

# Untersuchungen zum Einfluss der taktilen Sensorik auf das Laufverhalten bei Skorpionen

Diplomarbeit

Zur Erlangung des Grades eines Diplom-Biologen  
der  
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der  
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

Wolfgang Schneider  
aus Bonn

September 2002

Institut für Zoologie der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn



Referent: Prof. Dr. Hans Georg Heinzel  
Koreferent: PD Dr. Hartmut Böhm

# Inhalt

<b>1. Einleitung</b>	<b>1</b>
<b>2. Material und Methoden</b>	<b>6</b>
2.1. Versuchstiere	7
2.2. Haltung der Tiere	7
2.2.1. Unterbringung	7
2.2.2. Futter	9
2.3. Lokomotionskompensator	10
2.4. Verhalten bei unterschiedlichen Hindernishöhen	11
2.5. Untersuchungen zur Körperhöhe	13
2.6. Festlegen der Versuchstiere und Doppelgelenk Wippe	16
2.6.1. Festlegungsrahmen	16
2.6.2. Doppelgelenk Wippe	17
2.6.3. Passivkugel	18
2.7. Anlegen eines EMG an der Dorsoventral Muskulatur	19
2.7.1. Präparation	19
2.8. Aufnahme von Muskelpotentialen und Druckschwankungen	22
2.9. Messung von Druckschwankungen in der Hämolymphe	23
2.9.1. Präparation der Druckmessung	25
2.10. Digitale Fotografien und deren Nachbearbeitung	27
2.11. Videoaufnahme und Einzelbildanalyse	28
2.12. Rasterelektronenmikroskopie der Pecten	30
2.12.1. Vorbereitung des Präparats	30
2.12.2. Rasterelektronenmikroskopie	30

<b>3. Ergebnisse</b>	<b>31</b>
3.1. Hindernislauf auf dem Lokomotionskompensator	32
3.1.1. Ausweich- und Überwindungshäufigkeit	32
3.1.2. Ausweichrichtung	33
3.2. Körperhöhe	35
3.2.1. Abtasten des Untergrundes	35
3.2.2. Änderung der Körperhöhe	35
3.3. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen	40
3.4. Ableiten eines EMG an der Dorsoventral Muskulatur	41
3.5. Messungen des Hämolymphtdrucks	43
3.5.1. Druckmessung am vollständig fixierten Tier	43
3.5.2. Druckmessung im Mesosoma	45
3.5.3. Druckmessung im Bein bei Freilauf auf der Passivkugel	46
3.6. Reaktionsgeschwindigkeit von der Pectenberührung zur motorischen Reaktion	47
<b>4. Diskussion</b>	<b>49</b>
4.1. Methodenkritik	50
4.2. Hindernislauf	51
4.3. Hämolymphtdruck	53
4.4. Pectenreflex	56
<b>5. Zusammenfassung</b>	<b>57</b>
<b>Literaturverzeichnis</b>	<b>59</b>
<b>Danksagung</b>	<b>62</b>
<b>Erklärung</b>	<b>63</b>

# 1. Einleitung

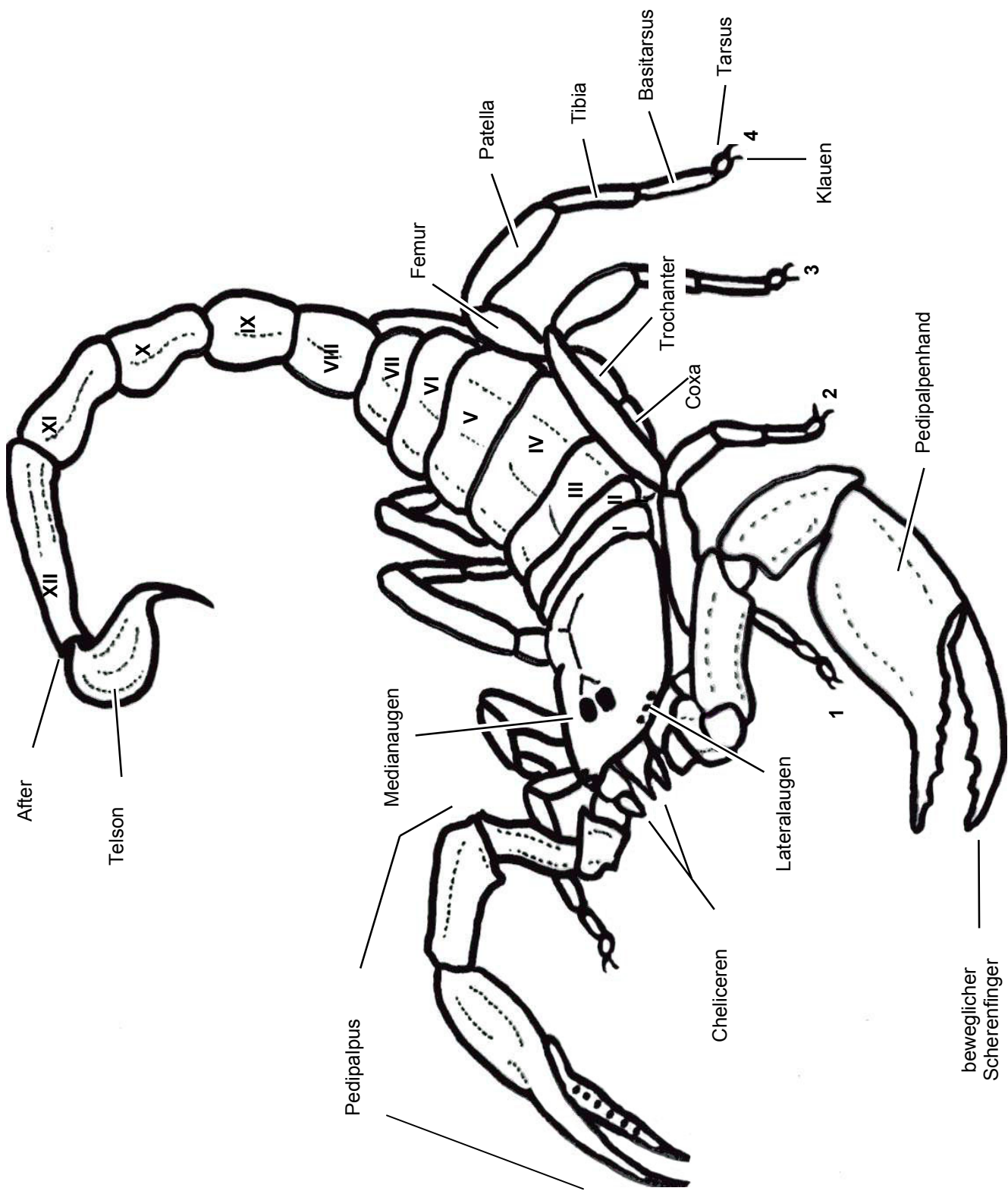
Um in seiner Umwelt bestehen zu können muss ein Tier in der Lage sein, Reize verschiedenster Art wahrzunehmen und seinen Lebensraum dadurch zu erfassen. Diese Informationen werden genutzt, alle zum Überleben notwendigen Verhaltensweisen wie Nahrungssuche, Partnersuche, Abwehr von Feinden und abiotischer Gefahren, in Anpassung an den Lebensraum zu steuern. Diesen Anforderungen entsprechend haben sich im Tierreich zahlreiche verschiedene Sinnessysteme entwickelt, mit denen die Tiere für ihr Überleben wichtige Reize aufnehmen können. Diese Reize werden im Nervensystem verarbeitet und lösen teilweise komplexe Verhaltensweisen aus.

Der Untergrund auf dem sich die Tiere bewegen, ist von unterschiedlicher Struktur und Beschaffenheit. Häufig werden Tiere am Boden mit Hindernissen konfrontiert und müssen ihren Lauf darauf einstellen. Skorpione sind in ihrer Körperarchitektur äußerst konservativ was Fossilfunde aus dem Karbon, der Blütezeit der Skorpione, belegen und seit etwa 300 Millionen Jahren im Bauplan nahezu unverändert. Es ist also zu erwarten, dass auch die Fähigkeit mit Hindernissen umzugehen, seit dieser Zeit sehr gut angepasst ist. Skorpione zählen innerhalb der Arthropoden zu den Cheliceraten und sind durch einige unverwechselbare Kennzeichen geprägt. So die für Spinnentiere ungewöhnliche Körpergliederung, bei der Pro- und Ophistosoma nicht deutlich voneinander getrennt sind, sondern breit aneinander grenzen, sowie die Aufteilung des Ophistosomas in ein Meso- und ein Metasoma. Auch die bei einigen Arten sehr beeindruckenden Pedipalpen, die an ihren Enden große Scheren tragen, sind bei keiner anderen Cheliceratengruppe zu finden. Ebenso gibt es die Skorpionskämme (Pecten) nur innerhalb dieser Familie.

---

**Seite 2:**      **Abb. 1: Ein Skorpion.**

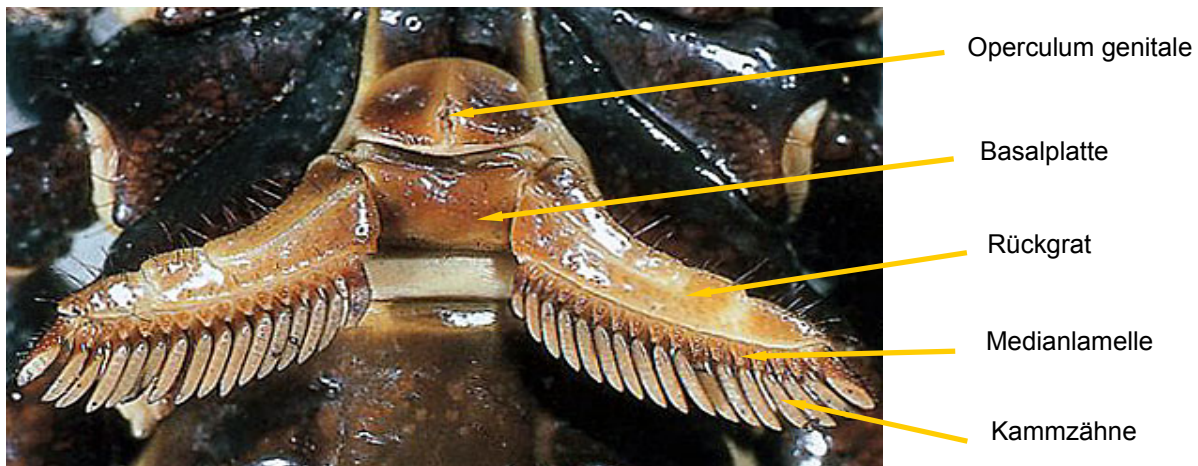
Die Abbildung zeigt die wesentliche Körpergliederung eines Skorpions. Einzig unter den Cheliceraten ist die Aufteilung des Ophistosomas. Die Segmente 1-7 (römische Ziffern) werden als Mesosoma zusammengefasst, während die Segmente 8-12 das Metasoma bilden. Das Telson, welches den Giftstachel trägt und die paarigen Giftdrüsen enthält, ist ein Körperanhang und entspricht somit keinem Körpersegment. Prosoma und Ophistosoma sind nicht deutlich voneinander abgegrenzt wie es bei Spinnen der Fall ist. Verändert nach einer Zeichnung von R. Kinzelbach.



Bei Skorpionen wird die Wahrnehmung der Umwelt im Wesentlichen von taktilen Sinneseindrücken bestimmt. Die Verarbeitung visueller Reize dient vornehmlich der Steuerung der zirkadianen Rhythmik (FLEISSNER und FLEISSNER, 2001), der Hell-Dunkel-Orientierung (FLEISSNER, 1968), sowie der Horizontmarkenorientierung und Astromenotaxis. Der nähere Lebensraum wird über Reize wie Luftströmungen (LINSENMAIR, 1968; HOFFMANN, 1966), Vibrationen des Substrates, wie sie beispielsweise von vorüber laufenden Beutetieren erzeugt werden, (BROWNELL und FARLEY, 1979; BARTH und WADEPUHL, 1975) und direkten Berührungsreizen wahrgenommen (BOWERMANN und LARIMER, 1972). Um die Umweltinformationen aufnehmen und verarbeiten zu können, sind innerhalb der Chelicerata zahlreiche Sinnesorgane entstanden, die teilweise äußerst spezifisch bestimmte Signale verarbeiten. Beispiele hierfür sind die Trichobothrien, und Cuticularborsten. Trichobothrien, welche auch für taxonomische Fragen von großer Bedeutung sind, detektieren im Wesentlichen Luftströmungen, wie sie von leichten Winden und vorbeiziehenden Beutetieren oder Feinden erzeugt werden. Sie reagieren schon auf winzige Auslenkungen und zeigen eine eindeutige Richtcharakteristik. Die deutlich größeren und stabileren Cuticularborsten reagieren auf direkte mechanische Reize wie Berührungen. Zusammen mit Gelenkrezeptoren, besonders an den Pedipalpen, die beim Lauf stets in einem Winkel von etwa 40 bis 50 Grad im Bezug auf die Körpermittelnachse voran getragen werden, wobei sie tastende Funktionen ausüben, entsteht ein ausreichender Eindruck der Umwelt des Tieres.

Ein besonderes Sinnesorgan, welches nur bei Skorpionen zu finden ist, sind die Pecten (Kämme). Diese sind paarig angelegte, ventromedial am zweiten mesosomalen Segment liegende Körperanhänge, die wie die Spinnwarzen der Spinnen aus umgewandelten Extremitäten hervorgegangen sind. Im Lauf werden sie aktiv über das Substrat geführt. Zur Funktion dieser Organe wurden in vergangener Zeit die unterschiedlichsten Spekulationen angestellt (Abb. 2).





**Abb. 2: Die Pecten.**

Die Pecten der Skorpione liegen ventromedial am zweiten mesosomalen Segment. Sie werden beim Lauf aktiv über das Substrat geführt, wobei sie verschiedene Aufgaben erfüllen. Die Unterseiten der Kammzähne tragen die so genannten Pegs. Darüber hinaus sind die Pecten besonders am Rückgrat, dicht mit verschiedenen Kutikularborsten besetzt, die taktile Reize aufnehmen.

So wurden die Pecten beispielsweise als Atmungs- oder Gleichgewichtsorgane, als chemosensorisch beziehungsweise mechanosensorisch aktive Körperanhänge diskutiert. Auch wurde ihnen eine Rolle beim Begattungsvorgang zugeordnet. (Siehe BROWNELL / POLIS, 2001 für die Zusammenfassung der verschiedenen Autoren).

Neuere Forschungsergebnisse deuten darauf hin, dass die Skorpionskämme tatsächlich multifunktionale Eigenschaften besitzen. So ist gut belegt, dass die Pecten speziell an der Substratseite der Kammzähne, eine sehr hohe Dichte von chemosensitiven Borsten (Pegs) aufweisen (FOELIX und MÜLLER-VORHOLDT, 1983; IVANOV und BALASHOV 1979). Diese ermöglichen es den Tieren verschiedene, substratvermittelte chemische Substanzen, in sehr geringen Konzentrationen wahrzunehmen. So können Skorpione mit Hilfe ihrer Kammorgane Wasser finden oder Duftmarken von Beutetieren und Artgenossen verfolgen. Vertreter der Gattung *Buthidae* sind in der Lage, die Spur einer Beute zu verfolgen, die nach dem Giftstich noch entkommen konnte (KRAPF 1986). Länge und Zahl der Kammzähne sind für die Geschlechtsbestimmung sowie für taxonomische Fragen von Bedeutung. Da die Pecten

im Lauf ständigen Substratkontakt halten, sind sie hervorragend geeignet, die Substratstruktur zu erfassen und darüber hinaus Schwingungen des Untergrundes zu registrieren. Die große Anzahl verschiedener, besonders auf dem Rückgrat der Pecten sitzenden Kutikularborsten macht deutlich, wie wichtig das Registrieren von taktilen Reizen ist. Die Dichte der neuronalen Innervation ist der von Insekten- oder Crustaceenantennen vergleichbar (SCHRÖDER, 1908), was auf die wichtige Funktion dieser Sinnesorgane hindeutet.

Ziel der vorliegenden Arbeit war zunächst, das Verhalten von Skorpionen im Umgang mit in den Laufweg gebrachten Hindernissen zu untersuchen. Zur Hypothesengenerierung wurden Vorversuche auf dem Lokomotionskompensator, der so genannten Kramer-Kugel durchgeführt, bei denen zunächst allgemeine Strategien im Umgang mit Hindernissen betrachtet wurden. Im Laufe dieser Experimente, fiel ein bei Skorpionen bisher nicht beschriebenes Phänomen auf. Beim Lauf über ein niedriges Hindernis (2 - 5 Millimeter) konnte in dem Moment, in dem die Pecten (Kammorgane) der Versuchstiere das Hindernis berührten, ein Hochstellen des Körpers beobachtet werden. Hier lag offensichtlich ein Mechanismus vor, der die Körperhöhe in Abhängigkeit von der Beschaffenheit des Untergrundes steuert. Durch einen solchen Mechanismus könnten die Tiere sicher durch unebenes Gelände laufen und gleichzeitig schonend mit ihren Ressourcen umgehen, da ein erhöhtes Körpurniveau sowohl energetisch, als auch im Bezug auf die Laufstabilität, im Vergleich zu einem niedrigen Körperschwerpunkt von Nachteil ist (BLICKHAHN und FULL, 1994). Der Körper wird situationsangepasst nur so hoch wie nötig gehalten. Es erschien sinnvoll, diesen Mechanismus genauer zu betrachten, woraus sich die folgenden Untersuchungen erklären.

Da auf diesem Gebiet an Skorpionen bislang sehr wenig Forschung stattgefunden hatte, und somit kaum Untersuchungsmethoden etabliert waren, musste ein großer methodisch- apparativer Aufwand betrieben werden. Daher ist diese Arbeit zu großen Teilen unter dem Gesichtspunkt der Methodenentwicklung zu betrachten.

## 2. Material und Methoden

## 2.1. Versuchstiere

Bei den Versuchstieren handelte es sich um *Pandinus cavimanus* (Scorpionidae) (VET et al 2000). Das Herkunftsland ist Tansania.

Die Tiere leben natürlicherweise in den afrikanischen Regenwäldern, wo sie sich teilweise recht tiefe Erdhöhlen graben, ein Verhalten welches für die Namensgebung Pate stand. In diesen Erdhöhlen leben die Tiere als so genannte Ansitzjäger. Sie lassen sich aber auch gerne auf exponierten Stellen nieder und unternehmen teilweise weite Streifzüge durch ihre Umgebung. In freier Wildbahn ernähren sie sich vorwiegend von Insekten, Fröschen und kleinen Säugetieren wie Mäusen. Die Giftigkeit ist als gering einzuschätzen. *Pandinus cavimanus* ist vorwiegend nachtaktiv.

Für die Experimente wurden insgesamt 17 Tiere beiderlei Geschlechts verwendet. Sie waren von unterschiedlicher Größe, wobei das Gewicht nicht als zuverlässiger Parameter für das Entwicklungsstadium anzusehen ist. Vielmehr ist die Länge des fünften Metasomasegments eine Größe, die vom Ernährungs- und Hydrationszustand unabhängig ist da dessen Länge Auskunft darüber gibt, wie viele Häutungen das Tier bereits vollzogen hat. Bei den verwendeten Tieren bewegten sich diese Längen zwischen 7 und 13 mm, wobei das Gewicht zwischen 3,1 Gramm und 13,7 Gramm lag.

