

Limnologische Station Niederrhein
der MAX-PLANCK-Gesellschaft¹
Krefeld-Hülserberg

PAUL MÜNCHBERG²

Zum morphologischen Bau und zur funktionellen Bedeutung der Ocellen der Libellen

(Odonata)

Mit 13 Textfiguren

Die gleichzeitige Ausbildung der einfach gebauten Stirn­augen neben den hoch differenzierten Komplex­augen, also von zwei verschiedenen Lichtsinnes­organen bei „fast ausschließlich fliegenden oder wenigstens sich rasch fortbewegenden Insekten“ (BOZLER 1925, 178) stellt zweifellos ein höchst markantes Problem dar, mit welchem sich die Naturforscher vor allem in der letzten Jahrhunderthälfte intensiv beschäftigt haben. Wenn dabei die Ocellen hinsichtlich ihrer Funktion eine zum Teil unterschiedliche Deutung erfahren haben, so ist hierfür der Hauptgrund darin zu suchen, daß bei den vorgenommenen Versuchen nicht immer einwandfrei vorgegangen worden ist. Übrigens ist schon von HOMANN (1924, 541) auf die großen Schwierigkeiten, die Bedeutung der Punktaugen der Insekten experimentell klären zu wollen, aufmerksam gemacht worden. Einmal hat man sich bei der Elimination der Ocellen unzureichender Mittel bedient (wie etwa durch Lackierung der Stirn­augen mit Siegellack oder Paraffinüberzügen), mit denen nun einmal bei den gleichzeitig von den Versuchstieren mit den Vorderbeinen verstärkt vorgenommenen Putzbewegungen und der physikalischen Beschaffenheit des Verschlus­mittels das Licht sich nicht vollkommen ausschalten ließ. Bei der Wahl der Versuchs­objekte fanden dann neben deren individuellen Verschiedenheiten die art­spezifischen Differenzen kaum eine Berücksichtigung oder die notwendige Abgrenzung. Erstere lassen sich nur durch das Arbeiten mit zahlreichen Kontrollen, letztere hingegen durch das Hantieren mit Vertretern der verschiedensten Insektenordnungen weitgehend ausschalten. Schließlich darf auch auf Grund des nervösen Zusammenhanges zwischen den Facetten- und Stirn­augen bei Ausschaltung der letzteren — mindestens bei verhaltenskundlichen Experimenten — mit einer Kompensation etwaiger Ausfallserscheinungen von seiten der ersteren gerechnet werden. BEYRAMOGLU-ERGENE (1964, 477) muß be­gepflichtet werden, wenn sie darauf hinweist, daß die Frage der Ocellenfunktion Detailuntersuchungen bei den einzelnen systematischen Gruppen notwendig macht.

¹ Die Untersuchungen wurden durch finanzielle Unterstützungen von seiten der Deutschen Forschungsgemeinschaft großzügig gefördert.

² Anschrift des Verfassers: 477 Soest/Westfalen, Windmühlenweg 93.

Seit HOMANN (l.c., 542), welcher als erster bei *Eristalis* und den geflügelten Formen von *Formica rufa* eine optische Analyse der Stirnagen vornahm und von diesen Sinneswerkzeugen die entsprechenden Konstanten ermittelte, wissen wir, daß diese „Hilfseinrichtungen der Komplexaugen“ für ein visuelles Perzipieren von Lichtreizen unbrauchbar sind, da der Abstand zwischen den die ‚Retina‘ bildenden photorezeptorischen Elementen und der Cornealinse zu gering ist. Seine Feststellung läßt sich wohl noch aus einem anderen Grunde meines Erachtens ohne die Gefahr einer voreiligen Generalisierung auf die Ocellen der anderen Insektenordnungen ausdehnen. Das Vorhandensein von zwei verschiedenen „dioptrisch arbeitenden Augentypen“ für ein räumliches Sehen, welche sich zudem auf Grund ihres Baues nicht unerheblich hinsichtlich Lichtstärke und Auflösungsvermögen unterscheiden, würde, soll ein reibungsloses Arbeiten dieser Einrichtungen gewährleistet sein, besondere Kooperations-einrichtungen notwendig machen. Diese wären um so notwendiger, weil mit der durch den Flug ermöglichten schnellen Fortbewegungsweise ein sehr rascher Wechsel der dann gemeinsam zu perzipierenden optischen Eindrücke verbunden wäre. Da entsprechende Regulationsmechanismen fehlen, wäre eine funktionelle Harmonie zwischen beiden Augentypen schlecht denkbar. Übrigens konnten HOMANNs Feststellungen von CORNWELL (1955) bei *Calliphora* und *Locusta* bestätigt werden.

Trotz der variablen Interpretation der Ocellenfunktion, zu der die höchst unterschiedliche Ausbildung der Stirnagen bei den verschiedensten Hexapoden berechtigten Anlaß gibt, sind sich alle Autoren darin einig, daß die Bedeutung dieser Sinnesorgane etwas mit der Lichtperzeption zu tun haben muß. Während nach DEMOLL & SCHEURING (1912) die Ocellen als Hilfseinrichtungen der Komplexaugen bei der Entfernungslokalisation und Fixierung von Lichteindrücken eine Rolle spielen sollen, werden sie im großen und ganzen von BOZLER (1925), GÖTZE (1927), MÜLLER (1931), WOLSKY (1930—1933), PARRY (1947), SCHREMMER (1949), MITTELSTAEDT (1950), RICHARD (1950), GOUSTARD (1958), MÉDIONI (1959; 1961) und CASSIER (1960; 1962) als photokinetische Stimulationsorgane gedeutet. Ihrer Auffassung schließt sich auf Grund von verhaltensphysiologischen Experimenten bei der Wanderheuschrecke *Schistocerca gregaria* BEYRAMOGLU-ERGENE (1964, 478) an, während dies bei den Acrididae von VOLKONSKY (1939) in Abrede gestellt wurde. Nach von HESS (1920), HOMANN, BOZLER, MITTELSTAEDT, CORNWELL (1955) und GOUSTARD wirken außerdem die Punktaugen bei der phototaktischen Orientierung mit. Auf Grund nämlich ihrer großen Lichtstärke, welche sich mit einem geringen Auflösungsvermögen paart, hält HOMANN (p. 557) die Stirnagen besonders für die Perzeption von Helligkeitsunterschieden und damit für ein Richtungssehen geeignet. Übrigens ist die Registrierung von Helligkeitsdifferenzen durch die Ocellen vor HOMANN auch von LOWNE (1878) und LUBBOCK (1889) und nach ihnen neben WOLSKY, PARRY, HOYLE (1955) und in den letzten Jahren besonders von RUCK (u. a. 1961 a—d), AUTRUM & METSCHL (1961; 1963) und METSCHL (1963) herausgestellt worden.

Darf den älteren Autoren, welche im Laboratorium das photokinetische Reaktionsvermögen — die Stirnagen wurden dabei teils intakt gelassen, teils durch Lackierung ausgeschaltet — entweder in diffusum oder auch direktem Sonnenlicht studierten, vorgehalten werden, daß sie sich hierbei keines exakt messenden Verfahrens bedienten, so verliert dieser Vorwurf gegenüber der elektrophysiologischen Methode, mit der man in der Gegenwart die funktionelle Bedeutung der Ocellen zu klären versucht, seine Berechtigung. Wenn nun von diesen Forschern im großen und ganzen mit elektrophysiologischen Mitteln bestätigt werden konnte, daß die Stirnagen u. a. zur „empfindlichen Registrierung von Helligkeitsänderungen besonders geeignet“ (AUTRUM & METSCHL 1963, 272) erscheinen, ja von BEYRAMOGLU-ERGENE (1964, 478) bei *Schistocerca* als ‚photokinetische Stimulationsorgane‘ bezeichnet werden, so ist damit trotz der unterschiedlichen Untersuchungstechnik hinsichtlich der Deutung der Ocellenfunktion die Synthese zwischen der der älteren Autoren (z. B. BOZLER, GÖTZE, MÜLLER, WOLSKY) und der modernen Interpretation hergestellt. Ehe wir uns dem morphologischen Bau der Stirnagen bei den Libellen zuwenden, soll uns noch etwas näher das elektrophysiologische Verfahren beschäftigen. Bei dieser Methode lassen sich von dem frei gelegten Ocellusnerv (AUTRUM & METSCHL 1963, 256; METSCHL 1963, 231) oder auch durch seitliches oder frontales Einstechen von Stahlnadeln oder Kapillarelektroden in das Stirnauge selbst (vgl. RUCK 1944, 528) mittels empfindlicher elektrischer Geräte elektrische Impulse registrieren, welche bei einer Einwirkung von Helligkeitsunterschieden in den Sensillen der Retina als reiztransformierender Apparat entstehen und kurz als Elektroretinogramm (ERG) bezeichnet werden. Es steht wohl außer allem Zweifel fest, daß auf diese Weise die Leistungsfähigkeit der Punktaugen exakt und objektiv, d. h. frei von egozentrischen Imponderabilien, von denen selbst der ganz korrekt arbeitende Verhaltensforscher sich niemals ganz freimachen kann, beurteilen läßt. Die elektrophysiologischen Messungen von AUTRUM & METSCHL der Erregungsimpulse an dem Ocellusnerven der Schmeißfliege haben nun das Ergebnis gezeitigt, daß die hierbei abgeleiteten Aktionspotentiale bei Einschaltung der Verdunklung eine Frequenzzunahme erkennen lassen, welche während der Dauer der Dunkelphase zu einer stationären Schwingungsperiode abklingt und die anschließende erneute Exposition (Belichtung) mit einer nochmaligen Abnahme der Impulsfrequenz beantwortet. Damit ist nach diesen Autoren der experimentelle Nachweis erbracht, daß zumindest von den Stirnagen Fluktuationen der Lichtintensität registriert und perzipiert werden. Von AUTRUM & METSCHL (l.c., 258), welche eine Zusammenstellung aller bisher von den Insektenocellen abgeleiteten ERGs — darunter u. a. auch die von RUCK (1961a—c) von den Odonaten *Sympetrum rubicundulum*, *Libellula varians*, *Anax junius*, einer *Tetragoneura* und *Aeschna* sp. — gegeben haben, sind die gewonnenen Resultate diskutiert und zu den eigenen Ergebnissen in Beziehung gesetzt worden. Erwähnenswert erscheint mir der Hinweis, daß RUCK seine Untersuchungen sowohl auf die Median- als auch die Lateralocellen bei den Libellen ausgedehnt hat. Bei den seitlichen Stirn-

augen war wegen der längeren Nerven die Abnahme der Erregungsimpulse leichter als bei dem Frontalocellus. In dem nächsten Kapitel, welches sich mit dem morphologischen Bau der Libellenocellen beschäftigt, wird auf RUCK & EDWARDS, welche einen der Lateralocellen von *Sympetrum rubicundulum* licht- und elektronenmikroskopisch untersucht haben, zurückgekommen werden. AUTRUM & METSCHL stellen bei ihrer Überprüfung der bisher gefundenen Untersuchungsbefunde fest, daß sich bei allen von den Stirn- und Seitenaugen der Insekten verschiedener Ordnungen abgeleiteten ERGs bei Einschaltung der Verdunklung eine Erregungsspitze der Impulsfrequenz konstatieren läßt, welche bei permanenter Belichtung einer tieferen Impulsfrequenz Platz macht. Ihre Untersuchungen gipfeln in der Feststellung, daß „die Ocellen phasisch-tonische Rezeptoren“ darstellen, welche „alle drei Parameter elektrophysiologischer Schwingungen, wie Beleuchtungsstärke, die Wellenlänge und die Dauer der Schwingungen perzipieren und das Zentralnervensystem darüber informieren können“ (l.c., 271—272). Es ist nicht uninteressant, daß LINDAUER & SCHRICKER (1963, 724), welche die Ocellenfunktion bei der Honigbiene verhaltenskundlich untersucht haben, bestätigen konnten, daß die Stirn- und Seitenaugen von *Apis mellifica* bei der Orientierung während der Dämmerung eine Rolle spielen, so daß diese „Rezeptoren der Dunkelheit“ als Informatoren zu betrachten sind, welche über „die absolute Helligkeit, eventuell auch die dynamische Helligkeitsänderung“ unterrichten. Auf die Ergebnisse von LINDAUER & SCHRICKER wird gleichfalls im nächsten Kapitel, wenn wir uns mit dem bei einigen Großlibellen ausgebildeten Dämmerungsflug beschäftigen, zurückzukommen sein.

