amin B_{12a} mit Methylenblau ist somit als Ursache der Reduktionshemmung auszuschließen. Diese Befunde entkräften darüberhinaus alle gegen den Autokatalysemechanismus vorgebrachten Einwände.

Die vorliegende Arbeit wurde durch eine Forschungsbeihilfe (GP-28485 X) der National Science Foundation (USA) unterstützt.

- ¹ J. H. BAYSTON u. M. E. WINFIELD, J. Catalysis **9**, 217 [1967].
- ² G. N. SCHRAUZER u. L. P. LEE, Arch. Biochem. Biophysics **138**, 16 [1970].
- ³ L. P. LEE u. G. N. SCHRAUZER, J. Amer. chem. Soc. **90**, 5274 [1968].
- ⁴ W. FRIEDRICH u. M. MOSKOPHIDIS, Z. Naturforsch. **26b**, 879 [1971].

- ⁵ Fig. 1 zeigt, daß die Reduktion des Vitamin B_{12a} nach Überführung in Vitamin B_{12r} langsam weiter geht, wobei der Corrin-Chromophor in zunächst gelbe und schließlich farblose, reduzierte Verbindungen umgewandelt wird.²
- ⁶ Die Bildung eines stabilen Komplexes zwischen Vitamin B_{12a} und der N(CH₃)₂-Gruppe des *N,N*-Dimethylanilins ist auch aus sterischen Gründen unwahrscheinlich.

Die notwendige Anzahl von Rezeptoren zur Bestimmung der Richtung des elektrischen Vektors linear polarisierten Lichtes

The Number of Receptors Necessary for Determining the Position of the *E*-Vector of Linearly Polarized Light

KUNO KIRSCHFELD

Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik, Tübingen

(Z. Naturforsch. **27 b**, 578—579 [1972]; eingegangen am 15. März 1972)

Bei der Orientierung von Arthropoden nach polarisiertem Licht sind zwei grundsätzlich verschiedenartige Leistungen zu unterscheiden. Bestimmte Tierarten sind in der Lage, sich in mehrdeutiger Weise (parallel, senkrecht, $\pm 45^\circ$) zur Richtung des *E*-Vektors linear polarisierten Lichtes auszurichten („Polarotaxis“, WATERMAN¹). Andere, wie z. B. die Biene, können eine höhere Leistung erbringen: Sie können sich menotaktisch *eindeutig* nach der Richtung des *E*-Vektors des Himmelslichtes orientieren². Der rezeptive Minimal-Aufwand für diese kompliziertere Leistung wird im folgenden ermittelt.

Wir gehen zunächst davon aus, daß ein Arthropoden-Photorezeptor als Analysator wirkt, und partiell linear polarisiertes Licht gemäß

$$J(\varphi) = J'' + (J^+ - J'') \sin^2 \varphi \quad (1)$$

absorbiert [J = absorbierte Intensität, J'' (J^+) bei paralleler (senkrechter) Orientierung zwischen *E*-Vektor- und Analysator-Richtung absorbierte Intensität, φ = Winkellage des *E*-Vektors relativ zur Analysator-Richtung und damit zu Kopf-Koordinaten]. Bei den Überlegungen betrachten wir die absorbierten Lichtintensitäten. Unter der Annahme, daß die Erregung der Sinneszellen eine monotone Funktion von J ist, sind die im folgenden gezogenen Schlüsse auch für die Erregung der Sinneszellen zutreffend.

Das Tier muß, um sich menotaktisch orientieren zu können, den Winkel φ in einem Winkelbereich von 180° eindeutig bestimmen. Dabei müssen zwei verschiedene Möglichkeiten unterschieden werden.

1. *Das Sukzessiv-Verfahren*: Hierbei kann das Tier Ommatidien um die Längsachse, relativ zum *E*-Vektor des Lichtes, z. B. durch Augen-, Kopf- oder Körperbewegungen drehen. Die Rezeptoren absorbieren gemäß Gl. (1). Aus dem Auftreten maximaler bzw. minimaler Absorption eines Rezeptors kann die Lage des *E*-Vektors unmittelbar ermittelt werden. Beim Sukzessiv-Verfahren genügt also zur eindeutigen Bestimmung von φ ein Rezeptor.

