

Die Antennen von *Calliphora* als Anzeiger der Fluggeschwindigkeit

Von DIETRICH BURKHARDT und GÜNTER SCHNEIDER *

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg
(Z. Naturforsch. 12 b, 139—143 [1957]; eingegangen am 19. Oktober 1956)

Ein Luftzug, der die Antenne von *Calliphora erythrocephala* trifft, löst im Antennennerv unregelmäßige Serien großer spike-ähnlicher Potentiale aus, deren Dichte mit wachsender *Luftgeschwindigkeit* zunimmt. Wenn die Arista statt durch einen Luftstrom mit dem Mikromanipulator nach hinten gedrückt wird, treten ähnliche Entladungen auf, jedoch nur *während* der Drehung des Funiculus in seinem vom Johnstonschen Organ kontrollierten Pedicellus-Gelenk. Ein *konstanter* Dauerausschlag des Funiculus wird von dichten Folgen kleinerer Impulse angezeigt, die ohne merkliche Veränderung lange Zeit anhalten.

Luftschall bis zu einer Frequenz von 500 Hz erzeugt im Antennennerv regelmäßige Potentialserien, deren Frequenz von der Reizfrequenz und deren Höhe von der Schallintensität abhängt. Für Töne zwischen 150 und 250 Hz, also im Bereich der Flügelfrequenz von *Calliphora*, ist die Antenne kaum weniger empfindlich als das Menschenohr.

In Verhaltens-Versuchen wird gezeigt, daß die Geschwindigkeit der frei fliegenden *Calliphora* von den Johnstonschen Organen gesteuert wird. Auch die „Schall“-Empfindlichkeit der Fliegenantenne scheint im Dienste dieser Aufgabe zu stehen: Infolge ihrer hohen Eigenfrequenz kann die *Calliphora*-Antenne mit einer Einstellzeit von nur 1 msec die durch jeden einzelnen Flügelschlag erzielte Beschleunigung *gesondert* anzeigen.

Fliegen (*Muscaria*), die — unter experimentellen Bedingungen — fest aufgehängt mit den Flügeln schwirren, bringen wie im freien Flug die schlaff herabhängenden Beine in eine charakteristische „Flugstellung“ und verändern die Schwingungsbahn der Flügel, wenn ein Luftstrom symmetrisch von vorn auf ihre Antennen trifft. Für diese Reaktionen ist offenbar das am Pedicellus-Funiculus-Gelenk ansetzende Johnstonsche Organ verantwortlich, denn sie werden nur durch Bewegungen zwischen Pedicellus (2. Antennenglied) und Funiculus (3. Antennenglied) ausgelöst, während Bewegungen zwischen Kopf und Scapus (1. Antennenglied), zwischen Scapus und Pedicellus und zwischen Funiculus und Arista (Fühlerborste) unwirksam bleiben¹. Anatomische Untersuchungen haben gezeigt: Es sind keine Muskeln vorhanden, die den Funiculus *aktiv* gegen den Pedicellus bewegen könnten; als einzige *passive* Bewegungen im Pedicellus-Funiculus-Gelenk sind Drehungen des Funiculus um seine etwa dorsoventral verlaufende Längsachse möglich^{2, 3}. Unter dem Binokular läßt sich unmittelbar beobachten, daß ein Luftstrom den Funiculus im Pedicellus-Gelenk um seine Längsachse dreht¹. Die Luftkräfte greifen vor-

wiegend an der Arista an⁴; sie wirkt als Hebel, der den Funiculus bewegt.

Mit der elektrophysiologischen Methode ist die Fliegenantenne noch nicht auf ihre Strömungsempfindlichkeit geprüft worden. Dies war das Ziel der vorliegenden Arbeit. Zum Verständnis der elektrophysiologischen Befunde war es nötig, die Frage nach der biologischen Bedeutung des Antennen-Strömungssinnes in Verhaltens-Experimenten zu untersuchen.

