

Übersprungputzen bei der Larve von *Aeschna cyanea* Müll. (Odonata)^{1,2}

MANFRED HOPPENHEIT³

Zoologisches Institut der Universität Kiel,
Abteilung für vergleichende Physiologie und Tierpsychologie

ABSTRACT: Displacement preening in the larva of *Aeschna cyanea* Müll. (Odonata). Displacement preening in larvae of *Aeschna cyanea* is performed in the course of searching behaviour whenever a prey-dummy is suddenly removed. Experiments with a group of animals of the same age, size and origin were carried out to show whether or not there is an influence of displacement preening on the prey-catching behaviour performed afterwards. In control tests all animals showed the snapping-response to a certain dummy 700 to 900 times. After a high number of preening actions, a reduction of the snapping activity was observed. The fact that the displacement preening, in contrast to that of the autochthonous preening, influences the prey-catching activity can be interpreted by a sparking-over of the specific action potential; but one should avoid taking a too simple approach to the conception of a sparking-over by the surplus-hypothesis.

EINLEITUNG

Bereits häufiger sind Übersprunghandlungen bei Arthropoden beschrieben worden. Nach HUBER (1955) erkennen operierte Männchen von *Gryllus campestris* zwar noch den Rivalen, antworten jedoch nicht mehr mit dem artspezifischen Rivalengesang, sondern zeigen statt dessen Putz- und Freßbewegungen. KULLENBERG (1950) beobachtete bei Kopulationsversuchen von Hymenopteren auf Blüten von *Ophrys*-Arten Schwirren und Beißen. Männchen von *Uca*-Arten (GORDON 1955), Schmetterlingen (CRANE 1957) und Spinnen (BRAUN 1960) zeigen Übersprungverhalten, wenn das Balzverhalten aus den verschiedensten Gründen nicht in eine Paarung einmünden kann.

Die durch die Theorie des Übersprungs (KORTLANDT 1940, TINBERGEN 1940; vgl. auch TINBERGEN 1952 und LORENZ 1952) nahegelegte Vorstellung eines Überspringens aktionsspezifischer Impulse wird durch die Enthemmungshypothese der Autoren VAN IERSEL & BOL (1958) und SEVENSTER (1961) zurückgewiesen. Wenn zwei einander widerstreitende „effektiv gleich starke“ Triebe einander hemmen, so entfällt ihre hemmende Wirkung auf andere Systeme, und, falls Bereitschaft besteht, werden auch Über-

¹ Herrn Professor Dr. ADOLF BÜCKMANN zum 65. Geburtstag in Verehrung gewidmet.

² Mit Hilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

³ Neue Anschrift: Biologische Anstalt Helgoland, Zentrale, Hamburg-Altona, Palmaille 9.

sprunghandlungen auftreten. Auch andere Autoren halten die Übersprungbewegung für autochthon. LIND (1959) schließt dieses aus dem Studium von „transitional actions“, bei denen gemeinsame Teilhandlungen zweier Instinkte zu einem Überspringen verleiten. Die zu A gehörige Stimmung weicht einer spezifischen Bereitschaft zu B. ANDREW (1956) und MORRIS (1956) weisen darauf hin, daß Verhaltensweisen, die im Übersprung aufzutreten scheinen, in der gleichen Weise verursacht sein können wie bei ihrem normalen Erscheinen. Die beispielsweise bei Furcht mit der Erregung des autonomen Nervensystems einhergehenden Erscheinungen, die unter anderem zu einer Verringerung der Durchblutung der peripheren Gefäße führen, erfordern Maßnahmen zur Wärmeregulation, die bei Vögeln zu einer Änderung der Federstellung führen. Somit können Verhaltensweisen nicht als Übersprung gedeutet werden, die lediglich eine Begleiterscheinung autonomer Vorgänge sind.

Die Situation des Auftretens des Übersprungputzens bei den Libellenlarven ist sehr typisch. Man hat oft beobachtet, daß speziell abgebrochene Instinkthandlungen zu Übersprungbewegungen oder Handlungen an Ersatzobjekten führen (BASTOCK et al. 1953). In einer anderen Veröffentlichung (HOPPENHEIT 1964a) wurde bereits erwähnt, daß die Larven von *Aeschna cyanea* ein besonderes Verhalten zeigen, wenn eine Beute oder Beuteattrappe aus dem Gesichtskreis der Tiere verschwindet. Der Lauf zur Beute wird sofort unterbrochen, und es beginnt ein Suchverhalten, das in vielen Fällen mit Übersprungputzen unterschiedlicher Intensität verbunden ist.

