

DER KOPF DER LIBELLEN: EIN ORGAN DER GESTALTUNG

H. STEINRÜCKEN

Im Büfang 3, D-79328 Ehrenkirchen
Bundesrepublik Deutschland

THE HEAD OF THE DRAGONFLY, AN ORGAN OF VISUAL PRESENTATION. — In the anterior view of the head of the Zygoptera the dominant pattern is formed by contrasting cross stripes, that can also be elicited by a photoreflex. As the central part of the head protrudes forward, this pattern is also visible in the dorsal view. It is part of a tendency to striation over the whole body, a tendency characterized by having differentially directed stripes following one another. In the anterior view horizontally running rings or arcs in the Zygopteran eyes increase the appearance of cross striping, but in the dorsal view they are seen to form a concentric pattern. Concentric patterns are signs that center one's gaze, and they are part of the visual sign "eye". — The visual sign "eye" is ancient, occurring in many animal species. In the compound eye of dragonflies and other insects it is formed by the so-called pseudo-pupils. As the dark main pseudo-pupil is always visible from any direction of viewing, a viewer's gaze is fixed and movability of the apparent eyes is simulated. The main pseudo-pupils as well as the accessory pseudo-pupils represent integral features of the head, despite their changing appearance depending on the angle from which they are viewed and their variability. The same is true for the photoreflexes that form pseudo-eyes on certain parts of the head or eyes of dragonflies. — The back of the head of dragonflies is occupied by attention-attracting patterns. These include mock-eyes, which are found in certain Zygoptera and Anisoptera. — Also noted are the frontal hornlets on the Libellulidae in respect of their communicative significance, as well as the occurrence of figures appearing to be oral fissures or teeth in the antero-median front aspect of the head of Zygoptera and Anisoptera. Like the visual sign "eye" they signal "head", "front" and "danger". Some of the patterns and signs in dragonflies and other insects which have proved successful in attracting attention and holding the view also belong to the repertoire used by man to produce particular impressions. This is illustrated by tribal masks and

the pictures of expressionist painters. In tribal rites the significance of the mask is revealed in dances. Analogies are recognizable in the male mating displays and showfights of the Calopterygidae.

EINLEITUNG

Mit den folgenden Ausführungen möchte ich die Aufmerksamkeit auf gewisse Tendenzen der Gestaltung des Kopfes der Libellen lenken, die von dieser Warte aus kaum beachtet werden. Es handelt sich durchweg um Beobachtungen und Überlegungen aus der Sicht des menschlichen Betrachters. Inwieweit die vom Menschen wahrgenommenen Tendenzen der Darstellung im Wahrnehmungsprozeß der Libellen oder anderer Tiere ihres Umfeldes eine Rolle spielen oder irgendwann im Laufe der Evolution der Lebewesen gespielt haben, ist eine andere Frage, die hier nicht erörtert wird und derzeit wohl auch kaum zu beantworten ist. Grundlage der Überlegungen sind meine eigenen photographischen Farbbilder, die ich von den Libellen „live“, d. h. in ihrer natürlichen Umgebung angefertigt habe. In der Darstellung und Ausdeutung konnte ich nur das vom Menschen wahrnehmbare Farbspektrum berücksichtigen. Libellen können bekanntlich UV-Licht wahrnehmen. Um UV-Reflexionen oder Absorptionen deutlich zu machen, fehlt mir jedoch die Ausrüstung. Es ist aber wahrscheinlich, daß diese auch am Kopf der Libellen eine Rolle spielen und farbliche Muster verdecken oder verstärken. Letzteres ist z.B. von den Wachsauflagerungen am Hinterkopf von Lestiden anzunehmen, da diese UV-Licht reflektieren (HILTON, 1986) und dadurch den Kontrast gegenüber den benachbarten Kopfpartien verstärken. Da farbliche Reproduktionen aus drucktechnischen Gründen nicht möglich waren, wurden im Sinne der Zielsetzung der Arbeit aussagekräftige Farbdias von Libellen und anderen Insekten auf einen Leuchtschirm projiziert und von ihnen mittels Übertragung auf Transparentpapier schematisierte Skizzen angefertigt.

Eine kurze Rekapitulation der zum Verständnis wichtigen biologischen Gegebenheiten vorweg : — (1) Morphologisch sind die Köpfe der Zygpteren walzenförmig, die Augen springen seitlich halbkugelig vor ; die Köpfe der Anisopteren sind rundlich oval, ihre Augen umgeben die Kopfkapsel schalenförmig. Entsprechend der unterschiedlichen Morphologie ist auch das Konzept für die farbliche Ausgestaltung und Bemusterung, das Design, verschieden. — (2) Libellen besitzen (wie alle Insekten) keine mimische Muskulatur. So sind sie, sollen sie eine Wirkung auf Lebewesen ihrer Umwelt haben, auf die Bildung eindrucksvoller Ansichten angewiesen, die auch als Grundlage für die Auslösung angeborener Auslösemechanismen dienen können (z.B. Fluchtreaktionen). — (3) Libellen können als Flugtiere allseitig in den „Blick kommen“ und müssen daher allseitig auf Ansicht „zurechtgemacht sein“. Inbesondere ist dies von einem so wichtigen und in bezug auf die Gesamtgestalt großen Körperteil wie dem Kopf zu erwarten.

Diesbezüglich kommt der mittleren Kopfpartie eine besondere Bedeutung zu : Sie springt bei allen Libellen aus dem Kopfniveau vor, bei den Zygopteren in Höhe des Postclypeus, bei den Anisopteren in Höhe der Stirn und läßt bestimmte hier lokalisierte

Bestandteile der Musterung nicht nur von vorn, sondern auch von oben und von den Seiten sichtbar werden.

Im folgenden sollen einige mir wichtig erscheinende Aspekte der Ansicht von Libellenköpfen in den für Begegnungen wichtigen Bereichen vorn, oben und hinten beleuchtet werden. Eine systematische Darstellung der Familien oder Gestaltungsvarianten ist nicht beabsichtigt.

TENDENZEN DER FARBLICHEN GESTALTUNG DES KOPFES VON ZYGOPTEREN AUS DER SICHT VON VORN UND OBEN

In der Vorderansicht der Zygopteren überwiegt mehr oder weniger ein Aspekt kontrastreicher Querstreifung (STEINRÜCKEN, 1987). Sie ist im mittleren Kopfbereich, wenn man die Lichtreflexe mitberücksichtigt, nahezu stets vorhanden (Abb. 1a, 1b), kann jedoch auch auf die Augen übergreifen (Abb. 1c, 1d), oder innerhalb der Augen in Form horizontal angeordneter Ringe (Abb. 2a) oder verschiedenfarbiger Bänder (Abb. 2b) gesondert ausgebildet sein. Der Sinne einer solchen Musterung wird deutlich, wenn wir die Libelle aus der Sicht von oben betrachten. Da die untere mittlere Kopfpartie bei allen Zygopteren vorspringt, wird deren Zeichnung aus dieser Sicht (z.B. beim Überfliegen) ebenfalls als Querstreifung sichtbar. Man könnte sich vorstellen, daß querstreifige Musterungen einerseits den Blick des Betrachters wie eine Barriere auffangen, ihn andererseits dank des „Vorbaus“ beim Überfliegen aber wie über die Stufen einer Leiter weiterleiten können. Diese Art der Bemusterung des Kopfes ist bei den Coenagrionidae und Platycnemidae besonders eindrucksvoll und scheint sinnvoll, da die Angehörigen dieser Familien häufig und auf niedrigem Niveau absitzen und in sitzender Stellung überflogen werden. (Auf die Bedeutung der Querstreifung in den Augen für die Sicht von oben komme ich noch zurück.).

Kontrastreiche Querstreifungsmuster sind als erprobtes Design für beeindruckende Vorderansichten auch bei anderen Tieren anzutreffen. z.B. der Springspinne *Evarcha arcuata* (Abb. 3a) oder dem Maulbrüter *Tilapia nilotica* (Abb. 3b)¹ Selbst der Mensch bedient sich ihrer, z.B. in der Maskenbildung bei Naturvölkern (STEINRÜCKEN, 1987). Typische Beispiele sind im Buch von M. Kirk „Menschen und Masken in Neuguinea“ (1986) zu sehen. Die Wirkung vieler dort abgebildeter Masken beruht auf einer kontrastreichen farbigen Querstreifung, welche die individuellen Gesichtzüge überdeckt (Abb. 4a).

Bemerkenswerterweise sind die meisten der in diesem Buch abgebildeten Masken zusätzlich durch einen Kopfputz aus Federn, bunte Hüte o.ä. aus-

¹ In Heft 10 (1989) der Zeitschrift „Geo“ befindet sich als Titelbild auf dem Umschlag ein Photo der Blaumaul-Meerkatze von T. Angermayer mit einer eindrucksvollen Querstreifung.