Der Ort, die Anordnung und die Größe der Ocellen bei verschiedenen Odonaten-Arten

In der Anordnung der Ocellen auf der Vertexregion zeigt sich insofern bei den Anisopteren und den Zygopteren eine gewisse Übereinstimmung, als erstere ein gleichschenkelig stumpfwinkliges Dreieck — so bei den Großlibellen — bis annähernd gleichseitiges Dreieck bilden. An dessen nach vorn gerichteter Spitze befindet sich das größere und frontal gerichtete Scheitelauge, während seine hinteren Eckpunkte von den kleineren und sich seitwärts öffnenden Punktaugen eingenommen werden. Von den Gomphidae abgesehen, hat bei den Großlibellen durch die mächtige Entwicklung der Facettenaugen die dunkel gefärbte Scheitelregion eine auffällige Einengung erfahren. Auf ihr und zwar vor dem median sich breit oder bei den Cordulegasteridae (Fig. 1) nur in einem Punkte berührenden Komplexaugen befindet sich das mehr oder weniger eingesenkt erscheinende Ocellusdreieck. Von demselben erfährt besonders der Medianocellus nach vorn durch die halbkugelig aufgeblähte Stirnblase und noch deutlicher occipitalwärts durch einen Chitinwulst (vgl. Fig. 1, 5, 6, 7) eine „Abschirmung“, wodurch der Eindruck dessen grubenartiger Versenkung noch verstärkt wird. An den seitlichen Ecken dieses postvertikalen Wulstes sitzen die beiden Lateralocelli. Sie sind nicht eingetieft, sondern erscheinen sogar ein wenig erhöht, so daß von einer dreidimensionalen Anordnung

der Scheitelaugen gesprochen werden kann. Hinsichtlich der Ausprägung des den Frontalocellus gegen die Komplexaugen abschirmenden Wulstes sind bei den Anisopterenfamilien deutliche Unterschiede ausgebildet. Lateral von den seitlichen Punktaugen und zwar in den Eckwinkeln des größeren Scheiteldreiecks sind die Antennen inseriert, von deren großen Basalgliedern indes der Lichteinfall der sich seitlich öffnenden Lateralocellen nicht beeinträchtigt wird. In den Fig. 8—12 ist das bei fünf verschiedenen Anisopteren-Arten aus der Scheitelgrube herausgeschnittene Ocellusdreieck mit der verbindenden Vertexpartie wiedergegeben. Der Medianocellus, dessen Cornealinse mehr oder weniger deutlich eingefaßt erscheint (gut in der Fig. 5 zu erkennen), hat die Form eines Ellipsoids, dessen Seiten mitunter stark konisch zulaufen, aber in einer Rundung enden. Seine Querachse schneidet sich in ihrer Verlängerung mit denselben Linielementen der gleichfalls ellipsoidisch konturierten Lateralocellen fast unter einem Winkel von 90 Grad. Ist die Apertur des mittleren Stirnauges frontal und dabei ein wenig aufwärts gerichtet, so öffnen sich die Lichteinfallfelder der seitlichen Punktaugen lateralwärts. Von allen drei Ocellen sind ihrer Querachsen bzw. ihre größeren konvexen Breitseiten jeweils den von vorn, rechts- oder linksseitig einfallenden elektromagnetischen Schwingungen voll zugewandt. Dabei erleiden die seitlichen Stirnaugen, da sie niveaumäßig ein wenig höher angeordnet sind, sowohl von vorn unten durch die Stirnblase als auch von dem von ihnen eingefaßten Chitinwulst keine Abschirmung.

Was nun die Anordnung der Ocellen bei den Zygopteren (vgl. Fig. 3 und 4) betrifft, so hat schon VON HESS (1920, 1) darüber für *Agrion* (syn. *Calopteryx*) *virgo* nähere Angaben gemacht und ein Übersichtsbild gebracht. Bei den Kleinlibellen ist es zwischen den auch merklich kleineren Facettenaugen zur Ausbildung eines geräumigen Scheitelfeldes (Fig. 3) gekommen, auf dem das Ocellusdreieck gegenüber den Anisopteren — auf die Mittelstellung der Gomphidae ist bereits hingewiesen worden — dorsal eine mediane und allseitig offene Lage aufweist. Von einer Abschirmung und damit einer gewissen Einschränkung des Lichteinfalls kann selbst bei dem stärker ausgebildeten Frontalocellus keine Rede sein. Der Fig. 4 ist zu entnehmen, daß sich die kleineren seitlichen Punktaugen gegenüber dem mittleren in verschiedenen Niveaus befinden und somit ebenfalls raumdimensional angeordnet sind. Muß bei der einerseits frontal bzw. lateral und andererseits aufwärts gerichteten Apertur der Cornealinsen der Anisopteren-Ocellen der Akzent entschieden auf die erstere Eigenschaft gesetzt werden, so darf bei den Stirnaugen der Zygopteren als wesentlich herausgestellt werden, daß sie sich mehr aufwärts öffnen. Was noch die Einfassung der Cornealinsen der Ocellen betrifft, so scheinen da bei den einzelnen Gattungen der Kleinlibellen deutliche Unterschiede ausgebildet zu sein. Bei manchen Formen, so z. B. bei *Platycnemis pennipes* PALLAS, fallen beim Herausschneiden des Ocellusdreiecks aus der Vertexregion bei Verletzung des Chitinringes die Linsen heraus, so daß dann an ihrer Stelle Löcher klaffen.

Tabelle 1

Die Größenangaben des mittleren Ocellus (MO) und
der beiden seitlichen Ocellen (= l LO, r LO) in μ

Libellenart	MO			LO		
	a	b	c	a	b	c
	Breite: Länge \emptyset	Arith- metisches Mittel von Ind.	Größe + kleinste Breite und Länge \emptyset	Breite: Länge \emptyset	Arith- metisches Mittel von Ind.	Größe und kleinste Breite und Länge \emptyset
<i>Anisoptera</i> <i>Cordulegaster boltonii</i> (Fig. 2)	614:516	10	707-541 541-520	<u>l LO</u> 414:328 <u>r LO</u> 388:313	10 10	490-350 416-333 490-333 350-312
<i>Aeschna grandis</i>	796:593	10	874-749 782-416	<u>l LO</u> 464:299 <u>r LO</u> 448:302	10 10	624-375 333-290 590-360 320-281
<i>Aeschna viridis</i> (Fig. 5)	811:478	5	832-790 500-456	<u>l LO</u> 300:245 <u>r LO</u> 288:238	5 5	305-295 250-240 291-285 245-230
<i>Aeschna cyanea</i> (Fig. 9)	569:413	15	624-541 416-400	<u>l LO</u> 332:216 <u>r LO</u> 353:261	15 15	374-291 291-227 374-333 291-208
<i>Anax imperator</i> (Fig. 8)	987:631	8	1079-832 832-552	<u>l LO</u> 404:319 <u>r LO</u> 423:322	8 8	471-365 426-250 458-356 410-291
<i>Anax parthenope</i>	850:616	5	957-820 749-541	<u>l LO</u> 382:238 <u>r LO</u> 364:208	5 5	374-333 266-208 374-354 228-207
<i>Somatochlora flavomaculata</i>	640:432	5	707-578 500-333	<u>l LO</u> 397:294 <u>r LO</u> 380:301	5 5	425-365 333-258 416-375 332-258
<i>Cordulia aenea</i>	601:362	5	624-578 374-350	<u>l LO</u> 322:257 <u>r LO</u> 258:226	5 5	333-310 265-250 291-225 250-202
<i>Orthetrum cancellatum</i>	503:314	4	582-420 334-275	<u>l LO</u> 320:208 <u>r LO</u> 307:207	4 4	416-275 250-185 395-260 270-170
<i>Orthetrum coerulescens</i> (Fig. 10)	458:326	3	500-437 374-291	<u>l LO</u> 347:272 <u>r LO</u> 334:248	3 4	374-333 312-255 374-312 291-225

Libellenart	MO			LO		
	a	b	c	a	b	c
<i>Libellula depressa</i>	567:376	2	502-541 378-374	$\frac{1 \text{ LO}}{229:157}$ $\frac{r \text{ LO}}{251:209}$	2 2	267-190 174-140 258-243 233-185
<i>Sympetrum vulgatum</i>	541:312	5	582-500 333-290	$\frac{1 \text{ LO}}{367:215}$ $\frac{r \text{ LO}}{346:209}$	5 5	395-333 229-208 416-290 250-105
<i>Sympetrum meridionale</i> (Fig. 11)	524:358	2	545-503 376-340	$\frac{1 \text{ LO}}{337:232}$ $\frac{r \text{ LO}}{345:230}$	2 2	358-316 233-231 355-335 255-205
<i>Sympetrum danae</i>	374:228	3	416-333 250-208	$\frac{1 \text{ LO}}{219:158}$ $\frac{r \text{ LO}}{227:146}$	2 2	229-208 166-150 229-225 165-127
<i>Leucorrhibia dubia</i> (Fig. 12)	583:421	2	624-541 425-416	$\frac{1 \text{ LO}}{333:275}$ $\frac{r \text{ LO}}{333:288}$	2 2	374-291 291-258 333-333 291-285
Zygoptera <i>Agrion</i> (syn. <i>Calopteryx</i>) <i>splendens</i>	297:202	10	334-274 213-182	$\frac{1 \text{ LO}}{222:186}$ $\frac{r \text{ LO}}{226:189}$	10 10	258-182 213-167 243-198 213-152
<i>Lestes sponsa</i> (Fig. 3)	342:255	10	380-319 274-228	$\frac{1 \text{ LO}}{276:234}$ $\frac{r \text{ LO}}{285:244}$	10 10	304-258 258-213 319-258 258-220
<i>Ischnura elegans</i> (Fig. 4)	282:223	10	296-258 258-198	$\frac{1 \text{ LO}}{236:197}$	10	258-212 228-170
<i>Enallagma cyathigerum</i>	297:237	3	304-290 243-230	$\frac{1 \text{ LO}}{259:204}$ $\frac{r \text{ LO}}{257:198}$	3 3	275-244 210-198 258-255 198-198
<i>Pyrrosoma nymphula</i>	342:254	5	380-319 270-288	$\frac{1 \text{ LO}}{291:234}$ $\frac{r \text{ LO}}{285:241}$	5 5	304-258 258-213 319-258 258-220

Ich habe nun bei mehreren Individuen einer Reihe von Anisopteren- und Zygopteren-Arten mit einem Okularmikrometer die Größendimensionen von den drei Stirnagen ermittelt. Bei der übersichtlich geordneten Wiedergabe der gefundenen Zahlen (in μ) beschränke ich mich einmal auf die Angabe des Breiten- zum Längendurchmesser vom Median- und von den beiden Lateralocellen und in der folgenden Rubrik auf die Aufführung des größten bis kleinsten Wertes. Alle übrigen Daten der Übersicht bedürfen keiner Erläuterung. Die Ermittlung dieser Zahlen bereitete bei den „Gleichflüglern“ ob der offenen Lage des Ocellusdreiecks auf der Vertexplatte überhaupt keine Schwierigkeiten, während bei dessen Eintiefung bei den „Ungleichflüglern“ das Stirnagendreieck herauspräpariert werden mußte. Auf die jeweils verschiedene Montierung des Präparates beim Messen auf dem Objektträger wegen der räumlichen Anordnung der Ocellen braucht wohl nicht weiter verwiesen zu werden.

Wenn wir die in der Tabelle 1 zusammengestellten Größenverhältnisse der Libellenocellen betrachten, so fällt bereits bei einem flüchtigen Blick auf, daß die Stirnagen der Großlibellen merklich größere Dimensionen aufweisen als bei den Kleinlibellen. Dieser Umstand läßt sich nur zu einem geringen Teil dadurch verständlich machen, daß die Anisopteren an Größe des Körpers und seiner Anhänge die Zygopteren übertreffen; denn bei einem Vergleich der Punktaugen der *Sympetrum*-Arten als kleinste „Ungleichflügler“ mit denen von *Agrion splendens*, die bei den „Gleichflüglern“ zu den größten Formen zählt und durch ihre Körperproportionen zum Teil erstere übertrifft, zeigt sich hinsichtlich der Ocellengröße keine Verwischung der differentiellen Ausbildung dieser Sinneswerkzeuge bei beiden Unterordnungen der Odonaten. Weiter läßt sich aus der Übersicht ohne Einschränkung die Feststellung ableiten, daß die Größenunterschiede einerseits zwischen dem mittleren und andererseits den beiden seitlichen Stirnagen bei den Großlibellen auffallender als bei den Kleinlibellen sind. Diese unterschiedliche Ausprägung der Ocellen bei den Vertretern der beiden Libellen-Unterordnungen steht außer allem Zweifel mit ihren verschiedenen Flugleistungen in Zusammenhang. Die Anisopteren stellen die fluggewandtesten Odonaten dar, welche an Rasananz, Vitalität und Ausdauer ihres Fluges den der Zygopteren empfindlich übertreffen. Die Vitalität der Libellen, welche nach MITTELSTAEDT (1950, 452) nach Fluglust, Flugdauer und Reaktionsbereitschaft zu beurteilen ist, zeigt sich nun in einem außerordentlichen Maß von der Lichtintensität abhängig. Bei den größeren Ocellen der Anisopteren paart sich mit deren größerer Lichtstärke aber gleichzeitig, worauf bereits weiter oben aufmerksam gemacht worden ist, gegenüber den bei den Zygopteren ausgebildeten Verhältnissen eine gewisse räumliche Einengung. Letztere hat zur Folge, daß bei ersteren sich das Ocellusdreieck nicht zwischen, sondern vor den zusammengesetzten Augen befindet. Erscheint hierbei der auffallend groß ausgebildete Medianocellus durch occipital- und frontalwärts ausgebildete Chitinwülste eingengt und eingetieft, so wird gerade dadurch infolge seiner Ausrichtung auf die Hauptflugrichtung funktionell die Perzeption von Helligkeitsunterschieden und damit deren Nutzbarmachung für photokinetische

