Zeitschrift: Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

Band: 36 (1963-1964)

Heft: 1-2

Artikel: Orientierung und Aktivität des Maikäfers unter dem Einfluss richtungsvariabler künstlicher elektrischer Felder und weiterer ultraoptischer Bezugssysteme

Autor: Schneider, F.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-401444

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 11.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
Band XXXVI Heft 1 u. 2 30. Juni 1963

Orientierung und Aktivität des Maikäfers unter dem Einfluss richtungsvariabler künstlicher elektrischer Felder und weiterer ultraoptischer Bezugssysteme

von

F. SCHNEIDER
Eidg. Versuchsanstalt Wädenswil (Zürich)

Mit der vorliegenden Mitteilung wird anhand eines konkreten, statistisch ausgewerteten Beispiels gezeigt, dass der Maikäfer (*Melolontha vulgaris* F.) in eigentümlicher Weise auf künstliche elektrostatische Felder reagieren kann. Er bevorzugt und meidet hier mit grosser Präzision bestimmte Körperlagen in bezug auf solche Felder und lässt zudem überindividuelle zeitliche Variationen in seiner Richtungswahl erkennen. In Übereinstimmung mit einer früheren Mitteilung (2) beeinflusst die Lage der künstlichen elektrischen Felder zur geographischen Nordsüd-Achse auch die Aktivität der Tiere. Scheinbar unabhängig von diesen Wirkungen der künstlichen elektrischen Felder läuft noch ein auffälliger überindividueller Aktivitätsrhythmus, welcher wahrscheinlich mit noch nicht identifizierten, ultraoptischen Einflüssen zusammenhängt. Durch eine besondere Versuchsanordnung wurde dafür gesorgt, dass optische und andere triviale Bezugssysteme in den Hintergrund traten, dass das Versuchsmaterial in physiologischer Hinsicht möglichst homogen war und individuelle Orientierungs- und Aktivitätsrhythmen kaum in Erscheinung treten konnten.

Die Ergebnisse beziehen sich zur Hauptsache auf einen einzigen, etwa 19stündigen Versuch am 12.–13. Juli 1961. Die Wahl des Datums erfolgte nicht ganz zufällig. Am 23. Juli 1960, am Tage des Neumondes, hatte ich eine aussergewöhnlich präzise, periodisch wechselnde, elektrische Orientierung registriert. Aus diesem Grunde wurde auch 1961 für einen entsprechenden Versuch mit richtungsvariablen elektrischen Feldern der Neumondtag des Juli gewählt. Die Resultate der beiden sommerlichen Neumondtage sind nicht identisch (die Versuchsbedingungen waren auch nicht genau gleich), doch zeichnen sich beide durch eine präzise elektrische Orientierung und auffällige überindividuelle Rhythmik aus.

SEG
BIBLIOTHEK
SCHWEIZ. ENTOMOLOGISCHE GESELLSCHAFT
BIBLIOTHEK DER ETH ZÜRICH
SEG 650

Herr Prof. Dr. H. L. Le Roy, Dozent für Biometrik und Populationsgenetik an der Eidg. Techn. Hochschule in Zürich hat die vorliegenden Versuchsresultate einer statistischen Prüfung unterzogen. Seine Befunde sind den einzelnen Abschnitten im Wortlaut beigefügt. Von Herrn Dr. J. Schuler Basel stammen die ersten vorläufigen statistischen Analysen. Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle den beiden Herren für ihren unentbehrlichen Beitrag herzlich zu danken.

Versuch 8*

a) *Versuchstechnik*

Die Versuchsanordnung ist bereits früher beschrieben worden (1, 2, 4). Das Material, alles männliche Käfer, wurde am 13. März 1961 in einer stark befallenen Wiese bei Intschi (Kanton Uri) aus etwa 20 cm Tiefe ausgegraben, sofort an Ort und Stelle kopfvoran einzeln in Präparatengläschen gesteckt und in Eiskisten gekühlt. In Wädenswil wurden die Käfer bis zum Versuchstag bei hoher Luftfeuchtigkeit und einer Temperatur von etwa + 1°C in einer Kühltruhe aufbewahrt. Vor Versuchsbeginn übertrugen wir sie vor Tageslicht geschützt in eine Eiskiste im Versuchsraum. Die Käfer standen beim Ausgraben am Ende ihrer Winterruhe, waren jedoch noch nicht flugreif. Ausser der kurzen Belichtung beim Ausgraben waren sie nie direktem Tageslicht ausgesetzt.

Der Versuchsraum ist ein unterirdischer fensterloser Kellerraum des alten Schlossgebäudes der Versuchsanstalt Wädenswil. Er ist schwach und diffus beleuchtet, die Temperatur beträgt konstant 20°C. Die zwei Tische mit je 4 Versuchsschalen sind allseitig durch einen feinmaschigen Faradaykäfig aus Phosphorbronze-Drahtgewebe mit einer Drahtstärke von 0,24 mm und einer lichten Maschenweite von 0,4 mm vor Radiowellen und ähnlichen elektromagnetischen Einwirkungen geschützt.

Die horizontalen Glasdoppelschalen von 8 cm Durchmesser sind in runden Kartondosen in der Mitte von Richtungskreisen fixiert (Abb. 1). Die Skala der Richtungskreise trägt 64 Teilstriche, der Skalennullpunkt ist nach dem erdmagnetischen Nordpol ausgerichtet. Mit Hilfe feiner Linienmarken am drehbaren Glasdeckel und eines Zeigers am Rand kann die Himmelsrichtung der Körperachse eines Käfers bis auf einen halben Teilstrich, d. h. auf 1/128 des Kreisumfanges abgelesen werden. Über die äussere Kartondose ist ein drehbarer Kragen aus Presskarton gelegt, an dessen Seiten parallele Aluminiumstreifen befestigt sind. Die 16 cm voneinander entfernten Metallstreifen stehen in Verbindung mit seriegeschalteten Taschenlampenbatterien. Im vorliegenden Versuch betrug die Spannung 100 Volt. Die Stellung

* Versuche 1–7 siehe Literaturzitat 2.

des elektrischen Pluspols wurde von Schale zu Schale nach einem bestimmten Schema variiert, um den Käfern gleichzeitig oder in kürzester Frist möglichst verschiedene Winkelstellungen zwischen erdmagnetischem Feld und künstlichem elektrischem Feld anzubieten. Bei Versuchsbeginn war der Pluspol in den Schalen 1–8 nach den Teilstrichen 0, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 6 ausgerichtet ; sobald weitere Schalen frei wurden, folgten die Stellungen 16, 26, 36, 46, 56, 2, 12 usw., d. h. von einem Einzelversuch zum folgenden wurde der Pluspol um 10 Teilstriche im Sinne des Uhrzeigers gedreht. Nach 32 Einzelversuchen

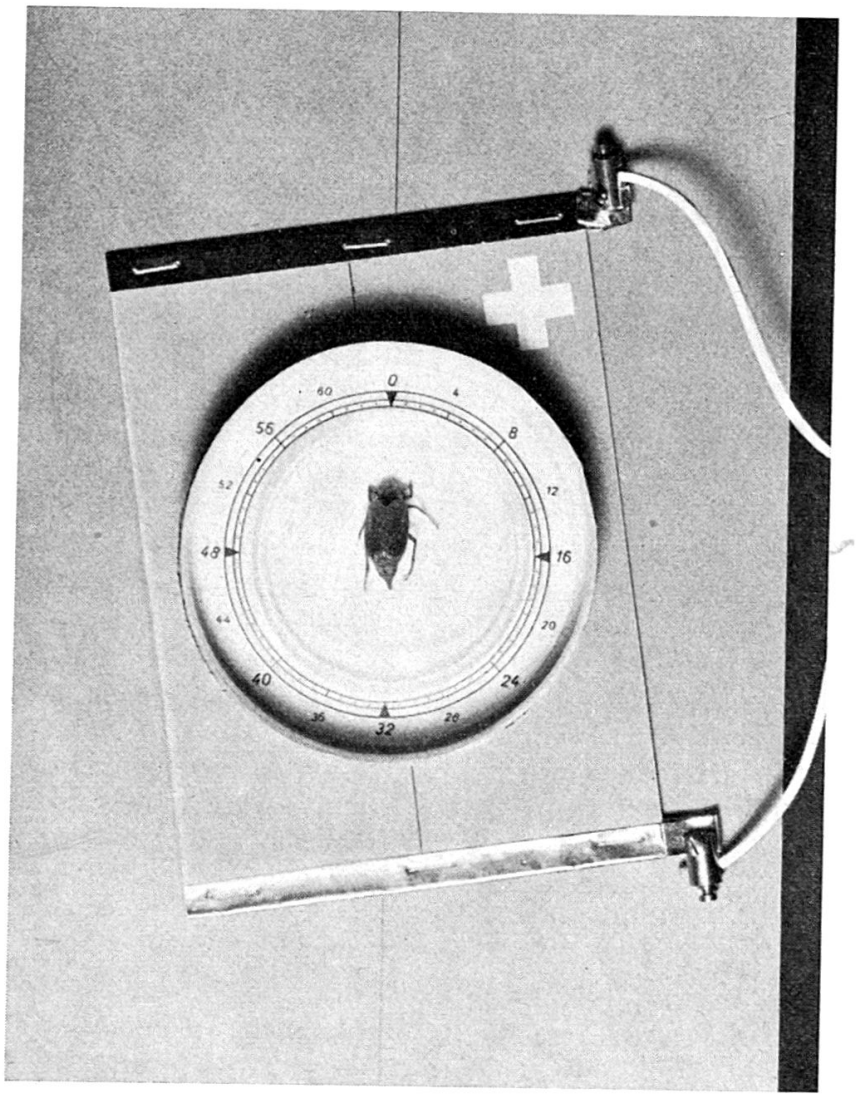

Abb. 1. — Kältestarrer Maikäfer, welcher einem künstlichen elektrischen Feld ausgesetzt wird ; äussere Kartondose und innere Glasschale abgedeckt ; Käfer beim Start in der geographischen Nordsüd-Achse (Skala 0/32). An der drehbaren Kartonmanschette sind parallele Aluminiumstreifen befestigt, welche mit den Polen einer oder mehrerer, in Serie geschalteten Taschenlampenbatterien verbunden werden. Das elektrische Feld (+ Pol) steht hier bei 62 ½.

begann die zweite Serie mit 0, 10, 20, . . . Die Richtungen der elektrischen Felder beschränkten sich demnach auf gerade Ziffern. Neue Versuchsserien mit Pluspolstellung 0 begannen um 6.50, 11.40, 14.20, 20.40 ; die zweiten Hälften der Versuchsserien mit Pluspolstellung 32 begannen um 8.50, 13.40, 18.10, 23.20. Diese Einzelheiten müssen erwähnt werden, wenn geprüft werden soll, ob die beobachteten rhythmischen Erscheinungen rein versuchstechnisch bedingt seien.