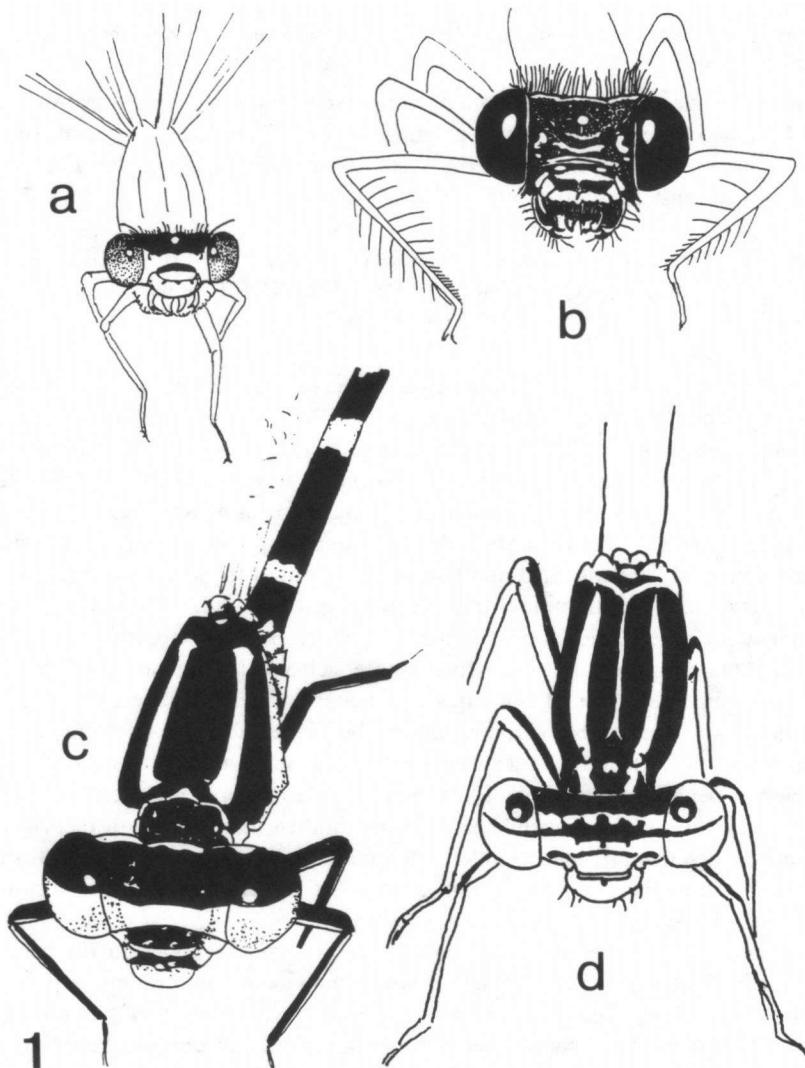


Abb. 1. Querstreifungsmuster von Zygopteren in der Vorderansicht : — (a) *Erythromma najas*, Männchen ; Drophaltung. Mandibeln ausgefahren, Flügel aufgefächert ; Querstreifung im mittleren Kopfbereich. Augen gegenüber der mittleren Kopfpartie halbkugelig abgesetzt ; Sie wirken in natura wegen ihrer roten Farbe als Schauorgane ; — (b) *Calopteryx virgo* : Drophaltung ; Im Bereich der mittleren Kopfpartie Querstreifungsmuster aus Flecken und Lichtreflexen ; Die Lichtreflexe auf den Augen erhöhen die Augenwirkung ; — (c) *Coenagrion puella*, das schwarze Band im oberen Kopfbereich, das auf die Augen übergreift und sie kaschiert, verstärkt den Querstreifungsaspekt ; die beiden runden Lichtreflexe wirken scheinaugeartig ; Innerhalb der Körperteilung kontrastreiche Streifungen in wechselnder Richtung ; Querstreifung : Kopf, Prothorax, Femur, Abdomen. Längsstreifung : Thorax, Tibien ; — (d) *Platycnemis pennipes*, der dunkle Stirnstreifen setzt sich als Element der Querstreifung über die Augen nach lateral fort ; Große dunkle Pseudopupillen mit zentralem Lichtreflex.

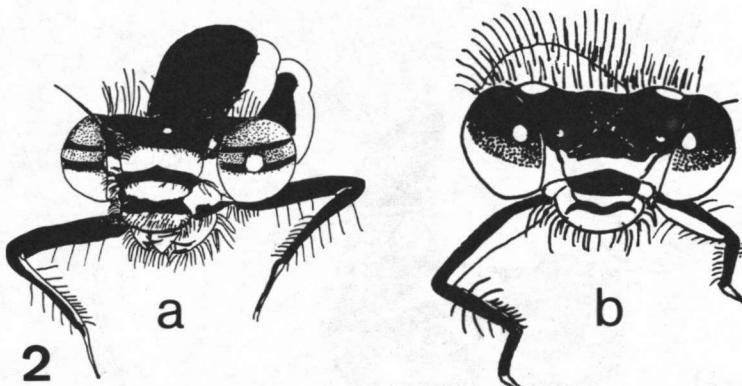


Abb. 2. Querstreifungsmuster von Zygopteren innerhalb der Augen : — (a) *Pyrrhosoma nymphula* : Querstreifungselemente innerhalb der Augen unabhängig von der dunklen Streifung der mittleren Kopfpartie ; In Drohhaltung sind die „Zähne“ auf den ausgefahrenen Kiefern sichtbar ; — (b) *Ischnura elegans*, Horizontale farbliche Schichtung innerhalb der Augen als Element der Querstreifung ; Die Komplexaugen sind durch das schwarze Band vertarnt, die Postokularflecken und Lichtreflexe wirken als Scheinaugen.

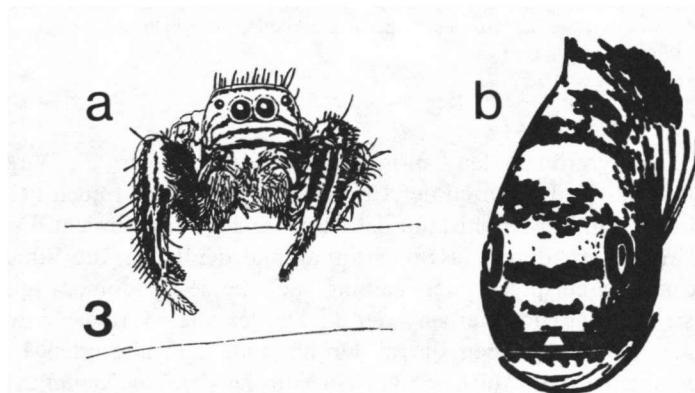


Abb. 3. Querstreifungsmuster bei anderen Tiergruppen : — (a) Querstreifungsmuster in der Vorderansicht der Springspinne *Evatha arcuata* ; Umrandung und zentrale Lichtreflexe verstärken die Wirkung der Augen als Augenzeichen ; — (b) Querstreifungsmuster in der Vorderansicht des Maulbrüters *Tilapia nilotica* (aus Irenäus Eibl-Eibesfeldt : „Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung“, Abb. 15.33, S.494).



Abb. 4. Querstreifung und Umrißvergrößerung : — (a) Schematische Zeichnung des Kopfes einer weiblichen Maske aus dem Buch von Kirk, M. (1968), S. 48 : Südliche Hochlandprovinz, Mendi-Gebiet, Tente-Dorf, Mone ; — (b) *Enallagma cyathigerum*, das Flügelspreizen in Drohhaltung bewirkt eine Umrißvergrößerung. Konzentrische Musterbildung innerhalb der Augen aus der Sicht von vorn oben.

gezeichnet. Diese vergrößern den Umriss des Kopfes und steigern die Wirkung der Ansicht. Ähnliche Tendenzen der Umrißvergrößerung sind auch bei den Zygopteren zu sehen. Der Kopf ist nur das Zentrum der Vorderansicht. Dessen Eindruck wird ergänzt durch das Erscheinungsbild der Beine, die Streifung des Thorax und bei entsprechender Haltung auch die des Abdomens (gleichgültig, ob sie durch Pigmentfarben oder Lichtreflexionen verursacht wird). Eine besondere Wirkung üben die in Drohhaltung aufgefächerten Flügel mancher Zygopteren aus. Auf dem Bild einer drohenden *Enallagma cyathigerum* (Abb. 4b) wird die Ähnlichkeit ihres Erscheinungsbildes mit dem einer mit Kopfputz versehenen Maske deutlich. Im Prinzip werden in den Masken von Naturvölkern also ähnliche Methoden der Darstellung verwandt, wie sie auch bei den Zygopteren zu sehen sind.

In bezug auf das gesamte Erscheinungsbild ist die Querstreifungstendenz im Bereich des Kopfes der Zygopteren nicht nur isoliert zu sehen. Sie ist

zugleich Bestandteil einer Gesamtstreifungstendenz des Körpers, die dadurch charakterisiert ist, daß innerhalb der Körpergliederung Streifungen verschiedener Richtung aufeinanderfolgen. Besonders deutlich ist dies bei den Coenagrionidae und Platycnemidae. Dadurch entsteht eine Art Raster, welches dem Sehvermögen der Libellen angepaßt sein und die gegenseitige Wahrnehmung erleichtern dürfte (Abb. 1c).

Während horizontale Ringe, Bänder oder farbige Schichtungen in den Augen von Zygopteren aus frontaler Sicht die Querstreifungstendenz der Vorderansicht verstärken bzw. in die seitlichen Kopfpartien ausdehnen, erhalten sie aus der Sicht von oben eine andere Konfiguration: Sie werden innerhalb der lateral halbkugelig vorspringenden Komplexaugen zum Bestandteil konzentrischer Figuren. Dies ist eindrucksvoll auf den Abbildungen von *Platycnemis pennipes* zu sehen (Abb. 5a, 5b). Der aus der Sicht von vorn oder seitlich horizontal verlaufende Ring umrandet aus der Sicht von oben als dunkler Saum das Auge. Eine konzentrische Musterung entsteht. Konzentrische Muster haben in bezug auf Wahrnehmung eine besondere Bedeutung. Während das Querstreifungsmuster mehr allgemein aufmerksamkeitsregend wirkt, sind konzentrische Musterungen zugleich zentrierend: Sie führen den Blick auf den Punkt (Beispiel Schießscheibe). Wenn sie paarig angeordnet sind, erhalten sie den Charakter von Augenzeichen (Weiteres über Augenmuster s.u.). Ähnliche konzentrische Muster innerhalb der Augen beim Anblick von dorsal sieht man auch bei anderen Insekten, z.B. bei *Cynthia cardui*, dem Distelfalter oder bestimmten *Tipula*-Arten.

Man kann sich des Eindrucks nicht erwehren, daß angesichts der Bedeutung konzentrischer Muster für die Wahrnehmung die horizontal über das Auge verlaufenden Streifen bei Zygopteren (in ähnlicher Weise sieht man sie bei

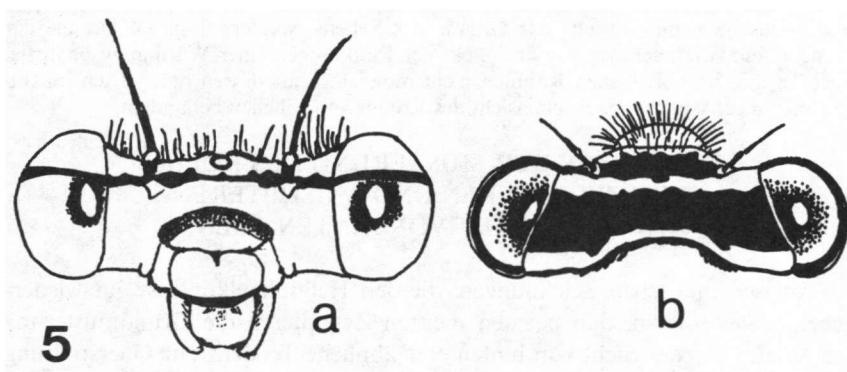


Abb. 5. Horizontaler Augenring wird zum Randmuster: — (a) *Platycnemis pennipes*, Ansicht von vorn; der horizontale Ring in den Augen imponiert aus dieser Sicht als ein Element der Querstreifung; — (b) *Platycnemis pennipes*, Sicht von oben; Der horizontale Ring wird zum Randsaum bzw.; Bestandteil einer konzentrischen Figur innerhalb der Augen.

