

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Frankfurt/Main

Zur Lichtorientierung der Walzenspinnen¹⁾ (Arachnida, Solifugae)

VON K. EDUARD LINSENMAIR

Mit 13 Abbildungen

Einleitung

Für die Ordnungen Scorpiones, Pedipalpi, Araneae und Solifugae ist der Besitz von 2 bis maximal 6 Augenpaaren typisch. Nach ihrer Stellung auf dem Prosoma und ihrer Innervation, meist auch auf Grund ihres morphologischen und histologischen Baues unterscheidet man zwischen Haupt- (bzw. Median-) Augen, die immer nur in einem Paar vorhanden sind, und Nebenaugen (PARKER 1887, BERNARD 1894, SCHEURING 1913, HOMANN 1928, 1931, 1951, 1952, MAGNI und Mitarb. 1964, MELAMED und TRUJILLO-CENOZ 1966 u. a.).

Die Nebenaugen sind den Complexaugen der Merostomata, die auch noch bei den vermutlich wasserlebenden silurischen und devonischen Skorpionen (KJELLESVIG-WAERING 1966) vorhanden waren, homolog (HANSTRÖM 1921). Die Hauptaugen lassen sich auf die Medianocellen der Merostomata zurückführen.

Über die biologische Bedeutung der Augen sind wir — von wenigen Araneenarten abgesehen (HOMAN 1928, 1931, PAPI 1955, GÖRNER 1958, 1962, DZIMIRSKI 1959, MAGNI und Mitarb. 1962, 1964, 1965) — noch sehr schlecht unterrichtet, und was die Lichtorientierung anbelangt, sind unsere Kenntnisse noch weit mangelhafter (Zusammenfassung JANDER 1965); von den Aufgaben und der evtl. Arbeitsteilung der verschiedenen Augen dabei wissen wir nur bei der Wolfsspinne *Arctosa* (MAGNI und Mitarb. 1964). und der Trichterspinne *Agelena* (GÖRNER 1958, 1962) einiges.

Über die Lichtorientierung der auch ihrer systematischen Stellung wegen sehr interessanten Arachnidenordnung Solifugae ist bislang nicht mehr bekannt geworden, als daß sie zwischen hell und dunkel unterscheiden können (BOLWIG 1952), und daß manche nachtaktive Arten auf künstliche Lichtquellen zulaufen (u. a. Pocock 1897, HEYMONS 1902, CLOUDSLEY-THOMPSON 1958).

1) Mit dankenswerter Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft. Für die kritische Durchsicht des Manuskripts danke ich Herrn Dozent Dr. R. JANDER.

Versuchstiere und Methoden

Für die Untersuchungen standen mir insgesamt 21 Tiere (ausschließlich ♀♀) aus 2 Gattungen der Familie Galeodidae zur Verfügung: 3 Individuen der Art *Galeodes barbarus* und 18 *Galeodibus olivieri*. (Die Arten wurden nach den Tabellen ROEWERS (1932) bestimmt und konnten im Senckenberg-Museum Frankfurt/M., dank der freundlichen Hilfe von Dozent Dr. O. KRAUS, mit dem Originalmaterial von ROEWER verglichen werden.)

Galeodes barbarus wurde in dem Trockengebiet zwischen Marrakesch und Safi (Westmarokko), *Galeodibus olivieri* in der weiteren Umgebung von Ouarzazate (Antiatlas) gefangen. Nach unseren Beobachtungen ist die erste Art tagaktiv, auch während der allergrößten hochsommerlichen Hitze. *Galeodibus olivieri* ist dagegen zumindest während der Sommermonate überwiegend nachtaktiv und hält sich tagsüber unter Steinen und in Höhlen auf.

Im Freiland konnten bisher noch keine Experimente durchgeführt werden, Die Laborversuche zur Lichtorientierung fanden in einem gleichmäßig weiß gestrichenen Achteck (vgl. JANDER und VOSS 1963) mit einem Durchmesser und einer Höhe von 3 m statt. Als Arena diente eine runde, drehbar montierte Preßspanplatte von 1 m Durchmesser mit einem 10 cm hohen PVC-Rand. Das Achteck ist vollkommen gegen Tageslicht abgeschirmt und kann durch 4 (150 W) Leuchtstrahler gleichmäßig ausgeleuchtet werden. Als Orientierungslichtquellen dienten Leuchtstrahler (100 W), die sich 1,50 m vom Arenamittelpunkt entfernt und 45° über dem Arenahorizont befinden. Sie erscheinen dem Versuchstier unter einem Winkel von 3°. Die Temperatur wurde ungefähr auf 28 °C konstant gehalten, die relative Luftfeuchtigkeit schwankte zwischen 60—70 %. Die Versuchstiere wurden immer im Mittelpunkt der Arena aufgesetzt; 5 cm vor dem Arenarand überschritten sie einen Kreis mit Gradeinteilung. Der Beobachter wechselte häufig seinen Standort, konnte aber nie feststellen, daß er gezielt angelaufen wurde. Die geringe Zahl der Walzenspinnen zwang mich, dieselben Tiere in verschiedenen Versuchen zu verwenden. Um eine allzu starke Überbeanspruchung und vor allem unerwünschte Lerneffekte möglichst zu vermeiden, lagen für das einzelne Tier mindestens 3 Tage Ruhepause zwischen 2 verschiedenen Versuchen. Längere Pausen konnten wegen der nur sehr kurzen Lebensdauer der Imagines nicht eingelegt werden (♂♂ leben als Erwachsene nur eine Reihe von Tagen und ♀♀ auch nicht länger als 1—2 Monate (MUMA 1966, JUNQUA 1966).

Zur Statistik: Verteilungen mit einer Variationsbreite über 180° wurden ausschließlich mit Methoden der Kreisstatistik (BATSCHLET 1965, MARKL 1964) behandelt. Verteilungen unter 180° wurden in einigen Fällen noch zusätzlich linear berechnet, ohne daß sich bei beiden Methoden irgendwelche beachtenswerten Unterschiede ergaben.

Ergebnisse

1. Spontane menotaktische Orientierung mit intakten Augen

In einigen Vorversuchen wurde zunächst geprüft, ob die Walzenspinnen in dem gleichmäßig ausgeleuchteten Achteck ohne Orientierungslampe eine — folglich nicht optisch gesteuerte — Vorzugsrichtung einhalten. Unter den geschilderten Versuchsbedingungen konnte dies nicht beobachtet werden. (Ein Tier lief zwischen 20—30mal.)

In den nächsten Versuchen leuchtete eine (Orientierungs-) Lampe. Von den 13 geprüften Versuchstieren hielten 5 bereits nach dem 2. bis 3. Lauf (es handelt sich um Fluchtläufe) zum Arenarand eine spontan gewählte (d. h. nicht von mir adressierte)

konstante Richtungstendenz zur Lichtquelle ein. (Konstant heißt, wenigstens 10 einanderfolgende Läufe zielen in denselben Kreissektor von etwa 90° .) Diese konstante — von Individuum zu Individuum völlig verschiedene — Richtung kann über mehrere hundert Läufe und einige Stunden beibehalten werden. Sie kann aber auch mehrmals während einer Versuchsserie wechseln, wobei es zum Taxiswechsel kommen kann, normalerweise von der negativen zur positiven Phototaxis, höchst selten umgekehrt.

Die Begriffe negative und positive Phototaxis werden hier in einem gegenüber ihrer Verwendung bei der Phototropotaxis (vgl. z. B. JANDER 1965), etwas erweiterten Sinn gebraucht. Als positiv phototaktisch werden alle Läufe bezeichnet, die in die der Lichtquelle zugewandte Kreishälfte zielen, als negativ sämtliche Läufe, die in die der Lichtquelle abgewandte Hälfte führen. Diese Begriffserweiterung scheint gerechtfertigt, da keines der im folgenden aufgeführten Ergebnisse gegen die Kompensationstheorie der Menotaxis (JANDER 1957, 1963, 1965) spricht, sondern sie, wo überhaupt möglich, unterstützen. Nach dieser Theorie entsteht ein Menotaxiswinkel aus einer Grundorientierung, z. B. der positiven Phototropotaxis, über eine Kompensation der bei der Abweichung von der Grundrichtung auftretenden Drehtendenz durch eine efferente Dreherregung. Nach dieser Theorie ist also die Basis aller menotaktischen Läufe in die lichtzugewandte Kreishälfte eine positive Photo(tropo)taxis. In dieser Erweiterung gebraucht, läßt sich der Begriff der positiven bzw. negativen Phototaxis widerspruchlos mit dem der Menotaxis verbinden.

Eine von einzelnen Individuen dauernd oder von mehreren tageszeitlich bevorzugte Richtungstendenz war nicht erkennbar. Eine Walzenspinne lief erst nach dem 65. Lauf in eine bestimmte Vorzugsrichtung, alle übrigen taten dies in sämtlichen Versuchen früher.