Die kältestarren Käfer werden aus der Eiskiste in die Mitte der Versuchsschalen übertragen, Körperachse und Kopf nach Norden gerichtet (Abb. 1), und die Glasschalen und Kartondosen verschlossen. Alle 10 Minuten öffnet man die Kartondosen während weniger Sekunden, um Richtung und Aktivitätsgrad der Käfer zu registrieren. Es werden vier genau definierte Aktivitätsstufen unterschieden : laufend, aktiv, ruhig, starr (Fühler eingezogen). Sobald ein Käfer in zwei aufeinanderfolgenden Kontrollen starr oder ruhig sitzt und genau die gleiche Himmelsrichtung ± 1 Teilstrich einnimmt, wird seine Stellung als definitive Ruhelage bewertet, der Einzelversuch wird abgebrochen, das elektrische Feld wird neu eingestellt und das Versuchstier durch ein neues, kältestarres ersetzt. Der Einzelversuch wird auch abgebrochen, wenn ein Käfer nach zweistündiger Beobachtungszeit sich noch nicht beruhigt hat.

Der vorliegende Versuch wurde nach dem oben erwähnten Schema und unter präziser Einhaltung des Zeitplanes vom 12. Juli 6 Uhr 50 bis 13. Juli 1 Uhr 30, also während 18 Stunden und 40 Minuten ohne Unterbruch fortgesetzt. Er umfasst etwa 900 Einzelkontrollen. Von total 126 Versuchstieren beruhigten sich 97 innerhalb nützlicher Frist, 29 lieferten bezüglich Orientierung kein Ergebnis (3 partiell gelähmt, 5 verharrten in der Startrichtung, 5 hatten sich bei Abschluss des Gesamtversuchs noch nicht beruhigt, 16 kamen während der maximal zweistündigen Beobachtungszeit nicht zur Ruhe). Das Wetter verschlechterte sich im Verlauf des Versuches : Anfänglich schwach bewölkt, ab 15.30 starker Wind, Bewölkung von SW her zunehmend, 16.15 bedeckt, 17.40 vorübergehend aufhellend, 21.20 bedeckt, ab 21.30 Regen, 23.10–1.30 starker Regen, 1.10–1.30 Nah-Gewitter.

b) *Elektrische Feinorientierung*

Um zu prüfen, in welchen Winkeln die Käfer ihre Körperachse zum richtungsvariablen elektrischen Feld einstellen, bedienen wir uns der graphischen Darstellung. Zuerst muss in jedem Einzelversuch aus der Himmelsrichtung der Körperachse und der Stellung des elektrischen Feldes der Winkel zwischen Körperachse und Feld berechnet werden. Wir verzichten hier auf eine Unterscheidung von Plus- und Minuspol und Vorder- und Hinterseite des Maikäfers und tragen lediglich die Winkel, welche die Körperachsen mit der kürzesten Verbindungslinie der beiden elektrischen Pole miteinander bilden, in eine Tabelle ein. Die

Körperstellung 64/32 bedeutet, die Körperachse stehe senkrecht zu den beiden parallelen Aluminiumstreifen (= parallel dem Vektor des elektrischen Feldes), 16/48 parallel dazu usw.

In Abbildung 2 sind sämtliche 97 Versuchsergebnisse verwertet. Auf der Abszisse sind die Körperstellungen in bezug auf das elektrische Feld eingetragen 16/48, 20/52, 24/56 usw. Die Ordinate gibt die Zahl

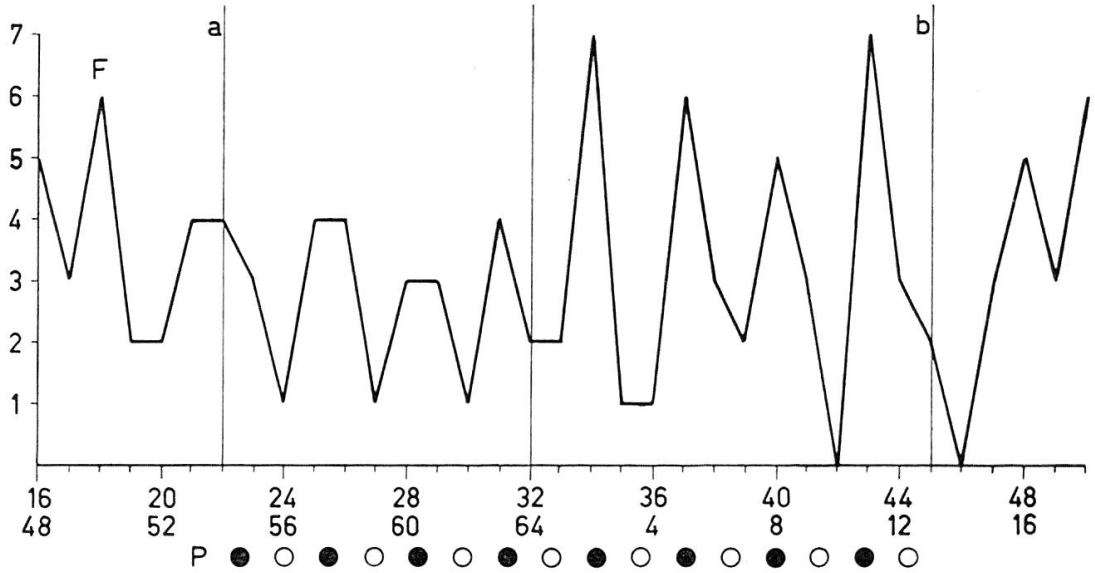

Abb. 2. — Periodischer Wechsel zwischen bevorzugten und gemiedenen Körperlagen zu einem künstlichen elektrischen Feld (F). Abszisse : Achsen des elektrischen Richtungskreises ; Ordinate : Frequenz der einzelnen Achsen ; P : Hypothetische Periodik, schwarze Kreise : Maxima, weisse Kreise : Minima.

aller Käfer mit den entsprechenden Körperstellungen an ; in der Achse 1/33 2, 2/34 7, 3/35 1, 4/36 1, 5/37 6, 6/38 3, 7/39 2, 8/40 5, 9/41 3, 10/42 0, 11/43 7, 12/44 3, 13/45 2, 14/46 0, 15/47 3, 16/48 5, 17/49 3, 18/50 6, 19/51 2, 20/52 2, 21/53 4, 22/54 4, 23/55 3, 24/56 1, 25/57 4, 26/58 4, 27/59 1, 28/60 3, 29/61 3, 30/62 1, 31/63 4, 32/64 2. Verbindet man alle diese Punkte (F.), so fällt sofort auf, dass die Käfer nicht alle Winkel zum elektrischen Feld gleichmässig bevorzugen, sondern es wechseln auf dem elektrischen Richtungskreis bevorzugte und gemiedenen Richtungen mehr oder weniger regelmässig miteinander ab. Im Bereich der Achse 32/64, zwischen 22/54 (a) und 45/13 (b) ist die Periodizität besonders ausgeprägt. Die einzelnen Maxima oder Minima folgen hier in Abständen von etwa 3 Teilstrichen.

Unter der Annahme, die Käfer fänden im ganzen elektrischen Richtungskreis 22 paarweise gegenüberliegende Vorzugsrichtungen, d. h. 11 Vorzugsachsen in Abständen von 2.9 Teilstrichen, lassen sich für den Bereich 22/54 bis 45/13 8 deutliche Perioden einzeichnen ; die Ordinatenwerte für die Maxima und Minima können durch Interpolation ermittelt werden (Tabelle 1).

Tabelle 1

Maxima		Minima	
Lage der Körperachse	Frequenz	Lage der Körperachse	Frequenz
22.6 / 54.6	3.4		
		24.05 / 56.05	1.1
25.5 / 57.5	4.0		
		26.95 / 58.95	1.1
28.4 / 60.4	3.0		
		29.85 / 61.85	1.3
31.3 / 63.3	3.4		
		32.75 / 0.75	2.0
34.2 / 2.2	5.8		
		35.65 / 3.65	1.0
37.1 / 5.1	5.7		
		38.55 / 6.55	2.5
40.0 / 8.0	5.0		
		41.45 / 9.45	1.6
42.9 / 10.9	6.3		
		44.35 / 12.35	2.6
Summe	36.6		13.2
Mittel	4.57		1.65

Statistischer Kommentar : «*Die Differenz der durchschnittlichen Frequenzen der 8 Maxima und 8 Minima von 4,575–1,650 = 2,925 ist nicht zufälliger Natur (die Irrtumswahrscheinlichkeit dieser Aussage ist kleiner als 1‰). Es scheint somit festzustehen, dass die durch das Intervall von 2,9 Teilstrichen postulierte Periodizität der Maxima und Minima im Abschnitt 22/54 bis 45/13 nicht ein Zufallsergebnis sein kann, sondern dass ein ganz bestimmter systematischer Einfluss zu dieser Erscheinung führt (vgl. analoges Ergebnis auf Seite 7)*».

Da es sehr unwahrscheinlich ist, dass diese ausgeprägte Periodizität in der Wahl der Körperrichtung zum elektrischen Feld zufällig ist, muss eine Art elektrischer Feinorientierung vorliegen, welche bei Querstellung des Körpers zum elektrischen Feld aus vorläufig noch nicht bekannten Gründen etwas gestört ist. Diese elektrische Feinorientierung ist kein Einzelfall. Vom Sommer 1960 stehen Protokolle von ähnlichen Schalenversuchen zur Verfügung. Von 10 Versuchsschalen blieben zwei jeweils ohne künstliche Felder, je vier standen unter dem Einfluss von richtungsvariablen elektrischen bzw. magnetischen Feldern. Wie im vorliegenden Versuch wurden nacheinander die Pluspol-Stellungen 0, 10, 20, 30 usw. durchgetestet, doch betrug die Spannung bloss 4,5 Volt, und der oberirdische Versuchsraum war durch keinen Faraday-Käfig abgeschirmt. Fasst man sämtliche Ergebnisse bezüglich elektrischer Orientierung der in sich geschlossenen Versuchsperiode vom 27. Juni bis 15. Juli mit den Versuchstagen 27., 28., 29., 30. Juni, 1.,

5., 8., 11., 12. und 15. Juli 1960 zusammen, d. h. die Ergebnisse von 307 Einzelversuchen, und trägt die Achsenfrequenz in ein Diagramm ein, erhält man eine ähnliche Periodik wie am 12.–13. Juli 1961 (Abbildung 3). Achsenfrequenz : 1/33 7, 2/34 10, 3/35 10, 4/36 7, 5/37 13, 6/38 11, 7/39 8, 8/40 11, 9/41 13, 10/42 10, 11/43 6, 12/44 8, 13/45 12, 14/46 10, 15/47 12, 16/48 8, 17/49 8, 18/50 12, 19/51 10, 20/52 18, 21/53 11, 22/54 4, 23/55 15, 24/56 7, 25/57 10, 26/58 9, 27/59 6, 28/60 6, 29/61 11, 30/62 9, 31/63 4, 32/64 12.

