

Beobachtungen und Experimente zu einigen Reflexen von Raupen ¹⁾

Von

FRANZ JOSEF GROSS, Bonn

(mit 4 Abbildungen)

Ausschaltversuche am Zentralnervensystem (ZNS) bei Lepidopteren (Grob 1957) haben gezeigt, daß in der dorsalen Region des Oberschlundganglions, wahrscheinlich in den Corpora pedunculata, ein Zentrum liegt, das Spontanerregungen des übrigen ZNS zu hemmen vermag. Es liegt nahe, dieses Zentrum mit dem somnogenen Zentrum der Thalamusregion der Wirbeltiere (Schütz und Caspers 1954) zu analogisieren. So ergibt sich die Frage, ob nach Ausschalten der dorsalen Region des Protocerebrums außer dem bereits beschriebenen Ausfall der spontanen Akinese nach dem Schlüpfen von Schmetterlingen während der Entwicklung der Flügel auch ein Ausfall reflektorischer Immobilisationen festgestellt werden kann. Einen Beitrag zu dieser Frage sollen die hier mitgeteilten Beobachtungen und Experimente an solchen Reflexen, die enge Beziehungen zur Aktivität von Raupen aufweisen, liefern: 1. Totstellreflexe; 2. Flucht- und Klammerreflexe; 3. Umkehrreflexe.

1. Totstellreflexe

Totstellreflexe sind reflektorische Immobilisationen, die auf einen Reiz hin ausgelöst werden können. Bei vielen Raupen (z. B. bei den Raupen von Sphingiden, Notodontiden und Lasiocampiden) treten an die Stelle von Totstellreflexen „Drohstellungen“; dabei werden in der Regel nur einige Abdominalfüßchen eingezogen, während die anderen Füßchen fest an der Unterlage angeheftet bleiben. Solche Reflexe interessieren hier nicht, sondern nur echte Totstellreflexe, bei denen stets alle Abdominalfüßchen eingezogen werden.

Bei Raupen kann man zwei verschiedene Formen von Totstellreflexen unterscheiden: Bei der einen Form bleiben die Tiere während der Akinese in der Längsrichtung mehr oder weniger gestreckt oder sind nur leicht bauchwärts gekrümmt, bei der zweiten Form sind die Tiere bauchwärts eng eingerollt, wobei die Windungen des Raupenkörpers entweder in einer Ebene liegen oder schraubig angeordnet sind. Die zuletzt genannte Form der Thanatose ist als Einrollreflex bekannt geworden.

¹⁾ Die Untersuchungen wurden durch eine Förderungsbeihilfe des Kultusministers von Nordrhein-Westfalen ermöglicht.

Es
mit
linge
pen
linge
offen
Absd
den,
den,
Pyrä
den.
beide
metri
den I
einen



Abb. 1
und in

Es
sonde
nen
2)
in au
aber l
Raup
achtet
nun g

Es sei darauf hingewiesen, daß der Einrollreflex bisher nur bei Raupen mit semicoronaten Abdominalfüßchen (Raupen der Großschmetterlinge im systematischen Sinn) beobachtet werden konnte, nicht aber bei Raupen mit coronaten Abdominalfüßchen (Raupen der Kleinschmetterlinge im systematischen Sinn) (Abb. 1.). Dieses verschiedene Verhalten hängt offenbar mit der verschiedenen Lebensweise der Tiere zusammen (siehe unter Abschnitt 2!). Beobachtet wurden vor allem die semicoronaten Raupen der Pieriden, Nymphaliden, Saturniiden, Lasiocampiden, Arctiiden, Syntomiden, Endrosiiden, Lymantriiden, Noctuiden und Geometriden; ferner die coronaten Raupen der Pyraliden, Tortriciden, Depressariiden-Gelechiiden, Psychiden, Tineiden und Cossiden. Es ist bemerkenswert, daß bei Raupen mit semicoronaten Abdominalfüßchen beide Formen der Thanatose beobachtet werden konnten. Baumbewohnende Geometridenraupen (*Boarmia*, *Ennomos*) zeigten oft in den ersten Häutungsstufen den Einrollreflex, später fielen sie dagegen in völlig ausgestrecktem Zustand auf einen entsprechenden Reiz hin in Thanatose²⁾.

