

Aus dem Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Wilhelmshaven, Abteilung
v. Holst, und dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg.

PHYSIOLOGIE DES GLEICHGEWICHTSSINNES
BEI FLIEGENDEN LIBELLEN.

Von

HORST MITTELSTAEDT.

Mit 21 Textabbildungen.

(Eingegangen am 27. Juli 1949.)

Inhalt.	Seite
Die Ausgangsbedingungen der Untersuchung	422
Einleitung	422
Das Versuchstier	423
Technisch-methodisches	424
Abschluß der Einleitung	426
Teil I. Die Gleichgewichtsreaktionen	426
Nomenklatur, Definition	426
Einführung der Reaktionen	428
1. Lichtrückenreaktion.	428
2. Optomotorik	429
3. Das dynamische Organ	431
4. Die Flügelverwindung	434
Reaktionsnorm des intakten Tieres. — Zusammenwirken der Gleich- gewichtsorgane	436
Überblick und Vergleich	438
Teil II. Physiologie des dynamischen Organs und der Lichtrückenreaktion	441
A. Der dynamische Apparat	441
Anatomie der Rezeptoren	444
Physiologie der Rezeptoren	445
Schlußfolgerungen	449
B. Die Lichtrückenreaktion	451
Zur Theorie des Gleichgewichtssinnes	459
Zusammenfassung	461
Literatur	463

Einleitung.

Über die Gleichgewichts-Sinnesphysiologie der Insekten war bislang sehr wenig bekannt. Statische Organe sind bei einigen aquatischen Insekten und Larven beschrieben und teilweise experimentell geprüft worden (BAUNACKE, WEBER, vgl. WEBER 1933), bei einer größeren Zahl ebenfalls wasserlebender ließ sich der „Lichtrückenreflex“ (vgl. v. BUDDENBROCK 1937) nachweisen. Bei fliegenden Insekten (wie bei Landinsekten überhaupt) wurden bisher — wenn man von der viel

diskutierten und in neuerer Zeit durch PRINGLE¹ eingehend untersuchten Funktion der Fliegen-Halteren als Stato-Apparat absieht — keinerlei statische und keinerlei dynamische Organe experimentell nachgewiesen; ihre Gleichgewichtshaltung schien überwiegend ein aerodynamisches Problem. Indessen ließen schon Beobachtungen von v. HOLST (1935) und REMANE (vgl. v. BUDDENBROCK 1937) darauf schließen, daß bei diesen Tieren *Lichtrückenreaktion* vorhanden ist. Anisoptere Libellen zeigten in einem (unveröffentlichten) Dunkelkammerversuch von v. HOLST bei plötzlichem Wechsel von Ober- auf Unterlicht Umdrehreaktion und Absturz in Rückenlage.

An diesen Versuch knüpft — auf Anregung von v. HOLST — die hier mitzuteilende Untersuchung an.

Sie stellt sich die Aufgabe, die Sinnes- und Reflexphysiologie der Aufrechterhaltung des Gleichgewichts bei einem gut fliegenden Insekt, einer anisopteren Libelle, näher zu untersuchen.

Das Versuchstier.

Ich wählte *Anax imperator* LEACH, eine Aeschnide, die größte in Mitteleuropa vorkommende Libelle². Dieses Tier zeigt Flugleistungen, die denen anderer fliegender Insekten erheblich überlegen sein dürften. Es sei nur erwähnt, daß *Anax* sowohl mit hoher Geschwindigkeit geradeaus und steil aufwärts, als auch „wie festgenagelt“ auf der Stelle zu fliegen, als auch — wie ich häufig beobachten konnte — im Hangaufwind zu „segeln“ vermag. Starker und böiger Wind, selbst heftiger Gewitterregen (eigene Beobachtung) beeinflusst die sichere Fluglage dieser Tiere nicht merklich. Andererseits zeigt *Anax* gelegentlich flugakrobatische Kunststücke, deren Eleganz schwer zu beschreiben ist. Derartige Leistungen lassen von vornherein einen hochentwickelten Gleichgewichtssinn erwarten.

Dieser für unser Untersuchungsziel günstigen Eigenschaften wegen wurden eine Reihe anderer in Kauf genommen, die an Versuchstechnik und -methodik besondere Anforderungen stellen: *Anax* fliegt nur an sonnigen Sommertagen (an stehenden Gewässern) in größerer Zahl und in Bodennähe. Im Sonnenlicht von höchster Vitalität, den ganzen Flugtag hindurch pausenlos in Bewegung, läßt sich das flüchtige, mit wohlentwickelten Augen ausgerüstete Tier nur schwer fangen. Längeren Transport übersteht das leichtgebaute Lebewesen meist nicht ohne Läsion zumindest der Flügel. Versuche, Libellen im Flugkäfig zu halten,

¹ Die Untersuchung von PRINGLE — ebenso wie die übrige Literatur des Auslandes des vergangenen Jahrzehnts — war mir bis zum Abschluß dieser Untersuchung nicht zugänglich.

² *Anax* hat eine Spannweite von 10—11,5 cm, Länge von 7—8 cm, dabei ein Gewicht von nur 0,8 (♂) bis 1,6 (♀) g.

fallen nach vorhandenen Literaturangaben (GROSS 1930, MAY 1933) so aus, daß die Tiere nicht mehr zum Beutefang zu bewegen sind und trotz Fütterung von Hand binnen 48 Stunden eingehen.

Technisch-Methodisches.

Folgende unter fehlgeschlagenen Bemühungen verschiedener Art entwickelte Methoden ermöglichten die Untersuchung der fliegenden Libelle unter den definierten Bedingungen des Laborversuchs:

a) *Fang, Transport, Haltung.* Die Tiere werden aus dem Flug durch einen leichten Schlag mit einem weiten Gazenetz gefangen, was nach längerer Übung

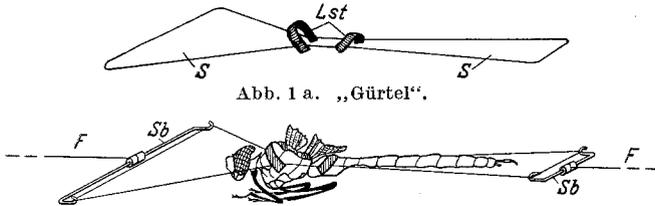


Abb. 1b. „Aufgezäumte“ und eingespannte Libelle. Bezeichnungen im Text.

gelingt, ohne Flügel, Hals oder Abdomengelenk (das Gelenk zwischen Synthorax und 1./2. Abdominalsegment) zu verletzen. Transport zum Labor erfolgt in geräumigen mit frischem Gras ausgepolsterten, lichtdichten Blechdosen, in denen die

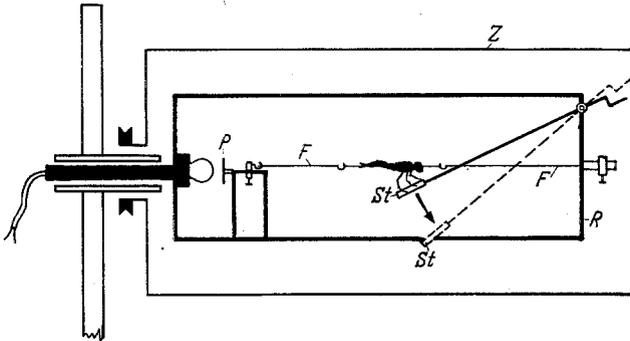


Abb. 2. Aufriß der Versuchsanordnung; die eingespannte Libelle klammert sich an die Sitzstange (St), die, während das Tier fliegt, nach unten weggeschwenkt (gestrichelte Linie) und um ihre Längsachse gedreht werden kann; die übrigen Bezeichnungen im Text.

Libellen auch weiterhin unter Kühlung (12–16° C) verbleiben. Mindestens zweimal am Tag ließ ich sie in einem dafür eingerichteten Raum (s. unten) frei fliegen und fütterte sie häufig — vor allem während dieser Zeit — von Hand mit Mehlkäferlarven, Ameisenpuppen und Fliegen. Unter diesen Bedingungen läßt sich *Anax* bis zu 7 (♂♂) bzw. 14 (♀♀) Tagen intakt halten. Insgesamt wurden im Sommer 1947 von Mai bis Oktober mehr als 296 (es wurden nicht alle Fänge notiert), im Sommer 1948 von Juni bis September 195 Imagines von *Anax imperator* auf diese Weise von mir eingebracht.

b) *Dunkelkammer.* Als Freiflugraum dient ein großes fensterloses Zimmer, dessen Wände, Decke und Fußboden gleichmäßig dunkelgrau gestrichen worden sind. In der Mitte hängt in Kopfhöhe eine 500-W-Osram/Nitra-Lampe in einer

Mattglaskugel (Schott Gen. Jena) von 35 cm Durchmesser. Niedersetzen und Anklammern ermöglichen in geeignetem Abstand um die Lampe herum angebrachte entlaubte Zweige. Der Raum wird bei 29° C und 60% relativer Luftfeuchtigkeit gehalten. Mit „Dunkelkammer“ ist im folgenden stets dieser Raum gemeint.

c) *Versuchsanordnung — Sagittalaufhängung.* Der Libelle wird ein normierter (Maße s. unten) aus 2 schmalen Leinenstreifen (*Lst*) und einer Seidenfadenschlinge (*S*) bestehender „Gürtel“ (s. Abb. 1a) mittels Zelluloidklebstoff an Synthorax und 1./2. Abdominalsegment derart angeleimt, daß der Faden jederseits etwa auf der Mittellinie der Pleuren und annähernd parallel der Grundlinie der Flügelbasen verläuft (Abb. 1b). Der Gürtel behindert weder Flügel-, Kopf- noch Beinbewegungen; lediglich das Abdomengelenk muß festgelegt werden, da *Anax* in Sagittalaufhängung die durch seine aktiven Abdomenbewegungen verursachten Schwerpunktsverlagerungen nicht richtig „auszufliegen“ vermag. Die so „aufgezäumte“ Libelle kann sowohl beim Freiflug¹ beobachtet, als auch mit 2 Handgriffen in das (in Abb. 2 verstärkt gezeichnete) Kernstück der Versuchsanordnung eingespannt werden. Es besteht aus einem Stahldrahtrahmen (*R*), in dessen Mitte die Libelle durch 2 Spannstäbe (*Sb*, siehe Abb. 1b) und 2 Spannfäden (*F*) allein um die Längsachse drehbar schwebend gehalten wird. Bei richtiger Montierung liegt der Schwerpunkt des Tiers dicht unter der künstlichen Drehachse, die noch nachträglich so einkorrigiert werden kann, daß die Libelle vor Versuchsbeginn in „Bauchlage“ (s. weiter unten) hängt. Das Trägheitsmoment des Gürtel-Spannstab-Faden-Systems ist so gering, daß der auf der Stelle schwirrende *Anax* mit Leichtigkeit jede beliebige Lage um die fixierte Längsachse einnehmen und ohne zu pendeln festhalten kann. Die übrigen Teile der Anordnung — drehbarer, vorn freitragender Stahldrahtzylinder (*Z*), 5 100-W-Lampen (*L*, s. Abb. 3) — sind so um die eingespannte Libelle herumgebaut, daß die Drehachse des Tieres mit den Drehachsen von Rahmen und Zylinder und der Symmetrieachse des Lampen-Fünfecks zusammenfällt. — Über das Zylindergerüst kann eine Filtrierpapiermanschette (Abkürzung = *WZ*) oder ein Streifenzylinder (Abkürzung = *SZ*; äquidistante Schwarz-Weiß-Längsstreifen von 3 cm Breite) gezogen werden — Beleuchtung erfolgt dann durch den äußeren Lampenkranz; ferner kann ein Zylinder aus festem, homogenem weißem Kartonpapier (Abkürzung = *HWZ*) in das Gerüst eingeschoben werden — Beleuchtung erfolgt in diesem Fall durch die (s. Abb. 2) im hinteren Teil des Rahmens eingebaute 100-W-Lampe, die gegen das Tier zu durch eine weiße Pappscheibe (*P*) abgeschirmt ist. Die Anordnung ist in der Dunkelkammer aufgestellt.

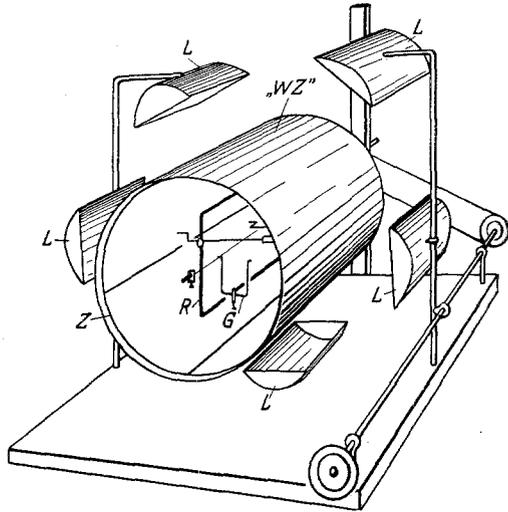


Abb. 3. Die gesamte Anordnung in Ansicht von schräg oben. Bezeichnungen im Text).

Der aufgezümmte *Anax* fliegt merklich „bedächtiger“ als der normale, zeigt aber im übrigen gleiches Verhalten.

¹ Der aufgezümmte *Anax* fliegt merklich „bedächtiger“ als der normale, zeigt aber im übrigen gleiches Verhalten.

d) Maße.

Gürtel: Ganze Schlinge = 2·15 cm, vordere Halbschlinge = 2·6,5 cm, hintere Halbschlinge = 2·6,8 cm.

Spannstäbe: vorderer = 5 cm Ösenabstand (Eisendraht oder Balsaholz); hinterer = 1,5 cm Ösenabstand.

Spannfäden: je 1 Frauenhaar oder je 3 einzelne Seidenfäden.

Rahmen: Länge = 40 cm, Breite = 19,5 cm.

Zylinder: Radius = 15 cm, Länge = 50 cm (WZ) bzw. 60 cm (HWZ).

Lampenkranz: 5 Osram-100-W-Lampen, Abstand vom Tier = 35 cm.

Einzellampe (im Rahmen): Osram-100-W-Lampe, Abstand vom Tier = 25 cm.

e) *Lichtintensität.* Die Beleuchtungsstärken im Zylinder wurden (vom Platz der Libelle lotrecht nach oben) mit einem Selen-Photoelement, das auf Luxwerte geeicht war, gemessen, um die Möglichkeit zu ungefährer (wenn auch mit Fehlern verschiedener Art behaftetem) Vergleich zu haben. Angaben über Beleuchtungsstärke werden im folgenden, um den Anschein einer in Wirklichkeit nicht bestehenden Objektivität zu vermeiden, stets statt in Luxwerten in (Vergleichs-) Einheiten geschrieben: HWZ = etwa 3500 E; WZ = etwa 700 E; SZ = etwa 300 E.

Die in den vorangehenden Abschnitten zusammengefaßten Ausgangsbedingungen unserer Versuche, die Tatsache, daß die Gleichgewichts-Sinnesphysiologie fliegender Insekten nahezu terra incognita ist, und die Schwierigkeiten der Materialbeschaffung und -behandlung haben einen vom Gewohnten in mancher Hinsicht abweichenden Charakter dieser Untersuchung zur Folge. Quantitativ-messende Auswertung der gefundenen Reaktionen war ebenso unmöglich wie eine statistische Bearbeitung serienweise angesetzter Massenversuche, da zwei Drittel der insgesamt gefangenen Tiere (343 von 491) zu orientierenden, dem Ausprobieren neuer Methoden und dem Aufspüren bisher unbekannter Stato-Organen dienenden Versuchen verwendet wurden und die mit dem restlichen Drittel (148 Tiere) des Gesamtfangs „lege artis“ angestellten Versuche (insgesamt 524) sich auf eine relativ große Anzahl von Versuchsarten verteilen. Es werden daher nur Ergebnisse aus solchen Versuchen als gesichert betrachtet und im folgenden mitgeteilt, bei denen alle untersuchten Tiere das gleiche Verhalten zeigten. Das Vertrauen, das man den Ergebnissen der Untersuchung entgegenbringen darf, kann sich auf ein wesentlich umfangreicheres Beobachtungs- und Versuchsmaterial stützen, als die folgende Darstellung erkennen läßt.

Teil I. Die Gleichgewichtsreaktionen.

Nomenklatur, Definition.

Der Einführung der drei Arten von Gleichgewichtsreaktionen, die sich mit den beschriebenen Methoden nachweisen lassen, sei eine Zusammenfassung der im folgenden benutzten Nomenklatur vorangestellt. Sie ermöglicht einfache und genaue Beschreibung, den Vergleich mit andernorts erhobenen Befunden und die Festlegung einer ersten, Übersicht und Einführung erleichternden Definition dessen, was unter „Gleichgewichtsreaktion“ verstanden wird.

„*Raumlage*“ ist eine bestimmte Einstellung der Körperachsen im Schwerfeld. Die *Körperachsen* sind Längsachse, Querachse und Hochachse; die erste wird durch Kopfgelenk und Mitte der Achse des Abdomengelenks in oral-kaudaler Richtung verlaufend gedacht, die beiden anderen in der Mitte der Achse des Abdomengelenks auf der Längsachse und aufeinander senkrecht stehend, und zwar so, daß die Hoch-

achse in der Symmetrieebene des Tieres liegt. Wir unterscheiden *Bauchlage* (Hochachse in Schwerkrafttrichtung, „Bauch“ unten), *Rückenlage*, (Hochachse in Schwerkrafttrichtung, „Rücken“ unten), *Seitenlage* (Querachse in Schwerkrafttrichtung, linke oder rechte Seite unten), *Kopflage* (Längsachse in Schwerkrafttrichtung, Kopf unten), *Schwanzlage* (Längsachse in Schwerkrafttrichtung, Abdomen unten).

„*Raumlageänderungen*“ werden allein durch *Drehung* (um Körperachsen) hervorgerufen. Eine Drehung um die *Längsachse* heißt „*Rollung*“ (links oder rechts), eine volle Umdrehung (360°) „*Rolle*“, eine Abweichung um die Längsachse von einer bestimmten Ausgangslage „*Rollungsgrad*“. Die Analoga für die *Querachse* sind „*Neigung*“ (vorwärts oder rückwärts), „*Überschlag*“ und „*Neigungsgrad*“; für die *Hochachse*: „*Wendung*“ (links oder rechts), „*Kehre*“ und „*Wendungsgrad*“.