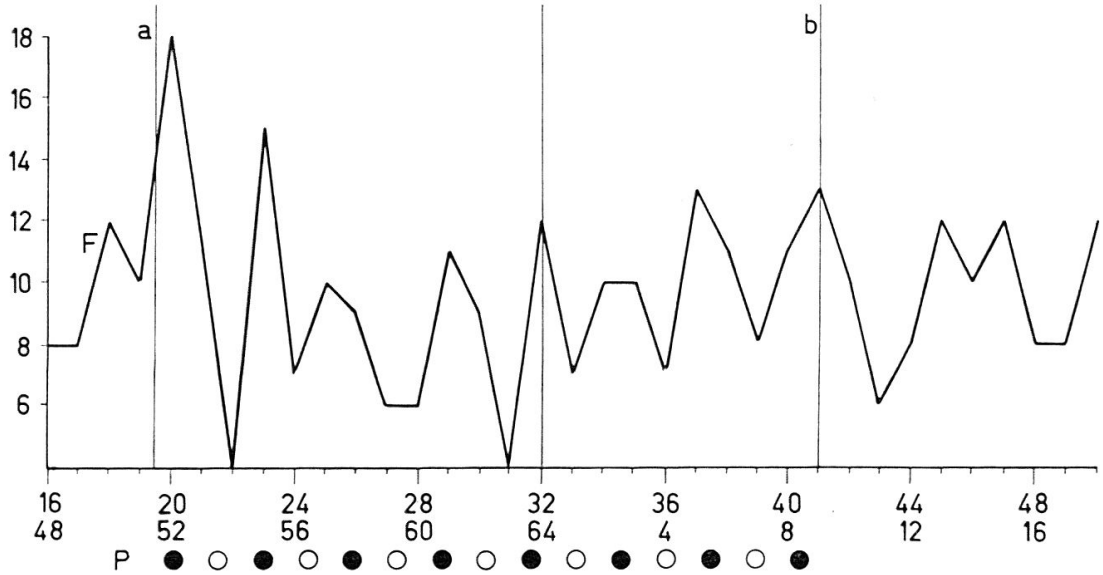

Abb. 3. — Periodischer Wechsel zwischen mehr oder weniger frequentierten Winkeleinstellungen zu einem künstlichen elektrischen Feld (F). Ergebnisse einer ganzen Versuchsserie zusammengefasst. Erläuterungen, siehe Abb. 2.

Wiederum sind im Bereich der Achsen 19/51 bis 42/10 in ziemlich gleichmässigen Abständen 8 Maxima zu erkennen, während bei Querstellung der Käfer zum elektrischen Feld Störungen in der Periodizität auftreten. Bei Annahme einer regelmässigen Periodik beträgt der optimale Periodenabstand wiederum 2.9 Teilstriche. Die durch Interpolation ermittelten Maxima und Minima der hypothetischen Perioden sind aus der Tabelle 2 zu entnehmen.

Statistischer Kommentar : « *Die Differenz in der durchschnittlichen Frequenz der 8 Maxima und der 7 Minima von 11,850–7,343 = 4,507 ist nicht bzw. kaum zufallsbedingt, da eine Differenz gleich oder grösser als 4,507 bei den vorherrschenden Streuungsverhältnissen (innerhalb der Maxima bzw. Minima), bei wirklich fehlendem systematischen Einfluss, nur mit einer Wahrscheinlichkeit zu erwarten ist, die sich dem Wert von* $1^0/_{00}$ *nähert. Diese, an einem umfangreichen Material festgestellte Periodizität steht in Analogie zu den bereits analysierten Daten. Die postulierte Periodizität mit dem Intervall 2,9 Teilstriche dürfte somit, auch wenn die 2,9*

Tabelle 2

Maxima		Minima	
Lage der Körperachse	Frequenz	Lage der Körperachse	Frequenz
20.1 / 52.1	17.3		
		21.55 / 53.55	7.2
23.0 / 55.0	15.0		
		24.45 / 56.45	8.3
25.9 / 57.9	9.1		
		27.35 / 59.35	6.0
28.8 / 60.8	10.0		
		30.25 / 62.25	7.7
31.7 / 63.7	9.6		
		33.15 / 1.15	7.4
34.6 / 2.6	10.0		
		36.05 / 4.05	7.0
37.5 / 5.5	12.0		
		38.95 / 6.95	7.8
40.4 / 8.4	11.8		
Summe	94.8		51.4
Mittel	11.85		7.34

Teilstriche durch den Versuch vom 12.–13. Juli 1961 vielleicht „suggeriert" wurden, doch mit einem systematischen Effekt gekoppelt sein, da das Intervall 2,9 Teilstriche in verschiedenen Beobachtungsreihen einer analogen Periodizität der Maxima und Minima entspricht».

Die Differenzen zwischen Maxima und Minima sind kleiner als im Versuch vom 12.–13. Juli 1961 und es ist eine Phasenverschiebung gegenüber dem elektrischen Feld von 0,4 Teilstrichen festzustellen. Im übrigen besteht eine weitgehende Übereinstimmung.

Eine periodische Folge von bevorzugten oder gemiedenen Richtungen in bezug auf ein richtungsvariables elektrisches Feld in Abständen von etwa 3 Teilstrichen konnte auch in andern Versuchen beobachtet werden. Der Sektor, in welchem solche Perioden auftreten, verschmälert sich jedoch oft zu Gunsten der Bereiche mit unregelmässiger Frequenzverteilung, oder die Ausbildung scharfer Perioden ist zeitlich begrenzt und macht plötzlich einer unregelmässigen Verteilung Platz. Die elektrische Feinorientierung lässt bei ausgeprägter Orientierung nach bestimmten Himmelsrichtungen oft zu wünschen übrig (Konkurrenz verschiedener Orientierungstendenzen) ; sie lässt sich heute noch nicht jederzeit reproduzieren, weil sie an bestimmte äussere Versuchsbedingungen gebunden zu sein scheint, welche mit der beschriebenen Versuchstechnik nicht gesteuert werden können. Die Periode von 2,9 Teilstrichen ist die feinste, welche bisher in mehrfacher regelmässiger Wiederholung mit einem elektrischen Feld in Beziehung gesetzt werden konnte.

c) *Komplementäre zeitliche Variation in der Orientierung zum elektrischen Feld.*

Mit der Feststellung der elektrischen Feinorientierung ist das Orientierungsverhalten der Käfer noch nicht vollständig beschrieben. Die Wahl der Vorzugsachsen erfolgt nicht zufällig und gleichförmig, so dass sich ganz allmählich die in Abschnitt *b* abgebildeten Perioden entwickeln ; es hat sich ganz im Gegenteil gezeigt, dass in zeitlich aufeinanderfolgenden Versuchsphasen einzelne Sektoren des elektrischen Richtungskreises auffällig bevorzugt werden.

In Abbildung 4 ist die variable Sektorenwahl linear dargestellt, *a* bedeutet Versuchszeit von 7.20–8.30 Uhr, *b* 9.10–11.00, *c* 11.10-16.50, *d* 17.20–20.10, *e* 20.30–21.50, *f* 22.00–1.20 ; unter *g* sind sämtliche Resultate von 7.20–1.20 zusammengefasst. Die Abgrenzung der einzelnen Phasen wurde absichtlich so vorgenommen, dass die aufeinanderfolgenden Orientierungstendenzen möglichst deutlich herausgeschält werden. Ausser dem ersten Wert um 7 Uhr 10 sind sämtliche Ergebnisse des Versuches verwertet worden.

Bereits zwischen den Phasen *a* und *b* sind deutliche Unterschiede zu erkennen. Auf den Sektor 57/25–8/40 entfallen bei *a* 6, bei *b* 3 Werte, auf den Sektor 9/41–24/56 bei *a* 0 bei *b* 10 Werte. Die dichteste Häufung von *b* bei 22/54–23/55 fällt in eine Lücke von *c*. Ein

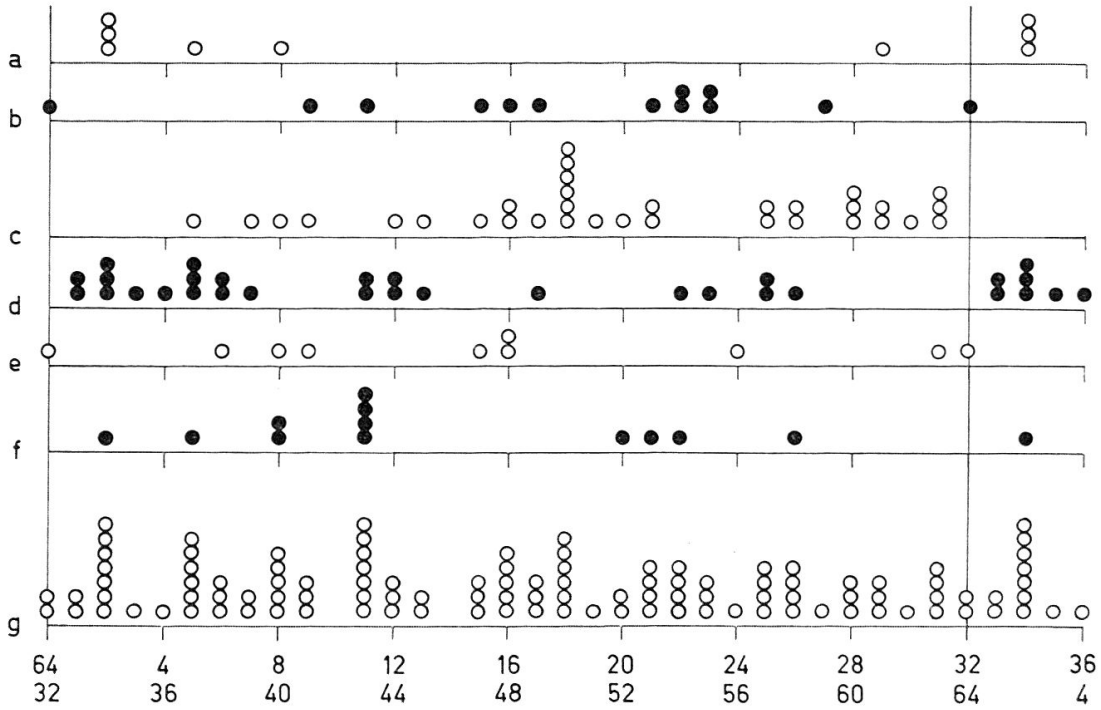

Abb. 4. — Zeitliche Variation in der Einstellung der Körperachsen zum elektrischen Feld. Abszisse : Richtung der Körperachsen ; a–f : aufeinanderfolgende Versuchsphasen mit z. T. auffällig unterschiedlicher Orientierung (siehe Text) ; g : Summe aller Treffer für die verschiedenen Winkeleinstellungen ; weisse und schwarze Kreise : Einzelresultate.

Vergleich von *c* und *d* zeigt ebenfalls eine Verschiebung der Vorzugssektoren (Tabelle 3).

Tabelle 3

Sektor	1/33 - 6/38	7/39 - 14/46	15/47 - 21/53	22/54 - 26/58	27/59 - 32/64	Total
Frequenz bei c	1	5	14	4	9	33
Frequenz bei d	12	6	1	5	0	24

In der Phase *e* werden die Achsen parallel, quer und diagonal zum Vektor des elektrischen Feldes vorübergehend bevorzugt. Die dichtesten Punktscharen von *f* bei 11/43 und 20/52–22/54 fallen in Lücken von *e*.