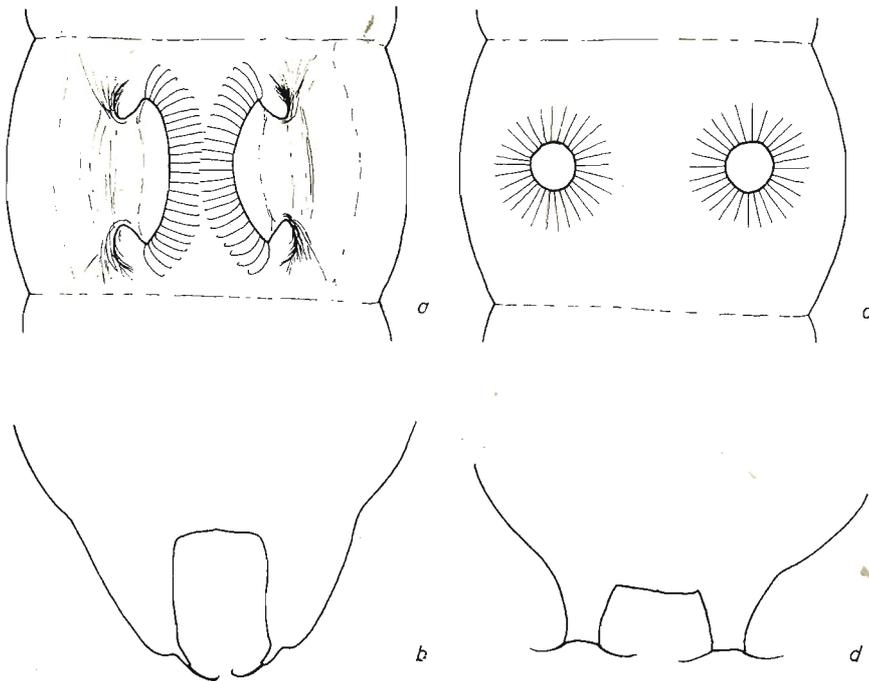


Abb. 1: Semicoronate (a, b) und coronate (c, d) Abdominalfüßchen in Aufsicht (a, c) und im Schnitt (b, d). Schematisiert

Es ergibt sich nun die Frage, welche Bedeutung das ZNS, insbesondere der dorsale Anteil des Oberschlundganglions für die beschriebenen Akinesen hat.

²⁾ Da dieses Verhalten besonders bei baumbewohnenden Geometridenraupen, die in ausgestrecktem Zustand einem kleinen Aststielchen sehr ähnlich sehen, nicht aber bei solchen Geometridenraupen, die unmittelbar an der Erde leben (wie die Raupen von *Anaitis eiformata*, *Anaitis plagiata* und *Gnophos caelibaria*), beobachtet wurde, dürfte es sich hier um sekundäre Anpassungserscheinungen von Verhaltensweisen an den Lebensraum handeln.

In verschiedenen Versuchsserien wurde bei Raupen mit coronaten und semicoronaten Abdominalfüßchen zunächst die nervöse Funktion des ganzen Oberschlundganglions durch Exstirpation desselben bzw. durch Durchtrennung der zu- und ableitenden Bahnen (Schlundkonnektive) ausgeschaltet, um so einen Hinweis zu erhalten, ob das Oberschlundganglion überhaupt eine Bedeutung für die beschriebenen Thanatosen hat. Als Versuchstiere dienten Raupen folgender Arten: *Ephestia kuehniella*, *Achroia grisella*, *Galleria mellonella*, *Vanessa urticae*, *Vanessa io*, *Macrothylacia rubi* und *Mamestra persicariae*.

Der Versuchsbefund war bei weit über hundert Versuchstieren übereinstimmend: Kein Versuchstier zeigte nach der Operation noch einen Totstellreflex. Kontrolltiere dagegen, denen das Oberschlundganglion in einer Scheinoperation nur freigelegt wurde, oder denen nur eins der beiden Schlundkonnektive durchtrennt wurde, verhielten sich bereits einige Stunden nach der Scheinoperation genau so wie vor der Operation oder wie unbehandelte Kontrolltiere und beantworteten einen Reiz mit einem Totstellreflex.

Das Ergebnis zeigt eindeutig, daß dem Oberschlundganglion eine entscheidende Funktion bei der Thanatose zukommt. Es bleibt die bereits aufgeworfene Frage, in welchen Teilen des Oberschlundganglions die Reizintegration, die zum Auslösen der Thanatose führt, stattfindet, bzw. über welche Teile des Oberschlundganglions die entsprechende Erregung geleitet wird. Insbesondere interessiert es, ob dem Protocerebrum, vor allem seinem dorsalen Anteil mit den Pilzkörpern hier eine Bedeutung zukommt.

Raupen von *Achroia grisella* (18 Versuchstiere), *Galleria mellonella* (34 Versuchstiere), *Vanessa urticae* (29 Versuchstiere) und *Macrothylacia rubi* (2 Versuchstiere) wurde der dorsale Anteil des Protocerebrums nach Freilegen des Oberschlundganglions mit einer Augenschere abgeschnitten oder mit Hilfe eines Thermokauters koaguliert. Als Kontrollversuche gelten die bereits zitierten Scheinoperationen. Einige Stunden bis einen Tag nach der Operation wurde die Funktionsfähigkeit von Deuto- und Tritocerebrum beider Oberschlundganglionhälften durch die Reizbarkeit der Fühler getestet. Die oben hinter den Artnamen vermerkten Zahlen geben die Anzahl der Versuchstiere wieder, bei denen wenigstens eine Hälfte von Deuto- und Tritocerebrum keinen erkennbaren Schaden durch die Operation genommen hat.

Der Versuchsbefund war in allen Fällen eindeutig: Kein Versuchstier zeigte nach der Operation bis zum Exitus oder bis zur Verpuppung — wenigstens während einer Zeit von drei Tagen — einen Totstellreflex. Andere Reizbeantwortungen erfolgten stets ohne deutliche Verzögerung (< 1 sec.) (siehe auch Abschnitt 2 und 3!). Scheinoperierte Tiere reagierten auf gleiche Reize dagegen in der Regel mit dem Totstellreflex, zumindest erfolgten Flucht-, Abwehr- und Umkehrreaktionen stets erst nach einer deutlichen Verzögerung, was als Vorstufe des Totstellreflexes gedeutet werden kann.