Die Tiere wurden über den herpetologischen Fachhandel Ernst, Gremberger Str. 253, 51105 Köln bezogen.

## 2.2. Haltung der Tiere

### 2.2.1. Unterbringung

Zur Vermeidung von Kannibalismus wurden die Tiere einzeln gehalten. Jedem Individuum stand ein Standardterrarium mit Glasfalltüre der Abmessungen H x B x T von 20 x 20 x 30 cm zur Verfügung. Um den Tieren eine Unterschlupfmöglichkeit zu

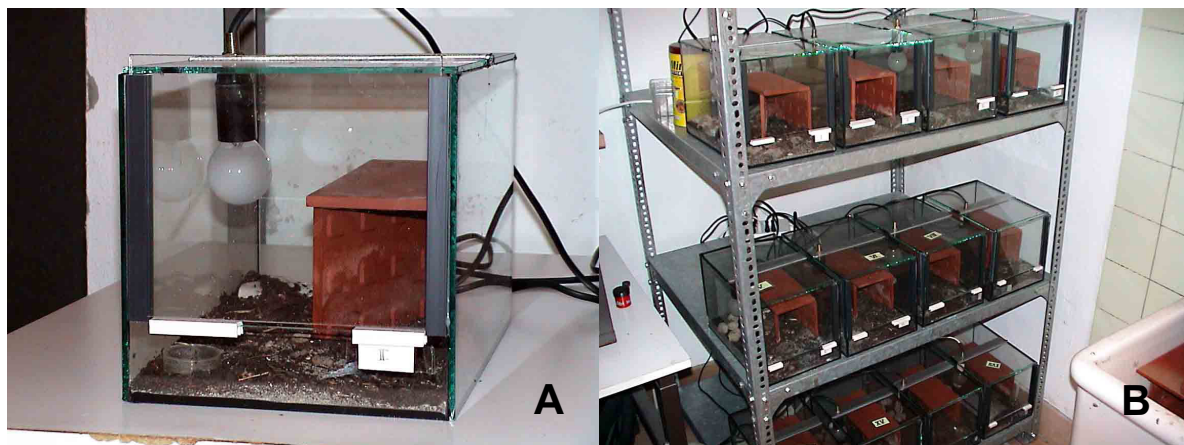
bieten, stand in jedem Terrarium ein Winkel aus drei mit Silikon verklebten Tonkacheln.

Die Terrarienheizung bestand aus einer einfachen 25 W Birne, die im Innern an der Decke installiert war. Langzeittemperaturmessungen (24 Std.) im Terrarieninneren bei eingeschalteter Lampe ergaben hier Temperaturen zwischen:

30° C direkt unter der Lampe, und 26° C im inneren des Verstecks.

Mit Hilfe einer Zeitschaltuhr wurde ein künstlicher Tagesrhythmus vorgegeben. Die Terrarien wurden zwischen 18:00 Uhr und 6:00 Uhr beleuchtet und dabei durch die Wärmestrahlung der Lampe gleichzeitig beheizt. Hierdurch wurde der normale Tag-Nacht-Rhythmus um 12 Stunden verschoben, was zu einer verstärkten Aktivität am Tage führte (FLEISSNER und FLEISSNER 2001).

Als Bodensubstrat kam eine Mischung aus 2 Teilen handelsüblicher Gartenerde, zu einem Teil Aquariensand zum Einsatz. Dieses wurde noch von einer dünnen Schicht Rindenmulch überdeckt. Das Substrat wurde ständig leicht feucht gehalten.



**Abb. 3:** Terrarien.

In A ist eines der Standardterrarien zur Haltung der Tiere gezeigt. Mit der zeitgesteuerten Lampe wird das Terrarium gleichermaßen beheizt und der Tag-Nacht-Rhythmus vorgegeben. B zeigt die Anordnung in der die Tiere im Keller des Zoologischen Instituts gehalten wurden.

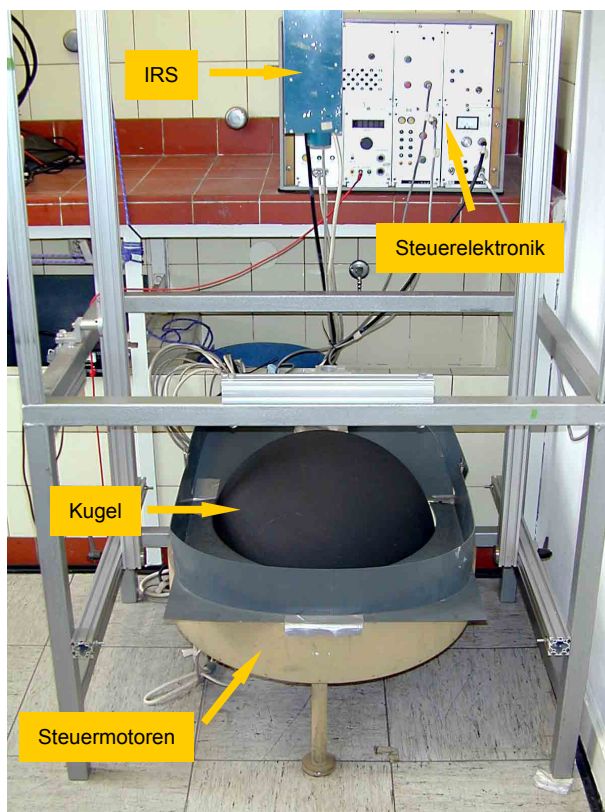
### 2.2.2. Futter

Als Futtertiere wurden Heimchen (*Acheta domesticus*) aus eigener Zucht, Riesenmehlwürmer (*Zophobas*-Larven) oder Wanderheuschrecken (*Locusta migratoria*) verwendet. Jeder Skorpion wurde im Schnitt alle Zehn Tage mit einem adulten Futtertier gefüttert. Die Futtertiere wurden lebend in die Terrarien gegeben.

Außerdem stand in jedem Terrarium eine kleine Wasserschale, die immer mit frischem Trinkwasser gefüllt war.

## 2.3. Lokomotionskompensator

Der Lokomotionskompensator nach E. Kramer (KRAMER 1976), erlaubte die ungehinderte Beobachtung eines Versuchstieres in freiem Lauf auf dem Apex einer Kugel, über einen unbegrenzten Zeitraum. Das Versuchstier trug ein strahlungsreflektierendes Plättchen ( $d = 3 \text{ mm}$ ) an einer Position, kurz vor den Medianaugen in rostraler Richtung auf dem Prosoma. Über dem Apex der Kugel befand sich ein Infrarotlicht aussendendes Kamerasystem, das den Laufbereich des Tieres in einem frei einstellbaren Umkreis ausleuchtete. Die Position des Tieres wurde aus dem zurückgeworfenen Infrarotsignal ermittelt. Die Abtastrate lag bei 300/s. Eine Signaländerung wurde von einer Regelelektronik genutzt um zwei unabhängig arbeitende Elektromotoren anzusteuern, welche die Kugel kompensatorisch, invers zur Tierbewegung drehen. Bewegungen um die Körperhochachse des Tieres wurden nicht registriert. So konnte das Versuchstier frei beweglich, ortsfest auf dem Apex der Kugel laufen und dabei mit einer Kamera beobachtet werden. Die hohe Abtastrate ermöglichte es auch, schnelle Laufbewegungen ohne Probleme zu kompensieren.



**Abb. 4: Der Lokomotionskompensator.** Positionsveränderungen des Versuchstieres werden von einem Infrarotsystem (IRS) detektiert. Die Steuerelektronik nutzt diese Information um zwei Elektromotoren anzusteuern, welche die Kugel kompensatorisch zur Tierbewegung drehen. Das Tier verbleibt somit stets ortsfest auf dem Apex der Kugel, da jede Vorwärtsbewegung durch eine inverse Bewegung der Kugel kompensiert wird.

## 2.4. Verhalten bei unterschiedlichen Hindernishöhen

Um das Verhalten der Versuchstiere beim Überwinden oder Ausweichen von Hindernissen zu untersuchen, kamen verschieden hohe Standardhindernisse aus Trovidur® in Form eines Ringausschnittes zum Einsatz.

Die Hindernisse hatten folgende Maße:

Länge: 10 mm

Breite: 150 mm

Höhen: 2 mm; 3,5 mm; 5 mm; 7,5 mm; 10 mm und 15 mm

Sie wurden in der feinmechanischen Werkstatt im Hause gefertigt und waren in ihrer Wölbung genau auf den Kugelradius des Lokomotionskompensators angepasst. Dadurch lagen sie auf der gesamten Breite optimal auf und boten keine Spalten zum Untergrund.

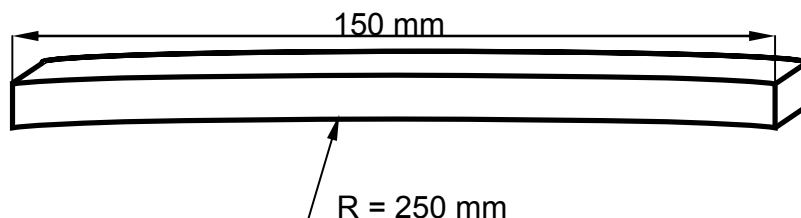


Abb. 5: Hindernisse. Darstellung eines der verwendeten Hindernisse mit genau auf den Kugelradius abgestimmter Form (Schema).

Den Tieren ( $n = 15$ ) wurden diese auf dem Lokomotionskompensator nach Kramer so in den Laufweg platziert, dass sie möglichst genau im rechten Winkel auf die Stirnseite der Hindernisse trafen. Die Hindernisse wurden abwechselnd nach Zufallsprinzip platziert um sicherzustellen, dass für die Versuchstiere kein Muster zu erkennen war. Jedes Hindernis kam zehnmal zum Einsatz, so dass eine Versuchsreihe aus sechzig Einzelversuchen bestand. Es wurde die Abhängigkeit von Überwindungshäufigkeit und Höhe der im Laufweg platzierten Hindernisse untersucht.



Ermittelt wurden folgende Beobachtungsdaten:

- Erster Kontakt: Welche Schere hat das Hindernis zuerst berührt?
- Ausweichen oder Überwinden des Hindernisses
- Ausweichrichtung: Ist das Tier links oder rechts um ein Hindernis herumgelaufen?
- Hindernishöhe

Zur Abschätzung des Einflusses der visuellen Orientierung, wurde der Versuch bei 6 Tieren mit abgedeckten Augen wiederholt. Hierzu wurden die Medianaugen, als auch die Lateralaugen mit einem Silikon-Elastomer (Kwick-Cast®, World Precision Instruments Inc.), der in der Zahnmedizin Anwendung findet abgedeckt. Ein Erkennen von Formen war dadurch nicht mehr möglich. Wiederum wurden Versuchsreihen mit jeweils sechzig Einzelversuchen durchgeführt.

Ob ein Tier einem Hindernis bestimmter Höhe auswich oder es überwand, war eindeutig von der Tiergröße abhängig. Um diesen Aspekt zu berücksichtigen, wurden die Versuchstiere zunächst in Größenklassen eingeteilt, wobei die Länge des zwölften metasomalen Segments ausschlaggebend war. Den Ausweichhäufigkeiten wurde ein auf die Gesamtzahl der in der jeweiligen Klasse enthaltenen Tiere bezogener Faktor zugeordnet, der sich in Summe zu eins addierte. Die Ausweichhäufigkeit wurde mit diesem Faktor multipliziert. So konnten allgemeingültige Aussagen über das Verhalten erzielt werden, die von der jeweiligen Tiergröße unabhängig zu betrachten waren.

Klasse	Tiere	Faktor
1: 7 - 8 mm	6	0,375
2: 8,1 - 9 mm	3	0,1875
3: 9,1 - 10 mm	4	0,25
4: 10,1 - 11 mm	1	0,0625
5: 12,1 - 13 mm	2	0,125

Tab. 1: Größenklassen.

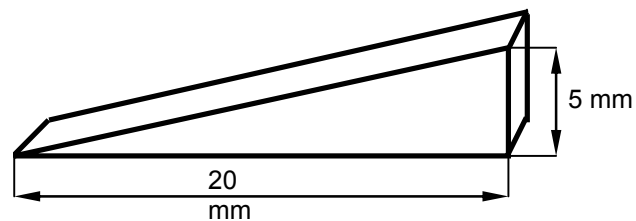
Hier sind die Einteilung der Größenklassen, die Zahl der jeweils enthaltenen Tiere, sowie der resultierende Faktor dargestellt. Dieser Faktor addierte sich in der Summe zu eins. Die Ergebnisse waren dadurch von der jeweiligen Tiergröße unabhängig zu betrachten.

## 2.5. Untersuchungen zur Körperhöhe

Um Untersuchungen zur Einstellung der Körperhöhe durchführen zu können, wurden die Tiere veranlasst Hindernisse zu überwinden. Als Standardhindernisse wurden Keile aus Trovidur® verwendet.

Diese Hindernisse hatten folgende Maße:

Länge: 20 mm  
Breite: 10 mm  
Höhe: 0 bis 5 mm



Die Experimente wurden auf dem Lokomotionskompensator durchgeführt. Die Breite der Keile wurde so gewählt, dass die Scherenhände keinen Kontakt mit ihnen bekamen. Die Keile wurden den Tieren mit der spitzen Seite voran so in den Laufweg gebracht, dass sie genau zwischen den Scheren hindurch gingen um zu vermeiden, dass sie schon vor Erreichen des Rumpfes bemerkt wurden und eventuell eine Ausweichreaktion ausgelöst hätten. Durch die Keilform wurde den Pecten ein fließender Übergang von Normalniveau (Kugelfläche) bis zu einer Höhe von fünf Millimetern geboten. Durch Videoanalysen konnte ermittelt werden, wie die Pecten den Untergrund abtasten und in welcher Weise die Höhenregulation ausgeführt wird. Eine Kamera war dabei fest auf den Apex der Kugel ausgerichtet. Die Reaktionen der Versuchstiere wurden gefilmt und anschließend am PC mit Hilfe von WinAnalyse® (Firma Mikromak®), einer Software die speziell zur automatisierten, drei-dimensionalen Bewegungsanalyse konzipiert ist, ausgewertet und Vermessen. Da die Laufgeschwindigkeit der einzelnen Individuen unterschiedlich war musste die Position des Keiles, in seiner relativen Lage zu den betrachteten Strukturen am Tier, bestimmt werden. Die Spitze als auch das Ende des Keiles wurden in den grafischen Darstellungen an der Stelle platziert, an der die Pectenbasis genau über ihr stand. Dieser Zeitpunkt konnte auf eine fünfzigstel Sekunde genau bestimmt werden.

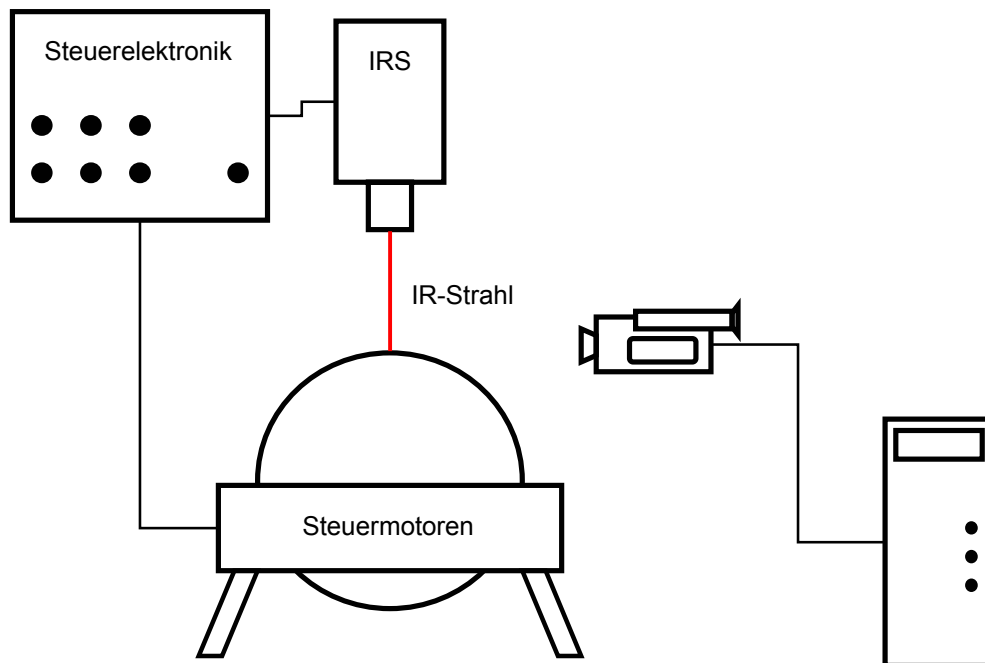
Die von der Kamera erzeugten Videobilder wurden hierbei über eine Framegrabberkarte direkt in den Computer eingelesen. Dies erfolgte mit einer Auflösung von 50 Halbbildern pro Sekunde. Bei diesem Verfahren wurde nur jede zweite Bildzeile erfasst und die fehlende Bildinformation beim späteren Abspielen der Videosequenzen interpoliert. Eine Eichung der Größenverhältnisse in den analysierten Bildern, wurde über Videoaufnahmen eines Gegenstands definierter Größe auf dem Apex der Kugel erzielt.

Besondere Beachtung wurde bei diesen Experimenten der Höhe des Körpers in Bezug auf das Tastverhalten der Pecten gewidmet.

Als Vermessungspunkte dienten:

- Die Medianaugen zur Erfassung der resultierenden Körperhöhe
- Die Pectenbasis als weiterer Parameter für die Körperhöhe
- Die Pectenspitze um das Tastverhalten nachvollziehen zu können

Die Höhenwerte (Y Werte) aus der Vermessung von Einzelbildern wurden nach Microsoft Excel® exportiert und anschließend als Höhendiagramm über den Zeitverlauf dargestellt. Jedem Höhenwert war somit ein Einzelbild genau zuzuordnen, wodurch die Position des Keiles relativ zum Versuchstier exakt bestimmt werden konnte.

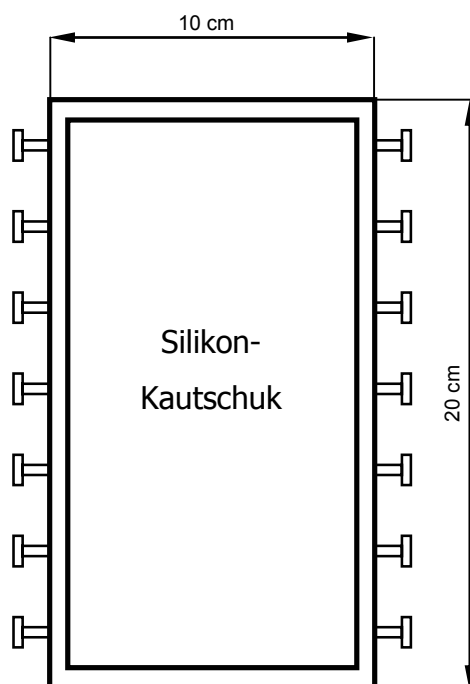


**Abb. 6:** Versuchsanordnung bei Experimenten auf dem Lokomotionskompensator. Die zur Tierbewegung inverse Steuerung der Kugel erfolgte über die von einem Infrarotsystem (IRS) detektierte Ortsveränderung des Versuchstieres. Videobilder wurden über eine Framegrabberkarte direkt in den Computer eingelesen.

