

Spiegelsymmetrie im Verhalten der Tiere

Werner FUNKE

Vorbemerkungen

Im Rahmen des Festkolloquiums, zu dem die Wiener Zoologen aus Anlass des 80. Geburtstags von Herrn Universitätsprofessor Dr. Dr. h. c. Friedrich SCHALLER, dem Ehrendoktor meiner Ulmer Universität eingeladen haben, hätte ich eigentlich etwas zum Thema Ökologie sagen sollen. Auf diesem Gebiet habe ich in den letzten 30 Jahren ja auch mein Geld verdient. Nach einigem Nachdenken habe ich mich aber dann doch anders entschieden und ein Thema gewählt, dessen Ursprung fast 50 Jahre zurückliegt und dessen erste Ansätze mit Ihnen, lieber Herr SCHALLER, in Mainz und Braunschweig, eng verbunden sind.

Damals, in den 50er Jahren, war die Ausstattung der Zoologischen Institute mit anspruchsvollen Geräten bekanntlich generell sehr begrenzt. Reisemittel zum Fang exotischer Tiere standen nur in geringem Umfang zur Verfügung. So musste man seine Untersuchungsobjekte in der Regel oft geradezu „vor der Haustür“ sammeln. Danach brauchte man, da fast alles im Leben dieser Tiere noch weitgehend unbekannt war, eigentlich nur noch zuzuschauen, wie sie sich in Gurken- oder Marmeladengläsern, in Petrischalen oder auf Gipsblöckchen entwickelten, Nahrung aufnehmen, kopulierten oder – wie wir sahen (s. Beitrag von E. CHRISTIAN) – auch nicht kopulierten, sich aber dennoch fortpflanzten und wie sie ihre Eier ablegten und für ihre Nachkommen sorgten.

Unter dem Ansporn des „Doktorvaters SCHALLER“ musste man seine Tiere immer wieder von neuem beobachten, bis man alle Geheimnisse in ihrem Verhalten erkannt, begriffen und wesentliche Gesetzmäßigkeiten gefunden hatte. Dabei wurde man selbst – fast – zum Skorpion, zur Netz- oder Leimschleuderspinne, zum Brettkanker, zur Moosmilbe, zum Pinselfüßer und Skolopender, zur Collebole, zum Felsenspringer, zur Erdwanze, zum Leucht- und Bockkäfer, zur Corethra-Larve oder zur Stubenfliege (bei den von Prof. SCHALLER in Mainz betreuten Dissertationen). Wir betrieben also – ganz im SCHALLERSchen Sinne – „Organismische Biologie“ in ihrer reinsten Form. In diesem Umfeld und seinen Nachwirkungen entstand allmählich auch die Idee zum Thema „Spiegelsymmetrie im Verhalten von Tieren“

Einführung

Spiegelsymmetrie im Verhalten ist in der Regel an spiegelbildlich symmetrische Strukturen gebunden, also an paarige Muskeln, Extremitäten, Nerven und Sinnesorgane, an ein Vorder- und Hinterende, eine Bauch- und Rückenseite, letzten Endes also an die gesamte Organisation *der Tiere*, die wir seit langem unter dem Begriff *Bilateria* zusammenfassen.

Zwei Möglichkeiten der Spiegelsymmetrie im Verhalten seien im Folgenden zu unterscheiden:

Im ersten Fall handelt es sich um Verhaltensweisen, die (unter dem Einfluss von Außenreizen) auf beiden Seiten, also rechts und links zwar in ganz identischer Weise, also spiegelsymmetrisch ablaufen können, bei denen Rechts- und Links-Handlungen aber nie regelmäßig alternieren.

Im zweiten Fall handelt es sich um Verhaltensweisen, bei denen Rechts- und Linkshandlungen (weitgehend ohne äußere Einflüsse) stets und meist äußerst regelmäßig alternieren.

Ergebnisse und Diskussion

Der erste Fall, die nicht regelmäßige Alternans von Rechts/Links-Abläufen:

Man könnte sich hier vorstellen, dass symmetrietragende Handlungsteile rein zufallsgemäß mal rechts oder links stattfinden bzw. unterschiedlich häufig rechts oder links ablaufen.

Als Beispiel möchte ich hier aus der berühmten Abhandlung von Wilhelm LUDWIG (1932) über „Rechts-Links-Probleme im Tierreich und beim Menschen“ die Flügelruhelage von Insekten nennen. Die Flügelruhelage von Insekten sei in manchen Fällen – so schreibt LUDWIG – rein zufällig, d. h. rein zufällig läge z. B. bei einer geflügelten Ameise mal der rechte, mal der linke Flügel oben.

Ich habe mir das mal genauer angesehen (FUNKE 1972/76, 1989): Den Versuchstieren, Schwebfliegen (*Syrphus corollae* Fbr.), wurde am Rücken, vor den Flügeln, ein kleiner Draht befestigt. An diesem Draht konnten die Tiere dann aufgehängt werden. Um sie

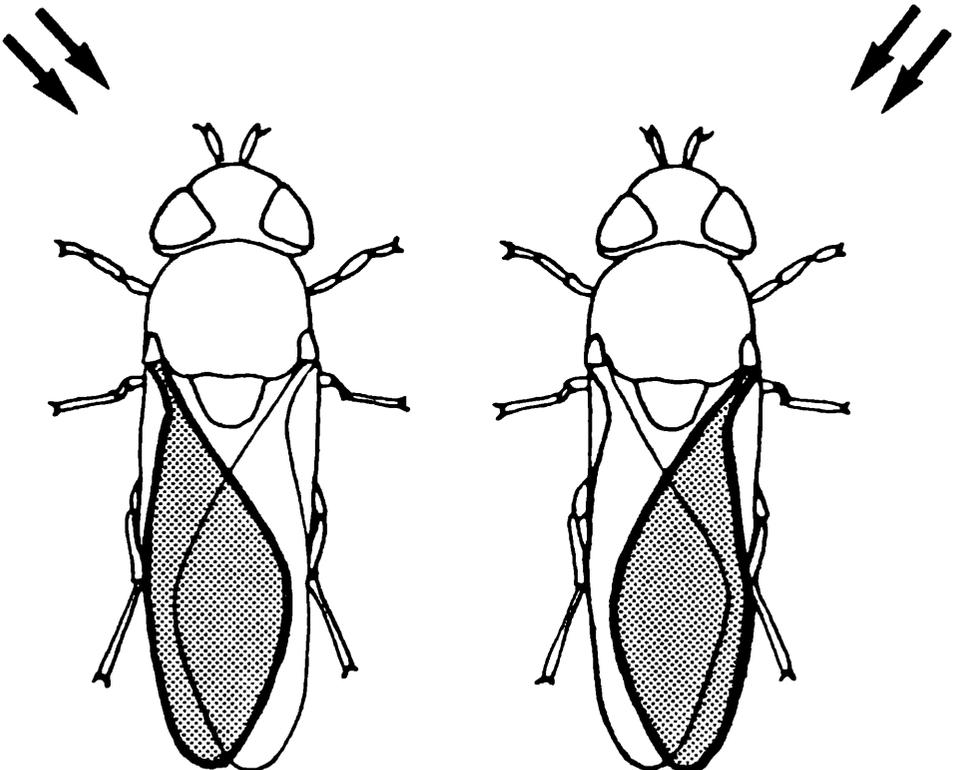


Abb. 1: Flügelruhelage von Dipteren in Abhängigkeit von der Lichteinfallrichtung (Pfeile).

zu beruhigen, erhielten sie in die Tarsen eine kleine Filtrierpapierkugel, die mit Zuckerwasser getränkt war. Wenn man die Kugel entfernte, begannen die Tiere – am Ort – zu fliegen. Erhielten sie die Kugel zurück, stoppte der Flug. Die Flügel wurden blitzschnell übereinander gelegt. Kam das Licht beim Eintritt in die Flügelruhelage von rechts, so wurde der rechte Flügel oben aufgelegt, kam es von links, so wurde der linke Flügel über den rechten gelegt (Abb. 1). Damit ist also die Lichteinfallsrichtung für die Flügelruhelage verantwortlich. Von Zufall kann man nicht sprechen. Eine besondere Präferenz für eine Seite war nie festzustellen.

Drosophila melanogaster Meigen (Wildtyp) reagiert (nach HERLITZIUS 1976) grundsätzlich wie die Schwebfliege. Die Untersuchungen erbrachten hier jedoch noch weitreichendere Befunde: Bei rechts/links gleich starker Beleuchtung erfolgte der Eintritt in die Flügelruhelage zwischen 10 und 30.000 lx meist gleich häufig auf beiden Seiten (Abb. 2a). Bei Beleuchtung nur von einer Seite legten die Tiere (wie bei der Schwebfliege) den der Lichteinfallsrichtung zugekehrten Flügel über den der Gegenseite (Abb. 2b). Unter dem Einfluss von rechts/links unterschiedlich starker Beleuchtung wurde nach vorheriger Dunkeladaptation der dem schwächeren Licht zugekehrte Flügel oben aufgelegt (Abb. 2c). Bei Beleuchtung rechts/links mit Licht unterschiedlicher Wellenlänge (bei gleichen Helligkeitswerten) gab es zwischen 414 und 640 nm keine Bevorzugung einer Seite (Abb. 2d). Unterschiede waren erst im Versuch mit 640 und 745 nm zu beobachten. Das langwellige Licht wird von *Drosophila* nicht mehr perzipiert (s. auch BERTHOLF 1932). Die Tiere verhalten sich hier also wie bei einseitiger Beleuchtung.

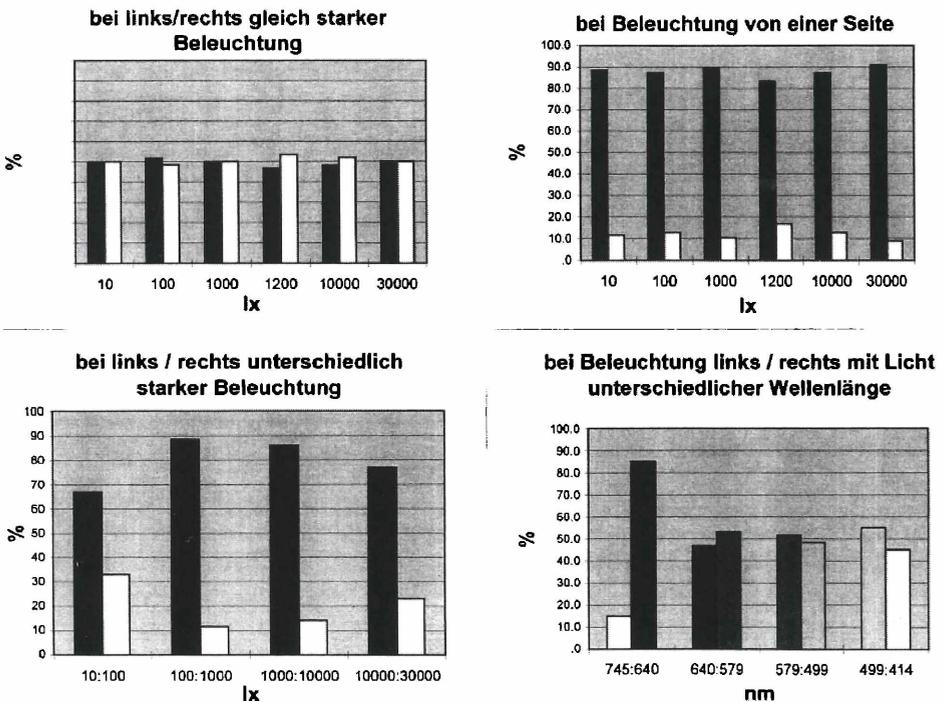


Abb. 2: Flügelruhelage von *Drosophila melanogaster* bei unterschiedlicher Beleuchtung (rechts/links).

Auch andere Rechts- und Linkshandlungen werden von der Lichteinfallrichtung gesteuert. Die Larve der Malaria-Mücke *Anopheles maculipennis* Meigen z. B. fixiert sich zum Gasaustausch mit feinen Dorsalborsten am Wasserhäutchen. Zur Nahrungsaufnahme, zum Herbeistrudeln von Nahrung muss sie ihren Kopf um 180° nach rechts oder links drehen. Kommt das Licht im Experiment von rechts, dreht sie den Kopf nach rechts, kommt das Licht von links, dreht sie den Kopf nach links (FUNKE 1989). Die Seitigkeit der Spiegelsymmetrie wird hier also ebenso wie bei der Flügelruhelage durch eine rechts/links unterschiedliche Reizsituation bestimmt.