Um dieses eigentümliche Verhalten der Käfer zu verdeutlichen, sind in Abbildung 5 die beiden aufeinanderfolgenden Phasen von 11.10–16.50 (a) und von 17.20–20.10 (b) nochmals in Kreisdiagrammen dargestellt. Bei *a* treten die bevorzugten Sektoren 15/47–21/53 und 25/57–31/63 mit ihren dichten Strahlenbündel deutlich hervor. Bei *b* liegen die beiden schmalen Bündel 12/44 und 24/56 an der Peripherie der grossen Bündel von *a* und das breite Bündel 1/33–7/39 von *b* passt genau in die grösste Lücke von *a*. Die Vorzugsachsen und Vorzugssektoren aufeinanderfolgender Versuchsphasen verhalten sich hier komplementär, bevorzugte Sektoren werden zu gemiedenen und umgekehrt, bis schliesslich nach längerer Versuchsdauer der ganze elektrische Richtungskreis im Rahmen einer elektrischen Feinorientierung mehr oder weniger gleichmässig mit Strahlen besetzt ist. Wir können

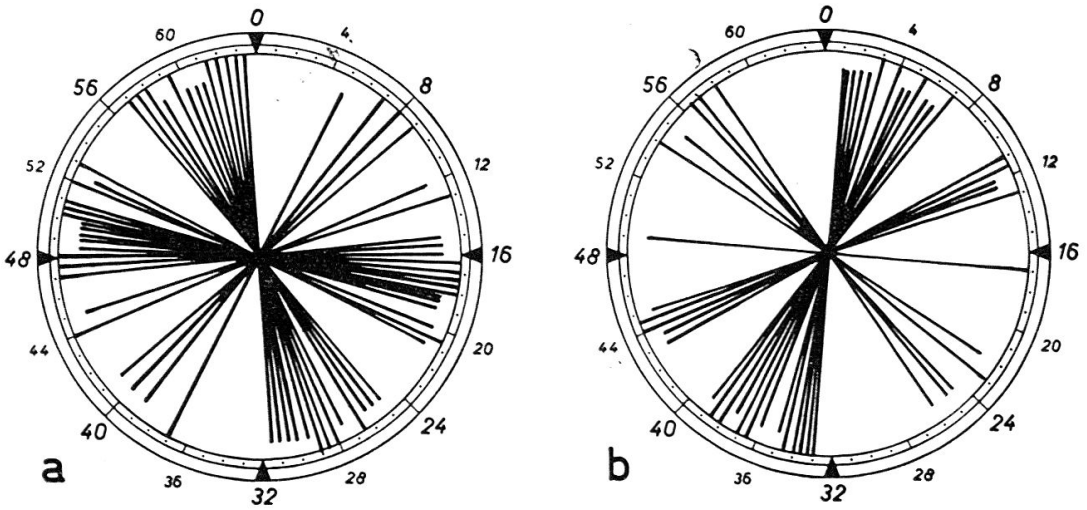

Abb. 5. — Weitgehend komplementäre Richtungswahl in bezug auf ein elektrisches Feld in zwei aufeinanderfolgenden Versuchsphasen von 11.10–16.50 Uhr (a) und 17.20–20.10 Uhr (b). — 0 = Pluspol des richtungsvariablen elektrischen Feldes. — Strahlen = Körperachsen der Käfer ; Kopfseite dort wo Strahl den Richtungskreis berührt.

dieses Phänomen als komplementäre zeitliche Variation in der Orientierung bezeichnen. Sie ist bisher nicht nur in bezug aut richtungsvariable elektrische Felder, sondern auch schon wiederholt in bezug auf die geographische Nordsüd-Achse beobachtet worden.

Statistischer Kommentar : « *Die ungleiche Verteilung der Vektoren für die Verhältnisse a und b weicht von der rein zufallsbedingten Verteilung (keine Bevorzugung einer bestimmten Richtung) so stark ab, dass angenommen werden darf, dass die Verschiebung von der Situation a zur Situation b durch systematisch wirkende Faktoren bestimmt wird (Irrtumswahrscheinlichkeit dieser Aussage kleiner als 1 ‰)* ».

d) *Einfluss der Lage des elektrischen Feldvektors zur geographischen Nordsüd-Achse auf die Aktivität.*

Als Mass für die individuelle Aktivität der Käfer in den Versuchsschalen dient die Laufzeit, vom Beginn des Einzelversuches bis zur Ruhestellung, welche sich bei der nachfolgenden Kontrolle als definitiv erweist, unter Abzug eventueller anfänglicher Ruhephasen in der Startrichtung. Wir haben bereits früher zeigen können (2), dass unter geeigneten Versuchsbedingungen eine auffällige Korrelation besteht zwischen der gegenseitigen Lage künstlicher, horizontaler, magnetischer und elektrischer Felder und der Aktivität. Es liegen auch Beispiele vor, wo durch Drehung eines künstlichen elektrischen Feldes in bezug auf die geographische Nordsüd-Achse die Aktivität verändert werden konnte, doch ist bei solchen Analysen zu berücksichtigen, dass der Vektor des erdmagnetischen Feldes steil gegen Norden geneigt ist und dass neben diesem erdmagnetischen Feld in der Regel noch weitere natürliche ultraoptische Einflüsse wirksam sind und die Aktivität beeinflussen.

Im vorliegenden Versuch haben wir von sämtlichen 95 Versuchstieren mit den Startzeiten von 8.30 Uhr bis 0.10 Uhr (12.–13. Juli) die Laufzeiten berechnet und diese Werte für jede Winkelstellung des elektrischen Feldvektors zur Nordsüd-Achse in eine Tabelle eingetragen. In Anbetracht der grossen Streuung und der geringen Zahl von Werten, je Feldstellung sind schliesslich sämtliche Werte gegenüberliegender Pluspolstellungen addiert worden ; mit dieser Operation gehen zweifellos wertvolle Informationen verloren, weil beispielsweise eine Pluspolstellung 8 nicht genau die gleiche Wirkung haben dürfte wie 40, doch sind die Ergebnisse einer statistischen Analyse eher zugänglich. Relativ einheitliche Resultate liefern nur folgende Pluspolstellungen : 12 mit Laufzeiten von 30, 30, 30, 30 Minuten, 18 mit 40, 40, 40, 50 Minuten, 26 mit 20, 20, 40 Minuten, 8 mit 30, + 120, + 120, + 120 Minuten.

In der Tabelle 4 sind für jedes Vektorenpaar die Kurzläufer (Laufzeit 10–60 Minuten) und die Langläufer (Laufzeit 70 bis mehr als 120

Tabelle 4

	Pluspol-Stellung	Zahl der Käfer mit Laufzeiten von ... Minuten														
		10	20	30	40	50	60	Total	70	80	90	100	110	120	+120	Total
	2/34		1	1		1		3	1	1	1					3
	4/36		1					1	2	1			1	1		5
1	6/38		2	1			1	4			1				1	2
	8/40		1	1				2							4	4
	10/42	2						2	1	1					2	4
								12								18
	12/44	1		5	1			7								0
	14/46	1	2		1	2		6								0
2	16/48		2	1	1	1	1	6								0
	18/50	1	1		3	1		6							1	1
	20/52		1		3	1	1	6						1		1
								31								2
	22/54		1			2		3		1	1		1			3
	24/56		1		1	1		3		1		1	1		1	4
3	26/58	1	2		1	1		5	1							1
	28/60		1		1			2	1				1		2	4
	30/62			3	1			4		1		1			1	3
								17								15
4	32/64			1	1		1	3		1		1			2	4

Minuten) gesondert addiert. Die Feldstellungen sind in je drei Hauptgruppen zusammengefasst. Es ist sehr auffällig, dass die Langläufer bei Feldstellungen von 12/44 bis 20/52 mit nur zwei Werten vertreten sind, während in den benachbarten Gruppen 2/34 bis 10/42 und 22/54 bis 30/62 18 bezw. 15 Werte erscheinen. Bei den Kurzläufern sind diese Unterschiede mit 31 gegenüber 12 und 17 etwas weniger auffällig. Feldstellungen parallel der geographischen Ostwest-Achse und benachbarte beschleunigen demnach die Ruhestellung der Käfer in den Versuchsschalen, sie vermindern die Aktivität. Innerhalb der Gruppen 1 und 3 ist noch eine Differenzierung festzustellen, indem bei den symmetrisch zur Ostwest-Achse liegenden Vektorenpaaren 6/38 und 26/58 nochmals eng beschränkte Aktivitätsminima auftreten. Aus diesen Befunden darf geschlossen werden, dass im vorliegenden Versuch die Käfer nicht nur auf die richtungsvariablen künstlichen elektrischen Felder angesprochen haben, sondern auch auf ein oder mehrere natürliche ultraoptische Bezugssysteme. Die besonderen Symmetrieverhältnisse der besprochenen Tabelle machen es wahrscheinlich, dass wenigstens ein Vektor dieser nicht näher identifizierten Felder etwa parallel oder senkrecht zur geographischen Ostwest-Achse ausgerichtet war.

Statistischer Kommentar: «*Prüft man das Verhältnis zwischen Kurz- und Langläufer, so kann festgestellt werden, dass die Beobachtungen der drei Gruppen (1., 3. und 4.) nicht wesentlich voneinander abweichen.*

Dagegen müssen die Verhältnisse dieser 3 Gruppen zur Gruppe 2 (Zeile 6–10) als verschieden beurteilt werden. (Irrtumswahrscheinlichkeit dieser Aussage kleiner als 1 ‰).»

e) *Überindividuelle Aktivitätsrhythmen*

Nun interessieren wir uns weder für die Orientierung des einzelnen Käfers noch für seine Laufzeit in der Schale, sondern registrieren einfach bei jeder Schalenkontrolle die Zahl der Käfer, welche sich definitiv zur Ruhe setzen und nach der folgenden Kontrolle durch frische Individuen ersetzt werden. Es hat sich nämlich gezeigt, dass diese Ruhestellungen oft schubweise erfolgen und durch Phasen allgemeiner Unruhe unterbrochen werden. Es sieht manchmal so aus, wie wenn diese überindividuellen Aktivitätsrhythmen durch ultraoptische Aussenein flüsse gesteuert würden. Abbildung 6 gibt über die wechselnde Zahl

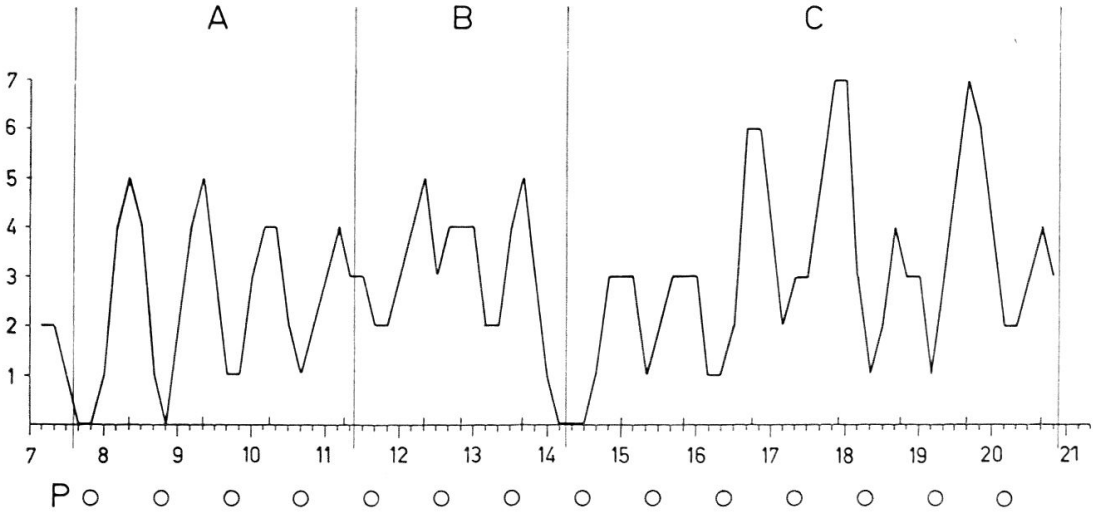

Abb. 6. — Summe der definitiven Ruhestellungen während drei aufeinanderfolgenden Kontrollen, in Abständen von je 10 Minuten aufgetragen. Abszisse : Stunden, Ordinate : Zahl der sich beruhigenden Käfer. — P : Minima der hypothetischen Perioden von 57 Minuten Dauer. — A und C : Versuchszeiten mit regelmässig rhythmisch wechselnden Aktivitäts- und Inaktivitätsphasen (7.36–11.24 und 14.15 bis 20.54) ; B : gestörte Periodik um die Mittagszeit (11.24–14.15).

der Ruhestellungen Auskunft. Dazu ist noch folgendes zu bemerken : In Intervallen von je 10 Minuten (Abszisse) wurden die Summen aller definitiven Ruhestellungen im Verlaufe von drei aufeinanderfolgenden Kontrollen eingetragen (Ordinate) ; um 9.00 Uhr beispielsweise 0 (8.50) + 0 (9.00) + 2 (9.10) = 2, um 9.10 Uhr 0 (9.00) + 2 (9.10) + 2 (9.20) = 4, um 9.20 Uhr 2 (9.10) + 2 (9.20) + 1 (9.30) = 5 usw. Damit soll vermieden werden, dass dem Ergebnis einer einzelnen Kontrolle allzuviel Gewicht beigemessen wird, es sollen vielmehr die sich auf eine

Zeitspanne von etwa 20 Minuten erstreckenden Tendenzen einer allgemeinen Unruhe oder Beruhigung festgehalten werden.