Eintagsfliegen) möglicherweise vornehmlich für die Sicht von dorsal entwickelt wurden. Diese Annahme wird unterstützt durch Augenmusterungen bei *Sympetrum fusca*. Bei den Exemplaren, die aus seitlicher Sicht neben horizontal ringförmig angeordneten und tarnend wirkenden kleinen braunen Flecken eine schmale kappenartige und eher unauffällig erscheinende Blaufärbung aufweisen, wird letztere aus der Sicht von oben zu einer blauen Rundfigur im Zentrum einer konzentrischen Zeichnung: Ein auffälliges, blickbindendes Muster entsteht. Da *Sympetrum* überwintert und in besonderem Masse auf Tarnung angewiesen ist, stellt diese Art der Hervorhebung der blauen Farbe innerhalb der Augen eine ideale Lösung dar: Nur in *einer*, offenbar für die Tiere aber wichtigen Ansichtsrichtung tritt das blickbindende Muster mit seiner auffälligen Färbung des Zentrums zutage. (Bekanntlich sind Zygopteren-Augen, wenn sie in der Art von Schauorganen blau oder rot gefärbt sind, besonders aufmerksamkeitsregend). Konzentrische Figuren innerhalb der Augen aus der Sicht von oben entstehen nicht, wenn die Augen durch ein schwarzes über den ganzen Kopf und das obere Drittel der Augen verlaufendes Band kaschiert und als Augen kaum noch erkennbar sind, wie es z.B. bei *Coenagrion puella*, *mercuriale*, *hastulatum* und *Ischnura* der Fall ist. Dann überwiegt auch aus der Sicht von oben der Querstreifungsaspekt. Der Grund dürfte sein, daß eine als Augenzeichen anzusprechende konzentrische Musterung nicht zum Konzept vertarnter Augen gehört. Sofern das schwarze Band die Augen aus der Sicht von oben aber nur teilweise, d.h. im medialen Bereich verdeckt, wie z.B. bei *Coenagrion caerulescens* und *Enallagma* oder den oben genannten Coenagrioniden im Jugendstadium, kann sich innerhalb der Augen auch wieder ein konzentrisches Muster mit schwarzem Zentrum bilden (Siehe Abb. 4b, *Enallagma cyathigerum* aus der Sicht von vorn oben).

Es wäre reizvoll, hier weitere Aspekte des Äußeren der Komplexaugen von Zygopteren darzustellen, die ja nicht nur Organe des Sehens, sondern zugleich Organe der Ansicht sind, wie auch der Ansichtseffekt der Punktaugen einer Würdigung bedürfte, doch ist dies im vorgegebenen Rahmen nicht möglich. Statt dessen möchte ich im folgenden einige Aspekte der Rückansicht des Kopfes von Libellen behandeln.

TENDENZEN DER MUSTERUNG DES KOPFES VON ZYGOPTEREN UND ANISOPTEREN AUS DER SICHT VON HINTEN OBEN

Auf schematischen Zeichnungen, die den Hell-Dunkelkontrast gut wiedergeben, erkennt man, daß bei den meisten Zygopteren die Grundmusterung des Kopfes aus der Sicht von hinten eine ähnliche Tendenz zur Querstreifung wie die Vorderseite erkennen läßt, d.h. der untere Kopfbereich ist sowohl in der Vorder- als auch Rückansicht hell, der obere dunkel (Beispiele Abb. 6c, 6d, 7a, 7b, 8a). Dies hat eine gewisse Ähnlichkeit der beiden Ansichten zur Folge. Bei einigen männlichen Lestiden wie *Lestes sponsa* (Abb. 6a) wird

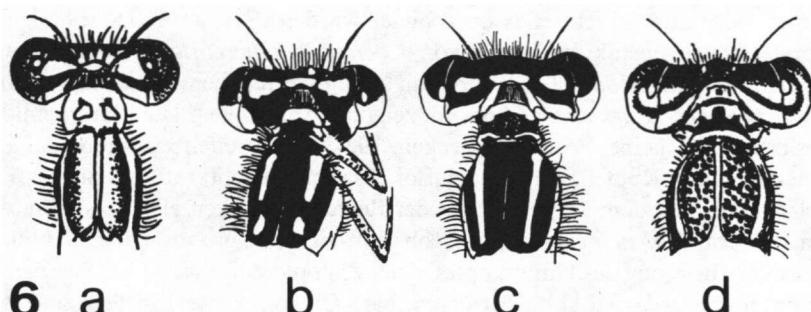


Abb. 6. Rückansicht des Kopfes von Zygopteren mit Postocular- und Pseudopostocularflecken : —
 (a) *Lestes sponsa*, die helle basale Streifung des Hinterkopfes ist durch Wachsauflagerung bedingt ; Dreieckförmige Pseudopostocularflecken durch Lichtreflexion ; — (b) *Coenagrion pulchellum*, Hinterkopfmitte basal schwarz mit 2 hellen Flecken seitlich ; Dreieckförmige Postocularflecken ; —
 (c) *Coenagrion mercuriale*, Dreieckförmige Postocularflecken ; Hinterkopf querestreift, basal hell ; — (d) *Lestes virens*, Dreieckförmige Pseudopostocularflecken durch Lichtreflexion ; Hinterkopf querestreift, basal hell ; Konzentrische Musterung durch accessorische Pseudopupillen in den Augen.

die basale dorsale Zwischenaugenpartie allerdings erst im Laufe des Lebens durch eine bläuliche, UV-Licht reflektierende Wachsbereifung aufgehellt.

(Meiner Meinung nach haben Wachsauflagerungen, insbesondere wenn sie in artspezifischer Weise und geschlechtsgebunden an bestimmten Körperteilen (Hinterkopf, Abdomenspitze) auftreten, in erster Linie eine Darstellungsfunktion und entsprechen darin den pigmentfarbenen Zeichnungen anderer Zygopteren).

Bei *Coenagrion pulchellum* (Abb. 6b) fehlt die basale Aufhellung des Hinterkopfes im mittleren Bereich. Dieser ist durchweg tiefschwarz mit hellen Flecken lateral an der medialen Begrenzung der Augen. Diese Flecken ähneln den hellen Wangen in der Vorderansicht mancher Zygopteren, z.B. von *Lestes viridis*, *Lestes sponsa* u.a.

Besonders augenfällig und deshalb für den gegenseitigen Wahrnehmungsprozess wahrscheinlich wichtig sind die Postocularflecken bei den Coenagrionidae. Einerseits imponieren sie — je nach Ausprägung und Form — als ein Element der Querstreifung (STEINRÜCKEN, 1987), andererseits können sie in der Art von Scheinaugen eine blickbindende Wirkung haben. Die Bedeutung der Postocularflecken für das Zurschaustellungs-System der Zygopteren ist bereits daraus ersichtlich, daß sich bei den strukturfarbenen Zygopteren, die über keine echten Postocularflecken verfügen (z.B. Lestiden, *Pyrrhosoma*, *Ceriagrion*, *Calopteryx*), im Zwischenaugenbereich im auftreffenden Licht Lichtreflexe ähnlicher Konfiguration und Leuchtkraft bilden, sodaß auf Schwarz-Weißzeichnungen kaum zu unterscheiden ist, ob die Flecken durch Pigment-

farben oder durch Lichtreflexion gebildet wurden (STEINRÜCKEN, 1987). Ein Vergleich der Postokularflecken von *Coenagrion mercuriale* (Abb. 6c) und *Coenagrion pulchellum* (Abb. 6b) mit den Lichtreflexen bei *Lestes sponsa* (Abb. 6a) oder *Lestes virens* (Abb. 6d) zeigt die Ähnlichkeit. Die Platycnemidae besitzen zwar keine Postokularflecken, die helle Streifenzeichnung auf der Rückseite ihres Kopfes ist aber nach Lokalisation, Leuchtkraft und hinsichtlich der Auffälligkeit dem Ansichtseffekt der Postokularflecken gleichzusetzen, wie ein Bild von *Platycnemis pennipes* (Abb. 7a) zeigt. Die grundsätzliche Ähnlichkeit der Musterung des Hinterkopfes vieler Zygopteren ist selbst bei *Sympetrum fusca* oder *paedisca* (Abb. 7b) erkennbar. Obwohl diese Libellen eine (für unsere Augen) nur diskrete, farblich weniger kontrastierende Zeichnung im Bereich des Hinterkopfes aufweisen, die der allgemeinen Tendenz der Ver-tarnung des Äußeren bei dieser Libelle entspricht, ähnelt die Streifung doch sehr der Zeichnung anderer Zygopteren.

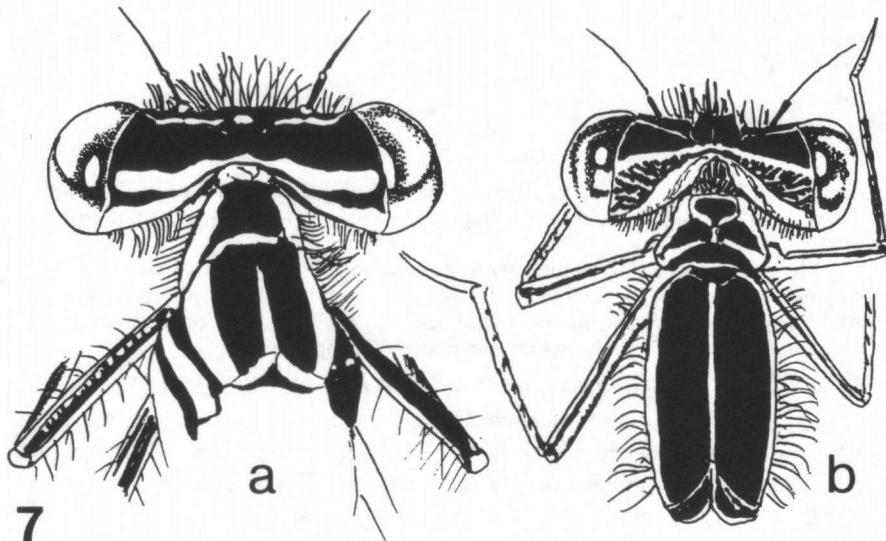


Abb. 7. Rückansicht des Kopfes von Zygopteren ohne Postocularflecken: — (a) *Platycnemis pennipes*, Kontrastreiche Querstreifung des Hinterkopfes ohne Postocularflecken; — (b) *Sympetrum fusca* oder *paedisca*, Querstreifung des Hinterkopfes, basal hell; Angedeutet konzentrische Musterung durch accessoriische Pseudopupillen innerhalb der Augen.

Insgesamt kann man sich des Eindrucks nicht erwehren, daß der Hinterkopfbereich der meisten Coenagrionidae und Platycnemidae in einer Weise zur Schau gestellt wird, daß er nicht nur dem Eindruck einer Vorderansicht ähnelt, sondern diesen in seiner blickanziehenden Wirkung noch übertrifft.

An letzterer haben die Postokularflecken einen wesentlichen Anteil, insbesondere wenn sie auf Grund ihrer Größe und Form den Charakter von Scheinaugen besitzen, wie dies bei *Ischnura elegans* (Abb. 8a) und *pumilio* und in gewisser Weise auch bei den großen Flecken von *Coenagrion pulchellum* (Abb. 6b), *mercuriale* (Abb. 6c), *caerulescens*, *Enallagma* etc. der Fall ist. Die meines Wissens nach einzige Art der Gattung *Ischnura*, die keine Postokularflecken besitzt, ist *Ischnura graellsii*.

