Tieren beim Winkel $\alpha = +50^\circ$ gleich Null (Abb. 46). Da F_{re} bei $\alpha = +50^\circ$ negativ ist und $F_{1i} - F_{re} = 0$ sein muß, hat F_{1i} nach der Operation einen konstanten negativen Wert ($-K_{op} = -K_4 \cdot G \cdot \sin 50^\circ$). Bei positivem Winkel α ist also

$$D_S = -\frac{K_{op}}{|K_2 \cdot G \cdot \cos \alpha|} + \frac{K_4 \cdot G \cdot \sin \alpha}{|K_2 \cdot G \cdot \cos \alpha|} \quad (14)$$

(linke Receptorsehnen durchtrennt).

Im Gegensatz zu Gl. (12) läßt G sich hier nur im zweiten Teilbruch kürzen. Wird also das Körpergewicht erhöht, wird der Betrag des ersten Teilbruches in Gl. (14) kleiner, der zweite behält seinen Wert. Setzt man $D_S = 0$ (Gleichgewichtslage), wird der Winkel α bei belasteten Tieren kleiner als bei unbelasteten, gleichartig operierten Tieren. Gerade diese Tatsache wurde experimentell gefunden (Abb. 45 und 46). Wird umgekehrt die der Lauffläche parallele Kraft verringert, vergrößert sich der Betrag des ersten Bruches in Gl. (14), der zweite bleibt gleich. Damit verschiebt sich die Nulllage von D_S auf einen größeren

Winkel α als bei unbelasteten, gleichartig operierten Tieren, was ebenfalls bestätigt wurde (Abb. 47).

In den Versuchen mit seitlicher Beleuchtung wurde D_S nach Durchtrennung der linken Receptorsehnen kleiner (Abb. 40). Auch im Minimalmodell ist bei einem bestimmten Winkel α die nach Gl. (14) gebildete Drehtendenz D_S kleiner als die nach Gl. (12) gebildete [in Gl. (12) ist der erste Teilquotient positiv, in Gl. (14) aber negativ]. Wird G erhöht, wird die nach Gl. (14) gebildete Drehtendenz D_S größer, da der Betrag des ersten, negativen Bruches kleiner wird, der zweite Bruch aber seinen Wert behält (Abb. 40).

Nach der Durchtrennung der rechten Receptorsehnen muß F_{re} nach obigen Ausführungen den Wert $-K_{op}$ annehmen. In Kapitel C dieser Arbeit ergab sich, daß die Körperhaltung gegenüber Kräften in Richtung der Querachse im wesentlichen durch die richtigen Beine stabilisiert wird, deren Femur-Tibia-Gelenke durch die betreffende Kraft gestreckt werden. Befindet sich das Tier bei positivem Winkel α auf einer senkrechten Lauffläche, sind das die rechten Beine. Werden die rechten Receptorsehnen durchtrennt (keine Stabilisierung der rechten Femur-Tibia-Gelenke mehr), weicht also die Stellung der linken Femur-Tibia-Gelenke wesentlich stärker vom Sollwert ab als bei intakten Tieren. F_{1i} wird also größer als bei intakten Tieren, es nehme die Größe $K_5 \cdot G \cdot \sin \alpha$ an ($K_5 > K_3$). D_S wird also bei Tieren, deren rechte Receptorsehnen durchtrennt sind, beim Winkel $+\alpha$:

$$D_S = \frac{K_{op}}{|K_2 \cdot G \cdot \cos \alpha|} + \frac{K_5 \cdot G \cdot \sin \alpha}{|K_2 \cdot G \cdot \cos \alpha|} \quad (15)$$

(rechte Receptorsehnen durchtrennt).

Die Drehtendenz D_S der Gl. (15) ist bei gleichem Winkel α größer als die der Gl. (12), was mit den Versuchen übereinstimmt (Abb. 40). K_5 ist ja größer als K_3 und K_{op} so groß wie $K_4 \cdot G \cdot \sin 50^\circ$. Wird G in Gl. (15) erhöht, wird der erste Bruch kleiner, der zweite behält seinen Wert. D_S wird also kleiner als bei gleichartig operierten unbelasteten Tieren. Diese Tatsache ging auch aus den Experimenten hervor. Das Minimalmodell kann also auch das Verhalten der Tiere nach den Operationen beschreiben.

Die im Minimalmodell vorhandenen Konstanten konnten nicht bestimmt werden, da nicht genügend voneinander unabhängige Gleichungen zur Verfügung standen. Deshalb kann eine quantitative Beschreibung noch nicht gegeben werden.