Die Bezeichnungen für den Drehsinn von Wendung und Neigung sind unmittelbar verständlich; der Drehsinn einer Rollung ist durch den Windungssinn der Spiralen definiert, die exzentrisch gelegene Punkte des Körpers beschreiben, wenn das rollende Tier sich in Längsachsenrichtung vorwärts (oralwärts) bewegt (Rechtsrollung = im Drehsinn einer rechtsgewundenen Spirale; also im Sinn der Handbewegung, mit der man eine rechtsgängige Schraube festzieht!). Die gleiche Nomenklatur wird sinngemäß (unter Zusatz des Präfixums Kopf-) für die *Kopflage* (im Raum = relativ zum Schwerfeld) und die *Kopfstellung* (relativ zum Körper) angewandt. Wenn nicht ausdrücklich darauf hingewiesen wird, ist stets das letzte gemeint. Kopf längsachse ist die Verlängerung der Körperlängsachse bei „festgezurrtem“ (s. weiter unten) Kopf, Schnittpunkt der beiden anderen Kopfachsen das Kopfgelenk, Ausgangs-Kopfstellung ist die *Primärstellung*, die Paralleleinstellung der entsprechenden Kopf- und Körperachsen.

Im Freien fliegt die Libelle meist annähernd — mit wechselndem geringem Neigungsgrad — in *Bauchlage*. Sie ist die normale „Gleichgewichtslage“ der Libelle. *Gleichgewichtsstörungen* (= Abweichungen von der Bauchlage) werden durch Drehung um Längs- und Querachse hervorgerufen. Alle Gleichgewichtsstörungen — innerhalb der Grenzfälle von reiner Rollung und Neigung — haben eine *Längs-* und eine *Querachsenkomponente*: Längs- und Querachse sind die „*kritischen Achsen*“ der Gleichgewichtslage.

Als *Gleichgewichtsreaktionen* bezeichnen wir durch Reizung von Sinnesorganen ausgelöste, bei der gleichen Reizgebung stets mit Sicherheit („reflektorisch“) eintretende Bewegungsreaktionen, deren Ergebnis beim *frei fliegenden intakten Tier und bei der im Lebensraum der Libellen gegebenen Reizlage die Korrektur von Raumlageänderungen um die kritischen Achsen ist*.

Diese Definition enthält „dynamische“ und „statische“ Gleichgewichtsreaktionen; die ersten werden allein durch *Bewegung* bzw. Beschleunigung ausgelöst, die letzten treten darüber hinaus auch bei von der Bauchlage abweichenden *Ruhelagen* ein, der sie auslösende Reiz hat eine feste Beziehung zur Schwerkrafttrichtung.

Auf die für die Gleichgewichts-Sinnesphysiologie charakteristische Problematik, die eine so schwerfällige und umständliche Definition eines auf den ersten Blick scheinbar ganz einfachen Gegenstandes notwendig macht, soll erst am Schluß dieser Mitteilung eingegangen werden.

Unsere Untersuchung beschränkt sich auf die *Längsachsenkomponente* der aktiven Aufrechterhaltung des Gleichgewichts.

Die Gründe dafür sind einerseits technisch-methodischer Art. Es gelang bisher nur die oben beschriebene Sagittalaufhängung¹; Versuche, die Libellen um die Querachse oder um die Quer- und die Längsachse zugleich drehbar aufzuhängen, scheiterten daran, daß *Anax* in solchen Anordnungen infolge zu großer Trägheitsmomente der drehbaren Systeme seine Fluglage nicht mehr zu „beherrschen“ vermag.

Andererseits lassen sich Gründe dafür anführen, daß die Längsachsenkomponente bei der Gleichgewichtshaltung der Libellen der wichtigste Faktor ist.

Eine einfache Überlegung ergibt, daß die Fluglage der Libellen um die Längsachse — von der physikalischen Seite betrachtet — instabiler sein muß als die um die Querachse: das Trägheitsmoment des Libellenkörpers ist infolge seines gestreckten Baues um die Querachse wesentlich größer als um die Längsachse. Hinzu kommt, daß — infolge Form und Ansatz der Flügel — die Drehmomentradien („Kraftarme“) von an den Flügeln angreifenden Luftkräften bei Längsachsenschwung notwendig größer sind als bei Querschwenkung: Relativ großem Trägheitsmoment des Körpers und relativ geringem Drehmoment der angreifenden Luftkräfte um die Querachse steht geringes Trägheitsmoment und großes Drehmoment um die Längsachse gegenüber. Die fliegende Libelle ist Gleichgewichtsstörungen um die Längsachse in weit höherem Maße ausgesetzt als solchen um die Querachse. Diese Tatsache läßt von vornherein eine besonders gute „Sicherung“ des Längsachsengleichgewichts durch wohlausgebildete und empfindlich reagierende Sinnesorgane erwarten.

Der Nachweis der folgenden drei Arten von Gleichgewichtsreaktionen wird ausschließlich am intakten Tier geführt; die Befunde sind streng reproduzierbar; alle Tiere zeigen das gleiche Verhalten. Die Ergebnisse gelten außer für *Anax imperator* für die Libellen der Gattung *Aeschna*.

Einführung der Reaktionen.

1. Lichtrückenreaktion.

Eine eindeutige Demonstration ihres Lichtrückenverhaltens liefern in der Dunkelkammer frei fliegende Libellen. (1)² Im engeren Umkreis ($r < lm$) der großen 500-W-Kugel nehmen die Tiere in jedem Punkt ihrer Flugbahn eine derartige Lage ein, daß die über den Rücken verlängerte Hochachse zur Lichtquelle zeigt. Bei geringer Fluggeschwindigkeit beobachtet man regelmäßig „Abschmieren“ aus der Seitenlage, in die das Tier beim Flug neben der Lampe gerät, und Absturz aus der Rückenlage, in die es beim Flug senkrecht über der Lampe gezwungen wird; „Rütteln“ auf der Stelle ist offenbar überhaupt nur unterhalb der Lampe möglich; beim Umkreisen der Lampe in dem *Anax* eigenen lautlosen, reißend schnellen „Geradeaus“-Flug dagegen gelingen Kurven in steiler Seitenlage („turns“) und — womöglich noch eindrucksvoller — Über-

¹ Eine Sagittalaufhängung mit fester Drehachse wurde von v. BUDDENBROCK (1915) mit negativem Erfolg an Libellen ausprobiert.

² Die Befunde sind im Text in (8) arabischen Ziffern durchlaufend nummeriert; die arabischen Kursivziffern (8) gelten für Abb. 12—14.

schläge rückwärts („loopings“) in lotrecht auf- und absteigendem Bogen über die Lichtkugel hinweg.

Den exakten Nachweis — und weiterhin die nähere Analyse — der Lichtrückenreaktion ermöglicht die Untersuchung in Sagittalaufhängung, bei der die Reaktion rein — ungestört durch die Schwerkraft- richtung — zur Darstellung kommt.

(2) Bringt man einen aufgezüumten und eingespannten *Anax* im senkrecht zur Längsachse einfallenden Lichtbündel eines 100-W-Scheinwerfers zum Auffliegen, dann wendet die Libelle sofort aktiv dem Licht den Rücken zu, ganz gleich, ob die Lichtstrahlen von oben, von unten oder von der Seite einfallen (Abb. 4). Intakte, seitensymmetrische (s. Teil II, S. 454) Tiere halten sich schwirrend ohne jede Pendelbewegung

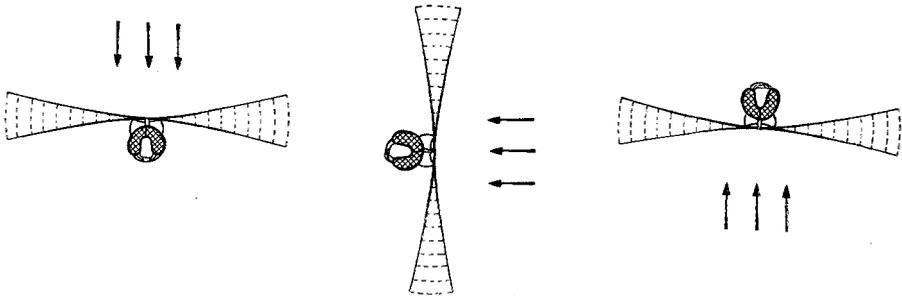


Abb. 4. Lichtrückenreaktion einer in Sagittalaufhängung schwirrenden Libelle, in Ansicht von vorne (Schema). Parallele Pfeile = Lichteinfall aus einer Richtung.

in der jeweiligen Raumlage in Lichtrückenstellung, und zwar bis zum Aufhören der Flügelbewegung infolge Ermüdung. Der Versuch wird meist vorher durch Anbieten der Sitzstange unterbrochen.

Wir begnügen uns hier mit der Feststellung, daß die Lichtrückenreaktion — nach der gegebenen Definition — eine (statische) Gleichgewichtsreaktion ist, wenn man annimmt, daß das Licht im Lebensraum der Libellen annähernd lotrecht einfällt.

2. Optomotorik.

Auf retinale Verschiebung des *Gesamtumfelds* — hervorgerufen durch Drehung des obengenannten Streifenzyinders (*SZ*) um die Längsachse der eingespannten Libelle herum — reagieren fluglustige (s. weiter unten) Tiere mit reflektorischen Kompensationsbewegungen. (3) Der sitzende *Anax* folgt den wandernden Streifen zunächst mit dem Kopf, dann durch Herumrutschen um die Sitzstange mit dem ganzen Körper, schließlich (4) *fliegt das Tier auf und bewegt sich unter Rollung mit den wandernden Streifen mit*. Der mitläufigen „optokinetischen Kopfrollung“ folgt in der Regel keine gegenläufige Bewegung („schnelle Phase“). Sie wird deshalb hier auch nicht als Nystagmus bezeichnet.

Nur bei sehr trägen (ermüdeten, abgeflogenen) Tieren geht der Kopf nach Erreichen eines bestimmten Rollungsgrads wieder in die Primärstellung zurück, und zwar in einer gedämpft pendelnden Bewegung, die sich deutlich von dem ruckartigen Geradeziehen unterscheidet, das die schnelle Phase des (5) *Kopfwende-Nystagmus* von *Anax* (bei *SZ*-Drehung um die Hochachse) charakterisiert.

Die biologische Bedeutung der seit langem (RÄDL 1903) bekannten und vielfach untersuchten (HERTZ, GAFFRON, TONNER, LÜDTKE, v. GAVEL u. a.) Optomotorik der Insekten wurde bisher meist in der Vermeidung „überflüssiger“, beim Erkennen eines bewegten (Beute-) Objekts vermutlich störender Reizung des Auges gesehen (vgl. v. UEXKÜLL¹, v. BUDDENBROCK 1937), bei im fließenden Wasser freibeweglichen Tieren außerdem in der Verhinderung von Verfrachtung durch die Strömung (z. B. bei *Notonecta* vgl. LÜDTKE 1939). Bei den analogen optokinetischen Erscheinungen am Wirbeltier, speziell am Menschen (Eisenbahnnystagmus, optischer Drehschwindel), heben alle Betrachter die Tatsache ihrer engen Verknüpfung mit den Gleichgewichtsreaktionen (besonders den meist synergistisch ausfallenden Bogengangreaktionen) hervor (vgl. M. H. FISCHER 1926). Andererseits findet man dort die Feststellung, daß die aktive Gleichgewichtshaltung — neben der vestibulären und taktilen — eine optische Komponente habe (GRAHE, MAGNUS, M. H. FISCHER). Genaue Aussagen darüber, auf welche Weise die Optomotorik dabei eine Rolle spielt, fehlen meines Wissens indessen, konnten wohl auch wegen der außerordentlichen Kompliziertheit der dort erhobenen Befunde nicht gemacht werden.

Bei den Libellen ist das Ergebnis, der sichtbare Effekt der optomotorischen Reaktion offenbar die Konstanthaltung des Blickfeldes, d. h. — da die Augen mit dem Kopf starr verbunden sind — die Konstanthaltung der Kopflage in der optisch gegliederten Umgebung. Aus unseren Versuchen entnehmen wir allein den Befund, daß die fliegende Libelle den wandernden Streifen sofort aktiv *mit dem ganzen Körper* folgt: bei fliegenden Libellen ist der Effekt der optokinetischen Reaktion also die Bewahrung einer einmal eingenommenen Einstellung der Körperachsen relativ zur optisch gegliederten Umgebung. Daraus ergibt sich zwingend — da im Lebensraum der Libellen die optisch gegliederte Gesamtumwelt ihre Lage zum Schwerfeld zuverlässig nie ändert —, daß die sehr „empfindlichen“ Reaktionen auf retinale Verschiebung — unabhängig davon, ob ihnen außerdem die oben zitierte biologische Bedeutung zukommt oder nicht — bei fliegenden Libellen *Gleichgewichtsreaktionen* sind: Als dynamisches, Lageänderung korrigierendes Reflexsystem (in vieler Hinsicht analog dem Bogengangapparat der Wirbeltiere funktionierend) ermöglichen sie dem im Freien fliegenden Tier das Auskompensieren („Ausfliegen“) von am Körper angreifenden Drehmomenten, solange es sich in gegliederter Umgebung aufhält. Das gilt zumindest für die auf der Stelle schwirrende Libelle und für Rollung und Neigung. Beim Geradeausflug komplizieren sich die Dinge infolge „Überlagerung“ der von Drehmomenten um die

¹ v. UEXKÜLL (1907) beschrieb die optokinetische Kopfwendung bei der zygopteren Libelle *Calopteryx*.

kritischen Achsen herrührenden retinalen Verschiebungen durch aus der progressiven Eigenbewegung resultierende, bei Wendungen durch das Auftreten von zweiphasischem Kopfnystagmus. Die Unterscheidung der „überlagerten Bewegungen“ im ersten Fall wird vermutlich vom physiologischen Mechanismus der Reaktion auf einfache Weise geleistet (die Physiologie der Optomotorik wird in dieser Untersuchung nicht näher analysiert). Die „Unterscheidung“ von spontaner Eigenbewegung und „passiver Verfrachtung“, die im zweiten Fall und darüber hinaus allgemein gefordert werden muß, ist ein zentrales Problem der Gleichgewichts-Sinnesphysiologie und soll am Ende dieser Mitteilung diskutiert werden.

3. Das dynamische Organ.

Einer Libelle wird gleich nach dem Fang im Freien der Kopf vorsichtig $40-50^\circ$ um die Längsachse herumgedreht und in dieser Stellung durch ein Leimtröpfchen (zwischen Occiput und Mesepisternum) festgehalten. (6) Die freigelassene Libelle stürzt in reißendem Flug, sich fortwährend um die Längsachse drehend, davon, sie bewegt sich in „Rollen“.

Untersuchung in Sagittalaufhängung ergibt, (7) daß im allseitig diffusen Licht (*WZ* oder *HWZ*) bereits geringfügige Kopfschiefstellungen anhaltende Rollen im gleichen Drehsinn (Abb. 5) hervorrufen; (8) bei größeren Abweichungen des Kopfes von der Primärstellung läßt sich die Reaktion durch entgegengerichtete Lichtreize (Lichtrückenreaktion, Optomotorik) nur noch graduell beeinflussen. Den Schlüssel zum Verständnis dieser überaus heftigen „Halsreflexe“ gibt die Beobachtung der Kopfbewegungen des Tieres und eine eingehende anatomische Untersuchung der Halsregion:

Setzt man eine im ruhenden *SZ* in Sagittalaufhängung frei schwebende, fluglustige — aber nicht fliegende — Libelle durch leichtes Anstoßen der Spannstäbe in pendelnde Bewegung (um die Längsachse), dann bleibt der Kopf „wie festgenagelt“ im Raum stehen. Macht man denselben Versuch im allseitig diffusen Licht (*HWZ*), dann zeigt sich überraschenderweise, (9) daß der Kopf auch jetzt noch — nach Ausschaltung der Optomotorik — bei Anstoßen des Rumpfes kurzdauernd seine alte Raumlage einhält und erst nach einigen stark gedämpften Schwingungen wieder in die Primärstellung einpendelt. Setzt man den

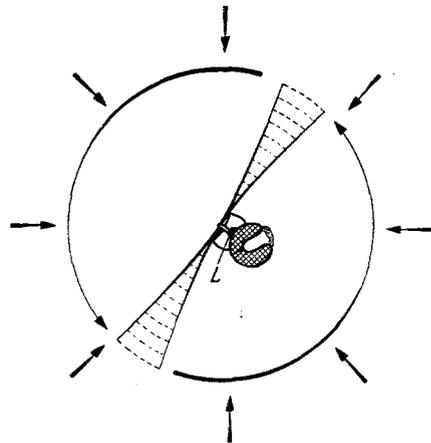


Abb. 5. Libelle mit in rechtsgerollter Stellung am Rumpf mittels Leimtröpfchen (*L*) festgelegtem Kopf. Konzentrische Pfeile = allseitiges Licht, gekrümmte Pfeile = Rollung des Tieres.

Rumpf in fortgesetzte Pendelbewegung, dann beginnt auch der Kopf in „phasenverschoben“ zurückbleibender Schwingung zu pendeln. Diese Erscheinung, das „Kopfschwingungsphänomen“, läßt sich — in bestimmter Weise verändert — auch an frischtoten Tieren demonstrieren.

Der auffallend große Kopf von *Anax imperator* (vgl. Abb. 6, 12—14) hat etwa die Form einer Halbkugel, die von der planen Hinterwand her

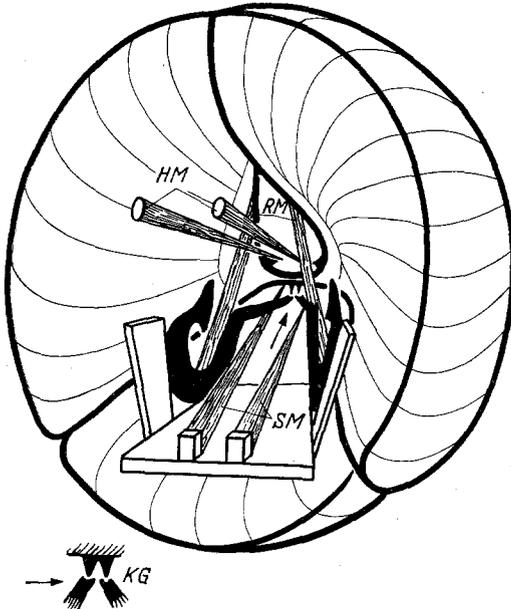


Abb. 6. Modellschema der Kopfaufhängung von *Anax*. Ansicht von schräg hinten oben. Vom Prothorax sind allein Sternum und Episterna (stark schematisiert) gezeichnet. Kopfräger und Kopfklemmen schwarz angelegt. *RM* Rollmuskeln; *HM* und *SM* Heber und Senker (Neigemuskeln; funktionieren entsprechend gepaart auch als Wendemuskeln); *KG* Kopfgelenk. Vgl. auch Abb. 12—14.

in der Richtung der Längsachse tief ausgehöhlt ist. Dort, im inneren Winkel der Hinterhauptshöhlung, wird die Last des Kopfes — nahezu auf einen Punkt konzentriert — in einem Doppelgelenk durch zwei am Rumpf befestigte Chitinbalken, die Kopfräger (Laterocervicale portator, 22, die Kursivziffern gelten hier und im folgenden für Abb. 12—14) getragen (Abb. 7). Vier als Neiger und Wender funktionierende Muskeln (*Lb dlm*, 53, und *Lb vlm*₁, 41) inserieren mit langen Sehnen in unmittelbarer Nähe des Gelenks, an den Randleisten des (oberen) rückwärts geneigten Hinterhauptslöches jederseits die beiden bandartig dünnen Kopffrollmuskeln (*I dvm*_{1, 2}, 51, 52).

