

Wie sehen Prachtlibellen?

von Jan Benda

1. Vorgeschichte

Auf dem Libellen-Lager, das am Oberlauf der Loire im französischen Zentralmassiv vom 25. Juli bis zum 8. August 1992 stattgefunden hat, haben wir intensiv das Verhalten der Prachtlibelle *Calopteryx xanthostoma* beobachtet (näheres darüber in dem Artikel "Verhaltensbeobachtungen an Prachtlibellen" in diesem Heft). Um besser einige bestimmte Verhaltensweisen interpretieren zu können, stellte sich grundsätzlich erst einmal die Frage: "Was, und vor allem wie genau, können die Prachtlibellen ihre Umwelt, insbesondere Artgenossen, wahrnehmen?"

Diese Frage soll hier erörtert werden.

2. Die Sinnesorgane einer Libelle

Zuerst läßt sich ganz schnell klären, ob Libellen außer ihren Facettenaugen noch andere Sinnesorgane haben, die zur Wahrnehmung der weiteren Umgebung geeignet sind:

Libellen können nichts hören, sie erzeugen außer dem gelegentlichen Knistern mit den Flügeln auch keine Geräusche, die der Kommunikation dienen könnten. Die Fühler, die bei den meisten Insekten wichtige Tast- und Riechorgane sind, sind stark verkürzt und es befinden sich einige wenige Riechgruben auf ihnen. Sie dienen hauptsächlich als Windmesser, als Tastsinnesorgane sind sie unbrauchbar. Lediglich an den Mundwerkzeugen sind Geschmacks- und Tastorgane vorhanden. Diese sind aber nur für das Erkennen der Nahrung, nicht zum Erkunden der Umgebung eingerichtet. Die vielen Borsten an Kopf und Thorax dienen als Lagesinn und zur Windmessung. Zwischen den Facettenaugen befinden sich noch drei Punktaugen, über deren Funktion noch keine Einigkeit herrscht, sie spielen wohl auch nur eine untergeordnete Rolle. Die zwei riesigen Facettenaugen (Komplexaugen) sind also die einzigen Sinnesorgane, mit denen Libellen Informationen über ihre weitere Umwelt erhalten können.

Es reicht daher völlig aus, nur die Facettenaugen zu betrachten, wenn mensch sich ein Bild von den Sinneseindrücken, die die Libellen von ihrer Umgebung erhalten, machen will.

3. Einleitung

Da uns während des Lagers keine Fachbücher über Facettenaugen zur Verfügung standen, habe ich mit einfachen physikalischen Überlegungen versucht, aus dem wenigem Wissen, das wir über dieses Thema hatten, das Sehvermögen der Prachtlibellen grob abzuschätzen. Während des Lagers entstand etwa das, was ich in den Abschnitten 5 (Abschätzung des Sehbereichs) und 6 (Das räumliche Auflösungsvermögen) darstellen werde. Nach dem Lager habe ich mir weitere Gedanken darüber gemacht und habe auch etwas Literatur dazu gelesen (leider bin ich aus Zeitmangel noch nicht so richtig fündig

geworden). Die Ergebnisse davon behandle ich im Abschnitt 8 (Funktionsweise der Einzelaugen).

Die Betrachtungen beschränken sich natürlich zwangsläufig darauf, festzustellen, was die Komplexaugen rein von ihrer optischen Funktion zu leisten vermögen. **Ich kann hier nur versuchen herauszufinden, auf welche Weise ein Abbild der Umgebung zu den Sehzellen gelangt. Wie dieses dann letztendlich in Nervenimpulse umgesetzt wird, wie diese miteinander verrechnet werden und was für einen Eindruck die Libelle davon schließlich bekommt, kann ich hier nicht erörtern.** Unter dieser Einschränkung sind im Folgenden die Begriffe "wahrnehmen", "sehen", usw. zu verstehen.

Alle erläuternden Abbildungen in diesem Artikel werden nur dann dem Sinneseindruck der Libelle recht nahe kommen, wenn die Sehzellen auf unterschiedliche Intensitäten reagieren. Das können Helligkeitsunterschiede, Farbunterschiede, Polarisationsunterschiede, usw. sein. "Hell", "Dunkel", "Schwarz", "Weiß", ... werde ich im Sinne verschieden starker Intensitäten solcher Lichteigenschaften verwenden.

Die eingerahmten Abschnitte enthalten entweder Erklärungen, ergänzende Beschreibungen oder kleine Experimente, die beim Lesen übersprungen werden können.

4. Was bedeutet "Sehen"?

Der Lichtsinn reagiert, wie der Name schon sagt, auf Licht. Licht besteht aus elektromagnetischen Wellen verschiedener Wellenlängen, Intensitäten und Polarisation.

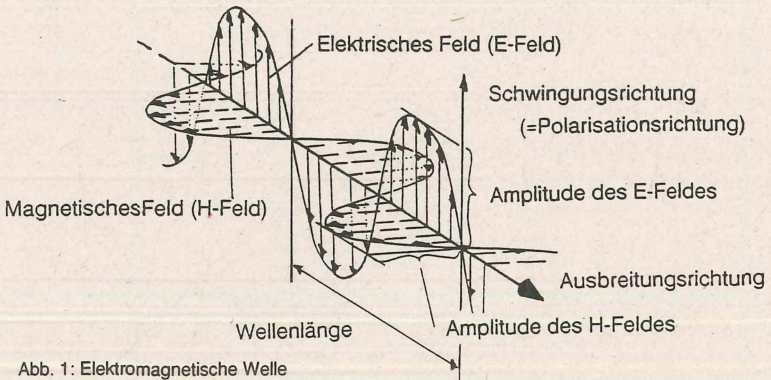


Abb. 1: Elektromagnetische Welle

Der Lichtsinn kann theoretisch das Licht auf eine Vielzahl verschiedener Eigenschaften hin untersuchen, um daraus wichtige Informationen über die Umgebung zu gewinnen: z.B. Wellenlänge, Gesamtintensität (Helligkeit), Intensität bestimmter Wellenlängenbereiche (Farbe), Polarisation (schwingen die E-Felder aller Lichtstrahlen in der gleichen Richtung?), Polarisationsrichtung (in welcher Richtung schwingen die E-Felder?), Amplituden des E- oder H-Feldes, ... Der Lichtsinn erfährt meistens nur einen engen Wellenlängenbereich. Wir Menschen z.B. nehmen Licht von etwa 400nm (Blau) bis 800nm (Rot) Wellenlänge wahr. Bei vielen Insekten ist der Empfindlichkeitsbereich mehr ins Ultraviolett verschoben (z.B. bei Bienen).

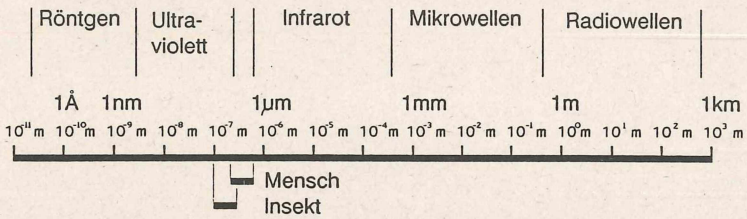


Abbildung 2: Überblick über die verschiedenen Wellenlängenbereiche der elektromagnetischen Strahlung. Darunter sind die schmalen Empfindlichkeitsbereiche der Augen des Menschen und eines Insekts (Biene) eingezeichnet.

Durch Ausbildung eines optischen Apparates (z.B. Linsen) und vieler Sehzellen kann das in das Auge fallende Licht verschiedenen Richtungen zugeordnet werden. Das Auge dient also dazu, das von Gegenständen reflektierte und dabei veränderte (Sonnen-) Licht nach (den oben aufgezählten) verschiedenen Kriterien auszuwerten und räumlich zuzuordnen.