METHODIK

Die Versuche wurden in den Monaten Juni, Juli und August der Jahre 1961 und 1963 durchgeführt. Die Tiere befanden sich zur Beobachtung in einer 30×60 cm großen Schale, deren Boden zur Aufrauung mit kleinen, festgeklebten Steinchen versehen worden war. Über Haltung, Fütterung und Versuchsanordnung siehe HOPPENHEIT (1964a). Zur Auslösung des Suchverhaltens wurde den Tieren 10 bis 15 Sekunden lang eine Beuteattrappe zur Verfolgung angeboten. Die Ermüdung des Übersprungputzens erfolgte durch ständig wiederholtes Auslösen des Suchverhaltens. Zur Ermüdung des Schnappens siehe HOPPENHEIT (1964b).

UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE

Die Suchbewegungen der Larve von *Aeschna cyanea* verlaufen auf einer Spirale, deren Drehrichtung sich ändern kann und die früher oder später auf einem verlängerten Radius verlassen wird. Unterbrochen von kurzen Lauerzeiten erfolgen Wendungen nach rechts oder links. Das Übersprungputzen während der Lauerzeiten wurde registriert als Putzen der Mundwerkzeuge, sichtbar an den Bewegungen der Endhaken der Fangmaske (MW), Putzen des Gesichts einschließlich der Fangmaske mit einer (G_{ein}) und mit beiden Vorderextremitäten (G_{beid}), gegenseitiges Putzen der Vorder- (V), Vorder- und Mittel- (VM), Mittel- und Hinter- (MH) und Hinterextremitäten (H), Putzen des Abdomens (Abd).

Da bei *Aeschna*-Larven das Putzen auch durch Mehlkleister, der im Wasser gut haftet, ausgelöst werden kann, können wir autochthones und allochthones Putzen miteinander vergleichen. Die Ausdrücke autochthon und allochthon sollen zunächst in einem nur beschreibenden Sinne gebraucht werden. Es fällt auf, daß bei gleicher Anzahl von Putzhandlungen die allochthonen Reaktionen nicht unvollständiger und schwächer, sondern eher noch intensiver als die autochthonen sind. Ferner setzt bei hoher

Tabelle 1

Anzahl der einzelnen Putzhandlungen bei allochthoner und autochthoner Auslösung des Putzens während eines Ermüdungsversuches. Obere Reihe 23, untere Reihe 12 Tiere. Weitere Erklärungen siehe Text

Putzen	MW	G _{ein}	G _{beid}	V	VM	MH	H	Abd
allochthon	204	81	159	127	81	44	21	103
autochthon	90	112	128	174	156	83	2	14

Putzbereitschaft im Übersprung sofort Abdomenputzen ein, das beim autochthonen Putzen erst eintritt, wenn der Vorderkörper weitgehend vom anhaftenden Mehlkleister befreit ist (Tab. 1).

Versuche mit einer Gruppe von Tieren gleichen Alters, gleicher Größe, Herkunft und Vorbehandlung führten zu den Ergebnissen der Abbildung 1. Bei diesen Versuchen wurde nach einer Ermüdung des allochthonen Putzens das Schnappen bis zum Ausbleiben der Reaktion erschöpft. Bei den Larven, die sich ausreichend im Übersprung putzten, war die anschließend auslösbare Zahl der Schnapphandlungen deutlich herabgesetzt. Das Umgekehrte kann nicht sicher nachgewiesen werden. Für die niedrigen Werte auf der linken Seite der Graphik (Kreise) könnte eine vorübergehende Wetterverschlechterung, wie sie in dem Versuchszeitraum tatsächlich vorhanden war (Druckabfall, Gewitter, von der Wetterwarte Kiel registriert), verantwortlich sein, doch liegen keine zwingenden Beweise vor. Gelegentlich konnte beobachtet werden, daß bei länger dauernden Versuchen plötzlich heraufziehende Gewitter eine Störung des Verhaltens mit sich brachten.

