

# Über Ermüdung des angeborenen Beutefangverhaltens der Larve von *Aeschna cyanea* (Odonata)<sup>1</sup>

MANFRED HOPPENHEIT<sup>2</sup>

*Zoologisches Institut der Universität Kiel,  
Lehrstuhl für vergleichende Physiologie und Tierpsychologie*

**ABSTRACT:** On fatigue of the innate prey-catching behaviour in the larva of *Aeschna cyanea* (Odonata). The prey-catching activities of *Aeschna* larvae were retarded and eventually stopped by offering prey dummies in different perspectives. The recovery of responsiveness was measured after time intervals of various lengths. Nymphs offered dummies in front of or above them prefer to snap in forward direction. The reappearance of the forwardly directed snapping response is more throttled by repeatedly releasing the snapping response in upward direction than the upwardly directed response is affected by releasing the snapping in forward direction during recovery time. The snapping response is throttled specifically by optical and tactile stimuli, as well as by the different movements of prey objects in the optical field. Throttling of only the snapping response results in a waning of all other partial activities of the prey-catching behaviour. The recovery of a retarded activity is at first fast and later slower and does not reach the initial level within twenty four hours. There are differences in the speed of recovery for partial and total throttling of the snapping response.

## EINLEITUNG

Bei den meisten Instinkthandlungen ist bekanntlich nach wiederholter Auslösung mehr oder weniger schnell ein Ausbleiben der Reaktion zu beobachten; längere Nichtauslösung führt dagegen zu einem leichteren Ansprechen auch in nicht optimalen Reizsituationen. Beim Fehlen äußerer Reize können Instinkthandlungen schließlich sogar im Leerlauf ablaufen.

Das mit der wiederholten Auslösung verbundene Ausbleiben einer Reaktion ist in den letzten Jahren mehrfach Gegenstand verhaltensphysiologischer Arbeiten gewesen. Beschränken wir unsere Betrachtungen zunächst auf einfache Reaktionen. BIRUKOW (1952) untersuchte das Ausbleiben der als Gleichgewichtsreaktion bekannten Kompensationsbewegung des Kopfes bei um ihre Querachse gedrehten Fröschen. Das nur nach partieller Desafferentierung beziehungsweise Blendung zu beobachtende Ausbleiben der Reaktion betrifft jeweils nur die der Kipprichtung zugeordnete Kompensationsbewegung. KOLB (1955) und BUTZ-KUENZER (1957) führten diese Untersuchungen

<sup>1</sup> Mit Hilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

<sup>2</sup> Neue Anschrift: Biologische Anstalt Helgoland, Zentrale, 2 Hamburg 50, Palmaille 9.

weiter und fanden eine streng reizspezifische „Ermüdung“ der Lagereaktion. Weitere Arbeiten auf dem Gebiet der „relativ einfachen Verhaltenseinheiten“ (BIRUKOW 1955) durch FRANZISKET (1953), EIKMANN (1955), KUCZKA (1956), DÜRRWÄCHTER (1957), KUENZER (1958) und CLARK (1960a, b) führten zu einem Vergleich mit analogen Vorgängen beim Ausbleiben von Instinkthandlungen nach „Ermüdung“ durch wiederholte Auslösung. Bereits v. BUDDENBROCK (1931) schloß aus Untersuchungen von HOFFMANN (1914) über die Innervation von Krebsmuskeln und eigenen Untersuchungen über den Schattenreflex auf eine nicht die Sinneszellen oder die Motorik betreffende „Ermüdung“. Das Ausbleiben des Schattenreflexes bei *Balanus* ist um so eher zu beobachten, je schwächer die Reizung ist, wobei die Erholungspausen zwischen zwei schwachen Reizen länger als zwischen zwei starken sein müssen. In diesem Geschehen, das er auf Vorgänge im Zentralnervensystem zurückführt, sieht v. BUDDENBROCK einen wesentlichen Unterschied zu den echten Ermüdungen, die sich viel leichter durch starke als durch schwache Reize herbeiführen lassen. Neuere Untersuchungen über die Lokalisation dieser Adaptationserscheinungen (PRECHTL 1953) führten zu dem Begriff der afferenten Schranke, durch den ausgedrückt werden soll, daß der Ort der „Ermüdung“ in der Kette: Sinnesorgan, angeborener auslösender Mechanismus (AAM), Koordinationszentrum, motorisches Neuron noch vor dem Koordinationszentrum zu suchen ist.

Für die von DREES (1952), PRECHT (1952), PRECHTL (1953), HINDE (1954a, b), SCHNEIDER (1954), FIEDLER (1954), SCHLEIDT (1954) und in letzter Zeit auch von RILLING, MITTELSTAEDT & ROEDER (1959), HINDE (1960), WOLDA (1961), PLETT (1962, 1964) und LAUDIEN (1965) untersuchten „Ermüdungserscheinungen“ bei komplizierteren Instinkthandlungen haben PRECHT & FREYTAG (1958) mehrere Erklärungsmöglichkeiten diskutiert (vgl. auch SIMONSON 1935 und PRECHT 1960). EWERT (1965) versucht eine mathematische Fassung des Ermüdungsvorganges im Einklang mit regeltechnischen Vorstellungen. Wenn im folgenden anstelle von Ausbleiben und Wiederscheitern einer Reaktion, von Ermüdung und Erholung ohne Anführungszeichen die Rede ist, so soll durch die Wahl dieser beschreibenden Ausdrücke den Ergebnissen künftiger Untersuchungen nicht vorgegriffen werden.

## MATERIAL UND METHODE

Larven von *Aeschna cyanea* MÜLL. wurden in einem Waldgebiet in der Nähe Kiels in Tümpeln und Bombentrichtern gefangen, einzeln in leicht durchlüfteten 1/2-Liter-Gläsern gehalten und mit Tubifiziden und Teilen von Regenwürmern gefüttert. In den Versuchen wurden hungrige Tiere 2 oder 3 Tage nach der letzten Fütterung verwendet. Die Versuchsmethodik ist bereits früher (HOPPENHEIT 1964a, b) eingehend geschildert worden.

## UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE

## Vor b e m e r k u n g e n

Die Beutefanghandlung der Larve von *Aeschna cyanea* beginnt mit der Einstellungsreaktion, indem das Tier sich so einstellt, daß seine Medianebene in Richtung der Beute weist. Der Zuwendung folgt das Heranbewegen, das je nach Nähe und Bewegung des Objekts ein Schleichen, Laufen oder Schwimmen sein kann. Kommt die Beute in den Bereich der Fangmaske, so erfolgt das Schnappen. Nach Methoden von DREES (1952), PRECHT (1952), PRECHT & FREYTAG (1958) wurden die Beutefanghandlungen so lange ausgelöst, bis auch auf optimal wirksame Attrappenreize hin keine Antwort mehr erfolgte. Der AAM der Beutefanghandlung bei der Larve von *Aeschna cyanea* ist, soweit es sich um Formmerkmale handelt, wenig selektiv. Bereits durch eine kleine, flache Kreisscheibe vermag das Beutefangverhalten für alle größeren und anders geformten Objekte mitermüdet zu werden. Selektives Ansprechen erfolgt auf unterschiedliche Bewegungsweisen des auslösenden Reizes hin. Ist die Reaktion auf eine langsam bewegte Attrappe hin bereits erloschen, so läßt sie sich durch eine heftiger bewegte immer noch auslösen. Als optimal stellte sich eine tänzelnde, ruckweise, nicht zu schnelle Bewegung der Beutetrappen heraus (HOPPENHEIT 1964a, b). Den Versuchsergebnissen sei eine Aufstellung der benutzten Abkürzungen vorangestellt:

H	= Heranbewegen (Schwimmen, Laufen, Schleichen)	alt	= alternierend
S	= Schnappen	opt	= optisch
fr	= frontal	takt	= taktil
do	= dorsal	part	= partiell

Die anfänglich auslösbare Zahl der Instinkthandlungen erhält den Index 0 (zum Beispiel  $S_0$  für das Schnappen), die nach einer bestimmten Zeit erneut auslösbare Zahl den Index 1. Formelmäßig kann dies folgendermaßen ausgedrückt werden:

$$S_0 \xrightarrow{2 \text{ Std}} S_1$$

Der Strich deutet die Pause an. Die Länge des Erholungsintervalls ist über dem Strich angegeben worden. S do S fr bedeutet, daß nacheinander die Schnapphandlung zunächst auf dorsale und dann auf frontale Reizung hin ermüdet worden ist. Da keine Erholung gemessen wurde, erübrigen sich die Indizes.

Bei

$$S_0 \text{ opt} \xrightarrow[+ \text{ Std}]{S \text{ takt}} S_1 \text{ opt}$$

ist im Erholungsintervall unmittelbar nach einer Ermüdung auf optische Reize hin das Schnappen durch taktile Reize weiter ausgelöst worden.

D a s S c h n a p p e n ( $S_0$ - $S_1$ )

Wird  $S_0$  gegen  $S_1$  für ein konstantes Intervall (zum Beispiel 2 Std) graphisch aufgetragen, so ergibt sich eine Gerade, was bedeutet, daß unabhängig von  $S_0$  prozentual stets

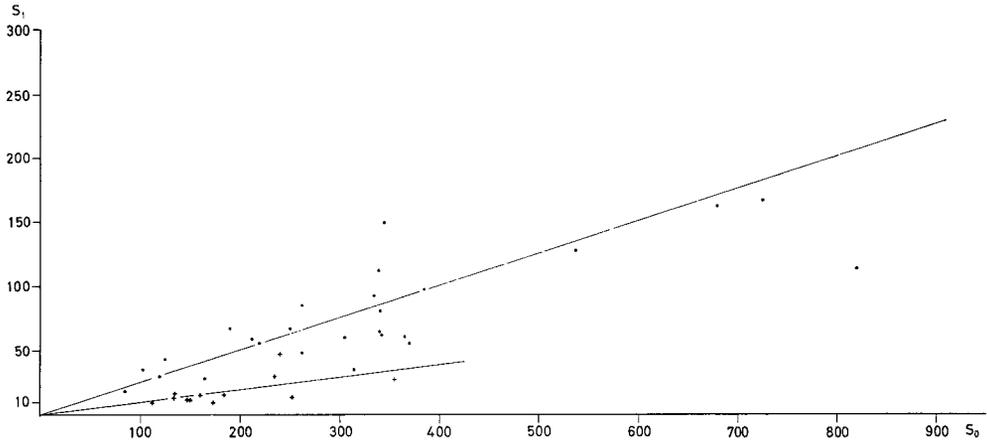


Abb. 1:  $S_0$  —  $S_1$  Erholung des Schnappens; Erholungsintervall bei + 2 Stunden, bei · 4 Stunden

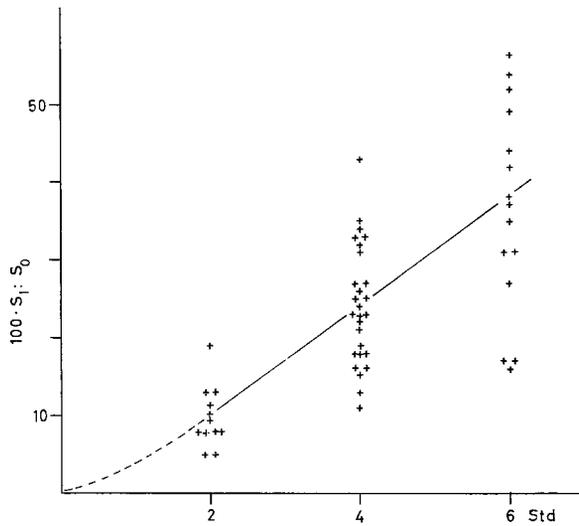


Abb. 2:  $S_0$  —  $S_1$  Erholung des Schnappens

die gleiche Erholung erfolgt (Abb. 1). Diese beträgt bei *Aeschna cyanea* nach Intervallen von 2, 4 oder 6 Stunden im Durchschnitt 10, 25 oder 37 Prozent (Abb. 2). Die Streuung der Meßwerte nimmt mit dem zeitlichen Abstand von  $S_0$  laufend zu, so daß auf eine Benutzung noch größerer Intervalle verzichtet wurde.

### Das Heranbewegen ( $H_0-H_1$ )

Bei den Versuchen wurde sowohl die Zeit des Heranbewegens als auch die zurückgelegte Wegstrecke gemessen. Da die Ergebnisse beider Verfahren sich gleichen, genügt hier die Wiedergabe der durch die Zeitmessung gewonnenen Erholungskurve (Abb. 3).

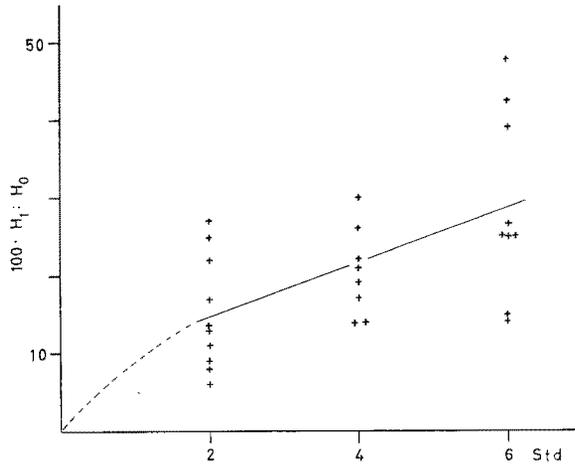


Abb. 3:  $H_0$  ———  $H_1$  Erholung des Heranbewegens

Die Erholung des Heranbewegens erfolgt anfänglich schneller (vgl. den Anfangsteil der Kurven), bleibt aber bereits nach 4 Stunden hinter der des Schnappens zurück. Sie beträgt nach den Intervallen von 2, 4 oder 6 Stunden im Durchschnitt 15, 21 oder 29 Prozent. Ähnlich wie bei *Epiblemum scenicum* (PRECHT & FREYTAG 1958) wird bei Ermüdung nur einer Teilhandlung des Beutefangs stets der ganze Satz betroffen. Bei *Aeschna cyanea* vermag nur das Schnappen alle restlichen Teilhandlungen (HOPPENHEIT 1964c) mit zu ermüden. Nach einer Ermüdung des Heranbewegens ist es jedoch noch viele Male auslösbar. Bei *Epiblemum* besteht ein ähnliches Verhältnis zwischen Heranlaufen und Beutesprung. Das Heranlaufen ermüdet den Beutesprung total, der Beutesprung das Heranlaufen nur teilweise. Es liegt der Gedanke nahe, daß es sich bei der Ermüdung des Heranbewegens bei *Aeschna* im Gegensatz zu der des Schnappens um eine – wie auch bei *Epiblemum* gefundene – partielle Erschöpfung des Beutefangverhaltens handelt. Wie später mitgeteilt wird, zeigt auch die Erholung des Schnappens, wenn es nur durch frontal oder dorsal dargebotene Attrappen ausgelöst wird, einen der Erholung des Heranbewegens ähnlichen Verlauf. Auch in diesen Fällen wird das Beutefangverhalten nur partiell erschöpft.