Aus dem Verlauf der Kurve ist leicht ersichtlich, dass die Ruhestellungen sich zeitweise auffällig massieren. Die Diskussion wird erleichtert, wenn wir den ganzen Versuch in drei Hauptphasen einteilen A (7.36–11.24), B (11.24–14–15) und C (14.15–20.54). Die beiden Phasen am Vormittag und am Nachmittag bis am Abend A und C sind durch einen regelmässigen rhythmischen Kurvenverlauf ausgezeichnet und zwar sind die Periodenabstände in beiden Fällen etwa identisch ; in der Phase B, also um die Mittagszeit, sind die Rhythmen noch deutlich, die Periodenabstände werden jedoch kürzer oder länger als am Vor- und Nachmittag. Nach der Phase C, d. h. etwa eine halbe Stunde nach dem astronomischen Sonnen- und Monduntergang werden die Käfer unruhiger, die Zahl der Ruhestellungen vermindert sich, und die Perioden werden undeutlicher. Diese nächtliche Unruhephase fällt zeitlich mit einer Wetterverschlechterung, mit starkem Regen und — um Mitternacht — mit einem schweren Gewitter zusammen ; auf eine graphische Darstellung ist deshalb verzichtet worden.

Wenden wir uns nun der Periodik in den Phasen A und C zu. Die Maxima folgen sich in zeitlichen Intervallen von etwa einer Stunde. Trotz des Unterbruchs durch Phase B lassen sich die Maxima und Minima von A und C recht gut in eine hypothetische kontinuierliche Periodik mit einer gleichbleibenden Periodenlänge von 57 Minuten einordnen. Das Experiment liefert uns jedoch nur in groben Zeitabständen von je 10 Minuten Ordinatenwerte. Wenn wir nun eine Periodik von 57 Minuten annehmen, fallen die Maxima und Minima der experimentell ermittelten Kurve in Abbildung 6 nicht genau mit den entsprechenden Extremwerten der hypothetischen Periodik zusammen. Um zu prüfen, ob unsere Annahme berechtigt sei, müssen wir die Maxima und Minima der experimentell ermittelten Kurve und der 57 Minuten Periodik möglichst präzis zur Deckung bringen und dann die Ordinatenwerte für diese hypothetischen Maxima und Minima durch Interpolation aus den zeitlich benachbarten Werten des Versuchs ermitteln. Diese Operation kann graphisch oder besser rein rechnerisch vorgenommen werden.

Tabelle 5 enthält die durch Interpolation gewonnenen Werte für die Zahl der definitiven Ruhestellungen während 30 Minuten bei Annahme einer Periodendauer von 57 Minuten. Es wird ferner angenommen, dass sich Minima und Maxima in gleichbleibenden Intervallen von 28½ Minuten folgen. Bei Berücksichtigung aller drei Versuchsphasen A, B und C (a) beträgt die Summe aller 14 Minima und Maxima 23,6 bezw. 57,8, der Mittelwert für Minima und Maxima 1,69 bezw. 4,13. Wenn wir die Störung um die Mittagszeit nicht berücksichtigen, sondern uns nur auf die Phasen A und C beschränken (b), werden die Unterschiede noch viel grösser und einheitlicher ; die entsprechenden Summen betragen dann 13,7 und 49,9 und die Mittelwerte für Minima und Maxima 1,25 bezw. 4,54.

Tabelle 5

Zeit	Minima	Maxima	Abweichung vom Minima - Mittel		Abweichung vom Maxima - Mittel	
			a	b	a	b
7.50	0.00		- 1.69	- 1.25		
8.18 1/2		4.85			+ 0.72	+ 0.31
8.47	0.30		- 1.39	- 0.95		
9.15 1/2		4.55			+ 0.42	+ 0.01
9.44	1.00		- 0.69	- 0.25		
10.12 1/2		4.00			- 0.13	- 0.54
10.41	1.10		- 0.59	- 0.15		
11.09 1/2		3.95			- 0.18	- 0.59
11.38	2.20		+ 0.51			
12.06 1/2		3.65			- 0.48	
12.35	3.50		+ 1.81			
13.03 1/2		3.30			- 0.83	
13.32	4.20		+ 2.51			
14.00 1/2		0.95			- 3.18	
14.29	0.00		- 1.69	- 1.25		
14.51 1/2		3.00			- 1.13	- 1.54
15.26	1.60		- 0.09	+ 0.35		
15.54 1/2		3.00			- 1.13	- 1.54
16.23	1.30		- 0.39	+ 0.05		
16.51 1/2		5.70			+ 1.57	+ 1.16
17.20	3.00		+ 1.31	+ 1.75		
17.48 1/2		6.70			+ 2.57	+ 2.16
18.17	1.60		- 0.09	+ 0.35		
18.45 1/2		3.45			- 0.68	- 1.09
19.14	1.80		+ 0.11	+ 0.55		
19.42 1/2		6.75			+ 2.62	+ 2.21
20.11	2.00		+ 0.31	+ 0.75		
20.39 1/2		3.95			- 0.18	- 0.59

Statistischer Kommentar : « *Werden die durch Interpolation errechneten Werte der Maxima und Minima einander gegenüber gestellt und wird die mittlere Differenz von 4,129–1,686 = 2,443 auf Grund der vorherrschenden Variationsverhältnisse innerhalb der beiden Gruppen auf Signifikanz geprüft, so kann festgestellt werden, dass die Differenz 2,443 nicht zufälligen Charakter aufweist (Irrtumswahrscheinlichkeit dieser Aussage kleiner als 1 ‰).* »

Die Deformation der Perioden während der Phase B könnte man sich so erklären, dass neben dem primären Rhythmus ein zweiter auftritt, welcher gegenüber dem ersten phasenverschoben ist, und dass die Periodenlänge um die Mittagszeit vorübergehend zunimmt. In Abbildung 7 sind alle Werte auf zwei Aktivitätsrhythmen verteilt, bei *a* folgen sich scharf getrennte Maxima in Abständen von 60, 70, 80, 80 Minuten, um dann in Phase C wieder in die früheren 57 Minuten Schwingungen überzugehen. Darüber lagert sich die etwas phasenverschobene Schwingung *b*, deren Maxima in Abständen von 65 und

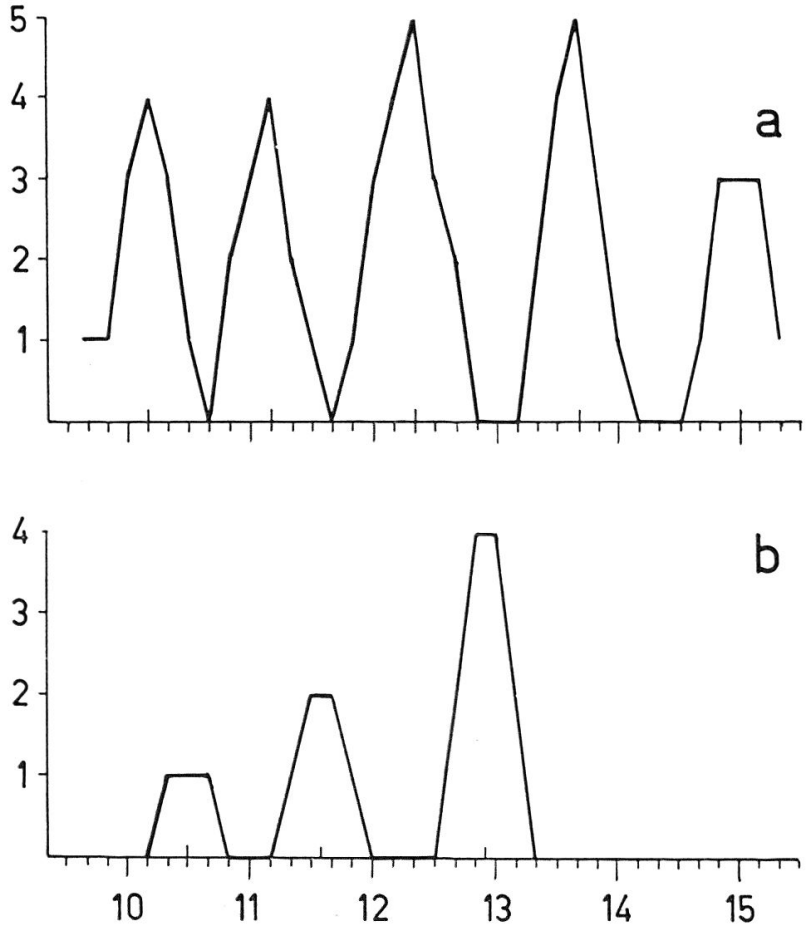

Abb. 7. — Analyse der mittäglichen Periodenstörung während der Versuchszeit B. Die Störung lässt sich durch Überlagerung von zwei phasenverschobenen Perioden *a* und *b* und durch vorübergehende Dehnung der Periodenlängen erklären.

75 Minuten aufeinanderfolgen und deren Amplituden sich von 10.30 bis 13.00 Uhr stetig vergrössern ; nach 13.00 verschwindet diese vorübergehende Störung.