Durch Umschalten der Lampen während des Laufens ließ sich zeigen, daß sich die Walzenspinnen auch schon bei ihren allerersten Läufen, die noch keine statistisch signifikante Vorzugsrichtung aufweisen, nach der Lichtquelle richten. Das Versetzen einer Lichtquelle führte immer zu — in Richtung und Betrag — entsprechenden Abweichungen von der momentanen Laufrichtung. Eine fehlende Richtungstendenz schließt also eine Orientierung nach der Lichtquelle nicht aus.

Diese Frage konnte noch nicht weiter verfolgt werden, aber bisher spricht alles dafür, daß bereits der 1. Lauf, dem eine erkennbare Suchphase (= Kreislauf mit kleinem Radius direkt nach dem Aufsetzen, sehr selten auch Drehung am Ort — vergleichbar der Suchphase bei der Telotaxis JANDER 1965) vorausgeht, nach der Lichtquelle orientiert erfolgt.

Walzenspinnen, die schon einmal oder mehrmals im Versuch waren, wählten ihre Vorzugsrichtung schneller, was aber nicht zuletzt daran liegen dürfte, daß sie sich inzwischen an das Anfassen mit einer Pinzette gewöhnt haben und deshalb bei den ersten Läufen nicht in irgendeine Richtung davonestürzen.

Die Versuchstiere wurden z. T. in konstanter, z. T. in wechselnder Reihenfolge mit dem Kopf ungefähr nach 0, 90, 180 und 270° aufgesetzt. Aus diesen Stellungen drehten sie immer in ihre Vorzugsrichtung zurück. Bemerkenswert dabei war, daß das Prinzip des kleinsten Drehweges (vgl. u. a. JANDER 1957) bei einem notwendigen Drehweg von über 90° bei einzelnen Individuen überzufällig oft durchbrochen wurde.

d. h., es wurden häufig Drehbewegungen von $190\text{--}270^\circ$ ausgeführt. Von vereinzelten Ausnahmen abgesehen (weniger 1%) zeigten die untersuchten Walzenspinnen keine reine Taxisbewegung, sondern diese war immer mit einer Fortbewegung gekoppelt.

Diese Kopplung ist eine Ursache für die relativ große Streuung um die Vorzugsrichtung, denn bei Erreichen des Zielkreises war die Einstellbewegung oft noch nicht abgeschlossen. Die zweite Ursache wurde schon kurz gestreift: die Verlagerung der mittleren Menotaxisrichtung während eines Experiments kann eine größere Streuung vortäuschen.

Eine Lichtorientierung schien bereits auf Grund der fehlenden Vorzugsrichtung ohne Orientierungslicht und der offensichtlich auf die Lichtquelle bezogenen Drehbewegungen sehr wahrscheinlich. Der sichere Nachweis wurde durch alternatives Umschalten zweier Lichtquellen erbracht. Die zweite Lichtquelle stand bei $30, 60, 90$ oder 180° (die erste immer bei 0° , vgl. die Abbildungen). In allen Fällen zeigten die Walzenspinnen durch die neue, aber relativ zur Lichtquelle alte Vorzugsrichtung (Abb. 1) und durch schnelle Neueinstellung während des Laufens, daß sie sich nur nach der Lichtquelle orientierten. (Bei den Umschaltversuchen wurden die Tiere immer mit dem Kopf nach 0° [in Abb. oben] aufgesetzt.)

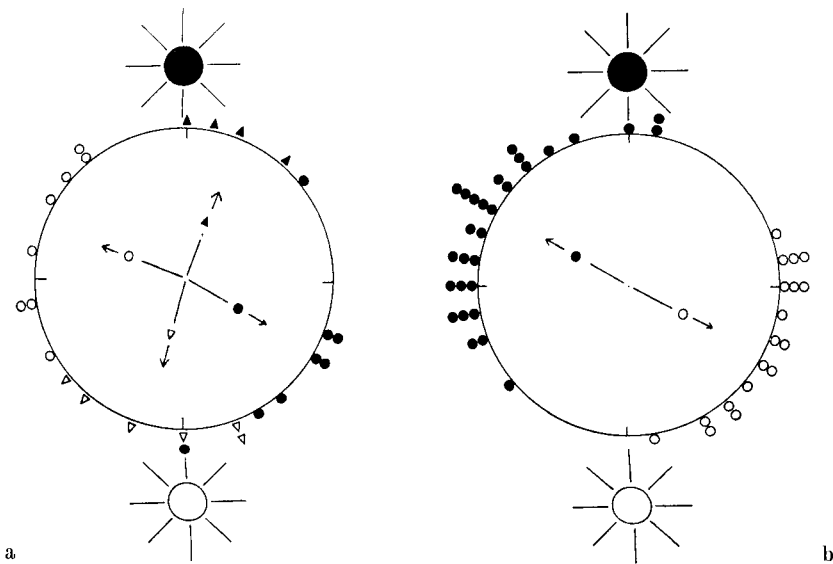


Abb. 1. Spontane menotaktische Orientierung von *Galeodes barbarus* (a) und *Galeodibus olivieri* (b). Die Pfeile im Inneren des Kreises geben jeweils die Richtung des mittleren Vektors (= Vorzugsrichtung) an. Die ausgefüllten bzw. nicht ausgefüllten Zeichen zeigen Laufrichtungen an, die eingehalten wurden, wenn die entsprechend gezeichnete Lichtquelle leuchtete.

In diesem und allen folgenden Diagrammen entspricht jedes Kreiszeichen zwei (z. T. gemittelten) Meßwerten.

In allen Versuchen steuerten die Walzenspinnen einen menotaktischen (d. h., sie liefen nicht tropotaktisch oder telotaktisch direkt auf eine Lichtquelle zu oder von ihr weg, sondern sie hielten im statistischen Mittel bemerkenswerterweise immer einen Winkel zu ihr ein), bei der tagaktiven *Galeodes barbarus* in 9 von 10 Fällen positiv phototaktischen und bei *Galeodibus olivieri* in etwa 80 % der Laufserien ebenfalls positiv phototaktischen Kurs zur Lichtquelle (zum Gebrauch des Begriffs „positive Phototaxis“ s. S. 256).

Die Bereitschaft, mit der sich Walzenspinnen beider Arten menotaktisch nach Lichtquellen orientierten, spricht dafür, daß sie sich auch im Freien nach der Sonne bzw. die nachtaktiven nach dem Mond orientieren (wie dies verschiedene Skorpionsarten, die im selben Biotop leben, tun (LINSENMAIR, in Vorbereitung)). Die Beobachtung von *Galeodes barbarus* und *Galeodes arabs* im Freiland zeigte, daß die Solifugen über relativ weite Strecken (weit über 100 m) eine konstante Richtung einhalten können, von der sie sich auch durch Hindernisse nur kurzzeitig abbringen lassen. Diese Fähigkeit kann natürlich u. a. sowohl bei der Suche nach Nahrung als auch beim Aufsuchen des Geschlechtspartners von hohem biologischem Wert sein, da sie „ungewollte“ Kreisläufe und damit das Absuchen schon durchstreifter Gebiete verhindert. Ob Walzenspinnen über eine astronomische Orientierung verfügen, müssen weitere Versuche zeigen.

2. Orientierung nach dem Schwerpunkt der Helligkeitsverteilung

In diesen Versuchen wurden die 4 Leuchtstrahler, die sonst der homogenen Ausleuchtung dienten, so im Achteck verteilt, daß je 2 eingeschaltete eine ungleichmäßige, diffuse Helligkeitsverteilung in der Arenaumgebung erzeugten. Wie Abb. 2 beweist, haben die Versuchstiere (nur *Galeodibus olivieri* wurde untersucht) die Fähig-

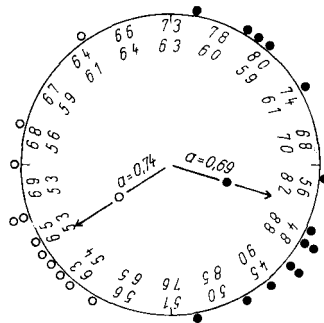


Abb. 2. Spontane Orientierung bei einer ungleichmäßigen, diffusen Beleuchtung in der Arenaumgebung. Die beiden Zahlenreihen sind die vom Arenamittelpunkt aus gemessenen Luxwerte der beiden geprüften Helligkeitsverteilungen. Bei der — in der äußeren Reihe dargestellten — Helligkeitsverteilung wählte das Versuchstier die durch Punkte, bei der anderen die durch Kreise bezeichneten Laufrichtungen.

keit, auch noch unter diesen Umständen eine Vorzugsrichtung einzuhalten. Bei beiden Beleuchtungsverteilungen zielten die Tiere ungefähr in den dunkelsten Teil des Achtecks.