## 2.6. Festlegen der Versuchstiere und Doppelgelenk Wippe

### 2.6.1. Festlegungsrahmen

Zur Präparation und Befestigung an der Wippe mussten die Versuchstiere festgelegt werden. Dazu diente ein speziell angefertigter, aus Trovidurleisten zusammengesetzter Rahmen. Das Innere dieses Rahmens hatte eine Tiefe von 10 Millimetern und wurde mit glasklarem Silikon-Kautschuk (Wacker, Elastosil RT 601A) ausgegossen. Seitlich wurden Schrauben (M5 x 10) eingebracht, an denen Gummibänder zur Immobilisierung der Tiere befestigt werden konnten. Die Beine der Versuchstiere, wurden mit aus Injektionsnadeln gefertigten Krampen (Braun Sterican 0,5 x 40), im Silikon-Kautschuk festgesteckt. Das Mesosoma des Tieres konnte so vollkommen frei und drucklos gelagert werden und war dadurch uneingeschränkt für die Präparation zugänglich.

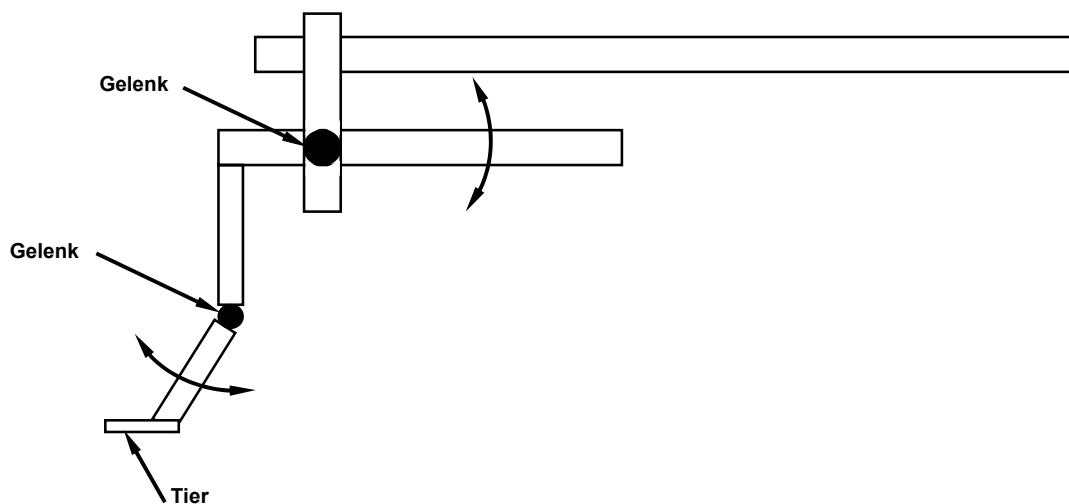


**Abb. 7: Der Festlegungsrahmen.**

Schematische Darstellung des zur Festlegung der Versuchstiere verwendeten Rahmens. An den seitlichen Schrauben konnten Gummibänder zur Befestigung des Körpers angebracht werden. Die Beine der Tiere wurden mit Krampen im Silikon-Kautschuk festgesteckt.

### 2.6.2. Doppelgelenk Wippe

Für die Experimente auf der Passivkugel wurden die Versuchstiere an einer Doppelgelenk Wippe befestigt. Diese ermöglichte es dem Tier seine Körperhöhe, als auch Drehungen um die Transversalachse frei zu regulieren. Eine Drehung in seitlicher Richtung wurde verhindert. Zur Befestigung der Versuchstiere an dieser Vorrichtung wurde Insektenwachs (mit dem Lötkolben geschmolzenes Bienenwachs-Kolophonium-Gemisch) verwendet.



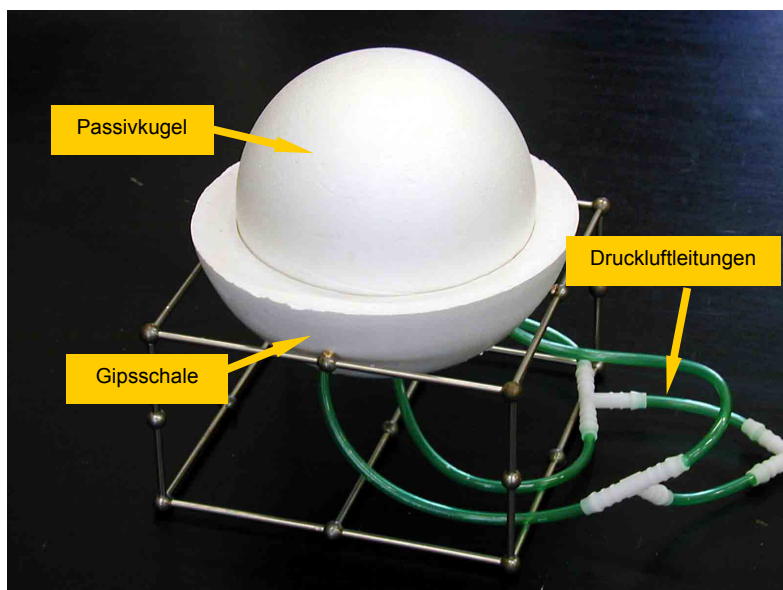
**Abb. 8:** Die Doppelgelenk Wippe.

Die Versuchstiere konnten sowohl ihre Körperhöhe als auch die Neigung um ihre Transversalachse frei regulieren. Eine seitliche Drehung wurde verhindert. So konnten die Tiere uneingeschränkt von der Seite beobachtet werden.

### 2.6.3. Passivkugel

Um die Versuchstiere im Lauf optimal beobachten zu können, war es erforderlich sie an der bereits beschriebenen Doppelgelenk Wippe zu befestigen um zu vermeiden, dass sich Drehungen um die Körperhochachse ungünstig auf die Beobachtungsqualität auswirkten. Als Laufuntergrund diente eine luftstromgelagerte Styroporhohlkugel die sich mit sehr geringem Widerstand in jede beliebige Richtung drehen ließ. Durch die geringe Eigenmasse der Kugel kam es nur zu schwachen Trägheitsreaktionen, sowohl beim Antritt als auch beim Stoppen des Tieres. Alle Versuchstiere liefen in dieser Vorrichtung spontan und über längere Zeiträume kontinuierlich.

Die Styroporkugel ( $d = 150 \text{ mm}$ ) bestand aus zwei Kugelhälften die mit 2-Komponenten Epoxidharz-Kleber (UHU® plus schnellfest) verklebt wurden. Von dieser Kugel wurde ein Gipsabdruck angefertigt, der diese etwa bis zur Hälfte umschloss. Um ein Ankleben zu vermeiden wurde die Kugel hierfür mit Vaseline® eingestrichen. Nach Aushärten des Gipses, konnten in die entstandene Schale vier Bohrungen ( $d = 5 \text{ mm}$ ) eingebracht werden, die der Zuleitung von Pressluft über Silikonschläuche von entsprechender Dicke dienten. Die Kugel konnte nun auf einem durch die Pressluft erzeugten Luftkissen schweben, wodurch sie nahezu reibungsfrei gelagert war.



**Abb. 9: Die Passivkugel.**

Die Kugel war bis zur Hälfte in einer Gipsschale gelagert und schwebte auf einem Luftkissen, das von unten über Pressluftschläuche eingeblasen wurde. Auf dieser Kugel wurden die Untersuchungen zu Muskelaktivität und Hämolymphtdruck durchgeführt.

## 2.7. Anlegen eines EMG an der Dorsoventral Muskulatur

Zur Messung der Muskelpotentiale an der Dorsoventral Muskulatur während der Hochstellbewegung, wurden den Versuchstieren feine Ableitelektroden angelegt. Diese bestanden aus 50µm dicken, bis auf die Spitze lackisolierten Stahldrähten (Rheinische Feindraht-Industrie Eckenhagen). Die differente Elektrode kam dabei direkt in einem der Dorsoventral Muskeln zu liegen. Die indifferente Elektrode wurde seitlich davon in das Mesosoma eingesteckt. Die Messungen erfolgten bei 1000 facher Verstärkung (Verstärker 20 Hz bis 2 kHz, Eigenbau), mit eingeschaltetem 50 Hz Filter. Die Präparation fand unter binokularer Lupenvergrößerung (6,5 bis 40 Fach), an einer Wild Stereolupe (M3B) statt. Als Lichtquelle diente eine Kaltlichtlampe (Schott KL150B).

### 2.7.1. Präparation

Das Tier wurde auf dem Rahmen festgelegt. Auf der Dorsalseite waren nun die Kutikula-Ansätze der Dorsoventral Muskulatur deutlich zu erkennen.

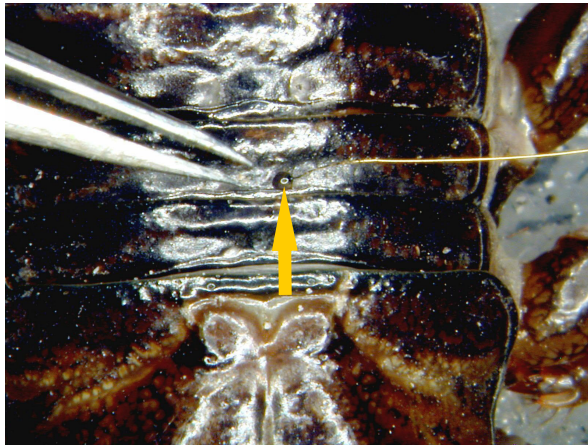


**Abb. 10: Ansatzstellen der Dorsoventral Muskulatur.** Die gelben Pfeile markieren die gut erkennbaren Ansatzstellen an der Kutikula. Diese Ansätze finden sich in jedem mesosomalen Segment.

Die Kutikula wurde im Bereich der Dorsoventral Muskulatur mit Hilfe eines aus einer Akupunkturnadel (Seirin, No.02, 0,12 x 30) gefertigten Throkars durchstoßen, um den Draht einführen zu können. Hierbei war es besonders wichtig, genau senkrecht einzustechen um eine Verletzung des Herzens oder des Darmes auszuschließen.



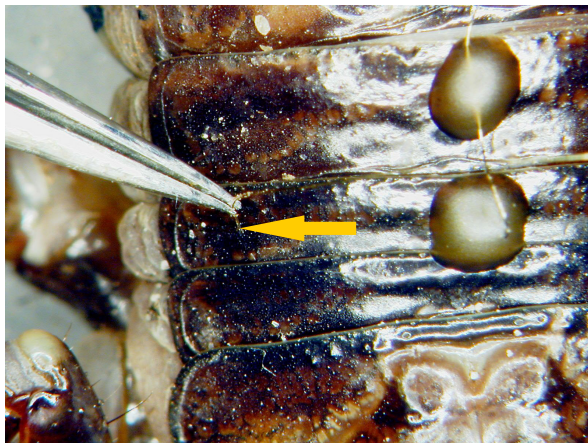
Anschließend konnte die Elektrode senkrecht eingebracht und mit Insektenwachs gleichsam festgelegt und abgedichtet werden.



**Abb. 11: Differente Elektrode.**

Der Pfeil zeigt die in einen Muskel des dritten Memosomasegmentes eingebrachte Elektrode. Durch sie konnten Potentiale direkt im Muskel abgeleitet werden.

Die indifferente Elektrode wurde im selben Segment seitlich in die Körperhöhle eingebracht. Da an dieser Stelle keine großen Muskeln wie etwa die Scherenheber liegen, kam es nicht zu einer Überlagerung des Signals durch andere Muskelpotentiale. Die Einstichstelle wurde ebenfalls mit Wachs versiegelt.



**Abb. 12: Indifferente Elektrode.**

Einbringen der indifferenten Elektrode in die freie Körperhöhle.



**Abb. 13: Fertige Präparation.**

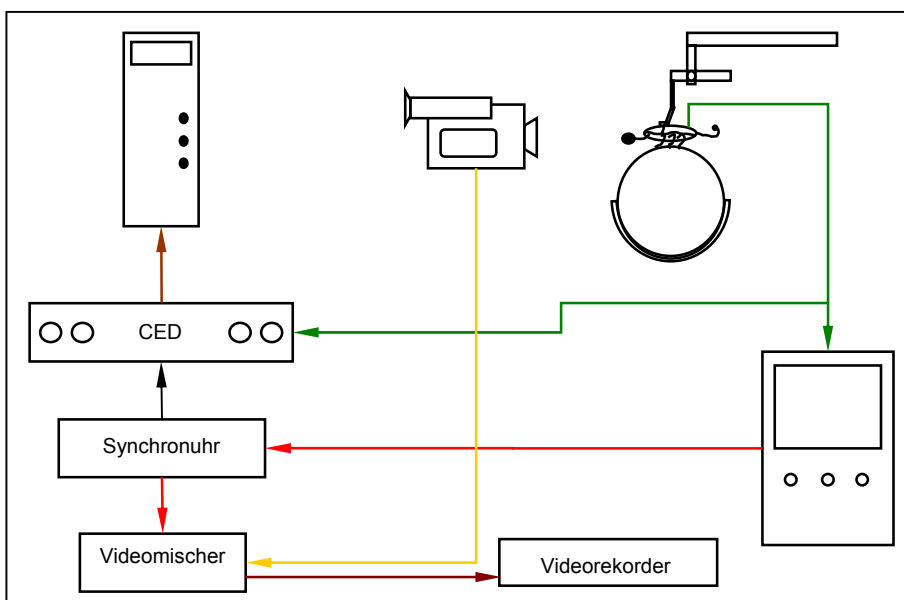
Um eine sichere Lage der Elektroden zu gewährleisten wurden die Ableitdrähte mit einigen Tropfen Insektenwachs am Mesosoma befestigt.

Eine Kontrolle der Ableitqualität konnte sehr einfach über eine Berührung des Tieres durchgeführt werden. Bei der folgenden Abwehrreaktion, kam es in der Regel zu deutlichen Kontraktionen der Dorsoventral Muskulatur, die als EMG registriert werden konnten. Damit die Messungen nicht von äußeren elektromagnetischen Feldern gestört wurden fanden sie ausnahmslos in einem Faraday-Käfig statt. Nun wurde das Versuchstier an der Doppelgelenk Wippe befestigt um anschließend auf die Passivkugel gebracht werden zu können.

## 2.8. Aufnahme von Muskelpotentialen und Druckschwankungen

Um die Muskelpotentiale und Druckschwankungen quantitativ erfassen und analysieren zu können, wurden diese über einen 8-Kanal Digital-Analog-Wandler (CED Limited, Cambridge England, Typ: CED 1401) digitalisiert und über eine USB Schnittstelle im Computer aufgezeichnet. Die Aufzeichnung und spätere Auswertung erfolgte mit dem Programm Spike2® Vers. 4.03 (Cambridge Electronic Design). Die Samplingrate lag bei 10 kHz, was bedeutet, dass die jeweilige Spannungsinformation 10.000 mal in der Sekunde abgegriffen wurde.

Der Aufnahmestart wurde über das Startsignal einer Synchronuhr getriggert. Mit Hilfe der in das Videobild eingeblendeten Synchronzeit derselben Uhr war es möglich, jeder Filmsequenz aus der Videoaufzeichnung, einen genauen Abschnitt in der Ableitspur zuzuordnen. Zur weiteren Verbesserung der Synchronisation sendete die Synchronuhr noch jede Volle, Zehntel und Hundertstel Sekunde ein digitales Signal an das CED System, dass als Markierung in einem eigenständigen Kanal zusätzlich zur jeweiligen Ableitung eingeblendet werden konnte.



**Abb.14: Verschaltung.**

Hier ist das gesamte Verschaltungsschema der zuvor beschriebenen Experimente dargestellt. Die Messungen am Tier wurden gleichzeitig mit Oszilloskop und dem CED System registriert. Das Videobild des Tieres wurde über einen Videomixer mit dem Oszilloskopbild und der Synchronzeit kombiniert.

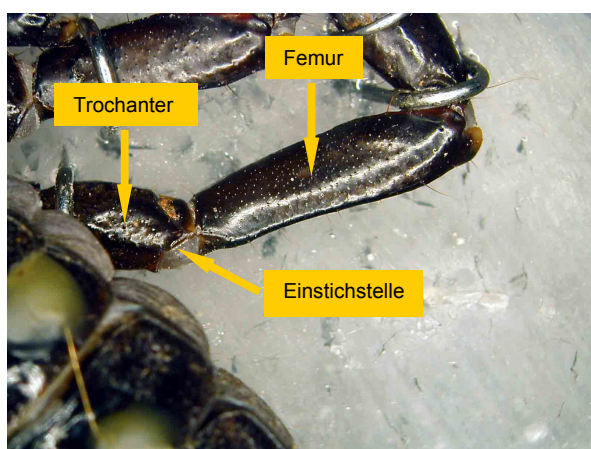
Die quantitative Messung von Druckschwankungen und Muskelpotentialen erfolgte über das CED System, dessen Daten in einen Computer eingespielt und mit der Software Spike2® Vers. 4.03 aufgezeichnet und analysiert wurden.

## 2.9. Messung von Druckschwankungen in der Hämolymphe

Um eine Einschätzung der Druckverhältnisse in der Hämolymphe während der Hochstellreaktion zu erhalten, wurden bei den Versuchstieren Druckmessungen in einem Segment eines der vierten Laufbeinpaare vorgenommen.

Um eine zur Messung geeignete Stelle im Bein des Tieres zu finden, wurden Vorversuche mit dünnwandigen Glaskapillaren (World Precision Instruments, Inc. TW100F-4) angestellt. Diese wurden in ca. 20 Millimeter lange Stücke geschnitten und an einer Seite flammverschweißt. Die noch warme Kapillare wurde nun in eine mit Tusche angefärbte Ringerlösung getaucht, wodurch sich beim Erkalten eine kleine Menge der Lösung hineinzog. So entstand ein nach oben abgeschlossener Luftspiegel in der Kapillare, der sich durch erhöhten Druck komprimieren ließ. Wurden die so erstellten Röhrchen in das Bein eingebracht, konnte eine Druckschwankung leicht als Komprimierung der Luftblase erkannt werden.

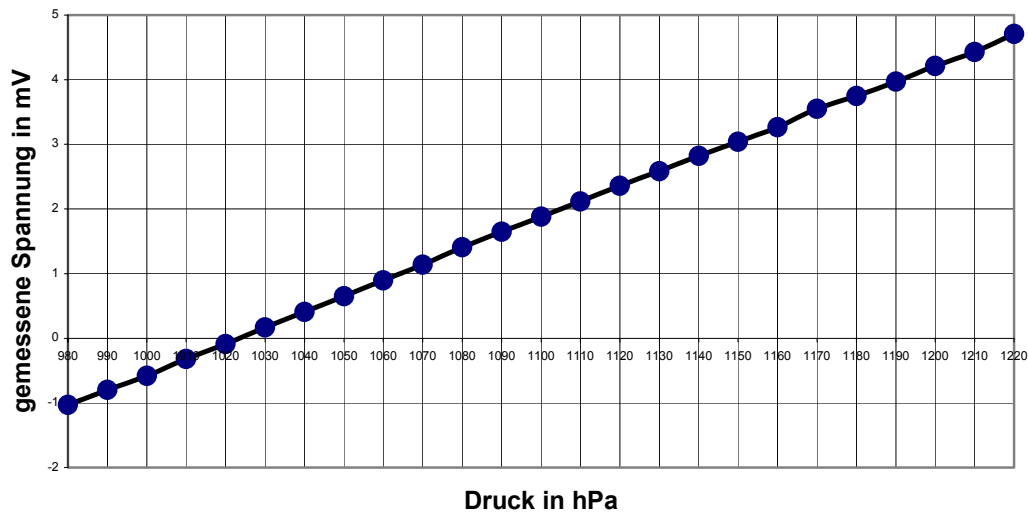
Nach erfolgreichen Vorversuchen wurden kleine Kanülen (Braun Melsungen, Venofix 0,4 x 10 mm) in die Gelenkhaut zwischen Trochanter und Femur so eingestochen, dass die Kanüle im inneren des Trochanters zu liegen kam (Abb. 15). Diese Stelle erwies sich als besonders geeignet da hier keine großen Muskeln lagen, welche die Öffnung der Kanüle verstopfen und somit eine zuverlässige Messung verhindern konnten.