De
zum
des
über
2. Fl
Re
leicht
so ka
Arten
Allem
Psych
giden
Lynn
und C
coro
zeigte
natürl
flex
Raup
einen
die de
Droh
oder a
präg
Droh
bei de
lassen
Um
den g
und S
werder
füßch
in mi
alle b
frei a
zusamm
-röhr
liche L
Droh
„vortei
vom R
Gang z
Spinnfa
pflanze
sie kan

3) A
pen be
peris
durch ei
tionen,
führt zu
„Fluchtr

Der Befund zeigt eindeutig, daß eine Reizintegration, die zum Auslösen eines Totstellreflexes führt, im dorsalen Gebiet des Protocerebrums stattfindet, bzw. entsprechende Erregungen über dieses Gebiet des Oberschlundganglions geleitet werden.

2. Flucht-³⁾ und Klammerreflexe

Reizt man ungestört fressende Raupen verschiedener Arten durch eine leichte Erschütterung oder durch plötzlich einsetzende starke Lichtreize, so kann man beobachten, daß sich die Reaktionen verschiedener Arten voneinander unterscheiden. Auf diese Reaktionen hin wurden vor allem Raupen von Pyraliden, Tortriciden, Depressariiden-Gelechiiden, Psychiden, Tineiden, Cossiden, Papilioniden, Pieriden, Nymphaliden, SpHINGIDEN, Saturniden, Lasiocampiden, Arctiiden, Syntomiden, Endrosiiden, Lymantriiden, Notodontiden, Thaumetopoeiden, Drepaniden, Noctuiden und Geometriden beobachtet. Es ergab sich, daß alle Raupen mit coronaten Bauchfüßchen einen Fluchtreflex³⁾ vom Reiz weg zeigten, während sich die semicoronaten Raupen je nach ihrem natürlichen Lebensraum verschieden verhielten: Fluchtreflexe³⁾ wurden hier nur bei Erdeulendraupen beobachtet. Raupen, die an niedrigen Pflanzen leben, zeigten in der Regel einen Totstellreflex oder wie z. B. die Raupen von *Papilio* oder die der SpHINGIDEN den Klammerreflex meist in Verbindung mit Droh- und Abwehrreaktionen. Raupen, die an Sträuchern oder an höheren Bäumen leben, zeigten entweder einen sehr ausgeprägten Klammerreflex, ebenfalls meist in Verbindung mit Droh- und Abwehrreaktionen, oder aber eine Thanatose, bei der sie sich an einem Spinnfaden von der Futterpflanze herabfallen lassen.

Um die „Zweckmäßigkeit“ des verschiedenen Verhaltens der Raupen der beiden großen systematischen Einheiten der Schmetterlinge: Harmoncopoda und Stemmtoncopoda, erkennen zu können, muß darauf hingewiesen werden, daß alle beobachteten Raupen mit coronaten Abdominalfüßchen in Gespinstströhen oder im Innern von Pflanzenteilen in mit Gespinst ausgekleideten Gängen leben, während nahezu alle beobachteten Raupen mit semicoronaten Abdominalfüßchen frei an Pflanzenteilen, höchstens auf einem Gespinst oder zwischen zusammengesponnenen Blättern, aber nie in Gespinstgängen oder -röhren leben; nur die Raupen einiger Erdeulen (Noctuiden) zeigen eine ähnliche Lebensweise wie die beobachteten Raupen mit coronaten Abdominalfüßchen.

Droht einer Raupe, die in einem Gang oder Gangsystem lebt, Gefahr, so ist es „vorteilhaft“ für sie, wenn sie sich durch einen Vor- oder Rückwärtsfluchtreflex vom Reizort weg begibt. Das Tier zieht sich dadurch entweder tiefer in seinen Gang zurück oder es gelangt ins Freie und kann sich gegebenenfalls an einem Spinnfaden von der Futterpflanze herabfallen lassen. Für eine frei an der Futterpflanze lebende Raupe ist bei Gefahr ein Fluchtreflex³⁾ in der Regel überflüssig, sie kann sich gleich von der Futterpflanze — oft ebenfalls an einem Spinnfaden

³⁾ Als „Fluchtreflex“ werden hier nur solche Fluchtreaktionen von Raupen bezeichnet, bei denen die Tiere durch Kriechbewegungen (Kriechperistaltik) ihren Standort zu verändern suchen. Der Fluchtreflex wird stets durch eine Kontraktion des Tierkörpers in der Längsrichtung eingeleitet. Fluchtreaktionen, bei denen sich Tiere, ohne vorher Kriechbewegungen ausgeführt zu haben, von der Unterlage fallen lassen, werden hier nicht als „Fluchtreflexe“ bezeichnet.

— (meist im Zustand einer Thanatose) herabfallen lassen. Jedoch reagieren viele baumbewohnende Arten, aber auch Krautbewohner, wie z.B. die Raupen von *Papilio* und die der Sphingiden, auf einen Reiz (Gefahr) hin mit dem Klammerreflex, der oft so stark sein kann, daß man ein solches Tier eher zerreißt, als daß es von der Futterpflanze läßt.⁴⁾

Ausschaltversuche des ganzen Oberschlundganglions und der dorsalen Region des Protocerebrums sollten nun die Bedeutung dieser Teile des ZNS für die beschriebenen Flucht- und Klammerreaktionen der Tiere erkennen lassen. Die Versuchstiere wurden bereits in Abschnitt 1 genannt.