Ausschaltungsversuche

a) Nebenaugen ausgeschaltet

Die beiden untersuchten Arten verfügen über ein Paar Hauptaugen und 2 Paar Nebenaugen (vgl. Abb. 3).

Die Seitenaugen, deren dioptrischer Apparat weitgehend reduziert ist, wurden erst 1894 von BERNARD entdeckt. Die Angabe von SCHEURING (1913), von dem die bisher einzige genauere Studie über die Histologie der Walzenspinnenaugen stammt, daß die Seitenaugen äußerlich auch unter dem Binokular nicht zu erkennen seien, kann ich weder für lebende noch für alkoholkonservierte Solifugen (auch der von ihm untersuchten Arten) bestätigen. Die Nebenaugen sind als weißliche Pünktchen (im Leben mit darunterliegendem dunklem Pigment) noch mit dem bloßen Auge erkennbar. Über ihre Funktion gab es bislang ausschließlich Vermutungen, die sich auf die morphologischen und histologischen Befunde (Stellung am Kopf, keine Linse, nur wenige retinale Elemente) stützten. Ebenfalls auf Grund der histologischen Befunde wird den Hauptaugen ein gutes Bildsehen zugesprochen (u. a. HEYMONS 1902, SCHEURING 1913, KAESTNER 1933, MILLOT und VACHON 1949, MUMA 1966), wofür aber mit Ausnahme einiger einfacher Versuche von CLOUDSLEY-THOMPSON (1960) keine sicheren Hinweise vorliegen. Die Ergebnisse CLOUDSLEY-THOMPSONS, daß *Galeodes arabs* auf größere Gegenstände, die hinter einer Glasscheibe angenähert werden, manchmal mit der charakteristischen Drohgebärde antwortet, kann ich auch für die von mir beobachteten Arten bestätigen. Bei allen anderen Beobachtungen, die als Beweis für ein gutes Bildsehen angeführt werden, kann es sich ebensogut um die Wahrnehmung der von den Beutetieren erzeugten Luftströmung handeln.

Zur Methode: Die Augen wurden mit einem lichtundurchlässigen Gemisch aus Ruß und Schellack oder Ruß und farblosem Nagellack überzogen. Der farblose Lack allein hat — wie in Kontrollversuchen festgestellt wurde — auf die Lichtorientierung keinen erkennbaren Einfluß.

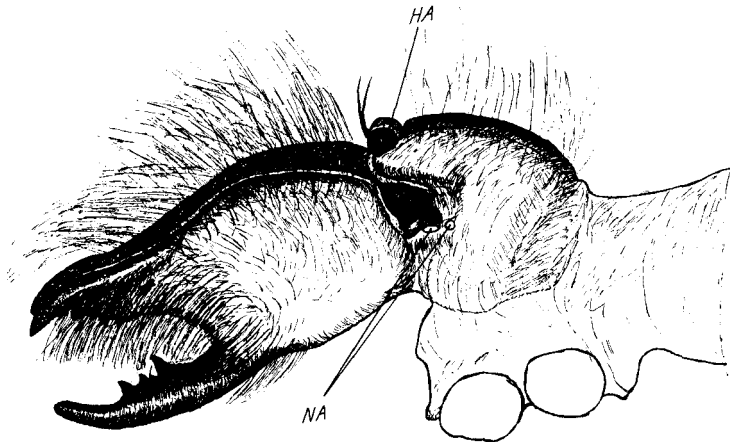


Abb. 3. Kopf einer Walzenspinne (*Galeodibus olivieri*). NA = Nebenaugen, HA = Hauptaugen.

1. Menotaktische Orientierung

Tiere, deren sämtliche Nebenaugen ausgeschaltet wurden, lassen gegenüber Normaltieren keine prinzipiellen Unterschiede in ihrer Orientierungsaktion auf Lichtquellen erkennen (Abb. 4).

Dieses Ergebnis war zu erwarten, denn bei allen bisher daraufhin untersuchten Arachniden mit Haupt- und Nebenaugen, der Trichterspinnne *Agelena* (GÖRNER 1958, 1962), der Wolfspinnne *Arctosa* (MAGNI und Mitarb. 1964) und verschiedenen Skorpionen (*Androctonus*, *Buthus*, *Buthotus*, *Scorpio*, *Euscorpium* LINSENMAIR unveröff., JANDER 1965) dienen überwiegend oder ausschließlich die Hauptaugen der menotaktischen Orientierung nach Lichtquellen.

2. Orientierung nach dem Schwerpunkt der Helligkeitsverteilung

Mit den Hauptaugen allein ist noch eine Orientierung nach dem Azimut des Schwerpunktes der Helligkeitsverteilung möglich (Abb. 5). Die Verteilung der Läufe in den beiden Serien weicht signifikant von der Nullhypothese: gleiche Richtungsverteilung der Läufe bei den beiden verschiedenen Helligkeitsverteilungen, ab (Zeichentest s. z. B. BATSCHELET 1965). Gegen einen gemeinsamen mittleren Vektor

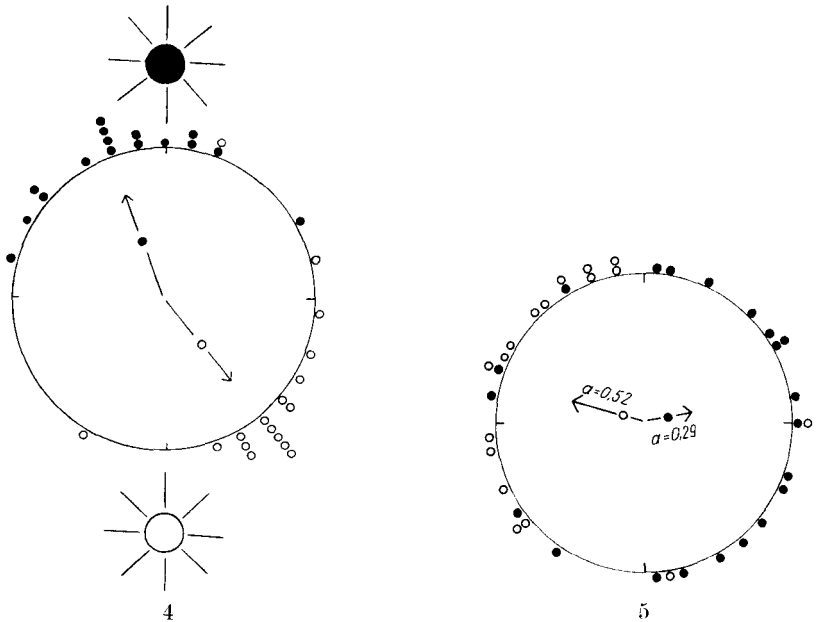


Abb. 4. Spontane menotaktische Orientierung von *Galeodibus olivieri* mit ausgeschalteten Nebenaugen.

Abb. 5. Laufrichtungen einer nebenaugengeblendeten Walzenspinnne bei den beiden — in Abb. 2 genau dargestellten — Helligkeitsverteilungen.

ist der Mittelwert von 72° mit $p = 0,02$ und gegen den von 281 mit $p = 0,05$ gesichert, folglich sind beide gegeneinander auch gesichert, was sich auch mit dem t-Test ($p = 0,01$) beweisen läßt (vgl. z. B. MARKL 1964). Die Veränderung in der Helligkeitsverteilung führt also zu einer signifikanten Verschiebung des Vorzugsvektors. Die Orientierung nach der diffusen Helligkeitsverteilung ist mit den Nebenaugen wahrscheinlich sicherer als ohne diese. Das Größerwerden der Streuung nach Nebenaugenblendung läßt sich allerdings gerade nicht mehr signifikant beweisen ($p = < 0,05 > 0,1$, a-Werte 0,52 gegenüber 0,69 und 0,29 gegenüber 0,74). Doch weist der knapp über 5% liegende p-Wert und die deutlichen Unterschiede der a-Werte (sie sind ein Maß für die Konzentration der Läufe um den Vorzugsvektor und damit für die Streuung) vor und nach dem Blenden der Nebenaugen, außerdem die Tatsache, daß es bei Besitz aller Augen nicht zu Überschneidungen der Laufrichtungen bei beiden Beleuchtungsverteilungen kommt (vgl. Abb. 2), auf eine nicht rein zufällige Abnahme der Orientierungsgenauigkeit nach Ausschalten der Nebenaugen hin.

