

*Nachdruck verboten.*  
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Über die Beziehungen zwischen der Ausdehnung des binokularen Sehraumes und dem Nahrungserwerb bei einigen Insecten.

Von

**Reinhard Demoll.**

(Aus dem Zoolog. Institut der Universität zu Gießen.)

Mit 1 Abbildung im Text.

Beobachtet man ein Taubenschwänzchen (*Macroglossa stellatarum*) bei seinem schnellen Fluge, wie es von einer Blüte zur andern eilt, dann, ohne diese erreicht zu haben, in ganz bestimmtem Abstand die Blüte umkreist und währenddes den Rüssel ausstreckt und seine Spitze in die Blütenkrone einführt, so muß man staunen, mit welcher Sicherheit das Tierchen stets den richtigen Abstand von der Blüte wählt und mit der Rüsselspitze die Kelchröhre zu finden weiß. Es setzt dies, so scheint es, gewiß eine stark ausgeprägte Entfernungse-reception voraus für Objekte, die sich in den hier in Betracht kommenden Abständen vom Auge befinden.

Ich untersuchte nun eine Reihe von Schmetterlingen, um fest-zustellen, ob sich eine Beziehung finden ließe zwischen der Länge des Rüssels und der Annäherung des Scheitels des binokularen Receptionsraumes an den Kopf des Tieres.

Um hierbei die Ausdehnung des binokularen Receptionsraumes zu bestimmen, bediente ich mich des Augenspiegels. Das Prinzip

des Augenspiegels zu erläutern, darf ich hier wohl unterlassen; es mag genügen darauf hinzuweisen, daß in all den Fällen, in denen eine leuchtende Pseudopupille beobachtet wird, das Auge des Beobachters jeweils von denjenigen Facetten gesehen wird, die in gegebener Stellung leuchtend erscheinen. Dies ermöglicht eine sichere Feststellung der Querausdehnung des binokularen Sehraumes. Hierbei ist darauf zu achten, daß die Querausdehnung nicht in der Horizontalebene bestimmt werden muß, sondern in einer Ebene, die mit dieser nach vorn einen Winkel von etwa 30—40° bildet, entsprechend der Tatsache, daß der Rüssel stets so ausgestreckt wird, daß nur die in der genannten Ebene stehenden Facetten auf ihn gerichtet sind. Eine kleine Ungenauigkeit kam bei der Messung dadurch zustande, daß ich den Scheitel des Winkels an der vordern Kopffläche des Tieres angenommen habe, während er in Wirklichkeit in einiger Entfernung derselben liegt. Doch kann dies bei dem geringen Abstand der Pupillen keine Rolle spielen, zumal da die hieraus resultierenden Differenzen noch vollständig innerhalb der durch andere Faktoren gegebenen Fehlergrenze bleiben.

Ich bestimmte nun weiter die Entfernung der beiden Pupillen voneinander und konnte hieraus den Abstand des Scheitels des binokularen Receptionsraumes von den Augen berechnen. Eine Messung der Entfernung der Rüsselspitze von den Augen ließ dann erkennen, in welchem Umfange die distale Partie des Rüssels in ausgestrecktem Zustande von dem Tiere gesehen werden konnte. Ich lasse hier die Tabelle folgen. Daß sämtliche Zahlen nur Annäherungswerte geben, ergibt sich aus der hier angewandten Methode ohne weiteres.

Ans der Tabelle geht hervor, daß stets die Spitze des ausgestreckten Rüssels in einer Länge, die im Durchschnitt etwa  $\frac{1}{4}$  der Gesamtlänge beträgt, gesehen wird. Daß nicht allgemein der Scheitel des binokularen Receptionsraumes dem Kopfe so nahe liegt, daß der Rüssel stets zum Teil gesehen werden muß, sondern daß tatsächlich eine Korrelation besteht in dem Sinne, daß die Rüssellänge jeweils eine bestimmte Konvergenz der nach vorn sehenden Facetten gefordert hat, das erhellt, wenn wir Schmetterlinge mit sehr kurzem Rüssel mit solchen vergleichen, die eine bedeutende Rüssellänge aufweisen. Stellt man in diesem Sinne *Vanessa io* mit 14,2 mm Rüssellänge der verwandten Art *Van. levana* gegenüber mit nur 6 mm Rüssellänge, so kann es nicht als etwas Zufälliges angesehen werden, daß dort der Scheitel des binokularen Receptionsraumes