I. Elektrophysiologische Untersuchungen der *Calliphora*-Antenne

Methoden: Mit Stahl-Mikroelektroden nach BURKHARDT⁵ wird vom Antennennerv des isolierten Kopfes im Pedicellus, im Scapus oder im Kopf selbst abgeleitet. Die Potentiale werden mit einem Wechselspannungs-Verstärker (untere Grenzfrequenz etwa 20 Hz) verstärkt und am Kathodenstrahl-Oszillographen abgelesen oder photographiert. Das Präparat wird während der Experimente unter dem Binokular beobachtet, da die Antenne häufig Spontanbewegungen macht, die die untersuchten Reaktionen stören können. Versuche, bei denen sich die Antennen aktiv bewegt haben, werden daher nicht ausgewertet.

* Die Experimente sind zum Teil mit Apparaten durchgeführt worden, die die Deutsche Forschungsgemeinschaft Herrn Prof. AUTRUM zur Verfügung gestellt hat.

¹ F. S. J. HOLLICK, Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B 230, 357 [1940].

² F. EGGERS, Z. Morphol. Ökol. 2, 259 [1924].

³ R. STADTMÜLLER, Zulassungsarbeit für das Staatsexamen, Würzburg 1955.

⁴ G. STEINER, Naturwissenschaften 41, 287 [1954].

⁵ D. BURKHARDT, Z. vergleich. Physiol. 36, 595 [1954].

Die Strömungs-Empfindlichkeit der Fliegenantenne konnte bei *Calliphora erythrocephala* elektrophysiologisch nachgewiesen werden. Ein Luftstrom, der von vorn auf die Antenne trifft, löst im Antennennerv unregelmäßige Serien von spike-ähnlichen Aktionspotentialen aus (Abb. 1). Ihre mittlere Dichte

Zum Vergleich wurde die Arista statt durch einen Luftstrom durch eine am Mikromanipulator befestigte Nadel nach hinten gedrückt. Bei der Drehung des Funiculus um seine Längsachse erscheinen ähnliche Entladungen wie bei Luftströmungs-Reizen (Abb. 2). Die gleichen Impulsserien erhält man, wenn das