Diese Vorstellungen über die Funktion der Kopfdrehmuskeln wurden durch Ausschaltungsversuche, deren Darstellung den Rahmen dieser Mitteilung überschreiten würde, kontrolliert und bestätigt.

Mit den Kopfrägern sind die *Kopfklemmen* (Laterocervicale fixator, 23) fest verbunden, zwei Skelettstücke, die mit ihren gewölbten Außenseiten in entsprechend geformte Höhlungen an jeder Seite der Hinterhauptswand hineinpasse¹. Durch den Zug der Muskeln, die den Kopf

¹ Über die Funktion dieser Einrichtung hat BERLESE (1919), der die meines Wissens erste (ungenau und unrichtige) Darstellung der Kopfaufhängung der Libelle gibt, eine unzutreffende Hypothese aufgestellt: er hielt sie für einen Stridulationsapparat.

zurück — an den Rumpf heran — bewegen (Lb ism, 62, Lb vlm₂, 42 u. a.) werden die Hinterenden der Kopfträger voneinander entfernt und dadurch die Kopfklemmen in ihre Widerlager am Kopf hineingepreßt; (10) *der Kopf kann am Rumpf festgelegt, „festgezurr“ und ebenso aktiv „freihängig“ (I dvm₃, 63) werden.* Während bei Tieren mit freiem Kopf bereits der leiseste Anstoß den Kopf in Bewegung setzt, muß man, um den festgezurrten Kopf zu rollen, Gewalt anwenden; dabei springen die Kopfklemmen mit hörbarem Knacken aus ihren Widerlagern.

Wir fassen die Charakteristika der Kopfaufhängung zusammen:

1. Die äußere Kopfform ist fast „drehrund“; 2. die Masse des Kopfes ist groß (Kopfgewicht = bei ♂♂ mehr als $\frac{1}{9}$ des Gesamtgewichts);

3. innerhalb des Kopfes sind die größten Massen (Mundgliedmaßen, Retina, Mandibelmuskel) an der Peripherie konzentriert; 4. die Gelenkreibung ist außerordentlich gering; 5. ebenso der Widerstand, den die weiche Halshaut Drehungen entgegensetzt; 6. die Drehmomentradien („Kraftarme“) der Kopfdrehmuskeln sind klein; 7. diese Muskeln sind — nach Querschnitts-

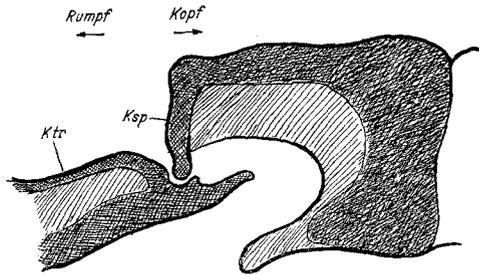


Abb. 7. Kopfgelenk von *Anax* (linke Hälfte). Sagittalschnitt durch Kehlsporn (*Ksp*) und Kopfträger (*Ktr*). Die Halshaut und die das Gelenk schützenden Bänder sind weggelassen. Vergr. etwa 120mal.

fläche und Länge beurteilt — schwach im Vergleich zur übrigen Prothorakal- und Kopfmuskulatur; 8. es besteht eine besondere „Arretiervorrichtung“. 9. *Das Trägheitsmoment des Kopfes ist im Verhältnis zur Gelenkreibung und zur elastischen Kraft der Kopfdrehmuskeln (bezogen auf Rotation um die Längsachse) außerordentlich groß.*

Als sichtbarer Effekt dieser besonderen mechanisch-physikalischen Konstitution der Kopfaufhängung sollte sich beobachten lassen, daß der freie Kopf bei Winkelbeschleunigung des Libellenkörpers hinter der Bewegung des Rumpfes zurückbleibt, und das geschieht — wie schon das „Kopfschwingungsphänomen“ zeigt — tatsächlich. *Der ganze Kopf reagiert infolge seiner Trägheit auf Winkelbeschleunigung des Thorax mit einer relativ zum Rumpf gegensinnigen Abweichung von der Primärstellung, die wir im folgenden „Trägheitskopfröllung“ nennen.*

Gibt man — in Sagittalaufhängung (*HWZ*) — dem Libellenkörper einen Drehimpuls durch kurzen Stoß, dann treten gleichzeitig mit der Trägheitskopfröllung stets mit Sicherheit („reflektorisch“) Flügelbewegungen ein (s. Abb. 10), die bei der schwirrenden Libelle das „Ausfliegen“ dieser Gleichgewichtsstörung, die aktive Rückdrehung des Thorax in die Ausgangslage bewirken und die *allein durch das Zurück-*

bleiben des Kopfes relativ zum Rumpf ausgelöst werden. Den Beweis für die Richtigkeit dieser Behauptung — es muß für den Versuchsausfall gleichgültig sein, ob der Rumpf relativ zum Kopf oder der Kopf relativ zum Rumpf gedreht wird — liefert der folgende Versuch: (11) Bringt man eine Libelle, der ein möglichst leichtes dünnes Eisenstäbchen an den Kopf geleimt wurde, im allseitig gleichmäßigen Licht zum Auffliegen und dreht jetzt den Kopf durch Annähern eines Magneten, dann folgt der Körper sofort aktiv nach. Der Ausfall der eingangs beschriebenen Versuche (6—8) wird jetzt verständlich, denn der ganze Kopf zusammen mit Mechanorezeptoren,

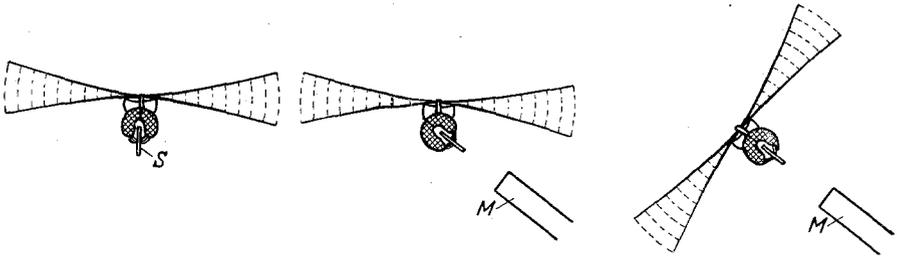


Abb. 8 In Sagittalaufhängung schwirrende Libelle, der ein Eisenstäbchen (S) an den Kopf geleimt wurde. Auf Kopfdrehen durch Annähern eines Magneten dreht die Libelle durch aktive Flügelschwärzung den Körper im gleichen Drehsinn, bis die Primärstellung wieder erreicht ist.

die seine Stellung relativ zum Rumpf perzipieren, ist bei *Anax imperator* dynamisches, auf Winkelbeschleunigung ansprechendes Gleichgewichtsorgan.

Durch die sinnvolle „Arretiervorrichtung“ der Kopfklemmen wird das empfindliche Kopf-Halssystem vor Beschädigung und Überbelastung (beim Verzehren von Beutetieren im Flug!) geschützt.

4. Die Flügelverwindung.

An dieser Stelle sollen einige Befunde nachgeholt werden, die bei der Einführung der drei Gleichgewichtssysteme aus Gründen der Darstellung weggelassen worden sind. In der gleichen Reizsituation, in der die fliegende Libelle Rollbewegungen zeigt, läßt sich beim sitzenden Tier eine charakteristische Haltungsänderung aller vier Flügel beobachten, die *Flügelverwindung*. Sie besteht darin, daß die Flügel aus ihrer Ruhestellung heraus — die Libelle hält sie annähernd in der Waagerechten ausgestreckt — um ihre eigenen Längsachsen mehr oder weniger stark gedreht werden. Wenn man z.B. einer Libelle den Kopf mit 45° Rollungsgrad links am Rumpf festlegt — eine Reizlage, die in Sagittalaufhängung Linksrollen auslöst (s. oben) — (12) dann sieht man beim sitzenden Tier *Linksverwindung*. Dabei werden alle vier Flügel rechtsherum gedreht, und zwar um so stärker, je stärker der auslösende Reiz — in diesem Fall der Kopffrollungsgrad — ist. Die Analränder der linken Flügel werden

gehoben, ihr Anstellwinkel wird negativ; die Anläränder der rechten Flügel werden gesenkt, ihr Anstellwinkel wird positiv (Abb. 9). Wie in diesem Beispiel bezeichnen wir den Drehsinn einer Verwindung stets nach dem der „zugehörigen“ Rollung. Das ist auch aerodynamisch wohlbegründet: eine mit Linksverwindung in Längsachsenrichtung gradlinig vorwärts fliegende Libelle müßte sich in Linksrollen bewegen. Linksrollen sind für den Flugapparat der Libelle allein möglich mit Hilfe einer Steuerbewegung wie der, die hier als Linksverwindung beschrieben wird. Die Berechtigung, die Verwindungsreaktion als methodisches Hilfsmittel — als Indikator für den entsprechenden Drehimpuls — zu verwenden, ergibt sich aus der ohne Ausnahme bestätigten Tatsache, daß Flügelverwindung beim sitzenden Tier stets unter den gleichen Versuchsbedingungen auftritt, unter denen die in Sagittalaufhängung schwirrende Libelle Rollung gleichen Drehsinns zeigt, die völlig frei fliegende Libelle zumindest Kurven mit gleichsinnigem Rollungsgrad.

Dies letzte machen einfache flugphysikalische Überlegungen verständlich: Ein Flugapparat wie der der Libelle kann zwar — im Gegensatz zum Motor- oder Segelflugzeug — Linkskurven fliegen, ohne dabei gleichzeitig Links-Rollungsgrad einzunehmen (also reine Kehren), nicht aber umgekehrt Links-Rollungsgrad einnehmen, ohne dabei gleichzeitig — unter Höhenverlust („Abschmieren“ über den tiefer liegenden Flügel) — automatisch in die Linkskurve gezwungen zu werden: Wirkliche Rollen sind nur bei starkem Vortrieb und großem Verwindungsgrad möglich (in der menschlichen Flugtechnik beim Motorflugzeug als Kunstflugfigur). Bei frei fliegenden Libellen erhielten wir in Übereinstimmung damit Rollen nur dann, wenn kräftigen, vitalen Tieren der Kopf mit großem Rollungsgrad am Rumpf festgelegt wurde (eine Reizlage, auf die das sitzende Tier mit großem gleichsinnigem Verwindungsgrad reagiert). (13) Gibt man geringe Kopfschiefstellungen — etwa durch einseitige Belastung des Kopfes mit angeklebten Zellophanstücken —, dann sieht man im Freiflug in der Regel nur Kurven des entsprechenden Drehsinns (unter Höhenverlust und mit der Tendenz zum Abschmieren); in Sagittalaufhängung dagegen, bei der das Ausweichen in die Kurve unmöglich ist, verursacht schon die geringste Kopschieflage Rollen.

Linksrolle beim in Sagittalaufhängung, *Linkskurve* beim frei fliegenden und *Linksverwindung* beim sitzenden Tier sind der sichtbare Ausdruck ein und desselben motorischen Impulses. Es ist derjenige Impuls, der das frei fliegende Tier aus einer rechtsgerollten Schiefelage wieder aufrichtet.

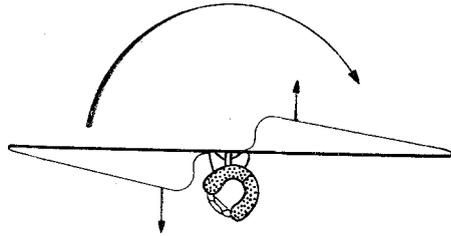


Abb. 9. Schema der Linksverwindung des sitzenden Tieres in Ansicht von vorn. Es sind nur die Hinterflügel gezeichnet (verstärkte gerade Linie = Vorderrand des Flügels, dünne geschwungene Linie = Hinterrand). Kleine Pfeile = Bewegungsrichtung der Hinterränder bei wachsendem Verwindungsgrad; gekrümmter Pfeil = Rollungsrichtung des fliegenden Tieres.

**Reaktionsnorm des intakten Tieres. —
Zusammenwirken der Gleichgewichtsorgane.**

Durch Beobachtung der Flügelverwindung lassen sich die eingeführten drei Gleichgewichtsreaktionen isoliert und im Zusammenwirken am intakten, möglichst „ungestörten“ Tier fast ohne jeden apparativen Aufwand untersuchen.

Man setzt eine Libelle, die mehrere Stunden im Dunkeln unter Kühlung (s. oben) gehalten worden ist, in Bauchlage auf den ausgestreckten, waagrecht in Augenhöhe gehaltenen Zeigefinger und hält das Tier in der homogen dunkelgrau gestrichenen Dunkelkammer senkrecht unter eine in Scheitelhöhe hängende starke Lichtquelle (möglichst in Mattglaskugel, s. oben).

Die Libelle sitzt bewegungslos und klammert stark; der Kopf ist festgezurr (man überzeugt sich davon durch leichtes Anstoßen mit einem Pinsel). (14) Dreht man das Tier — durch eine entsprechende Handbewegung — um die Längsachse, dann tritt zunächst keinerlei Reaktion ein.

Die Libelle beginnt jetzt „aufzuwachen“: Der klammernde Druck der Beine wird merklich geringer. Die Flügel beginnen erst schwach und mit Unterbrechung, dann stärker und dauernd zu vibrieren (mit 1—2 mm-Exkursionen an der Spitze; die Zitterbewegungen bei der Flugvorbereitung der Insekten sind bekannt). Der Kopf wird freihängend. Die Libelle fährt sich mit den Vordertibien ein paarmal über die Augen — dabei wird der Kopf *passiv* oft bis 90° gerollt, (15) *jedesmal begleitet von der entsprechenden Verwindung!* Die zitternden Flügelbewegungen hören unvermittelt auf: Jetzt ist die Libelle flugbereit; die geringste Störung bringt sie zum Auffliegen.

Diese Flugvorbereitungsphase, die sich durch geeignete Wahl von Lichtintensität und Raumtemperatur verlängern läßt, ist der günstigste Zeitraum für die Untersuchung der Gleichgewichtsreaktionen: Die Libelle ist besonders reaktionsbereit, fliegt aber nicht auf¹.

(16) Noch während der Kopf festgezurr ist (gegebenenfalls wird er in Primärstellung mittels Leimtropfen festgelegt), treten bei Beginn der Flugvorbereitungsphase — man prüft von Zeit zu Zeit durch Handdrehen — Flügelverwindungen auf, erwartungsgemäß *Links*verwindung, wenn das Tier rechtsherum (alle Bezeichnungen wie bisher *vom Tier aus* gesehen!) gedreht wird. Die Verwindung bleibt bei Seitenlage erhalten: Es ist gleichgültig, ob schnell und ruckartig oder langsam und vorsichtig

¹ Die „Aufwachgeschwindigkeit“ ist nicht nur von Temperatur und Lichtintensität während der Flugvorbereitungsphase, von der Länge des vorangegangenen Dunkelaufenthalts und der dabei gegebenen Temperatur abhängig, sondern auch von „inneren“ Faktoren. So starten die Libellen nach der dem Fang folgenden Dunkelzeit regelmäßig schneller; es kommt häufig vor, daß die Tiere schon in der Fangdose ohne erkennbaren äußeren Anlaß unruhig werden.

gedreht wird. Davon, daß es sich hier um die statische Lichtrückenreaktion handelt, überzeugt man sich, indem man die Libelle ohne zu drehen in Bauchlage *neben* die Lampe hält. Ist die Lampe auf gleicher Höhe links vom Tier, dann sieht man Linksverwindung, gerade so, wie wenn das Tier unter der Lampe 90° nach rechts gerollt worden ist.

Sobald die Libelle den Kopf freigehängt hat, treten aktive und passive Kopfbewegungen hinzu. Gibt man der Libelle einen Drehimpuls durch kurzen Stoß rechtsherum, dann bleibt der Kopf einen Augenblick in der alten Raumlage; gleichzeitig tritt kurzdauernd heftige Linksverwindung ein (Abb. 10). Dreht man die Libelle sehr langsam und vorsichtig rechtsherum, dann sieht man nur *aktive* Kopflinksrollung und langsam wachsende Linksverwindung. (Der Kopf wird meist nicht *genau* in der ursprünglichen Raumlage gehalten.) Man kontrolliert wie oben, indem man die Libelle neben die Lampe hält ¹.

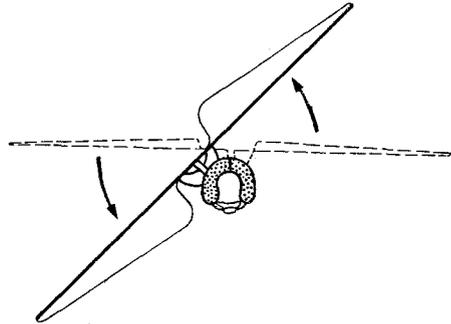


Abb. 10. Der Körper der Libelle ist durch kurzen Stoß (Pfeilrichtung) gekippt worden. Der Kopf bleibt kurzdauernd in der alten Lage; die vorher in Normalstellung (gestrichelte Linien) stehenden Flügel zeigen jetzt Linksverwindung.

Hält man die Libelle in den allseitig beleuchteten ruhenden SZ und dreht wie oben das Tier, dann sieht man bei langsamer Drehung um die Längsachse außerordentlich präzise aktive Kopffrollung mit der entsprechenden Verwindung. Bei Beschleunigung erhält man aktive optokinetische und passive Trägheitskopffrollung zugleich.

(18) Die *optokinetische Verwindungsreaktion* läßt sich — ebenso wie die Lichtrückenverwindung — *nach Ausschaltung der Kopfbewegung* (Kopf in Primärstellung festgelegt) *auslösen*.

Schaltet man Lichtrückenreaktion und Optomotorik aus, indem man im homogen weißen, allseitig beleuchteten Zylinder (HWZ) untersucht, dann erhält man allein (mit einer weiter unten zu besprechenden Ausnahme) die Reaktionen des dynamischen Organs: Verwindung und Trägheitskopffrollung treten in charakteristischer Weise (Abb. 10) *nur noch bei Beschleunigung* auf; (19) bei langsamem und vorsichtigem Drehen wird der Kopf reaktionslos in Primärstellung mitgenommen.