		Winkel, der den binok. Rec.-Raum einschließt	Abstand der leuchtenden Pseudopupillen mm	Abstand des binok. Rec-Raumes von den Augen mm	Abstand der Rüsselspitze von den Augen mm	Gesehen wird der 1 <sup>te</sup> Teil <sup>n</sup> des Rüssels
1.	<i>Vanessa lerana</i>	16°	1,6	0,8 0,14 = 5,5	6	$\frac{1}{12}$
2.	<i>V. polychloros</i>	11°	1,9	0,95 0,096 = 10	13	$\frac{3}{13}$
3.	<i>V. urticae</i>	10°	2,0	1,0 0,087 = 11,5	13,5	$\frac{4}{27}$
4.	<i>V. io</i>	10° 30'	2,0	1,0 0,09 = 11	14,2	$\frac{3}{14}$
5.	<i>Pieris brassicae</i>	6° 30'	1,2	0,6 0,057 = 10,5	14	$\frac{7}{28}$
6.	<i>Pieris crataegi</i>	10°	1,3	0,65 0,09 = 7,2	15	$\frac{1}{2}$
7.	<i>Pieris napi</i>	12°	1,2	0,6 0,1 = 6	9,8	$\frac{2}{5}$
8.	<i>Pararge megera</i>	10°	1,5	0,75 0,087 = 8,6	11,5	$\frac{3}{23}$
9.	<i>Melitaea athalia</i>	12°	1,5	0,75 0,10 = 7,5	9	$\frac{3}{18}$
10.	<i>Colias hyale</i>	10°	1,2	0,5 0,087 = 7	12,5	$\frac{11}{25}$
11.	<i>Thecla rubi</i>	12°	0,8	0,4 0,1 = 4	4,8	$\frac{1}{5}$
12.	<i>Gonopteryx rhamni</i>	6°	1,4	0,7 0,05 = 14	16,5	$\frac{1}{7}$
13.	<i>Lycæna icarus</i>	8°	0,9	0,45 0,07 = 6,4	9	$\frac{5}{18}$
14.	<i>Erebia medusa</i>	9°	1,1	0,55 0,078 = 7,0	8,5	$\frac{3}{17}$
15.	<i>Coenonympha pamphilus</i>	10°	0,9	0,45 0,087 = 5,2	6,2	$\frac{1}{6}$
16.	<i>Bupalus pinnarius</i> <sup>1)</sup>	31°	1,0	0,5 0,27 = 1,8	2,8	$\frac{1}{3}$
17.	<i>Taenioctampa gothica</i>	16°	1,8	0,9 0,14 = 6,4	7,2	$\frac{1}{8}$
18.	<i>Agrotis prasina</i>	10°	1,3	0,65 0,087 = 7,5	10,7	$\frac{3}{10}$
19.	<i>Sphinx tiliac</i>	10°	2,5	1,25 0,087 = 15	24	$\frac{3}{8}$

einen Abstand vom Kopfe von 11 mm, hier jedoch nur von 5,5 mm hat. Es hängt dies nicht etwa lediglich von dem größeren Pupillenabstand ab, sondern auch der Winkel des binokularen Sehraums ist

1) Bei Superpositionsäugen wurden der Messung Augen mit Hellstellung zugrunde gelegt.

bei beiden Arten verschieden. Hierdurch wird der Einwand entkräftet, daß die Annäherung des Scheitels bei kleineren Tierformen eine notwendige, aber im übrigen gleichgültige Begleiterscheinung des bei geringerer Kopfgröße vorhandenen geringern Pupillenabstandes ist.

Vergleichen wir ferner zwei Tiere mit Superpositionsaugen: *Bupalus pinnarius* und *Sphinx tiliae*. Diese Form hat eine etwa 8mal größere Rüssellänge als jene; entsprechend finden wir auch für den Abstand des Scheitels des binokularen Receptionsraumes einen etwa 8mal höhern Wert. Auch hier ist nicht nur der Pupillenabstand, sondern auch der Scheitelwinkel ( $10^{\circ}$  und  $31^{\circ}$ ) das bestimmende Moment.