**Abb. 15: Einstichstelle.**

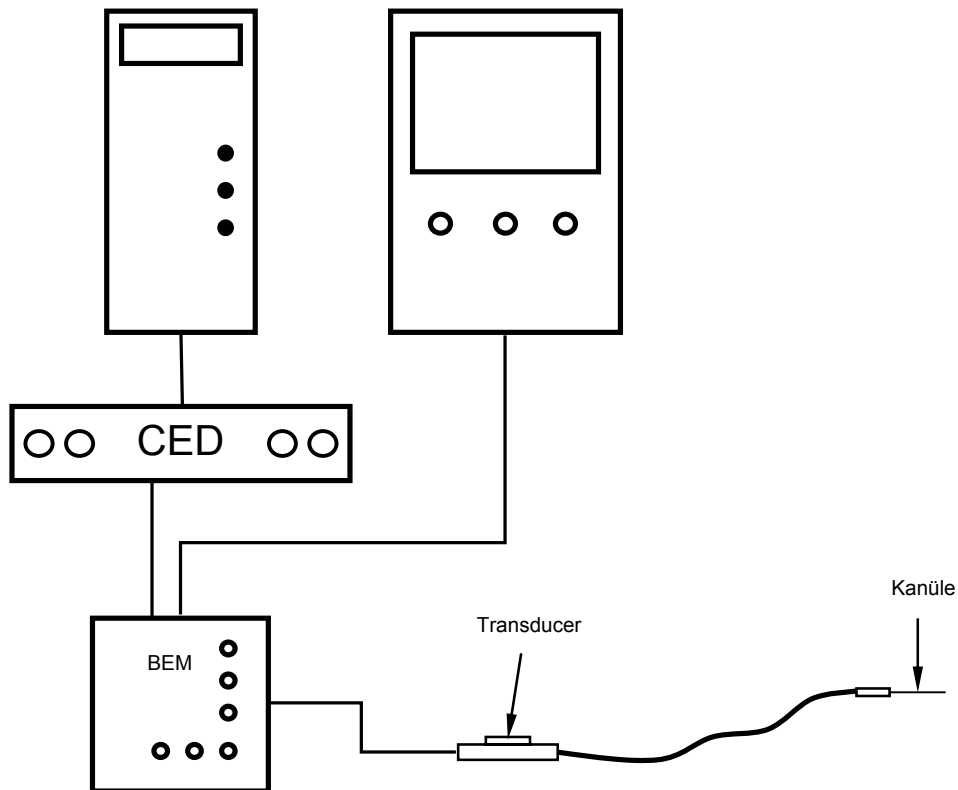
Diese Stelle hat sich besonders bewährt, um die Kanüle einzubringen und störungsarme Messungen zu erhalten.

Die Messung selbst erfolgte über ein Druckabnehmersystem (Braun Melsungen), welches zur kontinuierlichen, invasiven Blutdruckmessung in der Intensivmedizin verwendet wird. Über eine besonders steife, flüssigkeitsgefüllte (Ringer) Druckleitung, stand die Kanüle mit einem Drucktransducer in Verbindung. Dieser war in der Lage, sehr geringe Druckschwankungen innerhalb des Systems zu erfassen und als Spannungsänderung an ein Messgerät weiterzugeben. Das Signal wurde an eine bioelektrische Messeinheit (Phywe 65981.93) geleitet, wo es eine 1000 fache Verstärkung erfuhr. Außerdem wurde der Transducer von diesem Gerät mit einer 5V Gleichspannung versorgt. Das Verstärkte Ausgabesignal konnte nun an ein Oszilloskop (Yokogawa, DL 1200A) sowie an einen Analog-Digital-Wandler (CED 1401, CED Limited, Cambridge England) gegeben werden. Um quantifizierbare Ergebnisse zu erhalten wurde für den Transducer mit Hilfe eines digitalen Baro-/Vacuum-Meters (Greisinger, GDH 12 AN) eine Eichkurve erstellt (Abb. 16). Hierbei zeigte sich, dass sich die Ausgangssignale über einen weiten Bereich linear zur Druckveränderung verhielten.



**Abb. 16:** Die Eichkurve.

Der gemessene Druck verhielt sich zur registrierten Spannung über einen weiten Bereich fast vollständig linear. Mit Hilfe dieser Kurve konnten die in der Hämolymphe des Tieres gemessenen Drücke leicht abgelesen werden.



**Abb. 17:** Verschaltungsschema bei Druckmessungen im Bein.  
Über die Kanüle wird der Druck direkt im Bein abgegriffen und das Signal über einen Drucktransducer an eine bioelektrische Messeinheit (BEM) gegeben, dort verstärkt und an Oszilloskop und CED System weitergeleitet.

### 2.9.1. Präparation der Druckmessung

Die Tiere wurden zunächst festgelegt wobei das zu präparierende Bein besonders lagestabil mit mehreren Krampen immobilisiert wurde. Nachdem das Druckmeßsystem mit Ringer befüllt war, konnte die Kanüle eingestochen und mit Insektenwachs fixiert werden. Dabei war es von besonderer Wichtigkeit den Hämolymphverlust so gering wie möglich zu halten, da nach größeren Verlusten kein sinnvoller Druck mehr zu messen war. Die Tiere wurden dann an der Doppelgelenk Wippe befestigt und auf die Passivkugel gesetzt.

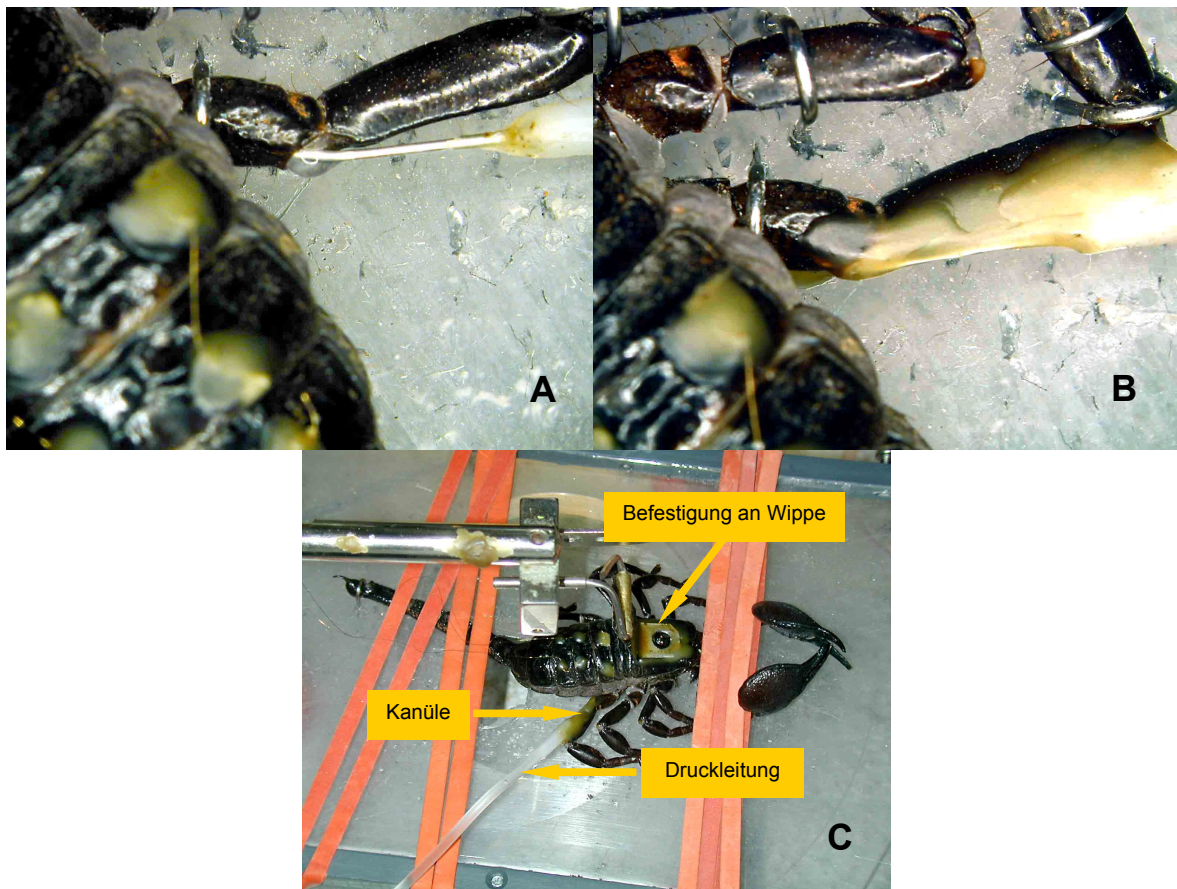


Abb. 18: Anlegen der Druckkanüle.

A zeigt die in die Gelenkhaut zwischen Trochanter und Femur eingestochene Kanüle, wobei der Austritt eines kleinen Tropfens Hämolymphe zu beobachten ist. Der Hämolymphverlust musste möglichst gering gehalten werden. In B ist die fertig mit Insektenwachs fixierte Kanüle zu sehen. Dadurch wurde ein Herausrutschen der Kanüle beim freien Lauf verhindert und gleichsam die Einstichstelle abgedichtet. C stellt die fertige Präparation in der Gesamtansicht dar. Die Messkanüle ist fixiert und das Versuchstier an der Doppelgelenk Wippe befestigt.

## 2.10. Digitale Fotografien und deren Nachbearbeitung

Zur Dokumentation und Veranschaulichung der Arbeitsweisen und der verwendeten Geräte, wurden digitale Fotografien angefertigt. Die Aufnahmen entstanden mit einer Digitalkamera (Nikon® Coolpix 950; 2,1 Megapixel). Sie wurden bei höchster Auflösungsstufe erstellt. Detailaufnahmen der einzelnen Präparationsschritte sowie Großansichten, konnten mit Hilfe eines Adapters an der Stereolupe (Wild Typ M3B) entstehen. Dieser Adapter wurde mit einem speziellen, in der feinmechanischen Werkstatt im Hause, gefertigten Fotoaufsatz verbunden, der es erlaubte unter binokularer Lupenvergrößerung zu arbeiten und direkt Fotos vom Situs der Präparation zu machen. Als Lichtquelle diente eine Kaltlichtlampe (Schott KL150B). Die Kameraeinstellungen wurden hierzu auf Kunstlicht optimierten Weißabgleich angepasst.

Die entstandenen Fotografien wurden mit einem Speicherkartenlesegerät (SanDisk, ImageMate, SDDR-31) über eine USB Schnittstelle in den Computer eingespielt. Die qualitative Nachbearbeitung der Bilder wurde mit Adobe Photoshop® Vers. 6.01 durchgeführt. Hierbei kamen vor allem die Funktionen der Tonwertkorrektur, Tonwertangleichung, Helligkeit und Kontrast sowie unscharf Maskieren zum Einsatz. Die Bilder wurden nach der Bearbeitung ins JPG/JPEG (24 Bit) Format konvertiert.

Beschriftungen und Pfeile sowie die Zusammenstellung mehrerer Bilder zu einem Gefüge erfolgte in Microsoft Power Point®. Die so veränderten Abbildungen konnten dann in Microsoft Word® importiert und in den Textkörper eingefügt werden.



## 2.11. Videoaufnahme und Einzelbildanalyse

Um in einem Videobild gleichsam das Verhalten des Versuchstieres als auch das Oszilloskopbild der jeweiligen Ableitung beobachten zu können, wurde folgendes Verfahren angewandt.

Zunächst wurden die Versuchstiere im Lauf auf der Passivkugel kontinuierlich mit einer digitalen Videokamera (Sony DCR-PC110E) von der Seite gefilmt. Das Videosignal wurde in einen digitalen AV-Mixer (Panasonic WJ-AVE5/G) eingespielt. Das zweite Bildsignal kam vom Oszilloskop (Yokogawa DL 1200A mit Videoausgang) in Kombination mit der Einblendung des Zeitsignals einer Video Synchronuhr (FOR.A VTG33).

Beide Bilder konnten so in einem zweigeteilten Fenster dargestellt werden. Die obere Bildhälfte zeigte die EMG-Ableitung bzw. die Druckableitung inklusive der eingespielten Synchronzeit, während in der unteren Bildhälfte der Lauf des Tieres zu beobachten war.

Das gemischte Bild wurde nun mit einem Video8 Rekorder (Sony EV-C3E) aufgenommen. Um die entstandenen Videosequenzen in den Computer einspielen zu können war es erforderlich, diese zunächst mit Hilfe eines Analogvideokabels auf die digitale Videokamera zu überspielen.

Die Digitalkamera wurde über eine iLINK IEE1394 (Firewire) Schnittstelle mit dem Computer verbunden und die gewünschten Sequenzen mit Windows® Movie Maker®, einem im Betriebssystem Windows XP Professional® implementierten Videobearbeitungsprogramm, geschnitten und im DV-AVI PAL (25 Mbit/s) Format gespeichert.

Zum Auslesen der Einzelbilder kam das Freewaretool IrfanView® Vers. 3.70 mit Multimedia Player Plugin ([www.irfanview.com](http://www.irfanview.com)) zum Einsatz. Nach Installation des Panasonic Codecs (pdvcodec.dll Vers. 2.64.1119.1600) konnten die AVI Videos

abgespielt und in Einzelbilder im Bitmap Format zerlegt werden. Aus diesem Verfahren ergab sich eine Auflösung von 25 Einzelbildern pro Sekunde.

Die Einzelbildanalyse wurde mit Hilfe des Freeware Programms ImageJ® Vers. 1.27z (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>) durchgeführt. Dabei handelt es sich um ein Open Source Bildanalyse Programm für wissenschaftliche Anwendungen. Die gewünschte Bildfolge konnte importiert und sowohl als Animation als auch als Einzelbildfolge betrachtet werden.

Die gewonnenen Bilder hatten eine Auflösung von 720 x 576 Bildpunkten. Da ImageJ streng Pixelorientiert arbeitet, war es erforderlich eine Eichung vorzunehmen. Das Tier wurde mit einem einlamierten Stück Millimeterpapier zusammen gefilmt, wobei dieses genau an der Körpermittelnachse angelegt wurde. Ein definierter Abstand konnte so als Umrechnungsfaktor berücksichtigt und die resultierenden Vermessungsdaten direkt in Millimetern angegeben werden.

In jedem Bild wurde ein festgelegter Punkt (Ansatzstelle der Wippenhalterung) mit dem *Crosshair (mark and count) tool* markiert und die X- sowie Y-Koordinaten in einer Datentabelle erfasst.

Die Y-Daten wurden in eine Microsoft Excel® Tabelle importiert und als Höhendiagramm des Tieres über die Zeit dargestellt.

## 2.12. Rasterelektronenmikroskopie der Pecten

### 2.12.1. Vorbereitung des Präparats

Die Pecten eines Tieres wurden als Vollpräparat gewonnen. Nach Abtrennung vom Tierkörper, wurden sie zunächst in einer aufsteigenden Alkoholreihe und anschließend mit Aceton entwässert.

Die Trocknung wurde nach dem Kritisch-Punkt-Verfahren durchgeführt, wobei das im Präparat enthaltene Aceton durch flüssiges CO<sub>2</sub> ersetzt wurde. Bei diesem Verfahren ist die Gefahr einer Zerstörung oder Verunreinigung des Präparates recht gering.

Die Goldbeschichtung (ca. 15 nm Schichtdicke) wurde unter ionisierter Argonatmosphäre nach dem Kathodenzerstäubungsverfahren in einem Agar aids coating unit PS3, bei 1 kV Kathodenspannung durchgeführt.

### 2.12.2. Rasterelektronenmikroskopie

Die Aufnahmen entstanden an einem Rasterelektronenmikroskop (Hitachi S520) bei 10 kV Kathodenspannung. Die Vergrößerungsstufen lagen zwischen 15 Fach und 2000 Fach. Die Aufnahmen wurden mit der Software HR Photosnap digital erfasst und im TIF-Format mit einer Auflösung von 1024 x 1024 Pixel abgespeichert.

Die Nachbearbeitung sowie Konvertierung ins JPEG-Format erfolgte mit Adobe Photoshop® Vers. 6.01.

## 3. Ergebnisse

### 3.1. Hindernislauf auf dem Lokomotionskompensator

Die Vorexperimente auf dem Lokomotionskompensator dienten im Wesentlichen der Hypothesengenerierung und betrachteten allgemeine Strategien im Umgang mit in den Laufweg platzierten Hindernissen. Dieses Experiment wurde mit sechs geblendeten Versuchstieren wiederholt, um eine Einschätzung des Einflusses des visuellen Apparats auf das Ausweichverhalten zu erhalten. Die Tiere konnten im geblendeten Zustand keine Formen erkennen.

#### 3.1.1. Ausweich- und Überwindungshäufigkeit

Die Überwindungshäufigkeit zeigte eine eindeutige Abhängigkeit von der Hindernishöhe. Je niedriger ein Hindernis war, desto öfter wurde es überwunden (Abb. 19). Das niedrigste Hindernis (2 Millimeter) wurde im Mittel zu 95,97% überlaufen, während das höchste (15 Millimeter) nur zu 5,93% überwunden wurde. Die unterschiedliche Größe der Tiere ist in der Auswertung berücksichtigt worden.

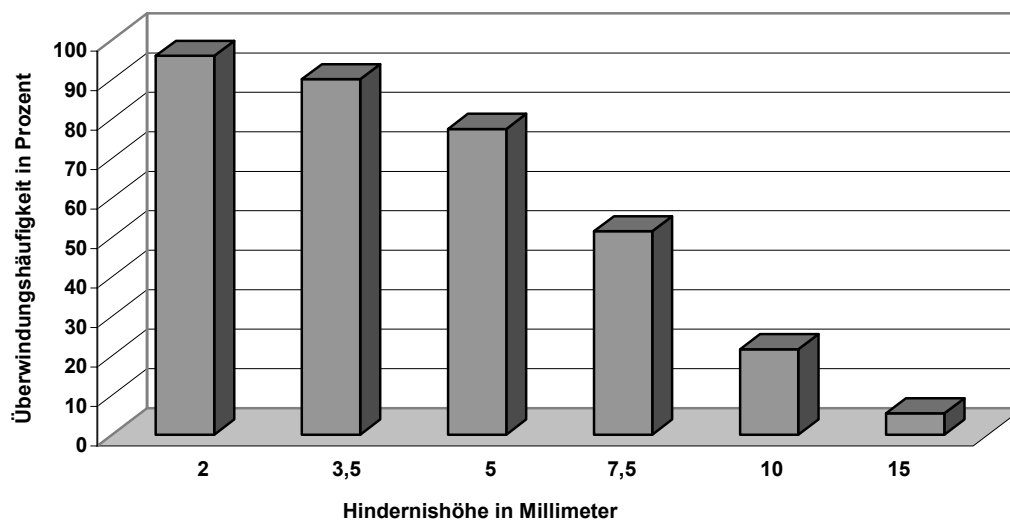


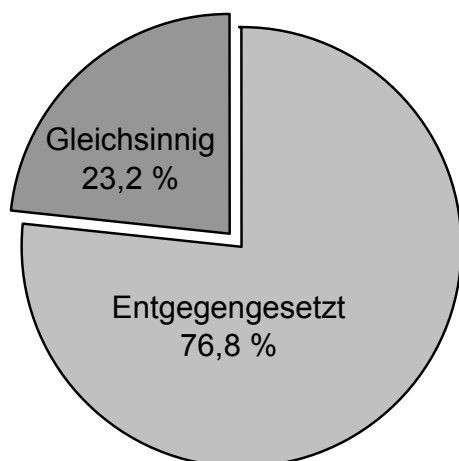
Abb. 19: Relative Überwindungshäufigkeit von Hindernissen verschiedener Höhen.