### Ermüdung des Schnappens durch frontal und dorsal vorgeführte Attrappen

Erlöscht die Schnappreaktion auf eine frontal vorgeführte Attrappe, so läßt sie sich gleich anschließend durch laterale und nach einem erneuten Erlöschen weiter durch dorsale Reizung hervorrufen. Auch die dem Tier von unten gebotene Attrappe löst nach Ermüdung durch eine der genannten Reizarten neue Schnapphandlungen aus. Es ist zu beachten, daß nach frontaler Ermüdung auf laterale Reize hin keine Zuwendung mehr erfolgt; um das Schnappen erneut auszulösen, muß die Attrappe von der Seite nach vorn geführt werden. Bei dorsaler Reizung wurde die Attrappe in waagerechter Lage

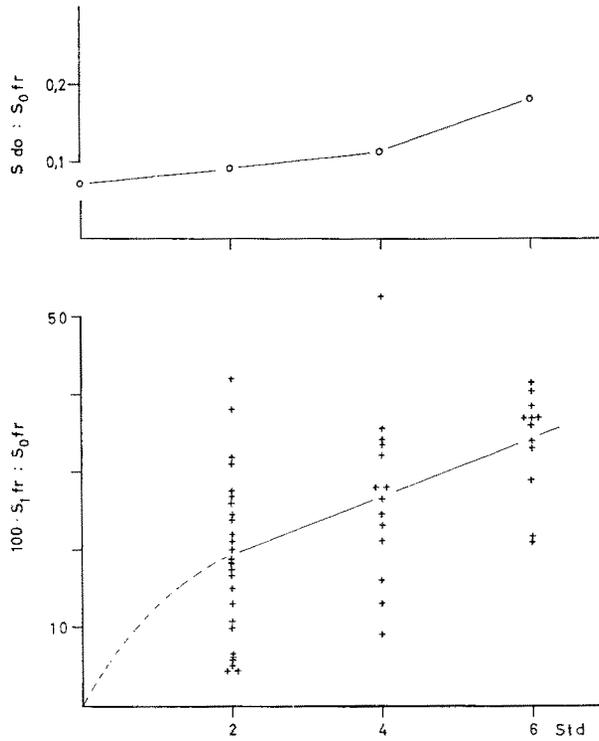


Abb. 4:  $S_0 fr$  —  $S_1 fr$   $S_{do}$  Erholung des Schnappens in frontaler mit anschließender Erschöpfung in dorsaler Reizrichtung. Unterer Teil der Abbildung:  $S_0 fr$  —  $S_1 fr$ ; oberer Teil der Abbildung:  $S_{do} : S_0 fr$

über den Köpfen der Tiere bewegt. Nach der Zuwendung erfolgt das Schnappen in Richtung der dorsal befindlichen Attrappe. Eine Reaktion auf die veränderte Reizrichtung ließ sich meist nicht sofort, sondern erst durch wiederholte Reizung erreichen. Bei der in Abbildung 2 dargestellten Ermüdung wurde die Attrappe satzweise im Wechsel von allen Seiten geboten.

Um weitere Einblicke in die Ermüdungs- und Erholungsvorgänge zu bekommen, wurden Erholungskurven für frontale, dorsale und kombinierte Reizung aufgenommen. Die Erholung nach einer Ermüdung durch frontale und dorsale Reizung zeigen die unteren Kurven der Abbildungen 4 und 5. In der Abbildung 4 handelt es sich um den Versuch

$$S_0 fr \text{ — } S_1 fr, \tag{1}$$

in der Abbildung 5 um das gleiche Experiment mit dorsaler Auslösung des Schnappens:

$$S_0 do \text{ — } S_1 do. \tag{2}$$

Wie beim Heranbewegen (Abb. 3) ist der Anstieg der Erholungskurven dieser Versuche zunächst steil, um dann flacher zu werden. Die Erholung verläuft anfangs schneller als nach einer auf alle möglichen Reizrichtungen hin erfolgten Ermüdung (Abb. 2) und bleibt später hinter dieser zurück. Es besteht ein Unterschied in der Erholung auch für die beiden Reizrichtungen dorsal und frontal, der aus Tabelle 1 zu ersehen ist.

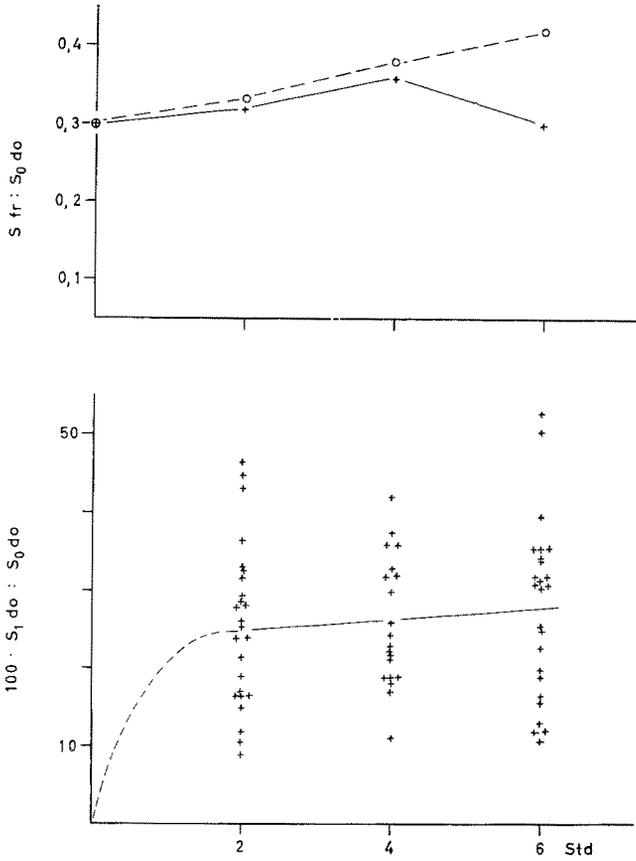


Abb. 5:  $S_0 do$  —  $S_1 do$   $S fr$  Erholung des Schnappens in dorsaler mit anschließender Erschöpfung in frontaler Reizrichtung. Unterer Teil der Abbildung:  $S_0 do$  —  $S_1 do$ ; oberer Teil der Abbildung:  $S fr : S_0 do$  (ausgezogene Kurve).  $S do$  —  $S fr$  Erholung des Schnappens in frontaler nach Erschöpfung der Antwortbereitschaft in dorsaler Reizrichtung, oberer Teil der Abbildung, gestrichelte Kurve