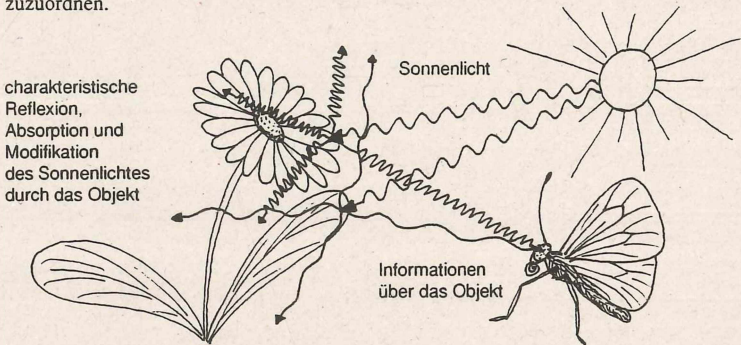


Abbildung 3: Der Informationsfluß des Lichtes

Daraus kann das Gehirn viele wichtige Informationen über die Umwelt gewinnen und sich ein "Bild" davon machen. Je nachdem, welche Informationen für das jeweilige Lebewesen wichtig sind, wird sein Auge speziell dafür eingerichtet sein. Das "Bild", das ein Insekt sieht, wird wohl völlig anders "aussehen", als das, was wir sehen. Es darf also nicht überraschen, wenn das Prachtlibellenaug nach menschlichen Maßstäben sehr schlecht ist, da es höchstwahrscheinlich auf ganz andere Kriterien ausgerichtet ist.

5. Abschätzung des Sehbereichs

5.1 Der Aufbau des Facettenauges

Ein Komplexauge besteht aus vielen sechseckigen Einzelaugen. Bei den Edellibellen (*Aeshna*) kann ein Facettenauge aus bis zu 28 000 Einzelaugen bestehen [SCHIMENZ]. Bei Kleinlibellen, zu denen auch die Prachtlibellen gehören, sind es immerhin noch etwa 10 000.

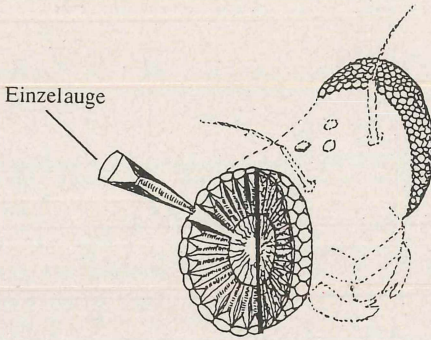


Abbildung 4: Der Aufbau des Facettenauges aus Einzelaugen

In diesem und dem nächsten Abschnitt werde ich davon ausgehen, daß alle Sehzellen eines jeden Einzelauges zusammen für das Gehirn nur einen einzigen Bildpunkt erzeugen und daß sich die Sehbereiche der Einzelaugen nicht überlappen (entspricht etwa der Mosaik-Theorie von MÜLLER (1826)).

5.2 Der Sehbereich der Komplexaugen und räumliches Sehen

Bei den Kleinlibellen, zu denen auch die Prachtlibellen gehören, sitzen die beiden Facettenaugen an den Seiten des walzenförmigen Kopfes. Sie haben beide etwa die Form einer Halbkugel und sind leicht nach vorne geneigt.

Allein aus der Form und Ausrichtung der Facettenaugen und der Annahme, daß, weil sich die Sehbereiche der Einzelaugen nicht überlappen, der Rand des Sehbereichs etwa senkrecht zur Oberfläche des Komplexauges steht, kann der Sehbereich der Facettenaugen schon recht genau beurteilt werden.

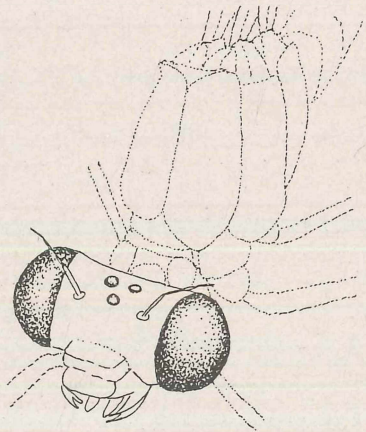


Abbildung 5: Die Komplexaugen am Kopf einer Prachtlibelle

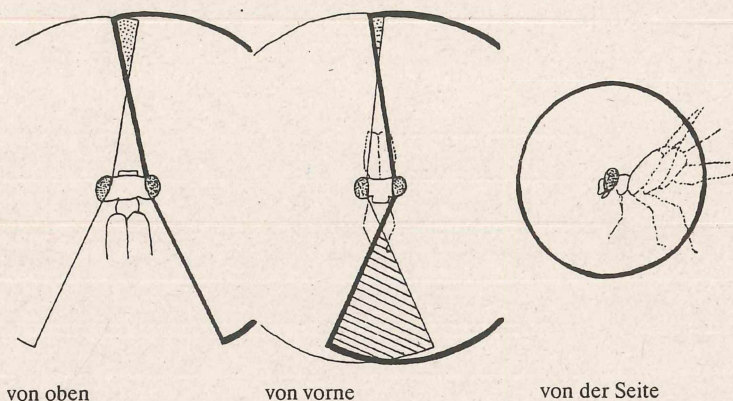


Abbildung 6: Der Sehbereich einer Prachtlibelle

Die Libelle sieht nahezu ihre gesamte Umgebung - oben, unten, links, rechts, vorne und sogar hinten. Nach hinten bleibt jedoch ein etwa 50° großer Bereich ausgespart, dort würde die Libelle sowieso nur sich selber sehen. Vorne und oben dagegen überlappen sich die beiden Sehbereiche der Komplexaugen in einem schmalen Bereich (punktiert dargestellt). Unter dem Kopf, also direkt unter den Mundwerkzeugen, überlappen sich die Sehbereiche dagegen sehr stark (schraffiert dargestellt). Trotzdem und aufgrund der Tatsache, daß der Abstand der beiden Augen nur sehr gering ist (ca. 2mm), kann angenommen werden, daß räumliches Sehen, wie wir Menschen es gewohnt sind, den Libellen nicht möglich ist.

Wie funktioniert räumliches Sehen beim Menschen?

Da unsere Augen beide in die gleiche Richtung blicken, wird ein Objekt von den Sehbereichen beider Augen erfaßt. Das Gehirn erhält also zwei Bilder von diesem Objekt. Da aber die Augen relativ weit (ca. 6cm) voneinander entfernt sind, sieht das linke Auge das Objekt etwas mehr von links als das rechte Auge. Das Bild, das das linke Auge an das Gehirn liefert, sieht also etwas anders aus als das vom rechten Auge. Aus diesem Unterschied kann das Gehirn die Entfernung des Objektes berechnen. Wir gewinnen dadurch einen plastischen Eindruck von dem Objekt und wir können Entfernungen besser abschätzen. Halten wir ein Auge zu, so bekommt das Gehirn nur noch ein Bild und es kann daraus keine Entfernungen berechnen. Es erscheint uns dann alles flacher und wir können viel schlechter Entfernungen abschätzen. Trotzdem können wir sagen, was vorne und was hinten ist, da es noch viele andere Indizien für die Entfernung eines Objektes gibt: z.B. erscheint ein Objekt umso kleiner, je weiter es entfernt ist; aus der Überlappung der Bilder hintereinander stehender Objekte kann erkannt werden, in welcher Reihenfolge sie stehen; usw. Diese Phänomene ermöglichen natürlich auch der Libelle, einen gewissen räumlichen Eindruck von ihrer Umwelt zu gewinnen. Richtig räumlich Sehen, wie der Mensch mit seinen zwei Augen, kann sie jedoch nicht.

Die starke Überlappung der Sehbereiche unter den Mundwerkzeugen hat wohl nichts mit räumlichem Sehen zu tun. Denn für die Libelle ist es beim Beutefang und bei der Nahrungsaufnahme sehr wichtig, den Bereich vor den Mundwerkzeugen und zwischen

den Beinen genau erkennen zu können. Damit die Libelle aber überhaupt erkennen kann, was sich dort abspielt, läßt es sich nicht vermeiden, daß sich die Sehbereiche der beiden Facettenaugen dort stark überlappen. Wie wir in Abschnitt 8 sehen werden, können die Komplexaugen gerade von sehr nahen Objekten scharfe und detailreiche Bilder liefern.

6. Das räumliche Auflösungsvermögen

6.1 Allgemeines über die Bedeutung des Auflösungsvermögens

Das Auflösungsvermögen beschreibt die Fähigkeit, wie gut zwei dicht nebeneinanderliegende Objekte gerade noch getrennt wahrgenommen werden können.