Auf die Laufgeschwindigkeit und die Laufbereitschaft hat das Ausschalten der Nebenaugen nach den bisherigen Versuchen keinen Einfluß.

b) Hauptaugen ausgeschaltet

1. Menotaktische Orientierung

Wie Abb. 6 zeigt, sind Walzenspinnen (nur Versuche mit *Galeodibus olivieri*) in der Lage, mit den Nebenaugen allein einen menotaktischen Kurs zu einer Lichtquelle zu steuern. Im Orientierungsverhalten macht sich das Fehlen der Hauptaugen durch eine ausgeprägte Suchphase (s. S. 256) bemerkbar, außerdem durch größere „Schreckhaftigkeit“ und Aggressivität. Die Drehbewegungen führen sie dabei häufig an der Stelle aus, was bei Tieren mit intakten Augen praktisch nicht vorkam (s. o.). Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Webspinnen liegen die Hauptaugen bei den Walzenspinnen nicht vollkommen innerhalb des Sehbereiches der Nebenaugen. Die Sehfelder der Nebenaugen können auf Grund ihrer Stellung (genaue Messungen liegen noch nicht vor) in einem für die Orientierung wichtigen frontalen und dorsalen Teil nicht aneinandergrenzen. Die — experimentell noch nicht untersuchte — Vermutung liegt nahe, daß diese Lücke, die nach Ausschalten der Hauptaugen auftritt, zu den häufigen Drehbewegungen während der Suchphase führt.

Auf die Laufgeschwindigkeit und Laufbereitschaft hat auch das Ausschalten der Hauptaugen nach den bisher vorliegenden Daten keinen statistisch signifikanten Einfluß.

Mit diesen Versuchen ist erstmalig der Nachweis einer Funktion der Nebenaugen der Walzenspinnen erbracht. Darüber hinaus ist es [mit Ausnahme der Araneen-

gattung *Agelena* (GÖRNER 1962) und in sehr beschränktem Maß *Lycosa* (MAGNI und Mitarb. 1964)] der einzige Nachweis einer menotaktischen Orientierung nur mit den Nebenaugen innerhalb der Arachnidenordnungen, die über Haupt- und Nebenaugen verfügen.

2. Orientierung nach dem Schwerpunkt der Helligkeitsverteilung

Mit den Nebenaugen allein ist eine statistisch signifikante Orientierung nach der im Versuch gegebenen ungleichmäßigen, diffusen Helligkeitsverteilung nicht erkennbar. In Abb. 7 lassen sich die Richtungen der mittleren Vektoren nicht gegeneinander sichern, beide Verteilungen weichen nicht signifikant von einer Zufallsverteilung ab. Wurden die Lichtquellen während des Laufens versetzt, so reagierten die Versuchstiere in der Regel mit einer Änderung ihrer Laufrichtung. Zwischen Betrag und Richtung dieser Laufrichtungsänderung und zwischen Betrag und Richtung der Stellungsänderung der Lichtquelle besteht jedoch keine Korrelation. Dies zeigt, daß die Veränderung der Helligkeitsverteilung zwar wahrgenommen wird, aber nicht mehr zur Orientierung benutzt werden kann.

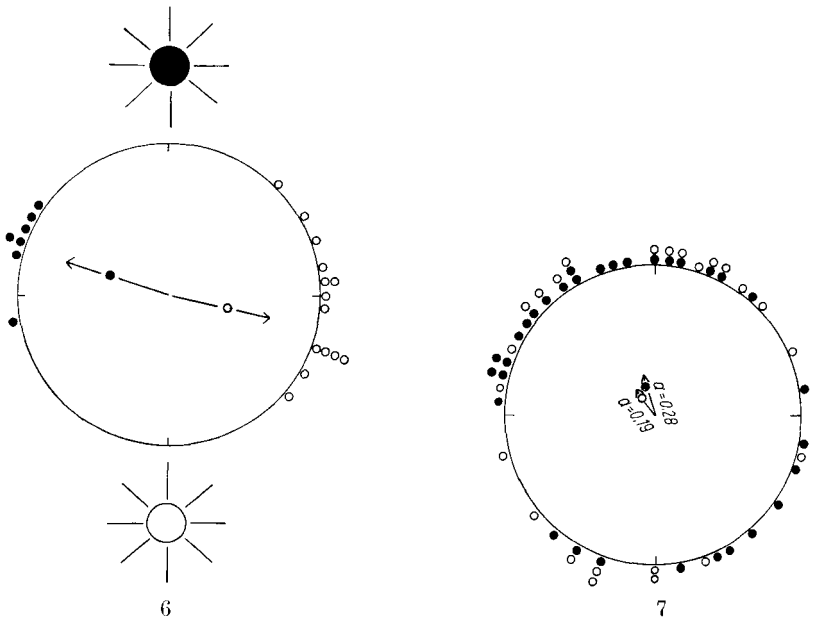


Abb. 6. Menotaktische Orientierung eines Versuchstieres, dessen Hauptaugen geblendet wurden. Abb. 7. Eine statistisch signifikante Richtungsorientierung nach dem Schwerpunkt der Helligkeitsverteilung, wie in Abb. 2 und 5, ist mit den Nebenaugen allein nicht mehr möglich.

3. Kontrollversuch

In einem Kontrollversuch wurde geprüft, ob allein die Augen der Lichtwahrnehmung dienen oder ob vielleicht noch ein „Hautlichtsinn“ oder eine Wahrnehmung der Lampe als Wärmequelle mitspielt. Das in Abb. 8 dargestellte Ergebnis einer Versuchsreihe mit einer vollständig geblendeten Walzenspinne beweist, daß unter diesen Umständen keine signifikante Bevorzugung einer bestimmten Richtung er-

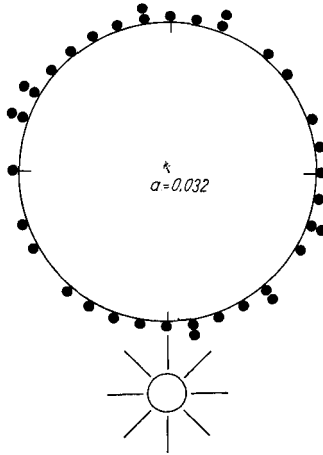


Abb. 8. Die Verteilung der Läufe einer vollständig geblendeten Walzenspinne weicht nicht signifikant von einer Zufallsverteilung ab.

kennbar ist. (Der mittlere Vektor $\alpha = 0,032$ zeigt, daß die Nullhypothese: keine Konzentration der Meßwerte um den Vorzugsvektor, sondern gleichmäßige Verteilung über den gesamten Kreis, nicht verworfen werden kann. Wie aus der Abb. 15 von SCHMIDT-KÖNIG (1961) zu ersehen, müßte der α -Wert in diesem Versuch mindestens 0,2 betragen, bei $n = 84$ und $p = 0,05$).

Eine Reaktion auf das Umschalten während des Laufens war nicht erkennbar. Die Versuchstiere waren sehr schwer — manchmal auch gar nicht — zur Fortbewegung zu bringen; sie liefen oft im Kreis und betasteten ihre Umgebung intensiv mit den Pedipalpen. Die Unterschiede im Verhalten Geblendeter und Schender zeigen, daß Licht stimulierend auf die Laufbereitschaft der Walzenspinnen wirkt, wobei es aber keine Rolle zu spielen scheint, ob es mit den Neben- oder den Hauptaugen wahrgenommen wird (s. o.).

Experimente und Diskussion über den Phototaxistyp

Mit JANDER (z. B. 1963) bezeichnen wir eine Phototaxis, bei der sowohl die Richtung als auch die Intensität der Lichtquelle bewertet werden, als Prophototaxis. Wird nur die Richtung beachtet, handelt es sich um eine Metaphototaxis.

Im Versuch, der den Phototaxistyp der Walzenspinnen klären soll (nur *Galeodibus olivieri*), leuchtet eine Lichtquelle in 2 verschiedenen Intensitäten, die sich wie 1:100 verhalten (8:0,09 stilb). Ändert sich die Menotaxisrichtung mit der Intensitätszunahme oder -abnahme, so liegt definitionsgemäß eine Prophototaxis vor.

Abb. 9a und 9b zeigen, im ersten Fall bei einem vornehmlich negativ, in 9b bei einem positiv phototaktischen (vgl. S. 256) Versuchstier, eindeutige und signifikante ($p = > 0,01$) gleichsinnig mit der Lichtstärke korrelierte (direkt proportionale) Änderungen der Menotaxisrichtungen. Dieser Befund spricht für die Richtigkeit und das Zutreffen der Kompensationstheorie der Menotaxis (JANDER 1957, 1963, 1965), denn mit zunehmender Reizstärke müßte nach dieser Theorie die Drehtendenz zunehmen (vgl. S. 256) und daraus eine Verkleinerung der Menotaxiswinkel resultieren, die im Versuch auch wirklich gefunden wurde. Auch die Streuung sollte geringer werden. Zwischen 9a und b ist eine Sicherung nach dem F-Test gerade nicht mehr möglich, da p knapp über 5% liegt (vgl. aber 10a und c).