Reaktionen verstärkt. Die von den beiden kleineren Lateralocellen, deren Querachsen und damit größere Konvexflächen ebenfalls lateralwärts ausgerichtet sind, aufgenommen und in den photorezeptorischen Elementen der Retina transformierten Lichtreize, welche in Form von Erregungsimpulsen von den Ocellusnerven abgreifbar und als ERGs demonstrierbar sind, unterrichten, was sowohl die in Zu- und Abnahme zum Ausdruck kommende Intensität als auch die Richtung des Lichtes betrifft, über die entsprechenden seitlichen Verhältnisse. Diese lichtinduzierten Informationen müssen, was sowohl die Perzeption als auch Transformation anbelangt, bei den rasanter sich fortbewegenden Anisopteren stärker und rascher zustandekommen als bei den weniger schnell fliegenden Zygoteren. Die größere Flugtüchtigkeit der Großlibellen wird demnach nicht nur durch die besseren Kraftreserven, sondern nicht zuletzt auch durch den vollkommeneren Bau der Komplexaugen und der diese hinsichtlich der Perzeption von Helligkeitsunterschieden unterstützenden Ocellen ermöglicht. Die aerodynamisch ungünstige Vierflügeligkeit (vgl. WEBER 1954, 73; VON HOLST 1964, 48—49) ist nämlich bei beiden Libellen-Unterordnungen nicht durch Einrichtungen, welche Vorder- und Hinterflügel zu einer „funktionellen“ (so bei den Hymenoptera) oder auch „anatomischen“ (bei den Diptera) Einheit verbinden, in die aerodynamisch günstigere Zweiflügeligkeit umgewandelt worden. Bei den Odonaten, deren Flügelpaare sich alternierend bzw. gegensinnig bewegen, ist in flugmechanischer Hinsicht eine eigene Flugtechnik entwickelt worden, welche der vieler Hymenopteren und Dipteren kaum nachsteht. Allerdings werden z. B. von den Libellen bei weitem nicht die von einzelnen Haut- und Zweiflüglern bekannt gewordenen Schlagfrequenzen — man vergleiche die von WIGGLESWORTH (1959, 168) mitgeteilten Zahlen — erreicht. Was noch die geradezu vorzüglichen Flugleistungen der Anisopteren anbelangt, so vermögen sie mit hoher Geschwindigkeit geradeaus, auch steil aufwärts zu fliegen, dann auf der Stelle zu rütteln. Beim Jagen können sie sogar die Aufwinde nützen. Nach MITTELSTAEDT (1950, 423) wird ihre Fluglage kaum vom böigen Wind, ja selbst von Gewitterstürmen nicht beeinträchtigt. Es ist dem zuletzt genannten Autor beizupflichten, wenn er bei den großen Anisopteren — er experimentierte hauptsächlich mit *Anax imperator* — von akrobatischen Flugleistungen spricht, welche an Eleganz kaum noch zu überbieten sind. Derartige Leistungen haben nicht nur einen hoch entwickelten Gleichgewichtssinn, sondern dioptrisch arbeitende Sinnesorgane, welche auf Schwankungen der Lichtintensität ansprechen, zur Voraussetzung. Wenn demnach die meisten Autoren, welche sich mit der Ocellenfunktion beschäftigt haben, einig sind, daß diese etwas mit der photokinetischen Perzeption zu tun haben, so kommt doch dadurch mehr oder weniger deutlich zum Ausdruck, daß bei den mit diesen Organen ausgestatteten Insekten einerseits die Fortbewegung von dem Licht induziert wird, andererseits wegen der Beschaffenheit der Komplexaugen für eine optische Orientierung die Ausbildung von spezifischen Sinneswerkzeugen, die besonders auf Intensität und Richtung der elektromagnetischen Schwingungen ansprechen, geradezu notwendig wurde. Allerdings wird z. B. die Beein-

flussung der Bewegungsgeschwindigkeit durch die Ocellen von CASSIER (1960; 1962) und MÉDIONI (1958; 1961) bei anderen Insekten in Abrede gestellt. Bei der Ausschaltung der Stirnagen, und zwar durch Lackierung bei *Locusta migratoria*, ergab sich nach CASSIER keine Depression der Bewegungsgeschwindigkeit, während sich nach MÉDIONI bei *Drosophila melanogaster* bei der Elimination der Punktaugen keine Herabsetzung der Klettergeschwindigkeit konstatieren ließ. Wenn wir uns noch in der Tabelle 1 die gesondert von dem Frontal- und den beiden Lateralocellen jeweils die in der dritten Rubrik mitgeteilten größten und kleinsten Meßwerte von dem Breiten- und Längendurchmesser ansehen, so lassen sich leicht Beispiele für ein erhebliches wie auch ein geringfügiges Differieren ausmachen.

Von dem Trend der Anisopteren mit riesigem Medianocellus zu Dämmerungsflügen

Wenn wir uns die in Tabelle 1 bei den Anisopteren von den Frontalocellen mitgeteilten Größenangaben ansehen, so darf als besonders auffällig herausgestellt werden, daß dieselben von *Aeschna viridis* (Fig. 5), *Ae. grandis*, *Anax parthenope* und *A. imperator* (Fig. 8) die größten Dimensionen aufweisen. Es ist sicherlich kein Zufall, daß sich diese vier Großlibellen durch die Tendenz zu Dämmerungsflügen, d. h. zu Jagdflügen bei geringen Lichtintensitäten auszeichnen. Dadurch wird meines Erachtens auch bei Odonaten einwandfrei bestätigt, daß ihre Stirnagen etwas mit der Registrierung von Helligkeitsunterschieden zu tun haben müssen. Die merkwürdige Eigenschaft von *Aeschna viridis*, oft nach Sonnenuntergang nochmals eine halbe bis eine Stunde zu fliegen, hat ihr den deutschen Namen Abendlibelle eingebracht. In unseren Breiten ist außer *Ae. viridis* das Fliegen nach Sonnenuntergang auch bei *Ae. grandis* ausgebildet. TIMM (1902, 180), welcher als erster die an späten Abendstunden fliegenden Aeschninen auf die Art *viridis* bezog, machte beim Fang der Spätflieger immer wieder die Feststellung, daß sie zu einem großen Teile von *Ae. grandis* gestellt wurden. Der Spätflug beider Odonaten-Arten ist in unseren Breiten nur an warmen Sommerabenden — fast bei allen Libellenarten wird ihr Verhalten tagsüber weitgehend von den thermischen Gegebenheiten bestimmt — zu beobachten (vgl. VALLE 1962, 62). In südlichen Regionen, wo sich ungünstige Temperaturverhältnisse als modifizierende Faktoren weit weniger auswirken, ist er bei den beiden *Anax*-Arten ausgeprägt. Herr Dr. JURZITZA-Karlsruhe schreibt mir z. B. von der Camargue, daß dort die Kleine Königslibelle (*A. parthenope*) ein ausgesprochener Dämmerungsflieger sei. „Ganze Schwärme hängen des Abends, wenn es fast schon dunkel ist, über der Steppe und jagen Mücken.“ Von *A. imperator*, bei welcher Libelle nach meinen Messungen der Frontalocellus die größten Dimensionen aufweist (Fig. 8), hebt CORBET (1957) hervor, daß sie einerseits als Imago von mittags bis gegen 16 Uhr ihre größte Aktivität entfaltet, andererseits nach Sonnenuntergang ein Nebenzentrum besitzt, welches er zeitlich von 20—21 Uhr begrenzt. Es ist ganz offensichtlich, daß die bei diesen Großlibellen entwickelte Tendenz zu späten Dämmerungsflügen durch die mächtige Ausbildung ihres Medianocellus

die kausale Begründung erhält. Daß die Stirnagen bei der Orientierung in der Dämmerung wesentlich eine Rolle spielen, wird durch die verhaltensphysiologischen Untersuchungen von LINDAUER & SCHRICKER bei der Honigbiene (1963, 721f.) bestätigt. Beide Forscher konnten einwandfrei nachweisen, daß desocellierte Bienen mit der morgendlichen und abendlichen Sammeltätigkeit später beginnen bzw. früher aufhören als intakt gelassene. Beide Forscher machen dabei auch darauf aufmerksam, daß neben den von anderen Sammlern mitgeteilten Informationen über das Vorliegen von ergiebigen Trachtquellen warmes Wetter für die Aufnahme von Dämmerungsflügen die Voraussetzung bildet.

Ehe wir uns nun den von mir bei Libellen vorgenommenen verhaltenskundlichen Experimenten, welche zum Ziele die Klärung der Funktion der Stirnagen hatten, zuwenden, soll uns auf Grund der vorliegenden Literatur kurz der anatomische Bau und die Innervation dieser „Rezeptoren von geringen Lichtintensitäten“ beschäftigen. Über den ersteren sind wir besonders von RUCK (1961c, 611—612) & EDWARDS unterrichtet worden, welche die entsprechenden Verhältnisse bei einem Lateralocellus von *Sympetrum rubicundulum* licht- und elektronenmikroskopisch untersucht haben. Die stark verdickte und geschichtete Cornealinse bildet eine Verdickung der Cuticula. Sie bildet den Kondensor für die elektromagnetischen Schwingungen. Die unter ihr befindliche „Retina“ setzt sich aus den palisadenförmig gestalteten photorezeptorischen Elementen zusammen, welche sich zu Gruppen von je 3 Sehzellen mit axialem Rhabdom, den Retinulae, vereinigen. RUCK & EDWARDS geben von einem seitlichen Stirnauge der schon genannten *Sympetrum*-Art 225 Retinulae mit 675 Sehzellen an. Die Ausläufer der letzteren treten mit den entsprechenden Einrichtungen der Ocellusnerven-Fasern in Verbindung. „Each receptor cell sends an axon into the synaptic region. The precise number of postsynaptic ocellar nerve fibers is uncertain. There is one very large fiber of 25 to 38 μ , and three or four fibers of from 4 to 13 μ .“ Die Ganglienzellen der Nervenfasern der Ocellusnerven, die als Dendriten angesehen werden können, befinden sich im Protocerebrum, von dem neben den Stirnagen bekanntlich auch die Komplexaugen innerviert werden (vgl. WEBER 1933, 261; 1954, 100). Der bei den Odonaten größere Frontalocellus — dies gilt besonders von den Anisopteren — unterscheidet sich von den Lateralocellen nur quantitativ, in dem einerseits infolge der größer dimensionierten Cornealinse eine bessere Kondensorwirkung für das einfallende Licht gegeben ist und andererseits entsprechend ein stärkerer Differenzierungsgrad der die elektromagnetischen Schwingungen perzipierenden und transformierenden Zellelemente — die Bestätigung durch eine zootomische Untersuchung steht allerdings noch aus — existiert. Dadurch wird das unterschiedliche Leistungsvermögen der Libellenocellen verständlich. Durch die gleichzeitige Innervation der Stirnagen und der Facettenaugen von dem Protocerebrum und die dadurch existierende nervöse Kommunikation dieser optischen Sinneswerkzeuge ist histologisch die Voraussetzung für die reizregulierende und -verstärkende Wirkung geschaffen, welche von den ersteren auf letztere ausgeübt wird.

Zur experimentellen Klärung der Funktionsweise der Stirnagen der Libellen

Wenn METSCHL (1963, 230) noch schreiben darf, daß die Aufhellung der Funktionsweise der Ocellen durch die früheren verhaltenskundlichen Experimente im Gegensatz zu dem elektrophysiologischen Verfahren unbefriedigende Ergebnisse gezeitigt hat, so läßt sich dies durch die gerade in den beiden letzten Jahren gemachten Feststellungen von LINDAUER & SCHRICKER bei der Honigbiene und von BEYRAMOGLU-ERGENE bei der Wanderheuschrecke nicht mehr sagen. Dabei darf einmal eindeutig herausgestellt werden, daß sich mit Hilfe der elektrophysiologischen Methode zwar im Laboratorium die Leistungen der ‚Scheitelaugen‘ exakt demonstrieren lassen, daß man aber hinsichtlich der Klärung der Bedeutung dieser dioptrischen Einrichtungen nach wie vor auf die Ausführung von verhaltenskundlichen Versuchen angewiesen sein wird. Diese müssen bei den betreffenden Versuchstieren — ich denke hierbei besonders an die Libellen, die ob ihrer Flugleistungen in der Gefangenschaft nicht selten ein merkwürdiges Verhalten an den Tag legen — unter natürlichen Gegebenheiten vorgenommen werden. Dazu glaubte ich mich noch aus dem folgenden Grunde verpflichtet. Auf Grund meiner jahrelangen Beschäftigung mit diesen Insekten bereitet mir selbst aus einiger Entfernung die Unterscheidung der einzelnen Arten, ja der verschiedenen Geschlechter nicht die geringsten Schwierigkeiten. Zudem schienen die Odonaten ob ihrer hohen Flugleistungen und sodann wegen der vorzüglichen Ausbildung der Stirnagen (vgl. die Fig. 1—12) zur experimentellen Untersuchung der funktionellen Bedeutung der letzteren ganz besonders geeignet. Bei dem Arbeiten in der freien Natur war am wenigsten mit einer Änderung des Reaktionsvermögens zu rechnen. Dabei kam z. B. ein längeres Eintüten oder Einkäfigen dieser meist großen Insekten, welches sich ungünstig auf ihr Verhalten auswirken und nicht selten zu Verletzungen der Tiere führen kann, in Wegfall. Zu dem Verlegen der experimentellen Eingriffe bei den Versuchstieren an den Ort ihres Vorkommens war ich noch aus einem anderen Grunde gezwungen. Ich mußte nicht selten, um derselben habhaft zu werden, weitere Reisen unternehmen. Das für die Experimente erforderliche Untersuchungsgerät ließ sich im Kraftwagen zudem leicht mitführen. Bei den Libellen befindet sich z. B. der Experimentator nicht in der glücklichen Lage, in der sich LINDAUER & SCHRICKER bei der Honigbiene befanden. Dieses ‚domestizierte Insekt‘ ist auf Grund seiner engen Bindung an den heimischen Stock und der dadurch gegebenen notwendigen Rückkehr zum Orte des Eingriffes wie kein anderes Kerbtier zur Klärung des Wirkungsmodus der Ocellen durch Freilandexperimente geeignet. Wenn die Odonaten ob der bereits aufgezeigten Gründe mich zu der zuletzt genannten Aufgabe regelrecht aufforderten, so sind wegen der geringen Bindung dieser Tiere an den Biotop gewisse Schwierigkeiten gegeben. Ich mußte mich bei den zu desocellierenden Libellen auf Arten beschränken, die nach dem Eingriff nicht in die Ferne entschwinden, sondern sich ob ihrer Standortstreue von ihrem Entwicklungsgewässer nicht allzu weit entfernen. Bei der Klärung der photokinetischen Reaktionsfähigkeit war diese Beschränkung nicht unbedingt erforderlich. Über die Ortstreue,

dann das Vagabundieren der juvenilen Libellen, die spätere Rückkehr der adulten Individuen zu einem geeigneten Entwicklungsgewässer sind wertvolle Beobachtungen durch umfangreiche Markierungen u. a. von SCHUMANN (1959, 105f; 1961, 39f) und EBERHARD SCHMIDT (1964, 313) zusammengetragen worden. Ich brauchte jedoch nicht auf die Beobachtungen dieser Autoren zurückgreifen, da mir die Bindung meiner Versuchstiere an den Biotop nicht unbekannt war. Zu den Experimenten zog ich in der Hauptsache von den Anisopteren *Cordulegaster boltonii* und bei den Zygopteren *Lestes sponsa* heran. Beide Libellen entfernen sich kaum von dem Entwicklungsgewässer. Die Versuche führte ich in den Sommern 1962—64 am Hevebecken der Möhneltalsperre, wo die Brautjungfer (*L. sponsa*) verbreitet ist, und im Berbke-Tal bei Arnsberg, wo von mir (1964, 12) ein Vorkommen der Quelljungfer (*C. boltonii*) ausfindig gemacht werden konnte, aus.