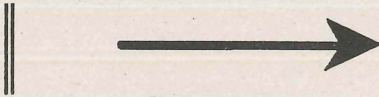


Abbildung 7: Zur Demonstration des Auflösungsvermögens

Betrachte die beiden Linien aus verschiedenen Abständen. Ab einer bestimmten Entfernung (ca. 2-3m) kannst Du diese nicht mehr getrennt wahrnehmen, Du erkennst nur noch eine Linie. Das Auflösungsvermögen unseres Auges ist zu gering, um die beiden Linien aus größerer Entfernung noch trennen - auflösen - zu können.

Je näher zwei Linien bei einer bestimmten Entfernung beieinanderliegen können, so daß sie gerade noch unterschieden werden können, um so besser ist das Auflösungsvermögen des Auges.

Zweckmäßigerweise wird der Quotient aus diesem minimalen Objektabstand und der Sehdistanz als Maß für das Auflösungsvermögen verwendet. Dieser Quotient ist der minimale Sehwinkel (im Bogenmaß. Geteilt durch π und multipliziert mit 180° ergibt den Winkel in Grad), unter dem die beiden Objekte gerade noch getrennt dem Auge erscheinen.

Je besser das (räumliche) Auflösungsvermögen eines Auges ist, umso mehr Details können von einem Objekt wahrgenommen werden.

Das Auflösungsvermögen eines Auges hängt hauptsächlich von der Dichte der Sehelemente ab. Als Sehelement bezeichne ich hier den Teil eines Auges, der genau einen Bildpunkt an das Gehirn liefert (z.B. die aus mehreren Sinneszellen gebildeten rezeptiven Felder im Linsenauge).

Du kannst dich von der Dichteabhängigkeit überzeugen, indem Du versuchst, die in Abbildung 7 abgebildeten Linien aus einer bestimmten Entfernung nicht direkt, sondern aus den Augenwinkeln heraus anzuschauen. Zum Rand des Auges hin nimmt die Dichte der Sehzellen nämlich stark ab. Deswegen ist dort die Auflösung auch viel geringer und die beiden Linien verschmelzen miteinander. Da es aber gar nicht so leicht ist, sich auf einen Gegenstand zu konzentrieren und trotzdem woanders hinzuschauen, habe ich zur Hilfe den Pfeil hingezeichnet: Fixiere zuerst die Linien und lasse dann Deine Augen langsam in Richtung Pfeilspitze wandern. Schon bald werden die beiden Linien nicht mehr zu unterscheiden sein.

Da jedes Sehelement nur einen Bildpunkt an das Gehirn liefert, kann es über den Teil des Bildes, der auf es fällt, keine genauere Information an das Gehirn weiterleiten, als wie hell oder dunkel das Bild an dieser Stelle gerade ist. Werden z.B. zwei schwarze Punkte auf ein Sehelement abgebildet (Abbildung 8a), dann kann dieses Sehelement dem Gehirn nicht mitteilen: "ich sehe zwei Punkte", sondern nur: "es ist dunkel" (Abbildung 8b). Die beiden Punkte erscheinen dem Gehirn als ein einzelner Punkt, sie können also nicht aufgelöst werden. (Die Sehelemente und die entsprechenden Bild"punkte" sind in Abbildung 8 als Kreise dargestellt).

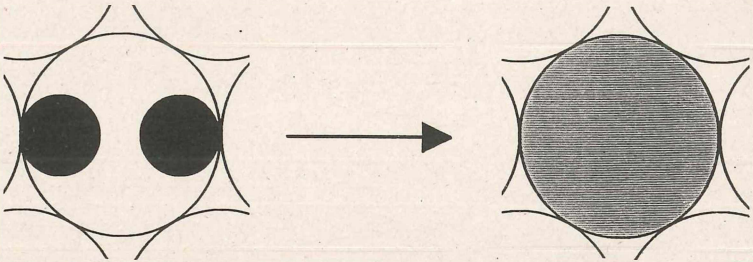


Abbildung 8a + 8b: Die Auflösung zweier Punkte, die auf ein Sehelement abgebildet werden

Liegen die Sehelemente dichter beieinander, so daß die zwei Punkte auf mehrere Sehelemente fallen (Abbildung 8c), so werden einige Sehelemente die Information "dunkel", andere dazwischen die Information "hell" erzeugen (Abbildung 8d), die zwei Punkte werden aus den verschiedenen Bildpunkten, die die Sehelemente liefern, zusammengesetzt und das Gehirn bekommt nun genügend Informationen, um die Punkte unterscheiden zu können.

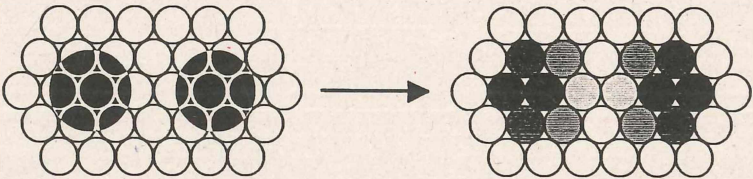


Abbildung 8c + 8d: Die Auflösung zweier Punkte, die auf mehrere Sehelemente abgebildet werden

6.2 Das Auflösungsvermögen eines Facettenauges

Beim Facettenauge sind nun die Einzelaugen die Sehelemente. Mit einer kleinen Rechnung können wir das Auflösungsvermögen des Prachtlibellenauges abschätzen:

Ein Facettenauge erfaßt, wie wir oben gesehen haben, etwa einen halbkugelförmigen Bereich. Alle Objekte, die den gleichen Abstand vom Facettenauge haben und von diesem erfaßt werden, liegen deshalb auf der Oberfläche einer Halbkugel.

Da wir erst einmal annehmen, daß die Sehbereiche der Einzelaugen sich nicht überlappen, brauchen wir nur die Oberfläche der Halbkugel durch die Anzahl der Einzelaugen eines Facettenauges zu teilen und erhalten die Fläche, die jedes Einzelauge auf eine bestimmte Entfernung erfaßt. Wenn wir annehmen, daß diese Fläche etwa einem Kreis entspricht (ein Sechseck ist ja schon fast ein Kreis), können wir ganz einfach den Durchmesser dieses Kreises berechnen.

Alles, was innerhalb dieses Kreises liegt, wird zu einer einzigen Information verarbeitet, d.h., Strukturen innerhalb des Kreises können nicht aufgelöst werden. Der Kreisdurchmesser d in Abhängigkeit von der Sehdistanz A und der Anzahl der Einzelaugen n entspricht darum etwa der gesuchten Auflösung des Facettenauges. Ausgerechnet ergibt sich

$$d = A \cdot \sqrt{\frac{8}{n}}$$

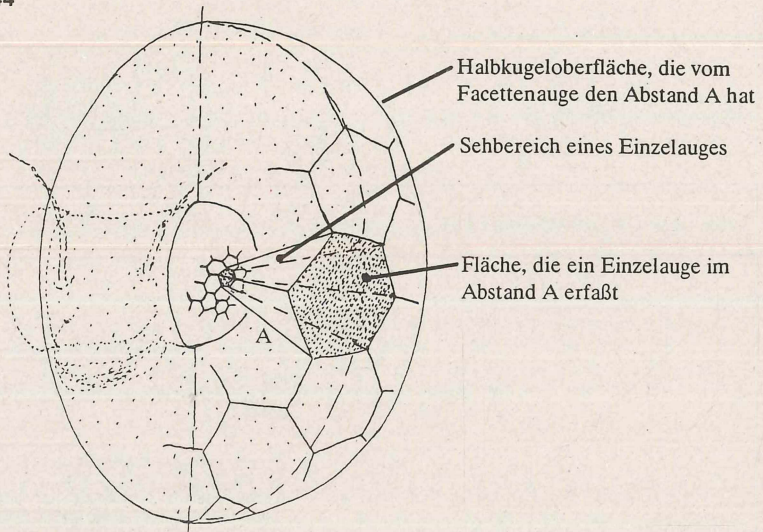


Abbildung 9: Zur Berechnung des Auflösungsvermögens

Bei Kleinlibellen beträgt die Anzahl der Einzelaugen in einem Facettenauge ungefähr $n = 10\,000$. Damit läßt sich nun durch Einsetzen in obige Formel folgende Wertetabelle aufstellen:

Sehdistanz A in cm	1	5	7	10	15	20	30	50
Kreisdurchmesser d in mm	0.3	1.4	2	2.8	4.2	5.7	8.5	14

Sehdistanz A in m	1	1.5	2	5	10
Kreisdurchmesser d in cm	2.8	4.3	5.7	14	28

Die Tabelle sagt aus, daß ein Objekt im Abstand A (z.B. 1.5m), das kleiner als der entsprechende Kreisdurchmesser d (4.3cm) ist, nur noch von einem Einzelauge erfäßt wird, und deswegen nur in einen Bildpunkt eingeht. Je kleiner das Objekt ist, umso weniger geht es in die Information dieses einzelnen Bildpunktes ein, da das Einzelauge auch immer mehr vom Hintergrund erfäßt, und diesen entsprechend berücksichtigt. Ist das Objekt größer als der Kreisdurchmesser, ergibt es mehr als einen Bildpunkt, und es können immer mehr Details erkannt werden.