2. *Das Simultan-Verfahren*: Bei ihm ist das Ommatidium relativ zur Lichtquelle fixiert, kann somit nicht bewegt werden. Zur Lösung von Gl. (1) müssen dann drei Unbekannte, φ , J'' und J^+ bestimmt werden. Dazu sind zumindest *drei* Rezeptoren mit verschieden orientierten Analysatoren notwendig. Sind J_1 , J_2 und J_3 z. B. die Intensitäten, die von drei mit ihren Analysator-Richtungen je um 45° versetzten Rezeptoren R_1 bis R_3 absorbiert werden, so erhält man

$$\sin 2\varphi = \frac{J_1 + J_3 - 2J_2}{+ \sqrt{2J_1^2 + 4J_2^2 + 2J_3^2 - 4J_1J_2 - 4J_2J_3}} \quad (2a)$$

$$\cos 2\varphi = \frac{J_3 - J_1}{+ \sqrt{2J_1^2 + 4J_2^2 + 2J_3^2 - 4J_1J_2 - 4J_2J_3}} \quad (2b)$$

sofern $\varphi = 0^\circ$ als Richtung des Analysators von R_1 definiert wird und φ in Drehrichtung zum Analysator R_2 zunehmend gerechnet wird. Aus 2a und 2b läßt sich φ in einem Bereich von 180° eindeutig angeben.

Wenn die Rezeptoren im Ommatidium der Bienen-Arbeiterin so wie im Auge der Drohne angeordnet sind³, würden die Rezeptoren eines Ommatidiums im Prinzip ausreichen, um φ im Simultan-Verfahren zu ermitteln, da, zusammen mit der 9. Zelle, die geforderten drei Analysator-Richtungen realisiert wären. Allerdings wäre der neurale Aufwand zur Lösung von Gl. (2) beträchtlich. Es ist somit vordringlich zu klären, ob Bienen und andere Arthropoden bei der Menotaxis nach polarisiertem Licht ein Sukzessiv- oder ein Simultan-Verfahren zur Bestimmung von φ anwenden.

In keinem Fall genügt das von WATERMAN und HORCH⁴ vorgeschlagene Zweikanal-Ommatidien-Modell mit zwei senkrecht zueinander orientierten Analysatoren, um die Leistung der Menotaxis nach linear polarisiertem Himmelslicht im Simultan-Verfahren zu

Sonderdruckanforderungen an Dr. KUNO KIRSCHFELD, MPI für biologische Kybernetik, D-7400 Tübingen, Spemannstr. 38.

Abb. 1. Schnitt durch die Carapaxcuticula von *Triops cancriformis*. Links die stärker kontrastierte Exocuticula, rechts die Endocuticula. Diese ist aus zwei verschiedenen Schichttypen aufgebaut, die sich abwechseln. Dabei besteht der eine Typ aus Lamellen, die senkrecht zur Oberfläche stehen, der andere erscheint gekammert. (Fixierung: Glutaraldehyd und OsO_4 in Phosphatpuffer.)

ermöglichen, worauf schon V. FRISCH² hingewiesen hat. Das Zweikanal-Modell genügt lediglich für die bei der Polarotaxis auftretende mehrdeutige Orientierung nach polarisiertem Licht.

Die auffallende Anordnung der Analysatoren nach zwei senkrecht zueinander orientierten Richtungen, die

in vielen Arthropoden-Augen beobachtet wird, und die als Basis für einen Zweikanal-Analysator für polarisiertes Licht interpretiert wurde, könnte statt dessen den Vorteil bieten, daß durch die Summation der Ausgänge leicht ein *polarisationsunabhängiges* System gewonnen werden kann.

¹ T. H. WATERMAN, Amer. Scientist **54**, 15 [1966].

² K. VON FRISCH, Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1965.

³ A. PERRELET and F. BAUMANN, J. de Microscopie **8**, 497 [1969].

⁴ T. H. WATERMAN and K. W. HORCH, Science [Washington] **154**, 467 [1966].