Es zeigte sich, daß sich Tiere, denen das ganze Oberschlundganglion extirpiert worden war, genauso verhielten wie die Tiere, denen nur der dorsale Anteil des Protocerebrums entfernt worden war: Wurden die Tiere gereizt, so reagierten sie sofort — ohne Verzögerung — mit Flucht- oder Klammerreflexen. Dabei trat das grundsätzlich verschiedene Verhalten der Raupen der *Harmoncopoda* und der *Stemmatoncopoda*, worauf bereits zu Beginn des Abschnitts hingewiesen wurde, noch klarer in Erscheinung: Alle Raupen mit coronaten Abdominalfüßchen zeigten auf einen leisen Berührungsreiz ohne Verzögerung schnelle Fluchtreflexe, alle Raupen mit semicoronaten Abdominalfüßchen dagegen reagierten auf den gleichen Reiz mit dem Klammerreflex und waren nur schwer zu langsamen Ortsbewegungen zu veranlassen. Besonders auffallend war dies bei den Raupen von *Vanessa urticae*, *Vanessa io*, *Mamestra persicariae* und *Macrothylacia rubi*, da sich diese Tiere normalerweise schon bei der geringsten Reizung sofort zusammenrollen und dabei von der Unterlage loslassen, nach der Zerstörung der dorsalen Region des Protocerebrums aber einen Klammerreflex zeigen.

Dieser Befund zeigt, daß Reizintegrationen, die zu Flucht- und Klammerreflexen führen, nicht notwendigerweise in Teilen des Oberschlundganglions stattfinden, noch daß entsprechende Erregungen über dieses Gebiet des ZNS geleitet werden. Flucht- und Klammerreaktionen können vielmehr von den Ganglien des Bauchmarks gesteuert werden. Der Befund zeigt aber auch, daß die immobilisierende Funktion des Protocerebrums bei einer Thanatose normalerweise darin besteht, daß bei Raupen mit coronaten Abdominalfüßchen die Fluchtreflexe und bei Raupen mit semicoronaten Abdominalfüßchen die Klammerreflexe⁵⁾ unterdrückt werden.

⁴⁾ Es sei auf das Verhalten der Raupen der Saturniden (z. B. *Saturnia pavonia*, *Samia cynthia* usw.) aufmerksam gemacht, die in den ersten Häutungsstufen auf eine kleine Erschütterung hin den Einrollreflex zeigen, im letzten Raupenstadium dagegen den gleichen Reiz mit einem Klammerreflex beantworten.

⁵⁾ Auf Grund der Tatsache, daß der Klammerreflex durch eine Thanatose ausgeschaltet wird, muß man den Klammerreflex — genauso wie die Fluchtreflexe der coronaten Raupen — als einen Reflex ansehen, dessen Zustandekommen eine Erregung des Tieres voraussetzt, obwohl eine Raupe beim Klammerreflex äußerlich in absoluter Ruhe verharrt, also äußerlich gar keine Erregung zeigt.

g a
von
schi

ausc
den
ten
Gan

E
auch
fehlt
des
jedo
dom
dom
doch
Klan

D
bei
in it
liei

A
Auss
rich
mer
lier
segm
lior
schal
gege:
beide
Tiere
trate:
schie

A:
der V
domi:
zwar
such
schie
nen z
pen v
daher
Es se:
(siehe

Weitere Versuche sollten einen Hinweis zur Bedeutung der Bauchganglien beim Auslösen von Flucht- und Klammerreflexen geben: Bei Raupen von *Lymmantria dispar*, *Ephestia kuehniella* und *Achroia grisella* wurden in verschiedenen Versuchsreihen die nervösen Impulse

1. des Oberschlundganglions,
 2. der Ganglien des Kopfes,
 3. der Ganglien des Kopfes und des Prothorax,
 4. der Ganglien des Kopfes, des Pro- und Mesothorax,
 5. der Ganglien des Kopfes und des Thorax und
 6. der Ganglien des Kopfes, des Thorax und des ersten Abdominalsegmentes
- ausgeschaltet, indem die von den betreffenden Ganglien kaudalwärts abgehenden Konnektive durchtrennt wurden. Beobachtet wurde dann das Verhalten des in den verschiedenen Versuchsreihen um eine bestimmte Anzahl vorderer Ganglien beraubten Abdomens.

Bei allen drei Arten zeigte sich völlig übereinstimmend, daß sowohl Flucht- als auch Klammerreflexe schwächer wurden, je mehr vordere Ganglien fehlten. Fluchtreflexe fielen bei *Ephestia-* und *Achroia*-Raupen nach Ausschalten des ersten Abdominalganglions (Versuch 6) nicht aus, gereizte Tiere reagierten jedoch mit nur wenigen, kaum wahrnehmbaren peristaltischen Wellen. Die Abdomina der Raupen von *Lymmantria dispar* lagen nach Ausschalten der ersten Abdominalganglions (Versuch 6) ungereizt oft auf der Seite; wurden die Tiere jedoch durch Berühren gereizt, dann zeigten die Abdominalfüßchen wieder den Klammerreflex.