Die direkt proportionale Änderung der Drehtendenz ist der zu Versuchsbeginn häufigste Reaktionstyp. Die in Abb. 10a und c dargestellten Versuchsergebnisse beweisen signifikant ($p = > 0,01$), daß Walzenspinnen auch über den umgekehrt proportionalen (d. h. mit zunehmender Reizstärke nimmt die Drehtendenz ab) Prophototaxistyp verfügen, der bei Polyneopteren häufig ist (JANDER 1963). Hier läßt sich auch die Abnahme der Streuung bei anwachsender Drehtendenz (also bei geringer Lichtintensität) mit $p = > 0,01$ gegen die Streuung bei voller Lichtstärke sichern.

Der Wechsel von der direkten zur umgekehrt proportionalen Reaktionsweise (Umproportionieren JANDER 1963) konnte bei mehreren Individuen, deren Reaktion

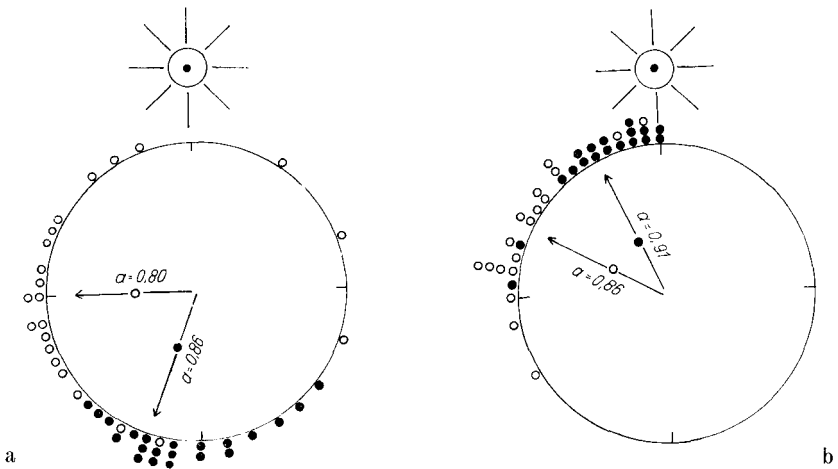


Abb. 9. 2 Versuchstiere, die auf eine Zunahme der Lichtintensität (= ausgefüllte Kreise) prophototaktisch, direkt proportional antworten (nähere Erläuterungen s. Text).

auf einen Intensitätswechsel kurz nach dem ersten Versuch nochmals geprüft wurde, beobachtet werden (z. B. Abb. 10b und c; zwischen den beiden Versuchen lag etwa eine halbe Stunde, die das Versuchstier in Dunkelhaft verbrachte).

Das wahlweise Auftreten der umgekehrt proportionalen Prophototaxis setzt ein ein- und ausschaltbares photoinhibitorisches System voraus, falls sie weiter mit der Kompensationstheorie vereinbar bleiben soll — die ja bis auf den Vorzeichenwechsel in der Intensitätsbewertung gültig bleibt: mit zunehmender Intensität werden die Menotaxiswinkel kleiner und die Streuung nimmt ab. JÄNDER und BARRY (1968), die diese Erscheinung bei Orthopteren untersuchten, fanden das

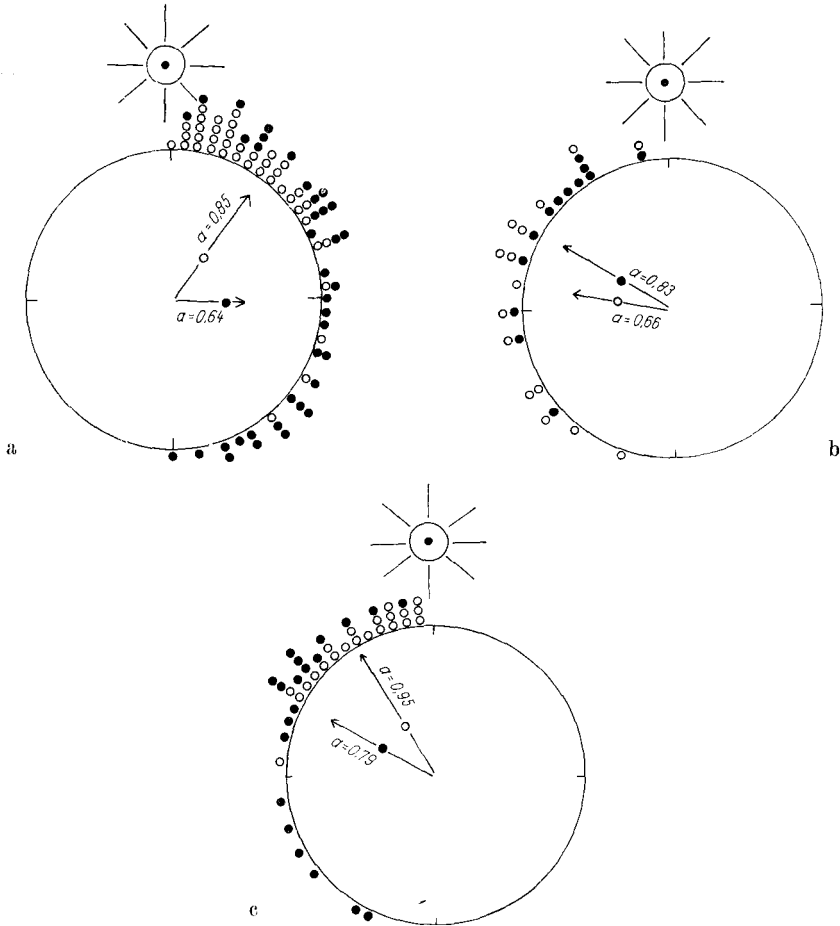


Abb. 10. Umgekehrt proportionale Prophototaxis bei 2 Versuchstieren (10a und c). Sie reagieren auf eine Zunahme der Lichtintensität mit einer Vergrößerung der Winkel und der Streuung ihrer menotaktischen Laufrichtungen. 10b und c: Umschlag von der direkt proportionalen (10b) zur umgekehrt proportionalen Prophototaxis beim selben Versuchstier. Zwischen den beiden Laufserien befand sich diese Walzenspinne eine halbe Stunde in vollkommener Dunkelheit.

Prinzip der phototaktischen Gegenkopplung, bei dem die Ocellen ein untereinander und mit den Complexaugen verschaltetes photoinhibitorisches System bilden, das Helligkeiten und Richtungen von Lichtquellen bewertet und durch Hemmung oder Bahnung die Drehtendenz beeinflusst. Der Schluß auf ein analoges Neben-Hauptaugensystem bei den Walzenspinnen liegt nahe.

In 2 Versuchen mit Walzenspinnen, deren Hauptaugen lackiert worden waren, lassen sich die bei einem Versuchstier auftretenden direkt proportionalen (volle Lichtstärke: $\alpha = 129^\circ$, $R = 17$, $a = 0,85$, $n = 20$; 1/100 Lichtstärke: $\alpha = 106^\circ$, $R = 13,3$, $a = 0,55$, $n = 24$) und die beim 2. Versuchstier umgekehrt proportionalen (volle Lichtstärke: $\alpha = 277^\circ$, $R = 11,9$, $a = 0,66$, $n = 18$; 1/100 Lichtstärke $\alpha = 286^\circ$, $R = 21$, $a = 0,81$, $n = 26$) Abweichungen bei voller Lichtstärke nicht gegen die Vorzugsrichtung bei geringer Intensität sichern. Wegen der zu geringen Versuchszahlen können aus diesen Ergebnissen natürlich keine sicheren Schlüsse gezogen werden. Doch scheinen mir die Abweichungen in beide Richtungen wegen der nur knapp über 5 % liegenden p-Werte anzudeuten, daß die Umschaltung von der direkten zur umgekehrten Proportionalität allein von den Nebenaugen bewerkstelligt werden kann. Nach den bisherigen Ergebnissen reagieren Walzenspinnen mit den Hauptaugen allein ausschließlich direkt proportional auf Intensitätsänderungen.

Erste elektrophysiologische Untersuchungen von FLEISSNER (unveröff.), die im Anschluß an die dargestellten Versuche mit denselben Walzenspinnen durchgeführt wurden, sprechen auch für eine Analogie mit dem Ocellen-Complexaugensystem und die bei der Lichtmessung den Hauptaugen gegenüber antagonistische Tätigkeit der Nebenaugen: Zumindest ein Teil der Nervenfasern des Nebenauges, von denen proximal der ersten Sehmasse, die bei den Walzenspinnen direkt hinter den Augen liegt (SASIRA-BABU 1965), abgeleitet wurde, sprechen auf zunehmende Lichtintensität mit Abnahme und schließlich mit vollständiger (wahrscheinlich aber nur vorübergehender) Hemmung ihrer Spontanfrequenz an. Bei Ocellen ist die Frequenz im Dunkeln ebenfalls am höchsten, sie nimmt mit zunehmender Intensität ab und kann durch starke Belichtung vorübergehend vollkommen gehemmt werden (METSCHL 1963, AUTRUM und METSCHL 1963).