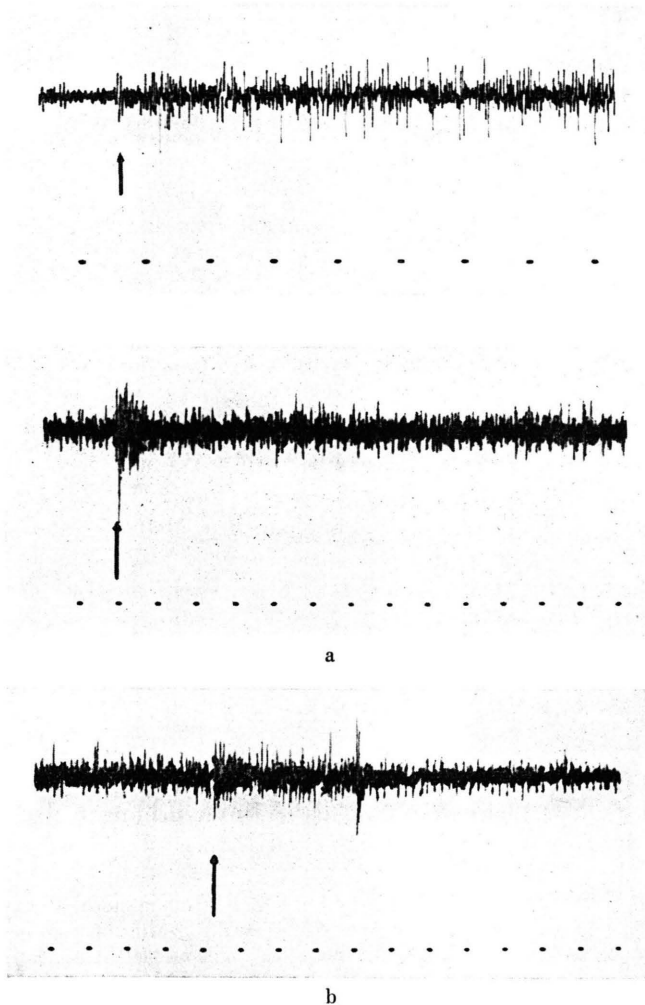


Abb. 1. Aktionspotentiale des Antennennerven bei Reizung der Antenne durch Luftströmung von vorn. Der Pfeil bezeichnet den Einsatz der durch die Anströmung ausgelösten Entladungen. Zeitmarke: 60 msec.

Abb. 2. Aktionspotentiale des Antennennerven. a) Der Funiculus wird mit dem Mikromanipulator durch Druck gegen die Arista aus seiner Normal-lage gedreht. Der Pfeil bezeichnet den Einsatz der während der Drehung auftretenden phasischen Aktionspotentiale. Anschließend erhöhte tonische Aktivität. b) Rückkehr des Funiculus in seine Ausgangslage. Der Pfeil bezeichnet den Einsatz der während der Rückdrehung auftretenden phasischen Aktionspotentiale. Anschließend die geringere tonische Aktivität der Ausgangslage. Zeitmarke: 60 msec.

steigt mit zunehmender *Geschwindigkeit* der Luftbewegung. Schon ein ganz schwacher Luftzug kann deutliche Entladungen erzeugen. Die mittlere Höhe und Dichte der Impulsfolgen bleibt etwa konstant, solange der Strömungsreiz anhält. Der Funiculus ist während der Anströmung dauernd in zitternder Bewegung. Diese unter dem Binokular als Unschärfe erkennbaren Drehschwingungen sind wahrscheinlich auf kleine, unregelmäßige Änderungen der Luftgeschwindigkeit (Wirbelbildung?) zurückzuführen.

3. Antennenglied nach Entlastung der Arista in seine Ausgangslage zurückkehrt. Diese großen spike-ähnlichen Potentiale zeigen sich nur *während* der Bewegung und verschwinden, sobald der Funiculus zum Stillstand gekommen ist. Sie bilden demnach den *phasischen* Anteil der elektrischen Aktivität. Der *tonische* Anteil ist zu erkennen, wenn das 3. Antennenglied durch Druck gegen die Arista aus seiner Ausgangsstellung herausgedreht ist und eine neue Ruhelage eingenommen hat. Die tonische Aktivität

besteht aus dichten Entladungsserien *geringer* Amplitude, die ohne merkliche Veränderung lange Zeit anhalten; die Nulllinie erscheint daher gegenüber der Ausgangsstellung verbreitert (Abb. 2).

Diese Experimente sprechen dafür, daß die bei andauernden Luftströmungs-Reizen auftretenden großen Potentiale phasische Entladungen sind, die durch die zitternden Drehschwingungen des Funiculus ausgelöst werden.

Zufällige Beobachtungen (bei lautem Sprechen) haben gezeigt, daß die *Calliphora*-Antenne auch auf Luftschall empfindlich reagiert.

Die Antennen wurden daher mit einem Lautsprecher-Summer-Aggregat gereizt; es konnte allerdings unter 50 Hz nur noch sehr geringe Schalleistungen abgeben. Bei diesen Experimenten waren die Antennen gegen Luftströmungen abgeschirmt. Der Elektrodenhalter stand auf einer Schaumgummiplatte, so daß keine Vibrationen von der Unterlage auf das Präparat übertragen werden konnten.

Unter den Versuchsbedingungen antworten die Antennen auf Luftschall im Bereich von 50 Hz bis etwa 500 Hz mit regelmäßigen Aktionspotentialen, deren Frequenz von der Reizfrequenz und deren Höhe von der Schallintensität abhängt (Abb. 3).