¹ (17) Der Verwindungsgrad geht bei über längere Zeit anhaltender asymmetrischer Reizgebung allmählich zurück. Meist zieht die Libelle nach einiger Zeit alle vier Flügel ruckartig in die Normalstellung. „Ärgert“ man das Tier, dann treten Verwindung (bzw. Kurve oder Rollung) augenblicklich wieder auf (vgl. aber den völlig anderen Ausfall nach Zwischenschaltung eines längeren Dunkelaufenthalts, S. 436 (14)).

Dieser Befund ist deshalb von Wichtigkeit, weil er mit Sicherheit ausschließt, daß das Kopf-Halssystem — durch die relative Lage von Schwerpunkt und Unterstützungspunkt — zugleich als Statoapparat (als Schwerkraftrezeptor — vergleichbar dem Statolithenapparat der Wirbeltiere) funktioniert.

In Ruhelage wird die Kopfstellung bezüglich der Längsachse überwiegend vom Tonus der Rollmuskeln ($I_{dvm_{1+2}}$) bestimmt. Die Lage des Kopfschwerpunkts hat nur geringen Einfluß. Er liegt in der Regel — geringfügig exzentrisch zur Längsdrehachse — dorsal vom Kopf Gelenk; so bei frischtoten Tieren und bei lebenden nach längerer Fütterungspause. Kurz nach der Fütterung — während des Freßakts wird der Kopf festgezurr — liegt er dagegen häufig ventral. Im eben beschriebenen Versuch ist die Ober- und Unterlastigkeit des Kopfs für den

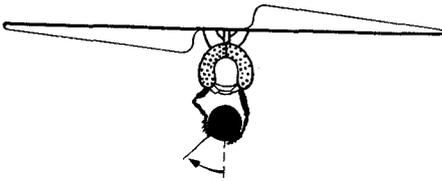


Abb. 11. Bei in Bauchlage fixiertem Libellenkörper wurde die Sitzstange (schwarzer Kreis) um ihre (senkrecht zur Papierebene stehende) Längsachse linksherum gedreht. Es tritt Linksverwindung ein.

geübten Beobachter bei Seitenlage des Tieres erkennbar. Das „Kopfschwingungsphänomen“ zeigt sich, durch die jeweilige Schwerpunktlage nur geringfügig modifiziert, in Seiten- oder Rückenlage ebenso wie in Bauchlage.

Wir holen die oben erwähnte Ausnahme nach: (20) Im allseitig gleichmäßigen Licht (*HWZ*) beobachtet man häufig bei Links-

Seitenlage des Tieres (Ruhelage!) eine — wenn auch nicht sehr starke — Rechtsverwindung, die sich auf keines der bisher eingeführten Gleichgewichtsorgane zurückführen läßt, wie Kontrollen mit festgelegtem Kopf klar beweisen.

Daß bei der Auslösung dieser Reaktion Lagerezeptoren an den Beinen eine Rolle spielen, läßt sich — wie hier nur anhangsweise erwähnt sei — mit Hilfe der „drehbaren Sitzstange“ nachweisen. Die Libelle wird eingespannt und der vordere Spannstab durch die Gabel (*G*; Abb. 2) am Rahmen (*R*) fixiert. (21) Dreht man jetzt die Sitzstange (*St*) gegen den Druck der klammernden Beine linksherum, dann tritt Linksverwindung ein (Abb. 11). Die Reaktion ist im Gegensatz zu den drei anderen nicht bei allen Tieren zu erreichen und sehr leicht ermüdbar.

Es ist selbstverständlich nicht ausgeschlossen, daß bei *Anax* noch weitere Gleichgewichtssysteme vorhanden sind, die durch die in dieser Untersuchung angewandte Methodik nicht erfaßt oder der Beobachtung entgangen sind. So sind wahrscheinlich die Sinnesorgane in den Flügeln, die bei *Anax* durch 8 mächtige, rein sensorische Nerven versorgt werden und deren eine durch eigene (unveröffentlichte) Versuche gesicherte Funktion in der Kontrolle von Flügelstellung und -bewegung besteht, an der aktiven Gleichgewichtshaltung der Libelle beteiligt.

Ein kurzer Überblick über die gefundenen Reaktionen fordert zum Vergleich mit analogen Ergebnissen am Wirbeltier, besonders am Vogel, heraus.

Bei der Libelle — wie beim Wirbeltier — wird die aktive Aufrechterhaltung des Gleichgewichts durch einen Komplex von verschiedenartigen Reaktionssystemen geleistet. Im Flug wirken mindestens drei — und zwar bei der im Lebensraum der Libellen gegebenen Reizlage stets synergistisch — zusammen: das Fluggleichgewicht der Libelle ist dreifach gesichert. Alle Gleichgewichtsreaktionen besitzen eine „gemeinsame motorische Endstrecke“. Wie beim Wirbeltier geht die *Korrektur von Gleichgewichtsstörungen von der Korrektur der Kopf-lage aus. Hier wie dort sorgt ein System von „Halsreflexen“* (vgl. MAGNUS) für die anschließende *Korrektur der Körperlage*. Indessen besteht — wenn wir von der rein optischen Orientierung hier absehen — ein charakteristischer Unterschied: Das Wirbeltier perzipiert Winkelbeschleunigung mit dem im Kopf gelegenen Bogengangapparat; bei der Libelle hat die Rolle der Trägheit der Bogengangs-Endolymphe die *Trägheit des ganzen Kopfes*.

Zur Verdeutlichung ziehen wir Versuche von TRENDELENBURG (1906, 1907) an der Taube heran, die wir mit gleichem Erfolg an Mauersegler-Nestlingen (und Tauben) wiederholt haben. Dadurch, daß man unter der Kopfkappe untersucht, wird die optische Komponente von vornherein ausgeschlossen.

Kippt man den ganzen Vogel, der ähnlich wie die Libelle auf der ausgestreckten Hand gehalten wird, um die Längsachse linksherum, dann erhält man die von TRENDELENBURG beschriebene Flügelschlagreaktion, das Analogon der Rechtsverwindung der Libelle; der Kopf bleibt meist „wie festgenagelt“ im Raum stehen. Die Reaktion wird in der für das Wirbeltier typischen Weise vom Vestibularapparat über Kopfdrehmuskeln und Halsrezeptoren ausgelöst. Hält man mit der anderen Hand den Kopf in seiner normalen Raumlage fest und dreht jetzt *nur den Körper* wie oben nach links, dann erhält man die gleiche Reaktion, die jetzt *allein durch „Halsreflexe“* ausgelöst wird! Dreht man dagegen — bei ruhig in Normallage gehaltenem Körper — *allein den Kopf*, dann tritt *keinerlei Reaktion ein*; denn in diesem Fall werden — wie eine einfache Überlegung ergibt — Vestibular- und Halsrezeptoren gegensinnig gereizt; (22) die antagonistischen Erregungen heben sich — wie der Versuchsausfall zeigt — gegenseitig auf¹.

¹ Weitere Versuche an der Taube (noch unveröffentlicht) gaben Einblick in den verhältnismäßig einfachen zentralnervösen Mechanismus, mit Hilfe dessen der quantitative Antagonismus der Halsrezeptoren beim intakten Tier sowohl gegen den Bogengangapparat, als auch gegen den Statolithenapparat, als auch gegen beide zusammen bewerkstelligt wird. Die biologische Bedeutung dieses Tatbestandes besteht zweifellos in der richtigen Übersetzung der auf die Kopf-lage bezogenen Vestibularerregungen auf die Rumpflage des Tieres (in der Betrachtungsweise der Reflexlehre ausgedrückt: Dem Tier werden „reflexlose“ Kopfbewegungen ermöglicht).

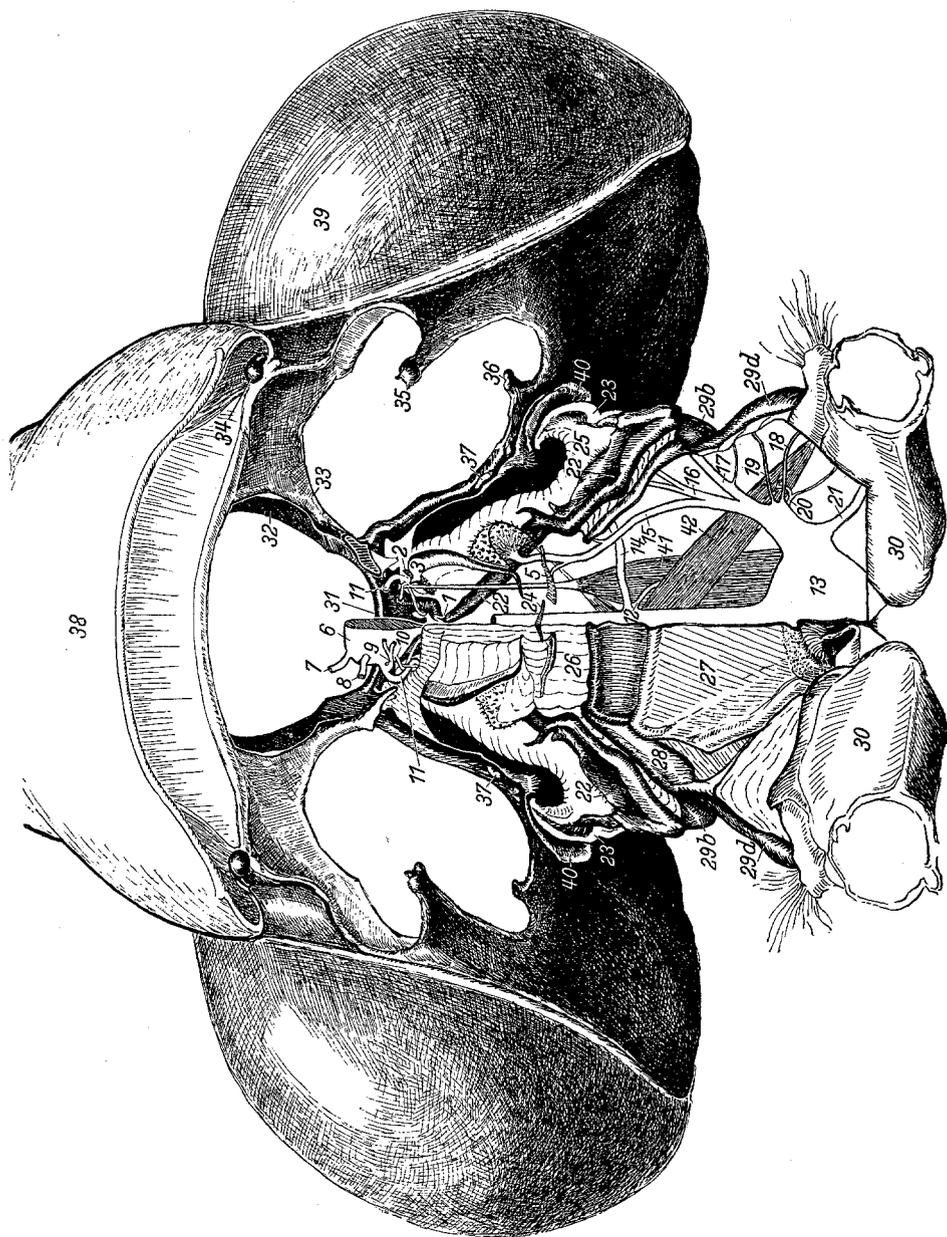


Abb. 12. Kopf und Prothorax von *Anax imperator* in Ansicht von unten. Vom Kopf ist allein das Skelett und das Unterschlundganglion gezeichnet; sämtliche Mundgliedmaßen sind entfernt. Von Halsregion und Prothorax zeigt die Abbildung links (rechte Seite der Libelle!) eine Außenseite, rechts — nur leicht schematisiert — die Halshautorgane und die Nerven des geöffneten Tieres; Tracheen, Luftkammern, Speichelrüden und -kanäle und die Muskeln (mit Ausnahme von *vlm₁₋₂*) sind weggelassen. Vom Unterschlundganglion ist die linke Hälfte, vom Hauptnervenstrang gleich dahinter eine Strecke und vom Tentorium ein Ventralfortsatz weggelassen, um die linke Hälfte des Kopfes und das linke Spornpolster freizulegen. Vergr. etwa 17mal. Original.

Zeichenerklärung für Abb. 12, 13 und 14.

1 Kopfgelenk; 2 Spornpolster; 3 Kehlschwinge; 4 Kehlspannstück; 5 Kehlpolster; 6 Kehlspannstück; 6 Unterschlundganglion, Ug; 7 Nervus mandibularis, n. mand., Ug; 8 Nervus maxillaris, n. max., Ug; 9 Nervus labialis, n. lab. (2teilig), Ug; 10 Nervus anterior, na, Ug; 11 Nervus calcaris, n. calc., Ug; 12 Nervus posterior, np, Ug; 13 I. Thorakalganglion, G I; 14 Nervus intersegmentalis (= N. transversus, Ug und N. anterior, G I); 15 Nervus sternocervicalis, nl, G I; 16 Nervus rotatorum, nla, G I; 17 Nervus tergalis, nla, G I; 18 Nervus lateralis 3, nl, G I; 19 Nervus episternalis nl, G I; 20 Nervus lateralis 5, nl, G I; 21 Nervus cruris, nl, G I; 22 Kopftägl; 23 Kopfklemme; 24 Kehlwinkelstück; 25 Nackenhaut; 26 Kehlhaut; 27 Sternum; 28 Laterosternit; 29 Episternum (4teilig); 29a Oberrand des Episternums; 29b Vorderrand des Episternums; 29c Mitteldeckel des Episternums; 29d Unterrand des Episternums; 30 Coxa des ersten Beinpaars; 31 Tentoriumbrücke; 32 dorsaler Tentoriumarm; 33 ventraler Tentoriumarm; 34 vorderer Gelenkkopf der Mandibel; 35 hinterer Gelenkkopf der Mandibel; 36 Gelenkkopf der Maxille; 37 Gelenkkopf des Labiums; 38 Clypeus; 39 Auge; 40 Widerlager der Kopfklemmen; 41 ventraler Kopfneige-(wende-)Muskel (Lb vlm.); 42 Transversalmuskel (Lb vlm.); 43 Pfeilpolster; 44 Nackenpfeil; 45 Nackenpolster; 46 Nackenquerstück; 47 Pronotum; 48 Epimeron; 49 Pleuralnaht; 50 oberes Hinterhauptloch; 51 Rollmuskel (I dvm₁); 52 Rollmuskel (I dvm₂); 53 dorsaler Kopfneige-(wende-)Muskel (Lb dlm); 54 Antenne; 55 Medianocellus; 56 Frons; 57 Labrum; 58 Mandibel; 59 Maxille; 60 Labium; 61 Hypopharynx; 62 Intersegmentalmuskel (Lb ism); 63 Tergopleuralmuskel (I dvm₃); 64 Furka.

Eine entsprechende Deutung dieses Versuchs geben weder TRENDLENBURG, dem die Existenz von Halsreflexen (1906!) wohl noch unbekannt war und der auf im Rumpf gelegene Statorezeptoren schließt, noch seine neueren Kommentatoren (vgl. M. H. FISCHER 1926).

Im Gegensatz zum Wirbeltier erhält man bei der Libelle — Lichtreize wie im Vergleichsbeispiel ausgeschaltet — die gleiche Verwindungsreaktion, gleichgültig, ob der Körper bei ruhendem Kopf rechtsherum oder ob der Kopf bei ruhendem Körper linksherum gedreht wird (vgl. auch Abb. 9 und 10).

Teil II. Physiologie des dynamischen Organs und der Lichtrückenreaktion.

A. Der dynamische Apparat.

Voraussetzung für die Aufklärung der Physiologie des dynamischen Organs ist die Auffindung der auf Kopffrollung ansprechenden Rezeptoren, deren Vorhandensein die beschriebenen Versuche beweisen. Als Sitz der Rezeptoren kommen Strukturen der Halsregion in Betracht, die bei Kopfdrehung mechanisch beansprucht werden, also das Kopfgelenk, die Kopfdrehmuskeln oder die Halshaut. Angesichts der Tatsache, daß die sensible Innervation des Insektenmuskels bisher nicht nachgewiesen werden konnte (vgl. WEBER 1933), schien uns die Suche in der Halshaut aussichtsreich. Tatsächlich gelang — im Verlauf einer anatomischen Untersuchung des

peripheren Nervensystems von Halsregion und Prothorax (s. Abb. 12—14) — die Auffindung eines wohlausgebildeten Systems von in die Halshaut eingelagerten Sensillenpolstern und Skleriten.

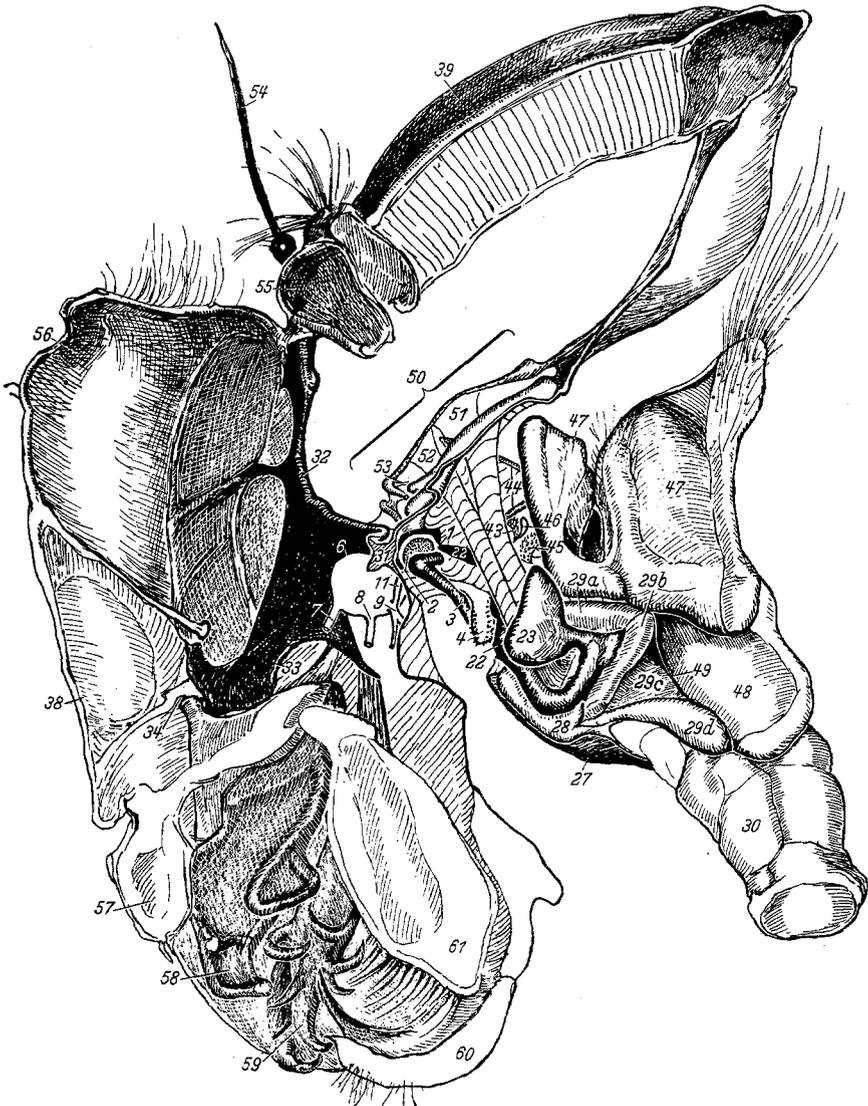


Abb. 13. Kopf und Prothorax von *Anax imperator* in Ansicht von der linken Seite. Der Kopf ist sagittal, aber nicht genau median (der Schnitt streift den linken Rand des Hinterhauptslöches) geschnitten und die linke Hälfte entfernt. Die stehengebliebene Hälfte wurde, da sie nur der Orientierung dient, nicht bis in alle Einzelheiten durchgezeichnet (wieder wie oben mit Ausnahme des Unterschlundganglions und des Tentorium). Die Halsregion und der Prothorax sind intakt. Vergr. etwa 15mal. Original.