Bei den Anisopteren besteht ebenfalls eine Tendenz, den Hinterkopfbereich allgemein auffällig zu bemustern oder mit Scheinaugen zu versehen. Da ihre Augen in der Scheitelgegend aneinanderrücken, bleibt kein Platz für Ansichtsorgane in der Art von Postokularflecken. (Zwar ist bei den Cordelugastridae und Gomphidae zwischen den Komplexaugen noch ein kleiner Zwischenraum vorhanden, der jedoch nur zur Lokalisation einer medialen hellen Querstreifung ausreicht.) Das Problem, den Kopf für die Ansicht von hinten oben aufmerksamkeiterregend zu gestalten, wird durch Bemusterung der Hinteraugenpartie gelöst. Bei den Gomphidae ist die Entwicklung der Hinteraugenpartie zur Ansichtsfläche deutlich zu erkennen: Die rundlich vorgewölbten Augen sind aus der Sicht von oben durch einen schwarzen Saum in einen vorderen Seh- und hinteren Ansichtsbereich geteilt. Der Saum ist in zweifacher Weise an der Bildung von scheinaugenartig wirkenden Flecken beteiligt: Einmal können sich innerhalb desselben auf jeder Seite ein oder auch mehrere kleine helle runde Flecken bilden (Abb. 8b), zum anderen kann das Band sich verbreitern und die helle Hinteraugenpartie grossflächig umschließen, wie die Abb. 8c von *Gomphus simillimus* zeigt. Die letztere Art lässt recht deutliche Augenattrappen entstehen, die im Sinne von „Rückwärtsgaumen“ wirksam werden. (Nicht alle Exemplare von *Gomphus simillimus* meiner photogra-

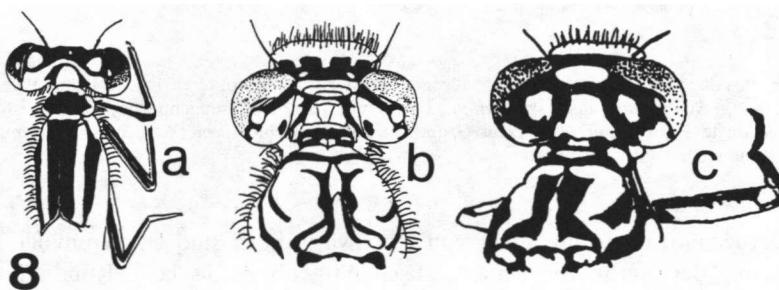


Abb. 8. Tendenz zur Scheinaugenbildung am Hinterkopf: — (a) *Ischnura elegans*, die Postocularflecken haben Scheinaugenwirkung; — (b) *Gomphus pulchellus*, Kugelig wirkende Augen auch aus der Ansicht von oben; der vordere Sehbereich ist gegenüber dem hinteren Ansichtsbereich durch ein schwarzes Band abgegrenzt; Entwicklung von hellen Rundflecken innerhalb des schwarzen Bandes und von dunklen Rundflecken auf der Rückseite der Augen; Beide besitzen eine gewisse Scheinaugenwirkung (s. Text). — (c) *Gomphus simillimus*, Bildung von hellen Scheinaugen auf der Rückseite der Augen (s. Text).

phischen Sammlung zeigen aber diese auffällige Scheinaugenbildung, es gibt auch Übergangsformen). Weiterhin sind häufig auf der gelben Rückfläche der Augen von *Gomphus pulchellus* oder *simillimus* in variabler Weise Bestandteile der schwarzen Streifenmusterung des Körpers zu sehen, die einerseits das Körpermuster in den Hinteraugenbereich fortsetzen, andererseits bei nur rudimentärer Ausbildung wie dunkle Scheinaugen auf hellem Grund wirken können (Abb. 8b).

Bei den Anisopteren, deren Augen sich in der Mitte berühren, ist die gesamte Hinteraugenpartie nicht mehr kugelig vorspringend, sondern mehr oder weniger eingebuchtet und für die Rückansicht aufmerksamkeitsregend bis blickbindend gefärbt oder bemustert: Allgemein aufmerksamkeitsregend beispielsweise wie bei *Sympetrum depressiusculum* (Abb. 9a), *Orthetrum cancellatum* u.a. oder in streifigkonzentrischer Anordnung wie bei Weibchen von *Anax imperator* (Abb. 9b). Auch hier geht ein Trend in Richtung Scheinaugen, besonders eindrucksvoll bei *Sympetrum striolatum*, *pedemontanum*, *flaveolum*, oder *sonscolombei* in Form dunkler, paarig angeordneter Rundflecken auf hellem Grund (Abb. 10).

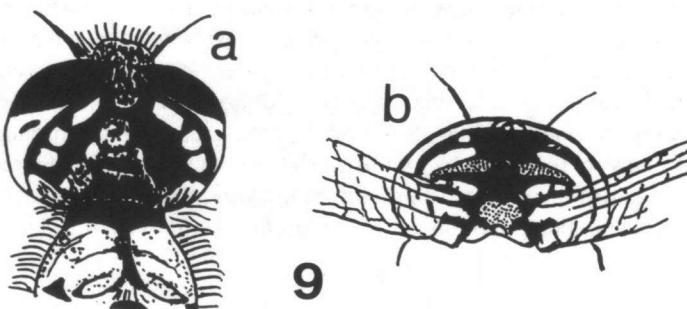


Abb. 9. Allgemein aufmerksamkeitsregende Muster von Anisopteren in der Hinteraugenpartie: — (a) *Sympetrum depressiusculum*, Im Bereich der Hinteraugenpartie helle kreisförmig angeordnete Flecken auf schwarzem Grund. — (b) *Anax imperator*, Weibchen. Konzentrische Musterung der Hinteraugenpartie.

Augenattrappen im Sinne von Rückwärtsaugen sind eine sinnvolle Einrichtung der Natur. Sie wirken, gleichgültig ob sie als helle Rundfigur auf dunklem Grund oder dunkle Rundfigur auf hellem Grund gebildet werden, generell blickbindend: Vertraut aufmerksamkeitsregend für den Artgenossen, der sich von hinten oben nähert, abschreckend oder irritierend bzw. täuschend für den Beutegreifer, für den die Beurteilung der Gestalt und deren mögliche Fluchtrichtung erschwert wird. (Näheres über die Bedeutung von Augenattrappen bei KOENIG, 1975). Rückwärtsaugen kommen auch bei anderen



Abb. 10. *Sympetrum striolatum*, Eindrucksvolle Musterung im Sinne von „Rückwärtsaugen“.

Insekten vor ; bei Blütenbesuchern beispielsweise, die ihren Kopf bei der Pollensuche in den Blütengrund versenken, auf der Rückseite des Körpers (siehe Zeichnung von *Trichius* spec. in Abbildung 11a), oder im Bereich des Hinterkopfes beim Perlkauz (KOENIG, 1975) etc. Besonders deutlich wirken die hellen Rundflecken auf schwarzem Grund auf der Rückseite der Tigerohren als Scheinaugen (Abb. 11b).

Beim Paarungsvorspiel pflegt der männliche Tiger so auf dem Rücken des Weibchens zu liegen — dessen Hinterkopf zärtlich kraulend und lecken —, daß er das Fleckenmuster auf den Ohren unmittelbar vor Augen hat (Beschwichtigungssymbol bei diesen aggressiven Tieren oder sexuelles Stimulans ?). Die Ähnlichkeit der Flecken mit den Postokularflecken von *Ischnura elegans* ist unverkennbar.

Ein Beispiel von Scheinaugeneffekt durch Lichtreflexionen auf den hinteren Flügeldecken eines Blütenbesuchers zeigt die Abbildung 11c des Rosenkäfers *Cetonia aurata*. Auf den dunklen Augen einer Eintagsfliege (Abb. 11d) bilden die hellen runden Lichtreflexe aus der Sicht von oben eine eindrucksvolle Augenfigur. (Weiteres über Lichtreflexe auf Komplexaugen s.u.)

DIE BEDEUTUNG DER KOMPLEXAUGEN FÜR DIE GESTALTUNG DER VORDERANSICHT BEI ANISOPTEREN

Seit den Arbeiten von EXNER (1891) ist bekannt, daß im Komplexauge der Libellen (und anderer Insekten) zwei Teilaugen mit unterschiedlichem Sehvermögen vereinigt sind. Wir bezeichnen sie als dorsales und ventrales Teilauge. Bei manchen Anisopteren können sie infolge ihres unterschiedlichen Aussehens

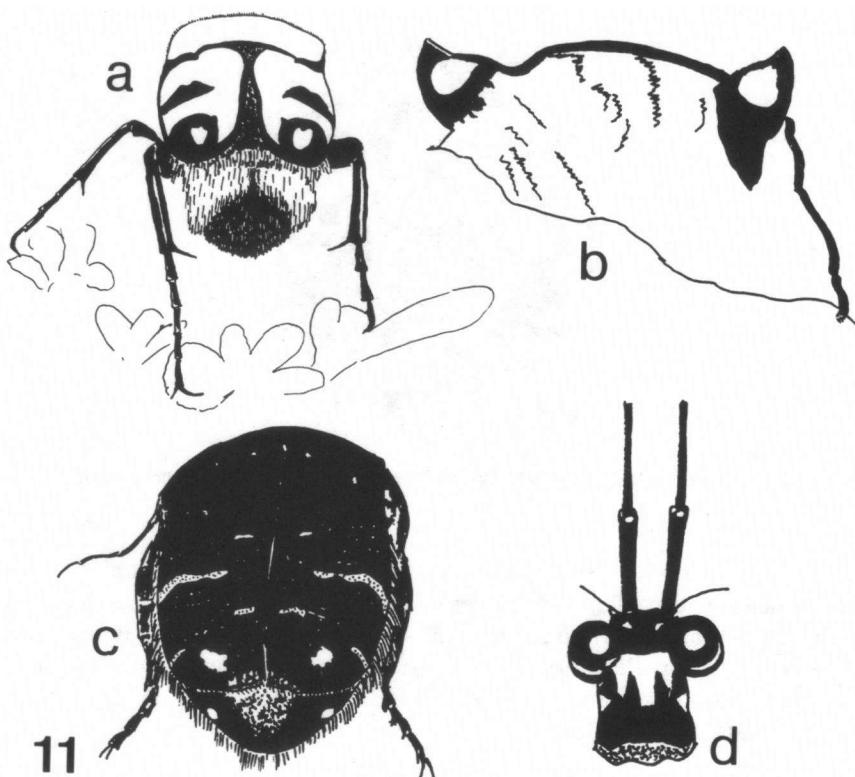


Abb. 11. Scheinaugen bei anderen Tiergruppen : — (a) *Trichius fasciatus*, Rückansicht des Käfers, der den Kopf in eine Blüte gesenkt hat ; Auf den Flügeldecken große, dunkle, nach hinten gerichtete Scheinaugen mit hellem zentralem Lichtreflex ; Insgesamt wird der Eindruck einer Vorderansicht vorgetäuscht ; — (b) Scheinaugenartige Fleckung auf Tigerohren ; — (c) Rückansicht des Rosenkäfers *Cetonia aurata*. Scheinaugenartig wirkende Lichtreflexe auf den Flügeldecken ; — (d) Eintagsfliege (Ephemeroptera spec.), Ansicht von oben ; Helle runde Lichtreflexe auf den dunklen Komplexaugen bilden das Zentrum einer konzentrischen Augenfigur.

schon äußerlich erkennbar sein. Von besonderem Interesse scheinen die Großlibellen, deren oberes Teilauge nicht nur anders gefärbt, sondern zusätzlich mit einem hellen Saum gegen das untere abgegrenzt ist (Abb. 12a). Unter den Aufnahmen meiner Sammlung war dies vor allem bei den Gattungen *Leucorrhinia* und *Sympetrum* der Fall. Der helle Saum zwischen den beiden Teilaugen, der aus frontaler Sicht eine annähernd horizontal verlaufende Linie bildet, stellt sich aus der Sicht von oben als helle Begrenzung einer dunklen Rundfigur dar : Ein Augenzeichen entsteht (Abb. 12b). Wir sehen somit ähnliche Verhältnisse, wie ich sie hinsichtlich der horizontalen Ringe in den Augen von Zygopteren aufzeigen konnte. Auch die Lebensweise ähnelt sich, da *Leu-*