Oder andersherum: Ein Objekt mit einer Größe von z.B. 8.5mm entspricht bei einer Entfernung von 30cm genau dem Kreisdurchmesser d, es ergibt also genau einen Bildpunkt. Befindet sich das Objekt näher an der Prachtlibelle, wird es von mehreren Einzelaugen erfäßt. Ist es weiter weg, so geht es immer schwächer in die Information eines Bildpunktes ein. Die Sehdistanz A kann also ganz grob als die maximale Entfernung aufgefaßt werden, bei der Einzelobjekte der Größe d noch erkannt werden.

Bei sitzenden Männchen mit einer Größe von etwa 4.5cm, die sich durch ihre dunklen und schillernden Farben recht gut von ihrer Umgebung abheben, liegt diese maximale Entfernungen bei etwa 1.5m. Es ist also recht unwahrscheinlich, daß Prachtlibellen ru-

hig dasitzende Artgenossen bei größeren Entfernungen dann noch wahrnehmen können. Erst bei viel kleineren Distanzen können sie irgendwelche groben Details des sitzenden Männchens erkennen. Bei einer Sehdistanz von nur 15cm ergibt das Männchen gerade zehn (in der Länge) mal vier (in der Höhe) gleich vierzig Bildpunkte.

Zum Vergleich: Wir Menschen haben als kleinsten Sehwinkel etwa 0.015° . Für die Prachtlibellen erhalten wir aus den Werten aus der Wertetabelle etwa 1.6° . Dieser Winkel ist um gut das hundertfache größer als beim Menschen! Wir können also eine Prachtlibelle rein rechnerisch noch aus 150m als einen Bildpunkt wahrnehmen. Nur erkenne wir sie aus dieser Entfernung nicht, da ein einzelner Bildpunkt für uns viel zu wenig Information ist. Also müssen wir näher heran, ab etwa 10m können wir sie dann erkennen. Das ist immerhin noch das sechsfache der Entfernung, bei der Prachtlibellen ihre Artgenossen gerade als einen einzigen Bildpunkt wahrnehmen.

Um das etwa 2mm große Flügelmal des Prachtlibellen-Weibchens, welches sich wegen seiner leuchtend weißen Farbe deutlich von den grünen Flügel abhebt, gut erkennen zu können, darf eine Prachtlibelle nach den Werten der Tabelle höchstens 7cm weit entfernt sein. Das ist nicht sehr viel! Aber es gibt Indizien, die dafür sprechen, daß dieses Flügelmal auch aus größeren Entfernungen das Erkennungsmerkmal eines Weibchens für die Männchen ist (siehe auch Abschnitt 8: Diskussion).

Beuteinsekten mit einer Größe von ca. 5mm ergeben erst ab einer Entfernung von unter 20cm mehr als einen Bildpunkt. Trotzdem haben wir mehrmals beobachten können, daß Beute, die selbst in 1.5 m Entfernung vorbeiflog, wo sie nur $1/74$ (ca. $(5\text{mm}/4.3\text{cm})^2$) des Sehbereiches eines Einzelauges ausmacht, noch angefliegen wurde.

So ganz kann das mit der schlechten Auflösung also nicht die volle Wahrheit sein, obwohl in der Literatur etwa die gleichen Werte angegeben werden. Wie lassen sich die Beobachtungen nun damit vereinbaren?

7. Bewegungssehen - zeitliche Auflösung

Die bisherigen Überlegungen waren rein statisch, es wurde vorausgesetzt, daß sich nichts bewegt. Viele Insekten haben aber die Eigenschaft, sehr schnell sehen zu können. Sie nehmen bis zu 300 Bilder pro Sekunde auf, während der Mensch nur 16 Bilder pro Sekunde verarbeitet. Für Insekten ist ein Film, bei dem etwa 20 Bilder pro Sekunde gezeigt werden und diese deshalb für den Menschen zu einer gleichmäßigen Bewegung verschmelzen, eine "langweilige Diavorführung", sie können alle Bilder in Ruhe einzeln anschauen.

Oder wenn wir beim Zufahren aus dem Fenster schauen, erscheinen uns nahe Dinge wegen der hohen Geschwindigkeit, mit der sie auf der Netzhaut vorbeisausen, verwaschen. Schnell fliegende Insekten würden Grashalme und andere Dinge, zwischen denen sie hindurchhuschen, auch so verwaschen wahrnehmen, wenn sie so langsam sehen würden wie wir. Aber wegen ihres sehr hohen zeitlichen Auflösungsvermögens bekommen sie ein klares Bild davon.

Insekten können also Bewegungen zeitlich viel feiner auflösen, und so besser und schneller auf sie reagieren.

Ein weit entferntes Beuteinsekt gegen den etwa gleichmäßig hellen Himmel würde zwischen vielen hellen Bildpunkten einen einzelnen etwas dunkleren Bildpunkt ergeben. Diesen geringfügig dunkleren Bildpunkt wird die Libelle wohl kaum zum Anlaß nehmen aufzufliegen, aber da das Beuteinsekt an der Libelle vorbeifliegt, werden nacheinander viele verschiedene Einzelaugen einen etwas dunkleren Bildpunkt erzeugen. Dieser sich bewegende dunklere Bildpunkt könnte die Libelle eher dazu veranlassen loszufliegen. Sie fliegt darauf zu und wird dann, wenn sie näher an das Beuteinsekt herangekommen ist, nach und nach Genaueres erkennen können und dann entscheiden können, ob der Punkt auch wirklich ein geeignetes Beuteinsekt ist.

So konnte ich mehrmals beobachten, wie von Prachtlibellen-Männchen vorbeifliegende Zangenlibellen, die als Beute und auch als Artgenossen wahrlich zu groß sind, angefliegen wurden. Als die Männchen dann etwa einen halben Meter an die Zangenlibelle herangekommen waren, haben sie den Irrtum bemerkt und sind wieder zu ihrem Ansitz zurückgeflogen.

So ganz zufriedenstellend ist die Erklärung aber immer noch nicht, daß allein die Bewegung eines *einzelnen* dunkleren Bildpunktes die Libelle zum Auffliegen veranlaßt. Wir müssen also noch nach weiteren Mechanismen suchen.

8. Die Funktionsweise der Einzelaugen

Bis jetzt haben wir uns noch keine Gedanken darüber gemacht, wie der optische Apparat der Einzelaugen überhaupt ein Bild erzeugt.

Es könnte ja sein, daß dort irgendwelche andere Besonderheiten des Facettenauges verborgen sind, die das schlechte Auflösungsvermögen wieder wett machen und die Beobachtungen besser erklären können.

8.1 Der Aufbau des Einzelauges

Um die Funktionsweise des Einzelauges untersuchen zu können, müssen wir natürlich erst einmal wissen, wie es ungefähr aufgebaut ist: Das Einzelauge besteht im wesentlichen aus drei funktionell verschiedenen Teilen: dem Lichtbrechungsapparat, dem "Lichtsensor" und dem "Gehäuse":

- 1) Der Lichtbrechungsapparat besteht aus der außen an der Oberfläche der Facettenaugen liegenden sechseckigen Linse, die das einfallende Licht sammelt. Darunter folgt der Kristallkegel, der das Licht weiter zum Sehstab leitet.