Die restlichen Tiere der Gruppe, die nur sehr schwaches Übersprungputzen zeigten und für andere Versuche verwendet wurden, schnappten alle im Durchschnitt zwischen 700- und 900mal nach einer bestimmten Beuteattrappe (schraffiertes Feld der Abb. 1). 10 Tiere, die sich während der Ermüdung des allochthonen Putzens 35mal oder häufiger putzten, schnappten insgesamt 4362mal (Summe der Putzhandlungen: 554); 13 Tiere, die sich 34mal oder seltener putzten, schnappten insgesamt 8168mal (Summe der Putzhandlungen: 282) nach einer Beuteattrappe (ohne Kontrolltiere im schraffierten Feld). Eine Larve zeigte nach dem Wegziehen der Beuteattrappe während des Suchverhaltens heftiges Schnappen ins leere Wasser.

Autochthones Putzen dagegen scheint einen nur allgemein senkenden Effekt auf die Zahl der anschließend auslösbaren Schnapphandlungen zu haben (Abb. 2); eine Abhängigkeit wie in der Abbildung 1 besteht nicht. Während das autochthone Putzen

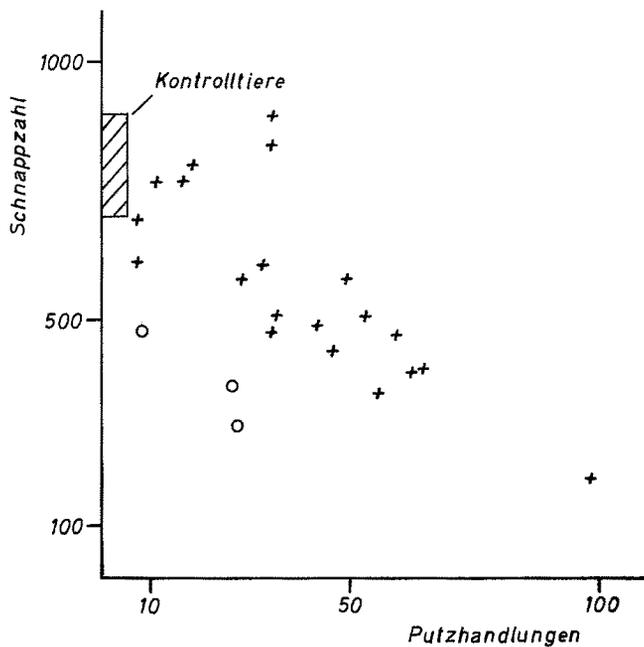


Abb. 1: Zahl der auslösbaren Schnapphandlungen nach einer Ermüdung des Übersprungputzens. Alle Versuchstiere gehören einer Gruppe von Tieren gleicher Schnappbereitschaft an

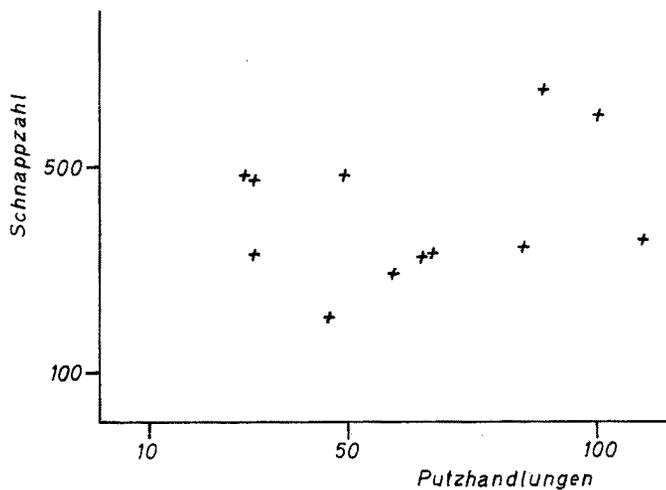


Abb. 2: Zahl der auslösbaren Schnapphandlungen nach einer Ermüdung des autochthonen Putzens. Es handelt sich um Tiere gleicher Schnappbereitschaft

durch eine vorhergehende Ermüdung des Schnappens nicht beeinflusst wird (Abb. 3), erfasst eine Ermüdung des Schnappens alle anderen Teilhandlungen des Beutefangs und mit dem Suchverhalten auch das Übersprungputzen. Zur Abbildung 3 sei erwähnt,