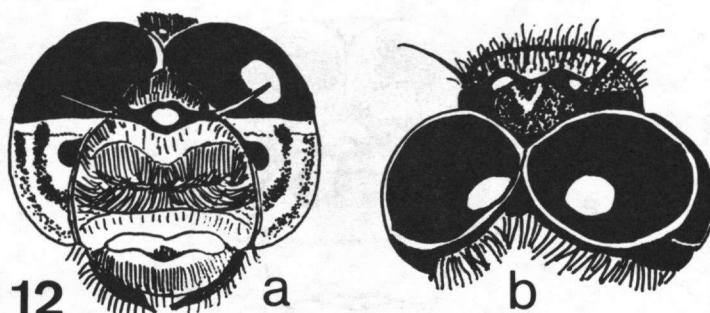


Abb. 12. Bedeutung der Umsäumung des oberen Teilauges bei *Sympetrum vulgatum*. — (a) Ansicht von vorn, das obere Teilauge ist durch einen Saum gegenüber dem unteren abgegrenzt ; Im unteren Teilauge Augenwirkung durch die beiden Hauptpseudopupillen mit umgebendem „Pseudo“-sklerenring ; Die konzentrische Zeichnung durch accessorische Pseudopupillen verstärkt den Augeneindruck. In der mittleren Kopfpartie diskrete Querstreifung und Mundspaltfigur ; — (b) Ansicht von oben, das obere Teilauge wird zu einer hellumsäumten dunklen Rundfigur.

corrhinia und *Sympetrum* wie die Coenagrionidae und Platycnemidae häufig in geringer Höhe über dem Erdboden oder auf dem Untergrund selbst absitzen und daher oft überflogen bzw. von oben betrachtet werden. Einerseits wirkt die braune Farbe des oberen Teilauges gegenüber der Umgebung tarnend, andererseits kann mit der umsäumten Rundfigur ein diskreter blickbindender Effekt erzielt werden.

Bei den Aeshnidae sind zwar bei einigen Arten (Z.B. *Anaciaeshna isosceles*) die beiden Teilaugen ebenfalls gesondert gefärbt und gegeneinander abgegrenzt erkennbar, eine durchgehende Saumbildung war bei den Exemplaren meiner photographischen Sammlung jedoch nicht vorhanden. Mehr oder weniger scheinen oberes und unteres Teilauge bei diesen Libellen, die nur wenig absitzen, in ein Gesamterscheinungsbild der Augen integriert, welches aus der Sicht von vorn mit der Neigung zur konzentrischstreifigen Musterung die Kopfmitte gestalterisch hervorhebt. Dies ist bei *Aeshna cyanea* (Abb. 13) besonders deutlich. (Weiteres siehe STEINRÜCKEN, 1987).

DIE BEDEUTUNG VON PSEUDOPUPILLEN INNERHALB DER KOMPLEXAUGEN IN BEZUG AUF DIE DARSTELLUNG NACH AUSSEN

Die schalenförmig der Kopfkapsel anliegenden Augen der Anisopteren heben sich auf Grund ihrer Form nicht mehr deutlich als Auge ab. Es liegt aber im Bestreben der Natur, ein Auge nicht nur als Sehorgan einzusetzen, sondern auch optisch d.h. in seinem Ansichtseffekt als Auge kenntlich zu machen. Wenn dies nicht möglich ist, werden häufig Augenatrappe bzw. Augenzeichen gebildet, die an mannigfachen Stellen auftreten können, u.a.

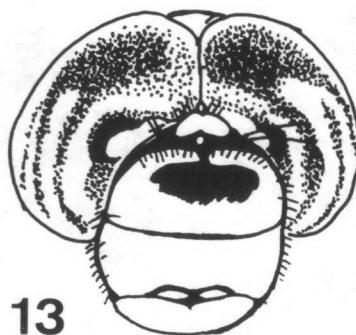


Abb. 13. *Aeshna cyanea*, Vorderansicht. Das obere Teilauge ist in die Gesamtmusterung der Augen integriert; Durch die konzentrische Musterung der accessorischen Pupillenflecke wird die Kopfmitte gestaltlerisch hervorgehoben. Mundspaltattrappe.

auch innerhalb der insgesamt so augenunähnlichen Komplexaugen der Anisopteren.

Über die generelle Bedeutung der Augensymbole schreibt KOENIG (1975) in seiner Monographie „Ursymbol Auge“: „Unter allen biologischen Gestaltungsstrukturen, die auf angeborene Auslösemechanismen anderer Lebewesen einwirken, und deren Attrappensichtigkeit mobilisieren, besitzt das Auge allgemeinste Gültigkeit“. „Das Tierreich ist übervoll von eigens herausdifferenzierten Augenattrappen, bzw. echte Augen vertarnenden Mustern, mit denen Feinde abgelenkt, Beute getäuscht oder Artgenossen beeinflusst werden“.

KOENIG hat 10 Merkmale herausgestellt, die zum Komplexphänomen „Auge“ zusammenwirken, wobei die unterstrichenen Merkmale bei Libellenaugen anzutreffen sind: (1) runde Irisfläche; — (2) Zentraler Pupillenfleck; — (3) **Helldunkleffekt (Sklera und Iris)**; — (4) Kugelgestalt; — (5) Glänzende Oberfläche; — (6) Beweglichkeit; — (7) Spitzovale Umrisslinie; — (8) Wimpernkranz; — (9) **Brauenlinie**; — (10) **Paarige Anordnung**.

Er schreibt hierzu: „Isoliert angeboten besitzen die einzelnen Faktoren nur wenig Attrappenwert. Doch bereits die Kombination von zwei beliebigen Kriterien weist in Richtung Augenhaftigkeit und erzeugt eine gewisse blickbindende Wirkung, die sich durch jedes neu hinzugekommene Merkmal intensiviert“.

Eine der Möglichkeiten, Augenzeichen entstehen zu lassen oder zu verstärken, ist durch das Erscheinen von Pseudopupillen gegeben. In den Komplexaugen vieler Insekten wird im Zentrum der Anblicksrichtung ein dunkler runder Fleck sichtbar. Dieser Fleck, den bereits LEYDIG (zitiert nach EXNER) entdeckte und der später von EXNER (1891) wegen seiner Ähnlichkeit mit der dunklen Pupille des Säugetierauges Hauptpseudopupille genannt wurde, entsteht, indem jeweils in Ansichtsrichtung des Betrachters die distal um den Conus gelegenen dunklen Abschirmpigmente als runder, das Licht absorbiegender Fleck sichtbar werden. Je nach Krümmung der Augenoberfläche, Anzahl und Größe der einsehbaren Ommatidien und der Lage der Pigmente

erscheint der Fleck größer oder kleiner. Das Sichtbarwerden der dunklen Pseudopupille ist kein Zufallsprodukt, sondern eine zum Gestaltungskonzept gehörende sinnvolle Einrichtung der Natur, die es u.a. ermöglicht, auf einfache Weise ein eindrucksvolles Augenzeichen entstehen zu lassen. Ein Betrachter wird, von welcher Seite er sich auch nähert, stets den Eindruck gewinnen, daß das Auge des Gegenüber auf ihn gerichtet ist und ihn anblickt. (Dies ist bei dem großen Gesichtsfeld ja auch der Fall, ohne den zentralen Pupillenfleck wäre es aber nicht erkennbar.) Obwohl die Komplexaugen selbst unbeweglich sind, wird, wenn der Betrachter die Anblicksrichtung ändert, z.B. vorbeifliegt, dennoch der Eindruck entstehen, das Auge folge seiner Richtung. Somit wird auch Augenbeweglichkeit, die den Augeneindruck verstärkt (s. oben), vorgetäuscht. Bei einer Begegnung in der Natur ist nicht nur das Erkennen der Augen eines Gegenüber, sondern auch deren Blickrichtung u.U. lebenswichtig. Es erleichtert die Beurteilung der Situation, wenn der Betrachter sieht, ob er „in den Blick“ und somit wahrgenommen wurde. Ein eigener Überraschungsangriff scheint dann nicht mehr möglich. Und umgekehrt: Wenn erkennbar ist, daß die Augen in eine andere Richtung blicken, signalisiert dies dem Betrachter: „Keine unmittelbare Gefahr“. Es bleibt Zeit für eine sinnvolle Entscheidung, — zum Angriff oder zum Ausweichen. Als Beispiel einer scheinbaren Blickfixierung durch die mit der Ansichtsrichtung wandernde Hauptpseudopupille mögen die Abbildungen von *Mantis religiosa* gelten (Abb. 14a).

Unter den Zygopteren sind die Hauptpseudopupillen besonders eindrucks-voll bei *Platycnemis* ausgebildet und verstärken den Gesamteindruck des Auges (Abb. 1d und 14b). Dagegen sind sie bei den Coenagrioniden, deren Augen durch ein schwarzes Band kaschiert sind, kaum sichtbar. Dies verringert den Augeneindruck zusätzlich. Ist eine rundliche Augenform erkennbar, verstärken selbst kleine Hauptpseudopupillen die Augenhaftigkeit z.B. bei Lestiden oder *Cercion lindeni*. Gelegentlich ist die Ansicht geäußert worden, dass das Sehvermögen der Libellen nicht ausreiche, solche kleinen Strukturen wahrzunehmen. Wie mir Herr Prof. Dr. VOGT, Direktor des Institutes für Biologie I in Freiburg, mündlich mitteilte, sind jedoch die Libellenaugen sehr wohl imstande, auch kleinste Strukturen innerhalb der Musterung wahrzunehmen. Bei Schmetterlingen sind oft recht eindrucksvolle Augenzeichen auf der Basis von Pseudopupillen zu sehen, z.B. bei *Siona lineata* eine grosse Hauptpseudopupille oder *Artogeia rapae* eine konzentrische Augenfigur.