Tabelle 1

Erholung des Schnappens nach frontaler und dorsaler Reizung;  
Mittelwerte der Abbildungen 4 und 5

Erholungsintervall in Stunden	Erholung in Prozenten von $S_0$	
	frontal	dorsal
2	19	25
4	27	26
6	34	28

Der unterschiedliche Verlauf der Erholung läßt sich durch die Annahme erklären, daß eine mehr oder weniger starke partielle Ermüdung des Beutefangverhaltens stattfindet. Da die Zahl der auslösbaren Schnapphandlungen bei frontaler Reizung erheb-

lich höher ist als bei dorsaler, gleicht die frontale Ermüdung mehr der auf alle Reizrichtungen hin erfolgten Ermüdung als die dorsale, was sich in der größeren Steilheit der Erholungskurve ausdrückt. EWERT (1965) beobachtete bei Versuchen zur Ermüdbarkeit der Richtbewegung bei der Erdkröte eine anfänglich „schnelle Erholung“ nach einer einzelnen Reizserie ohne Pause, wobei sich die Reaktionsbereitschaft einem Wert nähert, der einer nur teilweisen Erholung entspricht. Nach einer Ermüdung durch eine ganze Reizserienfolge mit Pausen erholen sich die Tiere dagegen langsamer. Ähnliches fand PRECHT (1952) beim Fluchtsprung von Salticiden. Zeigt *Bufo* nach 24 Stunden wieder die alte Reaktionsbereitschaft, so nimmt der Erholungsvorgang bei *Aeschna* längere Zeit in Anspruch. Man erreicht das alte Niveau in kürzerer Zeit, wenn man die Tiere nach einem Versuch füttert und 2 Tage in Ruhe läßt (HOPPENHEIT 1964b).

Mit der Ermüdung des Schnappens auf frontale Reizung hin erlischt auch weitgehend die Antwortbereitschaft auf eine unmittelbar folgende dorsale Reizung. Die Schnappzahlen verhalten sich bei

$$S \text{ fr } S \text{ do} \tag{3}$$

wie 1 : 0,07 (26 Versuche). Nach dorsaler Reizung hingegen läßt sich das Schnappen durch frontale Reizung noch viele Male auslösen. Die Schnappzahlen verhalten sich bei

$$S \text{ do } S \text{ fr} \tag{4}$$

wie 1 : 0,30 (34 Versuche).

Die Ermüdung des Schnappens und der Verlauf der Erholung können allein auf frontale oder dorsale, aber auch auf kombinierte Reizung hin untersucht werden. Es kann sowohl nacheinander frontal und dorsal als auch alternierend bis zum Ausbleiben der Schnappreaktion gereizt werden. In einem Versuch der Form

$$S_0 \text{ do } S_0 \text{ fr} \xrightarrow{-2 \text{ Std}} S_1 \text{ do } S_1 \text{ fr} \tag{5}$$

läßt sich bei  $S_0$ , je nachdem, ob die anfängliche dorsale Reizung bis zur Ermüdung getrieben oder aber vorher abgebrochen wird, das Verhältnis der Schnappzahlen zugunsten von dorsal oder frontal verschieben.

Tabelle 2

$S_0 \text{ do } S_0 \text{ fr} \xrightarrow{-2 \text{ Std}} S_1 \text{ do } S_1 \text{ fr}$ ; die Abhängigkeit der dorsal und frontal auslösbaren Zahl der Schnapphandlungen von  $S_0 \text{ do}$  und  $S_0 \text{ fr}$  nach 2stündiger Erholung für totale und partielle Ermüdung von  $S_0 \text{ do}$

Ermüdung von $S_0 \text{ do}$	$S_0 \text{ do} : S_0 \text{ fr}$	$S_1 \text{ do} : S_1 \text{ fr}$	Anzahl der Versuche
total	1 : 0,3	1 : 1,0	26
partiell	1 : 3,8	1 : 0,15	13

Das Zahlenverhältnis  $S_0 \text{ do} : S_0 \text{ fr} = 1 : 0,3$  (1. Zeile der Tab. 2) bekommt man, wenn man zunächst auf dorsale Reizung hin total ermüdet und dann feststellt, wie häufig sich die Reaktion noch auf einen frontalen Reiz hin auslösen läßt. In der zweiten Zeile der Tabelle wurde die anfängliche dorsale Ermüdung nicht bis zum Ausbleiben der Reaktion getrieben, sondern vorher abgebrochen, so daß sich das Zahlenverhältnis

von  $S_0$  do :  $S_0$  fr zugunsten von frontal verschob. Es zeigt sich, daß das Verhältnis von  $S_0$  do :  $S_0$  fr auf die Erholung ( $S_1$  do :  $S_1$  fr) einen Einfluß hat.

In weiteren Versuchen wurde untersucht, inwieweit sich die Erholung für die dorsale und frontale Reizrichtung ändert, wenn nach, vor beziehungsweise während des Erholungsintervalls Reaktionen in der jeweils anderen Richtung ausgelöst werden. In einem Versuch der Form

$$S_0 \text{ do } \xrightarrow{2 \text{ Std}} S \text{ fr } S_1 \text{ do} \tag{6}$$

verhalten sich die Schnappzahlen von S fr und  $S_1$  do wie 1 : 0,36; bei

$$S_0 \text{ do } S \text{ fr } S_1 \text{ do} \tag{7}$$

ohne Intervall wie 1 : 0,18 (8 Versuche). Die letzten Versuche zeigen, daß die Antwortbereitschaft auf dorsal und frontal erscheinende Reize anfangs und nach einem Erholungsintervall (zum Beispiel bei  $S_1$  do :  $S_1$  fr in der Tab 2) unterschiedlich ist. Aus Abbildung 6 kann entnommen werden, daß in dem Versuch (6) die Erholung zwar hinter

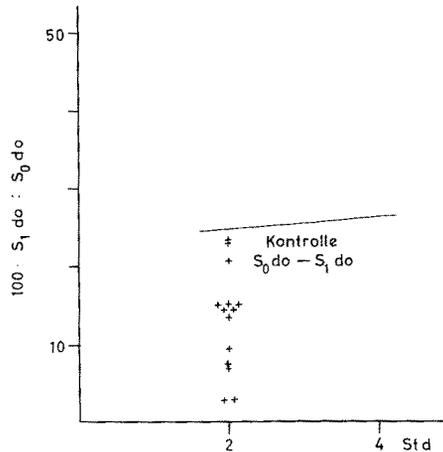


Abb. 6:  $S_0 \text{ do } \xrightarrow{2 \text{ Std}} S \text{ fr } S_1 \text{ do}$  Erholung des Schnappens in dorsaler Reizrichtung mit Erschöpfung der Antwortbereitschaft in frontaler Reizrichtung nach dem Erholungsintervall

der Kontrolle zurückbleibt, aber auch nicht gleich Null ist. Es ist dabei gleichgültig, ob die Ermüdung durch frontale Reizung vor oder nach dem Erholungsintervall erfolgt. Die Erholung der dorsalen Reaktionsbereitschaft in dem Versuch

$$S_0 \text{ do } S \text{ fr } \xrightarrow{2 \text{ Std}} S_1 \text{ do} \tag{8}$$

bleibt in gleichem Maße hinter der Kontrolle zurück wie bei frontaler Reizung nach dem Erholungsintervall (Abb. 7). Wir erhalten bei einer frontalen Reizung im Anschluß an  $S_0$  do ein dem Versuch (6) entsprechendes Ergebnis.