Der zweite Fall, die meist sehr regelmäßige Alternanz von Rechts-/Links-Abläufen:

In der Flügelruhelage wird eine Intension zum Kurvenflug (vor der Landung) deutlich. So wird offensichtlich, z. B. nach einer intendierten Rechtskurve der rechte Flügel über den linken gelegt und nach einer intendierten Linkskurve der linke über den rechten (Einzelheiten über Kurvenflug s. NACHTIGALL 1968). Ein weiterer Hinweis über die intendierte Flugrichtung zeigt sich auch in der Kopfstellung. So dreht *S. corollae* beim Flug (am Draht fixiert) den Kopf über den Scheitel leicht nach der Seite, von der das Licht kommt.

Unter diesem Gesichtspunkt könnte man z. B. die Schreitrythmen von Insekten, Krebsen, Spinnen oder Wirbeltieren untersuchen. Auf diese Phänomene und deren besondere Probleme möchte ich hier jedoch nicht näher eingehen. Ich möchte vielmehr zunächst zum Teil recht komplizierte Verhaltensabläufe schildern, nach Gemeinsamkeiten suchen und anschließend die Möglichkeiten einer kausalen Interpretation der Spiegelsymmetrie des Verhaltens diskutieren.

Beginnen wir mit den Beispielen. Wir wollen hier 3 Kategorien unterscheiden:

Der **1. Typ** repräsentiert Verhaltensweisen, in die einfache Pendelbewegungen eingebaut sind, Bewegungen, bei denen der Vorderkörper eines Tieres meist gleich weit nach rechts und links hin und her schwingt (Abb. 3a).

Der **2. Typ** des spiegelbildlich symmetrischen Verhaltens ist dadurch charakterisiert, dass ein Tier sich als Ganzes erst nach rechts (oder links) bzw. im (oder entgegen dem) Uhrzeigersinn bewegt, dann aber nach einiger Zeit seine Bewegungsrichtung umkehrt (Abb. 3b).

Beim **3. Typ** wechseln Rechts- und Linksverhalten wie bei Typ 1 sehr regelmäßig miteinander ab. Die einzelnen Handlungsteile sind hier allerdings wesentlich komplizierter und außerdem – und das ist das Entscheidende – ist zwischen Rechts- und Linksverhalten eine Stellung eingeschaltet, die wir als 0-Stellung bezeichnen wollen. Diese 0-Stellung ist nun in der Regel keineswegs gleichbedeutend mit Ruhe; denn auch in ihr werden oft sehr spezifische Tätigkeiten ausgeführt. Wesentlich und für unsere späteren Betrachtungen besonders bedeutungsvoll ist aber, dass von hier aus gleichsam die „Entscheidung“ für Rechts- und Linksverhalten fällt und dass die Rechts-/Linkswechsel nie zufallsverteilt sind, sondern in streng gesetzlicher Folge genau spiegelbildlich miteinander alternieren.

Nach Typ 1 verfahren z. B. viele Schmetterlingsraupen bei der Herstellung von Puppenkokons oder Blattgehäusen (v. FRANKENBERG 1945/46; FUNKE 1959,1961). In ähnlicher Weise „arbeiten“ auch manche Köcherfliegenlarven beim Bau ihrer Fangnetze am Grunde von Gewässern (SATTLER 1958). Auch viele Schnecken wenden ihren Kopf beim

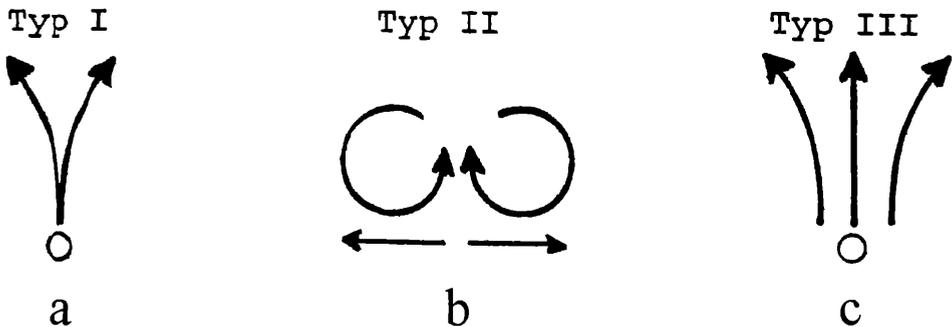


Abb. 3: Regelmäßige Alternanz von Rechts-/Linksabläufen: Pendelbewegungen, b) Bewegungen nach rechts und links, bzw. im und entgegen dem Uhrzeigersinn, c) Rechts-/Linksverhalten mit 0-Position (s. Text).

Abschaben eines Algenrasens nach rechts und links, was in ihrem mäandrischen Fraßbild meist sehr deutlich zum Ausdruck kommt.

Nach dem 2. Typ des Verhaltens verfahren z. B. Spinnen bei der Herstellung ihrer Fangspirale, die entgegen der Richtung der zuvor gesponnenen Hilfsspirale begonnen wird, selbst aber oft auch Umkehrstellen, d. h. Spinnen im und entgegen dem Uhrzeigersinn erkennen lässt. Auch beim Bau des Eikokons sind derartige Richtungswechsel zu beobachten. So dreht sich die Spinne *Agroeca brunnea* Blackwell bei der Herstellung ihres Eikokons (des sg. Feenlämpchens) unter tuffenden Spinnbewegungen bald im, bald entgegen dem Uhrzeigersinn (LÜTERS 1966, u. mdl.).

Von besonderem Interesse sind Beispiele der 3. Kategorie, über die etwas ausführlicher berichtet werden soll:

Der Bockkäfer *Saperda populnea* L. stellt im Rahmen seiner Brutfürsorge an dünnen Pappeltrieben eine charakteristische Schnittfigur her (v. LINGERKEN 1954, FUNKE 1957). Zwei Bogenfurchen umschließen eine Rindenschuppe, die mit Querfurchen versehen ist. An der Basis dieses hufeisenförmigen Rindenschnittes befindet sich das Eiloch, das bis auf das Splintholz reicht und über das jeweils ein Ei zwischen Rinde und Holz abgelegt wird.

Zunächst nagt der Käfer das Eiloch. Von diesem ausgehend dreht er sich seitwärts. Dabei schlitzt er die Rinde oberflächlich auf. Nach Vollendung der ersten Bodenfurche dreht sich der Käfer wieder zur Längsachse des Zweiges. Er nagt einige Querfurchen und bearbeitet das Eiloch (Abb. 4). Er befindet sich jetzt in einer Stellung, die der Ausgangsstellung beim ersten Lochnagen entspricht, der 0-Stellung. Genau spiegelbildlich zur 1. Bogenfurche stellt er die 2. her, nagt nochmals Querfurchen und Eiloch und dreht sich um 180° zur Eiablage (Abb. 4). Dabei führt er zunächst seine Legeröhre zwischen Rinde und Holz, erst gerade nach vorn, dann nach einer Seite, dann wieder gerade und dann nach der anderen Seite (Abb. 5). Die Symmetrie des Verhaltens ist also auf die Herstellung der beiden Bogenfurchen und auf das Ablösen der Rinde vom Holz in zwei Seitenstreifen ausgerichtet.

Symmetrie im Verhalten der 3. Kategorie lässt sich in ganz ähnlicher Weise bei vielen anderen Tieren beobachten. Zahlreiche Schmetterlingsraupen z. B. seilen sich an Seidenfäden von Bäumen und Sträuchern ab. Erlangen sie dabei keinen Kontakt mit irgendeinem festen Untergrund, einem Blatt, einem Zweig oder auch mit dem Boden, so

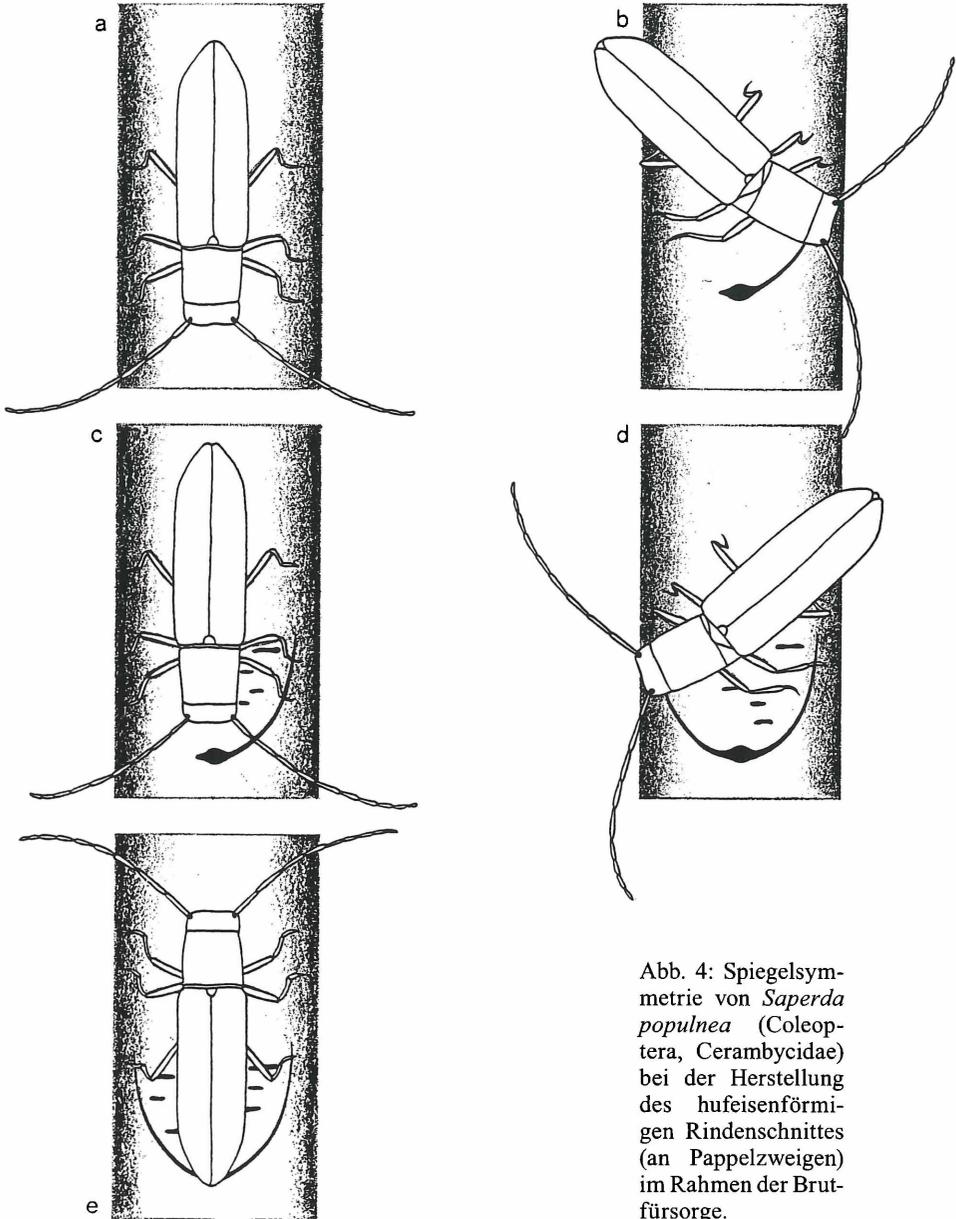


Abb. 4: Spiegelsymmetrie von *Saperda populnea* (Coleoptera, Cerambycidae) bei der Herstellung des hufeisenförmigen Rindenschnittes (an Pappelzweigen) im Rahmen der Brutfürsorge.

klettern sie an ihrem Faden wieder empor. Dabei verfahren fast alle nach dem gleichen Prinzip (FUNKE 1961):

Die Raupe des Birkenspanners *Biston betularius* L. z. B. krümmt ihren Vorderkörper seitwärts, erfasst den Faden erst mit dem Mittelbein, dann mit dem Hinterbein der gedehnten Körperseite. Anschließend streckt sie sich. Der erste Klettererfolg wird sichtbar. Nun greift sie mit beiden Vorderbeinen am Faden an, ertastet diesen mit der Spinnröhre