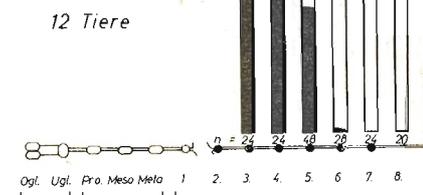
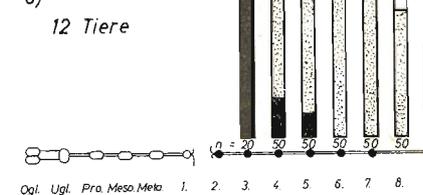
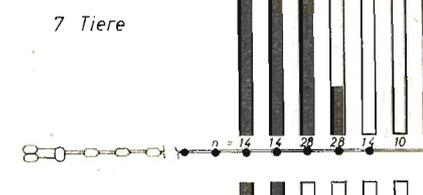
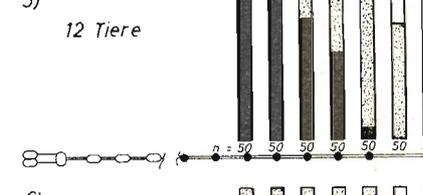
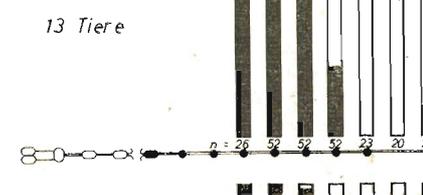
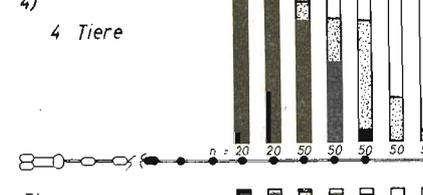
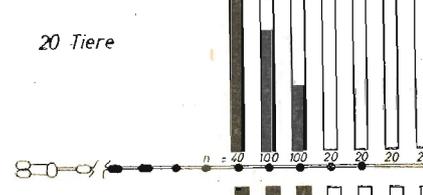
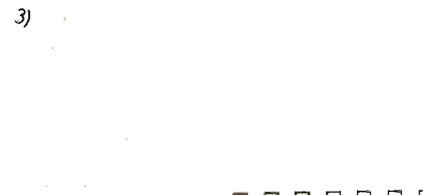
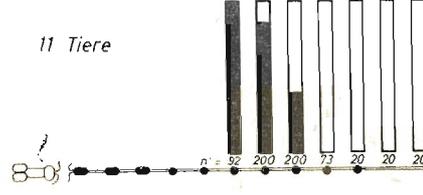
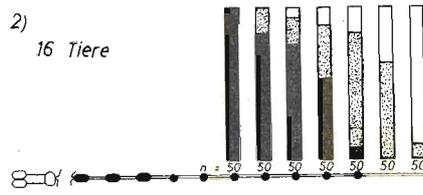
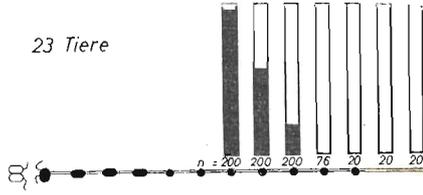
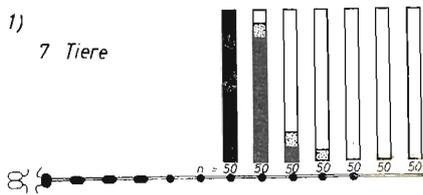
Diese Befunde zeigen, daß Flucht- und Klammerreflexe durchaus auch bei isolierter Bauchganglien-kette ablaufen können, daß sie aber in ihrer Stärke und Ausprägung von den Kopf- und Thorakalganglien modifiziert werden.

Am Verhalten der Raupen von *Ephestia kuehnielle* und *Achroia grisella* nach Ausschalten verschiedener vorderer Ganglien war auffallend, daß die Fluchtrichtung nicht nur eine Abhängigkeit von dem gereizten Segment, sondern auch von der Anzahl der ausgeschalteten Ganglien aufwies. Wurden Raupen von *Ephestia kuehniella* am fünften Abdominalsegment gereizt, so erfolgte nach Ausschalten des Oberschlundganglions (Versuch 1) in der Regel eine Vorwärtsfluchtreaktion, nach Ausschalten von Ober- und Unterschlundganglion (Versuch 2) dagegen in der Regel eine Rückwärtsfluchtreaktion. Nach Ausschalten der beiden folgenden Thorakalganglien (Versuch 4—5) änderte sich am Verhalten der Tiere nichts, erst nach Ausschalten des ersten Abdominalganglions (Versuch 6) traten Fluchtreaktionen gegenüber Krümmungsreaktionen stark zurück. Der Unterschied im Verhalten der Tiere von Versuch 1 und 2 ist sehr signifikant (Abb. 2).

Auch bei den operierten Raupen von *Achroia grisella* fielen die Prozentzahlen der Vor- bzw. Rückwärtsfluchtreaktionen bei Reizung des fünften oder vierten Abdominalsegmentes in Versuch 1 anders aus als in Versuch 2. Der Unterschied ist zwar gering, doch wegen des großen Zahlenmaterials sehr signifikant. In Versuch 4 zeigte sich eine weitere im Vergleich mit Versuch 3 sehr signifikant verschiedene Verschiebung der Prozentzahlen der Vor- bzw. Rückwärtsfluchtreaktionen zugunsten der letzteren (Abb. 2). Krümmungsreaktionen wurden bei den Raupen von *Achroia grisella* kaum beobachtet, dagegen mehr oder weniger deutliche, daher nur schwer exakt erfaßbare Tonushemmreflexe, die nicht registriert wurden. Es sei auch auf das verschiedene Verhalten der beiden Arten aufmerksam gemacht (siehe Abbildung 2).

a) *Ephestia kuehniella* Z.

b) *Achroia grisella* F.