Bei  $S_0 \text{ do}_{\text{part}} S \text{ fr } S_1 \text{ do} \tag{9}$

wird  $S_0$  do nur teilweise ermüdet. Die Schnappzahlen von S fr und  $S_1$  do verhalten sich hier im Gegensatz zu Versuch (7) wie 1 : 0,9 (8 Versuche). Wenn die dorsale Reizung vor der frontalen erfolgt, und zwar so, daß sie nicht zur totalen Ermüdung führt,

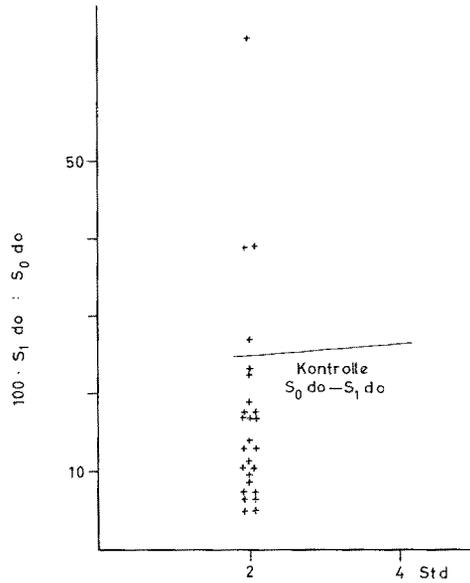


Abb. 7:  $S_0$  do S fr  $\frac{2 \text{ Std}}{S_1}$  do Erholung des Schnappens in dorsaler Reizrichtung mit Erschöpfung der Antwortbereitschaft in frontaler Reizrichtung vor dem Erholungsintervall

vermag die frontale Reizung die Antwortbereitschaft bei  $S_1$  do nicht in dem gleichen Maße herabzusetzen wie in dem Versuch (7).

Zur Klärung der Frage, ob die bei den letzten Versuchen angetroffenen Verhältnisse auch für die umgekehrte Reizfolge frontal-dorsal-frontal gelten, mußten weitere Versuche durchgeführt werden. Bei einem Versuch der Form

$$S_0 \text{ fr } \frac{2 \text{ Std}}{S \text{ do } S_1 \text{ fr}} \quad (10)$$

verhalten sich die Schnappzahlen von  $S \text{ do}$  und  $S_1 \text{ fr}$  wie 1 : 0,1 (12 Versuche). Die Erholung bleibt weit hinter der Kontrolle zurück, und zwar beträgt sie im Durchschnitt 3,5 Prozent ( $S_1 \text{ fr}$  ausgedrückt in Prozenten von  $S_0 \text{ fr}$ ). Bei

$$S_0 \text{ fr } S \text{ do } S_1 \text{ fr} \quad (11)$$

besteht zwischen  $S \text{ do}$  und  $S_1 \text{ fr}$  ein Verhältnis von 1 : 0,16 (11 Versuche). Daran ändert sich auch nichts, wenn in dem Versuch

$$S_0 \text{ fr}_{\text{part}} S \text{ do } S_1 \text{ fr} \quad (12)$$

$S_0 \text{ fr}$  nur teilweise ermüdet wird;  $S \text{ do}$  und  $S_1 \text{ fr}$  stehen dann in einem Verhältnis von 1 : 0,1 (12 Versuche). Die Versuche zeigen eine deutliche Schwächung der Antwortbereitschaft bei  $S_1 \text{ fr}$ , wenn in der Folge frontal-dorsal-frontal gereizt wird. Es ist zu berücksichtigen, daß die peripheren Bezirke des Komplexauges bei *Aeschna* im wesentlichen der Perception einer seitlich oder oben erscheinenden Beute dienen (TONNER 1938). Stets folgt der Wahrnehmung die Einstellungsreaktion, durch die das Objekt in den binokularen Sehraum der vorderen Ommatidien gelangt, worauf dann, wenn sich die Beute im Bereich der Fangmaske befindet, das Schnappen ausgelöst wird. Auf eine

dorsal erscheinende Beute reagiert das Tier durch Aufrichten des Vorderkörpers, so daß bei dorsaler Vorführung der Attrappe sowohl die Einstellungs- als auch die anschließend frontal erfolgende Schnappreaktion betätigt wird. In unseren Versuchen ist also stets die wiederholte Auslösung der dorsalen Einstellungsreaktion mit einer Ermüdung der frontalen Schnappreaktion verbunden. Bei Versuchen der Form

$$S_0 \text{ do} \text{ --- } S_1 \text{ do } S \text{ fr} \tag{13}$$

scheint es, wenn wir von dem Wert nach 4 Stunden einmal absehen, so zu sein, daß für die durch frontale Vorführung der Attrappe auslösbare Schnappreaktion stets ein etwa gleicher Rest übrigbleibt (oberer Teil der Abb. 5). Daß auch für die durch die anfängliche dorsale Reizung teilweise ermüdete Schnappreaktion eine Erholung erfolgt, zeigt der Versuch

$$S_0 \text{ do} \text{ --- } S \text{ fr} \tag{14}$$

(oberer Teil der Abb. 5). Offensichtlich wird in dem Versuch (13) die geringe Erholung der durch  $S_0 \text{ do}$  teilweise ermüdeten Schnappreaktion bereits durch  $S_1 \text{ do}$  erfaßt, so daß das Verhältnis  $S \text{ fr} : S_0 \text{ do}$  bei allen Versuchsintervallen gleichbleibt. Bei

$$S_0 \text{ fr} \text{ --- } S_1 \text{ fr } S \text{ do} \tag{15}$$

erfolgt eine Zunahme der dorsal auslösbaren Schnappreaktionen mit der Erholung (oberer Teil der Abb. 4). Bei frontaler Auslösung des Schnappens werden die dorsalen Ommatidien nicht mitgereizt.