Ultrastruktur der Carapaxcuticula von *Triops cancriformis* Bosc. (Notostraca, Crustacea)

Ultrastructure of the Carapax Cuticle of *Triops cancriformis* BOSCH. (Notostraca, Crustacea)

NORBERT RIEDER

Zoologisches Institut der Universität Karlsruhe

(Z. Naturforsch. **27 b**, 579 [1972]; eingegangen am 1. März 1972)

Nach den bisherigen elektronenoptischen Untersuchungen der Cuticula von Arthropoden schien es so, als ob bei Insekten, Crustaceen und auch Spinnen die Cuticula nach einem einheitlichen Schema aufgebaut sei^{1, 2}. Nach diesem Schema, das zuerst für Crustaceencuticulen entwickelt³ und jüngst für Spinnen bestätigt wurde⁴, bestehen die Cuticulen aus einzelnen Lamellen, die aus Mikrofibrillen aufgebaut sind. Diese Mikrofibrillen verlaufen innerhalb der Lamelle oberflächenparallel, jedoch in wechselnder Streichrichtung. Im Schnitt, der nicht genau senkrecht zur Oberfläche geführt ist, scheinen diese Mikrofibrillen auf Grund ihrer speziellen Anordnung bogenförmig zu verlaufen. Es schien nun interessant, auf dieses Schema hin auch einen ursprünglichen Vertreter der Crustaceen zu untersuchen, nachdem bisher nur Dekapoden^{3, 4} und Copepoden³ untersucht waren.

Erste Ergebnisse zeigen, daß auch bei *Triops cancriformis* die Cuticula (s. Abb. 1 *) den üblichen Aufbau aus

Endo-, Exo- und Epicuticula besitzt, auf den hier nicht näher eingegangen werden soll. Wichtiger dagegen scheint, daß hier erstmals eine Arthropodencuticula vorliegt, die in wesentlichen Einzelheiten vom üblichen Schema abweicht. Die Endocuticula, an der die Verhältnisse besonders leicht zu überschauen sind, ist in 60–80 Schichten gegliedert, die zwei verschiedenen Typen von unterschiedlichem Aussehen aber etwa gleicher Dicke angehören. Diese zwei Typen wechseln sich jeweils ab. Der eine Typ ist aus senkrecht stehenden Lamellen, die ihrerseits eine feine Quergliederung zeigen, aufgebaut. Im anderen dagegen wechseln elektronendichte mit weniger elektronendichten Bereichen ab, so daß der Eindruck einer Kammerung entsteht. Von ähnlichem Aufbau ist die stärker kontrastierbare Exocuticula, in der die einzelnen Bauelemente jedoch nicht so deutlich zu erkennen sind. Nach ersten Analysen ergibt sich dieses Bild von zwei verschiedenen Schichttypen dadurch, daß die Mikrofibrillen in den einzelnen Lagen zueinander parallel laufen und zu senkrecht zur Oberfläche verlaufenden Lamellen mit einem Abstand zur nächsten von 20 nm zusammentreten. Die Streichrichtungen der Mikrofibrillen einer Lage stehen nun immer etwa senkrecht zu der der benachbarten Lagen. In den Lagen, in denen die Fibrillen annähernd quer geschnitten sind, entsteht das Bild der senkrecht stehenden Lamellen, in denjenigen dagegen, in denen die Streichrichtung annähernd parallel zur Streichrichtung der Fibrillen liegt, das Bild der gekammerten Schichten. Eine ausführliche Darstellung des Aufbaues der Cuticula von *T. cancriformis* soll in Kürze an anderer Stelle folgen.

Sonderdruckanforderungen an Dr. NORBERT RIEDER, Zoologisches Institut der Universität, D-7500 Karlsruhe, Kornblumenstr. 13.

* Abb. 1 s. Tafel S. 578 a.

¹ G. BARTH, Z. Zellforsch. **104**, 87 [1970].

² F. J. GOUIN, Fortschr. Zool. **20**, 94 [1970].

³ Y. BOULIGAND, C. R. hebdomadaire Séances Acad. Sci. **261**, 3665 [1965].

⁴ G. KÜMMEL, H. CLASSEN u. R. KELLER, Z. Zellforsch. **109**, 517 [1970].