Über die Halsregion der Libellen liegt bisher meines Wissens keine bis ins einzelne gehende anatomische Untersuchung vor; das gilt mit wenigen Ausnahmen — JÖSTING 1940, MARQUARDT 1939 — für die Halsregion der Insekten allgemein

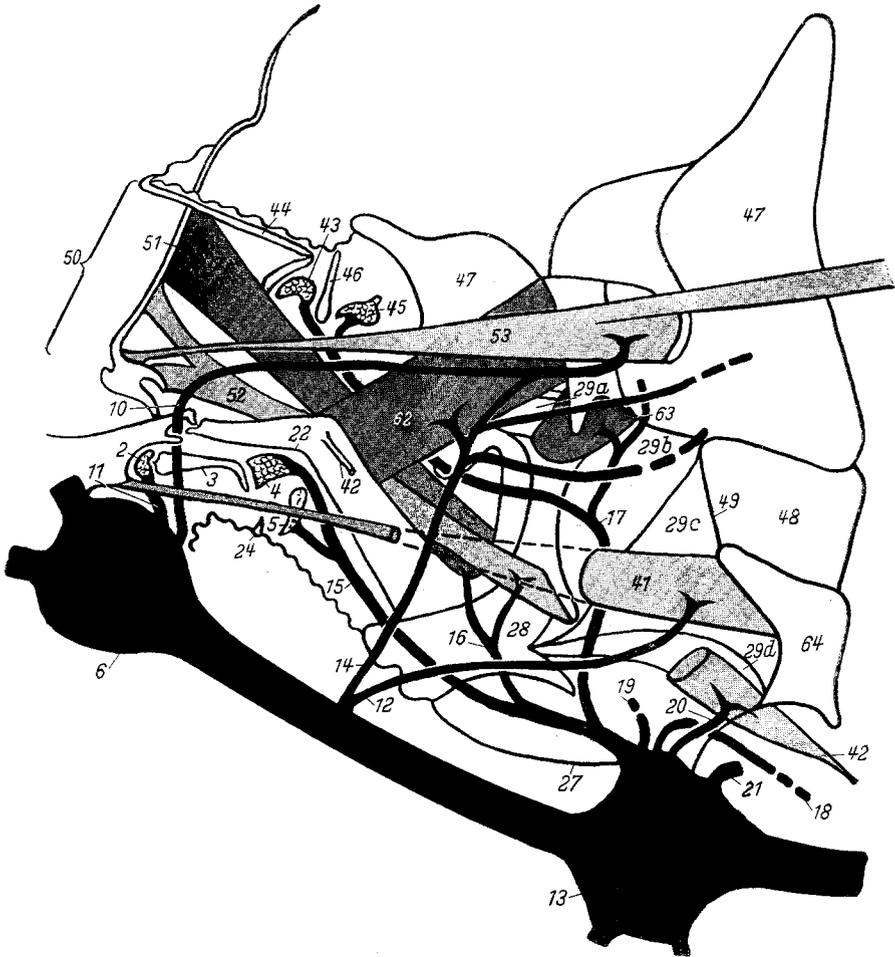


Abb. 14. Innervierung der Halshautorgane und der kopfbewegenden Muskeln bei *Anax imperator*. Die Abbildung zeigt eine schematisierte Innenansicht der rechten Hälfte von Halsregion und Prothorax (Mediansagittalschnitt, von der linken Seite gesehen; Orientierung wie in Abb. 13). Es sind nur Nerven (schwarz angelegt), Muskeln (verschieden getönt) Skeletteile (nur Umrißzeichnung) und Sensillenpolster (mit kleinen Kreisen ausgefüllt) eingezeichnet. Gewellte Linie = dorsale und ventrale Schnittlinie der Halshaut. Der Hauptnervenstrang mit den beiden Ganglien ist nach unten herausgelegt. Es sind nur diejenigen Nervenstränge vollständig eingezeichnet, die die Halshautorgane und die kopfbewegenden Muskeln innervieren; die übrigen sind unterbrochen. Original.

Die Benennung der Nerven (s. Zeichenerklärung) schließt sich so weit wie möglich der von MARQUARDT 1939 vorgeschlagenen an. Die Gliederung des peripheren Nervensystems der Halsregion und des Prothorax stimmt bei *Anax* und *Carausius*, zwei — wenn auch extrem entwickelten Vertretern des orthopteroiden Typs, recht gut überein. Die Benennung der Muskeln folgt — mit Ausnahme der tiefgesetzten arabischen Ziffern hinter der Muskelformel — der Nomenklatur von H. WEBER.

(vgl. BERLESE, SNODGRASS, TILLYARD). Wir beschränken uns hier auf das im physiologischen Interesse Wichtigste und verweisen im übrigen auf Abb. 12—14, die — obwohl viele interessante Dinge dazu verlocken — nicht näher kommentiert werden können.

Anatomie der Rezeptoren.

Die Halshaut von *Anax* verbindet das „offene“ (ventral nicht durch die feste Kopfkapsel verschlossene) Hinterhauptsloch, das durch die Aneinanderlagerung der gelenktragenden Kehlsporne in Höhe der Tentoriumsbrücke beiderseits fast bis zur Mediane eingeschnürt ist, mit dem Vorder- rand des Prothorax. Das weichhäutige in komplizierter Weise gefaltete Gebilde wird durch die Kehlsporne und die Kopfträger (22) in einen

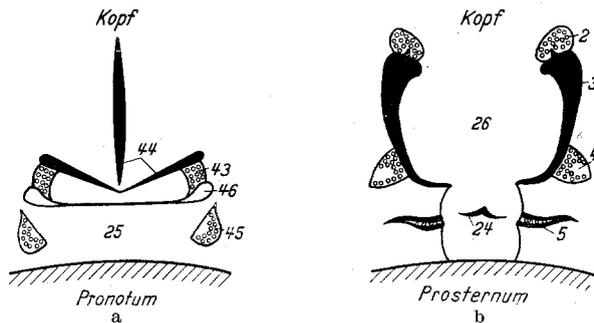


Abb. 15 a u. b. a Schema der Nackenhautregion. Sklerite = schwarz angelegt, Polster = punktiert. Bezeichnungen im Text. b Dasselbe für die Kehlhaut.

dorsalen Teil, die Nackenhaut (Tergocervix; 25) und einen ventralen, die Kehlhaut (Sternocervix; 26) geteilt.

In der Nackenhaut liegen zwei unpaare Sklerite, die Nackenpfeil (Tergocervicale sagitta; 44) und Nackenquerstück (Tergocervicale transversum; 46) genannt seien. Zwischen den Lateralenden beider liegt jederseits ein mit Haaren besetzter Halshautbezirk, das Pfeilpolster (Sensorium sagittae; 43), zwischen Nackenquerstück und Pronotum jederseits das Nackenpolster (Sensorium tergo-cervicale; 45). Vgl. Abb. 13 und 15 a.

In der Kehlhaut liegen fünf Sklerite, zwei paarige und ein medianes, die Kehlsperre (Sternocervicale anterior; 3), Kehlsperrenstück (Sternocervicale posterior; 5) und Kehlwinkelstück (Sternocervicale mediale; 24) genannt seien (vgl. Abb. 12 und 15 b). Zwischen dem Hinterende der Kehlsperre (Kehlsperrenschraube) und dem darüberliegenden Kopfträger springt jederseits stumpf-kegelförmig ein mit Haaren besetzter Halshautbezirk vor, das Kehlpolster (Sensorium sternocervicale; 4).

Am Vorderende der Kehlsperre, mit dem Kehlsporn und dem angrenzenden Ventralrand der festen Kopfkapsel verbunden, liegt jederseits ein eigenartiges muldenförmiges, an der konkaven Außenseite mit winzigen Härchen dichtbesetztes Gebilde, das ich Spornpolster (Sensorium calcaris; 2) nenne. Es wird durch einen eigenen Nerven (Nervus

calcaris; 11) vom direkt darunterliegenden Unterschlundganglion (6) her innerviert, der aus der Labialnervenzwurzel gleich nach deren Austritt entspringt, am Ganglion entlang dorsalwärts läuft und — seitlich um die Sehne des Kopfeigemuskels (Lb vlm₁; 41) herumführend — sich an der Innenseite des Spornpolsters kissenartig ausbreitet¹. Alle anderen sensiblen Elemente der Halshaut werden vom ersten Thorakalganglion (13) versorgt, das Kehlpolster und das Kehlspannstück durch den Nervus sternocervicalis (N. lateralis₁; 15), der tergozervikale Sinnesapparat durch einen Seitenast des (gemischten) Nervus tergalis (N. lateralis_{2b}; 17). Eine Übersicht über die Innervation der Halshautorgane und der kopfbewegenden Muskeln gibt Abb. 14.

Die Sensillenhaare sind wahrscheinlich — eine histologische Untersuchung steht noch aus — Sinneshaare mit einer bipolaren Sinneszelle an der Basis, wie sie ZAWARZIN bei der *Aeschna*-Larve beschreibt. Eine Ausnahme macht das Kehlspannstück, das Sensillen anderen Typs (eine geringe Zahl gruben- oder kegelförmiger Sensillen) trägt.

Physiologie der Rezeptoren.

Die innervierten Sensillenpolster geraten bei bestimmten Kopfstellungen mit bestimmten Strukturen der Halshaut, ihren „Kontaktstücken“, in Berührung. Das Kontaktstück des Spornpolsters ist die Kehlspangenkuppe (das keulenförmige Vorderende der Kehlspange). Sie trägt an ihrem unteren Rand einen dornartigen Fortsatz, der in eine Einbuchtung am Unterrand des Spornpolsters eingreift. Die Ventralkanten von Kehlspangenkuppe und Spornpolster werden außerdem — alle Strukturen der Halsregion sind aus *einer* gemeinsamen Oberfläche heraus geformt und gefaltet — durch weiche Halshaut scharnierartig verbunden. Bei *Linksrollung des Kopfes* — wie sich an frischtoten Tieren nach Abpräparieren aller den Einblick störender Kopfteile bei 30facher Vergrößerung direkt beobachten läßt — (23) wird auf der linken Seite (des Tieres) die Kehlspangenkuppe in die behaarte Konkavseite des Spornpolsters hineingedrückt, auf der rechten Seite die Kehlspangenkuppe vom Spornpolster weggezogen; weiterhin zeigt sich — bei Kopflinksrollung —, (24) daß das Kehlpolster der rechten Seite zwischen Kopfträger und Kehlspangenschaft eingezwängt, das der linken Seite freigegeben wird (nur an diesen Kontaktstellen ist das Kehlpolster dicht behaart). (25) Bei *Kopfneigung* rückwärts werden die *tergozervikalen* Polster beider Seiten durch bestimmte Nackenhautteile bedeckt, bei Kopfneigung vorwärts die Kehlpolster beider Seiten. Der Effekt der *Kopfwendung* (sie ist infolge der Hinterhauptsform nur um wenige Winkelgrade möglich)

¹ Der N. calcaris ist von BALDUS, der die Anatomie des Libellenhirns untersuchte und die Labialnerven und den N. anterior (10) richtig beschreibt, übersehen worden.

ist weniger deutlich; anscheinend geraten dabei die gleichseitigen sternozervikalen Polster mit ihren Kontaktstücken in Berührung.

Diese Befunde ermutigen zu folgenden Behauptungen:

1. Die Berührung von Sensillenpolster und Kontaktstück ist der auslösende Reiz für die beschriebenen Reaktionen auf Kopfstellung.

2. Jeder Kopfstellung (relativ zum Thorax) ist eine ganz bestimmte „Reizkombination“ dieser acht Sensillenpolster zugeordnet.

3. Speziell bei Kopfröhlung wirken das Spornpolster der einen und das Kehlpolster der gekreuzten Seite synergistisch zusammen.

Ausschaltungsversuche beweisen am Beispiel des sternozervikalen Apparats, daß dies wirklich zutrifft.

Linksseitige Durchschneidung des Nervus calcaris.

Abkürzung = li. n. calc. oper.

Technik. Bei allen Eingriffen am Tier wird die schonende Methode der Nervendurchschneidung angewandt. Das erfordert Übung und eingehendes anatomisches Vorstudium, da stets — um die Operationswunde klein zu halten — „blind“ operiert werden muß (die frei in der Leibeshöhlenflüssigkeit liegenden, glasig durchsichtigen Nerven sind in vivo ohnehin kaum sichtbar). Es wird bei 30facher Vergrößerung unter dem Binokular und — wenn möglich — durch die Halshaut operiert. Sie wird mit einer an der Spitze zu einem Häkchen gebogenen Nadel durchstoßen, der darunterliegende Nerv in der Krümmung des Häkchens, die nicht geschliffen sein darf, herausgezogen und anschließend mit einer zugeschliffenen Nadel durchtrennt. Die Halshautwunde schließt sich sofort und verharscht binnen kurzem.

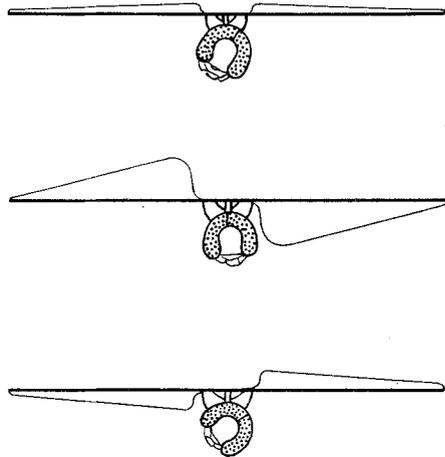
Die li. n. calc.-Durchschneidung wird auf folgende Weise durchgeführt: Die Libelle wird in Rückenlage auf einer Korkplatte zwischen 2 Tuchlappen festgelegt; der Kopf wird vorsichtig um 90° linksgerollt und in dieser Stellung in ein entsprechend geformtes Stück weichen Plastillins hineingedrückt. Die n. calc.-Durchschneidung erfordert besondere Sorgfalt, da Unterschlundganglion, N. anterior, Speicheldrüsenkanal, Kopfgelenk und Sehne des v_{lm_1} in unmittelbarer Nähe liegen. Eingestochen wird direkt am Ventralrand des Spornpolsters; wegen der Kürze des N. calcaris verzichtete ich meist auf das Herausziehen des Nerven. In zweifelhaften Fällen wird das ganze Spornpolster vorsichtig herauspräpariert.

Die Libellen werden nicht narkotisiert; Füttern mit Mehlwürmern während des Eingriffs erwies sich als die beste Methode, die Tiere zum Stillhalten zu bewegen.

Nach dem Eingriff wird die Libelle in Schwanzlage (der normalen Ruhestellung von *Anax*) für $1\frac{1}{2}$ —2 Std ins Dunkle gesetzt. Die Primäreffekte der Operation, die weiter unten beschrieben werden, sind dann weitgehend abgeklungen. Die folgenden Ausfallserscheinungen bleiben erhalten. Ob sie nach längerer Zeit verschwinden („kompensiert“ werden), ließ sich nicht entscheiden, da die Tiere höchstens über 5, in der Regel aber — da ich sie zu weiteren Versuchen verwendete — nur über 2—3 Tage kontrolliert wurden.

(26) Läßt man eine Libelle, bei der auf diese Weise das linke Spornpolster ausgeschaltet worden ist, (im HWZ) „aufwachen“, dann sieht man, wenn der Kopf in Primärstellung festgezurrt ist, ganz allmählich

immer stärker werdende *Rechtsverwindung*. Legt man den Kopf nicht fest, dann hängt ihn das Tier nach einiger Zeit frei, und zwar dreht es ihn sofort aktiv 20—30° um die Längsachse nach *links* und behält diese schiefe Kopfstellung dauernd bei: *Der Tonus der Rollmuskeln ist „linksasymmetrisch“ geworden*. Die Flügel stehen jetzt (vgl. Normaltier!) ohne jeden Verwindungsgrad in Normalhaltung (Abb. 16). Im allseitigen Licht zeigt die in Sagittalaufhängung schwirrende Libelle keine *bestimmte* Rollungsrichtung und fliegt, freigelassen, ebenso Rechts- wie Linkskurven. In beiden Fällen ist Überwiegen der Rechtstendenz erkennbar (s. weiter unten) Das „Kopfschwingungsphänomen“ läßt sich wie beim Normaltier auflösen, indessen ist die *Nullstellung jetzt die neue Ausgangsstellung des Kopfes*. Ebenso sind die Reaktionen des dynamischen Organs *auf diese neue Ausgangsstellung bezogen*. So tritt Rechtsverwindung schon vor Erreichen der Primärstellung auf, Linksverwindung dagegen erst bei ungewöhnlich großem Kopf-linksrollungsgrad (etwa 40° bis 60° (vgl. Abb. 16).



Rechtsseitige Durchschneidung des Nervus sternocervicalis.

Abkürzung = re.n₁.oper.

Technik. Tier in Rückenlage; Einstich in die Halshaut am Vorder- rand des Prosternums; sonst wie oben beschrieben.