G. Diskussion

In der Literatur sind einige Ergebnisse zu finden, die dem hier aufgestellten Minimalmodell zu widersprechen scheinen. So schloß J. SCHNEIDER (1961) aus ihren Versuchen, daß der Laufwinkel (Winkel zwischen Laufrichtung und Fallinie) bei Stabheuschrecken von der Hangneigung abhängig ist. Die Tiere mußten Kegel verschiedener Hangneigung besteigen. Aus den Abbildungen geht hervor, daß die Tiere im Mittel ungefähr senkrecht nach oben oder unten laufen. Je flacher der Anstieg, desto mehr weicht die Laufrichtung einzelner Tiere vom Mittelwert ab. SCHNEIDER deutet die von der Fallinie abweichenden Werte als geomenotaktische Läufe, während sie genau so gut als durch Meßungenauigkeiten bedingte Abweichungen

von einer negativen bzw. positiven Geotaxis zu erklären sind. Nach Abschnitt F 3 dieser Arbeit weichen Stabheuschrecken auf einer 45° geneigten Fläche zum Teil über 90° von einem einmal eingeschlagenen Kurs ab. Der Schluß, der in der erwähnten Arbeit gezogen wurde, ist mit Sicherheit nur möglich, wenn sich auch der Mittelwert ändert. Die von SCHNEIDER erhaltenen Ergebnisse sind auf Grund des obigen Minimalmodelles geradezu zu fordern. Wird nämlich G kleiner, verringern sich auch $G \cdot \sin \alpha$ und $G \cdot \cos \alpha$. Gleichbleibende absolute Fehler in der Messung von $G \cdot \sin \alpha$ und $G \cdot \cos \alpha$ müssen den Fehler bei der Quotientenbildung mit kleiner werdendem G stark vergrößern. Das heißt bei geringerem G (oder besser der der Lauffläche parallelen Kraft) werden die Abweichungen vom Sollwert größer. Es entsteht eine größere Streuung. Tiere, die während ihres Laufes von einem flachen auf einen steileren Kegel kommen, ändern teilweise ihre Laufrichtung. Auch das ist nach den obigen Ausführungen zu erwarten.

YAGI (1928) arbeitete mit einer ähnlichen Apparatur wie sie in Abschnitt F 1 dieser Arbeit verwendet wurde. Er veränderte allerdings nicht den Winkel γ , sondern die Lichtintensität. Seine Ergebnisse bei $\gamma = 90^\circ$ sind angenähert darzustellen durch die Formel:

$$\operatorname{tg} \alpha = K_L \cdot \lg I$$

(α wie in dieser Arbeit verwendet, I = Lichtintensität, K_L = Proportionalitätsfaktor). Oder:

$$\frac{\sin \alpha}{\cos \alpha} = K_L \cdot \lg I.$$

Da $\gamma = 90^\circ$ ist, ist $\cos \alpha = \sin(90^\circ - \alpha) = \sin \beta$. Damit ergibt sich:

$$\frac{\sin \alpha}{\sin \beta} = K_L \cdot \lg I.$$

Auf das vorliegende Problem angewandt, bedeutet das, daß sowohl die durch die Schwerkraft als auch die durch das Licht ausgelöste Drehtendenz bei konstanter Lichtintensität vom Sinus, des Reizwinkels abhängig sind. Die Gleichung ist jedoch nicht eindeutig. Erstens ist nicht sicher, ob die Drehtendenz zum Licht hin vom Logarithmus der Lichtintensität abhängig ist, zweitens ob diese Drehtendenz proportional zu $\sin \beta$ ist. Deshalb brauchen diese Ergebnisse nicht gegen das oben aufgestellte Minimalmodell zu sprechen.

Selbst wenn man annimmt, daß die Drehtendenz zum Licht hin vom Logarithmus der Lichtintensität und von $\sin \beta$ abhängig ist, wäre zu prüfen, ob sich die von YAGI angegebenen Meßwerte nicht auch durch das hier aufgestellte Minimalmodell darstellen lassen. Wird die von YAGI gegebene Darstellung den Meßwerten gerechter als das Minimalmodell, dann müßte $\frac{\lg I \cdot \sin \beta}{\sin \alpha}$ für alle Meßwerte ungefähr konstant sein, während sich $\frac{\lg I \cdot \sin \beta}{\operatorname{tg} \alpha}$ stärker veränderte. In Tabelle 1 sind die beiden Ausdrücke für alle Meßwerte von YAGI errechnet worden. Die Werte für die Lichtintensität 1,2 fallen bei beiden Darstellungsarten heraus und außerdem $\frac{\lg I \cdot \sin \beta}{\operatorname{tg} \alpha}$ für $I = 17,0$. Bei den eigenen Messungen stellte sich heraus, daß bei Wiederholung eines Versuches Abweichungen der Mittelwerte bis 4° vorkamen. Setzt man deshalb bei

Tabelle

Meßwerte nach YAGI		Deutungen		
Lichtintensität (I) footcandle	α	β	$\frac{\lg I \cdot \sin \beta}{\tan \alpha}$	$\frac{\lg I \cdot \sin \beta}{\sin \alpha}$
1,2	88°	2°	2,22	2,50
1,7	73°	17°	0,71	0,74
2,9	64°	26°	0,84	0,94
4,7	54°	36°	0,77	0,94
8,6	44°	46°	0,62	0,89
17,0	35°	55°	0,49	0,86

$I = 17,0$ statt $\alpha = 55^\circ$ $\alpha = 51^\circ$, so erhält man für $\frac{\lg I \cdot \sin \beta}{\operatorname{tg} \alpha}$ 0,63, für $\frac{\lg I \cdot \sin \beta}{\sin \alpha}$ 0,99. Beide Deutungen sind also nach den Messungen von YAGI gleich wahrscheinlich. Damit ist der Aussagewert der Messungen geringer geworden. Gleichgültig ob man annimmt, die Drehtendenz hänge genau vom Logarithmus der Lichtintensität und von $\sin \beta$ ab, oder ob man annimmt, der eine Meßwert von YAGI sei etwas zu hoch ausgefallen, die Ergebnisse lassen sich mit der hier vorgetragenen Vorstellung vereinigen.