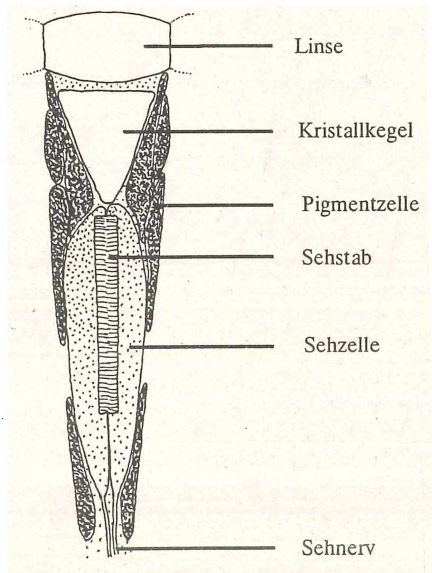


Abbildung 10: Der Aufbau eines Einzelauges

- 2) Der "Lichtsensor": Die etwa acht Sinneszellen bilden zusammen den Sehstab. In ihm wird das einfallende Licht in ein Nervensignal umgewandelt, das dann durch die Sehnerven an das Gehirn weitergeleitet wird.
- 3) Das "Gehäuse": Durch Pigmentzellen sind die Einzelaugen optisch voneinander getrennt. Alles Licht, was auf die Pigmentzellen fällt, wird von diesen geschluckt.

8.2 Die Bildentstehung im Einzelauge

Um die Funktionsweise des Einzelauges besser verstehen zu können, ist es hilfreich, erst einmal anhand des (menschlichen) Linsenauges die Funktionsweise einer Linse zu betrachten (siehe auch Abb. 11):

Das von dem Objekt (in der Abbildung rechts der Nadelbaum und der Pfeil) einfallende Licht wird von der Linse gebündelt und auf die Netzhaut projiziert. Befindet sich das Objekt im richtigem Abstand von der Linse (der Pfeil), so entsteht auf der Netzhaut ein scharfes Bild. Das heißt, daß jeder Punkt des Objektes (z.B. die Pfeilspitze) auch als Punkt auf der Netzhaut abgebildet wird. Alle von diesem Objektpunkt ausgehende Lichtstrahlen werden durch die (ideale) Linse so gebündelt, daß sie sich in diesem Punkt schneiden. Ist das Objekt näher dran (Nadelbaum) oder weiter weg, so würden sich die Lichtstrahlen hinter bzw. vor der Netzhaut schneiden. Auf die Netzhaut werden deswegen statt Punkten Kreisscheiben abgebildet. Darum erscheint das Bild (des Nadelbaumes) unscharf.

Welche Objekte nun gerade scharf abgebildet werden, hängt ab von:

- der Brennweite der Linse, die angibt, wie stark das Licht von der Linse gebrochen wird.
- dem Abstand der Netzhaut von der Linse, der Bildweite.

Um auf andere Entfernungen scharfzustellen, muß also entweder die Brennweite der Linse verändert werden, so wie es das Auge tut, oder die Bildweite verändert werden, wie es z.B. beim Fotoapparat gemacht wird.

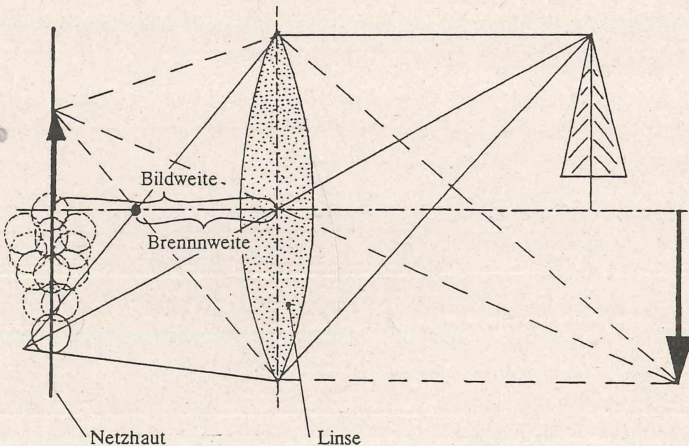


Abbildung 11: Entstehung des Bildes im Linsenauge

Bei den Facettenaugen der Insekten liegt eine völlig andere Situation vor als bei den Linsenaugen. Der wesentlichste Unterschied ist, daß bei den Linsenaugen das von einer einzigen Linse entworfene Bild erst von den Sehzellen in einzelne Bildpunkte aufgeteilt

wird. Bei den Facettenaugen dagegen wird diese Aufteilung in Bildpunkte schon durch die vielen kleinen Linsensysteme der Einzelaugen vorgenommen. Außerdem ist bei ihnen alles starr, es kann weder die Brennweite noch die Bildweite verändert werden. Es drängt sich geradezu der Gedanke auf, daß in einem solchen optischen System völlig andere Kriterien den Informationsgehalt des erzeugten Bildes bestimmen.

Um das herauszufinden, untersuchen wir, was von unterschiedlich großen und entfernten Objekten auf den Sehstab eines Einzelauges projiziert wird. Zur Vereinfachung fassen wir dazu die Linse und den Kristallkegel zu einer einzigen Linse zusammen. Dies ist ohne weiteres möglich, da die größte optische Wirkung sowieso die Grenzfläche Linse-Luft hat. Der Kristallkegel trägt nur noch einen geringen Teil zur Lichtbündelung bei [ROCKSTEIN]. Der Brennpunkt liegt noch kurz vor dem Sehstab [ROCKSTEIN]. Außerdem nehmen wir an, daß alles Licht, welches in den Sehstab fällt, in einen Nervenreiz umgewandelt wird. Beugungseffekte können gerade noch vernachlässigt werden, da der Linsendurchmesser etwa 0.03mm beträgt. Das ist noch gut das 30-fache der größten in Frage kommenden Wellenlänge des Lichtes ($1\mu\text{m}$).

Damit können wir die Abbildung eines Objektes (Pfeilspitze) durch ein Einzelauge konstruieren:

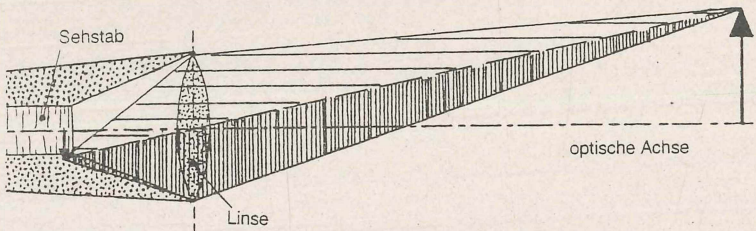


Abbildung 12: Die Bildentstehung im Einzelauge

Wir erkennen, daß nur ein Teil des Lichtes der Pfeilspitze, das durch die Linse einfällt, auch in den Sehstab gelangt (waagrecht schraffiert). Der andere Teil (senkrecht schraffiert) wird von den Pigmentzellen verschluckt. Ist die Pfeilspitze näher an der optischen Achse, wird das gesamte Licht auf den Sehstab fallen. Ist sie dagegen weiter von ihr entfernt, gelangt schließlich überhaupt kein Licht mehr in den Sehstab, sie liegt nun außerhalb des Sehbereiches des Einzelauges.

Durch weiteres Probieren oder durch eine kleine Rechnung erhalten wir folgendes Ergebnis: In einem kegelförmigen Bereich um die optische Achse werden alle Objekte gleich gut wahrgenommen, da von allen jeweils das gesamte eingefangene Licht bis zum Sehstab gelangt und dort einen Nervenimpuls auslöst. Die Spitze dieses Zentralbereiches liegt kurz vor der Linse. Alle Objekte, die außerhalb des Zentralbereiches im Randbereich liegen, werden mit wachsender Entfernung von der optischen Achse immer schwächer wahrgenommen, da ein immer kleinerer Teil des vom Objekt einfallenden Lichtes bis zum Sehstab gelangt. Bei zu großer Entfernung von der optischen Achse liegen die Objekte außerhalb des Sehbereiches des Einzelauges, denn es gelangt kein Licht mehr von ihnen zu dem Sehstab.