Ogl. Ugl. Pro. Meso. Meta. 1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9.
Kopf Thorax Abdomen

Ogl. Ugl. Pro. Meso. Meta. 1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9.
Kopf Thorax Abdomen

Legende: Rückwärtsfluchtreaktionen
 Vorwärtsfluchtreaktionen
 Krümmungsreaktionen, nur bei *Ephestia*

Abb. *Ephe.*
Die M
versch
Legen
nen z
such
weiß
Antei

3. U
D.
löst
fläche
brock

Be
die T
achte
oder
Blatta
Be w
ander

Abb. 2: Graphische Darstellung der Vor- und Rückwärtsfluchtreaktionen von a) *Ephestia kuehniella* und b) *Achroia grisella* nach Ausschaltung vorderer Ganglien. Die Nummerierung der Versuche 1—6 erfolgt wie im Text. Die Säulen stellen die verschiedenen Reaktionen nach Reizung des betreffenden Segmentes (siehe die Legende unter der Abbildung!) in Prozenten dar; die unter den Säulen angegebenen Zahlen beziehen sich auf die Anzahl der Einzelreaktionen. Unter jedem Versuch ist das ZNS schematisch dargestellt; ausgeschaltet war in jedem Versuch der weiß gebliebene Anteil, getestet wurden die Reaktionen des schwarz ausgefüllten Anteils des ZNS; die Durchtrennungsstellen sind entsprechend markiert.

3. Umkehrreflexe

Das Fehlen des thigmotaktischen Reizes an den Bauchfüßen der Raupen löst „augenblicklich Reflexbewegungen aus, deren Ziel es ist, die Fußflächen wieder in Kontakt mit dem Erdboden zu bringen“ (von Buddenbrock 1952).

Bei verschiedenen Raupenarten wurden die Bewegungen, durch die die Tiere aus einer Rückenlage wieder in die Bauchlage kommen, beobachtet: Es gibt verschiedene Möglichkeiten, aus einer Seiten- oder Rückenlage wieder in die Bauchlage zu kommen (ähnlich wie z. B. bei *Blatta orientalis*, siehe Hoffmann 1933). Man kann die folgenden zwei Bewegungsformen, die meist nicht rein ausgeführt sondern miteinander kombiniert werden, unterscheiden:

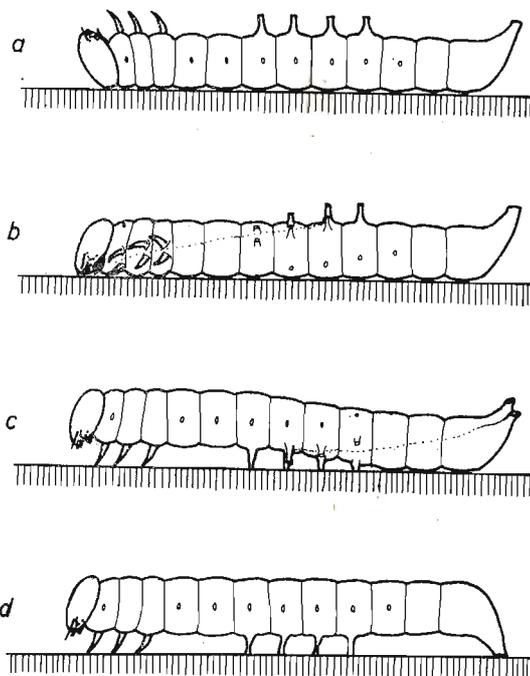


Abb. 3: Reaktionsverlauf (a bis d) beim Umkehrreflex I

Umkehrreflex I: Das auf dem Rücken oder auf der Seite liegende Tier versucht durch eine Torsion des Thorax gegenüber dem Abdomen zunächst mit den Thorakalbeinen die Unterlage zu ergreifen. Ist dies geschehen, dann wird die Torsion rückgängig gemacht, der Körper wird — besonders nach einer Thanatose — völlig gestreckt, wobei die Thorakalbeine an der Unterlage festhalten, so daß schließlich auch die Abdominalfüßchen die Unterlage erreichen (Abb. 3). Nach einer Thanatose konnte bisher nur dieser Reflex beobachtet werden.