In den Augen der Anisopteren bilden sich Augenzeichen durch Pseudopupillen in erster Linie im unteren Teilauge. In der Ansicht direkt von vorn erscheinen sie relativ gross und eindrucksvoll (Abb. 15a). Je nach Bau der Komplexaugen können um die Hauptpseudopupille herum weitere z.T. runde, z.T. auch länglich-streifige Flecken sichtbar werden, die Nebenpupillen 1. und 2. Ordnung (EXNER, 1891), auch accessorische Pseudopupillen genannt (STAVENGA, 1979). Das Erscheinungsbild dieser Flecken kann ebenfalls mit der

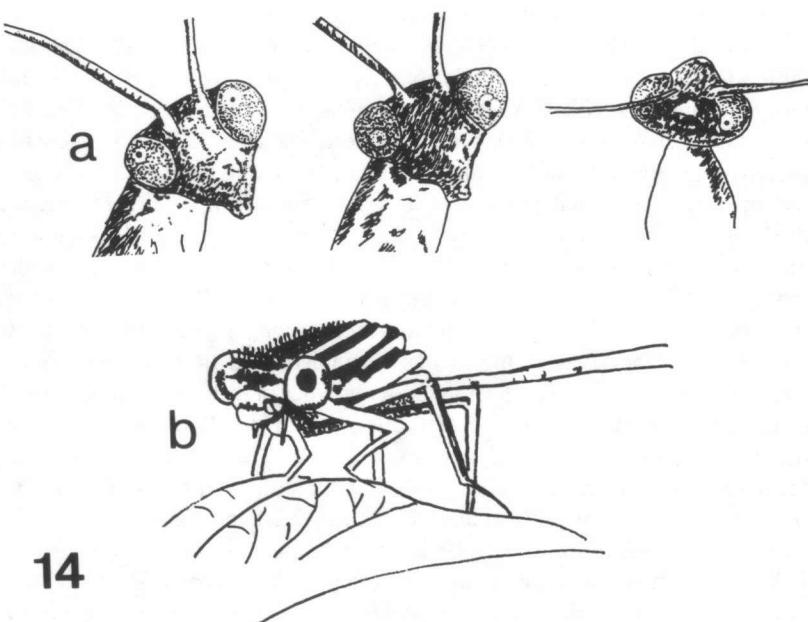


Abb. 14. Augenzeichen durch Hauptpseudopupille : — (a) *Mantis religiosa*. Pseudofixierungseffekt durch die mit der Anblicksrichtung wandernde Pseudopupille mit „Pseudo“sklerenring. — (b) *Platycnemis pennipes* seitlich. Große Hauptpseudopupille.

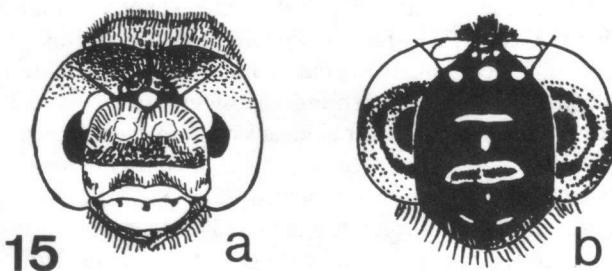


Abb. 15. Augenzeichen durch Hauptpseudopupillen im unteren Teilauge : — (a) *Sympetrum sanguineum*, junges Weibchen ; Große Hauptpseudopupillen im unteren Teilauge. — (b) *Libellula fulva*, Männchen ; Im unteren Teilauge medial 2 Hauptpseudopupillen und seitlich davon accessorische Pseudopupillen in konzentrischer Anordnung ; Mundspaltattrappe ; Das obere Teilauge ist heller als das untere Tealaue, hier zeichnerisch durch Abschattierung des unteren Tealaue verstärkt herausgestellt.

Ansichtsrichtung wechseln und zu Musterungen führen, die „schmückend“ oder tarnend als ein Element des allgemeinen Zurschaustellungssystems zu gelten haben. Durch die Bildung konzentrisch angeordneter streifiger Figuren innerhalb des Komplexauges kann z.B. eine Vorderansicht eindrucksvoll gestaltet oder die Wirkung eines Augenzeichens deutlicher herausgestellt werden (Abb. 15b, 12a, 19b). Wenn die dunkle Hauptpseudopupille ein heller Saum nach Art eines Sklerenringes umgibt, wie es auf den Zeichnungen von *Mantis* (Abb. 14a) und manchen Schmetterlingsaugen zu sehen ist, verstärkt dies den Augeneindruck. Ähnliche „Pseudosklerenringe“ sind bei manchen Exemplaren von *Sympetrum vulgatum* (Abb. 12a) und *striolatum* oder im direkt auftreffenden Licht des Elektrodenblitzes in den grünen Augen von Corduliiden zu beobachten.

Im oberen Augenbereich können für die Ansicht von vorn oben ebenfalls Augenmuster auf der Basis der Pseudopupillen in Erscheinung treten, jedoch ist die sich an dieser Stelle bildende Hauptpseudopupille wesentlich größer als im unteren Teilauge und nur auf hellerem Untergrund auffällig sichtbar. Ein Beispiel am Auge eines Ansitzjägers zeigt die Abbildung 16a eines *Orthe-*

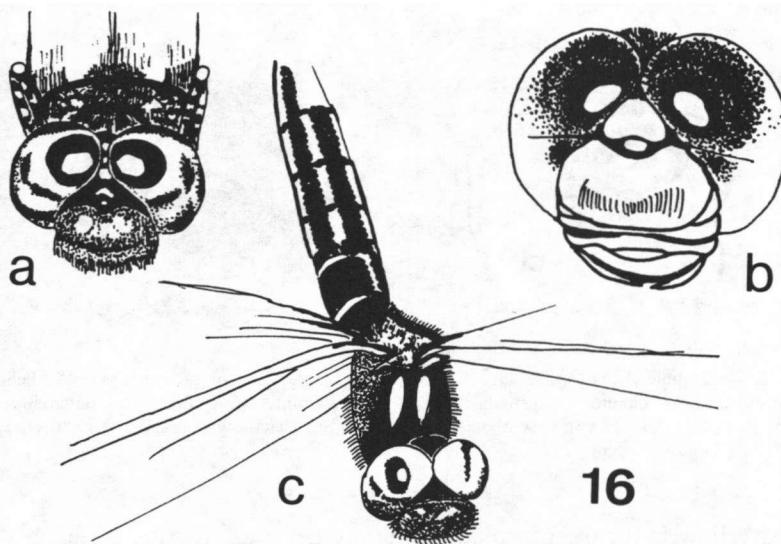


Abb. 16. Augenzeichen durch Hauptpseudopupillen im oberen Teilauge : — (a) *Orthetrum coerulescens*. Ansicht von vorn oben ; Große Hauptpseudopupille im oberen Teilauge, umgeben von konzentrisch angeordneten accessorischen Pseudopupillen ; Charakteristische Beinhaltung ; Auf den Knieen je ein heller runder Fleck (Augenatrappe ?) ; — (b) *Sympetrum vulgatum*, junges Individuum ; Ansicht von vorn oben ; Komplexaugen noch nicht ausgefärbt ; Im oberen Teilauge bildet sich eine grosse Augenfigur auf der Basis von Pseudopupillen ; Die hellen Lichtreflexe verstärken den Augeneindruck ; — (c) *Somatochlora arctica* im Flug bei der Eiablage ; Große dunkle Hauptpseudopupillen im oberen Teilauge.

trum coerulescens-Männchens. (Ähnliche Figuren bilden sich bei *Orthetrum cancellatum*, *Crocothemis erythraea* etc). In dunkel gefärbten oberen Teilaugen von *Sympetrum* oder *Leucorrhinia* sind Pseudopupillen meist kaum oder nur bei jüngeren Individuen mit noch nicht voll ausgefärbten Augen sichtbar (Abb. 16b). Ein Beispiel am Auge eines Patrollierers (Weibchen von *Somatochlora arctica*), ist — im Flug bei der Suche nach Eiablageplätzen aufgenommen — auf Abbildung 16c zu sehen. Zwischen der Sehfunktion und der Ansichtsfunktion scheint eine Parallelität zu bestehen. Das untere Teilauge ist nach Bau und Funktion eher für das Nahsehen geeignet, das obere nimmt bevorzugt Objekte und Bewegungen wahr. Entsprechend scheinen die Muster der Pseudopupillen im unteren Augenbereich besonders für den Anblick aus der Nähe und von vorn unten (Beutetiere), die Muster im oberen für eine Ansicht aus der Ferne und von oben geeignet (vorüberfliegende Artgenossen).

Aus der Tabelle von KOENIG (s. ob.) geht hervor, daß zu den Merkmalen von Augenhaftigkeit auch die Brauenlinie zählt. Sie ist bei einigen Aeshniden anzutreffen, z.B. *Aeshna grandis* (Abb. 17a) oder *Aeshna mixta* (Abb. 17b), und führt zusammen mit einer umgebenden rundlich-ovalen Aufhellung zu einer Augenfigur. (Ein ähnliches Augenmuster zeigt die Raupe von *Pergesa elpenor*).

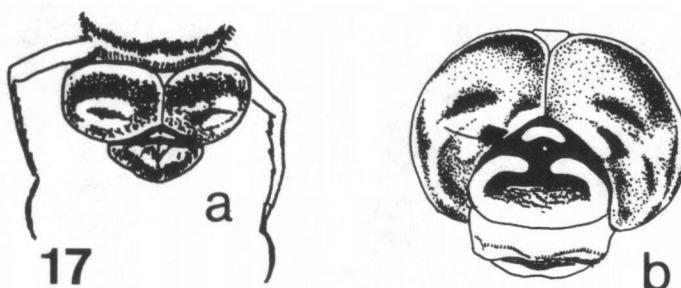


Abb. 17. Brauenlinie als Augenzeichen : — (a) *Aeshna grandis*, Ansicht von oben ; Die Aufhellung mit Brauenlinie erweckt einen Augeneindruck ; — (b) Brauenlinie bei *Aeshna mixta*, einem jugendlichen Exemplar ; Anblick von vorn oben ; Die schwarze Stirnzeichnung ist z.T. durch Lichtreflexion aufgehellt ; Mundspaltfigur.

Als Hinweis für die generelle Bedeutung der Augenmuster auch für den menschlichen Bereich mag das Auftauchen von Augenmustern auf den Bildern expressionistischer Künstler gelten, besonders eindrucksvoll auf Bildern von Kandinski, Picasso oder Miro zu sehen. Kandinski z.B. hatte das Bestreben, die gegenständlichen Umrisse unserer Welt aufzulösen und durch (aus dem Unbewußten auftauchende) Figuren zu ersetzen, die nur noch entfernte Ähnlichkeit mit der äusseren Wirklichkeit besitzen. Es ist wohl kein Zufall, wenn auf derartigen Bildern Augensymbole erscheinen. Den Einfällen des chaotisch

strukturierten Unbewußten wird, ebenfalls unbewußt, ein Zentrierungs- bzw. Ordnungssymbol beigegeben. Bestimmte Augenfiguren wurden von einigen Expressionisten auch als Ausdrucksmittel für Gefühle verwandt, z.B. auf dem Gemälde „Die Angst“ von Munch. Winzige Pupillen innerhalb der umgebenden unstrukturierten Lider bilden ein Augenzeichen, das Angst ausdrücken soll und vermittelt. Ganz ähnlich können die kleinen Hauptpseudopupillen in den hellen runden Augen mancher Zygopteren wirken. Marianne von Werefkin hat, um ihre zufassende und energische Wesensart auf dem Gemälde „Selbstbildnis“ deutlich zu machen, ihre Augen mit roten Skleren dargestellt. Ähnlich eindrucksvoll sind (für unsere Augen) die roten „Pseudosklerenringe“, die man bei *Cordulia* oder *Somatochlora* beobachten kann.