Abb. 16. Reaktionen auf Kopfstellung einer Libelle, bei der das linke Spornpolster außer Funktion gesetzt worden ist. — Oberes Schema: Typische Kopf-(Ruhe-)Stellung der operierten Libelle, die Flügel stehen in Normalhaltung! — Mittleres Schema: Wenn der Kopf in Primärstellung steht, zeigen die Flügel Rechtsverwindung. — Unteres Schema: Erst bei extremem Kopf-linksrollungsgrad tritt Linksverwindung ein.

(27) Das Ergebnis ist qualitativ das gleiche wie bei *linksseitiger* n. calc.-Durchschneidung, aber graduell wesentlich schwächer. Bei gerader Kopfstellung tritt nur geringe Rechts-Dauerverwindung auf, bei freiem Kopf nur geringfügige Abweichung von der Primärstellung nach links. Durchschneidet man anschließend den N. calcaris beidseitig, dann entspricht der Ausfall auch graduell annähernd dem oben beschriebenen.

(28) Bei der re.n₁.-Durchschneidung wird außer dem Kehlpolster meist das Kehlsparstück mit ausgeschaltet. Das Kehlsparstück, das durch einen zarten Seitenast des zum Kehlpolster führenden Nerven versorgt wird, ist das einzige Halshautorgan, das nicht nach dem Prinzip von Sinneshaarpolster und Kontaktstück funktioniert. Obgleich keine speziellen Durchschneidungsversuche gemacht

wurden, kann als wahrscheinlich angenommen werden, daß die Sensillen des Kehlspannstückes auf *Zug* gereizt werden und mit dem Kehlpolster derselben Seite gleichsinnig reagieren.

*Linksseitige Durchschneidung des Nervus calcaris,
kombiniert mit rechtsseitiger Durchschneidung des Nervus sternocervicalis.*

Abkürzung: li.n.calc. + re.nl₁.oper.

Technik wie oben.

(29) Bei gekreuzter Ausschaltung erhält man erwartungsgemäß die heftigsten Reaktionen. Gleich nach dem Eingriff laufen die freigelassenen Tiere auf der Tischplatte in dauernden Rechtskurven (Manegebewegungen) eine Erscheinung, die man bei den „fußträgern“ Libellen nur nach linksseitiger Enthirnung (bzw. linksseitiger Schlundkonnektiv-Durchschneidung) sieht. In der Dunkelkammer freifliegend, bewegen sich die Libellen nur in steilen Rechtskurven um die Lampe. Diese Primäreffekte, die sich auch bei li.n.calc.oper. in geringem Grad zeigen, verschwinden weitgehend nach zweistündiger Ruhepause. Das Überwiegen der Rechtskurven beim Freiflug bleibt offenbar erhalten und erklärt sich wohl aus der — nicht perzipierten — Kopfschiefstellung, die bei dieser Anordnung das richtige Ausfliegen von Linkskurven erschwert.

Bei der Untersuchung der li.n.calc. + re.nl₁.oper.-Tiere nach dem Dunkelaufenthalt erhält man den Befund der li.n.calc.-Durchschneidung graduell stärker. Beim „Aufwachen“ sieht man enorme Rechts-Dauerverwindung (häufig bis etwa 80°); bei linksgerollt festgelegtem Kopf tritt *keine* Linksrollung, bei Rechts-Drehbeschleunigung des Libellenkörpers im *HWZ* tritt keinerlei Reaktion mehr ein.

Als Hilfsmittel bei der Untersuchung der Reaktionen auf Kopfstellung am operierten Tier sind die aktiven optokinetischen Kopfbewegungen (der sitzenden Libelle) besonders geeignet. Das Ankleben von Eisendrahtstückchen an den Stirnerker (Magnetmethode s. oben) ist ein allzu grober Eingriff in den empfindlichen Kopfmechanismus; auch Versuche, den Kopf mittels dünner angeklebter Haare zu rollen, nehmen die Tiere meist übel und zurren den Kopf fest.

Die Libelle sitzt in Bauchlage auf der Sitzstange im Streifenzyylinder (*SZ*). Der Kopf zeigt die schon bekannte linksgerollte Dauerschiefstellung. Bei Drehung des *SZ* *rechtsherum* — der Kopf wird außerordentlich präzise mitgerollt — tritt *sofort* wachsende Rechtsverwindung ein, die schon vor Erreichen der Primärstellung einen ungewöhnlichen Grad erreicht. Dreht man jetzt zurück, dann geht die Verwindung bis zum Erreichen der Operations-Dauerkopfschiefstellung bis auf Null zurück. Dreht man weiter *linksherum*, dann tritt keinerlei Verwindung auf, solange der Kopf mit dem Streifenmuster mitgeführt wird. Erst nach Erreichen des maximalen Kopffrollungsgrades beginnt erwartungsgemäß die — optokinetische — Linksverwindung.

*Beidseitige Durchschneidung von Nervus calcaris
und Nervus sternocervicalis.*

Abkürzung: = beids. n. calc. + n₁, oper.

Technik wie oben.

(30) Diese Tiere tragen den Kopf in Primärstellung — meist festgezurr. Die optokinetische Kopfbewegung ist nach beiden Seiten gleichmäßig; die entsprechende Verwindung tritt (im Gegensatz zum Normaltier und wie oben bei Linksdrehung) erst auf, wenn der Kopf mit dem *SZ* nicht mehr mitgeführt wird. Die Reaktionen des dynamischen Organs um die Längsachse (ausgelöst durch Beschleunigung des Libellenkörpers im *HWZ*) sind, obwohl die Trägheitskopffrollung wie vorher eintritt, auf beiden Seiten vollständig verschwunden. Tiere mit links- oder rechtsgerollt festgelegtem Kopf fliegen und rollen (in Sagittal-aufhängung) ganz beliebig.

Bei extremen Kopffrollungsgraden ließ sich dagegen bei manchen Tieren noch eine geringfügige Verwindung im Sinn der Kopffrollung beobachten. Es ist nicht ausgeschlossen, daß bei solch extremen Kopfstellungen die tergozervikalen Polster ansprechen. Die Anzahl der Versuche mit zusätzlicher n_{2b}-Durchschneidung ist zu gering, um gesicherte Aussagen hierüber zu machen.

Die Beweiskette wird durch folgenden einfachen Versuch geschlossen: (31) Der Libelle wird mit einer *stumpfen* Nadel — in der Operationsstellung der li. n. calc.-Durchschneidung — die linke Kehlsperre, die ja ein aus der Halshaut geformtes, nur schwach sklerotisiertes Hohlgebilde ist, vom Polster vorsichtig weg und nach innen eingedrückt — etwa so, wie man einen Zelluloidball eindrückt. Das linke Spornpolster liegt jetzt mehr oder weniger vollständig frei, und zwar bei jeder Kopfstellung. Nach diesem unblutigen Eingriff erhält man qualitativ *den gleichen Versuchsausfall* wie bei der li. n. calc.-Durchschneidung; graduell hängt das Ergebnis erwartungsgemäß von der Vollständigkeit der Freilegung des Spornpolsters ab. Man kann den Versuch auch so ausführen, daß man auf das freiliegende Spornpolster nach Abbiegen der Kehlsperrenkuppe ein Stäubchen niedrigschmelzenden Paraffins auflegt und eine in der Bunsenflamme erhitzte Nadelspitze — ohne das Tier zu berühren — kurz darüberhält. Das schmelzende Paraffin breitet sich in dünner Schicht über das Polster aus und legt beim Erstarren die Sinneshaare fest. Anschließend bringt man die Kehlsperre vorsichtig wieder zum Zurückspringen in ihre alte Stellung. Jetzt bekommt man den qualitativ und graduell gleichen Erfolg wie bei der li. n. calc.-Durchschneidung.

Schlußfolgerungen.

Diese Befunde geben ein klares Bild von der Wirkungsweise der Sinnesorgane:

Spornpolster und Kehlpolster werden durch Verbiegung ihrer Sinneshaare bei Berührung mit ihren Kontaktstücken gereizt.

Reizung des linken Spornpolsters für sich allein bewirkt:

1. Rechtsasymmetrie des Rollmuskeltonus und dadurch eine Änderung des Kopfrollungsgrades (relativ zum Rumpf) nach rechts;

2. Linksverwindung und dadurch beim fliegenden Tier in Sagittalaufhängung Linksrollen, im Freiflug je nach der Stärke des Reizes Linksrollen bis Linksrollen¹.

Das gleiche gilt für das rechte Kehlpolster, das mit dem Spornpolster der gekreuzten Seite synergistisch arbeitet.

Spornpolster und Kehlpolster werden nicht nur bei *Änderung* der Kopfstellung, sondern bei jeder beliebigen *Kopfruhestellung* (bezüglich der Längsachse) dauernd ein- oder beidseitig gereizt:

Das linke Spornpolster gerät schon bei (etwa 45°) rechtsgerollter Kopfstellung mit seinem Kontaktstück in Berührung; die Anzahl der abgebogenen Haare vergrößert sich mit abnehmendem Rechtsrollungsgrad bis zur Primärstellung, weiterhin mit zunehmendem Linksrollungsgrad: *Die „Reizbereiche“ der beiden Spornpolster überlagern sich (bis etwa 45°) beiderseits der Primärstellung.* (Entsprechendes gilt für das rechte Kehlpolster.)

Innerhalb dieses Bereichs sind die Organe *beider* Seiten dauernd in Erregung, verändert eine Änderung der Kopfstellung die Erregungsgröße in den afferenten Nerven *beider* Seiten. Daraus folgt unmittelbar, daß für den *Rezeptionsapparat der Reaktionen auf Kopfstellung eine untere Reizschwelle nicht besteht*².

Diese Feststellung fordert die Frage nach der unteren „Ansprechbarkeitsgrenze“ des Übertragungsmechanismus des dynamischen Organs heraus, die Frage, wie groß ein am Libellenkörper angreifendes Drehmoment sein muß, um eine Abweichung des Kopfes relativ zum Rumpf hervorzurufen: Es muß größer sein als das Drehmoment (die Haftreibung zwischen Kopf und Prothorax, bezogen auf Rotation um die Längsachse), das in Primärstellung konstant und wahrscheinlich sehr klein ist. Da die physikalischen Daten des Kopf-Halssystems bisher nicht gemessen wurden, wird auf eine — an sich wünschenswerte — rechnerisch-theoretische Darstellung der rein physikalischen Seite des Kopf-Trägheitsmechanismus hier verzichtet.

Die Grenze der Leistungsfähigkeit des rezeptorischen Apparates liegt demnach allein in seiner Unterschiedsempfindlichkeit — da die U. E. des einzelnen Sinneshaares und die Anzahl der Haare auf der Flächeneinheit begrenzt sind. Eine ungefähre Abschätzung der Leistungsfähigkeit der einzelnen Polster gegeneinander — gestützt auf die Überlegung, daß größere Haardichte die Empfindlichkeit des Gesamtpolsters steigert — ergibt, daß das Pfeilpolster empfindlicher sein wird als das Nackenpolster, das Spornpolster empfindlicher als das Kehlpolster. Das Spornpolster übertrifft alle übrigen; es hat mehr als 50 Haare auf $\frac{1}{100}$ mm² gegenüber dem Nackenpolster mit 2—4 Haaren auf $\frac{1}{100}$ mm². Die

¹ Damit ist die Funktion solcher Sensillen als „Stellungshaare“ (vgl. DOFLEIN 1910) meines Wissens erstmalig experimentell nachgewiesen worden.

² Auf diese Weise wird bei der Libelle also das gleiche geleistet, was beim Wirbeltier, beim Statoapparat der Fische (v. HOLST 1949) durch die gegeneinandergeschalteten „automatischen“ Dauererregungen der Macula-Epithelien zustande kommt.

gleiche Reihenfolge bekommt man bei einem Vergleich der Haarlängen (Spornpolster etwa 20μ — Kehlpolster/Nackepolster bis 74μ !). In Übereinstimmung mit der Tatsache, daß das Kopfträgheitsmoment bezüglich der Längsachse am größten ist, bestätigt dies unsere Ausgangshypothese von der „besseren Sicherung“ der Längsachsenkomponente.

Zum Abschluß dieses Kapitels sei der Versuch gemacht, unter Anwendung der „finalen“ Betrachtungsweise etwas über die biologischen Vorteile der Einrichtung eines so komplizierten Halsrezeptorensystems auszusagen.

1. Die — vermutlich sehr große — Empfindlichkeit des Halsrezeptorensystems ermöglicht genaue Einsteuerung des Flugapparates auf die jeweilige Kopfstellung — gleichgültig, ob diese „passiv“ durch die Kopfträgheit oder aktiv durch die Kopfdrehmuskeln zustande kommt. Da das Hauptsinnesorgan der Libelle, das Auge, mit dem Kopf starr verbunden ist, dient das Halsrezeptorensystem außer als „Zwischenglied“ der Gleichgewichtsreaktionen wahrscheinlich auch als „Zwischenglied“ der Fixierreaktion — beim gezielten Anfliegen von Beutetieren.

Beide Funktionen schließen sich keineswegs gegenseitig aus (vgl. Schlußdiskussion). Eine hiervon wohl zu unterscheidende Frage ist die, ob die Libelle im Flug aktive spontane Kopfbewegungen macht, *ohne daß* der Flugapparat entsprechend mitgeht. Dies hätte nämlich einen ähnlichen Antagonismus zwischen Halsreaktionen und den „auf den Kopf bezogenen“ Gleichgewichtsreaktionen (hier: Optomotorik, Lichtrückenreaktion) zur Voraussetzung, wie er beim Wirbeltier vorhanden ist (s. oben; Taubenversuche). In unseren Libellenversuchen mit Kopffestlegung setzten sich die Halsreaktionen stets gegenüber den beiden anderen durch. Dieser Befund gestattet aber — wie nachdrücklich betont sei — noch keine Entscheidung unseres Problems, das sich erst mit Hilfe von Filmaufnahmen im Freien fliegender Libellen lösen läßt. Über diese Zusammenhänge ist anscheinend bisher wenig nachgedacht worden, wie die physiologisch-biologische Beurteilung der Beweglichkeit des Kopfes in der speziell die Odonaten behandelnden Literatur erkennen läßt.

2. Das dynamische Organ ermöglicht die Perzeption von — durch Winkelbeschleunigung um Längs- und Querachse ausgelösten — Gleichgewichtsstörungen in allen Fällen, in denen die Optomotorik versagt (an der unteren Schwelle der Bewegungswahrnehmung; beim Erreichen der oberen Geschwindigkeitsgrenze der optomotorischen Reaktion¹; wenn die Feinheit des „Umfeldmusters“ die des Ommenrasters unterschreitet¹, beim Unterschreiten eines bestimmten Maßes an Umweltgliederung).

B. Die Lichtrückenreaktion.

Die Analyse der Lichtrückenreaktion stößt schon beim Versuch, über die nächstliegenden Fragen experimentell zu entscheiden, auf methodische und theoretische Schwierigkeiten.

¹ In beiden Fällen versagt die optomotorische Reaktion schon unterhalb der Leistungsgrenzen des Auges in dieser Hinsicht (hohe Verschmelzungsfrequenz, großes „zeitliches Auflösungsvermögen“! vgl. AUTRUM 1949).

Das erste ist schon bei der Beantwortung der scheinbar unverfänglichen Frage der Fall, *durch welches Organ* diese Reaktion ausgelöst wird. Die Libellen haben bekanntlich mächtig entwickelte Komplexaugen und außerdem drei Ozellen, von denen der mediane besonders groß und — in ihm finden sich zwei hintereinanderliegende Schichten von Schzellen (HESSE 1901) — eigentümlich ausgebildet ist. Es ist nun von vornherein wahrscheinlich, *daß die Komplexaugen der rezeptorische Apparat der Reaktion sind*, und alle Versuchsergebnisse — wie vorweggenommen sei — sprechen dafür, daß dies zutrifft.

Der direkte Beweis mit Hilfe der entsprechenden Ausschaltungsversuche gelingt indessen nicht. Bei Ausschaltung der Ozellen durch Lackieren (s. weiter unten) erhält man am freiliegenden Tier eigenartige, schwer analysierbare Ausfallserscheinungen. Ungeblendete Libellen fliegen, in der Dunkelkammer 2 m von der Lampe entfernt aufgelassen, direkt auf die Lichtquelle zu und umkreisen sie dann in Lichtrückenlage; (32) ozellengeblendete Tiere fliegen dagegen meist steil hoch, „schmieren“ gleich darauf in steiler Schwanzlage rückwärts oder über einen Flügel ab und fangen sich erst kurz vor dem Boden auf, worauf das Spiel von neuem beginnt, bis sie schließlich doch die Lampe erreichen und dann meist in Schwanzlage unterhalb der Lampe „rütteln“. (Diesen Befund bekommt man nur in der schwarzgestrichenen Dunkelkammer und nur bei Tieren, die vor der Ozellenblendung dort eine Zeitlang frei geflogen sind.)

(33) In Sagittalaufhängung zeigen ozellengeblendete Tiere im 100-W-Bündel *wie Normaltiere Lichtrückenverhalten*.

Das Ergebnis der beidseitigen Ausschaltung der Komplexaugen ist bekannt (BALDUS 1924). Die „Vitalität“ der Libelle (beurteilt nach Fluglust, Flugdauer und Reaktionsbereitschaft) ist in außerordentlichem Maße von der Intensität des Lichts abhängig, das in ihre Komplexaugen fällt. Die Augen sind das Haupt-Stimulationsorgan (im Sinne von v. BUDDENBROCK) dieser Tiere. (34) Komplexaugen-geblendete Libellen fliegen in der Regel nicht mehr spontan auf; zwingt man sie — in der Dunkelkammer — zum Start, dann landen sie nach kurzem Flug (meist in Richtung der Lampe) auf dem Boden. Es erscheint uns methodisch unzulässig, aus dem Verhalten des Tieres nach einem so schweren Eingriff wie der beidseitigen Blendung irgendwelche Schlüsse über den Anteil der Ozellen an der Lichtrückenreaktion zu ziehen. Im folgenden sehen wir von den Ozellen, die stets intakt gelassen werden, ab und betrachten ihren Anteil am *Orientierungsmechanismus* bezüglich der Längsachse als vernachlässigbar gering.