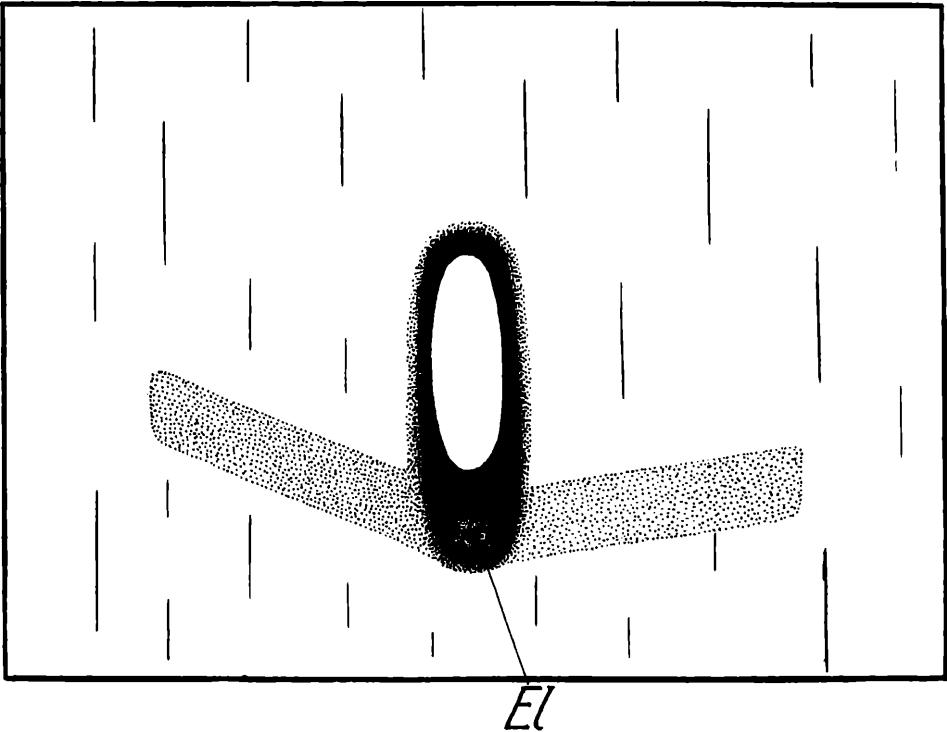


Abb. 5: Spiegelsymmetrie von *S. populnea* bei den Bewegungen der Legeröhre unter der Rinde (Herstellung der „Winkelstreifen“ vor der Eiablage).

der Unterlippe, heftet sich mit Spinnsekret fest und sichert sich auf diese Weise gegen ein Auflaufen der beim Aufwärtshangeln gebildeten Fadenschlinge (Abb. 6). In dieser Stellung befindet sich die Raupe in der 0-Position. Genau spiegelbildlich – also unter Körperkrümmungen zur anderen Seite und den damit koordinierten Beinbewegungen – erfolgt der nächste Kletterakt. Unter regelmäßigem Wechsel von Körperkrümmungen nach rechts und links, zwischen denen jedes Mal eine 0-Stellung eingeschaltet ist, handelt sich die Raupe aufwärts, bis sie wieder den Ausgangspunkt, d. h. die Ansatzstelle ihres Fadens an Blatt oder Zweig erreicht hat.

Ein anderes Beispiel, bei dem Rechts- und Linksverhalten viele Male alternieren, zeigen uns die Tänze der Honigbiene (v. FRISCH 1923,1965). Beim Schwänzeltanz läuft die Biene bekanntlich in einem engen Halbkreis erst zur einen Seite, durchläuft die gerade Schwänzelsecke, also die 0-Position und beschreibt einen 2. Halbkreis zur Gegenseite, Halbkreis rechts herum, Halbkreis links herum wechseln regelmäßig miteinander ab.

Spiegelsymmetrisches Verhalten zeigen manche Schmetterlingsraupen auch beim Bau ihrer Puppenkokons. Die Raupe von *Cemistoma susinella* HS. arbeitet dabei in 4 verschiedenen Stellungen (FUNKE, 1959), die wir einmal mit den Buchstaben A, B, C und D bezeichnen wollen (Abb. 7). Beim Rechts-/Linkswechsel alternieren hier nicht einzelne Körperkrümmungen sondern stets ganze Serien. Nach jeder Serie geht die Raupe erst einmal wieder in die 0-Position, d. h. in die Mitte des späteren Kokons zurück. Hier führt sie auch die für den Wechsel von B nach C oder von A nach D erforderlichen Kehrtwendungen durch. Die Seitenwechsel folgen (beim Spinnen des Ko-

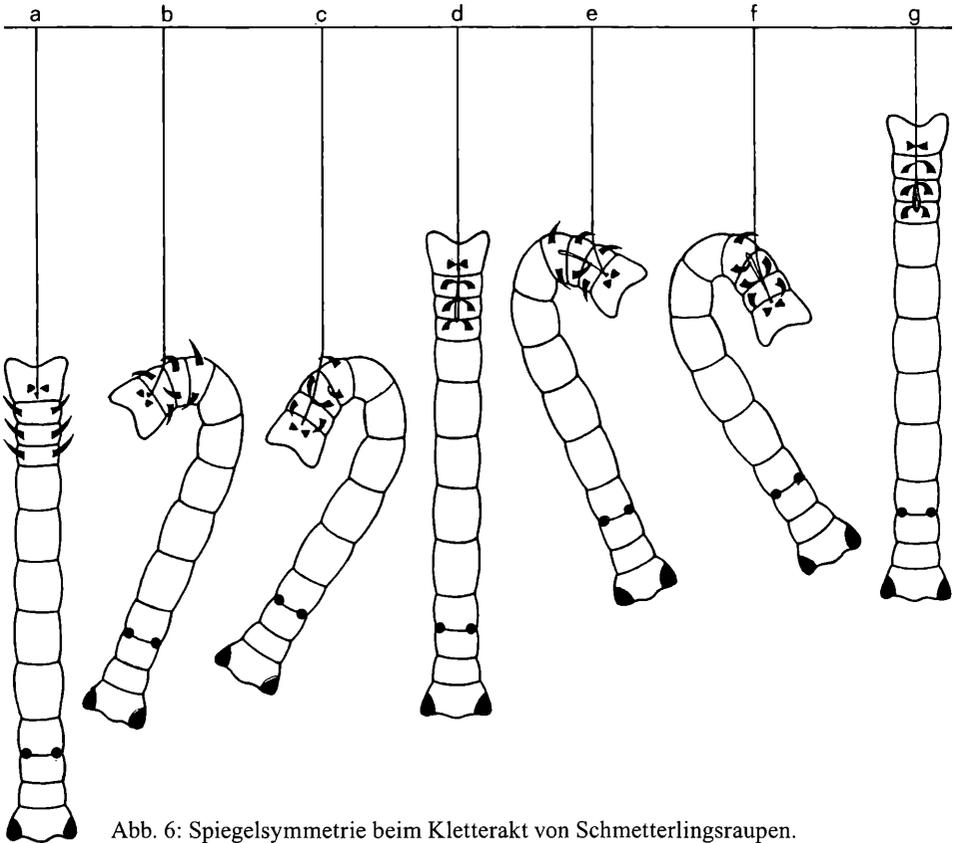


Abb. 6: Spiegelsymmetrie beim Kletterakt von Schmetterlingsraupen.

kondachs) sehr regelmäßig aufeinander, d. h. die Reihenfolge der Spinnserien A, B, C, D, A usw. oder A, D, C, B, A usw. ist genau festgelegt. Kompliziert wird die ganze Sache lediglich dadurch, dass die Anzahl der Spinnbewegungen nach jedem Seitenwechsel im Laufe der Zeit zunimmt und später wieder abnimmt (s. FUNKE, 1959). Die Summe der Spinnbewegungen ist für alle Sektoren aber fast gleich, was noch deutlicher zum Ausdruck kommt, wenn man sie jeweils für A und C (= Linksspinnen) und B und D (= Rechtsspinnen) zusammenfasst.

Das symmetrische Prinzip der 3. Kategorie ist nicht nur bei der Entstehung bilateraler oder disymmetrischer Strukturen verwirklicht, sondern auch bei der Bildung radiärsymmetrischer Gebilde. Die marine Schnecke *Lunatia nitida* Donovan raspelt mit ihrer Radula kreisrunde Löcher in die Schalen von Muscheln (ZIEGELMEIER, 1954), über die sie dann deren Weichkörper auffrisst. Mit ihrem sehr beweglichen Rüssel verfährt sie dabei in 4 verschiedenen Stellungen, alternierend im und entgegen dem Uhrzeigersinn, wobei auch hier jeweils eine 0-Position zwischengeschaltet ist.

Betrachten wir nun noch einen ganz besonders interessanten Fall mit verschiedenartigen spiegelsymmetrischen Handlungsteilen:

Der Rüsselkäfer *Deporaus betulae* L. stellt im Rahmen seiner Brutbiologie charakteristische asymmetrische Schnittfiguren an Blättern von Birke, Hasel, Weißbuche, Erle

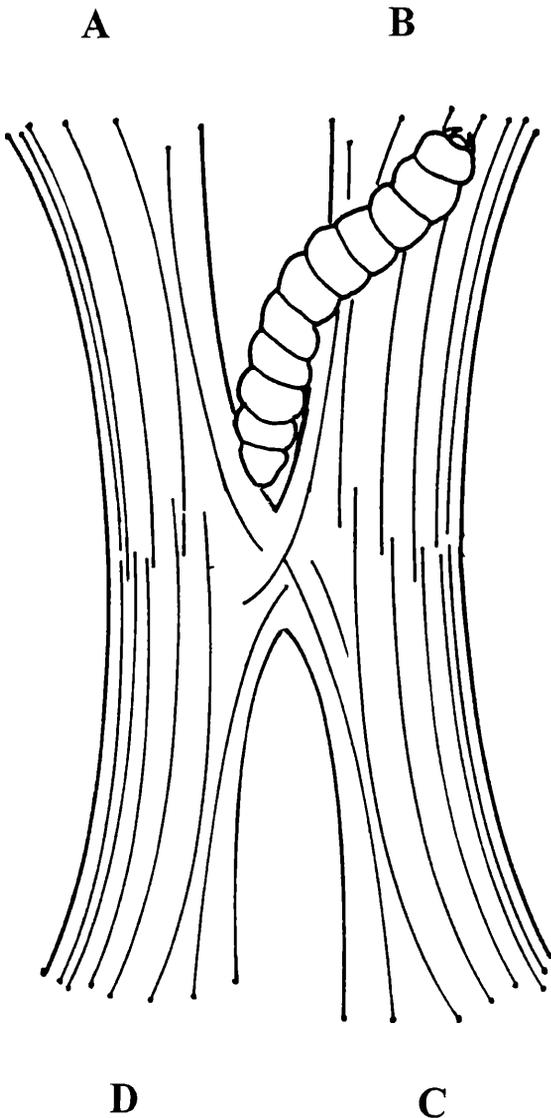


Abb. 7: *Cemiostoma susinella* (Lepidoptera, Cemiostomidae); Spiegelsymmetrie der Raupe beim Bau des Kokondachs.

weitgehend konstanten Bedingungen nachzuweisen ist, die in sich selbst in Bezug auf Lichteinfallrichtung und Schwerkraftwirkung symmetrisch sein müssen.

Sehen wir uns das Schneiden an: Ob der Käfer auf der Blattoberseite rechts oder links beginnt, hängt vom letzten Orientierungslauf auf der Blattunterseite ab. Beim Schneiden dreht sich der Käfer seitwärts schreitend zunächst – wenn er rechts (Abb. 9a) beginnt – erst entgegen, dann im Uhrzeigersinn. Danach schneidet er (wenn sich der geschnittene Teil des Blattes nicht nach innen krümmt) weitgehend gerade zur Mittelrippe. Von der

oder Eiche her. Der distale Teil des Blattes wird eingerollt und mit Eiern versehen (v. LENGERKEN 1954). Vor jedem Schneiden führt der Käfer Orientierungsläufe auf der Blattunterseite aus (DAANJE 1964, FUNKE 1984). Er beginnt nahe der Blattspitze und läuft auf der Mittelrippe rittlings in Richtung Blattbasis. An einer bestimmten Stelle, die wahrscheinlich durch die Dicke der Mittelrippe festgelegt ist, trippelt er seitwärts nach rechts oder links zum Blattrand und klettert auf die Blattoberseite (Abb. 8a). Diese Orientierungsläufe werden in der Regel viele Male wiederholt. Ist das Blatt einigermaßen symmetrisch und hängt es mit der Mittelrippe lotrecht nach unten, so alternieren Seitwärtsläufe nach links und rechts sehr regelmäßig, was in Abb. 8a aus den Zahlenfolgen links und rechts ersichtlich ist. Auf der Mittelrippe befindet sich der Käfer in der 0-Position.

Die Symmetrie im Verhalten ist gestört, wenn die Längsachse des Blattes seitwärts zur Lotrechten geneigt ist. Der Käfer trippelt dann bevorzugt nach oben zum Blattrand (Abb. 8b). Entscheidend ist dabei wahrscheinlich die größere Helligkeit, gleichzeitig aber vielleicht auch die Position des Käfers (beim Lauf auf der Mittelrippe) im Schwerefeld.