Der Nachweis der analogen — sicher nicht homologen — Erscheinung des Proportionswechsels (= Ein-, Aus- oder Umschalten eines photoinhibitorischen Systems) bei Orthopteren und Walzenspinnen ist von hohem biologischem Interesse. Die Tatsache, daß ein ähnlicher Mechanismus in 2 so entfernt stehenden Gruppen ausgebildet wurde, und zwar aus nicht homologen Teilen (die Nebenaugen der Walzenspinnen entsprechen ja den Complexaugen der Insekten und nicht den Ocellen), macht es wahrscheinlich, daß dem photoinhibitorischen System mit Proportionswechsler eine wichtige biologische Bedeutung zukommt.

Mit JANDER (1965) nehmen wir eine schrittweise Evolution der Orientierungsmechanismen von der Archiphototaxis (nur Bewertung der Reizstärke) über die Prophototaxis (Reizstärke und Reizrichtung werden bewertet) zur Metaphoto-

taxis (scheinbar nur noch Reizrichtungsbewertung) an. Nach dieser Theorie ist also die Reizstärkenbewertung die älteste Fähigkeit. Die Reizrichtungsbewertung, die in der Prophototaxis dazukommt, bietet dem Organismus große und offensichtliche Vorteile für sein Orientierungsverhalten, enthebt ihn aber nicht der Notwendigkeit, trotzdem noch Reizstärken festzustellen. Damit entsteht ein Problem, das nur gelöst werden kann, indem entweder die beiden bewertenden Instanzen völlig getrennt werden oder aber indem die Erregungssummen so verrechnet werden, daß für die Menotaxisbewegung nur die Richtungsinformation benutzt werden kann. Die letzte Lösungsmöglichkeit scheint — soweit sich bisher verallgemeinernde Aussagen machen lassen — bei der Evolution der metaphototaktischen Orientierung der Arthropoden gewählt worden zu sein. Sehr wahrscheinlich unterscheidet sich die dem Anschein nach intensitätsunabhängige Metaphototaxis von der Prophototaxis mit photoinhibitorischem und proportionswechselndem System nicht prinzipiell, sondern zum einen dadurch, daß der „Proportionswechsler“ (besser gesagt der photoinhibitorische Mechanismus — der Proportionswechsler ist nur die an-, ab- oder umschaltende Instanz) „gerade so abgestimmt ist, daß die Abhängigkeit der Drehtendenz von der Reizstärke... wegfällt“ (JANDER 1963) und zum zweiten mindestens in manchen Fällen auch noch durch eine verschiedene zeitliche Struktur des Verrechnungsvorganges (Verringerung der Trägheit und höhere Einstellgenauigkeit).

Auf einen schnellen Wechsel in der Lichtintensität hin können sich auch Insekten mit einer Metaphototaxis kurzzeitig prophototaktisch verhalten (WILLRICH 1931, JANDER 1957), während sie einen etwas langsameren Wechsel so schnell kompensieren können, daß der Eindruck einer völligen Unabhängigkeit von der Reizintensität entsteht. Bislang ist noch bei keinem der regelmäßig und über längere Zeit prophototaktisch reagierenden Insekten wie z. B. Heuschrecken und Grillen (JANDER 1963, JANDER und BARRY 1968) mit proportionswechselndem, photoinhibitorischem System eine, wenn auch verzögerte, vollständige Kompensation der Reizintensitätsabhängigkeit festgestellt worden. Trotzdem könnte ihnen die Fähigkeit des helligkeitsabhängigen Proportionswechsels den Vorteil bieten, sich bei wechselnder Lichtintensität weniger weit von der angestrebten Richtung entfernen zu müssen als Tiere ohne diesen Mechanismus.

Die Abb. 11a und b zeigen eine vollständige Kompensation des Einflusses der Reizstärke bei *Galeodibus olivieri*. Bei 11a handelt es sich um die 2. Laufserie des Versuchstiers von Abb. 9a, in 11b ebenfalls um die 2. Laufserie des Versuchstiers von 9b. In beiden Fällen lag zwischen dem 1. und 2. Versuch eine halbe Stunde Pause, die die Versuchstiere in Dunkelhaft verbrachten. Während der ersten Versuchsläufe nach dem ersten Umschalten reagierten alle Walzenspinnen ausnahmslos prophototaktisch, die Kompensation erfolgte mit deutlicher zeitlicher Verzögerung. Die Tatsache, daß es bereits bei den ersten Läufen nach dem 2. Umschalten (vgl. Abb. 11) zu einer sofortigen und vollständigen Kompensation kommen kann, zeigt, daß es sich nicht nur um Adaptationserscheinungen oder um einen einfachen Vorzeichenwechsel handelt. Vielmehr muß neben dem Vorzeichenwechsel noch eine Einstellung auf einen

bestimmten Erregungsbetrag stattgefunden haben, der zu einer vollständigen Kompensation der Reizstärkenabhängigkeit führt. Findet nur ein Vorzeichenwechsel statt, so kommt es lediglich zum Proportionswechsel wie ihn Abb. 10b und c zeigen, aber nicht zu einer Kompensation.

Die Walzenspinnen sind also, wie die gerade angeführten Versuche zeigen, einen Schritt weiter, als die bislang gut untersuchten phototaktisch reagierenden Insekten (Saltatoptera JANDER 1963, JANDER und BARRY 1968) und in der Lage, den noch deutlich und für längere Zeit erkennbaren Einfluß der Reizintensität durch Vorzeichenwechsel und genaue Einstellung des photoinhibitorischen Systems zu kompensieren. Sie wären somit zu einer Astrotaxis fähig, die den nur phototaktisch reagierenden Insekten theoretisch fehlen müßte — wenn man von kürzeren Zeitspannen mit annähernd gleichbleibender Intensität absieht — und auch zu fehlen scheint.

Da Lichtintensitäts- und Lichtrichtungsmessung nicht getrennt sind, ist das photoinhibitorische System mit Proportionswechsler eine der Voraussetzungen der Metaphototaxis und damit der Astrotaxis, deren Vorteile nicht betont zu werden brauchen.

Eine wichtige, noch unbeantwortete Frage ist, ob dieser noch sehr unvollkommen arbeitende Mechanismus der Orthopteren schon genügend Vorteile (in Richtung auf eine gegenüber Intensitätsschwankungen unempfindliche Menotaxis) bietet, um seine Evolution verständlich zu machen, oder ob er zunächst auf Grund anderer ökologischer oder sonstiger Vorteile ausselektiert wurde. Hier werden nur weitere Experimente und vor allem Beobachtungen des Orientierungsverhaltens im natürlichen Lebensraum weiterhelfen.

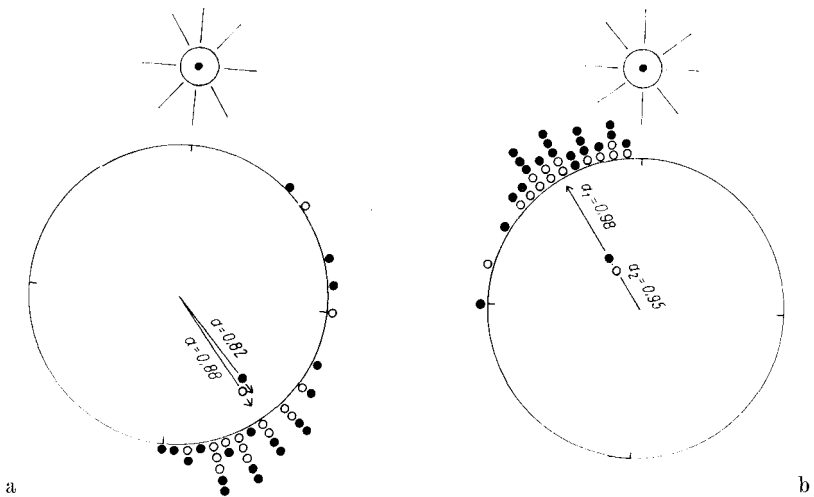


Abb. 11. Kompensation der Lichtintensitätsabhängigkeit der menotaktischen Laufrichtungen. Es handelt sich um die Versuchstiere der Abb. 9a und b (Näheres s. Text).