Bei der Aufstellung des Minimalmodells wurden einige Voraussetzungen gemacht. Es soll nun untersucht werden, inwieweit diese Voraussetzungen zutreffend sind.

1. Die zentralnervösen Repräsentationen der Kraft in Richtung der Querachse, F_{11} und F_{re} , sind proportional zu dieser Kraft: Eine Kraft in Richtung der Querachse streckt die Femur-Tibia-Gelenke der einen Seite und beugt die der anderen Seite. Das femorale Chordotonalorgan mißt jeweils diese Bewegungen. Die Auslenkung des Tibia-Tarsus-Gelenkes ist bei Streckung der Femur-Tibia-Gelenke in normaler Körperhaltung proportional zur auslenkenden Kraft. Da diese Abweichung proportional zu einer Kraft in Richtung der Querachse ist, ist es wahrscheinlich, daß die auslenkende Kraft im Zentralnervensystem durch eine ihr proportionale Größe repräsentiert wird. Eine nicht lineare Repräsentation ist jedoch nicht auszuschließen.

Messungen der Belastbarkeit der Femur-Tibia-Gelenke beim Beugen konnten nicht ausgeführt werden. Da die von der Muskulatur erzeugte Kraft nicht proportional der Dehnung des Chordotonalorganes ist und die mechanische Übertragung der Tibiabewegung auf das Chordotonalorgan die Abweichungen von einer linearen Funktion noch verstärkt, ist anzunehmen, daß in diesem Regelkreis die Stellgröße keine lineare Funktion der Regelabweichung ist. Es könnte aber sein, daß bei nur geringer Beugung der Femur-Tibia-Gelenke, wie es ja in den meisten Versuchen in Kapitel F der Fall ist, angenähert Proportionalität zwischen Beugungsgrad und seiner Repräsentation im Zentralnervensystem herrscht.

2. Die zentralnervöse Repräsentation der Kraft in Richtung der Längsachse ist proportional zu dieser Kraft: Diese Kraft bewegt die Beine im Subcoxal-gelenk. Da zwischen auslenkender Kraft und Auslenkung ungefähr Proportionalität herrscht, ist es wahrscheinlich, daß die Repräsentation der auslenkenden Kraft proportional zur Größe dieser Kraft ist. Eine andere Beziehung zwischen der Kraft und ihrer Repräsentation kann jedoch nicht ausgeschlossen werden.

Gleichgültig, ob die eben diskutierten Voraussetzungen zutreffend sind oder nicht, ist zu fordern, daß sich die

möglicherweise komplizierten Funktionszusammenhänge im Tier mathematisch auf das Minimalmodell vereinfachen lassen. Dazu ein Beispiel: Die zentralnervösen Repräsentationen seien logarithmische Funktionen der betreffenden Kräfte. Unter der Voraussetzung, daß es sich beide Male um dieselbe logarithmische Funktion handelt, wäre dann die Repräsentation der Kraft in Richtung der Querachse $\log(K_1 \cdot G \cdot \sin \alpha)$ und die zentralnervöse Repräsentation der Kraft in Richtung der Längsachse $\log(K_2 \cdot G \cdot \cos \alpha)$. Bei der Bildung von D_S müßten die beiden Repräsentationen subtrahiert und zur Differenz der Numerus gebildet werden.

Die Messungen beschränken sich auf einen begrenzten Winkelbereich. Die Meßgenauigkeit betrug $\pm 5^\circ$, und das Minimalmodell stellt das Verhalten des Tieres in den Versuchen nur qualitativ dar. Es könnte also sein, daß das Modell das Verhalten des Tieres quantitativ nicht richtig wiedergibt. Selbst wenn sich die Konstanten hätten bestimmen lassen und damit sicher wäre, daß das Minimalmodell das Verhalten des Tieres auch quantitativ richtig darstellt, könnte nicht ausgeschlossen werden, daß es innerhalb des vermessenen Winkelbereiches und innerhalb der Meßgenauigkeit eine Näherungsfunktion darstellt und außerhalb dieses Bereiches seine Gültigkeit verliert. Deshalb ist selbst der Schluß auf die formalen Zusammenhänge bei der Bildung der vom statischen Lageapparat erzeugten Drehtendenz nur mit Vorbehalt zu ziehen. Man kann also mit Sicherheit nur sagen: *Innerhalb des vermessenen Winkelbereiches und im Rahmen der Meßgenauigkeit verhalten sich die Tiere qualitativ so, wie wenn bei ihnen die Drehtendenz D_S auf die in Abschnitt F 4 geschilderte Weise gebildet würde.*

Obwohl die Stabheuschrecken ohne Lichteinfluß nur sehr selten Laufwinkel oder Ruhestellungen wählen, die wesentlich von $\alpha = 0^\circ$ oder $\alpha = 180^\circ$ verschieden sind, soll im folgenden diskutiert werden, ob das Minimalmodell wenigstens theoretisch die Möglichkeit bietet, die Stabilitätsstellung beliebig zu verschieben.