Schließlich seien noch die Resultate erwähnt, die ich bei *Aeschnu*-Larven erhielt. Zwar konnte ich hier keine leuchtende Pseudopupille beobachten, sondern nur eine schwarze Pigmentpupille in hellgrauer Umgebung. Die Messungen ergaben hier eine Querausdehnung des binokularen Sehraums von  $72^{\circ}$ . Der Pupillenabstand beträgt 5,5 mm. Hieraus ergibt sich eine Entfernung des Scheitels des binokularen Receptionsraumes von den Augen = 3,8 mm. Die Tiere bemächtigen sich bekanntlich ihrer Beute dadurch, daß sie die in Ruhe zusammengeklappte Unterlippe plötzlich vorschleudern und nun mit den dem Mentum aufsitzenden zangenartigen Laden ergreifen. In diesem ausgestreckten Zustand liegt die Basis des Mentums 3,5 mm vor den Augen. Es wird hier somit nahezu das ganze Mentum von dem Tier scharf gesehen. Dazu kommt, daß infolge der Schrägstellung der Facette (Textfig. A) im vordern Augenbezirk die Sehachsen der einzelnen Facetten eine wesentlich geringere Divergenz besitzen als in den übrigen Bezirken. Die Pigmentpupille nimmt dementsprechend nach vornhin schätzungsweise um das 10fache des Flächeninhalts zu. Man kann also hier von einer Stelle deutlichsten Sehens sprechen, die direkt im Dienste der Nahrungsaufnahme steht, indem sie das Sehen der Beute im Moment des Ergreifens durch binokulares Recipieren günstig beeinflusst.

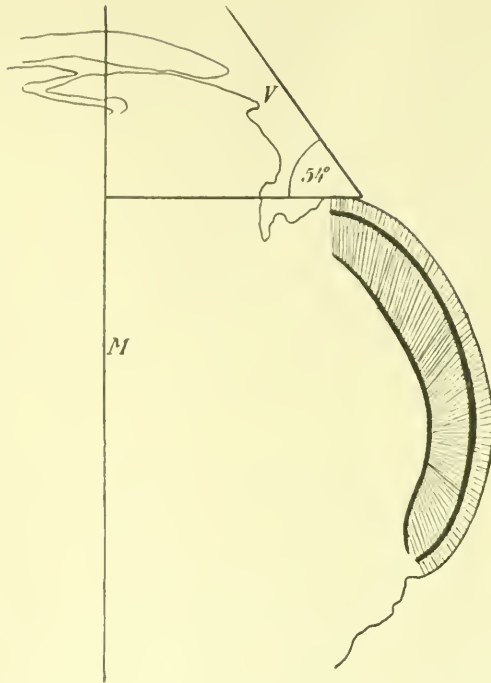
Es erhebt sich nun die Frage: Liegt der Vorteil, den die Tiere aus der besprochenen Ausdehnung des Receptionsraumes ziehen, lediglich darin, daß in einer bestimmten Entfernung scharf gesehen wird, oder verbindet sich mit diesem Recipieren auch ein Moment, das sich auf die jeweilige Entfernung des Objekts bezieht? Man könnte ja annehmen, daß hier eine Entfernungseption vollständig überflüssig ist, indem bei den Schmetterlingen das Ausstrecken des

Fig. A.

Horizontalschnitt durch den Kopf  
einer *Aeschna*-Larve.

*M* Mediansagittalebene.

*V* Visierlinie der vordersten Facetten; sie zeigt die starke Abweichung von der optischen Achse.



Rüssels jeweils dann eintritt, wenn das Objekt, dem das Tier zustrebt, also hier die Blume, von ganz bestimmten korrespondierenden Facettengruppen gesehen wird und somit von einer Entfernungsempfindung durchaus unabhängig wäre.

Diese Auffassung gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn wir andere, hinsichtlich der Ausbildung des Zentralnervensystems gewiß viel höher stehende Tiere in den Kreis der Betrachtung ziehen. TSCHERMAK hat für Huhn und Taube gezeigt, daß die Pickhöhe stets größer ist, als der Abstand des Scheitels des binokularen Gesichtsraumes von den Augen, so daß also die Körner vor dem Einsetzen der Pickbewegung noch gesehen werden können. Nun zeigt aber ein blindgeborenes Hühnchen — es befindet sich ein solches augenloses Tierchen in dem hiesigen Institut — die normale Pickhöhe und vermag auch infolge des völlig normalen Verlaufs aller Reaktionen Körner aufzunehmen, falls sie in genügender Anzahl den Boden bedecken. Bisweilen führt es auch Pickbewegungen in einer mehr der horizontalen genäherten Richtung aus, wobei es dann den Boden nicht erreicht.