Wir haben hier also einen Fall vorliegen, bei dem die Spiegelsymmetrie im Verhalten nur unter

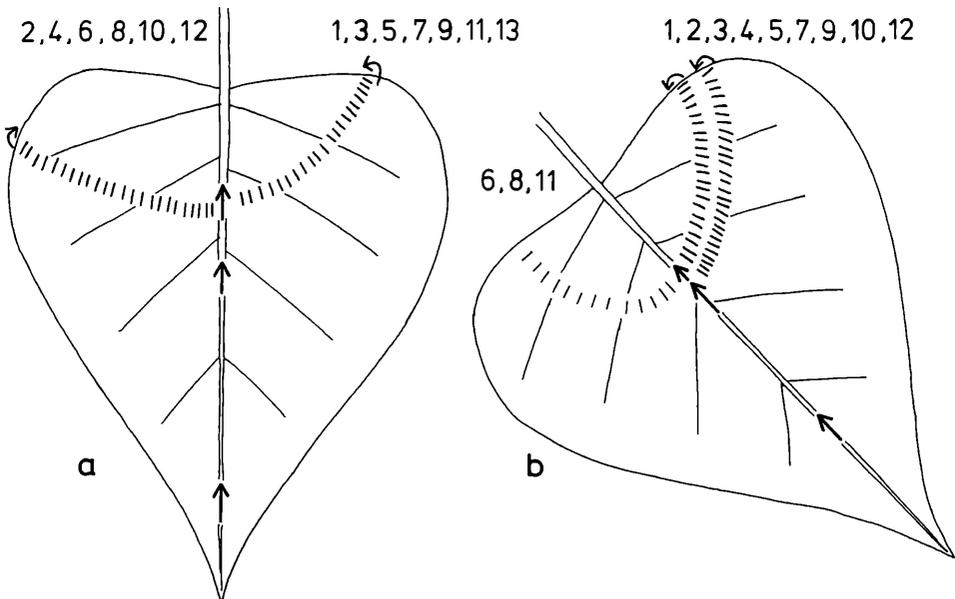


Abb. 8: Orientierungsläufe von *Deporaus betulae* (Coleoptera, Curculionidae) auf Blattunterseite (s. Pfeile auf Mittelrippe, Linienreihen auf Blattfläche); Ziffern: Reihenfolge der Seitwärtsläufe nach rechts und links.

a: Blatt lotrecht abwärts gerichtet; b: Blatt seitwärts geneigt.

Mittelrippe wird er abgelenkt. Er dreht sich im Uhrzeigersinn und schneidet an der Mittelrippe entlang, die er schließlich durch Drehen entgegen dem Uhrzeigersinn überwindet, ohne sie dabei ganz zu durchbeißen. Danach schneidet er links von der Mittelrippe im Uhrzeigersinn und anschließend mehr oder weniger gerade weiter bis zum Blattrand.

Bevor der Käfer nun das Blatt einrollt, wiederholt er den gesamten Bewegungsablauf ohne Schneiden oft noch einmal in umgekehrter Richtung bis zur Mittelrippe.

Bei den Orientierungsläufen verfährt der Käfer nach Typ 3 der Spiegelsymmetrie im Verhalten, beim Schneiden nach Typ 2.

Spiegelsymmetrie im Verhalten ist in seiner reinsten Form, abgesehen vom Kletterakt der Raupe, nur dort deutlich erkennbar, wo die Aktionen eines Tieres in einer Ebene ohne Drehungen um die Längsachse, also stets in der gleichen Bauch-/Rückenlage ablaufen, wie wir das beim Bockkäfer, der Honigbiene, bei der kokonspinnenden Raupe und auch in der Brutbiologie des Rüsselkäfers (in den Orientierungsabläufen und beim Blattschneiden) gesehen hatten. Alle diese Tiere hatten ihre Position zur Unterlage, ihre Bauch-/Rückenlage während ihrer Tätigkeit nicht verändert.

In vielen anderen Fällen sind in die Spiegelsymmetrie des Verhaltens Positionswechsel, Drehungen um die Längsachse eingeschaltet. Auf diese Art und Weise kommt es z. B. zur Bildung drehrunder Gebilde wie bei den Puppenkokons vieler holometaboler Insekten, bei deren Herstellung man die bilaterale Symmetrie des Verhaltens meist nicht mehr erkennen kann. Dass die Spiegelsymmetrie des Verhaltens auch hier weitgehend erhalten bleibt, lässt sich nur in Ausnahmefällen beobachten. Die Raupe der Kohlmotte, *Plutella xylostella* L. verfährt beim Kokonbau zunächst ganz nach dem Muster von *C. susinella*. Unter regelmäßigen Seitenwechseln baut sie in den Positionen A, B, C, D aus

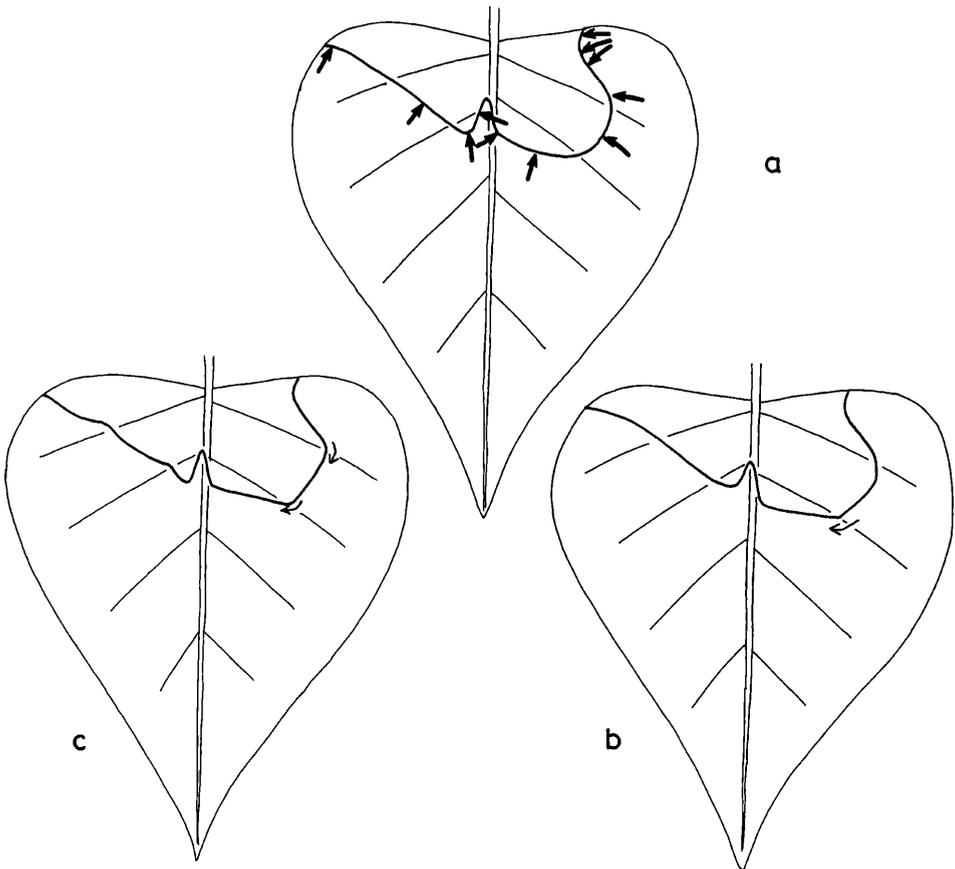


Abb. 9: Blattschnitt von *Deporaus betulae* von rechts nach links auf Blattoberseite. Pfeile: Position des Käfers beim Schneiden (Pfeilspitze – Stellung des Kopfes).

a: Konvex-Konkavschnitt auf rechter Blatthälfte, Schnitt an Mittelrippe (konkav/konvex), Konkavschnitt auf linker Blatthälfte (Darstellung wie bei anderen Autoren);

b: Nach Konkavschnitt an 2. Seitenrippe (rechte Blatthälfte) gerader Schnitt (s. Pfeil) zur Mittelrippe;

c: Einfluss von kräftigen Seitenrippen auf den Verlauf der Schnittkurve.

einem glasigen Sekret ein kunstvolles Netz aus Rundbögen (Abb. 10). Die Verbindung und die Vervollständigung der beiden Kokonteile erfordert Drehungen um die Längsachse. Dabei wird die regelmäßige Bogenstruktur, wieder unter Rechts/Links-Wechseln der Spinnbewegungen, zu einem Gebilde verändert, dem man die Spiegelsymmetrie des Verhaltens nicht mehr ansieht; denn die Regelmäßigkeit der Bewegungen wird hier durch taktile Wahrnehmungen an bereits gesponnenen Strukturen mehr oder weniger stark modifiziert.

Aus den beobachteten Beispielen könnte man nun schließen: Spiegelsymmetrie ist ein Grundprinzip im Verhalten bilateralsymmetrischer wirbelloser Tiere. In dem Maße, in dem sich das Gesamtverhalten einer Tierart über Drehungen im Raum komplexer gestaltet und neue Reizqualitäten – wie im zuletzt skizzierten Fall – an Bedeutung gewinnen

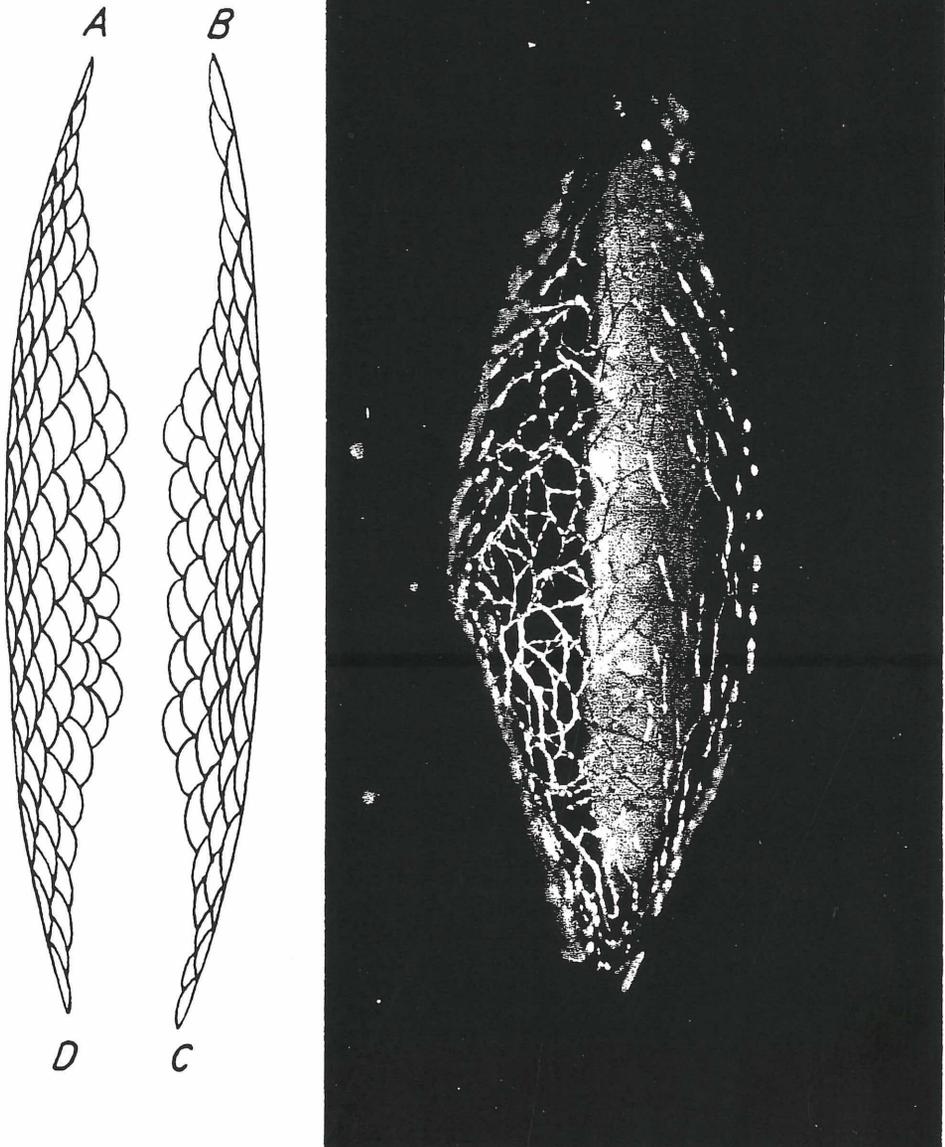


Abb. 10: Kokon von *Plutella xylostella* (Lepidoptera, Plutellidae); links: Anfangsphase, Bau von „Rundbögen“; rechts: Rundbögen verfalzt.

(oder wo sogar Lernprozesse Einfluss nehmen), wird es für uns allerdings weniger gut durchschaubar.

Die Spiegelsymmetrie im Verhalten ist oft auf einen ganz bestimmten biologischen Sinn ausgerichtet, was sich z. B. beim Bockkäfer *S. populnea* in der bilateralsymmetrischen Gestalt des Hufeisenschnittes zeigte.