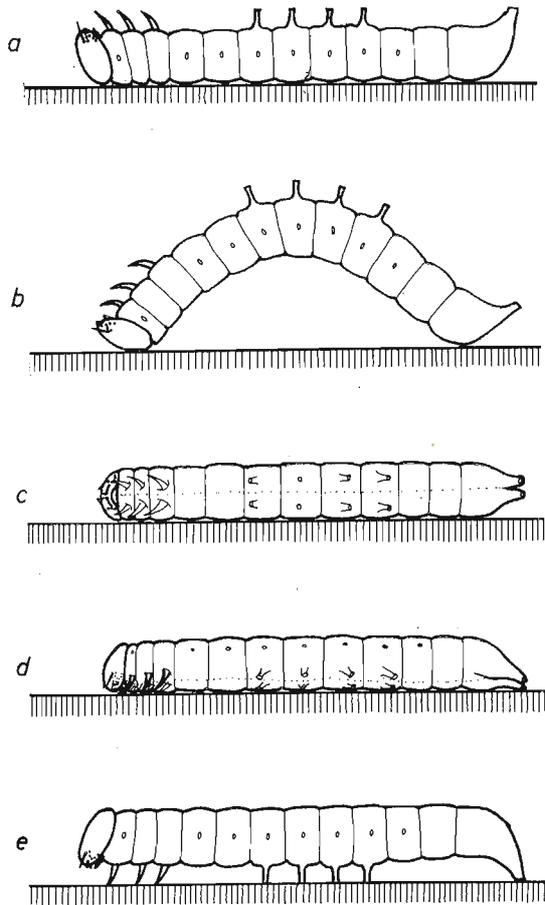


Abb. 4: Reaktionsverlauf (a bis e) beim Umkehrreflex II

Umkehrreflex II: Das auf dem Rücken liegende, ausgestreckte Tier krümmt sich bogenförmig rückwärts, erreicht so ein labiles Gleichgewicht, aus dem es leicht in eine Seitenlage fällt. Nun wälzt sich der ganze Körper um seine gekrümmte Achse

bis
auf
Seit
liegt
Umk
sten
ner
run

I
Er r
mo i
steh
der
Vers
Ober

B
tiert
na c
Um
niell
sch
ten
urtic
aber
den
sch
aus.

D
ters
über
nicht
und 2
sation
daß c
Unter
steue.

De
keh
es na
gun
zuspr
bereit
sten I
komm
besch

bis die Thorakal- und Abdominalfüßchen gleichzeitig auf dem kürzesten Weg die Unterlage erreichen; d. h. ein auf der linken Seite liegendes Tier wälzt sich im Uhrzeigersinn, ein auf der rechten Seite liegendes Tier entgegen dem Uhrzeigersinn (Abb. 4). Diese Form des Umkehrens wurde besonders bei erregten Tieren und bei den meisten baumbewohnenden Arten beobachtet. Er erfolgt besonders in reiner Form stets ohne eine bemerkenswerte Verzögerung.

Die Parallelität: Immobilisation — Umkehrreflex I, Erregung — Umkehrreflex II deutet darauf hin, daß hier ein Immobilisationszentrum in enger Beziehung zum Umkehrreflex steht. Es liegt also nahe, das Verhalten von Tieren zu beobachten, denen der dorsale Anteil des Protocerebrums, ein nach den bisher beschriebenen Versuchen für Immobilisierungen entscheidendes Zentrum, oder das ganze Oberschlundganglion zerstört ist.

Beobachtungen an den bereits in den vorhergehenden Abschnitten zitierten Versuchstieren ergaben: Bei allen Versuchstieren konnte auch nach Ausschalten des ganzen Oberschlundganglions Umkehrreflex I ausgelöst werden. Die Raupen von *Ephestia kuehniella* führten nach Ausschalten des Oberschlundganglions sogar ausschließlich diesen Reflex aus, während die Raupen der anderen Arten (*Achroia grisella*, *Lymmantria dispar*, *Macrothylacia rubi*, *Vanessa urticae* und *Vanessa io*) meist zunächst den Umkehrreflex II ausführten, aber dann, wenn dieser nicht zum Ziel führte, den Umkehrreflex I. Wurde den Versuchstieren auch das Unterschlundganglion ausgeschaltet, dann führten alle Arten nur den Umkehrreflex II aus.

Der Befund zeigt, daß für den Umkehrreflex I das Unterschlundganglion eine entscheidende Bedeutung hat, während über eine eventuelle Mitwirkung der dorsalen Region des Protocerebrums nichts festgestellt werden konnte. Auf Grund der in den Abschnitten 1 und 2 mitgeteilten Befunde hätte man — wegen der Parallelität: Immobilisation — Umkehrreflex I, Erregung — Umkehrreflex II — erwarten sollen, daß der Umkehrreflex I nicht vom Unterschlundganglion bzw. über das Unterschlundganglion sondern vom dorsalen Anteil des Protocerebrums gesteuert würde.

Da aber die auffallende Parallelität: Immobilisation — Umkehrreflex I, Erregung — Umkehrreflex II besteht, liegt es nahe, auch dem Unterschlundganglion Spontanerregungen immobilisierende Eigenschaften nicht ganz abzusprechen. Diese Feststellung verdient insofern besonderes Interesse, als bereits Löhner (1914) zeigen konnte, daß bei Diplopoden auch den ersten Rumpfganglien noch ein Einfluß auf den Einrollreflex (Thanatose) zukommt, was bei Raupen auf die dorsale Region des Oberschlundganglions beschränkt ist. Man kann daher vermuten, daß „mit steigender Entwicklung“

(Diplopoden = primitive Arthropoden; Raupen = höher entwickelte Arthropoden) eine fortschreitende Konzentration von nervösen Zentren in den Kopfganglien, insbesondere in der dorsalen Region des Oberschlundganglions erfolgt. Reste eines Immobilisierungsvermögens untergeordneter Zentren sind bei Raupen noch auf Grund des Verhaltens beim Umkehrreflex im Unterschlundganglion zu vermuten.