Die Ausschaltung der Ocellen nahm ich nicht durch Kauterisierung vor, wie dies z. B. BEYRAMOGLU-ERGENE bei *Schistocerca gregaria* tat und wozu mir von Dr. HOMANN-Göttingen geraten worden war, sondern durch Überstreichen mit einem für diese Zwecke besonders geeigneten Lack. Derselbe muß nämlich innerhalb von wenigen Sekunden trocknen und auf dem Chitin der betreffenden Kopfreion fest haften. Bei einem Verschlusmittel, welchem die zuerst genannte Eigenschaft fehlt, gelingt es den Versuchstieren durch mit den Vorderbeinen ausgeführte Putzbewegungen den Überzug lichtdurchlässig zu machen. Der Gefahr des Austrocknens bzw. des Eindickens der Lacklösung mußte leicht durch den Zusatz von Lösungsmitteln zu begegnen sein. Von den Schwierigkeiten der Blendung, von denen MITTELSTAEDT (1950, 453) berichtet, war bei mir nichts zu bemerken. Das bei den Anisopteren in einer grubenartigen Vertiefung der Vertexregion und bei den Zygopteren auf der Scheitelplatte ungeschützt und offen untergebrachte Ocellusdreieck ließ sich mittels feiner Haarpinsel leicht überlackieren. Während dieser Prozedur leistete mir eine am rechten Brillenglas leicht montierbare Optikerlupe wertvolle Dienste. Der Gebrauch dieser Augenlupe war unerlässlich, da im anderen Falle — wenigstens bei den Anisopteren — ein Beschmieren der benachbarten Regionen der Komplexaugen unvermeidlich gewesen wäre. Unter ihr ließ sich auch nur ausmachen, ob wirklich die Ocellen von dem Lack zugedeckt wurden. Was nun die chemische Beschaffenheit des von mir verwandten Augenlackes betrifft, so hatte ich in den früheren Jahren durch zahlreiche Vorversuche herausgefunden, daß sich zum Verschließen der Insektenaugen — damals waren mir z. B. die Untersuchung der Leistungsfähigkeit der Insektenocellen mit elektro-physiologischen Mitteln, die in den zahlreichen Arbeiten von RUCK, AUTRUM und METSCHL ihren Niederschlag gefunden hat, unbekannt — ganz vorzüglich das Siliconharz eignet. Dieses chemische Material wurde zunächst durch Einrühren von feinem Ruß, später durch den Zusatz von Teerfarbe völlig für Licht undurchlässig gemacht. Das Siliconharz wurde mir von einer chemischen Fabrik in München je nach Wunsch in 10—25—50%igen Aceton- und Toluollösungen bereitwilligst zur Verfügung gestellt. Es ließ sich leicht durch den Zusatz von

dem betreffenden Lösungsmittel auf den geeigneten Viskositätsgrad digerieren und mittels feiner Haarpinsel auftragen. Letztere ließen sich nach Gebrauch in einer CCl_4 -Lösung schnellstens reinigen. Die auf die beschriebene Weise desocellierten Libellen wurden durch Besprühen der Unterseiten der Flügel mit einem Farbaerosol aus einer Druckzerstäuberdose weithin sichtbar gekennzeichnet und dann fliegen gelassen. So wurde es mir ermöglicht, an den folgenden Tagen das Verhalten dieser Libellen im Freien zu beobachten.

Das photokinetische Reaktionsvermögen der Odonaten mit intakt gelassenen und ausgeschalteten Ocellen

Zunächst sei hier der Behälter beschrieben, mit welchem ich draußen im Gelände das photokinetische Reaktionsvermögen der Libellen, deren Stirn- und Augen unversehrt waren und anschließend durch den Siliconharz-Überzug ausgeschaltet wurden, prüfte. Ich hatte mir von einem Tischler den in Fig. 13 wiedergegebenen kofferartigen Kasten aus Hartfaserplatten anfertigen lassen. Dieser in den folgenden Darlegungen als Photokinese-Koffer bezeichnet, besteht aus einem in fünf gleiche Abteile unterteilten Unterteil, über welches sich das nur eine Winzigkeit größere Oberteil stülpen läßt. Die Abteile des Unterbaues weisen die Dimensionen 10 (H) \times 15 (Br.) \times 30 (L.) cm auf und lassen sich oben bequem durch Einschieben von Glasplatten verschließen. Letztere konnten durch Filterplatten, welche für die verschiedenen Wellenbereiche des Lichtes mehr oder weniger durch- oder undurchlässig sind, ausgewechselt werden. Die Ausdehnungen der Fußbodenplatte waren so bemessen, daß der Unterbau von einem etwa einen cm breiten Rand umgeben wird, auf welchem der über denselben gestülpte Oberbau fest aufsitzt und den seitlichen Zutritt von Licht verhindert. Mittels der um den Photokinese-Koffer gelegten Tragvorrichtungen ließ sich derselbe selbst auf unwegsamem Gelände mitnehmen. In die Abteile des Photokinese-Koffers wurden einzeln die Libellen gesetzt und letztere, da ja bei einer erneuten Exposition die vom Licht induzierte kinetische Reaktionszeit gemessen werden wollte, durch Hinüberstülpen des Oberbaues „eingeschläfert“. Ehe wir uns hier mit dem Problem des Einschläferens der Libellen — es löst bei den Versuchstieren mindestens den Zustand des völligen Inaktivseins und bei ihren dioptrisch arbeitenden Lichtsinnesorganen die Dunkeladaptation aus — beschäftigen, soll hier zunächst auf einige andere Dinge eingegangen werden. Da sich bei häufigen Vorversuchen immer wieder gezeigt hatte, daß bei direktem Sonnenlicht die Libellen selbst bei vorausgeschickten längeren Phasen der Beruhigung unglaublich schnell durch Vibrieren und Gebrauch ihrer Flugwerkzeuge reagieren, entschloß ich mich, meine Versuche nur bei bedecktem Himmel, also bei diffusem Tageslicht, vorzunehmen. Die jeweils zur betreffenden Tageszeit herrschende Beleuchtungsstärke in Lux wurde mit einem von der Fa. Dr. LANGE-Berlin-Zehlendorf bezogenen Standard-Beleuchtungsmesser ermittelt, welcher mit Meßbereichen für 10–100 und 100–1000 Lux ausgerüstet ist. Dieselben können durch Aufstecken eines Platinopalfilters um das Hundertfache, also auf 1000–10000 und 10000–100000 Lux erweitert werden.

Von AUTRUM & METSCHL (l.c.) sind nun die Ocellen der Insekten auf Grund ihrer phasischen Eigenschaften zur Perzeption gerade von Helligkeitsänderungen prädestiniert. Dieser Umstand macht es nach diesen Autoren wohl unabhängig, bei künftigen verhaltenskundlichen Experimenten an Stelle stationären oder gleichmäßig-permanenten Lichtes — ich entschied mich aus dem bereits aufgezeigten Grund für diffuses Tageslicht — sich des Flimmerlichtes resp. einer Lichtquelle mit schnell aufeinanderfolgenden Helligkeitsänderungen zu bedienen. RUCK (1961) hat übrigens bei der Libelle *Sympetrum rubicundulum* die Abhängigkeit der Impulsfrequenz von Flimmerlicht im Ocellusnerv untersucht. Es zeigte sich bei ihm, daß bei 35—40 Lichtblitzen pro Sekunde Einzelreize unbeantwortet blieben. Da ich die Messung der photokinetischen Reaktionsfähigkeit der Libellen in freier Natur vornahm, schied eine Lichtquelle zur Erzeugung von Flimmerlicht, wie das Lichtblitz-Stroboskop LBS 141 der Fa. AEG, aus, da es bekanntlich auf den Anschluß von Wechselstrom 220 V, 50 Hz angewiesen ist. Die Versuche, welche ich bei den im Photokinese-Koffer „eingeschläfert“ Libellen zwecks einer kinetischen Reaktion mit einer Mehrzweckleuchte zur Erzeugung von Flimmerlicht, wie sie beim Camping und nächtlichen Autopannen als Warnbeleuchtung Verwendung findet, vornahm, verliefen völlig negativ. Mit dieser Glühlampe von 5 V/0,15 A, welche von einer Trockenbatterie gespeist wird, lassen sich zudem durchschnittlich pro Sekunde nur 4 Lichtblitze erzeugen.

Wie bereits dargelegt, wurden die Libellen, deren Ocellen durch einen durch Farbzusatz völlig opak gemachten Siliconlack für eine optische Reizung ganz ausgeschaltet worden waren, in den Photokinese-Koffer gesetzt und durch das Hinüberstülpen des Aufbaues in einen ‚schlafartigen Zustand‘ versetzt. Es sollten dann mit wenigstens 2 gleichzeitig betätigten Stoppuhren mit Schleppeizer bei den Versuchstieren einmal bei intakten, dann aber bei ausgeschalteten Stirn- und Seitenaugen zeitlich die Spannen ermittelt werden, welche bis zum „Aufwachen“ verstreichen. Ich bediente mich also hierbei im großen und ganzen eines alten Verfahrens, wie es unter anderem aus gleichem Anlaß bereits von BOZLER (1925, 153) bei *Drosophila melanogaster* angewandt worden ist. MITTELSTAEDT (1950, 436), welcher mit der Königslibelle (*Anax imperator*) experimentierte, bewahrte seine Versuchstiere vor der Aufnahme der Versuche stundenlang im Dunkeln, ja sogar bei Kühlung auf. Darauf mußte ich natürlich draußen im Gelände verzichten. Ich beschränkte mich darauf, die Versuchstiere 60 Minuten verdunkelt in dem Photokinese-Koffer zu belassen. Das Beruhigen resp. „Einschlafen“ verlief bei manchen Individuen schon in einer Spanne von 15—20 Minuten, während bei anderen noch nach 30 Minuten ein Flügelgeraschel und -geknister zu vernehmen war. Wenn es auch ziemlich problematisch erscheinen muß, bei einer Aufbewahrung der Versuchstiere von 60 Minuten unter Lichtabwesenheit bereits von einem „Einschlafen“ sprechen zu wollen, so wurde doch dadurch, was übrigens schon zum Ausdruck gebracht worden ist, wenigstens eine Inaktivierung und Adaptation der Versuchstiere an die Dunkelheit erreicht und damit gewissermaßen die gleiche Voraussetzung hinsichtlich

der Perzeption bei einer erneuten Lichteinwirkung geschaffen worden. Bei dem plötzlichen Abheben des Oberbaues und dem gleichzeitig vorgenommenen Einschalten der auf einem Pappdeckel fest montierten Stoppuhren mit Schleppzeiger befanden sich die Versuchstiere in völliger Bewegungslosigkeit. Sie ruhten entweder auf ihren Beinen oder berührten in Seitenlage den Untergrund mit den Flügelspitzen. Die an dem an- und abschwellenden Abdomen wahrnehmbaren Atembewegungen machen sich ja bekanntlich auch in der Schlafstellung der Tiere bemerkbar. Der Zeitpunkt sowohl des „Einschläfern“ wie auch der des „Aufwachens“ ist neben den jeweils herrschenden Temperaturverhältnissen besonders von der Dauer der Adaptation sowohl an die vorausgegangenen Lichtverhältnisse als auch an die Länge des exponierten Dunkel-aufenthaltes abhängig. Neben diesen äußeren Gegebenheiten spielen sicherlich dabei noch innere Faktoren (vgl. MITTELSTÄEDT l.c.) eine Rolle. Werden durch die zuerst aufgezeigten Ursachen Unsicherheitsfaktoren in die Versuchsarbeit gebracht, so lassen sich hinsichtlich der letzteren, welche überhaupt nicht überschaubar sind, am allerwenigsten etwa konstante Versuchsbedingungen schaffen. Die jeweils herrschende Außentemperatur und die bei der Exposition vorliegende Lichtintensität, welche sich nicht selten während der Versuchsdauer verändert, wurden ermittelt und sind bei den in Tabelle 2 zusammengestellten Versuchen aufgeführt. Werden die im Dunkeln gehaltenen Odonaten plötzlich dem Tageslicht exponiert, so pflegt die erste Reaktion das Bewegen vereinzelter Beine zu sein. Besonders an den ocellenlackierten Libellen fiel immer wieder auf, daß sie mit den Vorderbeinen die Scheitelregion abstreiften. Damit wurde von ihnen nach außen sichtbar demonstriert, daß es dort durch den Eingriff zu einer Beeinträchtigung der Lichtperzeption gekommen war. Es braucht eigentlich nicht noch einmal darauf hingewiesen zu werden, daß bei den geradezu vorzüglichen Eigenschaften des Augenlackes, wie schnelle Verdunstung des Lösungsmittels und feste Adhäsion des Siliconharzes am Chitin, alle diesbezüglichen Anstrengungen der Versuchstiere vergeblich waren. Dann pflegte sich das „Aufwachen“ bzw. das durch die Lichtexposition ausgelöste Aktivwerden durch ein zunächst leises Vibrieren der Flügel zu dokumentieren, welches sich intensivierte, mitunter einige Male unterbrochen wurde. Hinsichtlich der Dauer dieses Flügelzitterns waren individuelle Unterschiede unverkennbar. Schließlich kam es in dem kleinen Behälter zu einem energischen Bewegen der Flugwerkzeuge oder gar zu einem Flugversuch, welcher an der Glasplatte endete. Ich habe mich nun bei den in den Photokinese-Koffer gesetzten Versuchslibellen darauf beschränkt, nach der 60 Minuten währenden Dunkelaufbewahrung zunächst bei intakt gelassenen Ocellen und sodann nach deren Ausschaltung bei erneuter Belichtung den Beginn des Vibrierens und des Gebrauchs der Flügel als die ersten Symptome einer photokinetischen Reaktion zu betrachten. Das Betätigen von wenigstens 2, in wenigen Fällen von 3, auf einer Pappunterlage fest montierten Stoppuhren mit Schleppzeigern setzte einige Übung voraus. Wenn sich bei den Odonaten auf die aufgezeigte Weise experimentell bestätigen ließ, daß die „Aufwachgeschwindigkeit“ bzw. das durch die erneute