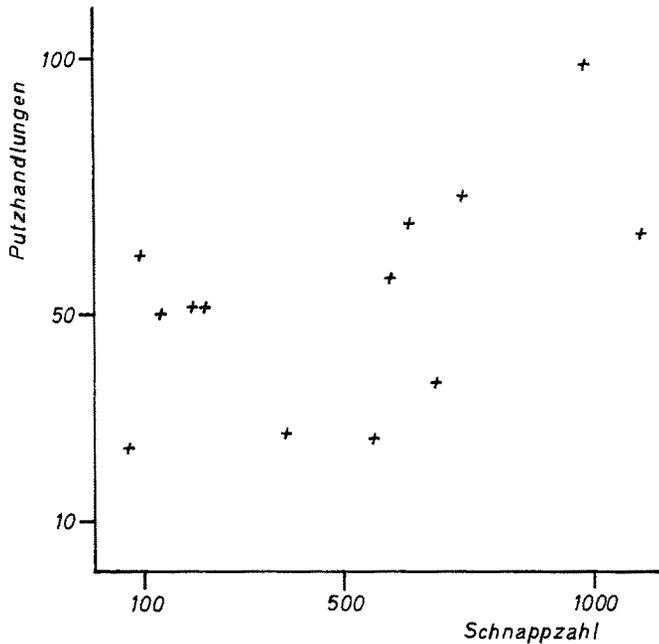


Abb. 3: Zahl der auslösbaren autochthonen Putzhandlungen nach einer Ermüdung des Schnappens. Versuchstiere unterschiedlicher Schnappbereitschaft

daß starke und aktive Tiere meist eine hohe Schnappzahl und auch intensives Putzen zeigen, also ganz allgemein ein starkes Reagieren.

Der Befund, daß das allochthone Putzen im Gegensatz zum autochthonen Putzen den Beutefunktionskreis und dessen Teilhandlungen im Sinne einer Mitermüdung beeinflusst, läßt eine Deutung im Sinne eines „Abfließens der Erregung“ beim Übersprung zu. VAN IERSEL & BOL (1958) bemerken in einer Fußnote ihrer Arbeit (S. 60), daß gegen ihre Auffassung des Übersprungs als eines bloßen Nebenproduktes bewiesen werden müsse, „that the performance of these displacements has some influence in bringing the conflict to an end“. Wenn wir in unserem Falle einen Konflikt annehmen wollen, etwa zwischen der Tendenz, die Beute weiter zu verfolgen und dem Lauern, so würde durch die Wegnahme der Erregung durch das Übersprungputzen der Konflikt beendet werden. Man muß sich aber hüten, die zunächst mehr bildliche Vorstellung eines Überspringens von Erregung zu einfach zu übertragen.

Es sei erwähnt, daß ein stark ermüdetes autochthones Putzen nicht wieder durch die zufließende allochthone Erregung ausgelöst werden kann. Zwei im Übersprung gut putzende Tiere wurden von uns zunächst autochthon ermüdet. Nach etwa 90 Minuten traten keine Putzbewegungen mehr auf, dafür aber ein charakteristisches Zucken mit den Extremitäten. Das Putzen im Mehlkleister setzt zunächst wegen der starken Erschöpfung alle sonstigen Reaktionen in ihrer Intensität herab. Doch war typisch, daß bei unseren beiden Versuchstieren allochthones Putzen unterblieb, und an dessen Stelle jedesmal das auffällige Zucken mit den Extremitäten trat. Dieser Versuch zeigt wohl

nur, daß durch das autochthone Putzen das Koordinationszentrum oder gar der Effektor ermüdet worden ist.

Es paßt nicht zu einer Interpretation im Sinne der Übersprungshypothese, daß Tiere, die sehr heftig schwimmend und aus größerer Distanz schnappend eine Attrappe verfolgen und bei deren Verschwinden aufgeregtes Suchverhalten zeigen, keineswegs immer allochthon putzen. Eine gewisse ruhige Tendenz beim Verfolgen und Suchverhalten begünstigt das Auftreten des Übersprungputzens. Somit scheint die „Höhe des Aktualspiegels an Erregung“ allein nicht ausschlaggebend für das Auftreten des Putzens zu sein. Das zeigt sich auch daran, daß Tiere mit etwa gleichem Aktualspiegel ganz verschiedene Intensitäten des Putzens zeigen können. Eine Regel für das Auftreten des Übersprungputzens kann noch nicht gegeben werden; es kann aber gesagt werden, daß satte und zu hungrige Tiere wenig Übersprungputzen zeigen, die ersteren, weil sie eine Beute kaum verfolgen, die letzteren, weil bei ihnen die Neigung, die Beute zu verfolgen, überwiegt und das Suchverhalten unterdrückt. Es muß hinzugefügt werden, daß die Versuche nach unseren Erfahrungen nur in der Zeit schneller Entwicklung und großer Freßlust vor dem Schlüpfen, also in den letzten Frühjahrs- und ersten Sommermonaten, gelingen. Erwähnt sei ferner, daß die *Aeschna*-Larven, die gelegentlich so ausgeprägt im Übersprung putzen, spontanes Putzen nur sehr selten zeigen. Irgendeine signifikante Beziehung der Putzrate zur Zeit des Lauerns auf einzelnen Lauerpunkten oder zur Dauer des gesamten Suchverhaltens konnte von uns nicht festgestellt werden (vgl. ROWELL 1961).