Die Prozentangaben spiegeln wieder, wie oft ein Hindernis in Bezug auf alle Versuche überwunden wurde. Die unterschiedliche Größe der Tiere ist durch Größenklassen und einem aus der Anzahl enthaltener Tiere resultierenden Faktor berücksichtigt worden.

Die geblendeten Tiere zeigten keine signifikante Änderung im Bezug auf Ihr Ausweichverhalten an den Hindernissen.

### 3.1.2. Ausweichrichtung

Die Versuchstiere zeigten in Bezug auf die gewählte Ausweichrichtung eine eindeutige Präferenz. Da sich die Tiere auf dem Lokomotionskompensator in alle Richtungen frei bewegen konnten, nahmen sie fast nie mit beiden Scherenspitzen gleichzeitig Kontakt mit dem Hindernis auf. Während der Beobachtung wurde protokolliert, welche Schere zuerst anstieß und diese Daten zur Bestimmung eines Präferenzverhaltens analysiert. Es zeigte sich, dass die Tiere im Mittel zu 76,8% die Richtung wählten, die der Seite des ersten Kontakts entgegengesetzt war (s. Abb. 20). Stieß ein Tier also mit der linken Schere zuerst an, umlief es das Hindernis in den meisten Fällen rechts herum. Dieses Verhalten war von Tier zu Tier unterschiedlich und die Werte für eine entgegengesetzte Ausweichrichtung lagen zwischen 50% und 91,6%.

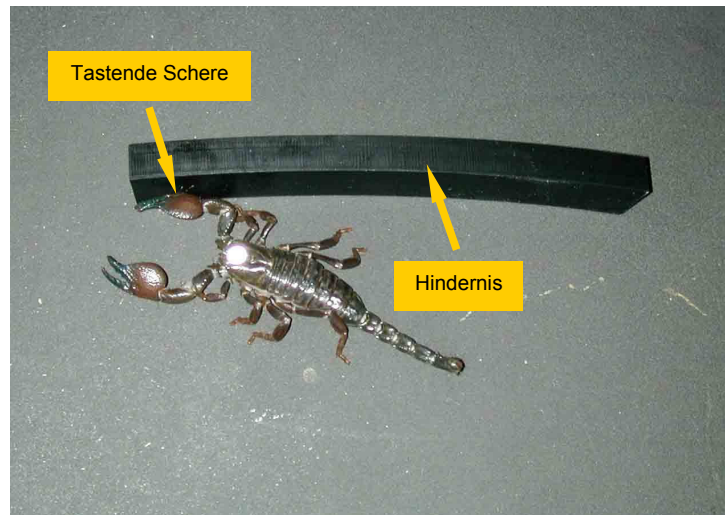


**Abb. 20: Ausweichrichtung.**

Die Tiere liefen im Mittel zu 76,8% in der Richtung um ein Hindernis herum, die der Richtung des ersten Kontaktes mit der Scherenhand entgegengesetzt war.

In der Regel blieben die Tiere nach der ersten Berührung des Hindernisses eine kurze Zeit (0,2 bis 1 Sekunde) stehen und liefen erst dann weiter. Beim Laufen um das Hindernis herum, tasteten sie immer wieder mit der entsprechenden Scherenhand an dessen Kante entlang (Abb. 21). Danach wurde in nahezu allen Fällen die

Grundrichtung wieder aufgenommen. Das Abtasten des Hindernisses konnte in allen Fällen beobachtet werden.



**Abb. 21:** Abtasten des Hindernisses.

Hier ist ein Tier gezeigt, das sich auf dem Lokomotionskompensator an einem Hindernis entlang tastet. Nachdem das Hindernis umlaufen war, wurde fast immer die Ursprungsrichtung wieder aufgenommen.

## 3.2. Körperhöhe

Während des Überlaufens der im vorangehenden Teil beschriebenen Hindernisse, besonders der Höhen 3,5 mm und 5 mm, war ein schnelles Hochstellen des Körpers zu beobachten. Diese Reaktion trat immer dann auf, wenn die Pecten eines Individuums ein Hindernis berührten. Um eine Einschätzung des Regulationsmechanismus der Körperhöhe bei Skorpionen zu gewinnen, wurden die Tiere auf dem Lokomotionskompensator mit Trovidur®-Keilen konfrontiert. Von besonderem Interesse war hierbei, ob und wie die Pecten zur Regulation der Körperhöhe verwendet wurden.

### 3.2.1. Abtasten des Untergrundes

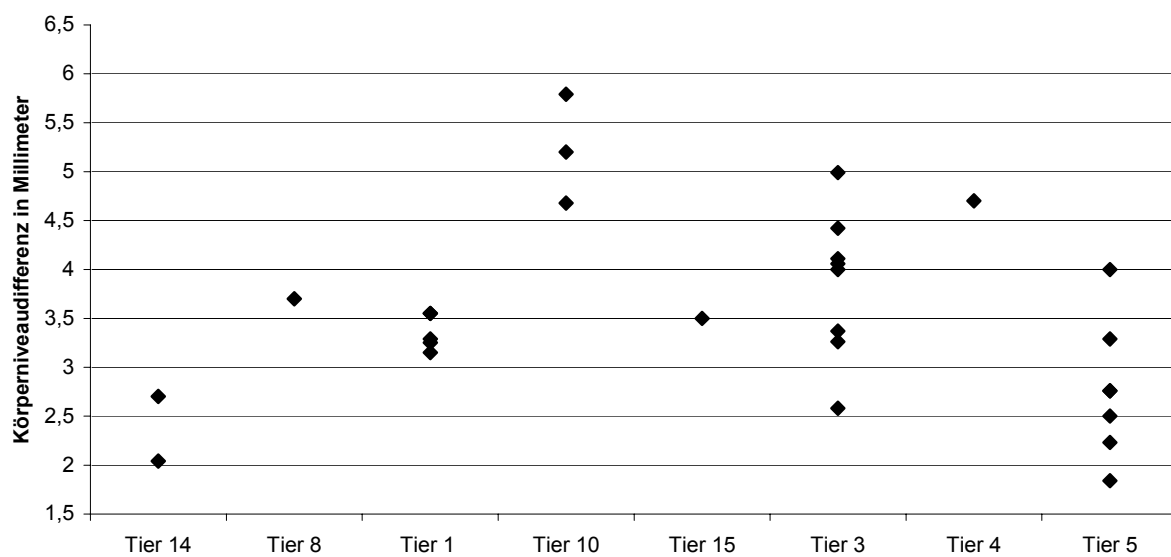
Beim Lauf über eine glatte Fläche, wie sie die Kugeloberfläche bot, hielten alle Individuen mit den Pecten ständigen Substratkontakt. Stießen sie an ein Hindernis, in diesem Falle der im Laufweg platzierte Keil, gingen sie zu einer tastenden Verhaltensweise über. Hierbei wurden die Pecten in unregelmäßigen Abständen, bis zum Kontakt an das Substrat herangeführt und dann wieder an die Ventralseite des Mesosomas angelegt. Die Tiere verschafften sich somit intermittierend und nicht konstant Informationen über die Höhe des Untergrundes.

### 3.2.2. Änderung der Körperhöhe

Die Änderung der Körperhöhe erfolgte unmittelbar, nachdem die Pecten Kontakt mit dem Keil aufgenommen hatten. Drei Verhaltensmuster konnten unterschieden werden. Bei der ersten Variante, stellten die Tiere sich direkt sehr hoch und überschritten den Keil ohne weitere Überprüfung durch die Pecten (Abb. 23). Andere Individuen stellten sich nach dem ersten Kontakt sehr hoch ein, überprüften diese Einstellung jedoch durch wiederholtes Tasten der Pecten am Keil (Abb. 24). Die feinste Abstimmung war bei den Tieren zu beobachten, die ihre Körperhöhe immer wieder nachregulierten, indem sie tasteten und den Körper nur bei Bedarf stufenweise



anhoben (Abb. 25). Eine gleitende Höhenregulierung, bei der die Pecten die allmähliche Steigung des Keiles durch ständigen Kontakt nachvollzogen und die Körperhöhe entsprechend fein nachreguliert wurde, konnte nicht beobachtet werden. Die Erhöhung des Körpers beim Überschreiten des Hindernisses war teilweise recht unterschiedlich und lag bei einer Keilhöhe von 5 Millimeter zwischen 1,84 Millimeter und 5,7 Millimeter (Abb. 22).

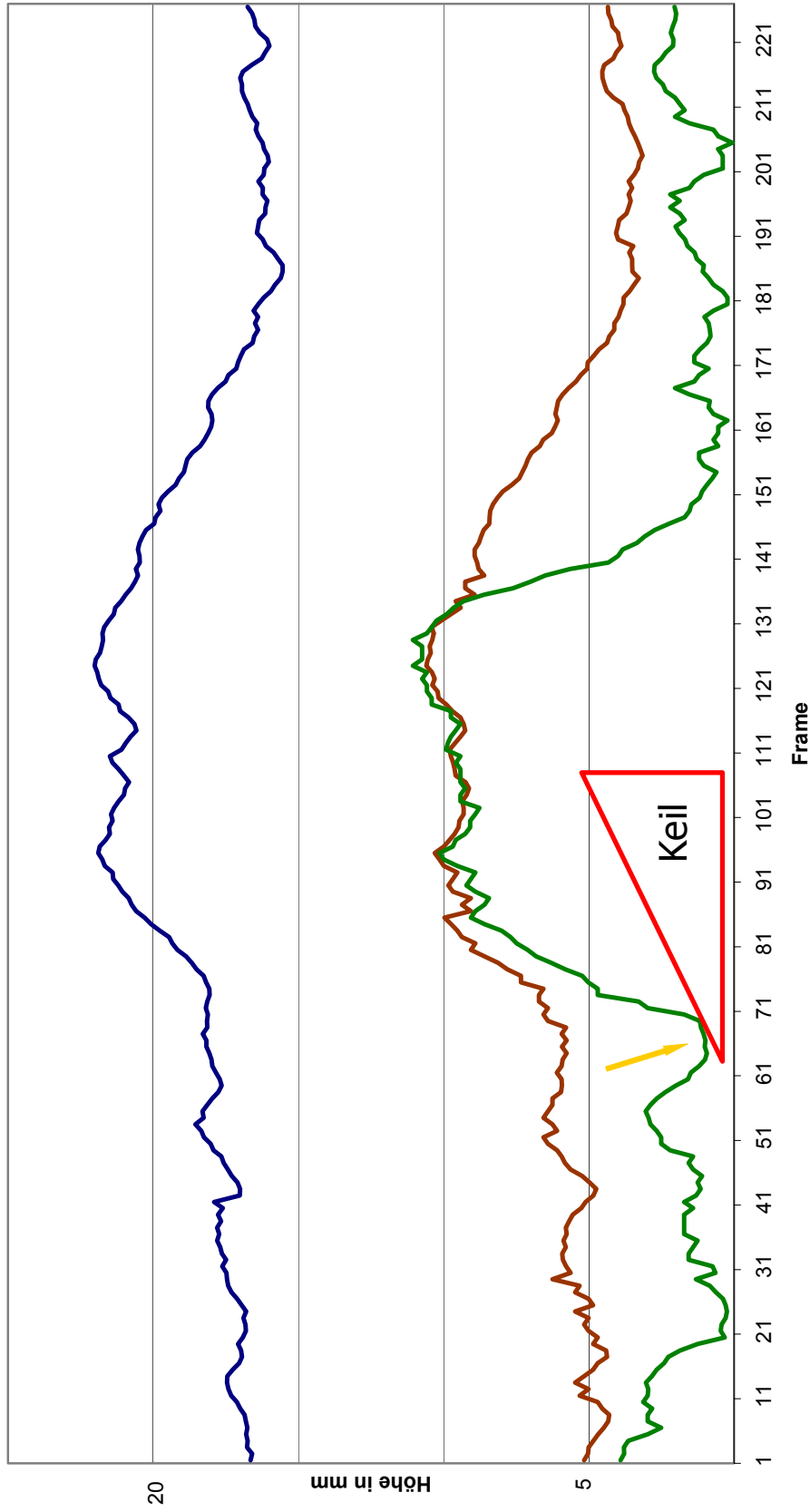


**Abb. 22: Körperhöhe.**

Das Diagramm zeigt die Veränderung des Körpurniveaus beim Überschreiten des 5 Millimeter Keils. Ermittelt wurden aus der Einzelbildanalyse jeweils das niedrigste und das höchste Niveau, das vom Versuchstier eingenommen wurde. Der Aufgetragene Wert entspricht der Differenz dieser Werte. Die Tiere sind von links nach rechts aufsteigend nach Größe sortiert.

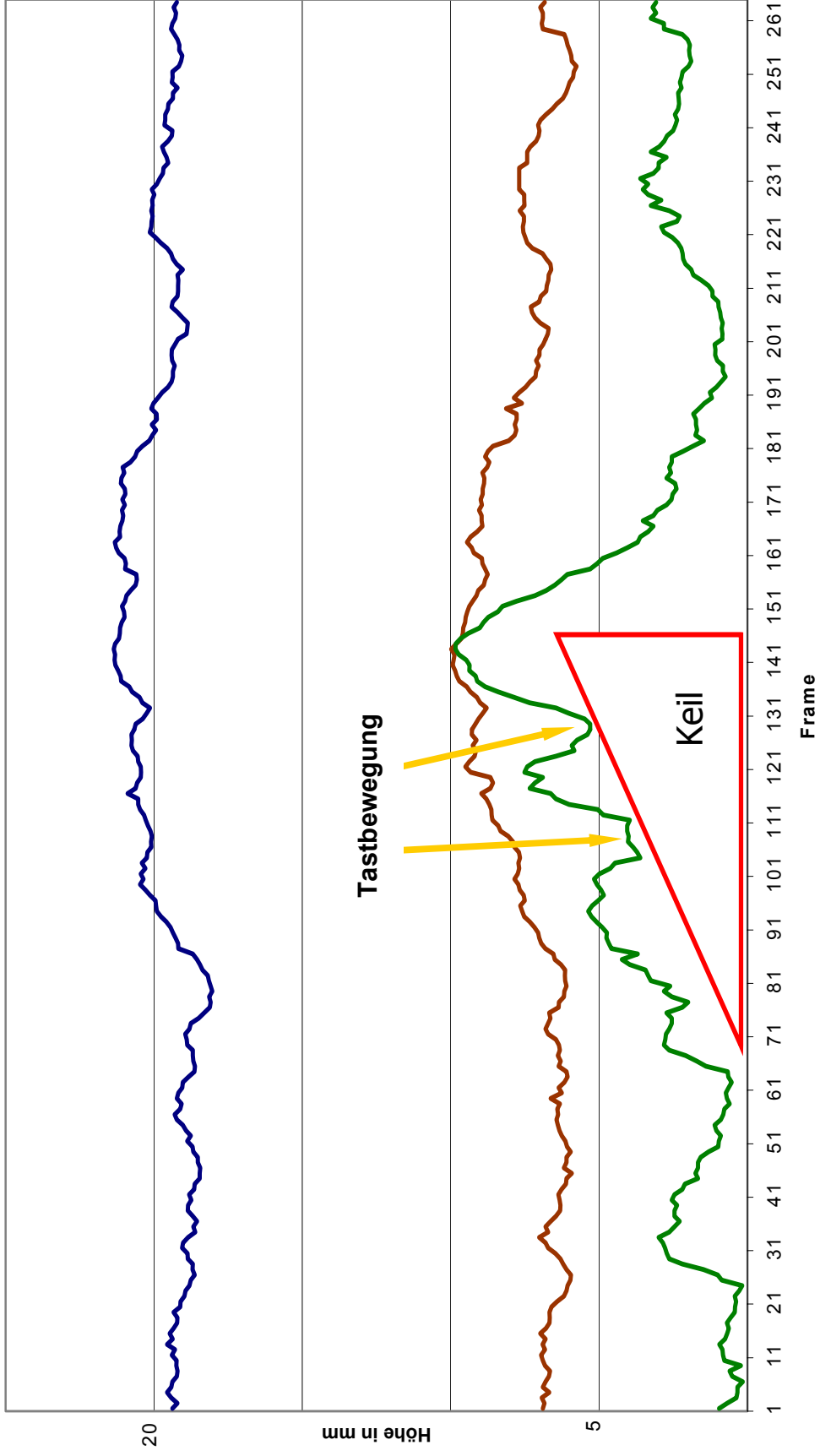
**Seiten 37 bis 39: Abb. 23-25: Drei verschiedene Varianten der Höhenregulierung des Körpers.**

In allen Abbildungen stellt die oberste, blaue Kurve den Höhenwert der Medianaugen dar. Die der Pectenbasis wird durch die braune und die der Pectenspitze durch die grüne Kurve veranschaulicht.

