

# ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAFICA

Editor: G. WOLF

---

*E 1605/1971*

## **Aeschna cyanea (Aeschnidae) Beutefang der Larven**

Mit 2 Tabellen

GÖTTINGEN 1971

---

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Film E 1605

## ***Aeschna cyanea* (Aeschnidae) Beutefang der Larven<sup>1</sup>**

CHRISTIANE BUCHHOLTZ, Marburg

### **Allgemeine Vorbemerkungen**

Die Libelle *Aeschna cyanea* MÜLL. ist in Mitteleuropa die häufigste Art ihrer Familie. Sie lebt an Teichen, Seen und Gräben, vorzugsweise an Lehmtümpeln mit gutem Pflanzenbewuchs. Die Entwicklung dauert in der Regel zwei Jahre, wobei die erste Überwinterung als Ei, die zweite als Larve erfolgt (SCHMIDT [14], SCHIEMENZ [13]). SCHALLER [12] hat für die larvale Phase vier unterschiedliche Entwicklungstypen gekennzeichnet; der häufigste (63,75%) umfaßt elf Larvenstadien. Bei den vorliegenden Aufnahmen über den Beutefang der *Aeschna*-Larve handelt es sich um das letzte, also das Z-Stadium.

Libellenlarven fangen ihre Beute mit der zu einer Fangmaske umgebildeten Unterlippe (Labium). Dem schnellen Fangschlag geht in der Regel eine orientierende Einstellbewegung voraus. Sie wird durch die Aufnahme und Verarbeitung spezifischer optischer Daten in Gang gesetzt. Die dabei wirksamen Auslöser sind von verschiedenen Autoren untersucht worden. GAFFRON [3] wies auf die Kontraststärke der Beute gegenüber dem Hintergrund hin, HOPPENHEIT [7], [8] kennzeichnete die maximale Größe des Beuteauslösers in Abhängigkeit unterschiedlicher Faktoren, BALDUS [1] beschrieb die Entfernungskalisation und ETIENNE [2] einzelne Bewegungsparameter sowie bestimmte Bewegungsmuster. KOEHLER [9] stellte in Dressurversuchen ein Unterscheidungsvermögen von Rot, Grün und Violett gegenüber Gelb fest; bisher ist unbekannt, inwieweit diese Fähigkeit die Selektivität der Beute be-

---

<sup>1</sup> Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 8 u. 9.

stimmt. In welcher Weise die analysierten maßgeblichen Reize den Auslösemechanismus der Orientierungs- bzw. der Bewegungskomponente betreffen, wissen wir nicht.

Die dem Fangschlag vorausgehende orientierende Einstellbewegung erfaßt den ganzen Körper oder einzelne Körperteile der Larve. Vor jedem Richtprozeß von Thorax und Abdomen beobachtet man stets eine Einstellbewegung des Kopfes. Larven, denen der Kopf am Thorax fixiert wird, sind nicht mehr in der Lage, orientierende Wendebewegungen zur Beute hin durchzuführen. Ein gezielter Fangschlag erfolgt dann lediglich im Entfernungsbereich des Labiums innerhalb eines begrenzten Frontalwinkels. Danach dürfen wir annehmen, daß das Kommando zu einer orientierenden Einstellung an die Bein- und Abdomenmuskulatur von einer Rückmeldung der Kopfstellmuskeln abhängig sein wird.