Es ist daher wohl die Auffassung möglich, daß auch hier im Falle der Nahrungsaufnahme nicht notwendig durch den binokularen Sehakt ein auf die Entfernung des Objekts sich beziehende Attribut der Gesamterregung sich zugesellen muß. Denn die Beobachtung an diesem augenlosen Hühnchen macht zunächst die Annahme wahrscheinlich, daß ebenso, wie hier der Reflex des Pickens z. B. durch das imitierte Geräusch des Aufpickens ausgelöst werden kann, durch ähnliche Faktoren beim Normaltier der Reflex zur Auslösung gelangt, daß aber außerdem als bestimmend für die Richtung und das Einsetzen der Pickbewegung noch optische Impulse in Betracht kommen, diese jedoch nicht insofern, als sie sich eventuell mit einer Entfernungseption verbinden, sondern nur insofern, als der Reiz jeweils zwei ganz bestimmte Retinabezirke treffen muß, um den Pickreflex auszulösen.

Andrerseits ist allerdings auch sehr zu berücksichtigen, daß die Gegenstandsgröße und -form recht verschieden sein kann und daß sich somit die Reflexe doch wohl etwas komplizierter gestalten werden. Man denke nur an die verschiedene Größe und den sehr mannigfaltigen Bau der Blüten, die von einem Schmetterling besucht werden. Oder betrachten wir andere Tiere, bei denen ähnliche Verhältnisse vorliegen. Bei *Squilla mantis* existieren die günstigsten Bedingungen für das Sehen und das Entfernungsezipieren dann, wenn sich das Objekt in einem Abstand von dem Auge befindet, der gleich ist dem Abstand, in dem ein Zuschlagen mit den Scheren ausgelöst wird. Nun handelt es sich aber bei diesen Tieren oft um recht verschiedene Beuteobjekte und Angreifer, gegen die sie sich mit ihren Scheren zu verteidigen haben, so daß man wohl annehmen muß, daß hier eine so einfache Art der Reflexauslösung nicht der verschiedenen Situation gerecht werden könnte, sondern daß hier wohl den optischen Impulsen ein Entfernungssignalelement zukommen muß, wenn die Reaktionen nutzbringend verlaufen sollen. Auch wäre ohne die Annahme einer Entfernungseption nicht einzusehen, weshalb Insecten, auch wenn sie ihrer Fühler beraubt sind, nahen Gegenständen ausweichen, oder aber weshalb sie in ihren Bewegungen entfernte Gegenstände unberücksichtigt lassen, auch dann, wenn deren Bildgröße nicht geringer ist als die jener.

Müssen wir aber hier schon das Vorhandensein einer Entfernungseption annehmen, so wird es auch sehr wahrscheinlich, daß die Reflexe, die den Nahrungsgewinn vermitteln, wesentlich von diesem Faktor beeinflußt und durch ihm eventuell modifiziert werden können,

und dies um so mehr, als gerade im binokularen Schakt die Möglichkeit einer besonders für die Nähe relativ präzisen Entfernungseception gegeben ist.

Sehen wir uns nun um nach den Faktoren, auf Grund deren überhaupt eine Entfernungseception im Facettenauge möglich erscheint.

Beim monokularen Sehen könnte man zunächst geneigt sein die Größe des Zerstreuungskreises hierfür in Anspruch zu nehmen. Denn je weiter ein Objekt sich vom Auge entfernt, um so größer wird die Zahl der Facetten, in deren Zerstreuungskreis es eintritt, während die Zahl derer, in deren Visierlinie es liegt, ständig abnimmt. Nun wird aber die Größe des Zerstreuungskreises noch durch einen zweiten Faktor bedingt, durch die Pigmentstellung. Es ist nicht denkbar, daß im Superpositionsauge bei Hell- und Dunkelstellung ein gegebenes Objekt denselben Zerstreuungskreis zeigt. Dasselbe gilt bei der anderorts erwähnten Pigmentwanderung mancher Tag-schmetterlinge. Sollte also hier eine Entfernungseception durch die Größe des Zerstreuungskreises ermöglicht werden, so müßte dieser in einer sehr komplizierten Beziehung stehen mit dem Pigment oder aber mit der Insensität des Reizes. Dadurch aber, daß das Bestehen einer Entfernungseception auf dieser Basis ein sehr verwickeltes Ineinandergreifen verschiedener physiologischer Prozesse voraussetzt, wird es in gleichem Maße unwahrscheinlich.