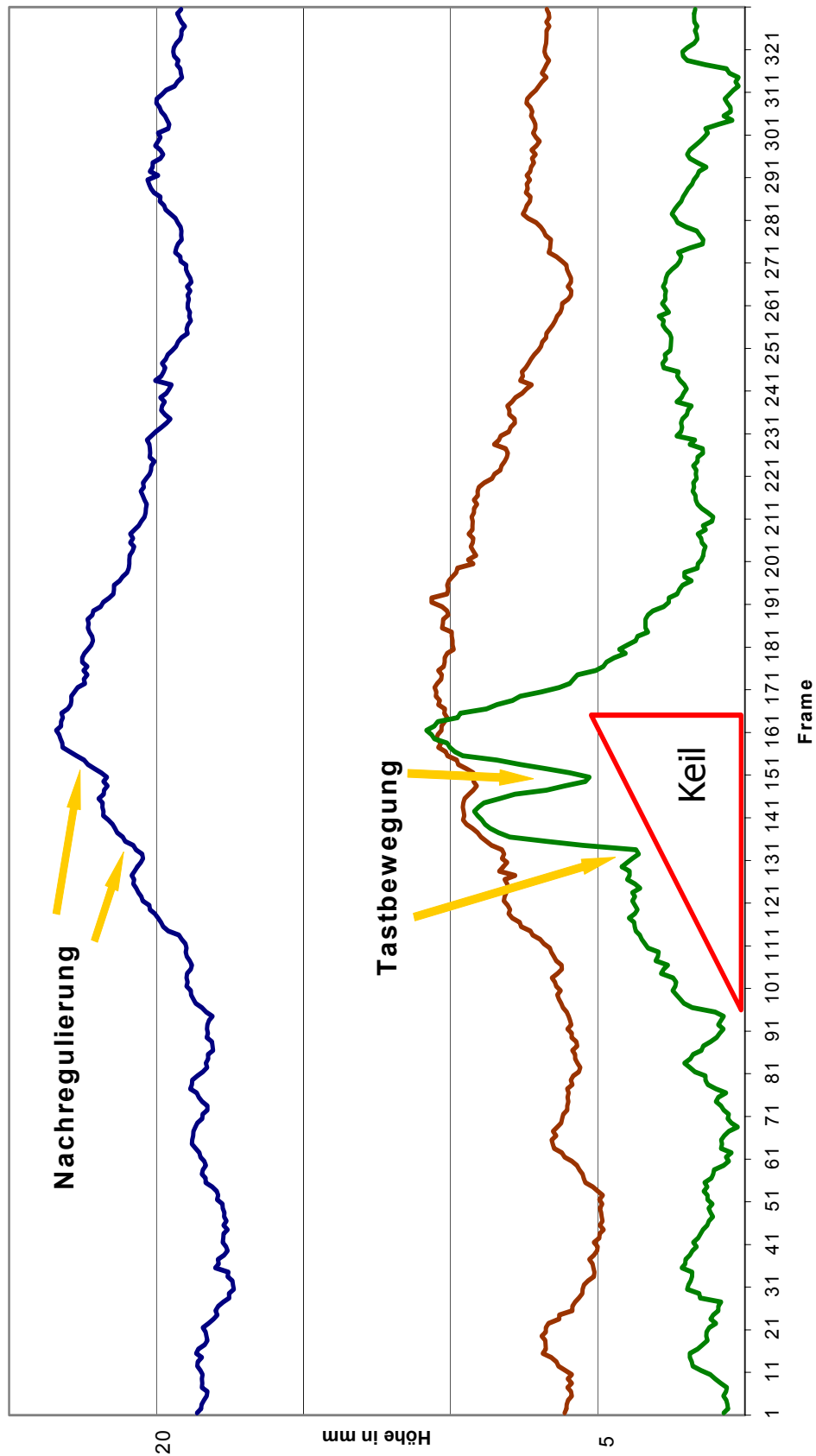


**Abb. 23:** Kontakt mit dem Keil.

Hier ist zu erkennen, dass die Pecten nur einmal Kontakt mit dem Keil aufnehmen (Pfeil). Das Versuchstier hat seinen Körper daraufhin recht hoch eingestellt und den Keil ohne weitere Überprüfung durch die Pecten überwunden. Die auf der X-Achse aufgetragenen Frames (Einzelbilder) sind Momentaufnahmen, deren Abstand jeweils eine fünfzigstel Sekunde beträgt.



**Abb. 24:** Wiederholtes Tasten.  
Die Höheneinstellung des Körpers wird durch wiederholtes Tasten mit den Pecten überprüft.

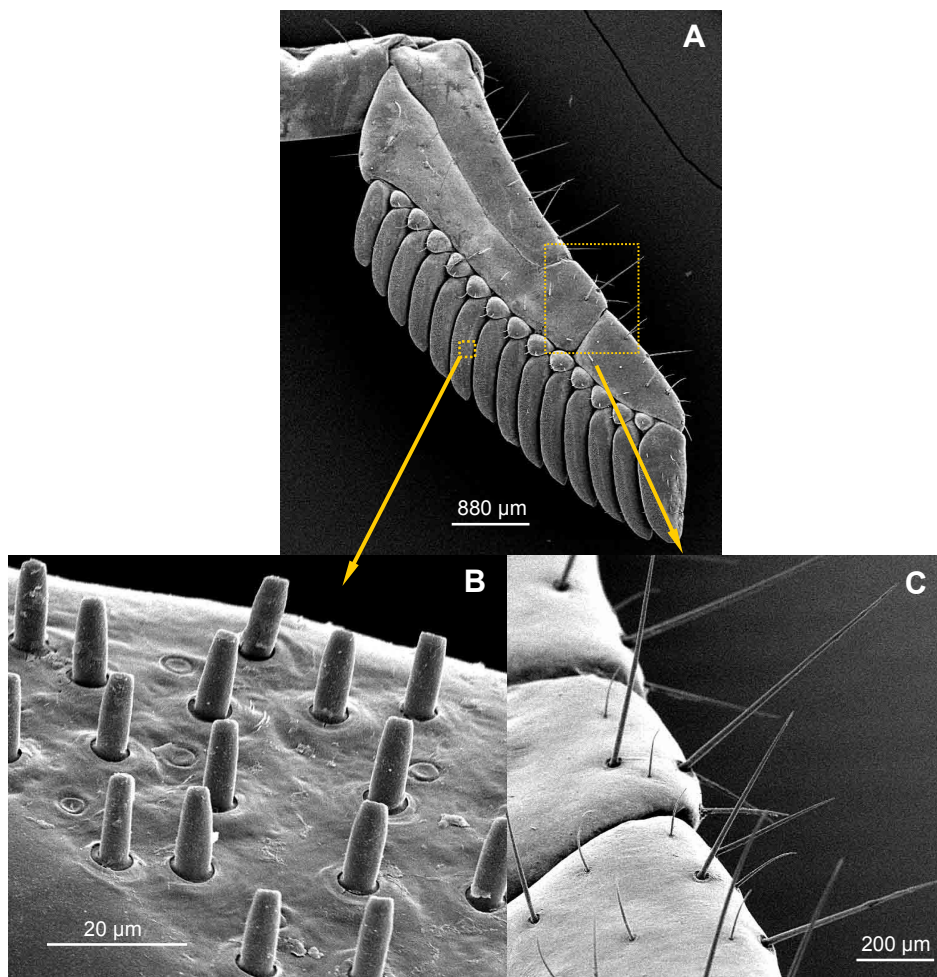


**Abb. 25:** Die feinste Abstimmung der Körperhöhe.

Die Pecten tasten den Untergrund wiederholt ab, wobei die Körperhöhe im Bedarfsfall nachreguliert wird.

### 3.3. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen

Die Pecten der Skorpione sind dicht mit verschiedenartigen Sinnesorganen bestückt. Besonders auffällig sind die verschiedenartigen Tasthaare, die am Rückgrat auftreten (Abb. 26 A, Übersicht über einen Pectenarm). Mit Hilfe dieser Haare werden die Substrateigenschaften erfasst. Bei höherer Vergrößerung (Abb. 25 C), lassen sich drei Typen von Tasthaaren verschiedener Länge und Dicke unterscheiden. Auf den Kammzähnen sitzen die so genannten Pegs (Abb. 26 B). Das sind sehr kurze Sinneshaare, die vorwiegend substratvermittelte chemische Substanzen detektieren.

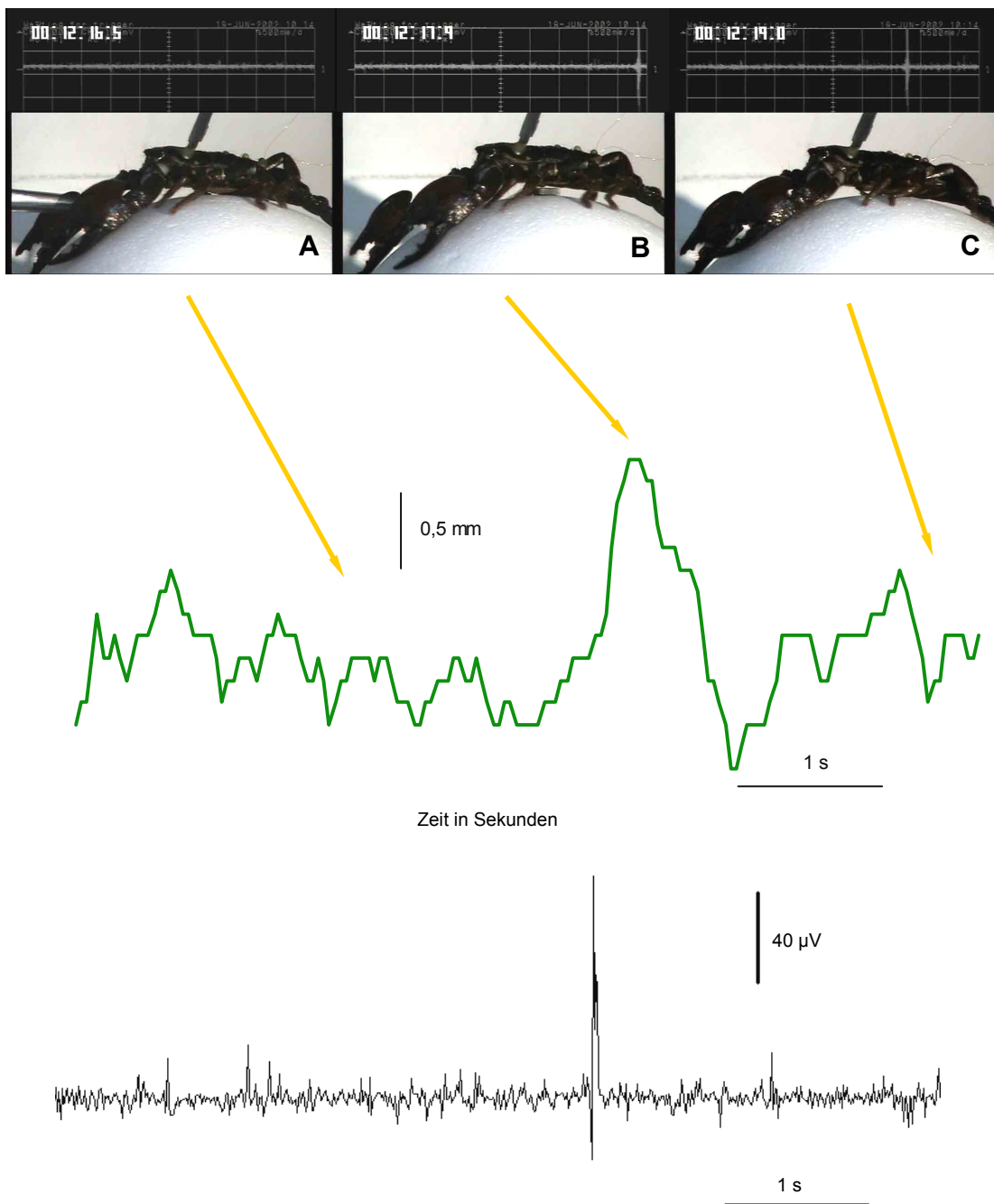


**Abb. 26:** REM Aufnahmen der Pecten.

Deutlich sind die verschiedenartigen Tasthaare zu erkennen. (A und C). Die so genannten Pegs (B) haben vornehmlich chemosensitive Aufgaben.

### 3.4. Ableiten eines EMG an der Dorsoventral Muskulatur

Spinnen regulieren ihre Körperhöhe zu großen Teilen, über eine Hämolympdrucksteigerung in den Beingelenken. Fragestellung war nun, ob Skorpione ebenfalls den Hämolympdruck in den Beinen verändern, um ihre Körperhöhe zu regulieren. Um eine erste Einschätzung dieser Hypothese zu erhalten, wurden Elektromyogramme während des Hochstellens des Körpers an den Dorsoventral Muskeln, die bei Spinnen wesentlich an der Erzeugung des Druckes beteiligt sind, abgeleitet. Es zeigte sich, dass beim Hochstemmen des Tierkörpers eine erhöhte Aktivität der Dorsoventral Muskeln zu beobachten war. Diese korrelierte zeitlich mit der Hochstellreaktion. Die im Elektromyogramm nachgewiesene Aktivität in der Dorsoventral Muskulatur, ging der Hochstellreaktion stets voran (Abb. 27). Vermessen wurden insgesamt 30 Ableitungen. Die Amplituden der Myogramme lagen zwischen 20 und 200  $\mu\text{V}$ . Weitere 15 Aufnahmen wurden per Videobeobachtung, im Einzelbildmodus ohne eine genaue Vermessung von Höhenwerten oder Myogramm Amplituden analysiert. Die Beobachtung entsprach in allen Fällen dem beschriebenen Sachverhalt.



**Abb. 27:** Einzelbilder, Höhenkurve und das dazugehörige Myogramm eines Versuchstieres.

Die zeitliche Einordnung der Einzelbilder zur Höhenkurve ist mit Pfeilen markiert. Das Tier hat beim Überwinden des Hindernisses seinen Körper um etwa 1,5 mm im Vergleich zur Grundhöhe (A) und (B) angehoben. Bild (C) zeigt wieder das Normalniveau, das nach Überwinden des Hindernisses eingenommen wurde. Das Elektromyogramm hat eine maximale Amplitude von ca. 126  $\mu\text{V}$  wobei die Dauer des Muskelpotentials 65 ms beträgt.

### 3.5. Messungen des Hämolympphdrucks

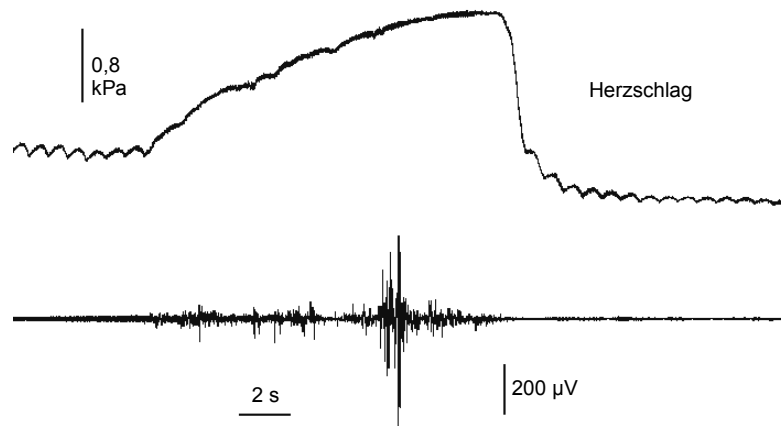
Für den direkten Nachweis des Mechanismus, der den Hämolympphdruck im Bein während einer Hochstellbewegung bei Skorpionen erhöht, wurden drei verschiedene Methoden angewendet. Erstens wurden Messungen an fixierten Tieren durchgeführt, bei denen nur das mit der Messkanüle versehene Bein befreit wurde. Hierbei konnten gleichzeitig Ableitungen der Muskelpotentiale an den Dorsoventral Muskeln, sowie Druckmessungen im Bein erfolgen. Zweitens wurde bei einem an Metasoma und Pedipalpen fixierten Tier der Hämolympphdruck direkt im Mesosoma gemessen. Und drittens, wurden Druckmessungen im Bein, während des Freilaufs auf der Passivkugel, während einer Hochstellreaktion vorgenommen. Zur besseren Beurteilung, wurden zeitgleich Filmaufnahmen gemacht und mit der Druckmessung korreliert.

#### 3.5.1. Druckmessung am vollständig fixierten Tier

Gleichzeitige Messungen von Hämolympphdruck und Elektromyogramm, an einem der Dorsoventral Muskeln fixierter Tiere, wurden an sechs verschiedenen Individuen vorgenommen. Die Aufzeichnung erfolgte in dem Augenblick, in dem ein Versuchstier das gemessene Bein auf das Substrat stemmte, um seinen Körper anzuheben. Da die Tiere in festgelegtem Zustand nur wenig Aktivität zeigten, wurden sie teilweise durch eine kurze Pinzettenberührung taktil gereizt.

Eine Erhöhung der Aktivität in der Dorsoventral Muskulatur ging der Hämolympphdrucksteigerung um Zeitwerte zwischen sechzig Millisekunden bis zu einer Sekunde voraus. Die Amplitude der Muskelpotentiale entsprach den schon im vorherigen Abschnitt beschriebenen Werten. Steigerungen des Hämolympphdrucks, direkt in der Coxa eines Beines gemessen, lagen zwischen 0,2 kPa und 15 kPa. Die Messungen erfolgten bei allen Tieren im rechten Bein des vierten Laufbeinpaares. Die Druckkurven zeigten bei guter Ableitung eine regelmäßige (etwa 1 Hz) Druckschwankung um ca. 0,1 kPa. Diese Druckschwankungen wurden vom Herzschlag der Versuchstiere erzeugt.

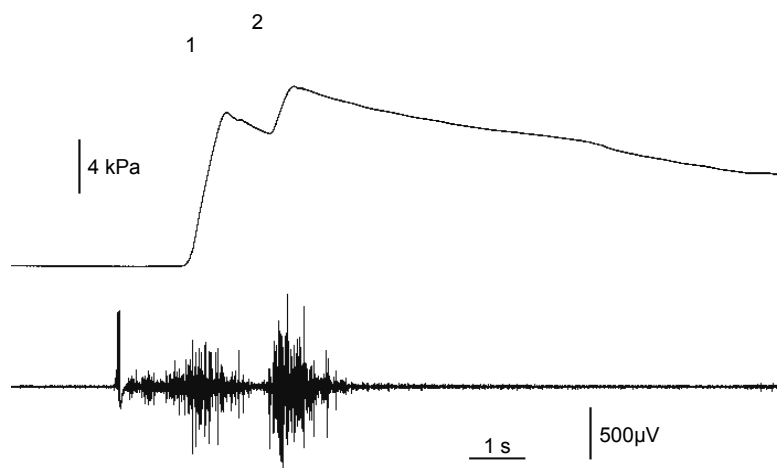




**Abb. 28: Hämolympdrucksteigerung.**

Die Abbildung zeigt exemplarisch, den im Bein eines Versuchstieres gemessenen Hämolympdruck, in Korrelation mit dem zugehörigen Elektromyogramm eines der Dorsoventral Muskeln. Die Peak zu Peak Amplitude des EMG beträgt  $800 \mu\text{V}$ . Die gemessene Drucksteigerung liegt bei  $1,8 \text{ kPa}$ . An der Druckkurve ist im Bereich der Grundlinie der Herzschlag des Tieres zu sehen, der sich in Druckschwankungen um den Ruhewert bemerkbar macht.

In einigen Fällen war zu beobachten, dass eine mehrfache, kurz aufeinanderfolgende Aktivität in der Dorsoventral Muskulatur eine Akkumulation des resultierenden Hämolympdrucks zur Folge hatte.