optische Reizung induzierte kinetische Reaktionsvermögen bei den desocellierten Libellen zeitlich eine Verzögerung erleidet, so darf dies eindeutig mit der durch die Elimination der Stirnagen hervorgerufenen Abnahme der photokinetischen Fähigkeiten interpretiert werden. Fällt demnach bei den Odonaten den Stirnagen als Hilfseinrichtungen der Komplexaugen die Aufgabe der Beeinflussung des Zentralnervensystems der Tiere zu (BEYRAMOGLU-ERGENE 1964, 461), so gewinnen meines Erachtens die Versuche an Berechtigung, die aufgezeigte Bedeutung der Stirnagen — nach HEIDERMANNS (1957, 357) führt die Ocelluserregung zu einer Depression der Reizschwelle der Facettenaugen — umgekehrt bei Ausschaltung der zusammengesetzten Augen zu untersuchen. Die Außerfunktionssetzung der Komplexaugen oder auch nur der anatomisch unterschiedlich gebauten und daher zu differentiellen Leistungen befähigten Ommenpartien (MITTELSTAEDT 1950, 456) von Libellen mit Siliconharz bereitet wirklich einem Experimentator kein Problem. Indes ist das Ergebnis der beiderseitigen Elimination der zusammengesetzten Augen bekannt. Nach VON BUDDENBROCK (1952, 171) pflegen sich die Tiere bei diesem schweren Eingriff als völlig blind zu verhalten. Ich schließe mich da ohne Vorbehalt MITTELSTAEDT (l.c., 452) an, nach dem es unzulässig erscheint, aus der etwaigen Reaktion des Tieres nach einem solch graviden Eingriff „irgendwelche Schlüsse über den Anteil der Ocellen an der Lichtreaktion zu tun“. Zudem war ein weiteres Ziel meiner in der freien Natur vorgenommenen Ocellenblendungen, das Verhalten der Tiere in den nächsten Tagen und Wochen zu studieren. Aus diesem Anlaß wurde auch den Versuchstieren, deren photokinetisches Reaktionsvermögen im Photokinese-Koffer untersucht worden war, nach der Kennzeichnung ihrer Flügelunterseiten mit einem Farbaerosol die Freiheit geschenkt. Die Applikation der Farblösung mittels eines Druckzerstäubers bzw. mittels des in demselben enthaltenen Frigengemisches — die dasselbe bildenden Komponenten weisen als halogenierte Derivate des Methans einen unter oder nur wenige Grade über Null liegenden Siedepunkt auf — brachte es mit sich, daß der an den Flügelunterseiten entstehende Farbniederschlag schon im Augenblick des Auftreffens völlig trocken war. Ich bediente mich hierbei eines Pappdeckels, in den ich für das Hindurchstecken der Libellenflügel verschieden breite Längsspalten geschnitten hatte. Auf diese Weise wurde verhindert, daß die Libelle haltenden Finger von dem Farbkolorit bedeckt wurden. Der auf diese Weise an den Flügelunterseiten der Versuchstiere erzeugte Farbniederschlag ließ schon aus weiter Entfernung die desocellierten Odonaten mit Leichtigkeit von den unversehrten Artgenossen unterscheiden und erwies sich gegenüber allen Umweltseinflüssen so unempfindlich wie der die Ocellusregion bedeckende Augenlack.

In der Tabelle 2 sind die von mir bei einigen Libellen mit den Stoppuhren mit Schleppzeiger ermittelten Zeitspannen aufgeführt, welche bei den Versuchstieren a) bei Vorhandensein und b) bei Ausschaltung der Stirnagen bis zu erkennbaren photokinetischen Reaktionen verstrichen, wenn sie nach Verdunklung erneut dem Licht ausgesetzt wurden.

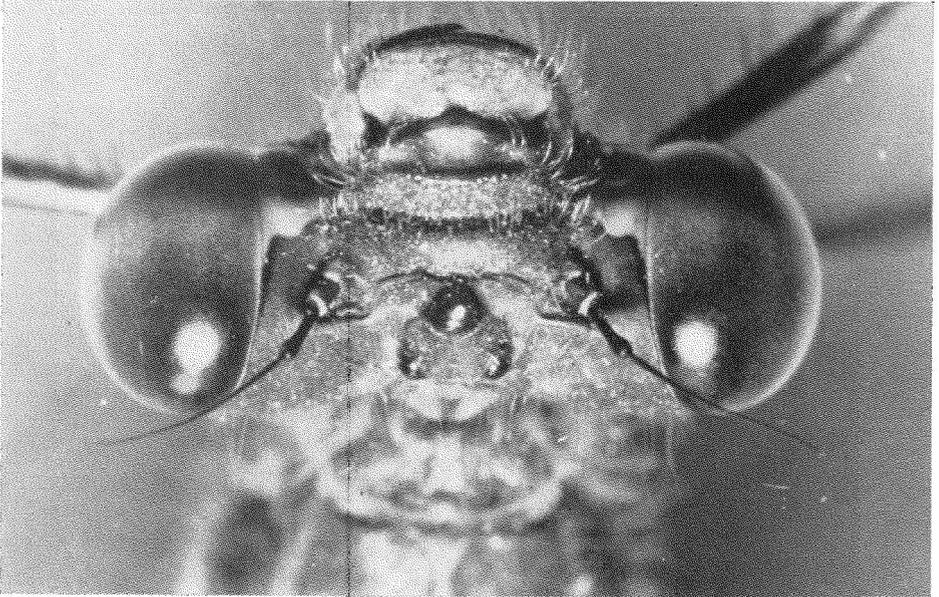


Fig. 3. Kopfoberseite von *Lestes sponsa* HANSEMANN mit Stirnnaugen-Dreieck

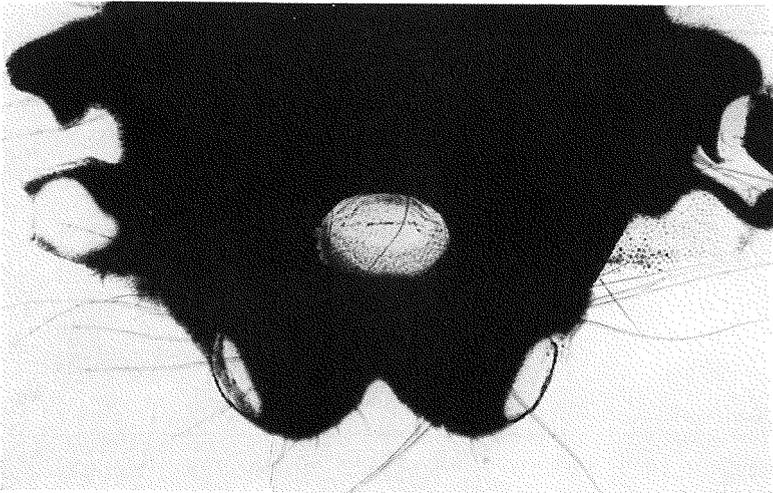


Fig. 4. Aus der Kopfplatte geschnittenes Ocellusdreieck von *Ischnura elegans* VAN DER LINDEN mit der vorderen Vertexpartie



Fig. 5. Ocellusdreieck von *Aeschna viridis* EVERS-MANN (an dem großen Medianocellus fällt deutlich die Einfassung der Cornealinse auf)

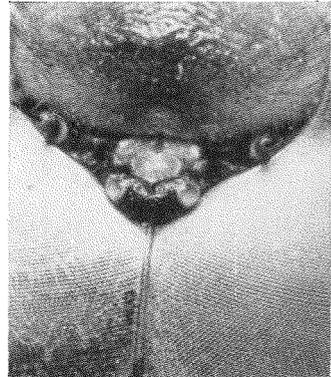


Fig. 6. Ocellusdreieck von *Boyeria irene* (FONSCOLOMBE)

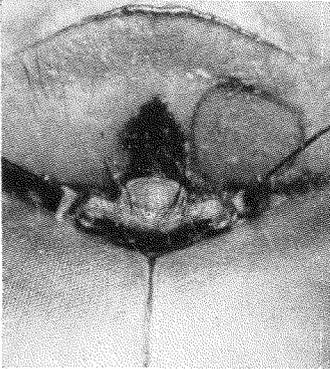


Fig. 7. Ocellusdreieck von *Anax imperator* LEACH (unter den europäischen Libellen besitzt der Frontalocellus der Königslibelle die größten Dimensionen)

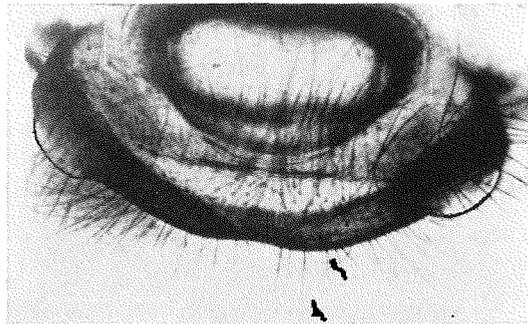


Fig. 8. Herausgeschnittenes Ocellusdreieck von *Anax imperator* LEACH

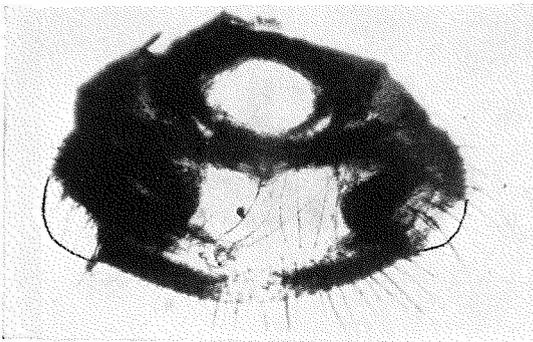


Fig. 9. Herauspräpariertes Ocellusdreieck von *Aeschna cyanea* MÜLLER

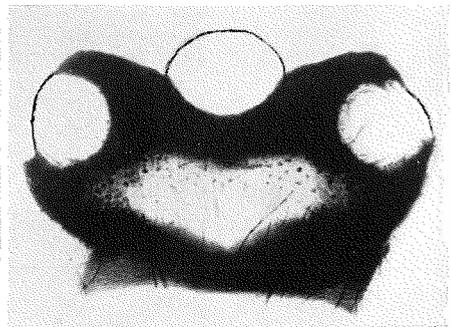


Fig. 10. Herausgeschnittenes Ocellusdreieck von *Orthetrum coerulescens* FABRICIUS

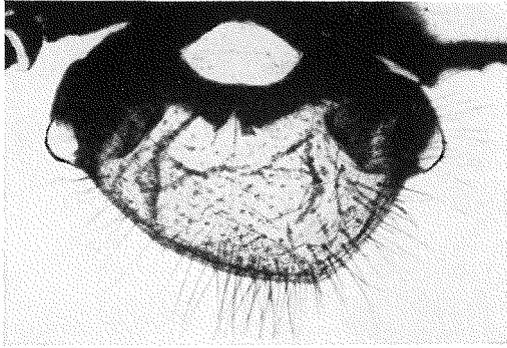


Fig. 11. Aus der Vertexgrube isoliertes Ocellusdreieck von *Sympetrum meridionale* SELYS

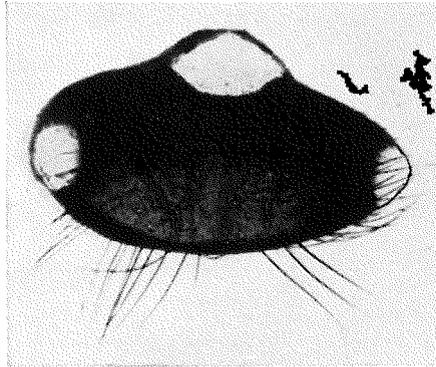


Fig. 12. Herausgeschnittenes Ocellusdreieck von *Leucorrhinia dubia* VAN DER LINDEN

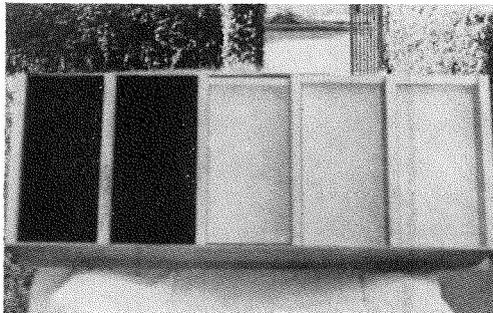


Fig. 13. Der unterteilte kofferartige Behälter, welcher zur Ermittlung des photokinetischen Reaktionsvermögens bei Vorhandensein und Ausschaltung der Ocellen diente

wegs ein solch eindeutiges Bild, wie es der Tabelle 2 zu entnehmen ist. Die durch die elektromagnetischen Schwingungen induzierte Reaktion der Versuchstiere, und zwar sowohl der intakt gelassenen wie auch der desocellierten, ist einmal weitgehend von der Dauer der vorausgeschickten Zeit der Verdunklung und sodann ganz besonders von der Lichtintensität, welcher sie exponiert werden, abhängig. Libellen sind im wahrsten Sinne des Wortes Sonnenkinder, deren Motilität aber weitgehend neben dem Licht von der von demselben ausgehenden Wärme bestimmt wird. Bei diesen Insekten kann also jede photokinetische Reaktion ebenso gut als eine ‚thermokinetiche‘ aufgefaßt werden. Deswegen habe ich auf ein Experimentieren bei direktem Sonnenlicht ganz verzichten müssen. Es zeigte sich nämlich, wenn ich die dunkeladaptierten Versuchstiere der direkten Insolation aussetzte, daß die bis zum Beginn des Vibrierens oder auch des Bewegens der Flügel verstreichenden Zeitspannen, oft so kurz ausfielen, daß sie nicht mit den Stoppuhren zu erfassen waren. Auch machte ich wiederholt die Wahrnehmung, daß sich hinsichtlich der Schnelligkeit der photokinetischen Reaktion zwischen den unversehrt gelassenen und den ocellengeblendeten Individuen keine Unterschiede konstatieren ließen. Es ist gut denkbar, daß bei direkter Besonnung die Kinese der Versuchstiere weniger von dem Licht als vielmehr durch die von diesem ausgehende Wärme induziert worden ist. Darf es bis zu diesem Augenblick als erwiesen betrachtet werden, daß die Ocellen der Odonaten als photokinetische Stimulationsorgane zu betrachten sind, so muß bei diesen Insekten die Perzeption der Wärme noch offen gelassen werden.