Zweilichterversuche

Wie die Versuche (S. 261) zeigten, sind Walzenspinnen in der Lage, mit den Nebenaugen allein, einen menotaktischen Kurs zu einer Lichtquelle zu steuern. Um etwas über den Anteil der Nebenaugen an der Einstellung zu Lichtquellen bei intakten Hauptaugen und konstanter Lichtintensität zu erfahren, wurden Zweilichterversuche (es brannten gleichzeitig 2 gleich helle, gleich weit entfernte, gleich hohe usw. Lichtquellen) durchgeführt. Da sich die Walzenspinnen nicht, wie viele Insekten und unter den Cheliceraten z. B. *Mastigoproctus giganteus* (PATTEN 1917), tropotaktisch auf den Lichtschwerpunkt einstellen, wurde zunächst geprüft, ob und wie stark die Vorzugsrichtung zu einer Lichtquelle von einer 2. Lichtquelle beeinflußt wird, und dann, welchen Effekt die Ausschaltung einer Nebenaugengruppe hat.

Methode: Die Versuchstiere liefen zunächst bei einer brennenden Lampe, bis sie eine Vorzugsrichtung zu ihr einhielten. Daraufhin wurden beide Lichter eingeschaltet, nach einer kurzen Laufserie (2—6 Läufe) leuchtete jeweils wieder nur ein Licht.

1. Das Einschalten einer 2. Lichtquelle führt regelmäßig zu einer Ablenkung der — bei nur einer Lichtquelle — eingehaltenen Vorzugsrichtung (als Beispiel Abb. 12).

2. Der Grad der Abweichung, bezogen auf die Stellung der 2. Lichtquelle, ist von Individuum zu Individuum derartig verschieden groß, daß noch keine endgültige Aussage über den Zusammenhang gemacht werden kann. In Versuchen z. B., in denen die beiden Lichtquellen einen Winkel von 60° vom Versuchstier aus gesehen bildeten, wurden folgende mittlere Ablenkwinkel bei verschiedenen Individuen

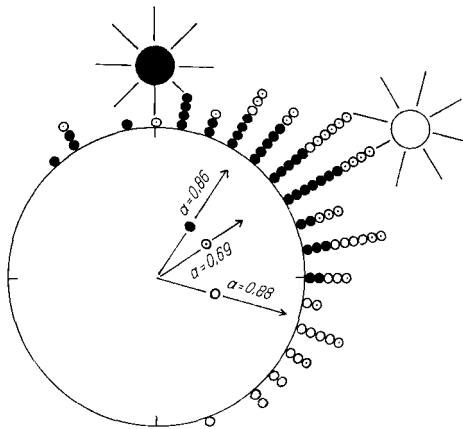


Abb. 12. Ablenkung von der mittleren Menotaxisrichtung durch das Einschalten einer 2. Lichtquelle (Kreise mit kleinen Punkten). Die Kreise oder Punkte geben die Laufrichtungen an, die das Versuchstier wählte, wenn nur die ebenso dargestellte Lichtquelle leuchtete.

gemessen: 3° , 5° — beide weichen im Gegensatz zu den folgenden Werten nicht statistisch signifikant von der ursprünglichen Vorzugsrichtung ab — 15° , 2mal 23° , 28° , 2mal 30° .

Wie Abb. 13a, b und c als Beispiel zeigen, führte die Blendung der Nebenaugen einer Körperseite zu einer statistisch signifikanten ($p = > 0,01$) Abweichung nach der sehenden Seite. Das Einschalten der 2. Lichtquelle führte zu einer sehr deutlichen Wendung auf diese Lichtquelle zu, also nach der Seite der geblendeten Nebenaugen-Gruppe (Abb. 13b). Im Gegensatz dazu unterschieden sich die Abweichungen

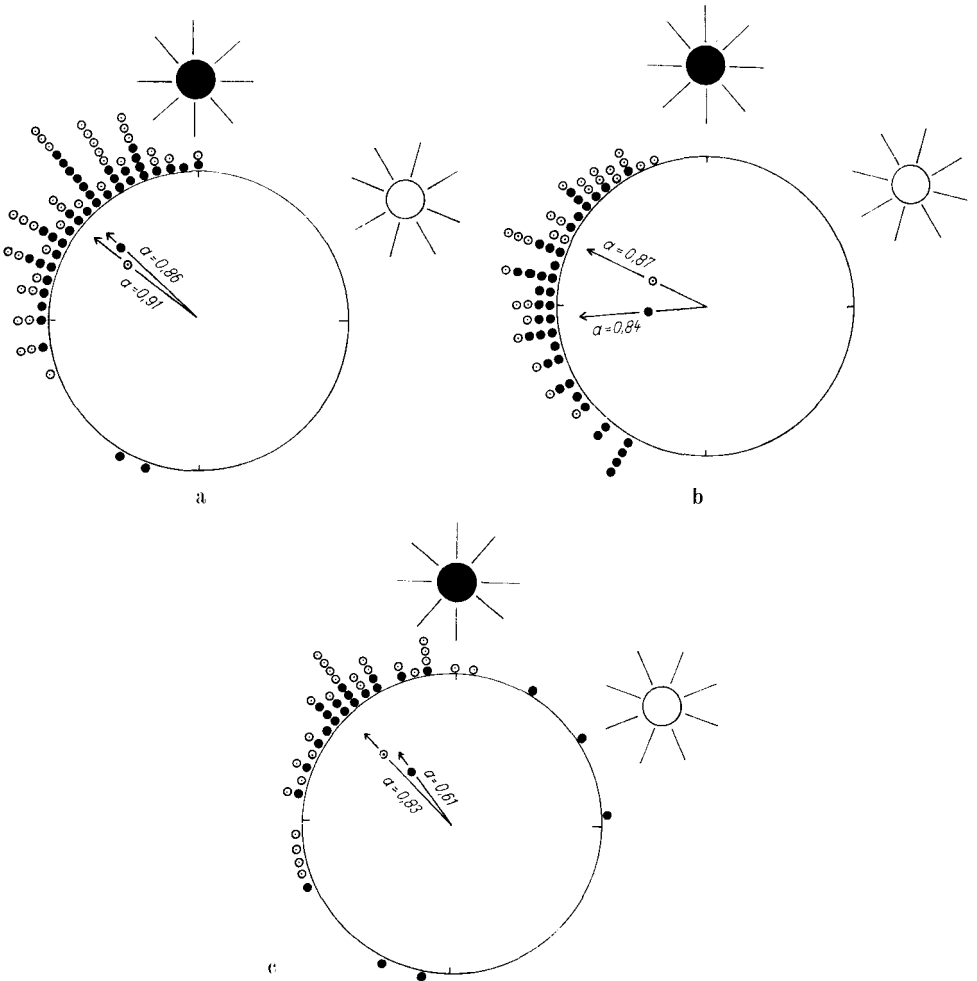


Abb. 13. Vor dem Lackieren (10a) und nach dem Entlackieren (10c) der rechten Nebenaugen-Gruppe zeigt dieses Versuchstier keine signifikante Reaktion auf das Einschalten einer 2. Lichtquelle. Nach der Blendung (10b) weicht dasselbe Versuchstier um 30° zur 2. Lichtquelle hin ab.

dieses Versuchstiers ohne ausgeschaltete Nebenaugengruppe (Abb. 13a und c) nicht signifikant von der Vorzugsrichtung bei nur einer Lichtquelle. Die nach Ausschalten einer Nebenaugengruppe induzierte Abweichung durch Einschalten einer 2. Lichtquelle war bei allen 3 untersuchten Versuchstieren signifikant größer als vor dem Lackieren oder nach dem Entlackieren.

Diese Versuchsergebnisse zeigen, daß die Nebenaugen bei der Einstellung der Menotaxiswinkel eine nicht unerhebliche Rolle spielen können. Dies war zu erwarten, nachdem die Versuche auf S. 261 gezeigt hatten, daß allein mit den Nebenaugen eine menotaktische Orientierung nach Lichtquellen möglich ist. Wieweit sie dabei in erster Linie Helligkeiten oder Richtungen von Lichtquellen bewerten, läßt sich noch nicht entscheiden.

Die bisher vorliegenden Befunde über die Funktion der verschiedenen Augen erlauben noch keinen tiefen Einblick in ihr Zusammenspiel, doch zeigen sie, daß ein solches Zusammenspiel existiert: Bei der photomenotaktischen Einstellung auf Lichtquellen arbeiten Haupt- und Nebenaugen als Synergisten, wogegen sie bei der Lichtintensitätsmessung aller Wahrscheinlichkeit nach antagonistisch untereinander verschaltet sind.

Zusammenfassung

1. Walzenspinnen der Arten *Galeodes barbarus* und *Galeodibus olivieri* orientieren sich ohne Dressur menotaktisch nach Lichtquellen. Unter den Versuchsbedingungen liefen die Walzenspinnen in der Regel in den der Lichtquelle zugekehrten Halbkreis der Arena. Die Vorzugsrichtungen einzelner Individuen an verschiedenen Tagen und die Vorzugsrichtungen verschiedener Tiere zur selben Tageszeit wiesen keine Übereinstimmung auf.