Zusammenfassung

Es konnte gezeigt werden, daß das in der dorsalen Region des Protocerebrums gelegene, für die spontane Akinese soeben geschlüpfter Schmetterlinge (Groß 1957) entscheidende Zentrum auch für reflektorische Immobilisationen (Thanatosen) von entscheidender Bedeutung ist.

Flucht-, Klammer- und Umkehrreflexe werden während einer Thanatose unterdrückt. Nach experimenteller Ausschaltung der Thanatose durch Zerstören des dorsalen Anteils des Protocerebrums treten bei gereizten operierten Tieren Flucht-, Klammer- und Umkehrreflexe stets ohne Verzögerung auf.

Während Thanatosen bei Raupen recht allgemein verbreitet sind, wurde der Einrollreflex, eine besondere Form der Thanatose, nur bei den Raupen der Harmoncopoda beobachtet.

Die untersuchten Raupen der Harmoncopoda reagierten nach Ausschalten der dorsalen Region des Oberschlundganglions auf einen Reiz mit einer Verstärkung des Klammerreflexes der Abdominalfüßchen, die der Stematoncopoda dagegen mit Fluchtreflexen.

Auch im normalen Verhalten der Raupen von Harmoncopoda und Stematoncopoda wurden grundsätzliche Unterschiede gefunden. Dies darf offensichtlich auf die verschiedene Lebensweise der Tiere zurückgeführt werden.

Die Richtung der Fluchtreflexe (vor- bzw. rückwärts) operierter coronater Raupen ist von dem Reizort (gereiztes Segment) und von der Anzahl der intakten vorderen Ganglien abhängig. Fortschreitende Ausschaltung vorderer Ganglien verändert die Fluchtrichtung zugunsten von Rückwärtsfluchtreaktionen.

Bei Raupen lassen sich zwei verschiedene Formen von Umkehrreflexen unterscheiden (Reaktionsverlauf beim Umkehrreflex I siehe Abb. 3, Seite 167, Reaktionsverlauf beim Umkehrreflex II siehe Abb. 4, Seite 168). Es besteht eine Parallelität zwischen dem Erregungszustand der Tiere und der Bewegungsform beim Umkehrreflex: Stark erregte Tiere führen stets den Umkehrreflex II aus, während man bei Tieren, die sich unmittelbar nach einer Thanatose umkehren, stets die Bewegungsform des Umkehrreflexes I beobachten kann.

erl
eir
de
fle
da
ori

A l

B a

B a

B e

B r

B u

G l

H a

K o

L ä

S c

S t

W

A n

M u

Das Oberschlundganglion mit der dorsalen Region hat jedoch keinen erkennbaren Einfluß auf die Form des Umkehrreflexes; es konnte vielmehr eine entscheidende Bedeutung des Unterschlundganglions für den Umkehrreflex I festgestellt werden, während der Umkehrreflex II von weiter kaudal gelegenen Ganglien gesteuert wird. Man darf daher Reste eines Immobilisationsvermögens untergeordneter Zentren des ZNS im Unterschlundganglion vermuten.

Literaturverzeichnis:

- Alverdes, F. (1926): Corethra- und Ephemeridenlarven nach Unterbrechung ihrer Bauchganglienketten. Z. vergl. Physiol., 3, S. 558 ff.
- Baglioni, S. (1913): Physiologie des Nervensystems, in: Winterstein (1913): Handb. der vergl. Physiol., 4, S. 23 ff.
- Baldus, K. (1927): Untersuchungen zur Analyse der Zwangsbewegungen der Insekten. Z. vergl. Physiol., 6, S. 99 ff.
- Bethe, A. (1897): Vergleichende Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystems der Arthropoden. Pflügers Arch., 68, S. 449 ff.
- Brandt, E. (1877): Über das Nervensystem der Schmetterlingsraupen. Verh. Russ. Entomol. Gesellschaft, 10.
- Buddenbrock, W. von (1952): Vergleichende Physiologie, Band 1, Sinnesphysiologie, Basel.
- Groß, F. J. (1957): Über die Rolle des Oberschlundganglions beim Häutungsakt der Insekten. Berichte 8. Wanderversl. Dtsch. Entomol., Berlin, S. 26 ff.
- Hoffmann, R. W. (1933): Zur Analyse des Reflexgeschehens bei *Blatta orientalis* L. Z. vergl. Physiol., 18, S. 740 ff.
- Kopec, S. (1919): Lokalisationsversuche am zentralen Nervensystem der Raupen und Falter. Zool. Jb. Physiol., 36.
- Löhner, L. (1914): Untersuchungen über den sogenannten Totstellreflex der Arthropoden. Zschr. allg. Physiol., 16.
- Schütz, E. und H. Caspers (1954): Über die bioelektrische Hirnrindenaktivität und ihre Steuerung durch Stammhirnstrukturen. Zschr. inn. Med., Leipzig, 9, S. 1037.
- Steiner, J. (1898): Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenie, III. Abtl. Die wirbellosen Tiere, Braunschweig.
- Wigglesworth, V. B. (1950): The principles of Insect Physiology. London, New York.

Anschrift des Verfassers: Franz Josef Groß, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Koblenzer Str. 150—164.