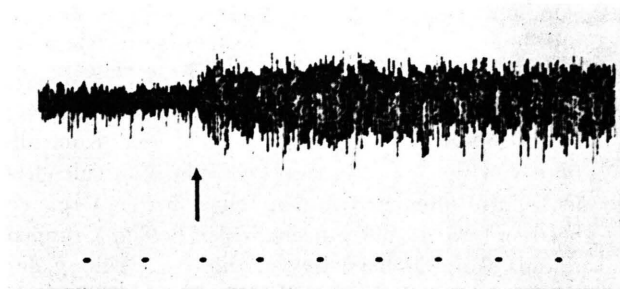


Abb. 3. Aktionspotentiale des Antennennerven bei Reizung mit Luftschall von 195 Hz. Der Pfeil bezeichnet den Einsatz der Aktionspotentiale. Zeitmarke: 60 msec.

Genauere Angaben sind vorläufig nicht möglich, da für diese Experimente kein einwandfreies Schallfeld zur Verfügung stand⁶. Immerhin hat sich ergeben: Für Töne zwischen 150 und 250 Hz, also im Bereich der Flügelfrequenz von *Calliphora*, waren die besten Präparate kaum weniger empfindlich als das Menschenohr. Die Eigenfrequenz der schwingenden Antenne scheint demnach in der Nähe der Flügelfrequenz zu liegen.

Nach Abschneiden der Arista wird die Schwelle der durch Luftströmungen ausgelösten Potentiale

erheblich höher, die Schallpotentiale sind überhaupt nicht mehr nachweisbar. Klebt man den Funiculus fest und läßt nur die Arista frei, dann werden Luftströmungs- und Schallreize nicht mehr beantwortet. Diese Ergebnisse stehen in Einklang mit den in der Einleitung mitgeteilten Befunden über die Wirkungsweise der Fliegenantenne.

Zur Kontrolle wurde noch festgestellt, daß sich sämtliche hier beschriebenen Potentiale durch Alkohol- oder Äther-Einwirkung zum Verschwinden bringen lassen: Es kann sich also nicht um Artefakte handeln.

Der elektrophysiologische Befund, daß die *Calliphora*-Antenne empfindlich auf Schallreize reagiert, ist sehr überraschend, denn bisher sind bei den Fliegen keine Verhaltens-Reaktionen auf Luftschall bekannt; man weiß also auch nicht, welche biologische Bedeutung die Schallempfindlichkeit von *Calliphora* haben kann. Eine hypothetische Antwort auf diese Frage ergibt sich aus Verhaltens-Experimenten, in denen die biologische Bedeutung des *Luftströmungs-Sinnes* der Fliegen neu untersucht worden ist.

II. Die biologische Bedeutung der Strömungs- und Schall-Empfindlichkeit der Fliegenantenne

Bisher sind 4 verschiedene Reaktionen bekannt, die durch den Luftströmungs-Sinn der Fliegenantenne ausgelöst oder gesteuert werden. 1. Das fliegende Tier bringt die Beine in „Flugstellung“, wenn ein Luftstrom seine Antennen trifft¹. 2. Die Tiere laufen in Richtung eines Luftstroms, der einen Lockduft enthält⁴. Diese und die als nächste beschriebene Reaktion beweisen, daß die Antennen die *Richtung* der Luftbewegung anzeigen. 3. Das fliegende Tier beantwortet eine unsymmetrische Anströmung der Antennen mit kompensierenden Flü-

⁶ Entsprechende Versuche unter definierten physikalischen Bedingungen werden z. Z. im Zoologischen Institut der Universität Würzburg von M. WESTECKER durchgeführt.