Im einfachsten Fall folgt einer orientierenden Einstellbewegung der Labiumschlag als reine Erbkoordination. Es handelt sich um eine relativ stereotype und außerordentlich schnell ablaufende Endhandlung. Sie ist auch im Leerlauf zu beobachten. Für solche Bewegungsmuster postulieren wir eine jeweils spezifische zeitliche Ordnung, die bestimmten Gesetzmäßigkeiten gehorcht (LORENZ [10]). v. HOLST [4], [5], [6] hat uns Wechselbeziehungen einzelner Bewegungselemente bei der Lokomotion an Fischen aufgezeigt und auf der Grundlage einer Zusammenarbeit endogener Automatiezentren erklärt. Zeitliche Korrelationen lassen sich bei Lokomotionsformen besonders gut quantitativ erfassen, da einzelne Muskelkontraktionen an Hand des Bewegungsphänomens der Extremitäten gut zu erkennen sind. Größere Schwierigkeiten bereitet die Analyse von Erbkoordinationen, die z. B. in Form einer Endhandlung innerhalb einzelner Funktionskreise sichtbar werden. Wir bezeichnen diese als formkonstant und verstehen darunter nicht allein eine bestimmte Reihenfolge sichtbar werdender Muskelkontraktionen, sondern fordern ebenfalls, daß der relative Phasenabstand der Bewegungselemente bestimmten Gesetzmäßigkeiten gehorcht. Eine Quantifizierung solcher Wechselbeziehungen bereitet jedoch überall dort große Schwierigkeiten, wo sich die Intensität von Erbkoordinationen nicht allein in der Geschwindigkeit des Ablaufes ausdrückt, sondern wo zusätzlich jeweils eine unterschiedliche Anzahl der an der Bewegung beteiligten Muskeln ins Spiel kommt. Das Bewegungsmuster solcher Erbkoordinationen erscheint dann derart variabel, daß die Analyse schwer, wenn nicht gar unmöglich erscheint; denn Voraussetzung für solche quantitativen Untersuchungen sind dann jeweils konstante Handlungsbereitschaften. Demgegenüber fällt die Suche nach relativen Phasenbeziehungen bei solchen Erbkoordinationen leichter, bei denen unterschiedliche Intensitäten lediglich in Form verschiedener Geschwindigkeiten zum Ausdruck kommen. Das ist beim Labiumschlag der *Aeschna*-Larve der Fall.

Mit Hilfe von Zeitdehnungsaufnahmen (1600 B/s) lassen sich beim Fangschlag fünf aufeinanderfolgende Bewegungsphasen unterscheiden:

1. Öffnen der Endhaken
2. Langsame Phase
3. Schnelle Phase
4. Schließen der Endhaken
5. Anlegen des Labiums.

Tabelle 1 gibt die mit einem Lytax-Analysator, unter Berücksichtigung der bei den Aufnahmen mitgelaufenen Lichtmarkenmarkierung, gemessene Dauer der Phasen zweier Labiumschläge wieder, die als reine Erbkoordination auftreten. Beide unterscheiden sich in der Geschwindigkeit

Tab. 1

Labiumschlag	Labiumschlag ohne überlagernde Taxis		
Phasen der Erbkoordination	Zeit in m/s		Relative Phasenbeziehung
	1	2	
1. Öffnen der Endhaken	47,3	33,6	3,8
2. Langsame Phase	12,4	8,7	1,1
3. Schnelle Phase	11,6	7,6	1,1
4. Schließen der Endhaken	10,8	7,0	0,1
5. Anlegen des Labiums	93,7	64,5	
Gesamtzeit:	175,7	121,4	

keit ihres Ablaufes. Der 1. Fangschlag schließt eine Gesamtzeit von 175,7 m/s, der 2. eine von 121,4 m/s ein. Dementsprechend wird beim 1. gegenüber dem 2. jede der einzelnen Phasen verlängert. Der Wert der relativen Phasenbeziehung stimmt jedoch in beiden Fällen mindestens bis auf  $\frac{1}{10}$  m/s überein. Zeitdehnungsaufnahmen ließen uns andererseits erstmals erkennen, daß bei diesen Larven außerdem die simultane Verschränkungsform von Erbkoordination und Taxis vorkommt. Hierbei wird der Labiumschlag von einer Orientierungskomponente überlagert. Während des Schlages erfolgt eine Kopfdrehung, vorzugsweise um die Körperlängsachse, mit einer gleichzeitigen Drehung des Labiums im Basalgelenk. Versuche mit Winkelattrappen weisen darauf hin, daß diese zusätzliche Einstellbewegung von der Form und der Lagebeziehung der Beute gegenüber der Larve abhängig ist. Die Beweglichkeit der die Endhaken tragenden Seitenlappen erstreckt sich fast nur auf die Ebene des Praementums. Um also gestreckte längliche Beuteformen, deren Längsachse von der Vertikalebene abweicht, mit den Endhaken gezielt fassen zu können, wird eine zusätzliche Drehung von Kopf und Labium notwendig.