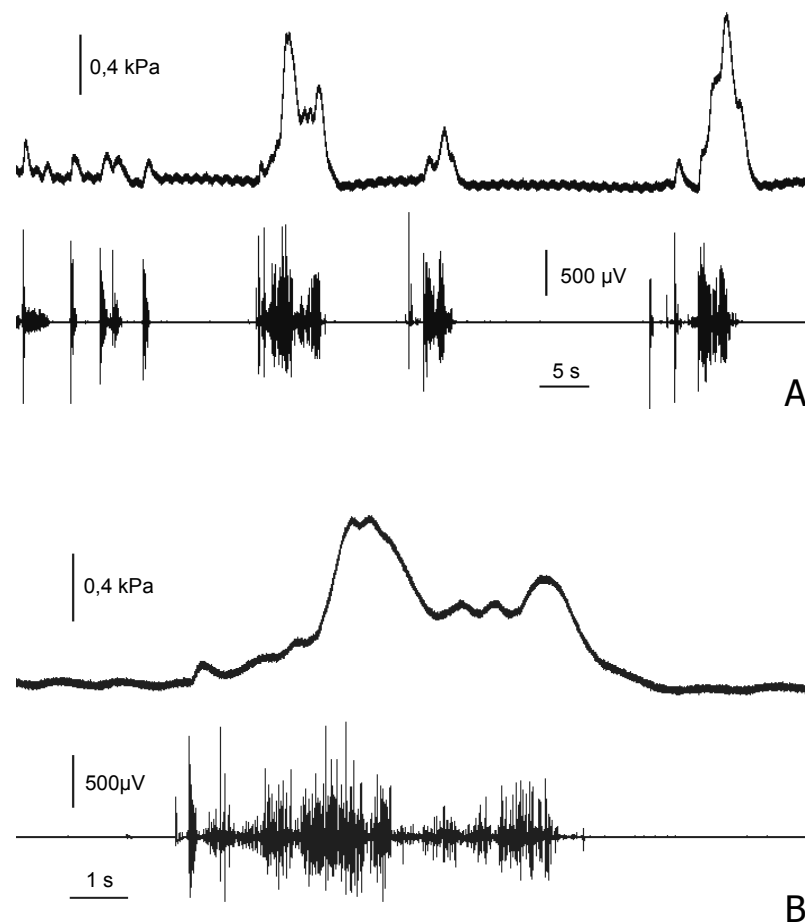


**Abb. 29: Akkumulierte Drucksteigerung.**

Die Drucksteigerung im Bein wird durch eine zweite Aktivität der Dorsoventral Muskulatur nochmals erhöht. Die Amplitude des EMG beträgt  $1,78 \text{ mV}$ . Die Steigerung bis zum ersten Spitzendruck (1) liegt bei  $12,4 \text{ kPa}$ , von dort zum zweiten Spitzendruck (2) bei  $2 \text{ kPa}$ . Daraus resultiert eine Drucksteigerung von insgesamt  $14,4 \text{ kPa}$ .

### 3.5.2. Druckmessung im Mesosoma

Zur Messung der Druckverhältnisse im Mesosoma, wurde die Messkanüle direkt in die Flankenhaut (Pleura) zwischen den mesosomalen Rücken- und Bauchplatten eingestochen. Aufzeichnungen erfolgten wiederum in dem Moment, in dem das Tier die Beine gegen das Substrat stemmte, um den Körper anzuheben. Der mesosomale Druckanstieg, war von Dauer und Amplitude der Muskelaktivität direkt abhängig.



**Abb. 30: Druckmessung und EMG.**

In **A** ist ein 85 Sekunden langer Abschnitt der Ableitung dargestellt. Hier sind mehrfache Aktivitäten der Dorsoventral Muskulatur und damit korrelierte Druckschwankungen zu erkennen, die durch einen Hochstellversuch des Versuchstieres hervorgerufen wurden. **B** zeigt den markierten Ausschnitt bei höherer zeitlicher Auflösung. Die Peak zu Peak Amplitude des Elektromyogramms liegt bei 1,7 mV. Der Spitzendruck liegt 1 kPa über dem Ruhenniveau. Zwei Bursts unterschiedlicher Ausprägung erzeugen entsprechende Druckanstiege (s. Pfeile).

### 3.5.3. Druckmessung im Bein bei Freilauf auf der Passivkugel

Druckschwankungen innerhalb der Hämolymphe eines Laufbeines, während der Hochstellbewegung im Freilauf auf der Passivkugel, konnten aufgezeichnet und mit den gleichzeitig erfolgten Videoaufzeichnungen korreliert werden. Die Messungen erfolgten an zwei verschiedenen Individuen.

Es zeigte sich ein deutlicher Zusammenhang zwischen Hochstellbewegung des Versuchstieres und dem gemessenen Druckanstieg in der Hämolymphe des Laufbeines. Der Druckanstieg erfolgte zeitgleich mit der Erhöhung des Körpurniveaus über der Kugel. Der höchste erreichte Druck wurde zu dem Zeitpunkt gemessen, an dem das Versuchstier die maximale Höhe erreicht hatte.

Erhöhungen des Körpurniveaus lagen entsprechend der Hindernishöhe zwischen fünf und sieben Millimetern. Die gemessenen Druckschwankungen zwischen 0,4 kPa und 5 kPa.

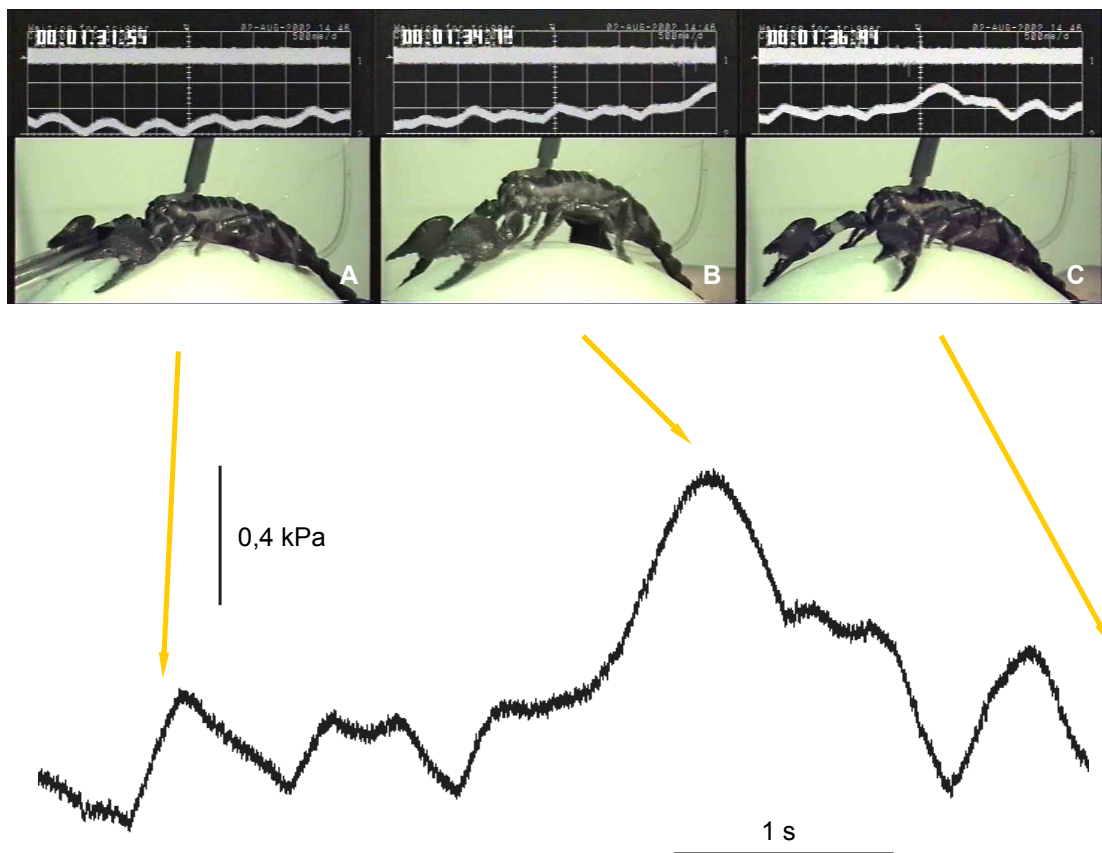


Abb. 31: Exemplarische Darstellung einer Hochstellbewegung beim Freilauf auf der Passivkugel. Die obere Bildfolge zeigt Einzelbilder aus der Videoaufzeichnung des Experiments. In Bild B ist die Erhöhung des Körpers, die etwa sechs Millimeter über der Grundhöhe liegt, deutlich zu erkennen. Die Druckkurve veranschaulicht die Druckverhältnisse innerhalb der Hämolymphe eines Laufbeines. Die maximale Druckerhöhung liegt bei 0,8 kPa über dem Grundniveau.

### 3.6. Reaktionsgeschwindigkeit von der Pectenberührung zur Motorischen Reaktion

Beim Hindernislauf auf der Passivkugel, nahmen die Pecten der Versuchstiere Kontakt mit dem platzierten Hindernis auf. Dabei erfolgte eine motorische Reaktion der Dorsoventral Muskulatur sehr schnell auf den ersten Kontakt der Pecten mit dem Hindernis. Dieses Phänomen ließ sich anhand von Videoaufzeichnungen, bei denen das

Videobild des Versuchstieres, mit der Ableitspur des Myogramms kombiniert war, untersuchen. Aus dem Aufnahmeverfahren, ergab sich eine zeitliche Auflösung von 25 Einzelbildern pro Sekunde. Wurde der Moment der Pectenberührung mit dem Hindernis in einem Einzelbild genau getroffen, war in allen Fällen ( $n = 27$ ) im darauf folgenden Einzelbild eine Reaktion der Dorsoventral Muskulatur zu erkennen. Diese Reaktion trat auch dann auf, wenn das Versuchstier bereits ein erhöhtes Körperriveau eingenommen hatte.

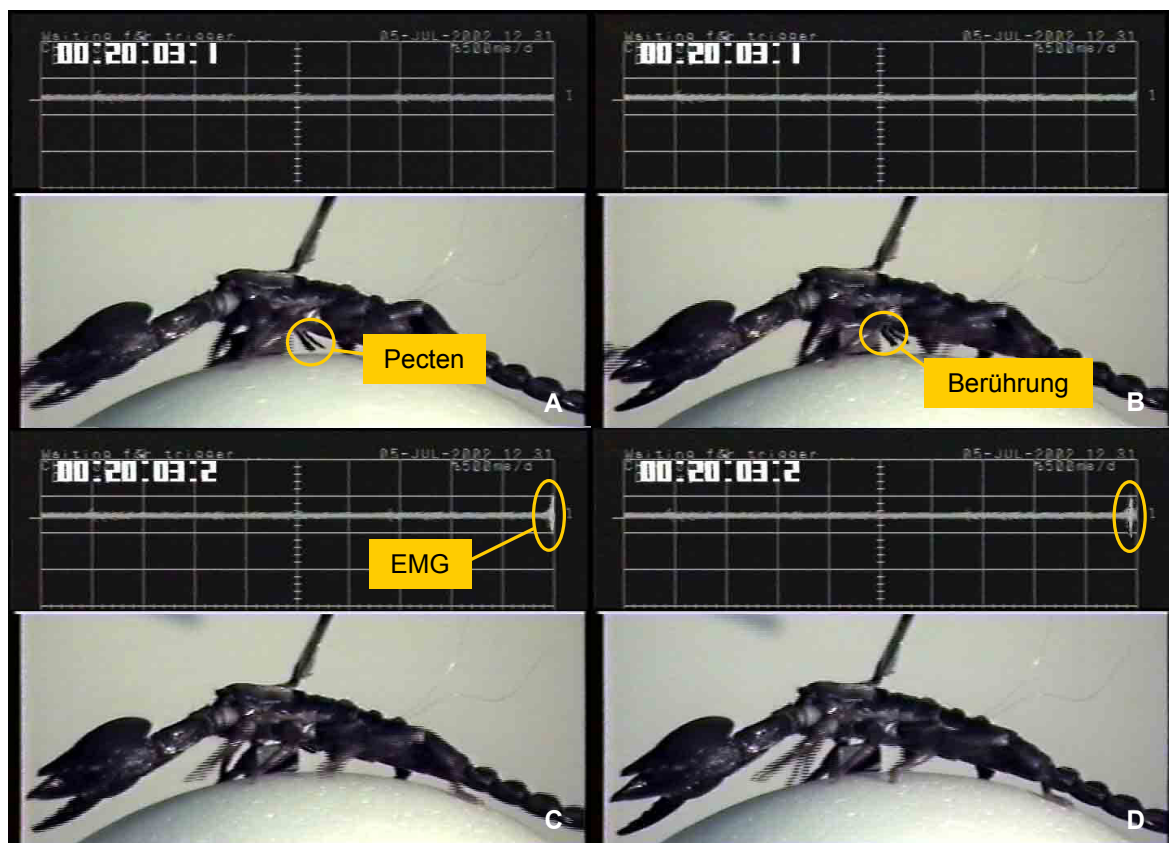


Abb. 32: Reaktionsgeschwindigkeit.

Der zeitliche Abstand von Bild zu Bild beträgt 40 Millisekunden. In B steht die Berührung der Pecten kurz bevor. In C, 40 ms später ist bereits eine Antwort der Dorsoventral Muskulatur zu erkennen.

## 4. Diskussion

## 4.1. Methodenkritik

Um die vorliegende Arbeit realisieren zu können, mussten Methoden zur Hämolymphtdruckmessung, zur computergestützten Einzelbildanalyse sowie der darin vorgenommenen Vermessungen etabliert werden. Die Verfahren zur einzelbildgestützten Videoanalyse des Laufverhaltens und den damit verbundenen computergestützten Messungen der Körperhöhe, erwiesen sich als sehr zuverlässig. Während der gesamten Arbeit traten bei diesen Verfahren keinerlei Unstimmigkeiten auf.

Die Ableitungen sowie das Auswerten der Elektromyogramme sind gut etablierte Arbeitsmethoden und deren Umsetzung vergleichsweise einfach. Sie erfolgten mit größter Sorgfalt. Daher sind die erzielten Ergebnisse als zuverlässig anzusehen.

Um Druckmessungen innerhalb der Hämolymphe am lebenden Versuchstier durchzuführen, wurden Geräte aus der Humanmedizin (Drucktransducer zur intravasalen Blutdruckmessung) verwendet. Trotz Eichung mit Hilfe eines zuverlässigen Messgerätes sind die Ergebnisse nur in qualitativer Hinsicht als sicher anzusehen. Die gemessenen Druckschwankungen, können aufgrund der ca. 1 Meter langen Zuleitung vom Messort zum Drucktransducer verfälscht worden sein, da die auftretenden Volumenverschiebungen, äußerst gering waren. Außerdem ist zu berücksichtigen, dass die in der Hämolymphe der Tiere liegende Messkanüle, einen Fremdkörper darstellte, in dessen Lumen Hämolymphe eventuell koagulieren und die Messungen so verfälschen konnte. Deshalb sollten die gemessenen Schwankungen des Hämolymphtdrucks nicht als absolute Messwerte angesehen werden. Vermutlich ist auch der Betrag der Druckschwankungen nicht zuverlässig erfasst worden. Die genaue zeitliche Korrelation von Druckschwankungen, mit EMG sowie der Beobachtung des Hochstellens, zeigt jedoch eindeutig, dass die Messungen zumindest in qualitativer Hinsicht als gesichert angesehen werden können. Deshalb kann die Hypothese, nach der Skorpione ihre Körperhöhe zumindest teilweise über den Hämolymphtdruck in den Schreitbeinen regulieren, als bestätigt gelten.

## 4.2. Hindernislauf

Während der Ausweichexperimente auf dem Lokomotionskompensator konnte die Beobachtung gemacht werden, dass die Versuchstiere eine eindeutige Vorzugsrichtung hatten. Liefen sie um ein Hindernis herum, wurde diese Richtung in nahezu allen Fällen wieder aufgenommen. Dieses Verhalten ist an anderen Arthropoden bereits als idiothetisch beschrieben worden (BURGER, 1971). Allerdings bewegten sich die Tiere nicht gradlinig sondern mäanderten beim Vorwärtslauf ständig leicht nach links und rechts. Ein solches Phänomen ist auch bei der Phonotaxis von Grillen bekannt (SCHMITZ und SCHARSTEIN, 1981), und wird bei optischen Einflüssen, die als weitere Informationsquelle genutzt werden, gedämpft (BÖHM und SCHILDBERGER, 1991). Da die Skorpione bei den Experimenten visuelle Eingänge hatten, das mäandern aber nicht reduziert wurde, liegt die Vermutung nahe, dass dieses Verhalten der besseren Orientierung im Gelände dient und so ein breiterer Streifen der Umwelt, mit den Pedipalpen erfasst wird. In diesem Verhalten ist vermutlich auch die Antwort darauf zu finden, warum die Tiere auf Einfach- und Doppellaufrädern, die im Rahmen dieser Arbeit für Skorpione entwickelt wurden, nicht zum gerichteten Geradeauslauf zu bewegen waren, was bei anderen Arthropoden teilweise gut gelingt (WENDLER, HEINZEL und SCHARSTEIN 1984). Während der vorliegenden Arbeit wurden verschiedene Doppellaufräder (Abb. 33) getestet. Zielvorstellung war die Pecten unabhängig vom Untergrund reizen zu können. Eine Optimale Einstellung der Versuchsanordnung war aber nicht möglich. Ein drittes Rad in der Mitte, mit fest installierten Hindernissen, hätte weit reichende Möglichkeiten geboten. Trotz Erfolg versprechender Vorversuche konnte keine Methode etabliert werden, die verwertbare Ergebnisse erbrachte. Die Tiere versuchten einheitlich sich auf dem Laufrad umzudrehen, was durch die Befestigung an der Doppelgelenkwippe nicht möglich war. Auf der Passivkugel liefen die Tiere trotz derselben Befestigungsart kontinuierlich. Vermutlich weil sie hier den Eindruck hatten, sich frei in alle Richtungen bewegen zu können, obwohl ihre Richtungswahl keine Auswirkung auf die einmal gewählte Laufrichtung hatte, da der Regelkreis geöffnet war (open loop).





**Abb. 33: Doppellaufрад.**

Das Tier ist an der Doppelgelenk Wippe befestigt. Die beiden Räder des Doppellaufrats sind völlig unabhängig voneinander drehbar. Die linken und rechten Laufbeine des Tieres laufen jeweils auf einem der Räder. Ein drittes in der Mitte installiertes Rad hätte die Pecten unabhängig davon reizen können. Es handelt sich bei dem Laufрад um einen Prototypen aus den Vorversuchen.

An Spinnen wurden bereits 1987 Untersuchungen zu Höhenregulation des Körpers durchgeführt (ECKWEILER und SEYFAHRT, 1988). Sie erkannten, dass *Cupiennius salei* mit Hilfe von taktilen Borsten an der Ventralseite der proximalen Laufbeinteile eine Regulation der Körperhöhe durchführt. Eine Berührung dieser Borsten führt zu einer reflektorischen Aktivität in bestimmten Muskeln des Beines, die den Körper anheben. Bei Skorpionen finden sich solche Borsten nicht. Um eine Einschätzung des Regulationsmechanismus der Körperhöhe bei Skorpionen zu gewinnen, wurden die Tiere auf dem Lokomotionskompensator mit Trovidur®-Keilen konfrontiert. Von besonderem Interesse war hierbei, ob und wie die Pecten zur Regulation der Körperhöhe verwendet werden. Dabei fiel auf, dass drei verschiedene Abtastmuster des Untergrundes zu unterscheiden waren. Sowohl aus energetischer, als auch in Hinsicht auf die Stabilität des Laufes, sollte das Muster bei dem immer wieder die Höhe des Untergrundes durch Tastbewegungen der Pecten überprüft wurde, das günstigste sein (BLICKHAHN und FULL, 1994). Hier würde das Körperriveau immer nur um den tatsächlich erforderlichen Betrag und die erforderliche Zeit erhöht.

Es konnte keine Beziehung, zwischen Entwicklungsstadium der Versuchstiere und der Verfahrensweise beim Überschreiten der Hindernisse nachgewiesen werden. Somit gibt es keinen Hinweis darauf, dass es sich um ein erlerntes Verhalten handelt, bei dem die Tiere im Laufe ihres Lebens den Energieverbrauch in bestimmten Situationen

optimieren. Vielmehr scheint die Strategie beim Überwinden von Hindernissen ein individuelles Verhalten zu repräsentieren.