gelbewegungen, die die Längsachse der Fliege in die Richtung des Luftstroms stellen; dadurch wird ein geradliniger Flug gewährleistet⁷. 4. Beim festgeklebten, am Ort fliegenden Tier nähert sich die Schwingungsbahn der Flügelspitze mit wachsender Geschwindigkeit der Antennen-Anströmung zunehmend der Form einer „8“¹. Es ist noch nicht bekannt, welche Bedeutung diese Veränderungen der Schwingungsbahn haben. Jedenfalls beweisen diese Experimente, ebenso wie die elektrophysiologischen Versuche, daß die Antennen die *Geschwindigkeit* eines Luftstroms anzeigen können. Beim fliegenden Tier melden demnach die Antennen die Geschwindigkeit des Körpers relativ zur umgebenden Luft (vgl. HERAN⁸). Die Kenntnis dieser Größe muß für die Steuerung des Fluges außerordentlich wichtig sein, bei bewegter Luft wichtiger als die Fluggeschwindigkeit relativ zur Erde. Es liegt also die Vermutung nahe, daß die Fluggeschwindigkeit von der Strömungsanzeige der Antennen gesteuert wird. Diese Hypothese konnte durch Versuche mit frei fliegenden Tieren gestützt werden.

Eine normale *Calliphora* fliegt um so langsamer, je schwächer die Raumbeleuchtung ist. Bei sehr geringer Helligkeit, bei der man das Tier gerade noch gut beobachten kann, fliegt es fast stationär und sucht dabei — man möchte fast sagen: „tastend“ — Kontakt mit den Wänden oder der Decke des Zimmers. Tiere, denen 10 Tage vor dem Versuch beide Antennen mit einer feinen Schere abgeschnitten worden sind, fliegen bei *starker* Beleuchtung im allgemeinen schneller als normale; dieser Unterschied ist jedoch im Einzelfall nicht immer deutlich. Bei *schwacher* Beleuchtung dagegen zeigt sich die Wirkung der Antennen-Amputation stets ganz klar: Die antennenlose *Calliphora* rast mit unverminderter Geschwindigkeit durch den Raum und stößt heftig gegen die Wände. Tiere, denen nur die beiden Aristen abgeschnitten worden sind, fliegen bei schwacher Beleuchtung nicht so schnell wie antennenlose, aber erheblich schneller als normale. Diese Versuche zeigen, daß die Regelung der Fluggeschwindigkeit tatsächlich durch den Ausfall der Antennen gestört ist, besonders bei geringer Helligkeit. Bei starker Beleuchtung können vermutlich die Augen die Anzeige der Fluggeschwindigkeit übernehmen; daher erscheint die Geschwindigkeits-Regelung der ope-

rierten Fliegen in diesem Falle weniger beeinträchtigt.

Ein weiteres Verhaltens-Experiment läßt die Bedeutung der Antennen als Anzeiger der Fluggeschwindigkeit noch klarer erkennen: Die Antennen der Versuchstiere werden mit einem Tropfen Leim (Syn-detikon) so am Kopf festgeklebt, daß die Funiculi in ihren Pedicellus-Gelenken in gleicher Weise gedreht sind, wie durch einen von vorn auftreffenden Luftstrom. Bei den Kontrolltieren werden die Funiculi in ihrer Ruhelage oder mit einer Drehung im entgegengesetzten Sinne festgelegt. Innerhalb beider Gruppen, sowohl bei den Versuchstieren als auch bei den Kontrolltieren, sind die Stellungen der Kopf-Scapus-Gelenke und der Scapus-Pedicellus-Gelenke von Fliege zu Fliege regellos verschieden.

Zunächst werden die Versuchstiere mit dem Scutum an eine senkrecht hängende Nadel geklebt. Wenn sie in dieser Lage am Ort fliegen, halten sie die Beine erwartungsgemäß dauernd in „Flugstellung“ wie unter dem Einfluß eines Luftstroms (vgl. dagegen WEIS-FOGH⁹). Die Kontrolltiere zeigen diese Reaktion nicht. Die Tiere werden nun von der Nadel abgelöst und frei fliegend im gut beleuchteten Raum untersucht. Die Versuchstiere fliegen auffallend langsam, fast stationär, während die Kontrolltiere sich mit hoher Geschwindigkeit fortbewegen, wie eine *Calliphora* ohne Antennen oder Aristen.