Bei den nun im Sommer 1964 mit den Stoppuhren vorgenommenen Messungen der photokinetischen Reaktionsfähigkeit ließ sich bei den Versuchstieren im großen und ganzen die Feststellung machen, daß es bei der Ausschaltung der Stirnagen zu einer Verzögerung des offensichtlich vom Licht induzierten kinetischen Reaktionsvermögens kommt. Wenn ich mich bei den Versuchen 1, 2, 4, 5, 7 und 8 auf jeweils 2 Versuchstiere beschränkte, so geschah dies aus dem ebenso verständlichen Grunde, weil das gleichzeitige Überwachen der beiden Versuchstiere (in den Versuchen 3, 6 und 9 sogar von 3 Individuen) und dadurch das notwendige Manipulieren mit 3 Stoppuhren mich vielfach überforderte. Ich konnte dies nur dadurch ermöglichen, daß ich bei den in dem Photokinese-Koffer befindlichen Libellen hinsichtlich des Versuchsbeginns kleine Zwischenräume verstreichen ließ.

Was nun die bis zu dem Beginn des Vibrierens und des Bewegens der Flügel verstreichende Zeitspannen bei den Versuchstieren mit intakten Ocellen betrifft, so offenbaren sich da zwischen den einzelnen Individuen nicht unerhebliche Unterschiede, welche 2—3 volle Minuten betragen können. Bei den desocellierten Odonaten zeigen sich hinsichtlich ihrer photokinetischen Reaktion keineswegs geringere Differenzen. Entsprechend läßt sich bei den in den beiden letzten Rubriken der Tabelle 2 mitgeteilten zeitlichen Verzögerungen, welche die Ocellenblendung hinsichtlich des Eintrittes einer kinetischen Reaktion verursacht hat, auch ein beträchtliches Fluktuieren konstatieren.

Von dem Versuch 6 abgesehen, handelt es sich bei den Versuchstieren durchweg um Anisopteren. Es ist sicherlich ein Zufall, daß bei dem Experiment 6 von den 3 ♂♂ von *Agrion splendens* — bei dieser Libelle ist als erstes Symptom der Kinese das Aufklappen der über dem Rücken falterartig zusammengelegten Flügel gewertet worden — das Tier a im desocellierten Zustand seine Flugwerkzeuge über 2 Minuten früher bewegte resp. aufklappte als bei unversehrten Stirnagen. Wenn wir deshalb von der Versuchsnummer 6 hier Abstand nehmen, so dokumentiert sich bei den übrigen 5 Anisopteren-Arten ganz eindeutig, daß

die Ausschaltung der Scheitelaugen zu einer Verzögerung des photokinetischen Reaktionsvermögens geführt hat. Auf Grund der in der Tabelle 2 wiedergegebenen experimentellen Unterlagen darf es auch bei den Odonaten als erwiesen gelten, daß es sich bei ihren Ocellen unter anderem um photokinetische Stimulationsorgane handelt.

Um entscheiden zu können, welcher Wellenbereich des Lichtes für die photokinetische Reaktion der Libellen verantwortlich zu machen ist, wurden die einzelnen Abteile des Photokinese-Koffers verschließenden Glasplatten durch Filter ausgetauscht, welche für den infraroten, dann den sichtbaren und den ultravioletten Bereich des Sonnenlichtes eine verschiedene Durchlässigkeit besitzen. Für die betreffenden Versuche standen mir 2 Schottfilter des Glaswerkes SCHOTT & GEN. in Mainz und 2 Farbfilter der Fa. MUSTER-SCHMIDT in Göttingen zur Verfügung. Die angestellten Versuche befriedigten insofern nicht, da ich aus dem schon aufgezeigten Grund auf das Experimentieren bei direktem Sonnenlicht verzichten mußte. Hier sei nur soviel mitgeteilt, daß sich bei den Versuchstieren und zwar sowohl bei den desocellierten wie auch den ocellenintakten unter dem Farbfilter IR 700, welcher den sichtbaren und auch den ultravioletten Wellenbereich der elektromagnetischen Schwingungen absorbierte und nur Infrarot passieren ließ, keine kinetische Reaktion konstatieren ließ. Da ich jedoch bei diffusem Tageslicht die Versuche anstellte, vermag ich nicht zu entscheiden, ob das an den Tag gelegte negative Verhalten der Libellen so gedeutet werden darf, daß die Ocellenerregung hauptsächlich von den sichtbaren und ultravioletten Strahlen des Lichtes bewirkt wird.

Ehe noch herausgestellt werden soll, ob den Stirnagen der Odonaten noch andere Funktionen zuerkannt werden müssen, seien die Versuche besprochen, durch welche geklärt werden sollte, ob von unseren Insekten die Elimination der Ocellen in natura überstanden werden kann.

Sind die Stirnagen der Odonaten als lebenswichtige Organe zu betrachten ?

Es steht wohl außer allem Zweifel fest, daß sich diese Frage nicht durch Laboratoriumsuntersuchungen, also etwa mit Hilfe des elektrophysiologischen Verfahrens, klären läßt. Von mir sind daher in der letzten Julidekade und in der ersten Augushälfte des Sommers 1963 im Berbketal bei Arnsberg und an dem Hevebecken der Möhnetalsperre umfangreiche Ocellenblendungen bei *Cordulegaster boltonii* und *Lestes sponsa* vorgenommen worden. Den Tieren wurde nach dem Eingriff die Freiheit geschenkt. Doch ehe wir uns hier mit den

von mir gemachten Feststellungen befassen, sei kurz die Frage diskutiert, ob auf Grund der vorliegenden Literatur die Stirn­augen der Insekten als lebenswichtige Einrichtungen anzusehen sind. BOZLER (1925, 156) hebt bereits hervor, „daß der Ausfall der Ocellen das Verhalten der Tiere nicht merklich verändert“. Während nach den Angaben von REAUMUR (1740), BARTH (1851) und SCHÖNFELD (1865) das Ausschalten der Ocellenfunktion bei der Biene einen desorientierenden Einfluß zur Folge haben soll, wird dies auf Grund ausgedehnter Versuche von zahlreichen anderen Forschern, wie MARCELL DE SERRES (1813), FOREL, PLATEAU, BUTTEL-REEPEN, HESSE und LINK in Abrede gestellt. Bei MÜLLER (1931, 377), welcher Bienen mit unversehrt gebliebenen Lacküberzügen auf den Stirn­augen noch nach Wochen im Stock beobachtet hat, heißt es: „unbedingt lebenswichtige Organe sind die Ocellen nicht“. Seine Beobachtungen scheinen durch die Untersuchungen von LINDAUER & SCHRICKER (1963) insofern bestätigt zu werden, als sich die desocellierten Bienen zwar hinsichtlich des zeitlichen Beginns der Dämmerungsflüge beeinträchtigt zeigten, doch aber zum Stock auch ohne diese Rezeptoren für schwache Lichtintensitäten zurückfanden. Nach MÜLLER kann die Bedeutung der Stirn­augen schon aus dem Grunde ihrer vorzüglichen Ausbildung bei vielen Insektengruppen keine unwesentliche sein. Seiner Ansicht schließt sich HOMANN (1924, 565) an, wenn er hervorhebt, daß „man so gut ausgebildete Organe mit so verschiedenen spezialisierten Strukturen nicht als rudimentär bezeichnen kann“. Setzt schon die Klärung der Ocellenfunktion diesbezügliche getrennte Untersuchungen bei den verschiedensten Insektengruppen voraus, so gilt dies noch weit mehr bei der Entscheidung, ob die Stirn­augen von den Trägern entbehrt werden können. Es ist sicherlich kein Zufall, wenn die zitierten Autoren, von denen die Lebensnotwendigkeit der Stirn­augen in Frage gestellt wird, bei ihrer Feststellung sich auf Wahrnehmungen berufen, welche bei der Honigbiene gemacht worden sind. Bei diesem domestizierten Insekt, das infolge seiner engen Bindung an den heimischen Stock mit der eingebrachten Tracht immer wiederum zu demselben zurückkehrt, läßt sich die Frage nach der Entbehrlichkeit der Stirn­augen am leichtesten entscheiden. Für die Untersuchung des Problems, ob von den Libellen die Ocellenblindung und dadurch ihr Nichtgebrauch ohne eine Beeinträchtigung ihrer Lebensfunktionen hingenommen werden kann, konnten von mir nur Arten herangezogen werden, welche sich durch eine große Standortstreue auszeichnen. Nur in diesem Falle ließ sich hinsichtlich der Elimination der Ocellenfunktion an den auf den Eingriff folgenden Tagen ihr Verhalten studieren. Da sich *Cordulegaster boltonii* und noch mehr *Lestes sponsa* durch eine enge Bindung an ihren Entwicklungsbiotop auszeichnen, wurde von beiden Libellen-Arten an verschiedenen Tagen eine größere Anzahl — von der Quellungfer jeweils 5—15, von der Brautjungfer sogar 25—35 Stück — eingefangen; dann wurden bei ihnen durch Lackierung die Ocellen ausgeschaltet. Nach dem Besprühen der Flügelunterseiten mit dem Farbaerosol wurde den desocellierten Odonaten die Freiheit geschenkt. Um die Versuchsserien bei einer Wiederbeobachtung leicht unterscheiden zu können, hatte ich zum Kolorieren der

Flügel mehrere Druckzerstäuber zur Verfügung, welche nebst dem Treibgas (Frigengemisch) mit verschiedenen Farblösungen beschickt waren.

Ich habe im Sommer 1963 von *Cordulegaster boltonii* insgesamt 64 ♂♂ und von *Lestes sponsa* sogar 112 ♂♂ und 18 ♀♀ ocellengeblendet und fliegen lassen. Beim Abflug fiel mir auf, daß die betreffenden Individuen der Anisoptere steil aufwärts flogen und bald in den Baumkronen ‚verschwanden‘, während die Angehörigen der Zygoptere sich an den Zweigen der benachbarten Weidensträucher oder den Stengeln der Uferpflanzen (*Phragmites communis*, *Equisetum limosum*) niederließen. Es dauerte bei den letzteren oft viele Minuten, bis sie die gewählte Unterlage wechselten. Diese Zeitspanne diente offenbar dazu, der durch den Eingriff gegebenen Einschränkung der optischen Perzeptibilität irgendwie zu begegnen. Von den ocellengeblendeten Individuen von *Cordulegaster boltonii* habe ich vereinzelt Tiere, einmal gleichzeitig zwei noch am fünften Tag nach dem Eingriff im Sonnenglast Insekten jagen sehen. Dabei wechselten sie mitunter auch in die von den Bäumen und dem Ufergebüsch beschatteten Regionen. Im Gegensatz zu den intakten Artgenossen konnte man dieser Libellen nur noch an sonnigen Tagen ansichtig werden. Mir fiel weiter auf, daß ich an den betreffenden Tagen immer erst der unversehrt gebliebenen Artgenossen ansichtig wurde. Dies würde bedeuten, daß die Ausschaltung der Stirnagen zu einer Einschränkung der täglichen Flugzeiten geführt hat. Noch eine weitere Änderung ihres Verhaltens erscheint mir mitteilenswert. Die intakt gelassenen ♂♂ flogen nicht selten ganz niedrig und langsam über dem Berbke-Rinnsal dahin. Sie waren wohl dabei auf der Suche nach eierlegenden ♀♀. Ich habe einige Male ocellenintakt gelassene ♂♂ an den Flügelunterseiten koloriert und fliegen lassen. Von diesen Stücken konnte ich regelmäßig in den nächsten Tagen einige Vertreter bei dem „Abpatrouillieren über dem Rinnsal“ beobachten, dagegen niemals ein Stück von den desocellierten Libellen.

Während Vertreter der Quelljungfer mit ausgeschalteten Stirnagen sich nur in den auf den Eingriff folgenden Tagen ausmachen ließen, konnte ich desocellierte Individuen von *Lestes sponsa* noch 3 Wochen nach der Ocellenblendung am Hevebecken beobachten. Diese Tatsache scheint dafür zu sprechen, daß die Ausschaltung der Stirnagen von den Zygopteren leichter als von den Anisopteren vertragen wird. Dieses unterschiedliche Verhalten steht sicherlich bei den Kleinlibellen mit den geringeren Flugleistungen im Zusammenhang, bei denen aus diesem Anlaß auf die „Lichtortung“ eher verzichtet werden kann. An den ocellengeblendeten Lestiden fiel mir weiter auf, daß sie gegenüber ihren intakt gelassenen Artgenossen sich weniger agil und weniger vorsichtig zeigten. Ich habe wiederholt von ihnen einzelne Individuen — übrigens auch bei *Cordulegaster boltonii* — eingefangen und konnte mich dann durch Lupenbetrachtung ihrer Scheitelregion davon überzeugen, daß der das Ocellsdreieck bedeckende Lacküberzug noch intakt war. Es ist gut denkbar, daß die ocellengeblendeten Odonaten durch die Beeinträchtigung ihres Verhaltens — z. B. Abnahme der Agilität und Vorsicht, Schwächung der Reaktionsgeschwindigkeit

etc. — feindlichen Umweltseinflüssen eher erliegen als die intakt gelassenen Artgenossen. Ob durch die Ocellenblendung andere Lebensfunktionen — ich denke da besonders an Paarung und Eiablage — in Mitleidenschaft gezogen werden, kann wohl erst auf Grund noch umfangreicherer Blendungsversuche entschieden werden. Sicherlich existieren hinsichtlich der Verträglichkeit der Ocellenausschaltung sowohl individuelle als auch artliche Unterschiede. Bei *Aeschna cyanea*, von der ich wiederholt an mehreren Tagen jeweils eine größere Stückzahl desocellierte, fiel mir wiederholt bei den abfliegenden Stücken auf, daß ihr Abflug schwankend war bzw. wellenförmig vor sich ging. Die Tiere „taumelten“ im Fluge zur Erde, um sich dann hoch zu schwingen und schließlich schräg aufwärts fliegend (oft in Richtung auf die Sonne) das Weite zu suchen. Bei der Beobachtung dieses Verhaltens verdichtete sich bei mir der Eindruck, daß durch die Ocellenblendung die Orientierung der Tiere („Lichtortung“) irgendwie beeinträchtigt worden ist. MITTELSTAEDT (1950, 452) fielen bei *Anax imperator* nach dem Lackieren der Stirnagen „am freifliegenden Tier eigenartige, schwer analysierbare Ausfallserscheinungen“ auf.