Die negative Geotaxis eines Tieres läßt sich als Regelkreis auffassen. Weicht der Winkel α (die Regelgröße) von 0° ab, tritt eine Drehtendenz (Stellgröße) auf, die das Tier wieder in die ursprüngliche Lage zurückführt. Soll eine von $\alpha = 0^\circ$ verschiedene Stellung eingenommen werden, muß sich ein Drehkommando dem nach $\alpha = 0^\circ$ hinstrebenden Regelvorgang entgegenstemmen. Regeltechnisch ausgedrückt: Der Repräsentation der Stellgröße im Zentralnervensystem wird eine Führungsgröße überlagert.

Wie JANDER (1957) nachweisen konnte, liegt bei Ameisen auch bei verändertem Sollwert die Labilitätsstellung immer gegenüber der Stabilitätsstellung. MITTELSTAEDT (1961) erwähnt drei Wirkungsgefüge, die diese Bedingung erfüllen:

Das erste, die „Daphnia-Lösung“, scheidet aus, da sie nur für bewegliche Sinnesorgane gilt. Beim zweiten liefert das Sinnesorgan den Winkel α nicht als Winkelfunktion, sondern im Bogenmaß. Die Repräsentation der Stellgröße ist also proportional zur Stellgröße. Zu diesem Winkelmaß wird die Führungsgröße, ebenfalls im Bogenmaß, addiert und von der Summe der Sinus gebildet. Die Drehtendenz ist proportional zu diesem Sinus. Nennt man den Winkel, um den die Stabilitätsstellung verschoben werden soll (die Führungsgröße) w , ist die Drehtendenz

$$D_S = p \cdot \sin(\alpha + w)$$

(p = Proportionalitätsfaktor). Da α und w verschiedene Vorzeichen haben, ist D_S dann gleich Null, wenn α entweder gleich w oder gleich $180^\circ + w$ ist. Der Wert $\alpha = w$ ist stabil, der Wert $\alpha = 180^\circ + w$ ist labil.

MITTELSTAEDT erwähnt noch eine dritte Möglichkeit, die Bikomponentenmodulation: „Nach ihr wird die Abweichung von der Grundstellung durch einen Maßvorgang oder durch einen zentralen Rechenvorgang oder durch eine Kombination von beiden in zwei Komponenten aufgespalten, von denen die eine dem Sinus, die andere dem Kosinus der Abweichung mehr oder weniger genau proportional ist, so daß jeweils in Abständen von etwa 90° die eine null ist, während die andere ihr Maximum durchläuft und umgekehrt. Das Drehkommando wird — durch einen zentralen Rechenvorgang — ebenfalls in eine Sinus- und eine Kosinuskomponente aufgespalten, für die dieselben formalen Beziehungen gelten. Dann werden — und das ist der entscheidende Punkt — die ungleichnamigen Komponenten der Abweichung und des Drehkommandos miteinander multipliziert und die beiden Produkte summiert als Drehtendenz dem integrierenden Ausgangsglied des Regelkreises zugeführt, das nun die Motorik zwingt, das Tier so lange zu drehen, bis die Produktschritte null geworden ist.“ (MITTELSTAEDT 1961, S. 142.) Mathematisch ausgedrückt (mit den in meiner Arbeit gebräuchlichen Bezeichnungen):

$$D_S = k_1 \cdot \sin w \cdot K_c \cdot \cos(K_e \cdot \alpha) + k_2 \cdot \cos w \cdot K_s \cdot \sin(K_e \cdot \alpha)$$

(k_1, k_2, K_c, K_s, K_e sind Konstanten). MITTELSTAEDT nimmt an, daß k_1, k_2 und K_e mindestens im Gleichgewichtszustand gleich eins sind. Das Wirkungsgefüge vereinfacht sich dann zu:

$$D_S = K_c \cdot \sin w \cdot \cos \alpha + K_s \cdot \cos w \cdot \sin \alpha$$

Ist $D_S = 0$, sind für jedes w zwei Winkel α möglich, nämlich α und $\alpha + 180^\circ$ (Stabilitäts- und Labilitätsstellung). Der vom Tier menotaktisch eingehaltene Winkel α ist allerdings nur dann gleich w , wenn $K_c = K_s$ ist. Dann läßt sich das Funktionsschema vereinfachen zu

$$D_S = K_c \cdot \sin(\alpha + w)$$

Sind diese Wirkungsgefüge mit den Ergebnissen bei Stabheuschrecken vereinbar? Das zweite gilt nur, wenn α direkt und nicht in Form von Winkelfunktionen wie bei Stabheuschrecken gemessen wird. Die Bikomponentenmodulation, wenigstens so, wie sie hier dargestellt wurde, paßt ebenfalls nicht zu den Ergebnissen. Nach einer Operation am Kosinusgeber dürfte sich nämlich der Winkel α_1 beim Sollwert Null nicht ändern. Außerdem dürfte mit den bei Stabheuschrecken verwendeten Sinus- und Kosinusgebern der Winkel α nicht unabhängig vom Körpergewicht sein.