Diese Befunde zeigen unmittelbar, daß die Fluggeschwindigkeit der Versuchs- und der Kontrolltiere von der Stellung der Pedicellus-Funiculus-Gelenke, also offenbar von den Johnston'schen Organen bestimmt wird; die innerhalb der beiden Gruppen jeweils von Tier zu Tier verschiedene Stellung der Kopf-Scapus-Gelenke und der Scapus-Pedicellus-Gelenke hat keinen merklichen Einfluß auf das Verhalten der Fliegen. Die Meldung des Johnston'schen Organs: „Hohe Geschwindigkeit der anströmenden Luft = hohe Eigengeschwindigkeit relativ zur Luft“ (wie bei den Versuchstieren) löst eine Verminderung der Fluggeschwindigkeit aus; die Meldung: „Geringe Geschwindigkeit der anströmenden Luft = geringe Eigengeschwindigkeit“ (wie bei den Kontrolltieren) bewirkt eine Vergrößerung der Fluggeschwindigkeit. Durch die Festlegung der Antennen ist im Experiment die Anzeige des Johnston'schen Organs verfälscht worden. Die falsche Meldung

⁷ G. SCHNEIDER, Z. vergleich. Physiol. **35**, 416 [1953].

⁸ H. HERAN, Z. vergleich. Physiol. **38**, 168 [1956].

⁹ T. WEIS-FOGH, Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B **239**, 553 [1956].

behauptet sich gegen die gleichzeitige richtige Meldung der Augen. Das Johnstonsche Organ von *Calliphora* hat also eine *entscheidende* Bedeutung für die Steuerung der Fluggeschwindigkeit. Das ist zwar nicht seine einzige, aber wahrscheinlich seine wichtigste Aufgabe. Demnach kann man die von HOLLICK beobachteten, durch Luftströmungen ausgelösten Veränderungen in der Schwingungsbahn der Flügel als Reaktionen zur Regelung der Fluggeschwindigkeit deuten.

Die Frage, welche biologische Aufgabe die Schallempfindlichkeit der *Calliphora*-Antenne zu erfüllen hat, ist schwierig zu beantworten. Zahlreiche tastende Vorversuche haben keinen Hinweis geliefert. (Folgende Hypothesen wurden erfolglos geprüft: Löst Schall Fluchtreaktionen aus? Erkennt das fliegende oder sitzende Tier den Geschlechtspartner am Flugton? Erkennt das fliegende Tier die Annäherung an eine schallreflektierende Wand, indem der eigene Flugton im Schnelle-Maximum der stehenden Welle am lautesten und bei weiterem Anflug wieder leiser gehört wird?) Jedenfalls ist es unwahrscheinlich, daß die Schallempfindlichkeit der Antennen, wie bei manchen Mückenarten, das Sichfinden der Geschlechter ermöglicht oder erleichtert^{10, 11, 12}, denn die Flugtöne der Weibchen (um 150 Hz) unterscheiden sich bei *Calliphora* nur wenig von denen der Männchen (um 180 Hz). Zudem müßten die *fliegenden* Tiere durch den eigenen Flugton, den sie ja gut „hören“ können, in der Wahrnehmung anderer Töne gestört werden.