Anläßlich eines kurzen Ferientaufenthaltes im Sommer 1964 im Seener Seengebiet (Oberbayern) habe ich an 3 verschiedenen Tagen 66 ♂♂ + 12 ♀♀ von *Agrion splendens* an dem aus dem Bannsee fließenden Schwellengraben ocellengeblendet und dann fliegen lassen. Dabei ließ sich ein zum Teil verschiedenes Verhalten beobachten. Einige Tiere fußten an den Uferpflanzen, während das Gros hinaus auf die Wasseroberfläche „flatterte“, um sich dort auf Nupharblättern oder an den Stengeln der aus dem Wasser ragenden Sprosse von *Sparganium racemosum* niederzulassen. Erstere zeigten sich offensichtlich stärker gehemmt und ließen sich nur durch Fingerberührung zu einem Weiterflug veranlassen, während die letzteren mehrfach von den unversehrten Artgenossen „aufgescheucht“ und dann verfolgt wurden. Bei den an Uferpflanzen Schutz suchenden Individuen waren leicht die mit den Vorderbeinen auf der Kopfplatte vorgenommenen Putzbewegungen zu bemerken. Da *Agrion splendens* keine Bindung an den Entwicklungsbiotop besitzt, war mir eine Wiederbeobachtung bei den ocellengeblendeten Tieren an den nächsten Tagen nicht vergönnt.

Wenn es auf Grund meiner bei den Libellen angestellten Untersuchungen als erwiesen gelten kann, daß die Ocellenblendung von ihnen zwar um Tage (bei der Anisoptere *Cordulegaster boltonii*) ja sogar um Wochen (so bei der Zygoptere *Lestes sponsa*) überlebt werden kann, so wird es von diesen Experimenten erhärtet, daß sich diese Tiere einerseits in ihrem Verhalten stark gehemmt zeigen und andererseits für weitere Lebensfunktionen — ich denke hierbei besonders an die Fortpflanzungsverhältnisse, wie Paarung und Eiablage — ausscheiden. Aus diesem Grunde dürfen die Ocellen bei den Libellen sowohl als lebensnotwendige als auch -wichtige Einrichtungen betrachtet werden. Offensichtlich sind die betreffenden Verhältnisse bei den Odonaten andere als beispielsweise bei den Bienen.

Kommen den Libellenocellen außer einer photokinetischen und phototaktischen Stimulation noch andere Funktionen zu ?

Auf Grund der vorausgeschickten Darlegungen dürfen die Libellenocellen als Regulationseinrichtungen herausgestellt werden, die ihre Träger von Schwankungen der Lichtintensität unabhängig machen und dadurch die Facettenaugen als Haupt-Stimulationsorgane unterstützen. Im Gegensatz zur Ansicht von BOZLER (1925, 176) wirken sich aber bei den besonders schnell fliegenden Odonaten infolge des vorzüglichen Baues sowohl der Komplexaugen als auch der Stirnagen Fluktuationen der elektromagnetischen Schwingungen am allerwenigsten aus. Man kann immer wieder bei diesen „Sonnenkindern“ beobachten, wie sie ihre Jagdflüge auch im Schatten, ja im diffusen Waldesdunkel stur fortsetzen. Wenn sie schließlich bei längerem Ausfall des direkten Sonnenlichtes Schutz im Laubwerk von Bäumen suchen, so ist hierfür der Hauptgrund darin zu suchen, daß mit dem Ausfall der Insolation gleichzeitig ein Absinken der Temperaturverhältnisse verbunden ist. Daß sich in dieser Hinsicht bei den einzelnen Libellen-Arten große Verhaltensunterschiede offenbaren können, ist jedem erfahrenen Odonatensammler eine bekannte Erscheinung.

Die „raumdimensionale“ Anordnung und großemäßig die unterschiedliche Ausbildung dieser Kondensatoren für die einfallenden elektromagnetischen Schwingungen sowohl bei den Anisopteren als auch den Zygopteren zwingt mich dazu, hier eine weitere Teilfunktion dieser Unterstützungseinrichtungen der Facettenaugen herauszustellen. Die Apertur nämlich des mächtig entwickelten Frontalocellus — bei den zu Dämmerungsfiegen tendierenden Großlibellen ist er besonders riesig — öffnet sich nach vorn und damit in der Hauptflugrichtung, während die Aperturen der kleineren Lateralocellen sich seitwärts öffnen bzw. seitwärts gerichtet sind. Sie informieren ihre Träger deshalb nicht nur über unterschiedliche Lichtstärken, sondern auch über die Lichtrichtung. Die Perzeption von geringen Lichtquantitäten und gleichzeitig die der Richtung der einfallenden elektromagnetischen Schwingungen ermöglichen diesen oft rasant fliegenden Insekten erst die schnelle optische Orientierung. Der Bedeutung der Libellenocellen für die Lichtortung glaubt der Verfasser dadurch am ehesten gerecht zu werden, bei diesen Einrichtungen, welche nicht zu einer visuellen Perzeption fähig sind, von einer Art Lichtkompaß zu sprechen. Daß die Stirnagen der Insekten auch eine Rolle bei der Richtungsorientierung spielen müssen, ist bereits von HOMANN, BOZLER (1925, 165) und MÜLLER zum Ausdruck gebracht worden.

Für die Anfertigung der photographischen Aufnahmen bleibe ich den Herren Dr. GERHARD JURZITZA (Fig. 5—7) vom Botanischen Institut der Technischen Hochschule in Karlsruhe, Dr. med. HERBERT KIEBITZ-Beelen/Westfalen (Fig. 1, 3) und Druckereibesitzer OTTO WOELKE-Hagen (Fig. 2, 4, 8—12) zu Dank verpflichtet. Mit Material (konservierte Köpfe von Odonaten) für die Untersuchungen unterstützten mich außer Dr. JURZITZA-Karlsruhe Herr Dipl.-Biol. Dr. HANS SCHIEMENZ vom Institut für Landesforschung und Naturschutz in Halle (Saale), und zwar dessen Zweigstelle in Dresden, und vor allem Madame F. CASSAGNE-MÉJEAN vom Laboratoire de Biologie générale der Universität in Montpellier. Für die Überlassung von Literatur bin ich schließlich Frau SAADET

BEYRAMOGLU-ERGENE, Istanbul Universited, Fen Fakultesi Zooloji, Istanbul (Türkei) und den Herren Dr. HEINRICH HOMANN-Göttingen, Professor Dr. PHILIPP RUCK, Department of Biologie, University of Wisconsin in Madison, U.S.A., Professor Dr. HANSJOHEM AUTRUM vom Zoologischen Institut der Universität München und ganz besonders Dr. NORBERT METSCHL, Göggingen über Augsburg, zu Dank verbunden. Der zuletzt genannte Herr ließ mich seine Dissertation noch vor ihrer Veröffentlichung einsehen. Worte des Dankes darf ich auch finden für die Leitung der Gesellschaft für elektrochemische Industrie Dr. ALEXANDER WACKER-München, die mir wiederholt verschiedene Lösungen von Silicoharz in Aceton und Toluol zur Verfügung stellte. Dieser für die Ausschaltung der Stirnocellen der Libellen geradezu vorzüglich geeignete Lack wurde von mir zuerst durch den Zusatz von Farbruß, später aber durch Einrühren von Teerfarben (ich beschränkte mich bei dem Augenlack auf die methanollösliche Farbe „Ceresschwarz“) völlig für das Licht undurchlässig gemacht. Den Farbruß überließ mir die Abteilung für Ruß der DEGUSSA in Frankfurt (Main), während mir ein ganzes Sortiment von Teerfarben — sie leisteten mir gute Dienste bei der Herstellung der verschiedenen Farblösungen, welche in Form von Druckzerstäubern zum Markieren der Odonaten dienten — die Farbenfabriken BAYER in Leverkusen zugehen ließen. Ich darf den Direktionen der beiden Unternehmen an dieser Stelle ebenfalls danken.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

Bei den Anisopteren und den Zygopteren weisen die in Dreiecksform auf der Vertexregion untergebrachten Stirnagen hinsichtlich ihrer Aperturen deutliche Unterschiede auf. Während sich bei den Großlibellen der größere Frontalocellus mehr nach vorn, also in der Hauptflugrichtung, die beiden kleineren seitlichen Punktaugen lateralwärts öffnen, sind bei den Kleinlibellen die Aperturen aller drei Scheitelaugen aufwärts gerichtet. Bei den „Ungleichflüglern“ erfährt das Ocellusdreieck — eine Ausnahme bilden die Angehörigen der Gomphidae — einerseits durch die mächtige Ausbildung der Komplexaugen und den vor denselben befindlichen Chitinwulst und andererseits durch die halbkugelig aufgeblähte Stirnblase eine räumliche Einengung. Der auf diese Weise entstehende Eindruck einer grubenartigen Versenkung der Stirnagen — dies gilt besonders von dem Medianocellus, weniger von den beiden Lateralocellen — ist gegenüber der offenen und freien Lage der Stirnocellen bei den Zygopteren mit einer gewissen Einschränkung des Lichteinfalles verbunden, welche sich aber für die Perzeption der in der Hauptflugrichtung das mittlere Punktauge treffenden Lichtstrahlen günstig auswirken muß.

Da sich bei den Vertretern der beiden Unterordnungen der Odonaten die Scheitelaugen in verschiedenen Niveaus „installiert“ befinden, kann von einer raumdimensionalen Anordnung derselben gesprochen werden.

Über die Breiten- und Längendurchmesser der ellipsoidisch geformten Cornealinsen, welche als Kondensatoren die elektromagnetischen Schwingungen auf die photorezeptorischen und -transformierenden Elemente der Retina leiten, werden durch genaue Messungen dieser dioptrisch arbeitenden „Hilfsorgane der zusammengesetzten Augen“ bei einer Reihe von Anisopteren- und Zygopteren-Arten genaue Angaben gemacht. Die größeren Dimensionen der Stirnagen der Großlibellen, welche sicherlich mit einem stärkeren Differenzierungsgrad der die elektromagnetischen Schwingungen perzipierenden und transformierenden Zellelemente der Retina verbunden sind, gegenüber denen der Kleinlibellen werden mit den besseren Flugleistungen der ersteren in Zusammenhang gebracht.

Der Umstand, daß bei den zu Dämmerungsflügen tendierenden Anisopteren der Medianocellus auffallend groß ausgebildet ist, rechtfertigt die in der Literatur von anderen Insekten vertretene Annahme, daß auch die Libellenocellen als Rezeptoren für geringe Lichtintensitäten aufzufassen sind, die auf Grund dieser Funktion die Leistungen der Facettenaugen nachhaltig unterstützen.

Durch verhaltenskundliche Experimente, welche ohne Ausnahme in der freien Natur ausgeführt wurden, wird weiter bestätigt, daß auch den Stirnagen der Odonaten die Aufgabe einer photokinetischen und phototaktischen Stimulation zufällt. Auf

Grund der von RUCK mit dem elektrophysiologischen Verfahren auch bei den Libellen erzielten ERGs sind bei diesen Insekten die Ocellen ob ihrer phasischen Eigenschaften geradezu für die Perzeption von Helligkeitsänderungen prädestiniert. Aus diesem Grunde wäre bei der experimentellen Erprobung der photokinetischen Reaktionsfähigkeit statt einer Heranziehung stationären Lichtes die Verwendung einer Lichtquelle mit schnell aufeinanderfolgenden Helligkeitsänderungen notwendig gewesen. Da sich eine wirklich leistungsfähige Quelle zur Erzeugung von Flimmerlicht in freier Natur nicht in Betrieb setzen ließ, mußte auf eine entsprechende Ausweitung meiner Experimente verzichtet werden. Weil das Verhalten der Libellen weitgehend von den thermischen Gegebenheiten mitbestimmt wird, experimentierte ich nicht bei direktem Sonnenlicht, sondern unter diffusum Tageslicht. Dies war wohl auch der Hauptgrund, daß die Versuche nicht befriedigten, durch welche geklärt werden sollte, welcher Wellenbereich des Lichtes für die photokinetische Reaktion der Versuchstiere verantwortlich gemacht werden darf.

Durch Freilassen der ocellengeblendeten Odonaten, deren Flügelunterseiten mit einem Farbaerosol weithin sichtbar gekennzeichnet worden waren, sollte geklärt werden, ob die Scheitelaugen als lebenswichtige Organe zu werten sind. Es wird der Nachweis erbracht, daß die ocellengeblendeten Anisopteren (Versuchstier: *Cordulegaster boltonii*) einige Tage, die Zygopteren (Versuchstier: *Lestes sponsa*) sogar einige Wochen den Eingriff überleben können. Diese Beobachtungstatsache darf wohl so gedeutet werden, daß die Ocellenfunktionen zum Teil von den Komplexaugen mitübernommen bzw. beim Ausfall der ersteren von seiten der letzteren teilweise kompensiert werden können. Gegenüber den intakt gelassenen Artgenossen zeigt sich aber das Verhalten der ocellengeblendeten Odonaten (*Cordulegaster boltonii* und *Lestes sponsa*) ungünstig beeinflusst, so daß wichtige Lebensfunktionen nicht mehr ausgeübt werden können. Demnach dürfen bei den Libellen die Stirn- und Seitenaugen weit mehr als z. B. bei den Bienen nach den Untersuchungen von LINDAUER & SCHRICKER als lebensnotwendige Einrichtungen betrachtet werden.