In anderen Fällen lässt sich keine zwingende „biologische Notwendigkeit“ für Symmetrie erkennen. Die Raupe, die am Faden klettert, könnte die eine Seite vor der anderen bevorzugen oder doch wenigstens unregelmäßiger zwischen Rechts- und Linksverhalten wechseln.

Wie kommt es nun in all diesen Fällen zu der regelmäßigen Rechts-/Links-Alternanz der Handlungsabläufe? Können wir das „symmetrische Prinzip“ näher analysieren? Unsere Frage gilt also den physiologischen Grundlagen der Symmetrie. Wir wollen hier stark vereinfachen und nur die beiden am klarsten abgrenzbaren Möglichkeiten jeglicher Verhaltenssteuerung diskutieren.

Die erste Möglichkeit:

Die Symmetrie im Verhalten wird peripher gesteuert. Das bedeutet: Beim ersten symmetrietragenden Handlungsteil treffen aus der Peripherie, also von den Sinnesorganen, Meldungen im Zentralnervensystem ein, die dort die Durchführung des zweiten Handlungsteils in gegensinniger Weise bestimmen.

Die zweite Möglichkeit :

Das Symmetrieprinzip ist im Zentralnervensystem verankert. Meldungen aus der Peripherie, also von Sinnesorganen, wären dann ohne Einfluss. Das bedeutete z. B. bei der Honigbiene, dass nicht nur das Laufen der Schwänzelstrecke und der Bogenlauf angeboren sind, sondern dass auch die Alternanz der Bogenläufe nach rechts und links feste Bestandteile angeborenen Verhaltens sein müssten. Beim Rüsselkäfer *D. betulae* hieße das, dass der gesamte Bewegungsablauf bei den Orientierungsläufen, beim Blattschneiden (und beim Blattrollen) durch Erbinformationen festgelegt sein müsste.

Welche der beiden Möglichkeiten zutrifft, die periphere Einflussnahme von Sinneswahrnehmungen auf das Symmetrieverhalten oder die rein endogene Steuerung vom Zentralnervensystem lässt sich nicht von vornherein voraussagen.

Betrachten wir zunächst **die erste Möglichkeit**, also den möglichen Einfluss von Sinneswahrnehmungen auf die Verhaltenssymmetrie. Wir müssen hier wieder zwischen zwei Kategorien unterscheiden: Die Informationen, die für das spiegelsymmetrische Handeln notwendig sein könnten, werden

- a) *exterorezeptiv* erfasst, d. h. über Sinnesorgane, durch die der Organismus mit der Außenwelt in Verbindung steht,
- b) *propriozeptiv*, d. h. über Sinnesorgane, die bei den Bewegungen des Tieres in seinem Körper selbst bzw. in einzelnen seiner Teile gereizt werden.

Betrachten wir zunächst den Einfluss der **Exterorezeptoren**:

Der Rüsselkäfer führt seine Orientierungsläufe auf der Blattunterseite unter symmetrischen Reizbedingungen, also bei Lichteinfall von oben, am lotrecht abwärts orientierten Blatt in regelmäßigem Rechts-Linkswechsel durch. Die Symmetrie der äußeren Bedingungen ist hier also eine Voraussetzung für die Symmetrie im Verhalten. Das Trippeln nach rechts oder links ist in dieser Situation aber unabhängig von Außenreizen.

Beim Bockkäfer wird die Symmetrie des Verhaltens weder durch einseitigen Lichteinfall noch durch unterschiedliche Positionen im Schwerfeld beeinflusst. Mechanische oder chemische Reize, die von einer bereits geschnittenen Bogenfurche ausgehen könnten, bleiben ebenfalls ohne Einfluss (FUNKE 1957).

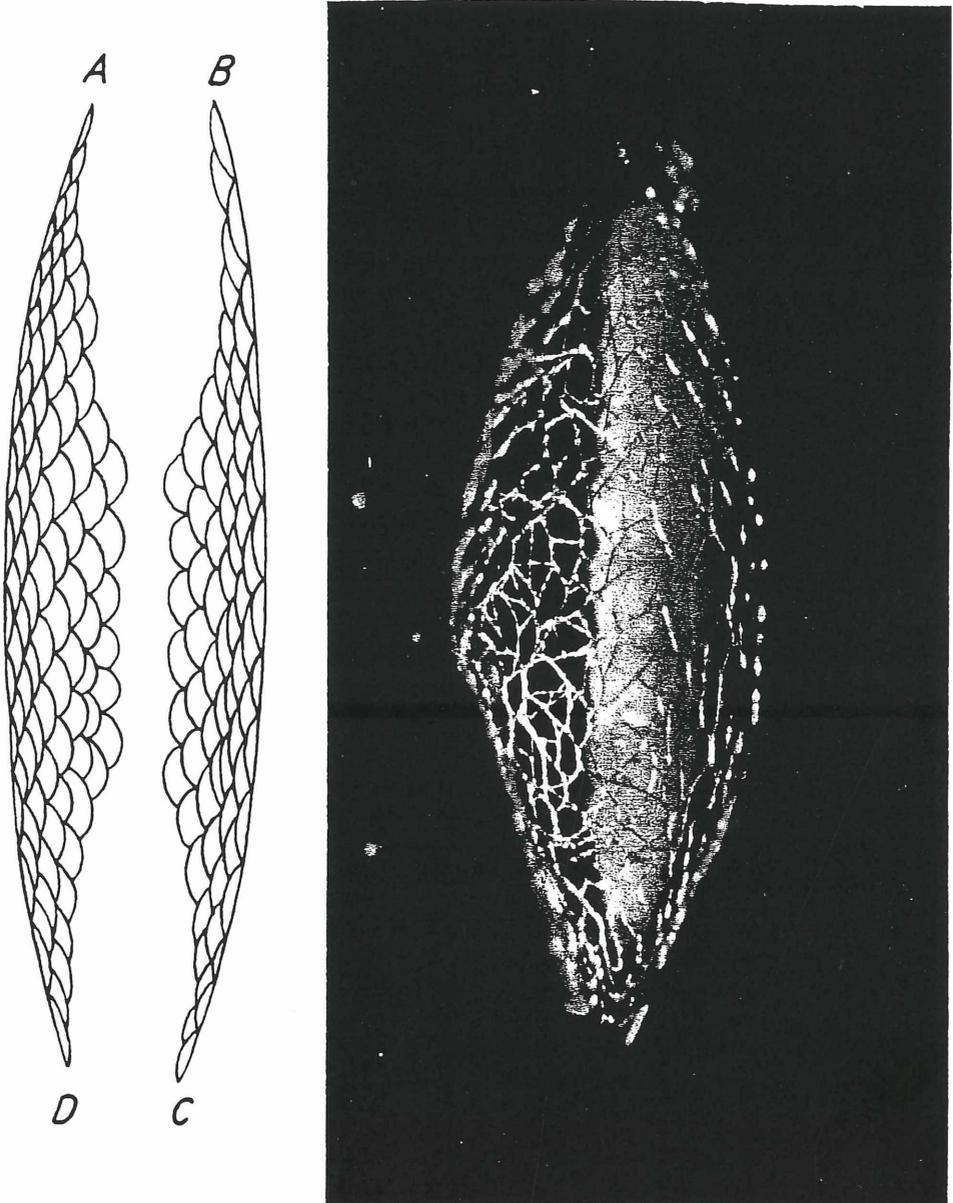


Abb. 10: Kokon von *Plutella xylostella* (Lepidoptera, Plutellidae); links: Anfangsphase, Bau von „Rundbögen“; rechts: Rundbögen verfalzt.

(oder wo sogar Lernprozesse Einfluss nehmen), wird es für uns allerdings weniger gut durchschaubar.

Die Spiegelsymmetrie im Verhalten ist oft auf einen ganz bestimmten biologischen Sinn ausgerichtet, was sich z. B. beim Bockkäfer *S. populnea* in der bilateralsymmetrischen Gestalt des Hufeisenschnittes zeigte.

In anderen Fällen lässt sich keine zwingende „biologische Notwendigkeit“ für Symmetrie erkennen. Die Raupe, die am Faden klettert, könnte die eine Seite vor der anderen bevorzugen oder doch wenigstens unregelmäßiger zwischen Rechts- und Linksverhalten wechseln.

Wie kommt es nun in all diesen Fällen zu der regelmäßigen Rechts-/Links-Alternanz der Handlungsabläufe? Können wir das „symmetrische Prinzip“ näher analysieren? Unsere Frage gilt also den physiologischen Grundlagen der Symmetrie. Wir wollen hier stark vereinfachen und nur die beiden am klarsten abgrenzbaren Möglichkeiten jeglicher Verhaltenssteuerung diskutieren.

Die erste Möglichkeit:

Die Symmetrie im Verhalten wird peripher gesteuert. Das bedeutet: Beim ersten symmetrietragenden Handlungsteil treffen aus der Peripherie, also von den Sinnesorganen, Meldungen im Zentralnervensystem ein, die dort die Durchführung des zweiten Handlungsteils in gegensinniger Weise bestimmen.

Die zweite Möglichkeit :

Das Symmetrieprinzip ist im Zentralnervensystem verankert. Meldungen aus der Peripherie, also von Sinnesorganen, wären dann ohne Einfluss. Das bedeutete z. B. bei der Honigbiene, dass nicht nur das Laufen der Schwänzelstrecke und der Bogenlauf angeboren sind, sondern dass auch die Alternanz der Bogenläufe nach rechts und links feste Bestandteile angeborenen Verhaltens sein müssten. Beim Rüsselkäfer *D. betulae* hieße das, dass der gesamte Bewegungsablauf bei den Orientierungsläufen, beim Blattschneiden (und beim Blattrollen) durch Erbinformationen festgelegt sein müsste.

Welche der beiden Möglichkeiten zutrifft, die periphere Einflussnahme von Sinneswahrnehmungen auf das Symmetrieverhalten oder die rein endogene Steuerung vom Zentralnervensystem lässt sich nicht von vornherein voraussagen.

Betrachten wir zunächst **die erste Möglichkeit**, also den möglichen Einfluss von Sinneswahrnehmungen auf die Verhaltenssymmetrie. Wir müssen hier wieder zwischen zwei Kategorien unterscheiden: Die Informationen, die für das spiegelsymmetrische Handeln notwendig sein könnten, werden

- a) *exterorezeptiv* erfasst, d. h. über Sinnesorgane, durch die der Organismus mit der Außenwelt in Verbindung steht,
- b) *propriozeptiv*, d. h. über Sinnesorgane, die bei den Bewegungen des Tieres in seinem Körper selbst bzw. in einzelnen seiner Teile gereizt werden.

Betrachten wir zunächst den Einfluss der **Exterorezeptoren**:

Der Rüsselkäfer führt seine Orientierungsläufe auf der Blattunterseite unter symmetrischen Reizbedingungen, also bei Lichteinfall von oben, am lotrecht abwärts orientierten Blatt in regelmäßigem Rechts-Linkswechsel durch. Die Symmetrie der äußeren Bedingungen ist hier also eine Voraussetzung für die Symmetrie im Verhalten. Das Trippeln nach rechts oder links ist in dieser Situation aber unabhängig von Außenreizen.

Beim Bockkäfer wird die Symmetrie des Verhaltens weder durch einseitigen Lichteinfall noch durch unterschiedliche Positionen im Schwerfeld beeinflusst. Mechanische oder chemische Reize, die von einer bereits geschnittenen Bogenfurche ausgehen könnten, bleiben ebenfalls ohne Einfluss (FUNKE 1957).

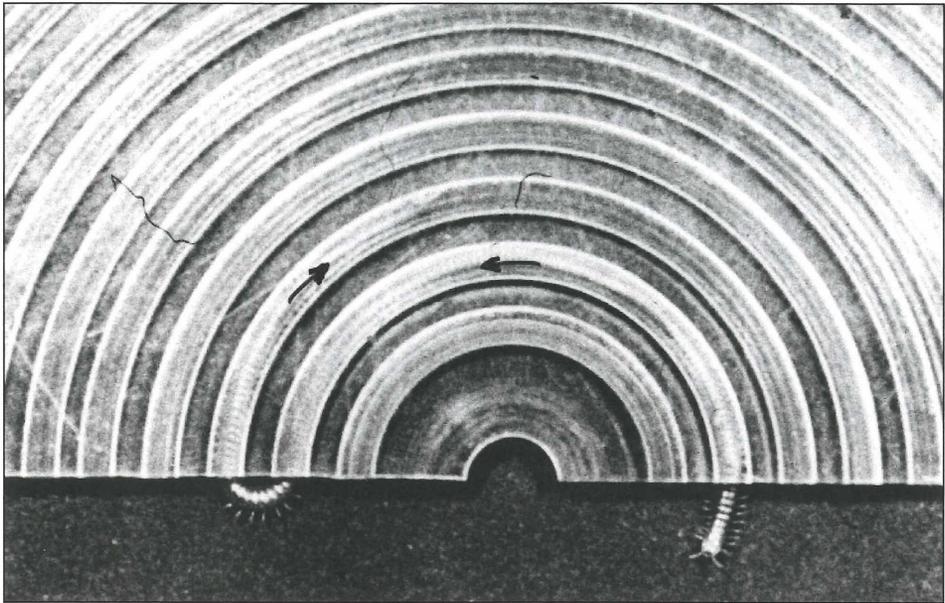


Abb. 11: Gegenwendeverhalten eines Hundertfüßers (Geophilidae); aus unpubl. Untersuchungen, 1958, an der TU Braunschweig.