Es stellt sich weiter die Frage nach den spezifischen zeitlichen Phasenbeziehungen solcher von einer Taxis überlagerten Fangschläge. Auch hierfür müssen wir eine gesetzmäßige Wechselbeziehung zwischen den an der Bewegung beteiligten Muskelkontraktionen fordern. Drei Meßreihen lassen erkennen, daß die Überlagerung der Orientierungskomponente die 2. Phase außerordentlich verlängert. Innerhalb dieser findet der wesentliche Anteil der Wendebewegung statt. Daraus folgt eine

Tab. 2

Labiumsschlag	Labiumsschlag mit überlagernder Taxis					
	Phasen der Erbkoordination	Zeit in m/s 6	Relative Phasen- beziehung	Zeit in m/s 7	Relative Phasen- beziehung	Zeit in m/s 5
1. Öffnen der Endhaken	55,1		42,9		63,0	
2. Langsame Phase	19,3	2,9	15,2	2,8	21,0	3,0
3. Schnelle Phase	7,3	2,6	7,3	2,1	8,9	2,4
4. Schließen d. Endhaken	7,8	0,9	5,8	1,3	6,8	1,3
5. Anlegen des Labiums	62,4	0,1	70,6	0,1	55,1	0,1
Gesamtzeit:	151,7		141,7		154,9	

Veränderung der Phasenbeziehungen 1 : 2 und 2 : 3; der erste Quotient wird erniedrigt, der zweite erhöht. Vergleicht man die Werte der relativen Phasenbeziehungen miteinander, erkennt man eine Variationsbreite, die auf der unterschiedlichen Beteiligung der Taxis beruht. Ein besonders bemerkenswertes Phänomen zeigt Fall Nr. 5 in Tabelle 2. Bei diesem Fangschlag liegt die Dauer der 3. Phase außerordentlich hoch. Dennoch passen die Werte der relativen Phasenbeziehungen gut zu denjenigen aller anderen taxisüberlagerten Fangschläge. Hier setzt während der 2. Phase eine Bewegung der Vorderextremitäten ein, die in die 3. Phase hineindauert. Experimentelle Eingriffe in das ZNS weisen auf einen Zusammenhang zwischen der schnellen Phase und den Thorakalganglien. Auch kann der Labiumsschlag unter bestimmten Bedingungen nach der 2. Phase gestoppt werden.

Fragen wir nach dem Zeitpunkt der Aufnahme und Verarbeitung der relevanten optischen Daten, dürfen wir annehmen, daß dieser vor Beginn des Fangschlages liegen wird. Zeitintervalle der 1. und 2. Phase von ca. 60 bis 80 m/s lassen eine Richtungskorrektur während des Labiumschlages unmöglich erscheinen. Regelkreissysteme sind für derart kurze Bewegungsabläufe unwahrscheinlich (vgl. ROEDER [11]). Hierfür gibt eine Filmaufnahme einen weiteren Hinweis insofern, als eine Veränderung der Lagebeziehung einer Beute in der 1. Phase zu einem Vorbeischiessen der Larve führt. Das Kommando für die orientierende Einstellungsbewegung wird also vor Beginn des Fangschlages gegeben werden. In diesem Zusammenhang muß andererseits nach der Größenordnung

der minimalen Latenzzeit gefragt werden, in der Aufnahme und Verrechnung optischer Daten erfolgen kann, aus deren Ergebnis der Richtprozeß resultiert. Die kürzeste Latenzzeit, welche wir auf Grund der Zeitdehnungsaufnahmen fanden, liegt bei 540 m/s. ETIENNE [2] testete die notwendige Dauer der Einzelbewegung eines Leuchtpunktes auf einem Oszillographenschirm. Sie fand heraus, daß eindimensionale Schwingungen 3000 bis 6000 m/s dauern müssen und wirksamere zweidimensionale Reize (Zickzackbewegung) nur 800 m/s, um einen Fangschlag auszulösen. Setzt man voraus, daß diese Werte einer Latenzzeit entsprechen, so paßt der in der vorliegenden Filmanalyse ermittelte Wert von 540 m/s gut dazu; zumal es sich hierbei um ein natürliches Beuteobjekt handelt. Im Rahmen derartiger Zeitspannen kann eine Einstellung auf Grund zyklischer Systeme erfolgen.

### Filmbeschreibung<sup>1</sup>

#### 24 B/s

1. Aufnahme 24 B/s. Nahrungsuchende Larven im künstlichen Biotop. Nach Einsetzen der Beute erfolgen orientierende Einstellbewegungen, Anschleichen, Labiumschlag, Verzehren.

#### 1600 B/s

2. Aufnahme 1600 B/s. Zwei Ventralaufnahmen des Labiumschlages. Verzehren der Beute.

3. Aufnahme 1600 B/s. Seitenansicht. Vorbeischlag.

4. Aufnahme 1600 B/s. Zwei Seitenansichten. Erfolgreiche Fangschläge mit überlagerndem Richtprozeß von Kopf und Labium. Fünf Bewegungsphasen deutlich sichtbar: Öffnen der Endhaken, langsame Phase, schnelle Phase, Schließen der Endhaken, Anlegen des Labiums.