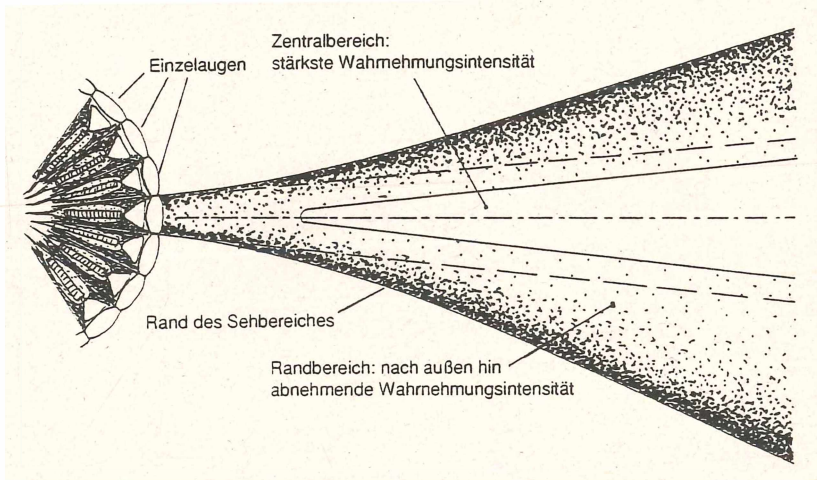


Abbildung 13: Zentral-, Rand- und Sehbereich eines Einzelauges

Die unterschiedliche Entfernung eines Objektes von einem Einzelauge und der jeweiligen optischen Achse wirken sich lediglich auf die Intensität aus, mit der das Objekt wahrgenommen wird. Beim Facettenauge spielen die Begriffe "scharf" und "unscharf" also überhaupt keine Rolle. Die Einzelaugen benötigen deswegen keinen Mechanismus zum Scharfstellen und es gibt keine Nahgrenze für optimales Sehen, wie bei uns Menschen; wir können ja erst ab mindestens 5cm scharf sehen. Das Komplexauge läßt also das Sehen auf extrem kurze Entfernungen zu - die erst bei solchen Entfernungen gute Auflösung der Facettenaugen kann also voll ausgenützt werden. Es ist auch keine hohe Qualität des optischen Apparates erforderlich, da das Bild, das dieser auf den Sehstab projiziert, überhaupt nicht perfekt sein muß, denn es kommt nur darauf an, mit welcher Intensität das Licht von einem Objekt auf den Sehstab fällt.

Bei unseren Überlegungen zum Auflösungsvermögen des Facettenauges (Abschnitt 6) haben wir angenommen, daß von dem gesamten Bild, das ein Einzelauge erfaßt, ein mittlerer Grauwert an das Gehirn gemeldet wird (Abbildung 8). Dies müssen wir jetzt mit dem eben erhaltenen Ergebnis etwas modifizieren. Nur die Objekte, die in dem Zentralbereich liegen, werden mit maximaler Intensität, alle Objekte außerhalb davon werden immer schwächer wahrgenommen. Also werden die Objekte in der Mitte des Bildes viel stärker für die (Helligkeits-) Information gewichtet, die letztendlich an das Gehirn weitergeleitet werden kann, als die Objekte am Rand des Sehbereiches. Anhand der folgenden Abbildungen will ich das etwas genauer erläutern:

Wir betrachten dazu als Beispiel ein dunkles Beuteinsekt (stilisiert als schwarzer Punkt) vor einem hellen Hintergrund:

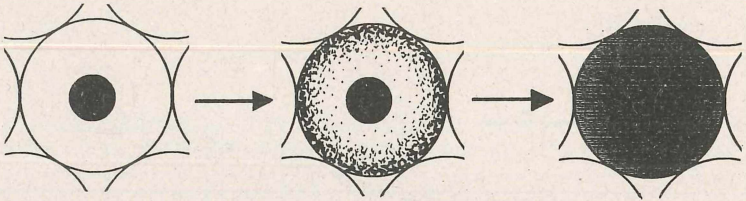


Abbildung 14a, b, c: Zur Verarbeitung eines Objektes im Zentralbereich

Zuerst befindet sich das Beuteinsekt in der Mitte des von einem Einzelauge erfaßten Bildes, also in dem Zentralbereich, wo es mit maximaler Intensität wahrgenommen wird (Abbildung 14a). Seine Information ("schwarz") geht deshalb mit maximaler Gewichtung in die Information des Bildpunktes ein. Der weiße Hintergrund liegt im Randbereich und wird darum nach außen hin als immer dunkler wahrgenommen (Abbildung 14b). Der Bildpunkt, den dieses Einzelauge an das Gehirn liefert, wird relativ dunkel sein (Abbildung 14c).

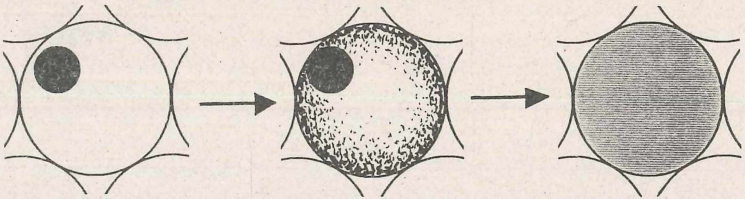


Abbildung 14d, e, f: Zur Verarbeitung eines Objektes im Randbereich

Befindet sich das Beuteinsekt am Rande des Sehbereiches (Abbildung 14d), so wird diesmal der weiße Hintergrund mit maximaler Intensität wahrgenommen, während das dunkle Insekt nur schwach in die Bildinformation eingeht (Abbildung 14e). Insgesamt wird das Einzelauge deshalb einen helleren Bildpunkt liefern (Abbildung 14f). Eine Bewegung des Beuteinsekts kann also wahrgenommen werden, auch wenn das Beuteinsekt innerhalb des Sehbereiches des Einzelauges bleibt und deshalb ein und denselben Bildpunkt ergibt, da sich die Helligkeit dieses Bildpunktes ändert. Dies ist aber nur möglich, wenn sich das Insekt gut vom Hintergrund abhebt.

Je nach den Abmessungen des Einzelauges (Brennweite, Abstand Brennpunkt - Sehstab, Durchmesser von Linse und Sehstab) werden der Zentralbereich und der Sehbereich eine etwas andere Form haben, prinzipiell wird sich jedoch nichts ändern. Es fällt aber auf, daß es praktisch unmöglich ist, daß die Sehbereiche der Einzelaugen sich nicht überlappen. Experimentell ist es auch nachgewiesen, daß die Sehbereiche sich sogar stark überlappen [KÄSTNER].

Diese Überlappung wird natürlich zu einem anderen Gesamtbild führen als wenn sich die Sehbereiche der Einzelaugen nicht überlappen. Um herauszufinden, wie dies dann aussieht, betrachten wir nochmals das dunkle Beuteinsekt (als schwarzen Punkt) vor einem hellen Hintergrund:

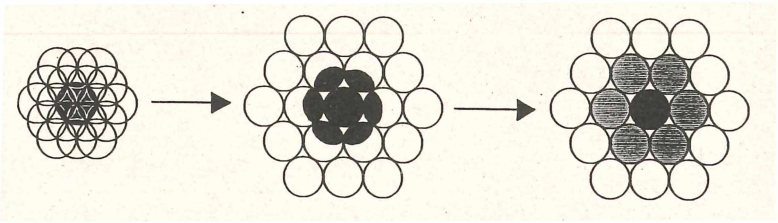


Abbildung 15a, b, c: Bildentstehung bei Überlappung der Sehbereiche der Einzelaugen

Das Beuteinsekt wird wegen der Überlappung gleich von mehreren Einzelaugen erfaßt (Abbildung 15a). In Abbildung 15b sind die Sehbereiche der Einzelaugen nebeneinander hingezichnet. Statt nur einen dunklen Bildpunkt zu ergeben, wie es ohne Überlappung der Fall wäre, liefern hier gleich mehrere Einzelaugen einen dunklen Bildpunkt (Abbildung 15c). Das Einzelaugen, das direkt auf das Beuteinsekt schaut, liefert den dunkelsten Bildpunkt. Die Überlappung vergrößert also das kleine Beuteinsekt von einem Bildpunkt auf mehrere Bildpunkte. Dies bringt zwar nicht viel mehr Informationen über Details des Beuteinsekts, es kann aber so viel leichter wahrgenommen werden - vorausgesetzt, der Kontrast zwischen Beuteinsekt und Hintergrund ist ausreichend groß. Das Auflösungsvermögen wird dadurch aber eher noch schlechter.