ZUR BEDEUTUNG VON LICHTREFLEXEN AUF DEN AUGEN VON LIBELLEN (U. ANDEREN INSEKTEN)

Im Folgenden möchte ich auf ein Phänomen aufmerksam machen, das in bezug auf die Darstellung nach außen m.A. nach zu wenig beachtet wird : Die Lichtreflexe auf den Komplexaugen der Libellen oder auch anderer Insekten. Sie entstehen auf- oder innerhalb der Cornea der einzelnen Facetten (mündliche Mitteilung von Prof. Vogt, Freiburg). Ihre Gesamtform und Größe ist abhängig von den jeweiligen morphologischen Gegebenheiten der Oberfläche wie der Krümmung des Auges und Grösse und Konfiguration der Facetten, nicht etwa von der Art der Lichtquelle. (Die Reflexe auf dem oberen Teilauge der Anisopteren besitzen beispielsweise eine andere Konfiguration als im Bereich des unteren.) Während die dunkle Hauptpseudopupille in Anblicksrichtung des Betrachters auftritt, entsteht der Lichtreflex unabhängig davon. Er ist abhängig von der Richtung des einfallenden Lichtes. Derartige rundliche Lichtreflexe sind wohl in erster Linie als weithin sichtbare aufmerksamkeitsregende Zeichen zu werten, bei paarigem Auftreten als eine Art Augensymbol, insbesondere wenn sie bei hochstehender Sonne auf dem oberen Teilauge von Großlibellen entstehen (z.B. Abb. 16a, 16b etc.). Ähnliche, aber kleinere Reflexe bilden sich auch auf den Augen von Zygopteren. Auf den schwarzen Bändern im oberen Kopfbereich der Coenagrioniden sind sie trotz ihrer geringen Größe auffällig und im Sinne von Scheinaugen wirksam (z.B. Abb. 1c). Lichtreflexe auf den Augen von Libellen sind jedoch nicht nur bzw. immer als auffällig zu werten. In einer an Lichtreflexen reichen Umgebung wie dem Moor können sie auch tarnend wirken. Daß die semantische Bedeutung von Lichtreflexen ein Faktum ist, wurde inzwischen auch im pflanzlichen Bereich erwiesen (Signalwirkung für Vögel durch Glanzlichter auf glattschaligen Beeren, vergl. BURKHARDT, 1988) !

Lichtreflexe auf der Oberfläche von den Facettenaugen der Libellen sind aber keineswegs immer vorhanden oder gar obligatorisch. Ich besitze Auf-

nahmen von einem jungen Exemplar von *Gomphus simillimus*, das erst im diffusen Licht aufgenommen und anschließend mit dem Elektronenblitz beleuchtet wurde. Im diffusen Licht war die Augenoberfläche matt und ohne Lichtreflex. Unter Blitzbeleuchtung erschienen jedoch nicht nur 2 grelle Lichtreflexe, auch die Hauptpseudopupille wurde deutlicher, tiefschwarz und scharf konturiert. Es hat daher den Anschein, daß direkt einfallendes helles Licht nicht nur die rundlichen Lichtreflexe entstehen, sondern auch die dunkle Pseudopupille deutlicher werden lassen kann. Das Fehlen der Lichtreflexe und die Abschwächung des dunklen Pupillenfleckes hat wohl eine tarnende, ihr Erscheinen eine aufmerksamkeitsregende Wirkung. Das scheint im Sinne der Überlebensstrategie sinnvoll, da manche Libellen bei bewölktem Himmel und diffusem Licht häufiger absitzen und dann ohne Reflexe und mit nur undeutlicher Hauptpseudopupille besser getarnt sind. Das Umgekehrte gilt für ein aufmerksamkeitsregendes Aussehen bei sonnigem Wetter und vermehrter Bereitschaft zu Kopulation und Beuteflügen. Auf den Facettenaugen mancher Insekten bilden sich generell keine Lichtreflexe. Hier sind Entspiegelungseinrichtungen vorhanden, die das Auftreten von Reflexen verhindern (Prof. Dr. VOGT, mündl.).

(Entspiegelte Facettenaugen können die Tarnung unterstützen (Nachtfalter), können aber auch als ein „schmückendes“ Element der Körpermusterung gelten, wie z.B. die weißumsäumten dunklen Augen von Bläulingen, die den Augenflecken der Flügel gleichen.).

ASPEKTE DER MITTLEREN KOPFPARTIE VON ANISOPTEREN AUS DER VORDERANSICHT

Wie bei den Zygopteren sind auch bei den meisten Anisopteren innerhalb der mittleren Kopfpartie mehr oder weniger deutlich Elemente einer Querstreifung vorhanden. Bekannt sind auch die eindrucksvollen Figuren auf der Oberseite der Stirn von Aeshniden (Abb. 13, 17b). Diese Zeichnungen, auf die ich hier nicht näher eingehen kann, haben zumeist eine aufmerksamkeitsregende Wirkung. Statt dessen möchte ich an dieser Stelle Gestaltungsmerkmale herausstellen, die allgemein weniger beachtet werden. Im oberen Bereich sind dies z.B. die Stirnhöcker, die nicht bei allen Familien bzw. Gattungen ausgeprägt sind. Sie springen bei den Libelluliden rundlich, bei den Corduliiden z.T. kegelartig zugespitzt aus dem Stirnniveau vor. Meist sind sie auffällig gefärbt, bei *Libellula quadrimaculata* beispielsweise weiß (Abb. 18a), bei *Sympetrum danae* schwarz, *Sympetrum sanguinem* rot, *Sympetrum trinacria* blau. Bei den zuletzt genannten drei Libellen ist eine isolierte Färbung der Stirnhöcker nur im Jugendstadium vorhanden. Sie geht mit zunehmendem Alter auf den gesamten Gesichtsbereich über und ist eines der Zeichen, welches jugendliche Individuen von älteren zu unterscheiden erlauben. Bei *Libellula*

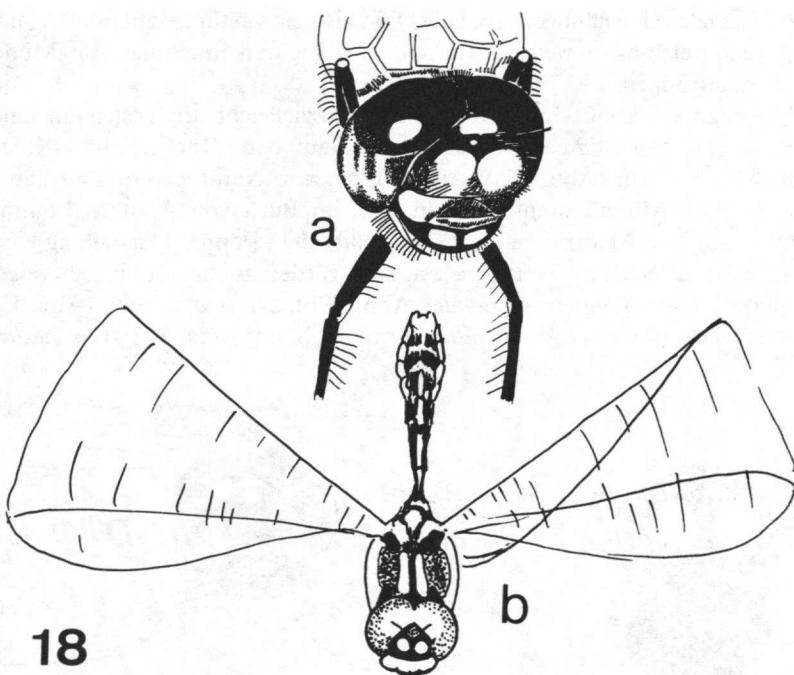


Abb. 18. Gestalterische Bedeutung der Stirnhöcker: — (a) Stirnhöcker bei *Libellula quadrimaculata*, Zahnmuster auf dem Labrum ; — (b) *Cordulia aenea* im Flug ; Ansicht von vorn oben ; Die Lichtreflexe auf den Stirnhöckern wirken scheinaugenartig.

quadrimaculata bleiben Stirnhöcker und Stirn auch im Alter hell und wirken in ihrer Gesamtheit als Element der Querstreifung. Bemerkenswert sind die sich farblich kaum abhebenden Stirnhöcker der Corduliiden. Auf ihnen bilden sich bei direkter Beleuchtung durch die Sonne oder das Blitzlicht des Photographen rundliche Lichtreflexe, deren Bildung nach meiner Auffassung zum Gestaltungskonzept gehören. Sie besitzen eine stark aufmerksamkeitsfördernde, scheinaugenartige Wirkung, wie man vor allem bei den im Sonnenlicht patrouillierenden Tieren gut erkennen kann (Abb. 18b). Auch auf der Kuppe von Stirnhöckern anderer Anisopteren bilden sich auf Grund der Beschaffenheit der Oberfläche häufig rundliche Lichtreflexe (Abb. 16a).

MUND- UND ZAHNÄHNLICHE FIGUREN IN DER VORDERANSICHT VON LIBELLEN

Im mittleren Bereich der unteren Kopfpartie von Libellen sind bisweilen Figuren zu sehen, die nach meiner Ansicht wie Augenmuster blickbindend

wirken, im Tierreich häufiger verwendet und als Zeichen für „Kopf und Gefahr“ wohl auch verstanden werden. Es sind dies Figuren im Sinne von Mund- und Zahnatrappen.

Die Signalwirkung eines Mundspaltes ist vielleicht am besten an einer Attrappe mit Mundfigur und Scheinaugen auf dem Rücken eines Käfers deutlich zu machen (Abb. 19a). Auf Masken von Naturvölkern sind häufig eindrucksvolle Mundfiguren zu sehen, z.B. im Buch von Andreas Lommel „Schamanen und Medizinmänner“ die Abbildung „Puppe, Darstellung eines Hilfsgeistes“ auf S.87. Einige Beispiele aus der Vorderansicht von Libellen zeigen die Skizzen von *Sympetrum danae* (Abb. 19b), *Aeshna cyanea* (Abb. 13), *Aeshna mixta* (Abb. 17b), *Libellula fulva* (Abb. 15b) u.a. Bei *Anaciaeshna*