5. Aufnahme 1600 B/s. Zwei Großaufnahmen. Seitenansicht. Erfolgreiche Fangschläge mit überlagerndem Richtprozeß von Kopf und Labium.

#### 24 B/s

6. Aufnahme 24 B/s. Verzehren der Beute.

### Literatur

- [1] BALDUS, K.: Experimentelle Untersuchungen über die Entfernungslokalisation der Libellen (*Aeschna cyanea*). Z. vergl. Physiol. **3** (1926), 475—505.
- [2] ETIENNE, A. S.: Analyse der schlagauslösenden Bewegungsparameter einer punktförmigen Beuteattrappe bei der Aeschnalarve. Z. vergl. Physiol. **64** (1969), 71—110.

---

<sup>1</sup> Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

- [3] GAFFRON, M.: Untersuchungen über das Bewegungssehen bei Libellenlarven, Fliegen und Fischen. Z. vergl. Physiol. **20** (1934), 299—337.
- [4] HOLST, E. v.: Über den Prozeß der zentralen Koordination. Pflüger's Arch. **236** (1935), 149—158.
- [5] HOLST, E. v.: Versuche zur Theorie der relativen Koordination. Pflüger's Arch. **237** (1936), 93—121.
- [6] HOLST, E. v.: Die relative Koordination als Phänomen und als Methode zentralnervöser Funktionsanalyse. Erg. Physiol. **42** (1939), 228—306.
- [7] HOPPENHEIT, M.: Beobachtungen zum Beutefangverhalten der Larve von *Aeschna cyanea* MÜLL. Zool. Anz. **172** (1964), 216—232.
- [8] HOPPENHEIT, M.: Untersuchungen über den Einfluß von Hunger und Sättigung auf das Beutefangverhalten der Larve von *Aeschna cyanea* MÜLL. Z. wiss. Zool. **170** (1964), 309—322.
- [9] KOEHLER, O.: Sinnesphysiologische Untersuchungen an Libellenlarven. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **29** (1924), 83—91.
- [10] LORENZ, K.: Über die Bildung des Instinkt Begriffes. Naturwissenschaften **25** (1937), 289—300, 307—318, 325—331.
- [11] ROEDER, K. R.: Nerve Cells and Insect Behavior. Harvard University Press, Cambridge, Mass. (1968).
- [12] SCHALLER, F.: Etudes du développement postembryonnaire d'*Aeschna cyanea* MÜLLER. Thèses à la fac. des Sciences de l'univ. de Strasbourg. Paris: Masson et Cie (1960).
- [13] SCHIEMENZ, H.: Die Libellen unserer Heimat. Urania-Verlag, Jena (1953).
- [14] SCHMIDT, E.: Libellen, Odonaten. In: BROHMER, P.: Die Tierwelt Mitteleuropas, Bd. IV (1929), 1—66.

---

### Angaben zum Film

Das Filmdokument wurde 1971 zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht. Stummfilm, 16 mm, schwarzweiß, 59 m, 5½ min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden im Jahre 1968. Veröffentlichung aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg, Dr. CHRISTIANE BUCHHOLTZ, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. G. RÜPPELL, H. PHILIPP.

### Inhalt des Films

Die Libellenlarve *Aeschna cyanea* fängt ihre Beute durch einen Labiumschlag. Diesem geht in der Regel eine orientierende Einstellbewegung voraus. Der Labiumschlag kann als reine Erbkoordination oder aber simultan verschränkt mit einer Taxis auftreten. In jedem Fall lassen sich beim Fangschlag fünf Bewegungsphasen erkennen, die in einer bestimmten zeitlichen Ordnung zueinander stehen.

### **Summary of the Film**

The dragon-fly larva *Aeschna cyanea* catches its prey by a sudden thrust forward of its mask. Beforehand it usually orients itself into the right position. Thrusting of the mask can be done as a purely hereditary coordination or simultaneously with taxis. In both cases the acts of capture show 5 phases of movement related chronologically to each other.

### **Résumé du Film**

La larve de la libellule *Aeschna cyanea* capture sa proie en projetant brusquement son masque en avant. Ce mouvement est généralement précédé d'un ajustement stratégique de la position de la larve. Le déclenchement du réflexe labial peut se produire comme pure coordination héréditaire, ou se croiser simultanément avec un taxis. Dans tous les cas, cependant, le mouvement de capture se décompose en 5 temps, qui ont tous lieu dans un ordre de succession chronologique bien déterminé les uns par rapport aux autres.