Dann aber bleibt für das monokulare Sehen nur noch ein Moment, das eine relative Entfernungseception ermöglicht: es ist das die Verschiebung der Objekte gegeneinander. Da die Signalisation von Entfernungen für ein Tier in erster Linie dann Bedeutung gewinnt, wenn es sich selbst bewegt, so wird also auch hier zunächst die Verschiebung der Objekte durch Fortbewegen des Subjekts in Betracht kommen. Dann aber gewähren diese Verschiebungen nicht nur einen Anhaltspunkt, ob ein Gegenstand näher oder entfernter als ein anderer gelegen ist, sondern es kann auch, wenn es sich um unbewegliche Objekte handelt, die Geschwindigkeit, mit der das Bild über die Receptoren im eigentlichen Sinne huzieht, eine Reception der absoluten Entfernung ermöglichen, falls die Eigengeschwindigkeit des Tieres sich annähernd konstant verhält. Es mag daher der Entfernungseception auf dieser Basis eine nicht zu unterschätzende Bedeutung im Leben der Tiere zuzuschreiben sein. Besonders wird sie in Betracht kommen bei der Reception von unbeweglichen Gegenständen.

Da weiterhin weder in der Luftperspektive ein Moment gesehen werden kann, das eine Entfernungsreception nicht allzuferner Gegenstände ermöglicht, noch Akkommodations- oder Konvergenzbewegungen hierfür in Anspruch genommen werden können, so beschränkt sich das monokulare Tiefenrecipieren allein auf die Prozesse, wie sie die durch die gegenseitigen Lageveränderungen der Objekte unter sich und dem Subjekt gegenüber hervorgerufen werden können.

Dabei ist zu berücksichtigen, daß diese seitliche Verschiebung und mithin die durch sie begründete Tiefenreception am geringsten ist für die Objekte, auf die sich das Tier in gerader Linie zubewegt. Da aber gerade hier sowohl im Dienste der Fortbewegung als auch besonders in dem des Nahrungsgewinnes im Speziellen eine erhöhte Entfernungsreception erwünscht erscheinen muß, so wird es wohl nicht zu weit gegangen sein, wenn man annimmt, daß hier einmal durch das stereoskopische Sehen und dann für Objekte, die nicht in der Medianebene liegen, durch die Disparation ein Effekt entsteht, der sich auf die Entfernungen der Objekte bezieht.<sup>1)</sup> Es liegen mithin auch bei den Facettenaugen in den binokularen Sehen wichtige Momente für das Tiefenrecipieren.

1) Die Voraussetzung hierfür ist ein Inbeziehungtreten der Erregungen, die von beiden Augen ausgehen. Daß solche Beziehungen existieren, dafür scheint die Ausbildung der Opticusganglien zu sprechen. Denn während wir bei nur monokularem Recipieren nur ein Ganglion opticum finden (Daphniden), finden wir andererseits die größte Zahl (4) bei solchen Formen, die binokular recipieren und außerdem die Augen unabhängig voneinander zu bewegen imstande sind (Decapoden). Scheinbar macht *Branchipus* hier eine Ausnahme. Doch bleiben hier die Augenstiele stets in Ruhe und werden nur nach hinten geklappt bei schnellen Wendungen oder wenn die Tiere zwischen Algen etc. sich hindurchdrängen. Sie haben also ein konstantes binokulares Receptionsfeld. Die Anzahl der Ganglien beträgt 2. Beruht aber die Zunahme der Ganglien, wie es den Anschein hat, bis zu gewissem Grade auf Zunahme der Komplikation des binokularen Receptionsraumes, so muß eine konstante Beziehung zwischen den Erregungen beider Augen angenommen werden.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [28](#)

Autor(en)/Author(s): Demoll Reinhard

Artikel/Article: [Über die Beziehungen zwischen der Ausdehnung des binokularen Sehraumes und dem Nahrungserwerb bei einigen Insecten. 523-530](#)