MITTELSTAEDT erwähnt jedoch ausdrücklich, daß die Kennlinie der Komponenten in seiner Bikomponentenmodulation in gewissen Grenzen variieren darf. Setzt man deshalb statt der Sinusfunktion die in dieser Arbeit abgeleitete Funktion $\frac{\sin}{|\cos|}$ (Sinus: Betrag des Kosinus) und statt der Kosinusfunktion die Funktion $\frac{\cos}{|\sin|}$, so erhält man in der vereinfachten Form:

$$D_S = K_c \cdot \frac{\sin w}{|\cos w|} \cdot \frac{\cos \alpha}{|\sin \alpha|} + K_s \cdot \frac{\cos w}{|\sin w|} \cdot \frac{\sin \alpha}{|\cos \alpha|} \quad (16)$$

Ist $D_S = 0$, gilt:

$$\operatorname{tg} \alpha \cdot |\operatorname{tg} \alpha| = - \frac{K_c}{K_s} \cdot \operatorname{tg} w \cdot |\operatorname{tg} w|$$

Die Gleichung liefert für jeden Wert von w zwei Werte von α , nämlich α und $\alpha \pm 180^\circ$, von denen der eine die Stabilitätsstellung und der andere die Labilitätsstellung repräsentiert. Ist $w = 0$, wird $\frac{\sin w}{|\cos w|}$ und damit das erste Produkt in Gl. (16) zu Null. $\frac{\cos w}{|\sin w|}$ wird mathematisch unendlich, im Organismus nimmt es aber wohl einen endlichen, sehr großen Wert an. Ist K_s sehr klein, vereinfacht sich im Organismus bei $w = 0$ die Gl. (16) in die Gl. (5b). Die Bikomponentenmodulation ist also mit den Ergebnissen bei Stabheuschrecken vereinbar.

Außer den Mittelstaedtschen Wirkungsgefügen zur Erklärung einer gleichsinnigen Verschiebung von Stabilitätsstellung und Labilitätsstellung ist vor allem die Kompensationstheorie von JANDER (1957) zu nennen. Dort wird außer dem die Stabilitätsstellung verschiebenden Drehkommando (Führungsgröße) ein zweites Kommando (Gegenkommando) gefordert, das die Labilitätsstellung verschiebt. Drehkommando und Gegenkommando haben denselben Betrag, aber verschiedenes Vorzeichen und werden im Zentralnervensystem additiv dem zur Grundorientierung hinstrebenden Regelvorgang überlagert. MITTELSTAEDT weist darauf hin, daß die beiden Größen nicht gleichzeitig demselben Regelvorgang additiv überlagert werden können, ohne sich gegenseitig aufzuheben. Es muß sich aber nicht um zwei getrennte Führungsgrößen handeln. Es genügt eine Führungsgröße, wenn deren Vorzeichen von der Stellung des Tieres abhängig ist. Ist die Führungsgröße in der Stellung „Kopf nach oben“ positiv, in der Stellung „Kopf nach unten“ negativ, verschieben sich sowohl Stabilitäts- wie Labilitätsstellung nach rechts. Ist sie in der Stellung „Kopf nach oben“ negativ, in der Stellung „Kopf nach unten“ aber positiv, werden Stabilitäts- und Labilitätsstellung nach links verschoben. Dazu ist aber notwendig, daß das Tier ein Sinnesorgan besitzt, das bei der Kopf-nach-oben-Stellung das Vorzeichen plus und bei der Kopf-nach-unten-Stellung das Vorzeichen minus gibt. Ein solches Sinnesorgan ist ein Schwere-sinnesorgan, dessen Erregung eine Funktion von $\cos \alpha$ ist. Das Vorzeichen der Führungsgröße würde also nicht nur von der Richtung, in der die Stabilitätsstellung verschoben werden soll, sondern auch vom Vorzeichen von $\cos \alpha$ abhängen. Ist $\cos \alpha$ positiv, wird die Führungsgröße mit (+1) multipliziert, ist $\cos \alpha$ negativ, wird sie mit (-1) multipliziert. Die so erhaltene Führungsgröße wird dem zur Grundorientierung hinstrebenden Regelvorgang additiv überlagert. Durch diesen Vorgang könnte die Stabilitätsstellung allerdings nur im Bereich von -90° bis $+90^\circ$ verschoben werden. Stabile Stellungen, die mehr als 90° von der Grundorientierung abweichen, wären unmöglich. Nun hat aber JANDER (1957) wahrscheinlich gemacht, daß stabile Stellungen mit dem Kopf nach unten bei Ameisen nicht stumpfwinklige Abweichungen von einer negativen Geotaxis, sondern spitzwinklige Abweichungen von einer positiven Geotaxis darstellen. Auch die Kompensationstheorie ist in der hier vorgelegten Form mit den Ergebnissen bei Stabheuschrecken vereinbar.