Auch die kletternde Raupe ist in der Symmetrie ihres Verhaltens von äußeren Reizen unabhängig. Das Gleiche gilt bei der Honigbiene für die Alternanz der Bogenläufe.

Betrachten wir nun den möglichen Einfluss von **Propriorezeptoren**:

Dabei wollen wir einmal annehmen, dass bei einem ersten symmetrieträgenden Handlungsteil, also z. B. bei der Abwinkelung des Körpers der am Faden kletternden Raupe Propriorezeptoren im Körper gereizt werden, worauf im Zentralnervensystem das dort endogen festgelegte Erregungsmuster für den Bewegungsablauf spiegelbildlich bei den für die Abwinkelung des Körpers verantwortlichen Muskelgruppen ein Handeln zur Gegenseite auslöst. Hinweise auf eine solche Möglichkeit finden wir bereits auf niedriger physiologischer Ebene.

Ich möchte hier von einer Erscheinung ausgehen, die unter der Bezeichnung „homostrophischer Reflex“ seit fast hundert Jahren (MARGULIS 1910, in v. BUDDENBROCK 1952, s. auch CROZIER & MOORE 1923) bekannt ist und die auch im Dehnungsgesetz von v. UEXKÜLL (s. v. BUDDENBROCK 1953) enthalten ist.

Man versteht unter dem homostrophischen Reflex folgendes: Langgestreckte Tiere wenden nach einer passiven Ablenkung ihres Hinterendes ihr Vorderende sofort gleich weit zur Gegenseite. Auch beim Vorwärtslaufen wird eine erzwungene Ablenkung sofort mit einer darauffolgenden Wendung zur Gegenseite beantwortet („Homostrophische Reaktion“, s. MEUER 1967; „Gegenwendeverhalten“ i. S. von GÖRNER 1973).

In Abbildung 11 hatte das Versuchstier, ein Hundertfüßer, einen gekrümmten Gang durchlaufen. Nach der erzwungenen Krümmung bog es beim Verlassen dieses Ganges in die entgegengesetzte Richtung um und gelangte so in einen neuen Gang, bei dessen Verlassen sich das Ganze in entgegengesetzter Richtung wiederholte. In der gleichen Weise reagieren auch andere, vor allem langgestreckte Tiere (auch Wirbeltiere). Ganz

offensichtlich müssen hier Rückmeldungen von Dehnungsrezeptoren im Zentralnervensystem die Gegenreaktion veranlasst haben.

Können wir dies nun auf die komplizierten Rechts-/Links-Handlungen in den oben genannten Beispielen übertragen?

Betrachten wir noch einmal den Rüsselkäfer *Deporaus betulae*. Man hatte dieser Art früher geradezu übersinnliche Fähigkeiten zugesprochen. So sollte der Käfer z. B. nach Ansicht des Mathematikers HEIS (in DEBEY 1846, s. auch PAINTA 1968) aus dem gegebenen Verlauf des Blattrandes, der als „Kreisevolvente“ zu betrachten sei, den unteren Bogen der Schnittkurve als „Kreisevolute“ konstruieren können. Über diese „Evoluten/Evolvententheorie“ ist später viel geschrieben worden (s. u. a. BUCK 1952; DAANJE 1984). Der Käfer wurde dabei manchmal geradezu als mathematisches Genie hingestellt.

Sehen wir uns das Ganze einmal etwas genauer an: Der Rüsselkäfer orientiert sich zu Beginn des Schneidens parallel zum Blattrand (Abb. 9a). Die dem Blattrand zugeneigten Beine sind hier mit den Prätarsalklauen eingehakt. Der Käfer beginnt seitwärts laufend zu schneiden. Er löst erst das blattrandnahe Vorderbein, dann das Mittelbein und schließlich auch das Hinterbein aus der Verankerung (s. auch DAANJE 1964, FUNKE 1984). Dabei entsteht, da er ständig weiterschneidet, ein erster (vom Käfer aus gesehen) – konvexer – Teilschnitt, der sich nach dem Lösen der Beine vom Blattrand allmählich abflacht. Die Extremitäten, die am Blattrand zunächst weitgehend fixiert waren, werden nach Aufgabe dieser Fixierung verstärkt weitergeschoben. Der Käfer kommt mit dem Schneiden nicht ganz nach. Zwangsläufig erfolgt beim Seitwärtslaufen eine Richtungsänderung und die Herstellung eines Konkavschnittes, der zur Blattmittelrippe hin „ausklingt“, d. h. immer flacher wird. Trifft der Käfer beim Konkavschneiden auf dickere Seitenrippen, so dauert deren Durchschneiden länger. Die Beine schreiten in annähernd gleicher Geschwindigkeit aber weiter. Der Schnitt erhält dadurch einen leichten Knick. Zur nächsten Seitenrippe bzw. zur Mittelrippe wird er danach gerade weitergeführt (Abb. 9b, c).

Man kann nun davon ausgehen, dass bedingt durch die Beschaffenheit des Blattrandes und bedingt durch das angeborene Verhalten des Käfers a) seitwärts zu schneiden und b) die Extremitäten einer Körperseite am Blattrand zu fixieren, der erste Teilschnitt notwendigerweise eine konvexe Form erreichen musste. Hierbei könnte das Zentralnervensystem von propriorezeptiven Sinnesorganen der Bein- und Körpergelenke Informationen empfangen haben, die beim Weiterschneiden zumindest über die Bewegungen der Extremitäten umgesetzt werden. Mit großer Wahrscheinlichkeit wäre dann der zweite – konkave – Teilschnitt als „Reaktion“ auf den ersten – konvexen – Teilschnitt zu werten. Wenn das denkbare Erregungsungleichgewicht nach dem ersten Teilschnitt durch Bewegungsabläufe beim zweiten Teilschnitt (an Seitenrippen vielleicht besonders stark) abgeklungen ist, schneidet der Käfer gerade. Auch dem folgenden Schnittkurvenverlauf liegt wohl ein ganz ähnliches Reizreaktionssystem zugrunde. Wenn nach dem ersten Konkav/Konkav-Schneiden keine Ablenkungen durch Mittelrippe oder Seitenrippen erfolgen, müsste der Käfer generell gerade schneiden (oder aufgrund einer unterschiedlichen Schrittweite der Beine allenfalls in einem leichten Bogen). Das zeigte sich in überzeugender Weise auch in einem einfachen Experiment:

Nach den ersten Schnitten wird das Blatt mit dem Käfer abgelöst und flach auf eine Tischplatte gelegt. In der Folge werden mittel- und seitenrippenfreie Blattstücke, später auch solche mit Seitenrippen, aufgelegt. Der Käfer schneidet zunächst konvex

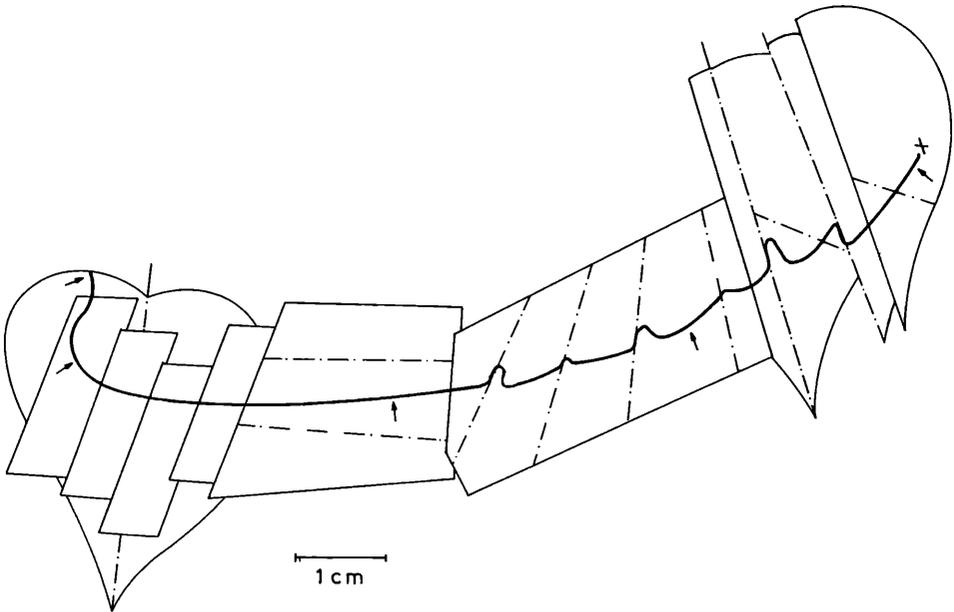


Abb. 12: *Deporaus betulae*. Schnitt über mehrere fest übereinander gelegte Blattstücke (auf einer Tischplatte) von links nach rechts. Pfeile: Position des Käfers beim Schneiden; gestrichelte Linien: Seiten- und Mittelrippen; x: Schnittkante.

– konkav und dann nahezu gerade weiter. Dabei legt er eine Strecke zurück, die 3–5-mal länger ist als normal. An kräftigen Seitenrippen kommt es jedes Mal zu Konkav-/Konvexschneiden (Abb. 12).

Was kann man aus diesen Beobachtungen ablesen?

- Angeboren sind Blattschneiden und Seitwärtslaufen und das Fixieren des Körpers beim Konvexschneiden am Blattrand (und an der Mittelrippe).
- Der gesamte komplizierte Bewegungsablauf, der normalerweise zu der eigentlich recht asymmetrischen Schnittkurve führt, ist nicht Bestandteil eines angeborenen Verhaltens.
- Mittelrippen und Seitenrippen sind Hindernisse, welche die Progression des Schneidens verzögern, ohne die Progression des Seitwärtslaufens zu hemmen. Dadurch kommt es zu Drehungen, die mit Gegendrehungen kompensiert werden. Dabei spielen Propriozeptoren vermutlich eine entscheidende Rolle.

Bei unseren anderen Beispielen, dem Schwänzeltanz der Honigbiene, der am Faden kletternden Raupe, dem Hufeisenschneiden des Bockkäfers und dem Kokonbau der Schmetterlingsraupe war zwischen Rechts- und Linksverhalten eine 0-Position eingeschoben. Wollen wir auch in diesen Fällen an der Annahme einer propriozeptiven Steuerung der Verhaltenssymmetrie festhalten, so müssten wir fordern, dass die Informationen aus dem ersten symmetrietragenden Handlungsteil im Zentralnervensystem erst einmal gespeichert werden. Nur in einer ganz bestimmten Situation, wenn der Bockkäfer das Ei-Loch nach der ersten Bogenfurche wieder erreicht oder die kletternde Raupe nach einem ersten Klettererfolg sich am Faden anheftet, würde das endogene Erregungsmuster in

symmetrischer Weise abgegeben. Das führte dann zur Herstellung der zweiten Bogenfurche bzw. zum Klettern mit der anderen Körperseite.

Speicherung von Informationen und ihre Nutzung für einen zukünftigen Handlungsablauf sind im Tierreich weit verbreitet. Hinweise hierfür gibt es auch beim symmetrischen Verhalten bereits auf niedriger physiologischer Ebene. Wenden wir uns hier noch einmal den Tausendfüßern zu. Man kann solche Tiere durch einen Gang schicken, der aus zwei winkelig miteinander verbundenen Schenkeln besteht, von denen der zweite, der Ausgangsschenkel länger als das Versuchstier sein soll (BARNWELL 1965, MEUER 1967, BURGER 1971, GÖRNER 1973, MITTELSTAEDT & MITTELSTAEDT 1973). Nach Durchlaufen der Knickstelle befindet sich das Tier in einer Situation, die der 0-Stellung im symmetrischen Verhalten nach dem ersten Handlungsteil zumindest äußerlich ähnlich ist. Eine Reaktion auf die erzwungene Ablenkung kann in vollem Umfang erst beim Verlassen des Gangsystems erfolgen. Dabei zeigte sich, dass die Tausendfüßer je nach der Winkelgröße der Ablenkung den geraden Ausgangsschenkel ihres Gangsystems in fast genau dem selben Winkel zur Gegenseite verließen. Sie müssen also an der Knickstelle des Ganges eine ganz spezifische Information empfangen haben, die sie bis zum Verlassen des Ausgangsschenkels hatten speichern können. Vergleichbare Befunde ergaben sich auch nach Ausschluss von Kontakten mit den Gangwänden bzw. beim Lauf auf gangfreien gewinkelten Strecken (MEUER 1967). Bieten wir einem Tausendfüßer oder auch kürzeren Tieren ein Gangsystem, das aus zwei Bogengängen und einem geraden Gangstück besteht (Abb. 13), so durchlaufen diese Tiere im Idealfall erst einen Bogengang, dann die gerade Strecke, von der sie schließlich in den anderen Bogengang einmünden. Das Ganze wiederholt sich bei geeigneten Objekten viele Male nacheinander, wobei Rechts- und Links-Bogenlauf stets miteinander alternieren. Dabei kommt es allerdings nicht selten zu Störungen beim Vorwärtslaufen.