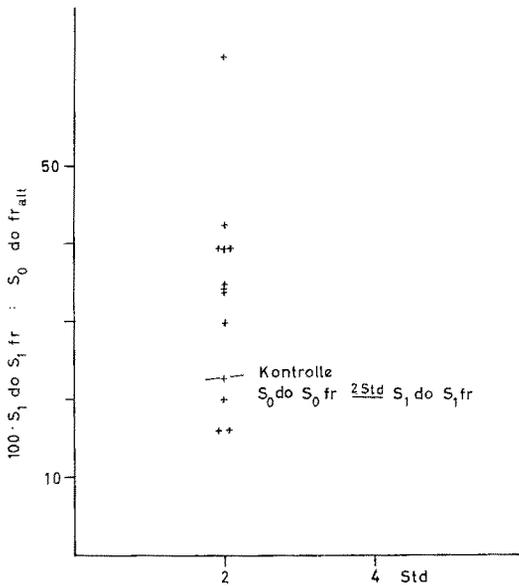


Abb. 8

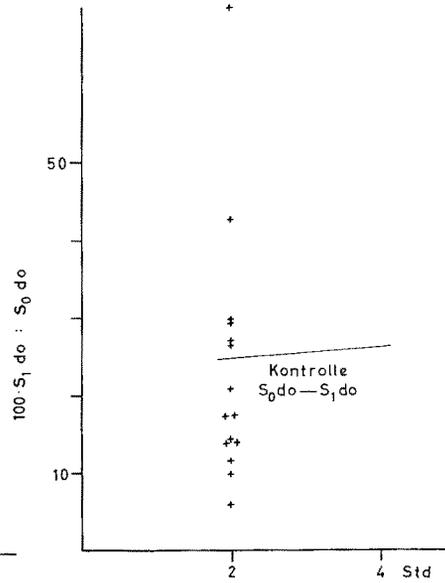


Abb. 9

Abb. 8:  $S_0 \text{ do } \text{fr}_{\text{alt}} \xrightarrow{2 \text{ Std}} S_1 \text{ do } S_1 \text{ fr}$  Erholung des Schnappens nach Erschöpfung der Antwortbereitschaft durch alternierende dorsale und frontale Reizung

Abb. 9:  $S_0 \text{ do } \text{t } \text{fr}_{\text{alt}} \xrightarrow{2 \text{ Std}} S_1 \text{ do}$ . Erholung des Schnappens in dorsaler Reizrichtung nach Erschöpfung der Antwortbereitschaft durch unterbrochene dorsale Reizung; t fr ist die Zeit, die bei alternierender Reizung für die frontale Auslösung des Schnappens benötigt wird

Neben der bisher verwendeten sukzessiven Form der Reizung, bei der die Attrappe zuerst in der einen und dann in der anderen Reizrichtung vorgeführt wurde, läßt sich die alternierende verwenden, wobei die Reizrichtung nach jeweils 10 Schnappreaktionen gewechselt wird. Führt man bei alternierender Reizung Versuche der Form

$$S_0 \text{ do fr}_{\text{alt}} \frac{2 \text{ Std}}{S_1 \text{ do } S_1 \text{ fr}} \quad (16)$$

durch, so liegen die Erholungswerte über der Kontrolle (Abb. 8). Bei alternierender Reizung scheint die Erholung erleichtert zu sein. Es ist zu fragen, ob der gleiche Effekt erzielt wird, wenn anstelle von frontal die dafür benötigte Zeit als Pause in den Versuch einbezogen wird. In

$$S_0 \text{ do t fr}_{\text{alt}} \frac{2 \text{ Std}}{S_1 \text{ do}} \quad (17)$$

bedeutet  $t_{\text{fr}}$  die Zeit, die für 10 durch frontale Reizung ausgelöste Schnapphandlungen benötigt wird. Der Mittelwert der Erholung liegt etwas unter dem Kontrollwert (Abb. 9; bei  $S_0 \text{ do fr}_{\text{alt}} \frac{2 \text{ Std}}{S_1 \text{ do}}$  liegt  $S_1 \text{ do}$  über der Kontrolle). Daraus folgt, daß der Wechsel zwischen den beiden Reizrichtungen für die Erholung entscheidend ist. Es ist noch hinzuzufügen, daß bei alternierender Reizung die Zahl der Schnappreaktionen bei  $S_0$  größer zu sein scheint als bei sukzessiver Reizung.

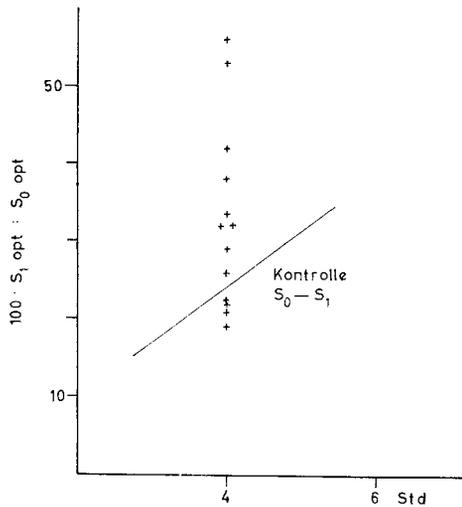


Abb. 10:  $S_0 \text{ opt} \frac{4 \text{ Std}}{S_{\text{takt}}} S_1 \text{ opt}$  Erholung des Schnappens nach einer auf alle möglichen Reizrichtungen hin erfolgten Ermüdung mit taktile Auslösung der Schnappreaktion im Erholungsintervall

### Optische und taktile Auslösung der Schnapphandlung

KOEHLER (1924) löste das Schnappen durch einen gegen den Körper der Larven gerichteten feinen Wasserstrahl aus. Von uns wurde eine dünn ausgezogene Pipette benutzt, die ein Gummihütchen trug. Mit diesem einfachen Gerät läßt sich ein gut aus-

lösender, kurzzeitiger Wasserstrom erzeugen. Um eine möglichst weitgehende Ermüdung zu erzielen, muß der Wasserstrahl aus allen Richtungen auf den Kopf, die Vorderextremitäten und die Mundwerkzeuge gerichtet werden. Der Versuch

$$S_0 \text{ opt} \left[ \begin{array}{c} \text{4 Std} \\ \text{S takt} \end{array} \right] S_1 \text{ opt}$$

zeigt, daß die im Erholungsintervall taktil ausgelösten Schnapphandlungen keinen verzögernden, sondern eher sogar einen beschleunigenden Einfluß auf die Erholung nach totaler Ermüdung durch optische Reize haben (Abb. 10). Auf taktile Reizungen hin ist ein völliges Erlöschen der Schnappbereitschaft nur schwer zu erreichen. Beim obigen Versuch entfallen auf die anschließende taktile Auslösung etwa 30 Prozent der bei optischer Auslösung zu erzielenden Schnappreaktionen.

### DISKUSSION

Aus den Ergebnissen der in verschiedener Form durchgeführten Ermüdungsversuche läßt sich ein alle Resultate erklärendes Prinzip nicht gewinnen. Es muß zunächst unterschieden werden zwischen der dorsalen Reizung, bei der immer zuerst die Einstellungsreaktion und dann das in frontaler Richtung erfolgende Schnappen ausgelöst werden, und der frontalen Reizung in horizontaler Richtung, bei der die Einstellungsreaktion nicht betätigt wird. In Tabelle 3 sind die wichtigsten Ergebnisse der mit kombinierter dorsaler und frontaler Reizung durchgeführten Versuche übersichtlich zusammengestellt.