Man braucht nicht unbedingt anzunehmen, daß die *Calliphora*-Antenne als Gehörorgan benutzt wird, denn ihre Schwingungsempfindlichkeit läßt sich aus ihrer Funktion als Anzeiger der Fluggeschwindigkeit verstehen. Aus zwei Gründen erscheint die hohe, in der Nähe der Flügelfrequenz liegende Resonanzfrequenz der schwingenden Antenne für einen Fluggeschwindigkeits-Messer vorteilhaft:

1. Ein schnell fliegendes Insekt, wie *Calliphora*, braucht Flugsinnesorgane mit kurzer Einstellzeit, damit nicht die Reaktionszeit des Tieres durch die physikalische Trägheit der Sinnesorgane unnötig verlängert wird. Die Einstellzeit τ eines Meßinstruments hängt (bei kritischer Dämpfung) nach der Formel $\tau = \frac{1}{2\pi f_0}$ mit der Eigenfrequenz f_0 des In-

struments zusammen; kurze Einstellzeiten erfordern hohe Eigenfrequenzen. Demnach beträgt die Einstellzeit der Antenne etwa 1 msec. Wenn die Resonanzfrequenz der Antenne nur um eine Größenordnung tiefer läge, müßte ihre Einstellzeit einen Wert von 10 msec erreichen. In 10 msec fliegt *Calliphora* 1–5 cm, eine derartige Verlängerung der Reaktionszeit wäre also schon recht erheblich.

2. Fliegende Insekten bewegen sich nicht ganz gleichförmig durch die Luft, sondern der Vortrieb ist in einer bestimmten Phase jedes einzelnen Flügelschlages stärker als in den übrigen Phasen der Schlagperiode. Während dieser Phase wird das fliegende Tier jeweils etwas beschleunigt, in den Zwischenzeiten wird es – bei gleichbleibender Durchschnitts-Geschwindigkeit – wieder entsprechend langsamer^{13, 14}. Die Geschwindigkeit des Luftstroms, der die *Calliphora*-Antenne trifft, ändert sich also, wie die Fluggeschwindigkeit, im Rhythmus der Flügelschwingung. Infolge ihrer hohen Resonanzfrequenz kann die Antenne diese Geschwindigkeits-Änderungen registrieren, sie kann die durch jeden einzelnen Flügelschlag erzielte Beschleunigung *gesondert* anzeigen. Dabei erreicht sie die *größte* Empfindlichkeit, wenn ihre Eigenfrequenz mit der Frequenz des Flügelschlages gerade übereinstimmt. Unerwünscht hohe Resonanz wird durch eine gute Dämpfung im Pedicellus-Funiculus-Gelenk vermieden: Unter dem Binokular läßt sich beobachten, daß der um seine Längsachse gedrehte Funiculus ohne überschießende Schwingung, also aperiodisch gedämpft, in seine Ausgangslage zurückkehrt.

Nach dieser Auffassung läßt sich also die biologische Bedeutung der „Schall“-Empfindlichkeit der Fliegenantenne aus ihrer Funktion als Fluggeschwindigkeits-Messer verstehen: Infolge ihrer hohen, in der Nähe der Flügelfrequenz liegenden Resonanzfrequenz kann die *Calliphora*-Antenne Änderungen der Fluggeschwindigkeit mit einer Einstellzeit von nur 1 msec registrieren und die durch jeden einzelnen Flügelschlag erzielte Beschleunigung mit größter Empfindlichkeit anzeigen. Damit ist jedoch keineswegs ausgeschlossen, daß die Antennen vielleicht außerdem eine spezifische, vorläufig noch unbekannte Aufgabe als echte Schallsinnesorgane im Leben von *Calliphora* zu erfüllen haben.

¹⁰ A. M. MAYER, Amer. J. Sci. and Arts, Ser. 3, **8**, 85 [1874].

¹¹ L. M. ROTH, Amer. Midland Naturalist **40**, 265 [1948].

¹² H. TISCHNER, Acustica [Zürich] **3**, 335 [1953].

¹³ L. BULL, C. R. Acad. Sci. [Paris] **150** [1910], zitiert nach D. MELIN, Uppsala Univ. Årsskr. **1941**, 4, 1.

¹⁴ M. JENSEN, Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B **239**, 511 [1956].