Bei Stabheuschrecken wird D_S auch dann gleich Null, wenn nur der Zähler des Quotienten (die Sinuskomponente) gleich Null wird. Das könnte bei $\alpha \neq 0^\circ$ durch Aufschaltung einer Führungsgröße nur auf die Sinuskomponente entweder nach der Bikomponentenmodulation oder nach der Kompensationstheorie geschehen.

Bei einigen Wasserkäferlarven scheint die Drehtendenz zum Licht hin ungefähr proportional zu $\sin \beta$ zu sein (SCHÖNE 1962). Soll die Stabilitätsstellung verschoben werden, wird offensichtlich eine konstante Führungsgröße zu $\sin \beta$ addiert, das heißt die Sinuskurve verlagert sich in Richtung der Ordinate. Die Labilitätsstellung liegt bei verändertem Sollwert allerdings nicht mehr gegenüber der Stabilitätsstellung. Das System garantiert stabile Stellungen, die fast 90° von

der Grundorientierung abweichen. Ein ähnlicher Mechanismus, bei dem allerdings D_S proportional zu $\frac{\sin \alpha}{|\cos \alpha|}$ ist, wäre auch für die Schwereorientierung der Stabheuschrecke denkbar, da ja nicht sicher ist, ob die Tiere stabile Stellungen für $\alpha = \pm 90^\circ$ einhalten können und ob bei Sollwerten $\alpha \neq 0^\circ$ die Labilitätsstellung gegenüber der Stabilitätsstellung liegt.

Damit ist gezeigt, daß es mindestens fünf Möglichkeiten gibt, wie bei Stabheuschrecken die Stabilitätsstellung verschoben werden könnte. Ob das Tier überhaupt eine Stabilitätsstellung anstrebt, die von der positiv oder negativ geotaktischen Grundorientierung abweicht, und auf welche Weise dann die jeweilige Drehtendenz gebildet wird, ist aus dem bisher gewonnenen Versuchsmaterial nicht zu entnehmen.

Es ist vorerst fraglich, ob das in dieser Arbeit aufgestellte Minimalmodell auf Vorgänge bei anderen Tieren angewendet werden kann. Bei Wirbeltieren findet es mit großer Wahrscheinlichkeit keine Anwendung, da dort α von der Fallbeschleunigung abhängig ist und die Drehtendenz offensichtlich proportional zu $\sin \alpha$ ist. Wie weit es für andere Insekten Gültigkeit hat, läßt sich noch nicht entscheiden. Möglicherweise ist es bei solchen Insekten verwirklicht, deren Laufrichtungen unabhängig von der Hangneigung sind (Metageotaxis, JANDER 1964).

Für die in Abschnitt F 1 geschilderten, vom Licht abgewandten Tierstellungen (α_2) läßt sich bis jetzt noch keine Erklärung finden. Da sie in den Messungen für quantitative Betrachtungen zu selten auftraten, kann man noch nicht feststellen, ob sie mit dem Minimalmodell vereinbar sind oder ob sie vielleicht einem andersartigen Orientierungsmechanismus ihre Existenz verdanken.

Mit diesen Untersuchungen sind nun auch bei Stabheuschrecken mehrere unabhängig voneinander arbeitende Sinnesorgantypen gefunden worden, die gemeinsam an der Erkennung der Schwerkraftrichtung arbeiten. Die Besonderheit dabei ist, daß beide Receptortypen die Bewegungen desselben schweren Körpers messen und daß die betreffenden Körpergelenke dauernd bewegt werden. Die in Frage kommenden Receptoren sind normale Proprioceptoren, deren Hauptaufgabe nicht in der Wahrnehmung der Schwerkraftrichtung zu suchen ist.

Literatur. BÄSSLER, U.: Versuche zur Orientierung der Stechmücken: die Schwarmbildung und die Bedeutung des Johnstonorgans. Z. vergl. Physiol. 41, 300 (1958); — Zum Schwere-sinn von Mehlkäfern und Stechmücken. Z. Naturforsch. 16b, 264 (1961); — Zum Einfluß von Schwerkraft und Licht auf die Ruhestellung der Stabheuschrecke (*Carausius morosus*). Z. Naturforsch. 17b, 477 (1962). — BRAEMER, W.: Verhaltensphysiologische Untersuchungen am optischen Apparat bei Fischen. Z. vergl. Physiol. 39, 374 (1957). — HASENSTEIN, B., u. W. REICHARDT: Der Schluß von Reiz-Reaktions-Funktionen auf System-Strukturen. Z. Naturforsch. 8b, 518 (1953). — HOLST, E., u. H. KAISER: Zur Arbeitsweise des Statolithenapparates. Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, math.-physiol. Kl., Biol.-physiol.-chem. Abt. 28, (1948). — JANDER, R.: Optische Richtungsorientierung der roten Waldameise. Z. vergl. Physiol. 40, 162 (1957); — Grundleistungen der Licht- und Schwereorientierung von Insekten. Z. vergl. Physiol. 47, 381 (1963). — LINDAUER, M., u. O. NEDEL: Ein Schwere-sinnesorgan der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. 42, 334 (1959). MARKL, H.: Borstenfelder an den Gelenken als Schwere-sinnesorgane bei Ameisen und anderen Hymenopteren. Z. vergl. Physiol. 45, 475 (1962). — MARQUARDT, F.: Beiträge zur Anatomie der Muskulatur und der peripheren Nerven von *Carausius morosus*. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. 66, 63