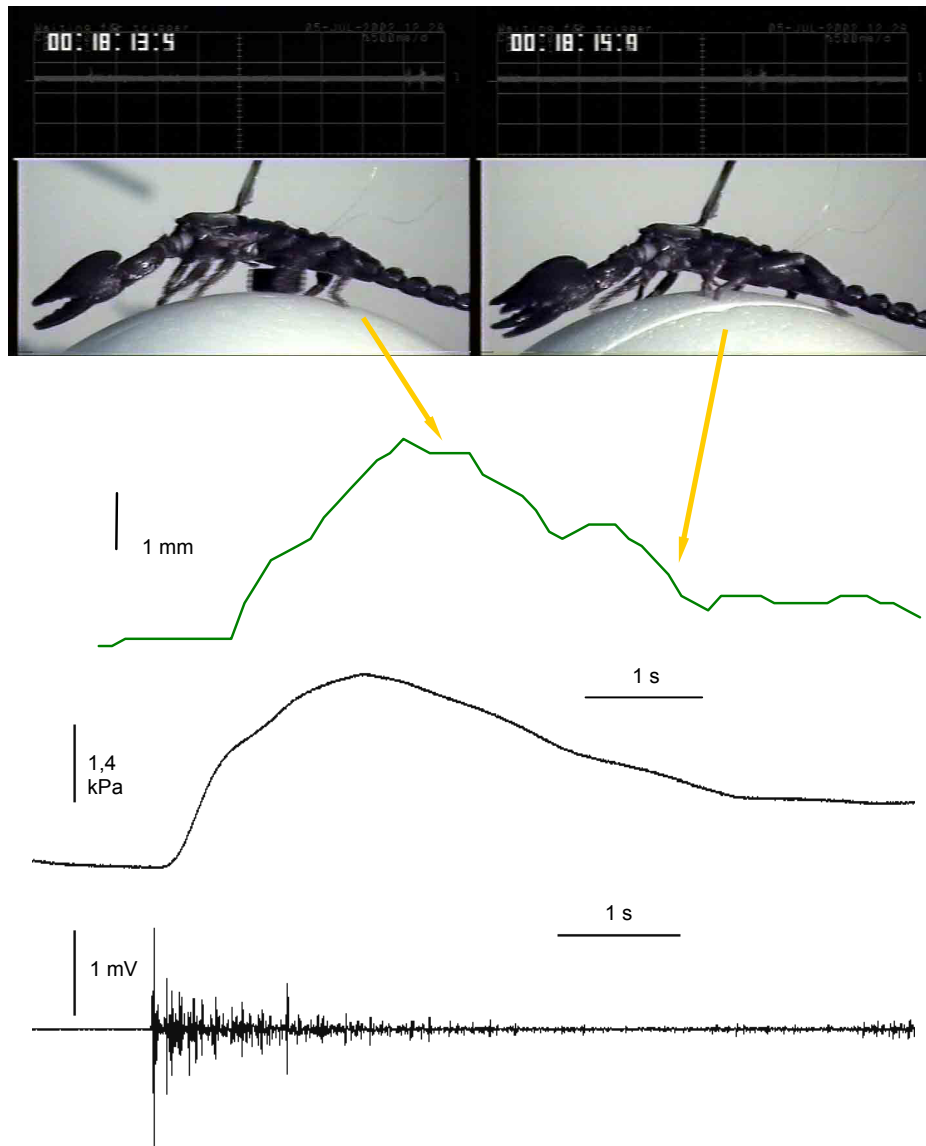
### 4.3. Hämolympdruck

In dieser Arbeit wurden erstmalig direkte und indirekte Nachweise geführt, dass Skorpione ihr Körperniveau zumindest teilweise, über einen hydraulischen Apparat regulieren, wie es von Spinnen schon länger bekannt ist (BLICKHAN und BARTH , 1985).

Das Fehlen von Extensormuskeln an einigen Beingelenken bei Spinnen wurde schon früh erkannt (PETRUNKEWICH 1909). Sie regulieren die Streckung der Laufbeine und damit auch ihre Körperhöhe zusätzlich zur Laufmuskulatur über ein System, welches den Hämolympdruck an den Artikular-Membranen erhöht und so eine Streckung der Gelenke bewirken kann. Dazu sind spezielle Kanäle ausgebildet, die in der Lage sind, Hämolymphe sehr schnell und gezielt zum Gelenk zu transportieren (BLICKHAN und BARTH 1985). Die Strukturen, die den Druck aufbauen und regulieren sind die *musculi laterale*, die an den lateralen Rändern des Carapax entspringen und zu den flexiblen dorsal zur Coxa des Schreitbeines gelegenen Arthrodialmembranen (BROWN 1939) ziehen. Des weiteren eine subkutikuläre Muskelschicht und besonders die paarig angelegten Dorsoventral Muskeln. Die Kontraktion dieser Muskelgruppen drückt den Carapax zusammen und bewirkt über eine Volumenverringerng den Druckanstieg in der Hämolymphe (WILSON 1970).

Naheliegend war es zu untersuchen, ob Skorpione ebenfalls den Hämolympdruck in ihren Beinen verändern können, um ihre Körperhöhe zu regulieren. Um eine erste Einschätzung dieser Frage zu erhalten, wurden Elektromyogramme während des Hochstellens des Körpers, an den Dorsoventral Muskeln abgeleitet. Diese Muskeln sind bei Skorpionen wegen ihrer leicht erkennbaren Kutikular-Ansätze in jedem mesosomalen Segment, für eine Untersuchung gut zugänglich und wegen ihrer wichtigen Rolle bei der Druckerzeugung bei Spinnen geeignet, um erste Aussagen treffen zu können. Später wurde über eine direkte Druckmessung der Nachweis

erbracht, dass die Körperhöhe mit einer Drucksteigerung in der Hämolymphe des Beines korreliert. Es konnte eine eindeutige Beziehung, zwischen Amplitude und Dauer der Kontraktion der Dorsoventral Muskulatur, des im Bein gemessenen Hämolymphtdrucks sowie der Beobachtung eines Erhöhens des Körperrniveaus der Tiere, nachgewiesen werden. Da dieser Mechanismus, wie bereits erwähnt, an Spinnen von verschiedenen Arbeitsgruppen bereits nachgewiesen wurde (ANDERSON und PRESTWICH 1975; WILSON 1970; BLICKHAN und BARTH 1985), ist es nahe liegend zu behaupten, dass es bei den Skorpionen, einen entsprechenden Mechanismus gibt. Die nahe Verwandtschaft der beiden Tiergruppen unterstützt diese Hypothese. In weiterführenden Experimenten müssten weitere Untersuchungen zeigen, wie die Regulation im Einzelnen verläuft. Der genaue Mechanismus von Druckerzeugung und dessen Regulation bedürfen noch genauerer Betrachtung. In Abb. 34 ist der gesamte, in dieser Arbeit untersuchte, Mechanismus von Hämolymphtdruck gesteuerter Höhenregulation dargestellt.



**Abb. 34:** Die gesamte Kausalkette der Hochstellreaktion.

Die Videobilder zeigen das Versuchstier beim Überschreiten eines Hindernisses, wobei die Höhendifferenz des Körpers deutlich zu erkennen ist. Die Pfeile markieren die zeitliche Zuordnung zur Höhenkurve, welche die Körperhöhe des Tieres über die Zeit darstellt. Darunter liegen im Bein gemessene Druckableitung und das zugehörige Elektromyogramm der Dorsoventral Muskulatur. Die Einzelabbildungen stammen teilweise aus verschiedenen Messungen.

#### 4.4. Pectenreflex

Während der Videoauswertung der Hochstellreaktionen konnte die Beobachtung gemacht werden, dass die Zeit zwischen erstem Kontakt der Pecten mit einem Hindernis, und einer Reaktion der Dorsoventral Muskulatur sehr kurz ist. Durch das Aufnahmeverfahren ergab sich von einem Bild zum nächsten eine zeitliche Differenz von 40 Millisekunden.

Offensichtlich war die Berührung der Pecten für diese Reaktion verantwortlich, da sie auch auftrat, wenn die Tiere bereits ein erhöhtes Körpurniveau eingenommen hatten und dieses auf den Hinderniskontakt hin nicht noch weiter erhöhten. Am festgelegten Tier ließ sich diese Reaktion durch eine taktile Stimulation der Pecten nicht auslösen. Es ist also zu vermuten, dass die Reaktion zwingend von Lauf und den damit verbundenen neuronalen Rhythmen der Tiere abhängig ist.

Die sensorischen Signale von den Pecten, steigen zur Cephalothorakal-Masse, einem Verschmelzungsprodukt mehrerer Ganglien, auf und werden dort auf entsprechende Motoneuronen verschaltet (BOWERMAN und BURROWS 1980). Diese innervieren dann motorische Fasern. Der ganze Ablauf kann nach der Videobeobachtung zu urteilen höchstens 40 Millisekunden gedauert haben. Die Entfernung zwischen Pectenbasis, an der das sensorische Signal startet, bis zum Suboesophagealganglion und von dort zur Dorsoventral Muskulatur beträgt bei einem mittelgroßen Tier, etwa zwei Zentimeter. Daraus würde sich eine mittlere Leitungsgeschwindigkeit von 2 m/s ergeben, wenn Reaktions- und synaptische Verschaltungszeiten unberücksichtigt blieben. Eine solche Leitungsgeschwindigkeit, ist bei nicht myelinisierten Fasern, bei niederen Tieren durchaus zu erwarten (PENZLIN 1996). Somit liegt die Vermutung nahe, dass es sich bei der beschriebenen Reaktion um einen Reflex handelt. Um diese Hypothese zu überprüfen, müssten am Pectennerv zunächst sensorische und motorische Fasern unterschieden und deren Projektionsgebiet, beispielsweise durch axonal fillings dargestellt werden (ALTMANN und TYRER 1980). Da im Rahmen einer Diplomarbeit kaum Zeit für die tiefgehende Analyse weitergehender, integrativer Prozesse bleibt, gibt es noch viele ungeklärte

Fragen. Weitere Untersuchungen auf der Passivkugel, bei denen tiefer in die Neuroanatomie und Neurophysiologie vorgedrungen wird, wie es Böhm und Schildberger an Grillen getan haben, erscheinen sinnvoll.

## 5. Zusammenfassung

An Skorpionen der Gattung *Pandinus cavimanus* wurden mit Hilfe des Lokomotionskompensators nach Kramer sowie einer selbst konstruierten Passivkugel, computer- und videounterstützte Untersuchungen zu Laufverhalten und Höhenregulation durchgeführt. Besondere Aufmerksamkeit wurde hierbei dem Verhalten, beim Überwinden verschiedenartiger Hindernisse gewidmet.

Die erforderlichen Experimente wurden an vollständig festgelegten, teilweise immobilisierten und völlig frei laufenden Tieren durchgeführt. Auf der Passivkugel waren die Versuchstiere an einer Doppelgelenk Wippe befestigt und hatten den Eindruck der freien Richtungswahl, sie konnten die Laufrichtung zwar frei wählen, diese hatte jedoch keine Auswirkungen auf ihren Lauf (Geöffneter Regelkreis). Da die Tiere während ihres Laufes auf der Passivkugel am Ort festgehalten wurden, konnten Elektromyogramme an der Dorsoventral Muskulatur abgeleitet, sowie Druckmessungen in der Coxa eines der Laufbeine vorgenommen werden.

1. Die Tiere überwinden oder umlaufen Hindernisse in Abhängigkeit von deren Höhe, die zwischen 2 und 15 Millimeter lag.
2. Skorpione verwenden ihre Pecten um einen Eindruck von der Beschaffenheit des Untergrundes zu erhalten. Dabei werden diese in tastender Weise eingesetzt. Besondere Bedeutung kommt den Pecten bei der Höhenregulation des Körpers zu.
3. Das Hochstellen des Körpers wird zumindest Teilweise über ein System realisiert, das den Hämolympdruck in den Laufbeinen erhöht und dadurch eine Streckung der Beinelenke bewirkt. Druckschwankungen lagen dabei zwischen

0,2 und 15 kPa. Der Nachweis hierfür, wurde in der vorliegenden Arbeit erstmalig in direkter wie indirekter Weise erbracht.

4. Das Berühren eines Hindernisses mit den Pecten, scheint eine reflexartige Kontraktion der Muskelgruppen auszulösen, die für die Erhöhung des Hämolymphtdrucks zuständig sind. Dieser Reflex hatte eine Reaktionszeit von maximal 40 Millisekunden.

Bei Skorpionen hat sich also, anders als bei Insekten, ein System ausgebildet, welches den Lauf der Tiere nicht ausschließlich über direkt an den Extremitäten ansetzende Muskeln realisiert.

## Literaturverzeichnis

**ALTMANN und TYRER 1980**

In : Strausfeld N J ; Miller T A, Neuroanatomical techniques - Insect nervous system.  
Springer, New York, pp 373 - 403, 1980

**ANDERSON und PRESTWICH 1975**

The fluid pressure pumps in spiders (Chelicerata, Araneae)  
Z. Morph. Tiere, **81**: 257 - 277, 1975

**BARTH und WADEPUHL 1975**

Slit Sense Organs on the Scorpion Leg (*Andronoctus australis* L.; *Buthidae*)  
Jour. Morph. **145**: 209 - 228, 1975

**BLICKHAHN und FULL, 1994**

Dynamic and static Stability in hexapedal Runners  
Jour. Exp. Biol. **197**: 251 - 269, 1994

**BÖHM und SCHILDBERGER, 1991**

Visual and acoustic course control in the cricket *Gryllus bimaculatus*.  
Jour. Exp. Biol. **159**: 235 - 248, 1991

**BOWERMAN und BURROWS 1980**

The morphology and physiology of some walking leg motor neurones in a scorpion  
Jour. of Comp. Phys. A, **140**: 31 - 42, 1980

**BOWERMANN und LARIMER 1972**

Structure of the Patella-Tibia Jiont Receptors in Scorpion Pedipalps  
Comp. Biochem. Pysiol. **46A**: 139 - 151, 1972

**BROWN R B 1939**

The musculature of *Agelana naevia*  
Jour. Morph. **64**: 115 - 166, 1939

**BROWNELL und FARLEY 1979**

Detection of Vibraciones in Sand by Tarsal Sense Organs of the Nocturnal Scorpion *Paruroctonus mesaeni*.  
Jour. of Comp. Phys. A **131**: 23 - 30, 1979



**BROWNELL / POLIS, 2001**

Scorpion Biology and Research  
Oxford University Press 2001

**BURGER, 1971**

Zum Mechanismus der Gegenwendung nach aufgezwungener Richtungsänderung bei *Schizophylum sabulosum* (Julidae, Diplopoda)  
Z Vergl. Phys. 71: 219 - 254, 1971

**ECKWEILER und SEYFAHRT, 1988**

Tactile hairs and the adjustment of body height in wandering spiders: behavior, leg reflexes, and afferent projections in the leg ganglia.  
Jour. of Comp. Phys. A 162: 611 - 621, 1988

**FET, VICTOR, SISSOM, W. DAVID, LOWE, GRAEME & BRAUNWALDER, MATT E.**

Catalogue of the Scorpions of the World (1758-1998).  
The New York Entomological Society, 2000.

**FLEISSNER G 1968**

Untersuchungen zur Sehphysiologie der Skorpione.  
Verh. Deutsch. Zool. Ges. 61: 375 - 380, 1968.

**FLEISSNER G und FLEISSNER G 2001**

The Scorpions Clock. In BROWNELL / POLIS, 2001

**FOELIX und MÜLLER-VORHOLDT, 1983**

The fine structure of scorpion sensory organs. II. Pecten sensilla  
Bull. Br. Arachnol. Soc. 6 (2): 68 - 74, 1983

**HOFFMANN 1963**

Zur Funktion der kammförmigen Organe von Skorpionen  
Naturwissenschaften 51: 172, 1963

**HOFFMANN 1966**

Bau und Funktion der Trichobothrien von *Euscorpilus carpathicus*  
Zeitschrift für vergleichende Physiologie 54: 290 - 352, 1967

**IVANOW und BALASHOV 1979**

The structural and functional organization of the pectine in a scorpion *Buthus eupeus* Koch (Scoripones, Buthidae) studied by electron microscopy.  
Tr. Zool. Inst. Leningrad 85: 73 - 81, 1979

**KRAMER 1976**

The orientation of walking honeybees in our fields with small concentration gradients  
Phys. Entomol. 1: 27 - 37

**KRAPF 1986**

Contact chemoreception of prey in hunting scorpions  
Zool. Anz. 217: 119 - 129, 1986

**LINSENMAYR K E, 2001**

Anemomenotaktische Orientierung bei Skorpionen.  
Vergleichende Physiologie 60, 445 - 449, 1968.

**LOCKET A 2001**

Eyes and Vision. In BROWNELL / POLIS, 2001

**PENZLIN 1996**

Lehrbuch der Tierphysiologie  
Gustav Fischer Verlag, 1996

**PETRUNKEWICH 1909**

Contributions to our knowledge of the anatomy and relationship of spiders  
Ann. Ent. Soc. Amer. 2: 11 - 21, 1909

**POLIS G A 1990**

The Biology of Scorpions  
Stanford University Press; Stanford, California, 1990

**SCHMITZ und SCHARSTEIN et al. 1981**

Mechanismus der akustischen Orientierung bei Grillen-Weibchen  
Verh. Dtsch. Zool. Ges. 267, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1981

**SCHRÖDER O 1908**

Die Sinnesorgane der Skorpionskämme  
Z. Wiss. Zool. 9: 436 - 444, 1908

**WENDLER, HEINZEL und SCHARSTEIN 1984**

Paired tread wheels as a tool for the analysis of orientation in Biology and Engineering  
Ed by Varju D, Schnitzler H U, Springer Verlag 170 - 172, 1984

**WILSON R S 1970**

Some comments on the hydrostatic system of spiders (Celicerata, Araneae)  
Z. Morph. Tiere 68: 308 - 322, 1970

## Danksagung

Herrn Prof. Dr. H.G. Heinzl danke ich für die Betreuung dieser Arbeit sowie für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes und aller erforderlichen Mittel.

Herrn PD Dr. H. Böhm danke ich für die kontinuierliche Betreuung dieser Arbeit, hilfreiche Unterstützung bei allen auftretenden Fragen und ständige Diskussionsbereitschaft. Außerdem danke ich Ihm für die Begutachtung der Arbeit.

Herrn Dipl. Biologe Peter Ebersoll danke ich für das wiederholte, gewissenhafte Korrekturlesen des Manuskriptes, sowie seiner ständigen Diskussionsbereitschaft. Seine Anmerkungen waren stets gleichermaßen hilfreich und konstruktiv.

Herrn Oliver Rast danke ich für die stets freundliche und kompetente Unterstützung bei allen Fragen und Problemen rund um die Elektronik.

Allen Mitarbeitern der Arbeitsgruppe danke ich für die gute und angenehme Arbeitsatmosphäre und die ständige Hilfsbereitschaft.

Herrn Braun danke ich für die stetige Unterstützung bei der Konstruktion der Laufräder.

Herrn Hans Peter Bollhagen danke ich für die Einweisung und freundliche Unterstützung am Rasterelektronenmikroskop.

Meinen Eltern danke ich für ihre Unterstützung und ihr Interesse während des gesamten Studiums und an dieser Arbeit.

## Erklärung

Hiermit versichere ich, die vorliegende Arbeit selbständig verfasst und keine anderen, als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt zu haben.

Bonn,