Die zweite Frage ist die, auf welche Reizlage im Libellenlebensraum — auf das parallelstrahlige Sonnenlicht oder auf das gesamte diffuse Himmelslicht — diese Reaktion eigentlich „gemünzt“ ist. Der

lichtstatische Mechanismus funktioniert nur dann „rechtweisend“, wenn (s. Einführung) das Licht annähernd lotrecht einfällt. Beobachtung der Libellen am Standort ergibt, daß die Tiere auch im schräg einfallenden Sonnenlicht niemals mit entsprechender Schiefelage fliegen. Als adäquate Reizsituation für die Reaktion kommt allein die gesamte Himmelhelligkeit in Betracht. Daß die Reaktion nicht auf einzelne leuchtende Punkte, sondern auf große helle Flächen „zugeschnitten“ ist, läßt sich auf folgende Weise einfach demonstrieren:

Der Boden der Dunkelkammer wird (2×2 m im Quadrat) mit Filtrierpapier ausgelegt und die Lampe — ohne Mattglaskugel — etwa 1 m darüber gehängt. (35) Die Libellen, die in unmittelbarer Nähe der Lampe noch fliegen können, stürzen binnen kurzem in Rückenlage auf den weißen Boden und sind dann trotz heftiger Anstrengungen nicht mehr imstande, aufzufiegen. Jeder Startversuch endet — meist durch Überschlag vorwärts — mit Absturz und Rückenlage. Auch im umgekehrten Fall, wenn man eine weiße Zimmerdecke mit der nach oben gerichteten Lampe beleuchtet, bekommt man das erwartete Ergebnis: Die Tiere bewegen sich in normaler Bauchlage und kommen erst in unmittelbarer Lampennähe in Gefahr, hineinzustürzen.

Dieser Versuch — der einfachste Lichtrückenreaktionsnachweis für fliegende Insekten — läßt sich auf einem weißen Tischtuch in jedem beliebigen verdunkelten Zimmer mit Hilfe einer möglichst punktförmigen Lichtquelle machen, wenn man nur dafür sorgt, daß die Zimmerdecke nicht oder nur schwach reflektiert. Eine Reihe von Probeversuchen (an Netzflüglern, Schmetterlingen, Schwebfliegen u. a.) ließ schon erkennen, daß die lichtstatische Reaktion bei fliegenden Insekten weit verbreitet ist. (Charakteristische Ausnahmen sind, wie es scheint, die Stubenfliege und der Taubenschwanz *Macroglossa*.)

Zusammenfassend läßt sich das Lichtrückenverhalten freifliegender intakter Libellen in den verschiedenen Reizsituationen so beschreiben, daß das Tier seine Hochachse in Richtung des jeweiligen „Schwerpunkts der Helligkeitsverteilung“ stellt.

Die nächste Frage ist die nach dem reflexphysiologischen Mechanismus der Reaktion. Der „Lichtrückenreflex“ ordnet sich dem KÜHNschen Schema der Orientierungsreaktionen als Transversalphototaxis ein. Für ihre Längsachsenkomponente zumindest besteht die Alternative zwischen Tropotaxis und Telotaxis (KÜHN 1919 und 1926). Zunächst seien einige Versuchsergebnisse aufgeführt.

Folgendes über Technik und Methodik sei vorangestellt: Blendungsversuchen an Libellen steht eine Reihe von niemals vollständig zu behebenden Schwierigkeiten entgegen. Um Kontrollen am gleichen Tier zu ermöglichen, erwies sich Bestreichen der Cornea mit einer ausreichend dicken Schicht schwarz gefärbten Paraffins als das günstigste, da ein solcher Paraffinüberzug leicht und vollständig wieder entfernt werden kann. Er belastet aber das empfindliche Kopfgelenk (asymmetrische Paraffinierung führt zu Kopfschiefstellungen!). Diesem Übel läßt sich zwar durch Festlegen des Kopfes am Rumpf in Primärstellung abhelfen, darunter leidet aber die „Genauigkeit“ der Lichtrückeneinstellung: Die Tiere geraten leicht ins Pendeln.

Die Haupthindernisse sind die „Seitigkeit“ der Libellen und die allzu große „Rollempfindlichkeit“ der Sagittalaufhängung. Eine geringe Asymmetrie (Bruch von Flügeladern, Flügelverkürzung durch Bruch, ungenauer Sitz des „Gürtels“) führt schon im Kontrollversuch (2) zu Pendelbewegungen oder ganzen Rollen. Um zu vergleichbaren Ergebnissen zu kommen, wurde jedes intakte Tier nach längerem Dunkelaufenthalt vor dem Versuch im einfachen „Lichtrückenversuch (2) und im HWZ darauf geprüft, ob es seitensymmetrisch reagierte (von 113 intakten auf diese Weise kontrollierten Tieren waren 40 deutlich seitenstetig; den Ursachen wurde nicht näher nachgegangen). Die Ausschaltungsversuche wurden nun — wenn möglich — so angesetzt, daß der zu erwartende motorische Effekt sich *gegen* die Seitentendenz des betreffenden Versuchstieres durchsetzen mußte, um sichtbar zu werden.

(36) Vollständig auf einem Auge (= einseitig) geblendete Tiere zeigen im senkrecht zur Längsachse einfallenden Lichtbündel eines 100-W-

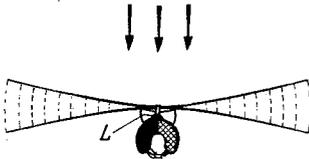


Abb. 17. Einseitig geblendete Libelle bei Lichteinfall aus einer Richtung (gerade Pfeile). Der Kopf ist mittels Leimtröpfchen (L) in Primärstellung festgelegt. Das Tier zeigt Lichtrückenverhalten.

Scheinwerfers wie Normaltiere *Lichtrückenverhalten* (s. Abb. 17). Die Genauigkeit der Einstellung ist deutlich geringer; die Libellen geraten leicht ins Pendeln. Bei Tieren mit Seitentendenz kommen gelegentlich ganze Rollen vor.

(37) *Einseitig geblendete Libellen fliegen in der Dunkelkammer wie Normaltiere in Lichtrückenstellung um die Lampe.* Die meisten Tiere fliegen linksgeblindet mehr Linkskurven als Rechtskurven.

(38) Linksseitig geblendete Tiere rollen (in Sagittalaufhängung) im allseitigen, *hellen* Licht (HWZ; bei mehr als 3000 E Beleuchtungsstärke) fortgesetzt und bis zur Ermüdung rechtsherum (Abb. 18).

Der Ausfall von Versuchen mit einseitig geblendeten Tieren im allseitigen Licht ist von der Beleuchtungsstärke im Zylinder abhängig.

Bei auf 20% erniedrigter Beleuchtungsstärke (WZ) kommen bei linksgeblendeten Tieren schon häufig Linksrollen vor. Bei auf 9% erniedrigter Beleuchtungsstärke (drei 60-W-Osramlampen in 50 cm Abstand vom Tier, Filtrierpapierzylinder von 22 cm Durchmesser, Beleuchtungsstärke etwa 300 E) zeigten in einer Versuchsreihe von 28 linksgeblendeten Libellen 12 Tiere Rechtsrollung und 16 Tiere Linksrollung.

In allen diesen Versuchen wurde der Kopf der Tiere nicht festgelegt; es schien daher möglich, die zunehmende Linkstendenz auf den Einfluß der Halsrezeptoren (leichte Linksschiefelage des Kopfes!) zurückzuführen.

Versuche an 33 linksgeblendeten Libellen mit abgestufter Lichtintensität — (im WZ mit Hilfe eines vorgeschalteten Schiebewiderstandes — diese Art der Intensitätserniedrigung ist zwar fehlerhaft und ungenau, aber in unserer Anordnung allein möglich) — ergaben indessen ganz eindeutig, daß *von einem bestimmten Grad von Intensitätserniedrigung abwärts die Rechtsrollen in Linksrollen umschlagen*, und zwar gleichgültig, ob der Kopf festgelegt oder frei ist. Der Umschlagsbereich schwankt von Tier zu Tier innerhalb weiter Grenzen; er lag bei 8 seitensymmetrischen Tieren zwischen 5 und 10% = etwa 130–320 E Beleuchtungsstärke. Auf die Deutung dieses Ergebnisses wird weiter unten eingegangen.

Der Ausfall von Versuch (36) und (37) schließt aus, daß die Augen nach dem Prinzip der „einsinnigen Lenker“ (KOEHLER) gegeneinandergeschaltet sind (Tropotaxis nach KÜHNs Definition).

Beim Versuch, die Lichtrückorientierung nach dem Prinzip der Telotaxis zu erklären, stoßen wir auf eine theoretische, schon durch die Definition der Telotaxis gegebene Schwierigkeit. Sie liegt in der Postulierung der „Indifferenzstelle“ (KÜHN 1926), einer bestimmten begrenzten Gruppe von Sehelementen, deren Belichtung „keinerlei Drehung“ auslöst. Die Indifferenzstelle (Fixierstelle) müßte nämlich alle diejenigen Ommen umfassen, die in der orientierten Lage vom direkt einfallenden Licht getroffen werden (= die Lichtquelle fixieren); sie dürfte weder größer noch kleiner sein; denn: Bei größerer Fixierstelle wäre eine genaue Orientierung unmöglich, bei kleinerer Fixierstelle herrschte in der orientierten Lage keine Indifferenz, sondern, da auch der telotaktische Mechanismus nach dem Prinzip der „antagonistischen Drehreflexe“ arbeitet, *Erregungsgleichgewicht*.

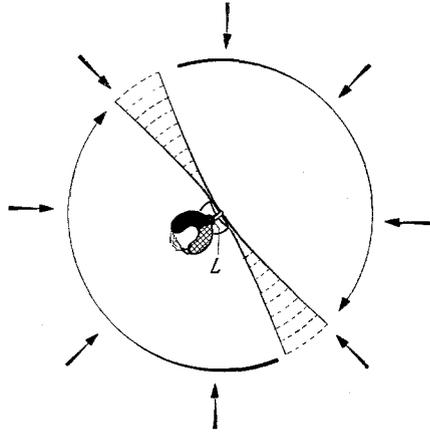


Abb. 18. Rechtsgeblendete, in Sagittalaufhängung schwirrende Libelle im allseitigen hellen Licht (konzentrische Pfeile). Gekrümmte Pfeile = Linksrollung des Tieres.

In unserem Fall — das „Fixierobjekt“ der Lichtrückreaktion wäre die helle Himmelskuppel — müßte also eine fast das halbe Libellenauge umfassende Indifferenzstelle gefordert werden. Einer solchen Annahme steht aber das Versuchsergebnis (2) entgegen, daß intakte, seitensymmetrische Libellen auch einer kleinen leuchtenden Fläche (100-W-Lampe) gegenüber recht genau und ohne zu pendeln Lichtrückstellung einnehmen.

Es bleibt zu prüfen, ob für den Einstellungsmechanismus der Lichtrückreaktion die Annahme eines Erregungsgleichgewichts mehrsinniger Lenker in *einem* Auge (also eine Art „Telotaxis ohne Indifferenzstelle“ bzw. „Tropotaxis im weiteren Sinn“) ausreicht. In diesem Fall müßten sich in *einem* Libellenauge mehrere — für die Längsachsenkomponente mindestens zwei — Regionen von entsprechend gerichteten Ommen nachweisen lassen, deren Belichtung „reflektorisch“ jeweils entgegengerichtete Rollung auslöst. Es wird die Methode partieller Blendung *eines* Auges und Untersuchung im allseitigen Licht (HWZ) angewandt. Isolierte Ausschaltung einer der postulierten Augenregionen

sollte in dieser Anordnung anhaltende Rollen im Gegensinn des „Richtungsvorzeichens“ (s. Abb. 20 und 21) des lackierten Bezirks auslösen.

Nach vielfachem Ausprobieren der verschiedensten Blendungskombinationen gelang es auf diese Weise wirklich, entsprechende Augenteile zu finden und ungefähr gegeneinander abzugrenzen.

Das Auge von *Anax imperator* ebenso wie das aller Anisopteren setzt sich — wie bekannt (HESSE, DEMOLL, vgl. GROSS 1930) — aus anatomisch verschiedenen Ommenpartien zusammen.

Sektor *F* (s. Abb. 19) besteht aus extrem pigmentarmen Ommatidien mit kleinem Öffnungswinkel und trotzdem (infolge ihrer Länge) großer Corneafacette. Sie nehmen fast die ganze „Stirnseite“ des Auges ein und sind nach vorn schräg aufwärts gerichtet. Trotz der Größe dieses Sektors ist sein Anteil am Gesamtgesichtsfeld der Libelle relativ gering. (Siehe auch die außerordentlich große Pseudopupille.)

Die beiden anderen Sektoren, *A* und *I*, sind morphologisch nicht so scharf unterschieden. Im Bereich der Ommenachsen der *I*-Sektoren liegt das vordere und untere binokulare Gesichtsfeld der Libelle. Die nach vorn gerichteten Ommen dieses Bezirks sind engwinkliger¹ als seine nach unten gerichteten und als die seitwärts gerichteten Ommen des *A*-Sektors, der den weitaus größten Teil des seitlichen Gesichtsfelds der Libelle umfaßt. (Vgl. wieder die Größe der Haupt-Pseudopupillen, die in Abb. 19 — obwohl sie selbstverständlich aus einer Richtung nicht gleichzeitig zu sehen sind — nebeneinander eingezeichnet wurden².)

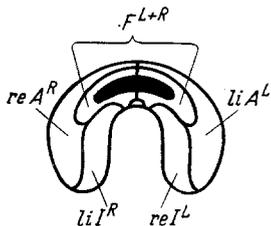


Abb. 19. Schema der Sektoren des Libellenauges. In *A* und *I* des rechten Auges ² und in die *F*-Sektoren beider Augen sind die Haupt-Pseudopupillen eingezeichnet (s. Text!).

(39) Einseitig auf Augenteil *F* geblendete

Tiere zeigen in Sagittalaufhängung bei allseitiger Beleuchtung (*HWZ*) keine Rollen in einer bestimmten Richtung; sie verhalten sich wie intakte Libellen in derselben Anordnung: die Tiere nehmen beliebige wechselnde Raumlagen ein.

(40) Auf dem linken Auge nach Abb. 20 (Sektor *li A^L*) geblendete Tiere rollen im *HWZ* dauernd, heftig und bis zur Ermüdung rechtsherum.

(41) Auf dem linken Auge nach Abb. 21 (Sektor *re I^L*) geblendete Libellenrollen im *HWZ* dauernd, heftig und bis zur Ermüdung linksherum.

In beiden Fällen ist das Ergebnis unabhängig davon, ob der Kopf in Primärstellung festgelegt wird oder nicht, und innerhalb bestimmter Grenzen unabhängig von der Lichtintensität; in Versuch (41) kann man bis 4% (etwa 150 E), in Versuch (40) mindestens bis 20% (etwa 700 E) heruntergehen, ohne daß die Rollen, deren Winkelgeschwindigkeit sich mit abnehmender Lichtintensität verringert, in den Gegensinn umschlagen.

Die Deutung dieser Befunde stimmt auf den ersten Blick gut mit der aufgestellten Arbeitshypothese vom Erregungsgleichgewicht überein: Die

¹ Das steht in guter Übereinstimmung mit den von AUTRUM (1948) entwickelten Vorstellungen über die biologische Bedeutung einer solchen Öffnungswinkelverteilung im Auge schnellfliegender Insekten.

² Anmerkung bei der Korrektur: Die Pseudopupillen der *A*- und *I*-Sektoren in Abb. 19 sind bei der Reproduktion versehentlich weggelassen worden.

Haupt-Ommenrichtung des *F*-Sektors liegt annähernd in der Median-sagittalebene und ist zudem gegen die Kopfhochachse nach vorwärts geneigt. Dieser Bezirk kann also für das Längsachsen-Erregungsgleichgewicht nur von geringer Bedeutung sein. Die Grenzlinie der beiden anderen Augenteile (*A* und *I*) führt — beurteilt nach der Lage der Pseudopupille — durch diejenigen Ommen, deren Achsenrichtung in einer zur mediansagittalen parallelen Ebene liegt. Und gerade dies war bei Geltung unserer Hypothese zu erwarten: Alle Ommen im linken Auge rechts von dieser Linie (*re I^L*) „sehen“ nämlich nach der rechten Seite, gehören also, obwohl sie im linken Auge liegen, zum rechten Gesichtsfeld, zum *physiologisch rechten* Auge. Bei Belichtung dieses Augenteils muß im *HWZ*-Versuch die gleiche Reaktion eintreten wie im rechten Auge bei Belichtung

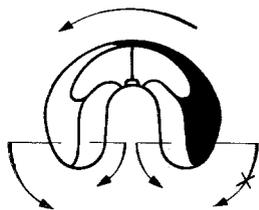


Abb. 20.

Abb. 20. Schwarz angelegt = lackierter Sektor. Pfeile in den Sektoren = „Richtungsvorzeichen“ der betreffenden Sektoren. Pfeil über dem Auge = Rollungsrichtung der in Sagittalaufhängung schwirrenden Libelle im allseitigen Licht.

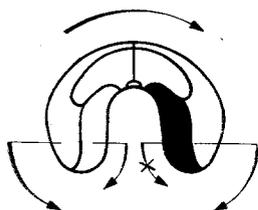


Abb. 21.

Abb. 21. Wie Abb. 20. Nähere Erläuterung im Text.

der (nach rechts sehenden) Ommen des Teils *re A^R*, die ausgelösten Erregungen müssen in beiden Fällen das gleiche „Richtungsvorzeichen“ haben. Damit vereinfacht sich unsere Vorstellung über den reflexphysiologischen Mechanismus der Längsachsenorientierung zu einem Erregungsantagonismus des *physiologisch rechten* und des *physiologisch linken* Auges. Dieses Erregungsgleichgewicht müßte als im Prinzip *tropotaktisch* bezeichnet werden, wenn sich herausstellt, daß innerhalb eines Augensektors unabhängig von der Lage der gereizten Ommen (= unabhängig von der Lichteinfallrichtung) nur die Gesamterregungsmenge wirkt.

Dies läßt sich aber mit Hilfe unserer Befunde ausschließen: Die antagonistisch arbeitenden Teile *eines* Auges sind sehr verschieden groß (der *A*-Sektor ist wesentlich größer als der *I*-Sektor). Zwischen beiden Teilen besteht, wenn beide gleichmäßig beleuchtet werden, bei Beleuchtungsstärken von etwa 800—3500 E und darüber — wie das Ergebnis der einseitigen Blendung im *HWZ* (38) zeigt — nicht Erregungsgleichgewicht, sondern Erregungsübergewicht des *A*-Sektors.

Im Intensitätsbereich zwischen 60 und 700 E schlägt die Rollungsrichtung in den Gegensinn, den des *I*-Sektors um. Eine Deutungsmöglichkeit besteht darin, das „Umschlagsphänomen“ mit dem Antagonismus der beiden Augenteile in Beziehung zu bringen und auf eine bei beiden *verschiedene* Abhängigkeit der „Roll-Erregungsgröße“ von der Lichtintensität zurückzuführen. Ähnliche Erscheinungen

sind aus Untersuchungen der Lichtreaktionen laufender Insekten bekannt (CLARK 1930; am Wasserkäfer *Dineutes*). In unserem Fall handelt es sich wahrscheinlich um ein nervenphysiologisches Phänomen, das — vgl. auch weiter unten — keine Schlüsse auf bestimmte Eigenschaften der Rezeptoren (etwa auf einen Unterschied in der Lichtempfindlichkeit der Ommen der beiden Sektoren) gestattet.