Tabelle 3

Zusammenstellung der wichtigsten Ergebnisse der mit kombinierter dorsaler und frontaler Reizung durchgeführten Versuche

Ermüdung von $S_0$ do bzw. $S_0$ fr		Versuch Nr.		Versuch Nr.
(keine Pause)	S fr S do 1 : 0,07	(3)	S do S fr 1 : 0,3	(4)
total (2stündiges Erholungsintervall)	S fr $S_1$ do 1 : 0,36	(6)	S do $S_1$ fr 1 : 0,1	(10)
partiell (keine Pause)	S fr $S_1$ do 1 : 0,9	(9)	S do $S_1$ fr 1 : 0,1	(12)

Die rechte Spalte der Tabelle bietet dem Verständnis keine Schwierigkeiten. Offensichtlich schnappt die Larve von *Aeschna cyanea* bevorzugt in horizontaler Richtung; jedenfalls läßt sich die Schnappreaktion durch Auslösung in dieser Richtung weitgehender ermüden als in vertikaler. Ist eine totale oder partielle Ermüdung in horizontaler Richtung erfolgt, so vermag eine nach einer Pause oder anschließend erfolgende dorsale Auslösung des Schnappens die dann für die horizontale Reizrichtung zur

Verfügung stehende Antwortbereitschaft mit zu erschöpfen (2. und 3. Zeile der Tabelle). Überraschenderweise liegen die Verhältnisse bei der umgekehrten Reizfolge dorsal-frontal-dorsal anders (linke Spalte). Ist eine Ermüdung des Schnappens in vertikaler Richtung erfolgt, so verläuft die Erholung der Antwortbereitschaft in dieser weitgehend geschützt vor Mitermüdung durch die horizontale Auslösung der Schnappreaktion. Dieses zeigt sich besonders deutlich, wenn in dem Versuch (9)  $S_0$  do nur teilweise ermüdet wird.

Nach Ermüdung durch optische kann bei der Larve von *Aeschna* das Schnappen durch taktile Reize erneut ausgelöst werden. Untersuchungen über die Auslösung eines Verhaltens über verschiedene Sinnesgebiete liegen vor von PRECHTL (1953), KUENZER (1958), PRECHT & FREYTAG (1958), CLARK (1960a) und EWERT (1965). Danach ist eine Reaktion nach Erlöschen der Antwortbereitschaft auf einem Sinnesgebiet durch alleinige oder zusätzliche Reizung über ein anderes stets weiterhin auslösbar. Reizspezifische Ermüdung auf dem gleichen Sinnesgebiet hat sich für den Wischreflex des spinalen Frosches, für das Kollern des Puters und für die Einstellungsreaktion auf Beute bei der Erdkröte und beim Rückenschwimmer nachweisen lassen (FRANZISKET (1953), SCHNEIDER (1954), SCHLEIDT (1954), EIKMANN (1955) und WOLDA (1961). Reizspezifisch ermüdet die Schnappreaktion bei *Aeschna* auf unterschiedliche Bewegungsweisen des Beuteobjekts hin. Das Ausbleiben der Reaktion ist demnach weder auf eine Ermüdung des Koordinationszentrums noch auf eine neuromuskuläre Ermüdung zurückzuführen. WOLDA konnte bei *Notonecta* und KUCZKA bei der Erdkröte allein durch Stimulation, ohne daß eine Reaktion erfolgte, die Antwortbereitschaft herabsetzen. Es ist also nicht die Wiederholung der Reaktion, sondern die wiederholte Reizung für das Ausbleiben der Handlung verantwortlich. Der Ort der Ermüdungserscheinungen ist demnach in zentralnervösen, der Afferenz zugehörigen Strukturen zu suchen. Es wird in der Ethologie bei einer derartigen Lokalisation von einer afferenten Schranke gesprochen, deren Funktionsweise aber noch unbekannt ist.

Über die Ermüdbarkeit der Einstellungsreaktion bei der Larve von *Aeschna cyanea* kann nach unseren Versuchen nichts ausgesagt werden, da mit ihrer Auslösung immer auch eine Betätigung der Schnappreaktion verbunden war. Nach den Untersuchungen von PRECHT (1952), HINDE (1954a, b; 1960), KUCZKA (1956), EIKMANN (1955), PRECHT & FREYTAG (1958), KUENZER (1958) WOLDA (1961) und EWERT (1965) verläuft eine Erholung zunächst schnell und dann langsamer. Beträgt bei der hungrigen *Aeschna*-Larve nach hohen Schnappzahlen und Ermüdung auf alle Reizrichtungen hin die Erholung nach 6 Stunden bereits 37 Prozent, so liegt sie nach 24 Stunden bei 42 und nach 48 Stunden bei 66 Prozent. (Durchschnittswerte von Versuchen mit je 4 Tieren). Der typische, erst steile, dann flache Anstieg der Erholung findet sich bei der Larve von *Aeschna* sowohl beim Heranbewegen als auch bei der Schnappreaktion. Die nach einer auf alle möglichen Reizrichtungen hin erfolgten Ermüdung des Schnappens zu beobachtende Erholung beginnt mit einem flachen Anfangsteil (Abb. 2).

Taktile Auslösung des Schnappens im Erholungsintervall nach optischer Ermüdung hat keinen senkenden, sondern eher einen schwach stimulierenden Effekt auf die Antwortbereitschaft gegenüber optischen Reizen. EWERT (1965) beobachtete, daß bei der richtungsspezifischen Ermüdung der Richtbewegung der Erdkröte die Erholung eines Retinabezirks durch die Reizung eines anderen beschleunigt wird. Eine ähnliche

Erscheinung fand WOLDA (1961) bei *Notonecta* bei lateraler Ermüdung und kontralateraler Reizung während der Erholungszeit.

### ZUSAMMENFASSUNG

1. Bei der Larve von *Aeschna cyanea* MÜLL. führt die Ermüdung der Schnapphandlung allein zu einem Ausbleiben aller anderen Teilhandlungen des Beutefangs.
2. Die Erholung einer erschöpften Instinkthandlung verläuft zunächst schnell, dann langsamer, hat aber nach 24 Stunden noch nicht das Ausgangsniveau erreicht.
3. Die Erholung der nur partiell durch dorsale oder frontale Reizung erschöpften Schnappbereitschaft erfolgt anfangs schneller als nach Erschöpfung auf alle Reizrichtungen hin, bleibt aber später hinter dieser zurück. Die typische, erst steile, dann flache Erholungskurve beginnt nach einer Ermüdung auf alle Reizrichtungen hin mit einem flachen Anfangsteil.
4. Die Erholung des Heranbewegens zeigt den gleichen Verlauf wie die Erholung der nur durch dorsale oder frontale Auslösung erschöpften Schnappreaktion.
5. Die Schnappreaktion ermüdet reizspezifisch für optische und taktile Reize.
6. Die taktile Auslösung des Schnappens im Erholungsintervall hat keinen senkenden Einfluß auf die Erholungsrate der durch optische Auslösung erschöpften Schnappbereitschaft.
7. Die Schnappreaktion ermüdet auf dem optischen Sinnesgebiet reizspezifisch für unterschiedliche Bewegungsweisen eines Beuteobjekts.
8. Die wiederholte frontale Auslösung der Schnapphandlung erschöpft weitgehend auch die Antwortbereitschaft auf eine anschließend dorsal erfolgende Reizung, während die wiederholte dorsale Auslösung der Schnapphandlung die Antwortbereitschaft auf eine anschließend erfolgende frontale Reizung nur teilweise erschöpft.
9. Die Erholung der durch frontale Reizung erschöpften Schnappbereitschaft wird durch im Erholungsintervall dorsal ausgelöste Schnappreaktionen stärker beeinflußt als die Erholung der erschöpften dorsalen Antwortbereitschaft durch im Erholungsintervall frontal ausgelöste Schnappreaktionen.
10. Der Ort der Ermüdungserscheinungen ist in zentralnervösen, der Afferenz zugehörigen Strukturen zu suchen.