Von der Annahme ausgehend, die periodische Häufung von Ruhestellungen sei nicht zufällig, erhebt sich sofort die Frage nach der Ursache dieses Phänomens. Sicher liegt kein individueller Aktivitätsrhythmus vor ; denn die Kurve ist das Ergebnis von etwa 100 Einzelversuchen in 8 verschiedenen Versuchsschalen unter 32 verschiedenen Winkelstellungen zwischen der geographischen Nordrichtung und dem Vektor künstlicher elektrischer Felder, wobei die kältestarren Versuchstiere fortwährend aus einer Temperatur von etwa 1°C in eine solche von 20°C übertragen wurden. Es muss auch geprüft werden, ob der Rhythmus ein versuchstechnisches Kunstprodukt sei. Nehmen wir an, die kältestarren Tiere brauchten in den Versuchsschalen von 20°C alle etwa 50 Minuten, bis sie durch den Temperaturanstieg aktiviert und infolge einer physiologischen Umstimmung wieder inaktiviert würden, so würde nach gemeinsamem Start in allen 8 Schalen nach 50 Minuten eine Häufung der Ruhestellung folgen, später nach 10 Minuten müssten viele Tiere ersetzt werden und nach weiteren 50 Minuten würde bei dieser zweiten Serie wieder ein Inaktivitätsmaximum folgen. Wenn weitaus die meisten Käfer einer solchen Regel folgen würden, könnten vielleicht zwei bis drei deutliche Perioden aufeinanderfolgen, doch ginge die Periodik infolge der Streuung allmählich verloren. Wir haben aber gesehen, dass sich nach Versuchsbeginn im ersten Inaktivitätsmaximum nur zwei Käfer zur Ruhe gesetzt haben, dass darauf trotzdem sehr gleichförmige Perioden folgen und dass sich die Periodik sogar nach der mittäglichen Störung autonom wieder etabliert.

Wir können auch einige ausgeprägte Maxima herausgreifen und prüfen, ob sie sich auf Käfer zurückführen lassen, welche einheitlich 50 Minuten bis zur Einnahme der definitiven Ruhestellung in der Schale verbracht haben: Maximum 8.20, 5 Käfer, Start bis Ruhe 50, 50, 90, 90, 100 Minuten ; Maximum 9.20, 5 Käfer, Start bis Ruhe 30, 30, 40, 50, 50 Minuten ; Maximum 17.50–18.00, 7 Käfer, Start bis Ruhe 20, 20, 30, 50, 60, 70, 90 Minuten ; Maximum 19.40, 7 Käfer, Start bis Ruhe 30, 40, 40, 50, 90, 90, 100 Minuten. Wir finden hier keine Andeutung einer einheitlichen "Start-Ruhe" Dauer ; die Aktivität auch jener Käfer, welche am meisten für die Aufrechterhaltung der Periodik beitragen, ist sehr unterschiedlich.

In Abbildung 8 sind sämtliche Versuchstiere nach « Start-Ruhe-Zeiten » geordnet eingetragen. Bei 50 Minuten finden wir kein Maximum der Häufigkeit, aus dem sich die Aktivitätsperioden erklären liessen, dagegen treten Maxima bei 30–40 und 80–90 Minuten auf. Dies spricht ebenfalls gegen eine physiologisch vorbestimmte Start-Ruhe-Dauer.

Es gibt theoretisch einen Grenzfall, bei welchem sich bei kleiner Periodenzahl eine versuchstechnisch-physiologisch bedingte von einer

exogenen Periodik nur schwer unterscheiden liesse. Wenn nämlich Käfer in allen Schalen gleichzeitig starten und nach bestimmter Aktivitätszeit gleichzeitig zur Ruhe kommen, folgt daraus wieder ein gemeinsamer zweiter Start und eventuell ein dritter und vierter. Daraus würden nicht nur eine auffällige Periodik, sondern auch einheitliche Laufzeiten resultieren. Ein Entscheid « exogene oder versuchstechnisch-physiologisch bedingte Periodik » müsste in diesem Falle mit Hilfe von gestaffelten Startzeiten gefällt werden.

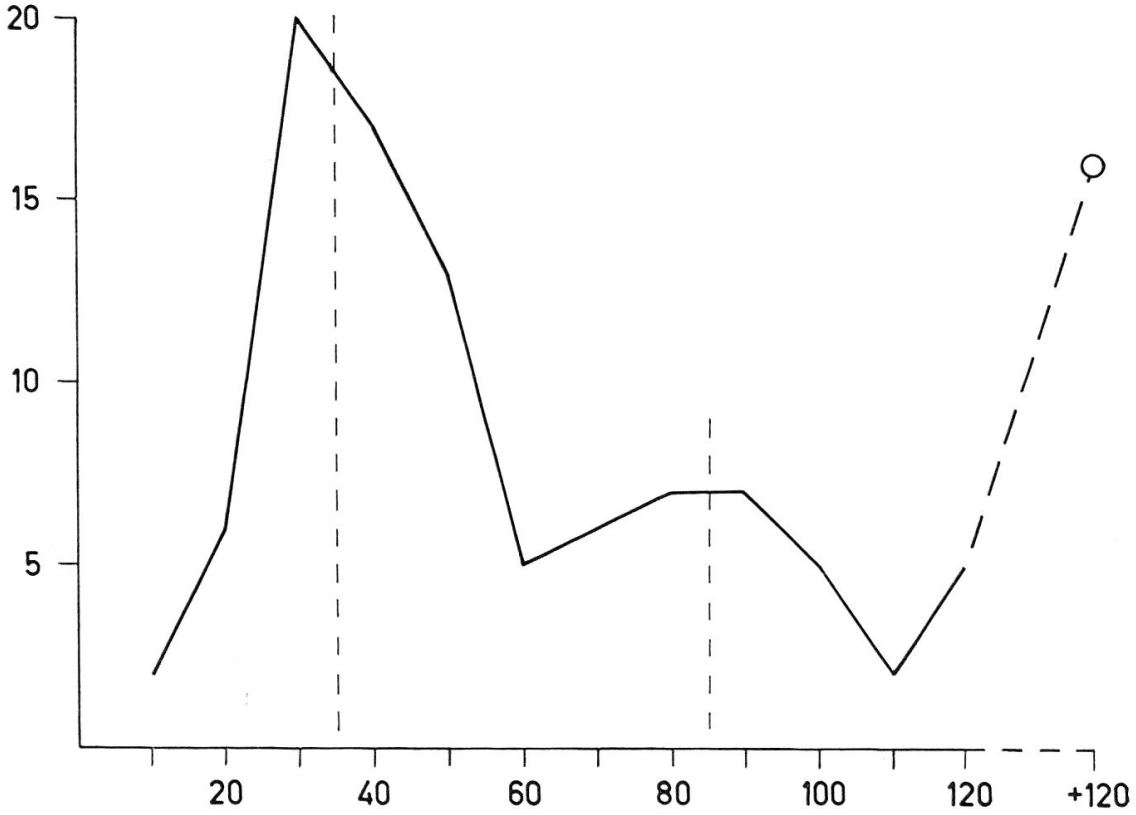

Abb. 8. — Häufigkeitsverteilung der verschiedenen « Start-Ruhe »-Zeiten von 10 bis 120 Minuten und über 120 Minuten. Die Maxima liegen bei 30–40 und 80–90 Minuten. Keine Normalverteilung um ein physiologisch bedingtes Maximum. Abszisse : « Start-Ruhe »-Zeiten ; Ordinate : Zahl der Käfer.

Wenn nun aber trotz sehr unterschiedlicher Startzeiten der beteiligten Käfer trotz der mittäglichen Störung und trotz einer relativ langen Versuchsdauer die etwa stündlichen Rhythmen sich durchzusetzen vermögen, muss an eine Steuerung durch penetrante ultraoptische Aussenfaktoren gedacht werden.

f) *Zeitliche Häufung in der Wahl bestimmter Richtungen zum elektrischen Feld.*

Schliesslich besteht noch eine ganz allgemeine Korrelation zwischen Versuchszeit und Einstellung der Körperachsen zum richtungsvariablen

elektrischen Feld. In Abbildung 9 sind für sämtliche Einzelergebnisse auf der Abszisse die Kontrollzeiten und auf der Ordinate die Einstellungen zum elektrischen Feld aufgetragen. Um eine dichtere Punktbesetzung des Diagramms zu erhalten, wurden alle Werte durch Drehung um 90 oder 180° auf den Sektor 1–16 des elektrischen Richtungskreises transponiert.

Diese Operation stützt sich auf die Erfahrung, dass in der ultraoptischen Orientierung neben einer Vorzugsrichtung oft auch die entsprechende Gegenrichtung (+ 180°) und die darauf senkrecht stehende Achse (± 90°) als Vorzugsrichtungen zweiten und dritten Grades frequentiert werden und dass eine bestimmte Orientierungstendenz oft weniger durch einen einzelnen Strahl, als durch ein vierstrahliges Achsenkreuz charakterisiert wird.

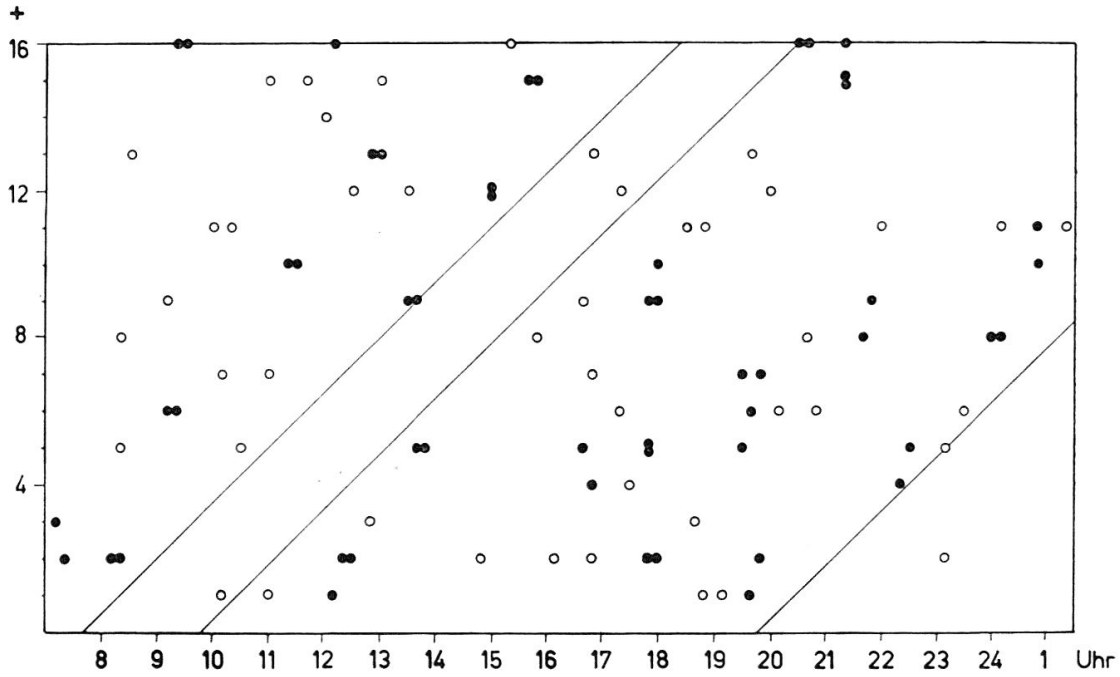

Abb. 9. — Korrelation zwischen Versuchszeit und Richtungswahl ; sämtliche Körperrichtungen wurden auf den Sektor 1–16 des elektrischen Richtungskreises transponiert. Werte, welche einen Partner gleicher Richtung ± 1 Teilstrich und gleicher Kontrollzeit ± 10 Minuten besitzen, sind durch schwarz ausgefüllte Kreise hervorgehoben, isolierte Werte = helle Kreise. Auffällig häufige Paarbildungen.