Die vorhin gemachte Feststellung, daß nur die Objekte, die sich in dem relativ kleinen Zentralbereich befinden, auch richtig gut wahrgenommen werden, wirkt aber der Verschlechterung des Auflösungsvermögens durch die Überlappung entgegen. Bei der Ermittlung des Auflösungsvermögens in Abschnitt 6 kamen wir also trotz der beiden eigentlich falschen Annahmen (gleichmäßige Mittelung und keine Überlappung) zu einem in etwa richtigen Ergebnis.

9. Zusammenfassung

- Die Facettenaugen sind die einzigen Sinnesorgane der Libellen, die Informationen über die weitere Umgebung der Libelle liefern.
- Mit den halbkugeligen Komplexaugen wird fast die gesamte Umgebung erfaßt.
- Kleinlibellen können nicht räumlich sehen.
- Die räumliche Auflösung der Facettenaugen ist sehr schlecht. Nur bei geringen Entfernungen können Details erkannt werden.
- Die zeitliche Auflösung ist sehr hoch.
- Das Funktionsprinzip des Komplexauges, daß das Bild schon durch den optischen Apparat in Bildpunkte zerlegt wird, macht einen aufwendigen Scharfstellmechanismus unnötig.
- Bewegungen innerhalb des Sehbereiches eines Einzelauges können als Helligkeitsschwankung wahrgenommen werden - vorausgesetzt das Objekt hebt sich gut vom Hintergrund ab.

- Die Überlappung der Sehbereiche der Einzelaugen hat zur Folge, daß Objekte, die sogar kleiner als der minimale Sehwinkel sein können, trotzdem in mehrere Bildpunkte eingehen. Hat das Objekt einen ausreichend großen Kontrast zu seiner Umgebung, kann es deswegen viel besser wahrgenommen werden.

10. Diskussion

Bei der Diskussion, wie auch schon in den vorherigen Abschnitten, sollte beachtet werden, daß die meisten Aussagen sich auf die Verarbeitung der Intensität einer Lichteigenschaft (Helligkeit, Farbe, Polarisation,...) im optischen Apparat beziehen. Nur wenn die Sehzellen in den Facettenaugen in irgendeiner Form auf die unterschiedlichen Intensitäten reagieren können, wird das alles auch eine Bedeutung für das Insekt haben.

Die Stärke des Facettenauges liegt also nicht in einer guten räumlichen Auflösung. Dafür hat es aber vier Vorzüge, die für die Prachtlibellen eine viel wichtigere Rolle spielen:

- 1) Rundumblick
- 2) Sehr hohe zeitliche Auflösung.
- 3) Bewegungen von Objekten, die unter dem minimalen Sehwinkel liegen, können registriert werden..
- 4) Kleine Objekte werden gleich von mehreren Einzelaugen wahrgenommen.

Punkt drei und vier setzen voraus, daß sich die Objekte gut von ihrer Umgebung abheben. Das können z.B. Beuteinsekten oder weit entfernte Artgenossen vor dem Himmel sein, aber auch Kontraste in der Färbung der Prachtlibellen, wie das weiße Flügelmal der Weibchen oder die helle Unterseite der letzten drei Hinterleibssegmente der Männchen ("Laterne"). Das Komplexauge liefert also nicht Informationen über das detailierte Aussehen eines Teils der Umwelt, sondern es kann viel besser eine Bewegung und "wichtige Punkte" (Beuteinsekten, Laterne,...) ausmachen. Viele Verhaltensweisen und Beobachtungen untermauern diese Vermutung. Einige möchte ich hier ansprechen:

Um auf sich aufmerksam zu machen, spreizen die Männchen auf ihren Sitzwarten ihre prächtigen schwarzen Flügel und klappen sie schnell wieder zusammen. Dadurch wird ihre Fläche vergrößert und sie können deswegen auch von weiter entfernten Artgenossen erkannt werden. Außerdem bilden die schwarzen Flügel einen starken Kontrast zu der im Allgemeinen helleren Umgebung (Gras, Wasser, Steine). Schließlich wird durch das Auf- und wieder Zuklappen eine Bewegung erzeugt, die von Artgenossen gut erkannt werden kann.

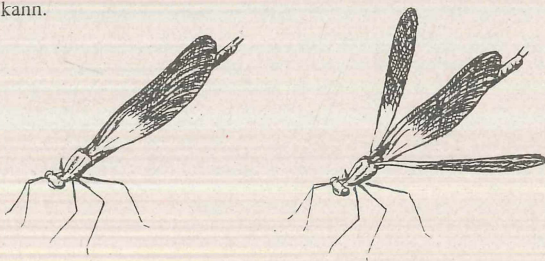




Abbildung 16: Das Flügelspreizen

Oft konnten wir beobachten, wie ein Weibchen von einem Männchen im Flug verfolgt wurde. Irgendwann setzte sich das grün gefärbte Weibchen plötzlich ins Gras und bewegte sich nicht mehr. Das Männchen flog dann noch eine Weile ziellos suchend hin und her und konnte das Weibchen nicht mehr finden.

Während der Verfolgung kann das Männchen das mindestens etwa 30cm vorausfliegende Weibchen hauptsächlich wegen seiner Flugbewegung noch erkennen. Sobald sich aber das noch dazu hervorragend getarnte Weibchen ins Gras setzt, hat das Männchen keine Chance mehr, es zu erkennen: weder eine Bewegung, noch ein Kontrast sind vorhanden, und die Entfernung ist zu groß, um das Weibchen an seinem Aussehen wahrzunehmen.

Eine zufällige Begebenheit machte das begrenzte Auflösungsvermögen der Facettenaugen und eventuell die Bedeutung von sich gut von der Umgebung abhebenden Punkten besonders deutlich: Die Weibchen legten oft unter Wasser Eier ab, aber so, daß noch die hintere Hälfte der Flügel mit dem weißen Flügelmal aus dem Wasser ragte. Zufälligerweise ragte einmal ein Stengel eines flutenden Hahnenfusses aus dem Wasser, der genauso geformt war. Noch dazu hatte er auch ein helles "Flügelmal". Ich konnte dann beobachten, wie ein Männchen dieses vermeintliche Weibchen anflug und in der typischen Weise auf ihm landete, als ob es sich gleich ankoppeln wollte, um das "Weibchen" dann aus dem Wasser zu ziehen und sich zu verpaaren, wie es öfters vorkam. Erst als das Männchen aber auf dem Hahnenfußstengel saß, merkte es, daß es sich hierbei doch nicht um ein Weibchen handelte. Es ließ davon ab und nutzte später den Stengel als Sitzwarte. Es bleibt aber offen, ob das Männchen in erster Linie auf das helle Flügelmal (kleiner, aber sich gut von der Umgebung abhebender Punkt) oder auf den Umriß des Flügels (relativ große Fläche) reagiert hat.