(1940). — MITTELSTAEDT, H.: Probleme der Kursregelung bei frei beweglichen Tieren. Aufnahme und Verarbeitung von Nachrichten durch Organismen. Stuttgart 1961. — SCHNEIDER, J.: Über die Orientierung von Stabheuschrecken (*Dixippus morosus* BRUNNER) im Schwerereizfeld. Zool. Anz. 167, 93 (1961). — SCHÖNE, H.: Die Lageorientierung mit Statolithenorganen und Augen. Ergebn. Biol. 21, 161 (1959); — Optisch gesteuerte Lageänderungen (Versuche an *Dytisciden*-larven zur Vertikalorientierung). Z. vergl. Physiol. 45, 590 (1962). — WENDLER, G.: Die Regelung der Körperhaltung bei Stabheuschrecken (*Carausius morosus*). Naturwissenschaften

48, 676 (1961); — Laufen und Stehen der Stabheuschrecke *Carausius morosus*: Sinnesborstenfelder in den Beingelenken als Glieder von Regelkreisen. Z. vergl. Physiol. 48, 198 (1964). — WEYRAUCH, W. K.: Sinnesphysiologische Studien an der Imago von *Forficula auricularia* L. auf ökologischer Grundlage. Z. vergl. Physiol. 10, 665 (1929). — YAGI, N.: Phototropism of *Dixippus morosus*. J. gen. Physiol. 11, 297 (1928).

Anschrift: Dr. ULRICH BÄSSLER,
7 Stuttgart 1, Chamissostraße 16

BUCHBESPRECHUNGEN

Couffignal, Louis: Kybernetische Grundbegriffe. Übers. von SIGRID W. FRANK. (Kybernetik u. Information.) Baden-Baden: Agis-Vlg. 1962. 88 S. DM 9.60.

In der Buchreihe „Kybernetik und Information“ liegt uns jetzt von LOUIS COUFFIGNAL, dem Mitbegründer der Association Internationale de Cybernétique — der Internationalen Kybernetischen Gesellschaft mit Sitz in Namur (Belgien) — die Übersetzung seiner Schrift über die Grundbegriffe der Kybernetik (LOUIS COUFFIGNAL: Übersetzung der Originalausgabe „Les Notions de Base“, Gauthier-Villars Editeur, Paris, von SIGRID W. FRANK) vor. Mit dieser Veröffentlichung wandte er sich 10 Jahre nach dem Erscheinen der „Cybernetics“ von NORBERT WIENER, der hier (1948) den wissenschaftlichen Gesamtbereich der Theorie der Steuerung und der Kommunikation bei Maschine und Mensch als Kybernetik (nach dem griechischen *kybernetes* = Lotse) einführt, an ein größeres Publikum, um die wichtigsten Begriffe dieser neuen Grundlagenwissenschaft zu klären. — So beschäftigt sich COUFFIGNAL in vorliegender Schrift zunächst mit der 10jährigen Weiterentwicklung dieser noch jungen Wissenschaft, den Publikationen WIENERS und den Ergebnissen der mathematischen Informationstheorie von C. SHANNON, D. GABOR und L. BRILLOUIN. Das Bestehen der verschiedenen Kommunikationsmöglichkeiten zwischen dem Menschen und seiner Umwelt führen den Kybernetiker zu einer Analyse der menschlichen Handlungen. Sie sind — wie COUFFIGNAL klar herausstellt — nur dann sinnvoll zu nennen, wenn sie ein Ziel aufweisen und ein Programm, dieses Ziel zu erreichen, und wenn auf Grund von Programm und Ziel auf vernünftige Weise ein Entschluß zu handeln gefaßt werden kann. Auf Grund teilweise unvorhersehbarer Reaktionen der Umwelt auf unsere Aktionen ergibt sich die Notwendigkeit, unser Handlungsprogramm entsprechend verändern, steuern und regeln zu können. Solche Steuerungs- und Regelungsprozesse sind uns jedoch nur dann möglich, wenn wir über den Zustand der Außenwelt genaue Information besitzen. — Dieser für die Kybernetik wichtige Schlüsselbegriff der Information bildet den weiteren Untersuchungsgegenstand der Schrift COUFFIGNALS. Die Bedeutung und die Struktur der Information und die Definition verschiedener Informationskategorien stehen hier im Mittelpunkt; Begriffe wie Gedächtnis, Vorstellung und Bewußtseinprozesse werden vom Standpunkt des Kybernetikers aus beleuchtet und durch Beispiele erläutert. — Dies führt COUFFIGNAL zur Annahme und zum Beweis der These „Kybernetik ist die Kunst, die Aktionen wirksam zu machen“. Das Ziel einer Handlung wird als „vorgesehene Information“ definiert, das Programm der Handlung als ein mit den Begriffen der Nachrichtenverarbeitung formulierbares Informationssystem, d. h. also ein System vorgehener einzelner Informationen und Regelungsprozesse. Der Verf. versteht schließlich unter Kybernetik in einem weiteren Sinne als NORBERT WIENER „alles, was die Organisation einer Handlung berührt“. In dieser Eigenschaft unterscheidet sich die Kybernetik dann prinzipiell von den Naturwissenschaften und der Technik. Nach COUFFIGNAL gehört es zum Wesen der Technik, „das Handlungsprogramm zu kennen“. Es ist eine „symbolische Wiedergabe der zu leistenden materiellen Operationen“. Vorbereiten, Ausdenken und Abschließen des Handlungsprogrammes dagegen sei Sache der Kybernetik. — Verschiedene, sich jetzt schon abzeichnende Gebiete der Kybernetik kommen im Rahmen dieser Betrachtungen zur Sprache. Der Verfasser schlägt hier eine vorläufige Klassifizierung vor, die jedoch noch keineswegs ausreichend, um ein erschöpfendes Bild derjenigen Probleme aufzuzeigen, die mit