Berichtigung: In einer früheren Arbeit (HOPPENHEIT 1964b) unterliefen zwei Rechenfehler. Bei „geschnappt (gestaut)“ in der Abbildung 8 ist der richtige Wert nach 10 Minuten 164 statt 153 und nach 15 Minuten 92 statt 71. In der Abbildung 9 ändern sich infolgedessen die entsprechenden Werte (65 statt 70% und 64 statt 83%).

### ZITIERTE LITERATUR

- BIRUKOW, G., 1952. Studien über die statisch-optisch ausgelöste Kompensationsbewegung und Körperhaltung bei Amphibien. *Z. vergl. Physiol.* **34**, 448–472.  
 — 1955. Angeborene und erworbene Anteile relativ einfacher Verhaltenseinheiten. *Zool. Anz.* (Suppl. Bd) **18**, 32–48.

- BUDDENBROCK, W. v., 1931. Untersuchungen über den Schattenreflex. *Z. vergl. Physiol.* **13**, 164–293.
- BUTZ-KUENZER, F., 1957. Optische und labyrinthäre Auslösung der Lagereaktionen bei Amphibien. *Z. Tierpsychol.* **14**, 427–447.
- CLARK, R. B., 1960a. Habituation of the polychaete *Nereis* to sudden stimuli. 1. General properties of the habituation process. *Br. J. Anim. Behav.* **8**, 82–91.
- 1960b. Habituation of the polychaete *Nereis* to sudden stimuli. 2. Biological significance of habituation. *Br. J. Anim. Behav.* **8**, 92–103.
- DREES, O., 1952. Untersuchungen über die angeborenen Verhaltensweisen bei Springspinnen (Salticidae). *Z. Tierpsychol.* **9**, 169–207.
- DÜRRWÄCHTER, G., 1957. Über Phototaxis und Geotaxis einiger *Drosophila*-Mutanten nach Aufzucht in verschiedenen Lichtbedingungen. *Z. Tierpsychol.* **14**, 1–28.
- EIKMANN, K. H., 1955. Verhaltensphysiologische Untersuchungen über den Beutefang und das Bewegungssehen der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). *Z. Tierpsychol.* **12**, 229–253.
- EWERT, J.-P., 1965. Der Einfluß peripherer Sinnesorgane und des Zentralnervensystems auf die Antwortbereitschaft bei der Richtbewegung der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). Göttingen, Math.-nat. Diss., 69 pp.
- FIEDLER, K., 1954. Vergleichende Verhaltensstudien an Seenadeln, Schlangennadeln und Seepferdchen (Syngnathidae). *Z. Tierpsychol.* **11**, 358–416.
- FRANZISKET, L., 1953. Untersuchungen zur Spezifität und Kumulierung der Erregungsfähigkeit und zur Wirkung einer Ermüdung in der Afferenz bei Wischbewegungen des Rückenmarksfrosches. *Z. vergl. Physiol.* **34**, 525–538.
- HINDE, R. A., 1954a. Factors governing the changes in strength of a partially inborn response, as shown by the mobbing behaviour of the chaffinch (*Fringilla coelebs*). 1. The nature of the response, and an examination of its course. *Proc. R. Soc. (B)* **142**, 306–331.
- 1954b. Factors governing the changes in strength of a partially inborn response, as shown by the mobbing behaviour of the chaffinch (*Fringilla coelebs*). 2. The waning of the response. *Proc. R. Soc. (B)* **142**, 331–358.
- 1960. Factors governing the changes in strength of a partially inborn response, as shown by the mobbing behaviour of the chaffinch (*Fringilla coelebs*). 3. The interaction of short-term and long-term incremental and decremental effects. *Proc. R. Soc. (B)* **153**, 398–420.
- HOFFMANN, P., 1914. Über die doppelte Innervation der Krebsmuskeln. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis nervöser Hemmungen. *Z. Biol.* **63**, 411–442.
- 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.
- 1964c. Übersprungputzen bei der Larve von *Aeschna cyanea* MÜLL. (Odonata). *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **11**, 171–177.
- KOEHLER, O., 1924. Sinnesphysiologische Untersuchungen an Libellenlarven. *Verh. dt. zool. Ges.* **29**, Versamml., 83–91.
- KOLB, E., 1955. Untersuchungen über zentrale Kompensation und Kompensationsbewegungen einseitig entstateter Frösche. *Z. vergl. Physiol.* **37**, 136–160.
- KUCZKA, H., 1956. Verhaltensphysiologische Untersuchungen über die Wischhandlung der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). *Z. Tierpsychol.* **13**, 185–207.
- KUENZER, P., 1958. Verhaltensphysiologische Untersuchungen über das Zucken des Regenwurms. *Z. Tierpsychol.* **15**, 31–49.
- LAUDIEN, H., 1965. Untersuchungen über das Kampfverhalten der Männchen von *Betta splendens* REGAN (Anabantidae, Pisces). *Z. wiss. Zool.* **172**, 134–178.
- PLETT, A., 1962. Beobachtungen und Versuche zum Revier- und Sexualverhalten von *Epiblemum scenicum* CL. und *Evarcha blancardi* SCOP (Salticidae). *Zool. Anz.* **169**, 292–298.
- 1964. Einige Versuche zum Beutefangverhalten und Trichterbauen des Ameisenlöwen *Euroleon nostras* FOURCR. (Myrmeleonidae). *Zool. Anz.* **173**, 202–209.
- PRECHT, H., 1952. Über das angeborene Verhalten von Tieren. Versuche an Springspinnen (Salticidae). *Z. Tierpsychol.* **9**, 207–230.
- 1960. Triebbedingtes Verhalten bei Tieren. *Z. exp. angew. Psychol.* **7**, 198–210.

- & FREYTAG, G., 1958. Über Ermüdung und Hemmung angeborener Verhaltensweisen bei Springspinnen (Salticidae). Zugleich ein Beitrag zum Triebproblem. *Behaviour* **13**, 143–211.
- PRECHTL, H. F. R., 1953. Zur Physiologie der angeborenen auslösenden Mechanismen. 1. Quantitative Untersuchungen über die Sperrbewegung junger Singvögel. *Behaviour* **5**, 32–50.
- RILLING, S., MITTELSTAEDT, H. & ROEDER, K. D., 1959. Prey recognition in the praying mantis. *Behaviour* **14**, 164–184.
- SCHLEIDT, M., 1954. Untersuchungen über die Auslösung des Kollerns beim Truthahn (*Meleagris gallopavo*). *Z. Tierpsychol.* **11**, 417–435.
- SCHNEIDER, D., 1954. Beitrag zu einer Analyse des Beute- und Fluchtverhaltens einheimischer Anuren. *Biol. Zbl.* **73**, 225–282.
- SIMONSON, E., 1935. Der heutige Stand der Theorie der Ermüdung. *Ergebn. Physiol.* **37**, 299–356.
- TONNER, F., 1938. Halsreflexe und Bewegungssehen bei Arthropoden. *Z. vergl. Physiol.* **25**, 427–454.
- WOLDA, H., 1961. Response decrement in the prey-catching activity of *Notonecta glauca* L. (Hemiptera). *Archs néerl. Zool.* **14**, 61–89.