Wenn keine elektrische Orientierung und keine zeitliche Häufung von Ruhestellungen auftreten würden, wären die 97 Ergebnisse im Diagramm auf 16 Richtungen und 111 Kontrollzeiten, d. h. auf 16 × 111 = 1776 mögliche Punkte zufällig verteilt. Wenn jedoch zu bestimmten Zeiten bestimmte Achsenkreuze bevorzugt werden, müssen im Diagramm einzelne Punkte zu Paaren zusammenrücken, indem sie entweder zeitlich und richtungsmässig zusammenfallen, oder infolge der versuchstechnisch und physiologisch bedingten Streuung nur um

± 10 Minuten oder ± 1 Teilstrich voneinander abweichen. In Abbildung 9 sind zur Verdeutlichung alle Punkte, die solchen Paaren angehören, schwarz hervorgehoben. Von den 97 Punkten bleiben nur 45 isoliert, 52 bilden Paare : 3 Paare fallen zusammen, 13 sind richtungsgleich jedoch um 10 Minuten verschoben, 3 fallen zeitlich zusammen sind jedoch um 1 Teilstrich verschoben, 9 Paare sind schliesslich um 1 Teilstrich und 10 Minuten verschoben. Eine so hochgradige zeitliche und richtungsmässige Koinzidenz ist bei rein zufälliger Verteilung unwahrscheinlich.

Alle drei bisher behandelten Phänomene, die elektrische Feinorientierung, die komplementäre zeitliche Variation in der elektrischen Sektorenorientierung und die überindividuellen Aktivitätsrhythmen begünstigen diese Koinzidenz, sie würden jedoch — jedes einzelne für sich allein — kaum ausreichen, um diese auffällige Zeit-Orientierungs-Relation hervorzubringen.

g) *Diskussion der Versuchsergebnisse und Schlussfolgerungen.*

Bevor wir die Versuchsergebnisse in sinnesphysiologischer Hinsicht zu deuten versuchen, wollen wir einige allgemeine Bemerkungen des Statistikers, Herrn Prof. H. L. Le Roy vorausschicken :

« *Die Art und die Struktur des Materials ist so geartet, dass eine gewisse Willkür bei der Gruppierung nicht umgangen werden kann : Man benützt eine gewisse Information des vorliegenden Unterlagenmaterials. Da jedoch die Gruppierungen schlussendlich durchwegs erstaunliche Symmetrien aufweisen und die Ergebnisse z. T. wenigstens sinngemäss wiederholt beobachtet werden können (vgl. Periodizität auf Grund des Intervalls von 2,9 Teilstrichen), dürfen systematische Einflüsse als existent bezeichnet werden, insbesondere auch darum, weil die Irrtumswahrscheinlichkeiten durchwegs unerwartet tief ausfallen (ca. 1 ‰).* »

Die Art der Versuchstechnik schliesst in bezug auf die elektrische Feinorientierung « falsche Korrelationen » aus. Mit der Methode der maximalen Richtungsvariabilität der künstlichen elektrischen Felder gelingt es nämlich, Reaktionen der Käfer auf diese Felder von solchen auf triviale oder andere ultraoptische Bezugssysteme zu trennen. Nehmen wir beispielsweise an, die Käfer bevorzugen auf Grund optischer, geruchlicher, erdmagnetischer oder irgendwelcher anderer Wahrnehmung eine Ausrichtung nach dem geographischen Nordpol (Abbildung 10a), so würde automatisch eine grosse Streuung in bezug auf den Vektor des richtungsvariablen elektrischen Feldes resultieren (b). Dasselbe gilt für irgendwelche andere geographische Vorzugsrichtung. Die Stellung des elektrischen Feldes ist für den Käfer im Innern der Versuchsschale auf Grund trivialer Informationsquellen nicht wahrnehmbar. Man muss auch bedenken, dass die Ergebnisse gleichzeitig und fortlaufend in 8 verschiedenen Versuchsschalen gewonnen worden sind.

Nur in einem Extremfall wäre theoretisch ein Abklatsch einer geographischen Orientierung mit trivialen Komponenten auf das elektrische Diagramm möglich. Wenn sich die Käfer nämlich sehr genau nach einer bestimmten Himmelsrichtung (oder nach verschiedenen Himmelsrichtungen mit einer Differenz von zwei Teilstrichen oder einem Vielfachen von zwei Teilstrichen) einstellen würden, könnte infolge der relativen Drehung des elektrischen Feldes um ein Vielfaches von zwei Teilstrichen eine « pseudoelektrische Feinorientierung » mit einem Periodenabstand von zwei Teilstrichen resultieren. Dieser Grenzfall lässt sich jedoch mit Sicherheit ausschliessen, weil die geographische Ausrichtung der Käfer keine überzufällige Ordnung erkennen lässt und die Periodenlänge der postulierten Feinorientierung nicht 2 sondern 2,9 Teilstriche beträgt ; diese auffällige Periodik kann deshalb nicht rein versuchstechnisch bedingt sein.

Ganz abgesehen von diesen Überlegungen sei noch daran erinnert, dass in bezug auf Gleichförmigkeit des physiologischen Zustandes der Versuchstiere und auf den Ausschluss störender Informationsquellen extrem günstige Bedingungen geherrscht haben : die Versuchstiere gehörten alle demselben Geschlecht an ; sie wurden alle im Zustand der Winterruhe am gleichen Tag und Ort vier Monate zuvor ausgegraben, ohne sie aus ihrer Starre zu wecken, nur kurze Zeit dem Tageslicht ausgesetzt, bis zu ihrer individuellen Übertragung in die Versuchsschalen in Einzelhaft — Kopf nach unten — bei etwa 1° Celsius gehalten ; bei

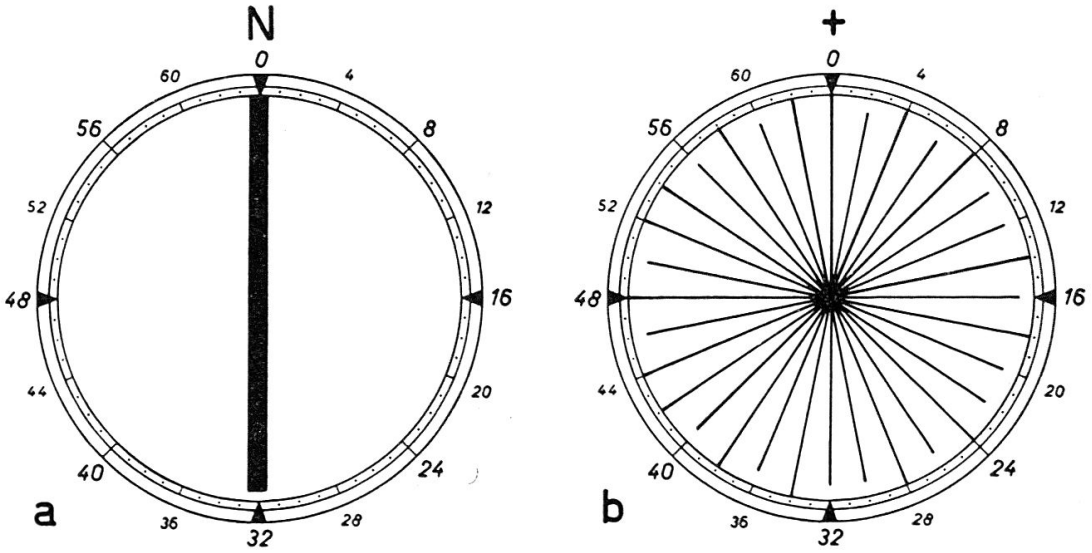

Abb. 10. — Effekt der Richtungsvariabilität der künstlichen elektrischen Felder. Die Vektoren der elektrischen Felder werden von einem Einzelversuch zum folgenden derart gedreht, dass eine maximale Variabilität in ihrer geographischen Lage resultiert. Damit können elektrische und geographische Orientierungstendenzen voneinander getrennt werden. Eine einheitliche Einstellung der Käfer nach einer bestimmten Himmelsrichtung (a) würde beispielsweise eine maximale Streuung in bezug auf die richtungsvariablen elektrischen Felder zur Folge haben (b).

Beginn jedes Einzelversuches setzte man die kältestarren Tiere genau nach Norden ausgerichtet in die Versuchsschalen ; infolge der Erhöhung ihrer Körpertemperatur auf 20°C begannen sie in den dunkel gehaltenen, glattwandigen, horizontalen, runden Glasdoppelschalen Wendungen und Läufe auszuführen ; sie hatten keine Möglichkeit, sich optisch oder tigmotaktisch irgendwie auszurichten ; der Versuchsraum war unterirdisch, fensterlos, diffus und schwach künstlich beleuchtet und mit einem feinmaschigen Faradaykäfig vor Radiowellen und ähnlichen elektromagnetischen Einwirkungen abgeschirmt ; alle Versuchsschalen standen unter dem Einfluss eines künstlichen elektrostatischen Feldes von 100 Volt/16 cm. Der Experimentator hatte während des Versuchs keine Ahnung vom Ergebnis, er konnte deshalb auch nicht unbewusst durch irgendwelche Prognosen beeinflusst werden, weil die relativen Stellungen der Käfer zum elektrischen Feld erst nachträglich berechnet werden. Die bekannten variablen Faktoren waren lediglich die sukzessiven Startzeiten der einzelnen Käfer und die Himmelsrichtungen der künstlichen elektrischen Felder. Hätten die Käfer nur auf triviale, allgemein bekannte äussere Reize reagiert, dann müssten sich ihre Ruhestellungen rein zufallsmässig auf alle Himmelsrichtungen verteilen und auch keine Korrelation zur Stellung der elektrischen Feldvektoren erkennen lassen.

Die Käfer haben sich gegenüber den Vektoren der künstlichen elektrischen Felder nicht zufallsmässig eingestellt, sondern zeigen drei eigentümliche Tendenzen :

a) es werden bestimmte breite Winkelbereiche in bezug auf die Feldvektoren bevorzugt, andere gemieden (Sektorenorientierung) ;

b) bevorzugte und gemiedene Sektoren drehen sich im Verlaufe der Versuchszeit, so dass bevorzugte zu gemiedenen werden können und umgekehrt (komplementäre zeitliche Variation in der Orientierung) ;

c) innerhalb bevorzugter Sektoren lässt sich noch eine feinere Differenzierung in bevorzugte und gemiedene Bereiche nachweisen, welche die Variationen unter *b)* überdauert und auf dem elektrischen Richtungskreis gesamthaft zu einem periodischen Wechsel zwischen bevorzugten und gemiedenen Richtungen führt ; die Periodenlänge dieser Feineinstellung der Käfer beträgt 2,9 Teilstriche oder 1/22 des Kreisumfangs (elektrische Feinorientierung).