Der Bewegungsablauf sieht also ganz ähnlich aus wie beim Schwänzeltanz der Honigbiene. Zwischen unseren Untersuchungsobjekten und der Honigbiene bestehen natürlich

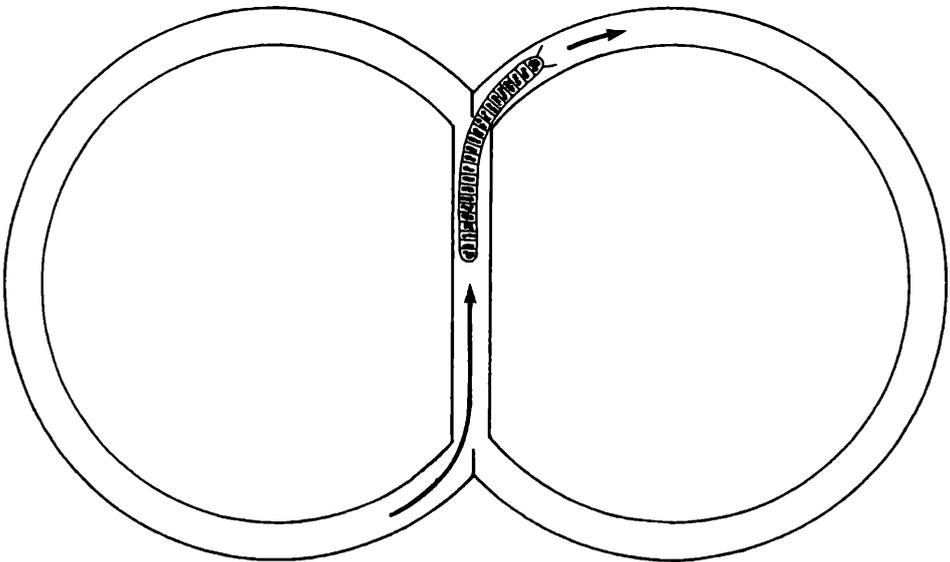


Abb. 13: Gegenwendeverhalten in einem Gangsystem aus zwei Bögen und einer geraden Strecke.

gewaltige Unterschiede: Unsere Untersuchungsobjekte wurden zum Bogenlauf und zum Durchlaufen der geraden Wegstrecke gezwungen. Die Honigbiene läuft ihren Schwänzeltanz ohne äußeren Zwang. Bogenlaufen und Geradeauslaufen sind bei ihr angeboren. Nicht angeboren ist aber sehr wahrscheinlich der Wechsel zwischen Halbkreislaufen nach rechts und links. Hier dürften – wie bei den anderen Beispielen (oder bei dem Tausendfüßer) – Sinneswahrnehmungen über Propriozeptoren im Rumpf der Biene oder in ihren Beinen dem Zentralnervensystem die Information liefern, die für die Verhaltenssymmetrie erforderlich sind.

Die **zweite Möglichkeit** der Steuerung des symmetrischen Verhaltens unabhängig von Rückmeldungen aus der Peripherie, also von Sinnesorganen (s. oben) war früher (FUNKE 1970) bereits eingehend erörtert worden. Die damals geäußerte Annahme („Das Symmetrieprinzip ist im Zentralnervensystem verankert. Rückmeldungen von einem ersten symmetrieträgenden Handlungsteil dürften für den nachfolgenden Handlungsablauf bedeutungslos sein“) lässt sich auch nach den Erkenntnissen aus der Gegenwendereaktion (GÖRNER 1973, MITTELSTAEDT & MITTELSTAEDT 1973) und den Beobachtungen an *D. betulae* (FUNKE 1989) in der damals gezeigten Form kaum noch halten. Den Einfluss propriozeptiver Rückmeldungen dürfen wir beim symmetrischen Verhalten also nicht mehr ausschließen.

Nach dem von v. HOLST und MITTELSTAEDT vor 50 Jahren (1950) formulierten Reafferenzprinzip, mit dem Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripherie zum Ausdruck gebracht wurden, könnten wir jetzt folgendermaßen argumentieren: Im Zentralnervensystem entstehen nach einem „Kommando“ zu einem ersten symmetrieträgenden Handlungsteil

- a) eine efferente Impulsfolge zu den Erfolgsorganen und
- b) gleichzeitig eine Kopie dieser Impulsfolge, eine Efferenzkopie.

Der in die Peripherie abfließende Efferenzstrom löst über die Erfolgsorgane eine Rückmeldung, eine Reafferenz, aus, die mit der Efferenzkopie in Wechselwirkung tritt. Efferenzkopie und Reafferenz heben sich – nach Handlungsablauf – normalerweise gegenseitig auf. Ist die Reafferenz aus irgendeinem Grund jedoch kleiner als die Efferenzkopie, so bleibt ein Impulsrest, der peripher geleitet zu neuem Handeln auf der gleichen Seite wie zuvor veranlasst. Ist zwischen Efferenzkopie und Reafferenz dann ein Gleichgewicht erreicht, so sorgen Afferenzen, die sich bei der im Bewegungsablauf erfolgten Reizung von Propriozeptoren gebildet hatten, für die Auslösung des zweiten symmetrieträgenden Handlungsteils.

Betrachten wir hierzu noch einmal die kletternde Raupe (Abb. 14): Wird hier das 3. Beinpaar durch Verkleben bewegungsunfähig gemacht, so erreicht die Raupe nicht mehr die normal mögliche Seitwärtskrümmung. Sie greift mit dem Mittelbein der gedehnten Körperseite am Faden an und streckt sich in die Ausgangslage. Bevor sie nun spiegelbildlich mit dem Mittelbein der anderen Körperseite klettert, krümmt sie sich noch einmal ohne Beinbewegungen geringfügig nach der Seite, mit der sie gerade geklettert war. Das Ganze wiederholt sich dann in regelmäßigem Wechsel (FUNKE 1970).

Reafferenz und Efferenzkopie hatten bei der ersten Krümmung nicht miteinander übereingestimmt. Um die Übereinstimmung zu erreichen, musste sich die Raupe also noch einmal zur selben Seite krümmen, wie zuvor. Erst jetzt konnte spiegelbildlich symmetrisch der nächste Kletterakt erfolgen und dies ebenso wie alle folgenden jedes Mal mit einer Nachkrümmung.

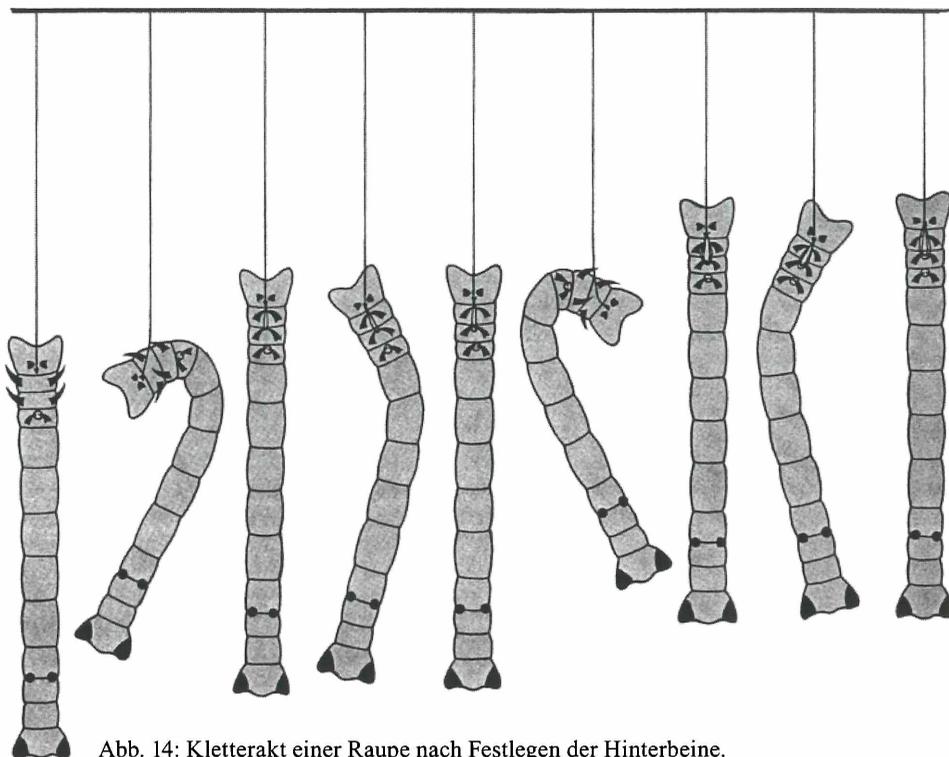


Abb. 14: Kletterakt einer Raupe nach Festlegen der Hinterbeine.

Betrachten wir zum Schluss noch den zeitlichen Ablauf der Spiegelsymmetrie des Verhaltens. Dabei wollen wir im Sinne von LORENZ (1943) einmal davon ausgehen,

- dass für alle Handlungsteile im Verhalten und natürlich auch für die spiegelsymmetrischen Komponenten jeweils eine ganz bestimmte Menge an „aktionspezifischer nervöser Energie“ zur Verfügung stehen muss,
- dass sich diese Energie im Handlungsablauf rechts/links erschöpft und
- dass ihre Wiederverfügbarkeit Zeit beansprucht.

Sehen wir uns in diesem Zusammenhang noch einmal den Rindenschnitt von *S. populea* an:

Ob der Käfer beim Hufeisennagen rechts oder links beginnt, ist zunächst einmal recht zufällig. Nehmen wir einmal an, er hätte zuerst die linke Bogenfurche und dann die rechte hergestellt (Abb. 15a). Das Ganze hätte etwa 10 min gedauert. Der Käfer dreht sich danach zur Eiablage. Verhindert man die Eiablage, indem man das Eiloch einfach zuhält, so nagt der Käfer an einer neuen Stelle ein zweites Eiloch. Ohne ein neues Hufeisen zu schneiden, dreht er sich zur Eiablage. Stört man ihn wieder, so stellt er ein drittes Eiloch her. Von diesem ausgehend, wiederholt er die Bogenfurche, die er auch zu Beginn als erste angefertigt hatte. Er dreht sich zur Eiablage, ohne die zweite Bogenfurche angefertigt zu haben. Man stört ihn wieder. Er nagt ein viertes Eiloch – jetzt aber auch die 2. Bogenfurche, und wieder versucht er die Eiablage. Das Ganze kann man nun noch eine Weile weiterführen (und alle Wiederholungen können auch von einem einzelnen

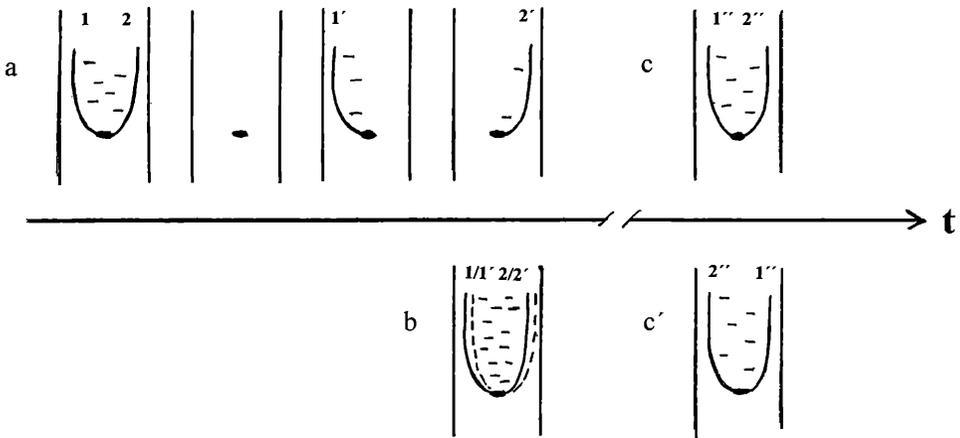


Abb. 15: Der zeitliche Ablauf der Spiegelsymmetrie im Verhalten am Beispiel der „Hufeisenschneidung“ von *S. populnea*. Aufsammlung „aktionsspezifischer Energie“ und Dauer der Speicherfähigkeit von Rückmeldungen aus einem ersten symmetrietragenden Handlungsteil. (weitere Erkl. s. Text).