ZUSAMMENFASSUNG

1. Wird bei der Larve von *Aeschna cyanea* Müll. zunächst das beim Beutefangverhalten auftretende Übersprungputzen durch häufiges Auslösen ermüdet, so nimmt die Anzahl der anschließend auslösbaren Schnappreaktionen ab mit der Zunahme der Anzahl der Übersprungputzhandlungen.
2. Für eine Erklärung reicht die Übersprunghypothese, wenn sie in zu einfacher Form oder ausschließlich herangezogen wird, nicht aus.

ZITIERTE LITERATUR

- ANDREW, R. J., 1956. Some remarks on behaviour in conflict situations, with special reference to *Emberiza* Spp. *Br. J. Anim. Behav.* **2**, 41–45.
- BASTOCK, M., MORRIS, D. & MOYNIHAN, M., 1953. Some comments on conflict and thwarting in animals. *Behaviour* **6**, 66–84.
- BRAUN, R., 1960. „Übersprungverhalten“ bei echten Spinnen (Araneae). *Zool. Anz. (Suppl. Bd)* **23**, 342–347.
- CRANE, J., 1957. Imaginal behavior in butterflies of the family Heliconiidae: changing social patterns and irrelevant actions. *Zoologica*, N. Y. **42**, 135–145.
- GORDON, H. R. S., 1955. Displacement activities in fiddler crabs. *Nature, Lond.* **176**, 356–357.
- HOPPENHEIT, M., 1964a. Beobachtungen zum Beutefangverhalten der Larve von *Aeschna cyanea* Müll. (Odonata). *Zool. Anz.* **172**, 216–232.
- 1964b. Untersuchungen über den Einfluß von Hunger und Sättigung auf das Beutefangverhalten der Larve von *Aeschna cyanea* Müll. (Odonata). *Z. wiss. Zool.* **170**, 309–322.

- HUBER, F., 1955. Sitz und Bedeutung nervöser Zentren für Instinkthandlungen beim Männchen von *Gryllus campestris* L. *Z. Tierpsychol.* **12**, 12–48.
- IERSEL, J. J. VAN & BOL, A. C. A., 1958. Preening of two tern species. A study on displacement activities. *Behaviour* **13**, 1–88.
- KORTLANDT, A., 1940. Wechselwirkung zwischen Instinkten. *Archs néerl. Zool.* **4**, 442–520.
- KULLENBERG, B., 1950. Investigations on the pollination of *Ophrys* species. *Oikos* **2**, 1–19.
- LIND, H., 1959. The activation of an instinct caused by a „transitional action“. *Behaviour* **14**, 123–135.
- LORENZ, K., 1960. Prinzipien der vergleichenden Verhaltensforschung. *Fortschr. Zool.* **12**, 265 bis 294.
- MORRIS, D., 1956. The feather postures of birds and the problem of social signals. *Behaviour* **9**, 75–113.
- ROWELL, C. H. F., 1961. Displacement grooming in the chaffinch. *Br. J. Anim. Behav.* **9**, 38–63.
- SEVENSTER, P., 1961. A causal analysis of a displacement activity (fanning in *Gasterosteus aculeatus* L.). *Behaviour* (Suppl.) **9**, 170 p.
- TINBERGEN, N., 1940. Die Übersprungbewegung. *Z. Tierpsychol.* **4**, 1–40.
- 1952. „Derived“ activities; their causation, biological significance, origin, and emancipation during evolution. *Quart. Rev. Biol.* **27**, 1–32.