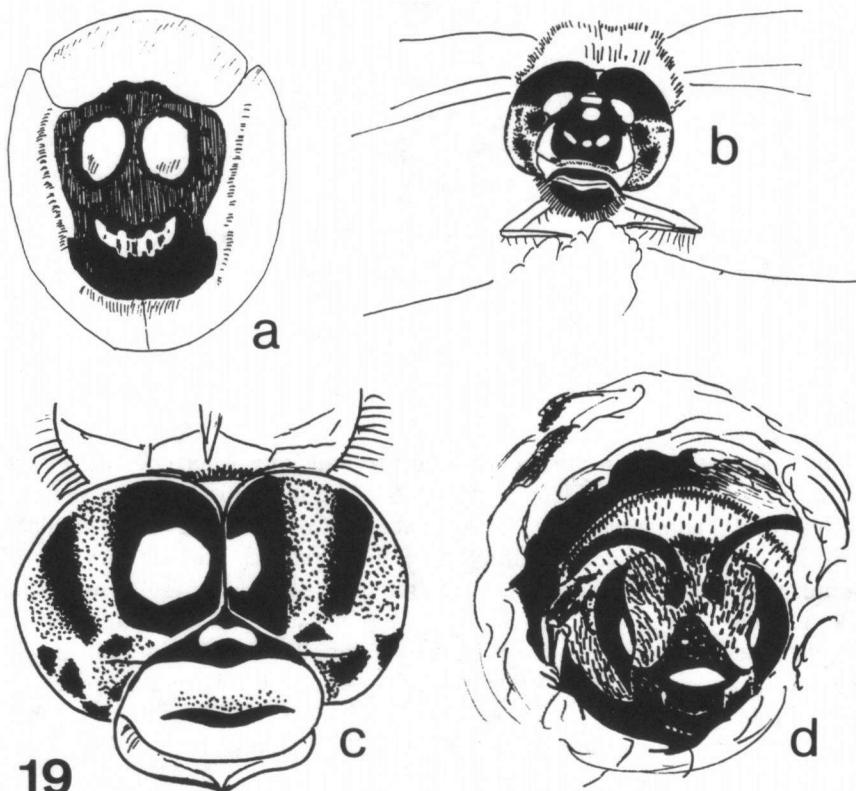


Abb. 19. Mundspaltfigur als Attrappe : — (a) Mundfigur and Augen als Attrappen auf dem Rücken eines Käfers aus dem Regenwald (Skizze nach einem Farbphoto aus dem Buch von Blüchel, K., S. 186) ; — (b) *Sympetrum danae*, Mundspaltfigur ; Hauptpseudopupillen mit Augenwirkung ; Konzentrische Streifung durch accessorische Pupillenflecke ; — (c) *Anaciaeshna isoscelis*, Anblick von vorn oben ; Schwarze Mundspaltfigur auf der Stirn ; — (d) Solitäre Biene, aus einem Erdloch schauend ; Helle Mundfigur.

isosceles (Abb. 19c) ist aus der Ansicht von oben eine schwarze Mundfigur auf der Stirn ausgebildet. Ähnliche Mundspaltmuster gibt es auch bei anderen Insekten, z.B. bei solitären Bienen (Abb. 19d) oder bei Spinnen. Alle diese Figuren sind natürlich nur optische Zeichen, Attrappen. Die Mundöffnung liegt jeweils an anderer Stelle.

Wie verhält es sich mit Zähnen? Zähne sind nicht nur Hilfsmittel zum Fangen, Ergreifen und Zerkleinern der Nahrung, Zähne haben auch einen Darstellungswert. Entsprechend dargeboten signalisieren sie im Tierreich in erster Linie Bedrohung und Gefahr. Auch die Libellen besitzen Zähne, wurden sie doch danach benannt (Odonata). Sie werden mitsamt dem Kiefer aber nur bei Drohhaltung vorgezeigt und imponieren als spitze Dornen (Abb. 2a), die für unsere Augen nicht sonderlich auffällig gefärbt sind. Dagegen lassen bestimmte auffälligere Fleckungen im Bereich des Labrums an Zahnfiguren im Sinne von Attrappen denken.

Die Fleckung auf dem Labrum von *Libellula quadrimaculata* (Abb. 18a) ähnelt dem Muster großer mittlerer Schneidezähne, das schon Kindern bekannt ist. Es charakterisiert in seiner freundlichen Version das Nagetier, in seiner abschreckenden bedrohlichen Fabelgestalten wie Hexe etc. In dem Gemälde „Versuchung des Hl. Antonius“ hat Matthias Grünewald mit Hilfe des „Zweizahnmusters“ offenbar instinktiv ein abschreckend wirkendes Fabelwesen dargestellt (Abb. 20).

Geläufiger ist uns ein anderes Zahnmuster, das täglich an unseren Mitmenschen zu sehen ist: Eine oder beide entlöste Zahnräihen, die mit entsprechender Begleitmimik als Zeichen der Beschwichtigung („keep smiling“



Abb. 20. Fabelwesen aus dem Bild von Mathias Grünewald : Versuchung des Hl. Antonius. „Zweizahnmuster“.

des Menschen bzw. Mundoffengesicht der Schimpansen, vergl. I. EIBL-EIBESFELD, 1987) oder Drohung bei höheren Säugern bis zum Menschen hin verstanden und entsprechend eingesetzt werden. Interessanterweise wird beim freundlich lächelnden Menschen vorwiegend nur die obere Zahnreihe entblößt. Eine gewisse Ähnlichkeit mit einer Reihe entblößter Zähne zeigen u.a. die hellen Flecken auf der Oberlippe von *Gomphus vulgatissimus* (Abb. 21a) und *Calopteryx virgo* (Abb. 21b, 1b).

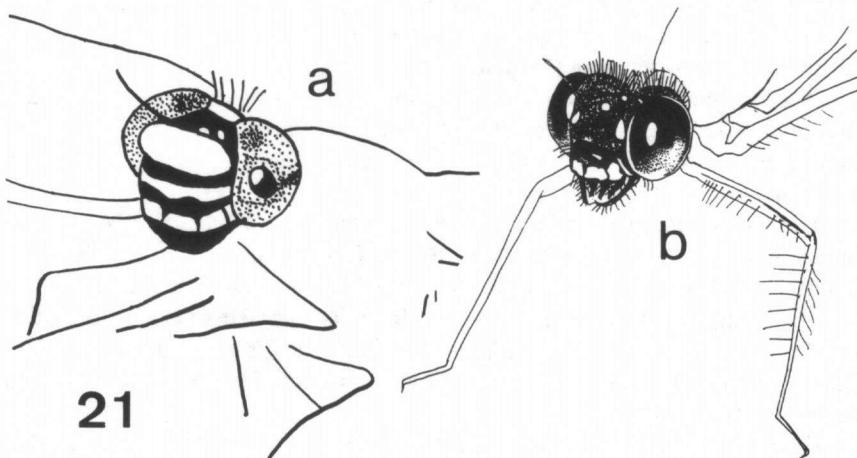


Abb. 21. Zahnattrappe : — (a) *Gomphus vulgatissimus*, Attrappe einer entblößten Zahnreihe ; — (b) *Calopteryx virgo*, Drohhaltung ; Attrappe einer entblößten Zahnreihe ; Die weißen tropfenförmigen Flecke auf der Stirn zwischen den Augen und die hellen Lichtreflexe auf den dunklen Komplexaugen wirken augenhaftig.

Wie vor allem aus der Abbildung 1b hervorgeht, besitzen die Calopterygidae eine besonders eindrucksvolle Vorderansicht : Sie zeigen einmal innerhalb des Kopfes ein „festes“ d.h. von der Ansichtsrichtung und dem Lichteinfall unabhängiges Muster : Eine helle Fleckenreihe auf der Oberlippe, nach Lokalisation und hinsichtlich des Eindrucks in Richtung Zahnattrappe zielend, zwei helle bohnenförmige Flecke in der Stirnregion innerhalb der Augen als Scheinaugen, die Kopfmitte flankiert von dunklen, hell gesäumten Komplexaugen. Zum Zweiten wird das feste Muster ergänzt und belebt durch die hellen Lichtreflexe auf den Augen und das Farbspiel der Lichtreflexionen innerhalb des Kopfes bei jeder Veränderung der Ansichtsrichtung des Betrachters oder des Lichteinfallswinkels. Die Vorderansicht des Kopfes dieser Libellen stellt für menschliches Empfinden eine vollendete Maske dar. Ob sie freundlich oder feindlich auf den Betrachter gerichtet ist, ist aus dem starren Anblick nicht zu entnehmen ; beides scheint möglich, freundlich beeindruckend auf den Geschlechtspartner, abschreckend beeindruckend auf Feinde oder Rivalen.

Es ist bemerkenswert, daß auch in den Riten der Naturvölker Masken benützt werden, deren Charakteristikum ist, daß sie widerstreitende Tendenzen zu einem Bild vereinheitlichen (EBELING, 1984). Die jeweilige Bedeutung wird durch den Tanz geklärt. „Erst der Tanz erweckt die Maske zum Leben“ schreibt I. EBELING (1984). Entsprechendes erkennen wir im Verhalten von *Calopteryx*. Hin und her tanzend präsentieren die Männchen in der Balz den Weibchen ihre Vorderansicht mit bestimmten Flugfiguren. Mit wieder anderen Flugfiguren — einem Kriegstanz der Naturvölker entsprechend — stürzen sie als Rivalen aufeinander los und verteidigen ihr Revier (G. RÜPPEL (1984). Ganz offensichtlich also bringen diese Libellen anlog den späteren Bräuchen der Naturvölker die Maske ihres Kopfes durch ihre Flugfiguren zum sprechen.

DANK

Mit diesen Ausführungen wurde nur ein kleiner Ausschnitt dessen aufgezeigt, was am Kopf der Libellen zu sehen ist. Sie mögen als Anregung für weitere Beobachtungen dienen. Den Professoren Dr. OTTI WILMANNS und Dr. BERND GERKEN bin ich für ihre fachliche Beratung und die Durchsicht des Manuskriptes zu großem Dank verpflichtet. Anfertigung der Zeichnungen : Abb 2.3 und 2.8 Dr. B. Gerken, 5.2 Inken v. Elert-Steinrücken, 8.6 Annette Steinrücken, alle übrigen Dr. J. Bammert.

LITERATURVERZEICHNIS

- BLÜCHEL, K. Schutzmehrheit Deutscher Wald e.V. (o.J.) : Der Garten Eden darf nicht sterben. Abb. S. 186, Pro-Terra-Bücher.
- BURKHARDT, D., 1988. Die Welt mit anderen Augen. Aus Forschung und Medizin ; Die Elemente des Sehens ; Heft 2, p. 49-63 ; Berlin.
- EBELING, I., 1984. Masken und Maskierung. — In : Dumont Taschenbücher, Köln.
- EIBL-EIBESFELD, I., 1987. *Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung*. Piper, München.
- EXNER, S., 1891. *Die Physiologie der facettierten Augen*. Deuticke, Leipzig Wien.
- GRÜNEWALD, 1957. *Das Werk des Mathis Gothardt Neithardt*. Atlantis, Zürich.
- HILTON, D. F. J., 1986. A survey of some Odonata for ultraviolet patterns. *Odonatologica* 15(3) : 335-345.
- KIRK, M., 1968. *Menschen und Masken in Neuguinea*. Taschenverlag, Köln.
- KOENIG, O., 1975. *Urmotiv Auge*. Piper & Co., München.
- LOMMEL, A., 1980. *Schamanen und Medizinnmänner*. Callwey, München.
- RÜPPEL, G., 1984. Calopteryx splendens (Calopterygidae)-Flugverhalten des Männchens und Balz. Film E 2741 des IWF, Göttingen 1984. Publikation von G. Rüppel, E. Bartels und H. Schulze, *Publ. wiss. Film. (Biol.)*, 1984, 16 (37) : 1-16.
- STAVENGA, G., 1979. Pseudopupils of compound eyes. In : H. Autrum [Ed.], *Handbook of sensory physiology*, Vol. 7 (6A). Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
- STEINRÜCKEN, H., 1986. Tendenzen der äußeren Gestaltung bei Libellen. *Libellula* 5 : 19-39.
- STEINRÜCKEN, H., 1987. Gestaltungstendenzen der Libellen in Bezug auf Helldunkelkontraste. *Libellula* 6 : 1-27.