Die aktive, systematische Ausrichtung in bestimmten Winkeln zu den Vektoren von elektrischen Feldern muss als Orientierungsleistung bewertet werden, auch wenn entsprechende « Sinnesorgane » noch nicht bekannt sind. Reaktionen, welche ein derart feines Richtungsunterscheidungsvermögen offenbaren, erinnern an Taxien ; man könnte von Elektrotaxis sprechen. Die in Frage stehenden Leistungen dürfen nicht

mit der bekannten Galvanotaxis vermengt werden, welche zu einer Einstellung der Körperachse in der Richtung eines elektrischen Stromes führt und keine weitere Differenzierung in der Richtungswahl erlaubt. In unseren Versuchsschalen fliesst auch kein Strom. Die periodische Folge bevorzugter Richtungen erinnert an Bauplan und Funktion des Facettenauges, wo der Ommatidienwinkel nicht nur morphologisch, sondern auch sinnesphysiologisch die kleinste Einheit bildet. Der Käfer verhält sich so, wie wenn er über ein funktionell radiäres, facettiertes Organ zur Wahrnehmung der Vektorenrichtung elektrischer Felder verfügen würde und eines dieser Elemente nach dem Vektor des elektrischen Kraftfeldes ausrichten würde (3). Vielleicht ist die elektrische Orientierung eine Fähigkeit, welche im normalen Leben des Käfers gar nicht oder nur ganz ausnahmsweise zur räumlichen Orientierung verwendet wird und mit den normalen Berührungs- und Lichtreaktionen nicht konkurrieren kann. Sie könnte mit andern, vielleicht noch komplexeren zentralnervösen Leistungen zusammenhängen. Das würde aber nichts an der Tatsache ändern, dass die elektrische Orientierung zum sinnesphysiologischen Inventar des Maikäfers gehört. Eine experimentell nachgewiesene Orientierungsleistung kann nicht in Frage gestellt werden, nur weil ihre physiologische und biologische Bedeutung noch nicht geklärt ist.

Auch aus dem vorliegenden Versuch muss gefolgert werden, dass die Laufzeit der Käfer in den Glasschalen durch ultraoptische Einflüsse gesteuert oder doch wenigstens beeinflusst werde. Eine solche Aktivitätssteuerung tritt in zwei voneinander unabhängigen Befunden deutlich zu Tage. Eine Querstellung des elektrischen Feldvektors zur geographischen Nordsüd-Achse vermindert die Aktivität. Der Käfer empfängt ausser dem künstlichen elektrischen Feld sicher noch weitere vektoriell gerichtete ultraoptische Informationen. Je nach der Stellung des elektrischen Feldes zum übrigen Felderkomplex beruhigen sich die Käfer schneller oder langsamer. Dieses merkwürdige Phänomen steht wohl im Zusammenhang mit der Tendenz der Käfer, gegenüber mehreren verschiedenartigen Feldvektoren bestimmte Körperstellungen einzunehmen; je nachdem ob eine solche kombinierte Orientierung leicht gelingt oder nicht, kommt der Käfer früher oder später zur Ruhe.

Dieser Befund deckt sich mit bisherigen Ergebnissen (2). Im Versuch 1 mit seiner extrem präzisen Korrelation zwischen der gegenseitigen Lage von künstlichen horizontalen magnetischen und elektrischen Feldern und der Aktivität führten Parallel- und Querstellung der Feldvektoren zu rascherer Beruhigung als Diagnonalstellung. Im vorliegenden Versuch ist eine Parallelstellung des künstlichen elektrischen Feldes zum erdmagnetischen Feld nicht möglich, weil der elektrische Feldvektor nur in der Horizontalebene beweglich ist und der Vektor des erdmagnetischen Feldes zu dieser Ebene schief steht. Von den beiden aktivitätsvermindernden Lagen bleibt also nur die Querstellung, d. h. die Ostwest-Lage des künstlichen elektrischen Feldes übrig und diese

zeigt denn auch ein ausgeprägtes Aktivitätsminimum. Unser Befund steht aber auch in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Versuch 5, wo unter dem Einfluss eines richtungsvariablen horizontalen elektrischen Feldes und unter Ausschluss künstlicher magnetischer Felder die kürzeste Laufzeit bei Ostwest-Stellung des elektrischen Feldes beobachtet wurde. Auch in Versuch 4, 6 und 7 führte eine Querstellung des künstlichen elektrischen Feldes zum erdmagnetischen Feld zu einer relativ raschen Beruhigung.

Das Aktivitätsminimum, welches mit der Lage des elektrischen Feldvektors auf oder in der Nähe der geographischen Ostwest-Achse korreliert ist, ist wohl das bedeutendste, aber nicht das einzige. Die Differenzierung geht noch weiter, indem in den symmetrisch dazu liegenden geographischen Achsen 6/38 und 26/58 zwei weitere, statistisch jedoch schwerer erfassbare Minima auftreten. Gesamthaft ist jedoch an einer nun schon mehrfach bestätigten Beziehung zwischen der geographischen Lage des Vektors eines künstlichen elektrostatischen Feldes und der Laufdauer der Käfer in den Versuchsschalen nicht mehr zu zweifeln.

Dieses Resultat führt nun zwanglos zur Frage, ob die im vorliegenden Versuch sehr ausgeprägten überindividuellen Aktivitätsrhythmen ebenfalls mit einer gegenseitigen Drehung der Vektoren physikalischer Felder zusammenhängen. Wenn wir schon annehmen müssen, dass die Rhythmen durch exogene ultraoptische Einflüsse ausgelöst werden, wären vorläufig drei Ursachen denkbar :

1. die verantwortlichen Einflüsse sind durch Intensitätsschwankungen charakterisiert ; bestimmte Intensitäten beantwortet der Käfer mit vermehrter Unruhe, andere mit vermehrter Ruhe ; die registrierten Aktivitätsrhythmen sind nichts anderes als ein Abklatsch solcher Intensitätsschwankungen ;

2. die verantwortlichen Einflüsse sind vektoriell gerichtet, die Himmelsrichtungen dieser Vektoren verändern sich ; bestimmte Vektorenrichtungen in bezug auf die Vektoren des erdmagnetischen Feldes und anderer mehr oder weniger richtungsstabiler Bezugssysteme erhöhen, andere vermindern die Aktivität, ähnlich wie die relativen Stellungen elektrischer und magnetischer Felder die Aktivität beeinflussen können ;

   a) die Vektoren der verantwortlichen Einflüsse erleiden periodisch pendelnde Richtungsänderungen zwischen einer aktivitätsfördernden und einer aktivitätshemmenden Stellung ;

   b) die Vektoren der verantwortlichen Einflüsse drehen sich kontinuierlich ; dank der funktionellen Facettierung der « Empfangsorgane » (siehe elektrische Feinorientierung !) wechseln periodisch aktivitätshemmende Stellungen mit aktivitätsfördernden.

Unter Fall 1 würden kosmische, tellurische oder elektrotechnische Einflüsse fallen, welche eine solche Stundenperiodik aufweisen und auf den Maikäfer sehr wirksam sind. Es ist allerdings zu bedenken, dass solche Aktivitätsrhythmen nicht selten bei Tag und Nacht, in verschiedenen Jahreszeiten und in einem Faradaykäfig registriert werden, dass sie gelegentlich auffallende Symmetrien aufweisen und dass es in Vorversuchen gelungen ist, sie durch Veränderung des richtungskonstanten Felderkomplexes mit künstlichen richtungsstabilen elektrischen und magnetischen Feldern zu deformieren.

Bei Annahme der Erklärung 2a müsste die Amplitude der Pendelbewegung des Vektors mit der Facettengrösse des hypothetischen Empfangsorgans irgendwie in Beziehung gesetzt werden können. Die Deutung 2b setzt keine Intensitäts- oder Richtungsperiodik voraus ; der wirksame gerichtete Einfluss wäre beispielsweise kosmischen Ursprungs und die gleichförmige Richtungsänderung des Vektors würde der Erdrotation entsprechen.

h) *Zusammenfassung*

1. Es wird eine Methode beschrieben, mit welcher Orientierungsreaktionen des Maikäfers (*Melolontha vulgaris* F.) auf richtungsvariable elektrostatische Felder von 100 Volt/16 cm von Reaktionen auf andere Bezugssysteme getrennt werden können.

2. Die Käfer bevorzugen und meiden im vorliegenden Versuch bestimmte Sektoren in bezug auf die Vektoren elektrischer Felder (elektrische Sektorenorientierung). Die Sektorenwahl verschiebt sich im Verlaufe des Versuchs, so dass bevorzugte Bereiche zu gemiedenen werden und umgekehrt (komplementäre zeitliche Variation in der elektrischen Orientierung).

3. Innerhalb der bevorzugten Sektoren lässt sich noch eine feinere Differenzierung in der Richtungswahl feststellen, indem bevorzugte und gemiedene Richtungen periodisch miteinander abwechseln ; der Periodenabstand beträgt 2,9 Teilstriche oder 1/22 des elektrischen Richtungskreises (elektrische Feinorientierung).

4. Ein früherer Befund, wonach die relative Lage der Vektoren elektrischer Felder zu den Vektoren anderer ultraoptischer Bezugssysteme die Aktivität der Käfer beeinflusst, ist durch ein weiteres Beispiel bestätigt worden.

5. Scheinbar unabhängig von den experimentell gesetzten elektrischen Feldern läuft während des ganzen Tages — mit einer kurzfristigen Störung um die Mittagszeit — ein überindividueller Aktivitätsrhythmus von etwa 57 Minuten Periodendauer. Verschiedene Möglichkeiten der Entstehung solcher Rhythmen werden diskutiert.

6. Die Mehrzahl der Befunde ist einer statistischen Prüfung durch das Laboratorium für Biometrik und Populationsgenetik der Eidg.

Technischen Hochschule in Zürich unterzogen worden. In den meisten Fällen beträgt die Irrtumswahrscheinlichkeit weniger als 1 $^0/_{00}$.

Summary

Orientation of cockchafers (*Melolontha vulgaris* F.) can be influenced by artificial electrostatic fields. A method is described separating this electric orientation from other orientation tendencies. The insects prefer and avoid definite sectors relative to the vectors of these electric fields but these sectors shift in the course of the experiment (complementary variation in the electric orientation). Inside these preferred sectors the distribution of selected directions is not homogeneous, definite maxima and minima following periodically in an interval corresponding to 1/22 of the circle (subtle electric orientation). In accordance to former results activity of the insects can be influenced by altering the geographic position of the artificial electric fields. In addition to these reactions rhythmical changes in activity can be observed in intervals of about 57 minutes ; they are induced by additional, not yet identified, physical influences. The greater part of the results has been examined statistically by the Laboratory of Biometry and Population Genetics of the Federal Institute of Technology at Zurich. In most cases the probability of error is less than 1 $^0/_{00}$.

LITERATUR

1. SCHNEIDER, F., 1960. *Der experimentelle Nachweis einer magnetischen und elektrischen Orientierung des Maikäfers.* Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges. im Kanton Aargau, 132–134.
2. — 1961. *Beeinflussung der Aktivität des Maikäfers durch Veränderung der gegenseitigen Lage magnetischer und elektrischer Felder.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges., **33**, 223–237.
3. — 1962. *Die Feinorientierung des Maikäfers nach physikalischen Feldern als Indiz für Leistungsfähigkeit und Bau entsprechender Sinnesorgane.* Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges. in Schuls, 116-118.
4. — 1963. *Ultraoptische Orientierung des Maikäfers (Melolontha vulgaris F.) in künstlichen elektrischen und magnetischen Feldern.* Internat. Symposium über die Orientierung der Tiere in Garmisch-Partenkirchen 1962 ; Ergebn. d. Biologie, **26**, 147–157 (im Druck).
5. — 1963. *Systematische Variationen in der elektrischen, magnetischen und geographisch-ultraoptischen Orientierung des Maikäfers.* Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich, **108** (im Druck).