Das positive Ergebnis von Versuch (36) und (37) mit einseitiger Blendung und Lichteinfall aus *einer* Richtung (Beleuchtungsstärke etwa 1500 E) zeigt nun, daß der Orientierungsmechanismus „richtig“ funktioniert, obwohl auch hier mit Sicherheit sehr verschieden große Abschnitte der beiden Augenteile belichtet werden. Dieser Befund zwingt zu der Folgerung, daß hier eine zentrale Stelle wirkt, die nicht nur auf die von einem Augensektor herfließende Gesamterregungsmenge reagiert, sondern die darüber hinaus die ihr zufließenden Einzelerregungen entsprechend dem „Lokalzeichen“ der Einzelselemente verschieden „bewertet“. Zu entsprechenden Überlegungen kommt man auch angesichts des Versuchsergebnisses, daß Tiere mit den verschiedensten Blendungskombinationen bei Lichteinfall aus *einer* Richtung noch „richtig“ mit Lichtrückeneinstellung reagieren.

Damit wird das Erregungsgleichgewicht zu einem komplizierten zentralnervösen Phänomen. Denn es ist von vornherein unwahrscheinlich, daß das fein abgestufte Zusammenspiel der Einzelerregungen, das hier gefordert werden muß, durch bestimmte Eigenschaften der Rezeptoren (etwa durch die Lichtempfindlichkeit der Ommen) *schon in der Peripherie* festgelegt ist.

Ein solcher Mechanismus fällt definitionsgemäß nicht mehr unter den Begriff der Tropotaxis, und damit führt die Untersuchung auf einer fortgeschrittenen Stufe der Analyse in die schon eingangs berührten Schwierigkeiten, die bei der Anwendung des Telotaxischemas auf die lichtstatische Reaktion entstehen. Die Befunde der Lichtrückenanalyse von *Anax* haben in mancher Hinsicht Ähnlichkeit mit denen, die aus Untersuchungen (vor allem von S. O. MAST und seiner Schule) am klassischen Telotaxisobjekt, der Fliege *Eristalis tenax* bekannt sind. Aus eigenen Versuchen an *Eristalis* (1949), auf die hier nicht näher eingegangen werden kann, erhielten wir eine Reihe von Ergebnissen, die sich mit Hilfe des „reflexphysiologischen Mechanismus“ des Telotaxischemas nicht mehr deuten lassen und die eindringlich auf das Wirken eines — zunächst schwer analysierbaren — zentralnervösen Getriebes hinweisen. Beim derzeitigen Stand der Untersuchung kann nicht mit Sicherheit entschieden werden, ob sich die Ergebnisse über die Fixierreaktion von *Eristalis* auf das Lichtrückenverhalten von *Anax* übertragen lassen. Zur Lösung dieser und anschließender Fragen müssen weitere Versuche mit veränderter Methodik abgewartet werden.

Wir begnügen uns hier mit der Feststellung, daß es gegenwärtig unmöglich erscheint, aus Versuchen, in deren Ergebnis vermutlich kom-

plizierte zentralnervöse Gesetzmäßigkeiten einerseits und die Sinnesphysiologie des Auges andererseits als zwei noch nahezu unbekannt Faktoren eingehen, konkrete Vorstellungen über den „reflexphysiologischen Mechanismus“ einer Verhaltensweise wie der Lichtrückenorientierung zu gewinnen.

Zur Theorie des Gleichgewichtssinnes.

Diese Untersuchung hat an verschiedenen Stellen (vgl. S. 427, 431 und 451) an ein Problem herangeführt, das für die Gleichgewichts-Sinnesphysiologie von Bedeutung ist und mit dessen Diskussion diese Mitteilung abgeschlossen werden soll.

Eine unserer Ausgangsüberlegungen war, daß Tiere, die im freien Luftraum leben und beständig durch Luftströmung verursachten Drehimpulsen ausgesetzt sind, Sinnesorgane besitzen müssen, die das „Ausfliegen“, die Korrektur von Gleichgewichtsstörungen ermöglichen. Solche Sinnesorgane gelang es zu finden. Bei Reizung dieser Organe unter Versuchsbedingungen, die die Ausgangssituation einer durch äußere Kräfte hervorgerufenen Gleichgewichtsstörung nachahmten, traten augenblicklich und mit Sicherheit motorische Reaktionen ein, deren Endeffekt beim freifliegenden Tier nachweislich die erwartete Korrekturbewegung ist.

Der Angelpunkt dieser Betrachtung ist nun, daß im Lebensraum der Libelle Raumlageänderungen um die kritischen Achsen in zwei grundverschiedenen Situationen auftreten:

1. dann, wenn äußere Kräfte den Libellenkörper aus seiner Lage bringen, und
2. dann, wenn „das Tier selbst“ durch aktive Flügelbewegung „spontan“ von der Gleichgewichtslage abweicht.

Die „Unterscheidung“ dieser beiden Situationen kann von den Gleichgewichts-Sinnesorganen auf keine Weise geleistet werden; mehr noch: aus Versuchen der hier angestellten Art ergibt sich als notwendige Folgerung, daß sie in beiden Situationen in der gleichen Weise gereizt werden und in Erregung geraten.

Die „Unterscheidung“¹ oder besser: die völlig andersartige Beantwortung der sensorischen Erregung im einen und im anderen Fall ist aber eine *Tatsache*, von der man sich bei der Beobachtung freifliegender Libellen überzeugen kann: Selbst im heftigen und böigen Wind stehen die großen anisopteren Libellen „wie festgenagelt“ in der Luft. Andererseits nehmen die Tiere bei der Jagd nach der Beute und dem Weibchen,

¹ Das „Unterscheidungsproblem“ ist im Zusammenhang mit der optomotorischen Reaktion viel diskutiert worden (vgl. HERTZ 1934, TONNER 1938, v. BUDENBROCK 1937, MITTELSTAEDT 1949).

bei der Kopula, bei der Eiablage und bei den verschiedensten Flugkunststücken häufig und über längere Zeit von der Bauchlage abweichende Raumlagen ein, und zwar ohne währenddessen abzustürzen oder anschließend irgendwelche Bewegungsstörungen zu zeigen.

Solche Befunde schließen aus, daß Reizung der Gleichgewichts-Sinnesorgane die motorische Reaktion, die wir in unseren Versuchen erhielten, *stets zwangsläufig (= reflektorisch) auslöst*. Sie schließen aber ebenso die Deutung aus, daß in solchen Fällen die Statoreflexe gehemmt, der statodynamische Sinnesapparat durch den Eingriff zentraler Instanzen *ausgeschaltet*, außer Funktion gesetzt wird. Sie lassen sich nur so deuten, *daß die entscheidende Leistung der physiologischen Gleichgewichtshaltung, die „richtige“ Steuerung der Eigenbewegung des Tiers in jeder beliebigen Raumlage innerhalb der Grenzen der Leistungsfähigkeit des motorischen Apparats, durch ein zentralnervöses Zusammenspiel („Integration“) bewerkstelligt wird, in das die Spontanimpulse (die „Bewegungsabsicht“ des Tieres) einerseits und die in der Gesamtheit der statodynamischen Organe entstehende Erregungsverteilung andererseits auf eine streng gesetzmäßige Weise einbezogen sind.*

Diese Folgerung läßt sich zu dem — nur scheinbar paradoxen — Satz zuspitzen, daß ein Tier über einen um so besseren „Gleichgewichtssinn“ — wie die postulierte zentralnervöse Komponente genannt sei — und um so feiner ausgebildete Statorezeptoren verfügen muß, je weniger es sich während seines Lebens in der „normalen“ Gleichgewichtslage, befindet.

Daß man aus der Mehrzahl der oben dargestellten Versuche nichts über das Wirken eines solchen Getriebes erfährt, ist kein Argument gegen die Richtigkeit dieser Sätze. Denn diese Versuche sind, wie wir sahen, auf eine ganz bestimmte, engbegrenzte Ausgangssituation zugeschnitten, nämlich die, daß die Libelle „unversehens“ durch einen Anstoß von außen aus ihrer Gleichgewichtslage gebracht wird, und alle Bemühungen des Experimentators gehen dahin, die spontane Aktivität des Lebewesens durch standardisierte Ausgangsbedingungen und eine sorgfältige Vorbehandlung des Tieres möglichst auszuschalten. Solche Versuche sind ein methodisches Hilfsmittel, das den experimentellen Nachweis von Gleichgewichtsorganen überhaupt erst ermöglicht und bei der Aufklärung der Physiologie der Rezeptoren gute Dienste tut. Sie sind auch durchaus nicht „unbiologisch“, denn sie beziehen sich auf eine Situation, die im Freileben des Tieres eine wichtige Rolle spielt, und gestatten für diesen begrenzten Fall sichere Voraussagen. Es ist aber unzulässig — und damit sei die Vermeidung dieses Begriffs in unserer Darstellung nachträglich begründet —, aus der unter solchen Bedingungen festgestellten, gewöhnlich als (Gleichgewichts-) *Reflex* beschriebenen Folge von afferenter Erregung und motorischer Reaktion

auf einen *einheitlichen, nur durch sekundären Eingriff veränderlichen* nervösen Grundprozeß zu schließen¹. Eine Physiologie der aktiven Gleichgewichtshaltung, die das Verhalten des Tieres aus einem — wenn auch scheinbar lückenlos gefügten — Mosaik von Reflexen zusammensetzt und in deren theoretischem Gebäude die Auswirkungen einer übergeordneten Gesetzmäßigkeit allenfalls als „Störung“, „Hemmung“ oder rätselhafte „Plastizität“ ihren Platz finden, steht notwendig zu elementaren Gegebenheiten der Wirklichkeit in Widerspruch.

Zusammenfassung.

Es werden Methoden beschrieben, die sitzende, frei fliegende und um eine feste Achse drehbar montierte Libellen (Gattung *Aeschna*) unter einheitlichen Versuchsbedingungen auf ihre bislang unbekannte Gleichgewichts-Sinnesphysiologie hin zu untersuchen gestatten. Auf diese Weise lassen sich drei verschiedene Reaktionssysteme isolieren, die der Orientierung der fliegenden Libelle dienen: Das Lichtrückenverhalten des Tieres (Lichtrückenreaktion), die ausgeprägten Reaktionen der Libelle auf retinale Verschiebung des Gesamtumfeldmusters („Optomotorik“) und die Trägheit des leichtbeweglich aufgehängten Libellenkopfes im Zusammenhang mit Halsrezeptoren („dynamisches Organ“). In Versuchen, die die Ausgangssituation eines den Libellenkörper aus seiner Gleichgewichtslage herausdrehenden Moments nachahmen, werden die gefundenen Reaktionen im Zusammenwirken untersucht (und mit analogen Befunden am Vogel verglichen).

Näher analysiert werden — hinsichtlich der Orientierung um die Längsachse —

1. die Rezeptoren des dynamischen Organs und
2. die Lichtrückenreaktion.

Zu 1. Der Übertragungsmechanismus des dynamischen Organs der Libellen ist das Kopf-Halssystem. Infolge des großen Kopf-Trägheitsmomentes verursacht bei der frei fliegenden Libelle jedes am Rumpf angreifende Drehmoment, das größer ist als die außerordentlich geringe Haftreibung im Halsgelenk, eine Drehung des Kopfes relativ zum Rumpf im Gegensinn des Moments.

Der Rezeptorenapparat, der Kopfstellung und -änderung relativ zum Rumpf (und damit im Fall einer solchen Trägheits-Kopfbewegung die Lageänderung des Rumpfes) perzipiert, wird in der Halshaut aufgefunden. Er besteht aus mit innervierten Härchen dichtbesetzten Halshautbezirken (Sinnespolstern) und Skeletteilen („Kontaktstücken“),

¹ Die Auffassung, ein bestimmter Reiz im Statoorgan (der Wirbeltiere) löse zwangsmäßig bestimmte „Reflexe“ aus, wird auch von v. HOLST (1949) auf Grund ganz ähnlicher Überlegungen abgelehnt.

die bei bestimmten Kopfstellungen die Haare der Sinnespolster abbiegen. Diese Abbiegung ihrer Sinneshaare durch die Kontaktstücke ist für die Halshautorgane der adäquate Reiz.

Die Kopfstellung bezüglich der Längsachse registrieren die beiden bilateralsymmetrisch angeordneten „Spornpolster“ und die beiden „Kehlpolster“. Wird der Kopf aus der symmetrischen Stellung zum Rumpf (der Primärstellung) heraus *linksherum* um seine Längsachse gedreht, dann werden das *linke* Spornpolster und das *rechte* Kehlpolster zunehmend *stärker* gereizt (die Kontaktstücke drücken sich bei dieser Kopfbewegung in die Polster hinein und biegen eine wachsende Anzahl von Haaren ab), das *rechte* Spornpolster und das *linke* Kehlpolster zunehmend *weniger* (hier werden die Kontaktstücke abgehoben; die Anzahl der abgebogenen Haare verringert sich). In der Primärstellung herrscht Gleichgewicht der infolge *Dauerreizung* aller vier Polster von den gegeneinandergeschalteten Organen herfließenden Erregungen. (Eine „untere Reizschwelle“ besteht folglich nicht.)

Im Versuch wird asymmetrische Reizung der Halshautorgane erkannt a) durch eine Änderung im Anstellwinkel der Flügel, deren Effekt beim frei fliegenden Tier aktive Drehung des Rumpfes in die symmetrische Stellung zum Kopf ist; b) durch eine Änderung im Spannungszustand bestimmter Halsmuskeln, die durch aktive Kopfbewegung im Gegensinn der Flügelverwindung das gleiche bewirkt, nämlich symmetrische Kopfstellung und damit Erregungsgleichgewicht im System der Halshautorgane.

Zu 2. Die Lichtrückenreaktion wird vom Komplexauge her (über den Anteil der Ozellen s. Text) gesteuert. Die Libelle nimmt eine solche Lage ein, daß ihre Körperhochachse zum jeweiligen „Schwerpunkt der Helligkeitsverteilung“ weist. Damit wird dem Tier im Freien (da dort der Helligkeitsschwerpunkt mehr oder weniger genau im Zenit liegt) eine annähernd „richtige“ Orientierung im Schwerfeld ermöglicht.

Mit der Blendungsmethode wird versucht, den reflexphysiologischen Mechanismus der Reaktion (für die Längsachsenorientierung) aufzuklären.

Das Ergebnis der einseitigen Blendung — einäugig vollständig lackierte Libellen zeigen das gleiche Lichtrückenverhalten wie intakte Tiere — schließt aus, daß die Augen nach dem Prinzip der „einsinnigen Lenker“ gegeneinandergeschaltet sind (Tropotaxis nach KÜHNs Definition). Ebenso muß Telotaxis (nach KÜHNs Definition) ausgeschlossen werden, da eine Indifferenzstelle der hier zu fordernden Art nicht besteht. Versuche mit partieller Blendung stützen die Annahme eines Erregungsgleichgewichts mehrsinniger Lenker in *einem* Auge. Die Befunde zeigen übereinstimmend, daß die Lichtorientierung der Libelle durch ein kompliziertes, die „Lokalzeichen“ der einzelnen Ommen aus-

wertendes zentralnervöses Getriebe gesteuert wird (über das nähere Aussagen zu machen gegenwärtig weder Methode noch Fragestellung hinreichen).

In der Schlußdiskussion wird aus dem Gleichgewichtsverhalten des Tieres die Vorstellung einer zentralnervösen Integration von Spontanimpulsen einerseits und Rezeptorenerregungen andererseits abgeleitet und begründet.

Literatur.

- AUTRUM, H.: Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. 1948, 12. — Z. vergl. Physiol. 1949. — BALDUS, K.: Z. Zool. 121, 557 (1924). — BERLESE, A.: Gli Insetti, Bd. I, S. 97, 173, 429, 701. Milano 1909. — BUDDENBROCK, W. v.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Heidelberg, Math.-naturwiss. Kl. 1915. — Grundriß der vergleichenden Physiologie, 2. Aufl. Berlin 1937. — CLARK, L. B.: J. of exper. Zool. 58, 31 (1930). — DOFLEIN, F.: Festschrift HERTWIG, Bd. 3, S. 217. 1910. — FISCHER, M. H.: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie von BETHE-BERGMANN, Bd. XI, S. 797 und Bd. XV, S. 97. 1926. — GAFFRON, M.: Z. vergl. Physiol. 20, 316 (1934). — GAVEL, L. v.: Z. vergl. Physiol. 27, 80 (1939). — GRAHE, K.: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. XI, S. 909. 1926. — GROSS, F.: In P. SCHULZE, Biologie der Tiere Deutschlands, Teil 33, S. 30. 1930. — HERTZ, M.: Z. vergl. Physiol. 20, 430 (1934). — HESSE, R.: Z. Zool. 70, 347 (1901). — HOLST, E. v.: Publ. Staz. Zool. Napoli 15, 15 (1935). — Z. vergl. Physiol. 1949. — JÖSTING: Zool. Jb. Abt. Anat. 67 (1940). — KÜHN, A.: Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena 1919. — Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. XII, 1/II/1, S. 29. 1926. — LÜDTKE, H.: Z. vergl. Physiol. 22 (1936); 26, 121 (1939). — MAGNUS, R.: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. XV, S. 29. 1926. — MARQUARDT: Zool. Jb., Abt. Anat. 66, 63 (1939). — MAST, S.O.: J. of exper. Zool. 38, 109 (1923). — MAY, E.: In F. DAHL, Tierwelt Deutschlands, Teil 27, S. 19. 1933. — MITTELSTAEDT, H.: Naturwiss. 34, 281 (1947). — Naturwiss. 36, 90 (1949). — RÄDL, E.: Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere. Leipzig 1909. — SNODGRASS, R. E.: Smithsonian misc. Coll. 81 (1930); 82 (1931). — TILLYARD, R.: The Biology of Dragonflies. Cambridge 1917. — TONNER, F.: Z. vergl. Physiol. 25, 427 (1938). — TRENDELENBURG, W.: Arch. Anat. u. Physiol. 1906, 1; 1907, 499. — UEXKÜLL, J. v.: Zbl. Physiol. 21 (1907). — Z. Biol. 50. — WEBER, H.: Lehrbuch der Entomologie. Jena 1933. — ZAWARZIN, A.: Z. Zool. 100, 245 (1912).

Dr. HORST MITTELSTAEDT, Wilhelmshaven, Banter Seedeich.