Auf Grund der raumdimensionalen Anordnung und größtmäßig wegen ihrer unterschiedlichen Ausbildung dürften mit größter Wahrscheinlichkeit die Ocellen der Odonaten ihre Träger auch über die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen informieren.

Summary

The ocelli of the Odonata form a triangle in the vertex region. The apertures of the larger median frontal eye of Anisoptera open in the main direction of flight and those of their smaller lateral ocelli open sideways, while the ocellus lenses of Zygoptera look in a more upward direction. Apart from the Gomphidae, the ocellus triangle of the great dragon-flies is compressed in space and consequently has a reduced incidence of light, which must have a favourable influence, however, on the perception of light in the direction of flight. The larger dimensions of the frontal eyes of Anisoptera, which certainly are connected with a greater degree of differentiation of the structural elements of the retina, are seen in relation with the better flight performance of the great dragon-flies. The fact that the median ocelli of Anisoptera, which tend to fly in twilight, are especially large, confirms their interpretation as "receptors for light of low intensity". The results of behavioural experiments suggest that the ocelli of dragon-flies also have the function of both phototactic and photokinetic stimulation. Their arrangement in space and dimension indicates that they inform also of the direction of the incident light rays.

Резюме

От стоящих у стрекоз в треугольнике лобных глаз открываются апертуры среднего, более большого лобного глаза у Anisoptera в направлении лёта, менее большие латеральные открываются к сторонам. У Zygoptera направления зрения направлены более вверх. Кроме у Gomphidae у других Anisoptera треугольник лобных глаз узнаёт насчёт своего объёмного уплотнения и уплотнение по падению света, которое отражается на перцепцию в опреде-

лётном направлении лёта благоприятно. Более большие размеры лобных глаз у Anisoptera, которые наверно связаны более лучшей степенью дифференциацией строительных элементов сетчатой оболочки, связываются с более хорошими летательными успехами. У тех Anisoptera, которые летают в рассвете, медианные лобные глаза особенно хорошо развиты. Это укрепляет их объяснение как „рецепторы для маленьких световых интенсивностей“. Описанные эксперименты по поведению говорят о том, что лобные глаза у стрекоз имеют и стимуляцию по фототаксии и фотокинетики. Их объёмное расположение указывает на то, что их носители и информируются о направлении падающих лучей света.

Literatur

- AUTRUM, H. & METSCHL, N., Beziehungen zwischen Lichtreiz und Erregung im Ocellusnerven von *Calliphora erythrocephala*. Ztschr. Naturforsch., **16b**, 384—388; 1961.
- , Die Arbeitsweise der Ocellen der Insekten. Z. f. vergl. Physiol., **47**, 256—273; 1963.
- BALDUS, K., Experimentelle Untersuchungen über die Entfernungslokalisation der Libellen. Z. f. vergl. Physiol., **3**, 475—505; 1926.
- BECHER, G., Beiträge zur Raumorientierung der Schabe *Periplaneta americana*. Z. f. vgl. Physiol., **10**, 497—526; 1929.
- BEYRAMOGLU-ERGENE, S., Untersuchungen über den Einfluß der Ocellen auf die Fluggeschwindigkeit der Wanderheuschrecke *Schistocerca gregaria*. Z. f. vergl. Physiol., **48**, 467—480; 1964.
- BOZLER, E., Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Stirnagen der Insekten. Z. f. vgl. Physiol., **3**, 145—182; 1926.
- BUDDENBROCK, W. v., Vergleichende Physiol., **1**, [171—173]; 1952.
- CASSIER, P., Le phototropisme du criquet migrateur. C. R. Zool. France, **85**, 165; 1960.
- , Rôle des Ocelles frontaux chez *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). Insectes soc., **9**, 213f.; 1962.
- CHAUVIN, R., Progrès recents dans l'étude du comportement des insectes. Ann. Biol., **1**, 207; 1962.
- CORBET, PH. S., The Life-History of the Emperor Dragonfly *Anax imperator* LEACH (Odonata, Aeschnidae). J. Anim. Ecol., **26**, 1—69; 1957.
- CORNWELL, P. B., The functions of the ocell of *Calliphora* and *Locusta*. J. exp. Biol., **32**, 217; 1955.
- DEMOLL, R. & SCHEURING, L., Die Bedeutung der Ocellen bei Insekten. Zool. Jahrb., Abt. allgem. Zool. u. Physiol., **31**, 519—628; 1912.
- FRISCH, K. v., Die Bienen und ihr Himmelkompaß. In: Reden und Gedenkworte, **2**, 155 bis 161; 1956/57.
- , Wie die Insekten in die Welt schauen. Stud. Generale, **10**, 204—210; 1957.
- , Die Erforschung der Sinnesleistungen bei Insekten. Mitt. d. Schweiz. Entom. Ges., **39**, 139—145; 1958.
- FRISCH, K. v., LINDAUER, M. & DAUMER, K., Über die Wahrnehmung polarisierten Lichtes durch das Bienenauge. Experimentia, **16**, 1—13; 1960.
- FRISCH, K. v., LINDAUER, M. & SCHNEIDLER, F., Wie erkennt die Biene den Sonnenstand bei geschlossener Wolkendecke. Naturw. Rundsch. Jg. 1960, p. 169—172; 1960.
- GOLDSMITH, T. H. & RUCK, P., The spectral sensitivities of dorsal ocelli of cockroaches and honeybees. J. gen. Physiol., **41**, 1171; 1957.
- GÖTZE, G., Untersuchungen bei Hymenopteren über das Vorkommen und die Bedeutung der Stirnagen. Zool. Jb. Abt. allgem. Zool. u. Physiol., **44**, 211—268; 1927.
- GOUSTARD, M., Réaction phototrope et régulation du comportement chez l'imago mâle du *Blattella germanica*. Bull. biol. France et Belg., Suppl., **45**; 1958.
- HASSENSTEIN, B., Wie sehen Insekten Bewegungen? Naturwiss., **48**, 207—214; 1961.
- HEIDERMANNS, C., Grundzüge der Tierphysiologie. [Not. p. 375], Stuttgart; 1957.

- HESS, C. v., Untersuchungen zur Physiol. d. Stirnagen bei Insekten. Pflüg. Arch. f. d. ges. Phys., **181**, 1—16; 1920.
- HOLST, E. v., Vom Flug der Tiere und vom Menschenflug der Zukunft. Biolog. Jahresheft d. V.D.B. für 1964, p. 35—55; 1964.
- HOMANN, H., Zum Problem der Ocellenfunktion bei den Insekten. Ztschr. f. vergl. Phys., **1**, 541—578; 1924.
- , Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen. I. Untersuchungsmethoden, II. Das Sehen der Salticiden. Ztschr. f. vergl. Phys., **7**, 201—239; 1928.
- HOYLE, G., Functioning of the insect ocellae nerve. J. exp. Biol., **32**, 397; 1955.
- KALMUS, H., Correlation between flight and vision, and particularly between wings and ocelli, in insecta. Proc. ent. Soc. London A, **20**, 84; 1945.
- KROGH, A. & WEIS-FOGH, T., A roundabout for studying sustained flight of locusts. J. exp. Biol., **29**, 211; 1952.
- LINDAUER, M. & SCHRIEKER, B., Über die Function der Ocellen bei den Dämmerungsflügen der Honigbiene. Biol. Zbl., **82**, 721—725; 1963.
- MAY, E., Libellen oder Wasserjungfern. 27. Teil der Tierwelt Deutschlands, herausgegeben von F. & M. DAHL. Jena; 1933.
- MÉDIONI, J., Les organes de stimulation photique chez *Drosophila melanogaster*. Non-spécificité de cette stimulation relativement aux réactions à la lumière. C. R. Soc. Biol., Paris, **153**, 1845 bis 1848; 1959.
- , Contribution à l'étude psycho-physiologique et génétique du phototropisme d'un insecte: *Drosophila melanogaster* MEIG. These Fac. des Sci. Strasbourg; 1961.
- MITTELSTAEDT, H., Physiologie des Gleichgewichtssinnes bei fliegend. Libellen. Z. f. vergl. Physiol., **32**, 422—463; 1950.
- METSCHL, N., Elektrophysiologische Untersuchungen an den Ocellen von *Calliphora*. Z. f. vgl. Physiol., **47**, 230—255; 1963.
- MÜLLER, E., Experimentelle Untersuchungen an Bienen und Ameisen über die Funktionsweise der Stirnocellen. Z. f. vgl. Physiol., **14**, 349—384; 1931.
- MÜNCHBERG, P., Zur Biologie der Odonatengenera *Brachytron* EV. und *Aeschna* FBR. Z. f. Morphol. und Ökol. der Tiere, **20**, 172—232; 1930.
- , Zur Bindung der Libelle *Aeschna viridis* EVERSM. an die Pflanze *Stratiotes aloides* L. (Odonata). Nachr.bl. Bayer. Ent., **5**, 113—118; 1956.
- , Über ein westfälisches Vorkommen von *Cordulegaster boltonii* (DONOVAN) und die von demselben aufgegebenen zoogeographischen Fragen, zugleich ein Beitrag zur Ethologie und Biologie dieser Großlibelle (Odonata). Nachr.bl. Bayer. Ent., **13**, 9—13, 26—31, 37—39; 1964.
- PARRY, D. A., The function of the insect ocellus. The Journ. of Exper. Biol., **34**, 211—219; 1949.
- RICHARD, G., Le phototropisme du Termeite à cou jaune (*Calotermes flavicollis*) et ses bases sensorielles. Ann. Sci. nat. Zool., **12**, 485; 1950.
- RUCK, P., Electrical responses of insect dorsal ocelli. J. cell. comp. Physiol., **44**, 527—533; 1954.
- , The electrical responses of dorsal ocelli in cockroaches and grasshoppers. J. Insect Physiol., **1**, 109; 1957.
- , Dark adaptation of the ocellus in *Periplaneta americana*, a study of the electrical responses in illumination. J. Ins. Physiol., **2**, 189—198; 1958.
- , A comparison of the electrical responses of compound eyes and dorsal ocelli in four insect species. J. Ins. Physiol., **2**, 261—274; 1958.
- , Electrophysiology of the insect dorsal ocellus. I. Origin of the component of the lectroretinogramm. J. gen. Physiol., **44**, 605—627; 1961 a.
- , Electrophysiology of the insect dorsal ocellus. II. Mechanism of generation and inhibition of impulses in the ocellar nerve of dragonflies. J. gen. Physiol., **44**, 629—639; 1961 b.
- , Electrophysiology of the insect dorsal ocellus. III. Responses of flickering of the dragonfly ocellus. J. gen. Physiol., **44**, 641—657; 1961 c.

- RUCK, P., Photoreceptor cell response and flicker fusion frequency in the compound eye of the fly *Lucilia sericata* (MEIGEN). Biol. Bull., **120**, 375–383; 1961 d.
- , On photoreceptor mechanisms of retinula cells. Biol. Bull., **123**, 618–634; 1962.
- RUCK, P. & EDWARDS, G. A., The fine structure of the insect ocellus. 1958.
- SCHIEMENZ, H., Die Libellen unserer Heimat. Jena; 1953.
- SCHMIDT, EBERHARD, Biologisch-ökologische Untersuchungen an Hochmoorlibellen (Odonata). Ztschr. f. wiss. Zool., **109**, 313–336; 1964.
- SCHMIDT, ERICH, Libellen, Odonata. In: BROHMER, P., EHRMANN, P. & ULMER, G., Die Tierwelt Mitteleuropas, **4**, Insekten. T. 1. Leipzig, 66 pp.; 1929.
- SCHREMMER, F., Bemerkungen zur Ocellenfunktion bei Hummeln. Öst. zool. Z., **2**, 242 f.; 1949.
- SCHUMANN, H., Beobachtungen an gekennzeichneten Libellen (Odonata). Ber. d. Naturhist. Ges. Hannover, **104**, 105–111; 1959.
- , Neue Beobachtungen an gekennzeichneten Libellen (Odonata). Naturhist. Ges., **105**, 39–42; 1961.
- TIMM, W., Dämmerungsflieger unter den einheimischen Libellen. Insektenbörse, **19**, 180–181; 1902.
- VALLE, K. J., Verbreitungsverhältnisse der südostfennoskandischen Odonaten. Acta Entomol. Fennica, **10**; 1962.
- VOLKONSKY, M., Sur la photo-akinèse des acridiens. Arch. Inst. Pasteur Algér., **17**, 194; 1939.
- WEBER, H., Lehrbuch der Entomologie. Jena; 1933.
- , Grundriß der Insektenkunde. Stuttgart; 1954.
- WEIS-FOGH, T., An aerodynamic sense organ in locuste. Proc. 8th Inst. Congr. Ant. Stockholm 1948, 584; 1950.
- , Fat combustion and metabolic rate of flying locusts (*Schistocerca gregaria* FORSKAL). Phil. Trans. B, **237**, 1–16; 1952.
- , Part II. Flight performance of the desert locust (*Schistocerca gregaria*). Phil. Trans. B, **239**, 459 f.; 1956.
- , Part IV. Notes on sensory mechanisms in locust flight. Phil. Trans. B, **239**, 553; 1956.
- WELLINGTON, W. G., Motor responses evoked by the dorsal ocelli *Sacrophaga alderichi* PARKER and the orientation of the fly to plane polarized light. Nature (London), **172**, 1177; 1953.
- WIGGLESWORTH, V. B., The Principles of Insect Physiology. London; 1953. Deutsche Übersetzung von MARTIN LÜSCHER. Basel; 1959.
- WOLSKY, A., Optische Untersuchungen über die Bedeutung und Funktion der Insektenocellen. Z. f. vergl. Physiol., **12**, 783; 1930.
- , Weitere Untersuchungen zum Ocellenproblem. Die optischen Verhältnisse der Ocellen der Honigbiene. Z. f. vergl. Physiol., **14**, 385; 1931.
- , Stimulationsorgane. Biol. Reviews, **8**, 370–417; 1933.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology](#)

Jahr/Year: 1966

Band/Volume: [16](#)

Autor(en)/Author(s): Münchberg Paul

Artikel/Article: [Zum morphologischen Bau und zur funktionellen Bedeutung der Ocellen der Libellen \(Odonata\). 221-249](#)