Eiloch aus erfolgen, s. Abb 15 b). Nur wenn die Zeitabstände zwischen den einzelnen Handlungsteilen einmal größer werden, ist die Alternanz zwischen Rechts- und Linkschneiden gestört, und es ist wieder rein zufällig, welche Bogenfurchung als erste wiederholt wird (Abb. 15 c, c') (FUNKE 1957).

Die „aktionsspezifische Energie“ für das Schneiden der beiden Bogenfurchen war nach der Fertigstellung der Schnittfigur zunächst einmal verbraucht. Erst nach einigen Minuten stand wieder neue nervöse Energie zur Verfügung, aber zunächst nur für eine Bogenfurchung, die entsprechend der letzten Rückmeldungen aus dem Bewegungsablauf (in Abb. 15 rechts) zur Gegenseite (also links) geschnitten werden musste. Inzwischen hatte sich wieder aktionsspezifische Energie für das Bogenschneiden angesammelt, die sich nach den letzten Rückmeldungen (links) zur anderen Seite (also rechts) entladen musste. Die Wirksamkeit der seitenbezogenen Exafferenzen klingt mit der Zeit ab. So ist es nach einer längeren Pause wieder ganz zufällig, welcher Bogenschnitt zuerst geschnitten wird.

Das Beispiel zeigt, wie zwei zeitabhängige Prozesse miteinander verknüpft sind:

- einmal die Aufsammlung „aktionsspezifischer Energie“ für den Bogenschnitt,
- zum anderen die Dauer der Speicherfähigkeit der Rückmeldungen aus einem ersten symmetrietragenden Handlungsteil.

Nach dem Muster von Raupe und Bockkäfer könnte man auch die anderen Beispiele zu erklären suchen. Das Potential für Rechts-/Linkshandlungen ist naheliegenderweise natürlich im Zentralnervensystem verankert. Der regelmäßige Wechsel von rechts und links aber wird sehr wahrscheinlich in allen Fällen über Rückmeldungen von Propriozeptoren gesteuert.

Zusammenfassung

Im einfachsten Fall wird die Seitigkeit spiegelsymmetrisch möglicher Aktionen ausschließlich über Exterorezeptoren gesteuert.

Fliegen nutzen beim Eintritt in die Flügelruhelage das Erregungsungleichgewicht der visuellen Wahrnehmung auf rechter und linker Körperseite. Dabei dürften selbst geringe Helligkeitsunterschiede im rechten und linken Auge ausreichen. Das wäre natürlich äußerst sinnvoll, würde auf diese Weise doch verhindert, dass die Flügel absolut gleichzeitig in die Ruhelage geführt werden, dabei zusammenstoßen und evtl. sogar beschädigt werden.

Die regelmäßige Spiegelsymmetrie im Verhalten ist in der in mehreren Beispielen geschilderten Form zumindest bei Invertebraten weit verbreitet, wenn auch oft nur in äußerst eingehenden Untersuchungen zu erfassen. Alle Verhaltensweisen sind natürlich angeboren im Zentralnervensystem verankert. Der Rechts/Links-Wechsel der symmetrietragenden Handlungsteile dagegen wird nach dem Grundmuster der „homostrophischen Reaktion“ bzw. des „Gegenwendeverhaltens“ ganz offensichtlich über Rückmeldungen von Propriozeptoren gesteuert.

Die Informationen aus einem ersten symmetrietragenden Handlungsteil werden im Zentralnervensystem oft eine gewisse Zeit gespeichert. Sie werden später auf der Gegenseite eingesetzt, sofern die für das spiegelbildlich symmetrische Verhalten erforderliche „aktionsspezifische Energie“ im Zentralnervensystem in ausreichendem Maße zur Verfügung steht.

Schlussworte

Mit dem „Hufeisen“ von *Saperda populnea* hatte alles angefangen in Mainz, bei Ihnen, lieber Herr SCHALLER. Ich hoffe, dass ich hierzu heute einige „Reafferenzen“ geben konnte.

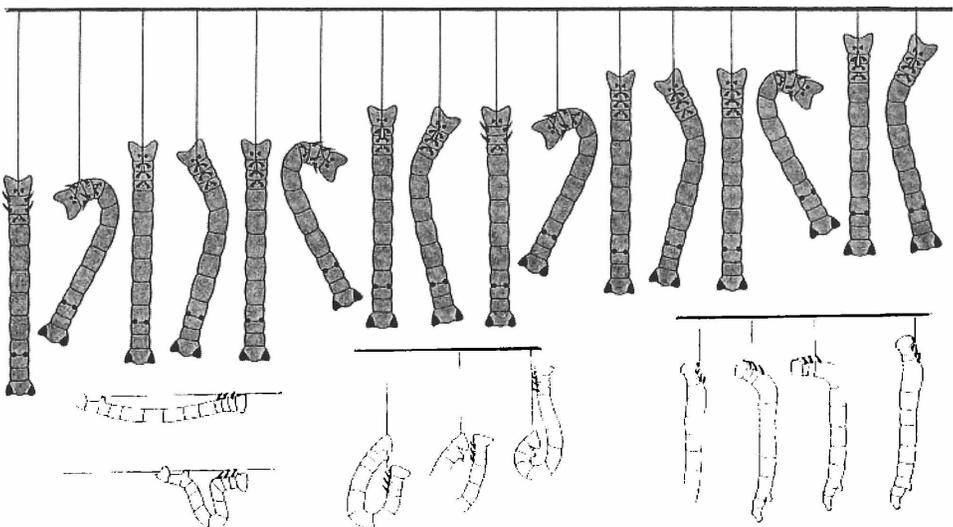


Abb. 16: „Emporhangeln“ (s. Schlussworte).

Seiltechnik habe ich bei Ihnen im Hochgebirge gelernt. An die damit verbundenen Erlebnisse mag noch einmal der Kletterakt von Schmetterlingsraupen erinnern (Abb. 16). Sie können dieses Bild natürlich auch anders deuten und in den Krümmungen der Raupen die Bemühungen ihrer zahlreichen Doktoranden in Mainz, Braunschweig und Wien erkennen, sich zum Erfolg nach „oben zu hangeln“. Dank Ihrer Fürsorge ist meines Wissens keiner hängen geblieben.

Literatur

- BERTHOLF L. M., 1932: The extent of the spectrum for *Drosophila* and the distribution of stimulative efficiency in it. *Z. vergl. Physiologie* 18,32–64.
- BUCK H., 1952: Untersuchungen und Beobachtungen über den Lebenslauf und das Verhalten des Trichterwicklers *Deporaus betulae* L. *Zool. Jb.* 63,153–236.
- BUDDENBROCK W. v., 1952: Vergleichende Physiologie. Band 1: Sinnenphysiologie. 504 pp., Birkhäuser, Basel-Stuttgart.
- BUDDENBROCK W. v., 1953: Vergleichende Physiologie. Band 2: Nervenphysiologie. 396 pp., Birkhäuser, Basel.
- BURGER M.-L., 1971: Zum Mechanismus der Gegenwendung nach mechanisch aufgezwungener Richtungsänderung bei *Schizophyllum sabulosum* (Julidae, Diplopoda). *Z. vergl. Physiol.* 71, 219–254.
- CROZIER W. J. & MOORE A. R., 1923: Homostrophie reflex and stereotropism in diplopods. *J. Gen. Physiol.* 5, 597–604.
- DAANJE A., 1964: Über die Ethologie und Blattrolltechnik von *Deporaus betulae* L. und ein Vergleich mit den anderen blattrollenden Rynchitinen und Attelabinen (Coleoptera; Attelabinae). *Verh. Kon. Nederlandse Ak. van Wetenschappen, Naturkunde, Reihe II*, 56 pp. 215.
- DEBEY M., 1846: Der Trichterwickler *Rynchites betulae* Gyll. mit einer mathematischen Zugabe von HEIS E., Bonn.
- FRANKENBERG G. v., 1945/46: Muskel-Ersatz. *Natur u. Volk* 75/76, 15–19.
- FRISCH K. v., 1923: Über die Sprache der Bienen, eine tierpsychologische Untersuchung. *Zool. Jb. (Physiol.)* 40, 1–186.
- FRISCH K. v., 1965: Tanzsprache und Orientierung der Bienen. 578 pp., Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
- FUNKE W., 1957: Zur Biologie und Ethologie einheimischer Lamiinen (Cerambycidae, Coleoptera). *Zool. Jb. Syst.* 85, 73–176.
- FUNKE W., 1959: Der Kokonbau von *Cemiostoma susinella* HS. (Cemiostomidae, Lepidoptera) *Z. Morph. Ökol. Tiere* 48, 147–168.
- FUNKE W., 1961: Der Blattgehäusebau einer Schmetterlingsraupe (*Gracilaria stigmatella*). *Natur u. Volk* 91, 345–350.
- FUNKE W., 1961: „Seiltechnik“ bei Schmetterlingsraupen. *Zool. Anz.* 167, 177–182.
- FUNKE W., 1970: Symmetrieprobleme im Verhalten der Tiere. *Naturwiss. u. Medizin* 32, 10–22.
- FUNKE W., 1972/76: Zur Flügelruhelage von Insekten (unveröffentlicht).
- FUNKE W., 1984: Symmetrieträgende Handlungsteile beim Brutfürsorgeverhalten des Birkenblattrollers *Deporaus betulae* L. (Coleoptera, Curculionidae). *J. ber. naturw. V. Wuppertal* 37, 134–141.
- FUNKE W., 1989: Entomologie an der Universität Ulm – „Insektenbelästigungen“. *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent.* 7, 18–29.

- FUNKE W., 1996: Das Brutfürsorgeverhalten von *Phytoecia cylindrica* (L. 1758) (Coleoptera, Cerambycidae). Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich 133, 407–415.
- GÖRNER P., 1973: Beispiele einer Orientierung ohne richtende Außenreize. Fortschritte d. Zoologie 21, 20–45.
- HERLITZIUS H., 1976: Die Steuerung der Flügelruhelage bei Dipteren. Diplomarbeit Univ. Göttingen.
- HOLST E. v. & MITTELSTAEDT H., 1950: Das Reafferenzprinzip (Wechselwirkungen zwischen ZNS und Peripherie). Naturwiss. 37, 464–476.
- LENGERKEN H. v., 1954: Die Brutfürsorge- und Brutpflegeinstinkte der Käfer. 383 pp., Akad. Verlagsges. Geest & Portig K. G., Leipzig.
- LORENZ K., 1943: Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. Z. Tierpsychol. 5, 235–409.
- LUDWIG W., 1932: Das Rechts-/Links-Problem im Tierreich und beim Menschen. 496 pp., Springer, Berlin. Reprint 1970, Berlin-Heidelberg-New York.
- LÜTERS H., 1966: Der Lebenszyklus von *Agroeca brunnea* Blackwall (Araneae, Clubionidae) unter besonderer Berücksichtigung des Kokonbau und des Häutungsverhaltens. Dissertation, Univ. Göttingen.
- MEUER R., 1967: Untersuchungen zur homostrophischen Reaktion von Juliden (Diplopoden). Staatsexamensarbeit, Univ. Göttingen.
- MITTELSTAEDT H. & MITTELSTAEDT M.-L., 1973: Mechanismen der Orientierung ohne richtende Außenreize. Fortschr. Zool. 21, 46–58.
- NACHTIGALL W., 1968: Gläserne Schwingen. 158 pp., Heinz Moos, München.
- PAINA F., 1968: Beitrag zur Brutfürsorge des Trichterwicklers *Deporaus betulae*. Decheniana 120, 299–311.
- SATTLER W., 1958: Beiträge zur Kenntnis von Lebensweise und Körperbau der Larve und Puppe von *Hydropsyche* Pict. (Trichoptera) mit besonderer Berücksichtigung des Netzbaus. Z. Morph. Ökol. Tiere 47, 115–192.
- ZIEGELMEIER E., 1954: Beobachtungen über den Nahrungserwerb bei der Naticide *Lumatia nitida* Donovan (Gastropoda, Prosobranchia). Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuchungen 5, 1–33.

Autor:

Univ.-Prof. emer. Dr. Werner FUNKE, Ökologie und Morphologie der Tiere, Universität Ulm, Helmholtzstr. 22, D-89081 Ulm.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: [141](#)

Autor(en)/Author(s): Funke Werner

Artikel/Article: [Spiegelsymmetrie im Verhalten der Tiere. 69-91](#)