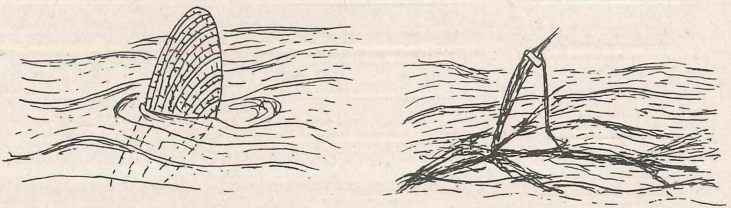


Abbildung 17: Eiablage des Weibchens unter Wasser und der Hahnenfußstengel

Auch die ganze "Zeichensprache" der Prachtlibellen ist voll auf die Fähigkeiten des Komplexauges abgestimmt:

- Flügelspreizen (s.o.)
- "Laterne zeigen": Bei der Balz biegt das Männchen seinen Hinterleib hoch und es wird der helle Fleck auf der Unterseite der letzten drei Hinterleibssegmente ("Laterne") sichtbar. Da aber das Männchen seine Laterne dem Weibchen nicht immer direkt zeigt, wird der Fleck nicht das einzige Mittel sein, um Aufmerksamkeit beim Weibchen zu erregen. Der hochgebogene Hinterleib als leicht erkennbare Form, die meist zusätzlich gespreizten Flügel sowie bestimmte Bewegungen werden genauso eine Rolle dabei spielen.
- Drohflug: Das plötzliche frontale Herzeigen aller vier schwarzen Flügel muß dem Angreifer einfach ins Auge fallen (Bewegung, Kontrast und große Fläche!).
- Bei der Balz setzt das Männchen verschiedene Flugtypen ein, die sich in der Schlagfrequenz, der Schlagamplitude und der Phasenverschiebung zwischen Vorder- und Hinterflügel unterscheiden. Durch ihr hohes zeitliches Auflösungsvermögen können die Weibchen dabei wahrscheinlich feine Unterschiede wahrnehmen und entsprechend darauf reagieren.
- das weiße Flügelmal der Weibchen: Die Weibchen sind mit ihrer grünen Färbung hervorragend getarnt. Aufgrund des schlechten Auflösungsvermögens haben Männchen deshalb nur dann eine Chance, ein Weibchen zu erkennen, wenn sie sehr gut zwischen dem Grün der Weibchen und dem der Umgebung unterscheiden können, und/oder eben das helle Flügelmal als Erkennungsmerkmal benutzen. Mit Hilfe von Atrappenversuchen könnte dies vielleicht geklärt werden. Ist das Flügelmal wirklich das Erkennungsmerkmal (zumindest aus der Nähe), dann läßt sich eine vage, aber interessante Vermutung aufstellen: Aus der Sicht eines Wirbeltieres sind die Weibchen wirklich sehr gut getarnt, da diesen (ich geh da mal ganz von mir selbst aus...) auch das weiße Flügelmal nicht direkt ins Auge fällt. Erst wenn es gezielt angeschaut wird, kann es wahrgenommen werden. Der helle Fleck gibt also das Weibchen nicht gleich den Freßfeinden (z.B. Vögel) preis, aber für das völlig anders konzipierte Facettenauge der Artgenossen wird das Weibchen durch das Flügelmal relativ gut sichtbar.

Das Komplexauge reicht also für die Prachtlibellen völlig aus um damit in ihrem Leben zurechtzukommen (sonst würde es sie auch schon längst nicht mehr geben!). Trotzdem kann hartnäckig gefragt werden, warum sie denn nicht ein besseres Auge haben, um sich noch besser behaupten zu können!? Die Antwort ist einfach:

Weil sie schon die besten Augen haben!

Z.B. wäre ein Linsenauge mit seiner hohen Auflösung bei der Kleinheit der Prachtlibellen gar nicht mehr dem Komplexauge überlegen. Es wäre extrem lichtschwach, würde einen viel höheren "technischen" Aufwand bedeuten, da es einen Scharfstellmechanismus benötigt und höhere Anforderungen an die Optik stellt, und außerdem treten bei solch kleinen Optiken Beugungserscheinungen auf, die eine höhere Auflösung beim Linsenauge gar nicht mehr zulassen. Durch Erhöhung der Anzahl der Einzelaugen wäre es möglich, die Auflösung des Facettenauges zu verbessern. Dies ist aber auch nicht machbar, da dann die Einzelaugen noch kleiner sein müßten und deswegen viel licht-

schwächer würden. Außerdem verfügen Insekten über viel weniger Gehirnmasse, um die Informationen ihrer Augen auszuwerten. Die Unmengen an z.T. unnötigen Informationen, die aufgrund einer hohen Auflösung anfallen würden, könnten wahrscheinlich gar nicht oder zumindest nicht schnell genug nach den für die Prachtlibelle wichtigen Informationen ausgewertet werden. Das niedrig auflösende Komplexauge der Prachtlibellen dagegen produziert viel weniger Daten, es liefert aber genau die Informationen, die die Prachtlibelle auch wirklich benötigt - nicht mehr, aber auch nicht weniger.

11. Abschließendes Beispiel

Damit mensch nicht nur weiß, nach welchen Regeln die Prachtlibellen ihre Umwelt sehen (könnten), sondern es sich auch besser vorstellen kann, werde ich zum Abschluß einen größeren Ausschnitt aus ihrer Umwelt zeichnen, wie wir ihn sehen, und dann daraus das vom Facettenauge entworfene Bild entwickeln. Ich muß hier nochmals betonen, daß es sich hierbei höchstwahrscheinlich nicht um das Bild handelt, wie die Prachtlibelle es wirklich sieht, sondern nur das Bild darstellt, das allein durch den speziellen Bau der "Optik" des Facettenauges auf den Sehzellen entsteht. Die Prachtlibelle sehe ein in etwa 20cm Entfernung Eier ablegendes Weibchen. Im Hintergrund fliege 1.5m entfernt ein Männchen im Drohflug vorbei. Rechts sitze ein weiteres Männchen auf einem Grashalm in 40cm Entfernung. Die erste Abbildung zeigt nun diese Situation, wie wir sie sehen würden:



Abbildung 18a: Die Situation, wie sie der Mensch etwa sehen würde

Um daraus das "Bild" der Prachtlibelle zu erhalten, werden die sich überlappenden Sehbereiche der Einzelaugen darübergerlegt und anschließend nebeneinander hingezeichnet. Schließlich werden die Grauwerte gebildet, die die Einzelaugen jeweils als Bildpunkt ergeben. Dabei werden die Randbereiche der Einzelaugen geringer gewichtet als die Mitte.

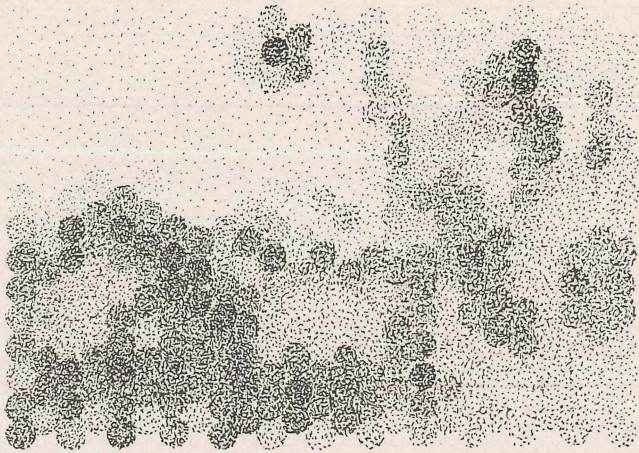


Abbildung 18b: Die gleiche Situation aus der Sicht der Prachtlibellen

Das Ergebnis ist ziemlich erschreckend! Nur ein paar graue Kleckse bleiben von der Situation übrig. Wenn mensch jedoch berücksichtigt, daß sich alles bewegt und deswegen sich die "grauen Kleckse" dauernd verändern, und daß die Libelle wahrscheinlich auch noch Farben unterscheiden kann, kann vielleicht nachvollzogen werden, daß dies für die Prachtlibelle völlig ausreicht! Diese Tiere leben eben in einer ganz anderen Sinneswelt als wir, in die wir uns nur schlecht hineinversetzen können.

12. Literatur

- SCHIMENZ, H. (1953): Die Libellen unserer Heimat; Urania-Verlag, Jena
 KNODEL, H. et al. (ed) (1983): Linder Biologie; 19. Auflage, Stuttgart
 WEHNER/GEHRING (1991): Allgemeine Zoologie; Thieme
 ROCKSTEIN, M. (ed) (1974): The physiology of Insecta; Volume II; Academic Press, New York and London.
 HAFERKORN, H. (Hrsg.) (1988): Optik; VEB Bibliographisches Institut, Leipzig.
 KÄSTNER (1967): Lehrbuch der speziellen Zoologie

13. Anschrift des Verfassers

Jan Benda
 Lehmgrubenweg 11
 74321 Bietigheim

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Naturkundliche Beiträge des DJN](#)

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: [28](#)

Autor(en)/Author(s): Benda Jan

Artikel/Article: [Wie sehen Prachtlibellen? 37-56](#)