kybernetischen Methoden erörtert werden können. — COUFFIGNAL gliedert sie in eine „Kybernetik des subjektiven Menschen“, nämlich eine Kybernetik der Bewußtseinsprozesse, der Neurophysiologie und Psychophysik, in eine „Kybernetik des gesellschaftlichen Menschen“, die sich Fragen zuwendet, die unter den Problemkreis des sozialen Verhaltens, der Pädagogik, Politik und Soziologie fallen und bis in die Operationsforschung und Spieltheorie reichen, und in eine „Kybernetik der informationsverarbeitenden Maschinen“ als Wesen, die vom Menschen konstruiert wurden, um ihn bei der Ausführung gewisser manueller oder intellektueller Operationen zu ersetzen. Ihre Steuerung kann unmittelbar durch den Menschen — durch ein fest eingegebenes Programm — erfolgen oder durch „Sinnesorgane“, d. h. Geräte vom direkten Informationsaustausch mit der Umwelt. Beispiele für die Anwendung solcher anpassungsfähigen Maschinen (die im wesentlichen nach dem Prinzip der Rückkoppelung arbeiten) finden sich schon zahlreich in der technischen Produktion und im Verkehrswesen. Gerade hier bei der Entwicklung der Automation in Technik und Wirtschaft hat die Kybernetik die Aufgabe, mitzuhelfen, eines der wichtigsten und drängendsten Probleme unserer Zeit zu lösen. — Die von COUFFIGNAL eingeführten Grundbegriffe der Kybernetik werden in einer ausführlichen Übersicht zusammengestellt. Sie entstand als Gemeinschaftsarbeit beim Internationalen Kybernetikkongreß von Namur (1956) und beim Züricher Symposium (1957). — Der Fachmann wie auch der interessierte Laie sollte an ihnen — und damit an der hier rezensierten Schrift — nicht vorbeigehen und sich mit ihrem Verfasser um eine systematische Erarbeitung der Grundlagen jener Wissenschaft bemühen, deren Begriffe heute schon zu den Schlagworten der Alltagspresse gehören, deren Bedeutung für die zukünftige Entwicklung jedoch unbestritten anerkannt wird.

R. GUNZENHÄUSER (Stuttgart)

Taschenbuch der Nachrichtenverarbeitung. Hrsg. von K. STEINBUCH. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1962. XVI, 1521 S. u. 1295 Abb. Geb. DM 98.—

Die Technik der Nachrichtenverarbeitung, deren wichtigste Anwendungsbereiche programmgesteuerte Rechenautomaten und datenverarbeitende Systeme, weiterhin die Programmsteuerung von Arbeitsmaschinen und Verkehrsnetzen, aber auch das automatische Sortieren von Belegen wie Briefen und Schecks bilden, ist in einer rasch fortschreitenden Entwicklung begriffen. Eine geschlossene Darstellung der Grundlagen und des gegenwärtigen Standes der Technik dieses Fachgebietes fehlte bislang im deutschsprachigen Schrifttum. Durch das vorliegende, von K. STEINBUCH herausgegebene und durch die Mitarbeit von 47 Fachleuten entstandene Taschenbuch der Nachrichtenverarbeitung wird diese Lücke geschlossen. — Das Werk gibt in 13 Kapiteln einen Abriss des gesamten Gebietes der Nachrichtenverarbeitung. Beginnend mit einem Überblick über ihre geschichtliche Entwicklung und einer Zusammenstellung und präzisen Definition der in ihr gebräuchlichsten Termini werden Nachrichtentheorie und Codierung, logische Algebra und die Theorie der Schaltnetzwerke sowie die Theorie elektrischer Schaltvorgänge behandelt. Ein Kapitel ist sowohl Bauelementen als auch Baugruppen nachrichtenverarbeitender Systeme gewidmet. Des weiteren wird ausführlich auf Schaltkreise als die Grundeinheiten dieser Systeme eingegangen. Wesentlicher Bestandteil eines jeden nachrichtenverarbeitenden Systems sind Speicher und insbesondere solche zur Speicherung digital verschlüsselter Information. Sie kommen hinsichtlich physikalischer Grundlagen und technischer Ausführungsformen eingehend zur