2. Eine menotaktische Orientierung nach Lichtquellen ist sowohl mit den Hauptaugen als auch mit den Nebenaugen möglich. Bei der Photomenotaxis arbeiten Haupt- und Nebenaugen als Synergisten zusammen. Dagegen scheinen sie bei der Lichtintensitätsmessung antagonistisch verschaltet zu sein (die Nebenaugen als Photoinhibitoren). Die Blendung der Nebenaugen einer Seite hat eine signifikante Verlagerung der mittleren Menotaxisrichtung zur sehenden Seite hin zur Folge.

3. Walzenspinnen können sich nach dem Azimut des Schwerpunktes einer diffusen, ungleichmäßigen Helligkeitsverteilung in ihrer Umgebung orientieren, am genauesten mit sämtlichen Augen, weniger exakt nur mit den Hauptaugen. Mit den Nebenaugen allein ist keine signifikante Richtungsorientierung mehr möglich. Veränderungen der Helligkeitsverteilung während des Laufens werden aber noch mit Laufrichtungsänderungen beantwortet.

4. Walzenspinnen reagieren bei ihren ersten Läufen nach einer längeren Ruheperiode im Dunkeln, die einem Wechsel in der Intensität des Orientierungslichtes folgen, phototaktisch, d. h., sie verändern ihren Menotaxiswinkel mit sich ändernder Lichtintensität. Dabei zeigen sie die bislang nur von Insekten bekannte Erscheinung des Proportionswechsels: Sie können auf eine bestimmte Änderung der Lichtstärke hin ihren Menotaxiswinkel verkleinern oder vergrößern, sie können also direkt oder umgekehrt proportional auf Intensitätsänderungen antworten. Die Tatsache, daß mit zunehmender Drehtendenz die Menotaxiswinkel signifikant kleiner werden und die Streuung abnimmt, spricht für die Gültigkeit der Kompensationstheorie der Menotaxis auch bei den Walzenspinnen.

5. Walzenspinnen können eine durch Intensitätsänderung der Lichtquelle induzierte Abweichung von der mittleren Menotaxisrichtung mit zeitlicher Verzögerung voll kompensieren. Sie verfügen also bereits über eine Metaphototaxis.

Literatur

- AUTRUM, H., und N. METSCHL, Die Arbeitsweise der Ocellen der Insekten. Z. vergl. Physiol. **47**, 256—273 (1963).
- BATSCHLET, E., Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rythms. American Institute of Biological Sciences (AIBS Monograph), Washington 1965.
- BERNARD, H. M., Lateral eyes in the Galeodidae. Ann. Mag. Nat. Hist. **13**, 517—520 (1894).
- BOLWIG, N., Observations on the behavior and mode of orientation of hunting solifugae. J. Ent. Soc. South Africa **15**, 239—240 (1952).
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L., Spiders, scorpions, centipedes and mites. Pergamon Press, London 1958.
- Observations on the natural history of the „camel-spider“, *Galeodes arabs* C. L. Koch (Solifugae: Galeodidae) in the Sudan. Ent. Monthly Mag. **97**, 145—152 (1960).
- DZMIRSKI, I., Untersuchungen über Bewegungssehen und Optomotorik bei Springspinnen (Salticidae). Z. Tierpsychol. **16**, 385—409 (1959).
- GÖRNER, P., Die optische und kinästhetische Orientierung der Trichterspinnne *Agelena labyrinthica* (Cl.). Z. vergl. Physiol. **41**, 111—153 (1958).
- Die Orientierung der Trichterspinnne nach polarisiertem Licht. Z. vergl. Physiol. **45**, 307—314 (1962).
- HANSTRÖM, B., Über die Histologie und vergleichende Anatomie der Sehganglien und Globuli der Araneen. K. svenska Vetensakad. Handl. N. F. **61**, 1—39 (1921).
- HEYMONS, R., Biologische Beobachtungen an asiatischen Solifugen, nebst Beiträgen zur Systematik derselben. Abh. k. Preuss. Akad. Wiss. Berlin vom Jahre 1901 (1902).
- HOMANN, H., Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen: I. Untersuchungsmethoden. II. Das Sehvermögen der Salticiden. Z. vergl. Physiol. **7**, 201—268 (1928).
- Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen. III. Das Sehvermögen der Lycosiden. Z. vergl. Physiol. **14**, 40—67 (1931).
- Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen. IV. Das Sehvermögen der Thomisiden. Z. vergl. Physiol. **20**, 420—429 (1934).
- Die Nebenaugen der Araneen. Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog. **71**, 56—142 (1951).
- Die Nebenaugen der Araneen. 2. Mitteilung. Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog. **72**, 345—364 (1952).
- KAESTNER, A., Solifugae. In: KÜENTHAL, Handb. d. Zoologie **3**, 2. Teil, 117—240 (1933).
- JANDER, R., Die optische Richtungsorientierung der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.). Z. vergl. Physiol. **40**, 162—238 (1957).
- Grundleistungen der Licht- und Schwereorientierung von Insekten. Z. vergl. Physiol. **47**, 381—430 (1963).
- Die Phylogenie von Orientierungsmechanismen der Arthropoden. Verh. deutsch. Zool. Ges., Jena 1965.
- und CH. VOSS, Die Bedeutung von Streifenmustern für das Formensehen der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.) Z. Tierpsychol. **20**, 1—9 (1963).
- und CH. K. BARRY, Die phototaktische Gegenkopplung von Stirnocellen und Facettenaugen in der Phototropotaxis der Heuschrecken und Grillen (Saltatoptera: *Locusta migratoria* und *Gryllus bimaculatus*). Z. vergl. Physiol. **57**, 432—458 (1968).

- JUNQUA, C., Recherches biologiques et histophysiologiques sur un solifuge saharien *Othoes saharae* PANOUSE. Mem. Mus. 124pp. (1966).
- KJELLESVIG-WAERING, Silurian scorpions of New York. J. Paleont. **40**, 359—375 (1966).
- MAGNI, F., F. PAPI, H. E. SAVELY and P. TONGIORGI (1962): Electroretinographic responses to polarized light in the Wolf spider *Arctosa variana* C. L. KOCH. Experientia **18**, 511 (1962).
- — — — Research on the structure and physiology of the eyes of a Lycosid spider. II. The role of different pairs of eyes in astronomical orientation. Arch. ital. Biol. **102**, 123—136 (1964).
- — — — Research on the structure and physiology of the eyes of a Lycosid spider. III. Electroretinographic responses to polarized light. Arch. ital. Biol. **103**, 146—158 (1965).
- MARKL, H., Geomenotaktische Fehlorientierung bei *Formica polyctena* FÖRSTER. Z. vergl. Physiol. **48**, 552—586 (1964).
- MELAMED, J., and TRJILLO-CENÓZ, The fine structure of the visual system of *Lycosa* (Aranae: Lycosidae) I. Retina and optic nerve. Zschr. Zellforsch. **74**, 12—31 (1966).
- METSCHL, N., Elektrophysiologische Untersuchungen an den Ocellen von *Calliphora*. Z. vergl. Physiol. **47**, 230—255 (1963).
- MILLOT, J., et M. VACHON, Ordre des Solifuges. In: P. P. GRASSE (ed.), Traité de Zoologie **VI**, 482—519, Paris 1949.
- MUMA, M. H., Feeding behavior of North-American solpugidae (Arachnida). Florida Ent. **49**, 199—216 (1966a).
- The life-cycle of *Eremobates durangonus* ROEWER (Arachnida: Solpugidae). Florida Ent. **49**, 233—242 (1966b).
- Basic behavior of North American Solpugidae. Florida Ent. **50**, 115—123 (1967).
- PAPI, F., Astronomische Orientierung bei der Wolfspinne *Arctosa perita* (LATR.). Z. vergl. Physiol. **37**, 230—233 (1955).
- PARKER, G. H., Eyes in Scorpions. Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge **13**, 173—208 (1887).
- PATTEN, B. M., Reactions of the whip-tail Scorpion to light. J. exp. Zool. **23**, 251—275 (1917).
- POCOCK, R. I., On the genera and species of tropical African Arachnida of the order Solifugae, with notes upon the taxonomy and habits of the group. Ann. Mag. Natur. Hist. **20**, 249—272 (1897).
- ROEWER, C. F., Solifuga, Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Band **5**, Abt. 4, 4. Buch. Leipzig 1932.
- SASIRA-BABU, K., Anatomy of the central nervous system of arachnids. Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog. **82**, 1—154 (1965).
- SCHEURING, L., Die Augen der Arachnoideen III. Die Augen der Solifugen. Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog. **33**, 608—625 (1913).
- SCHMIDT-KOENIG, K., Die Sonne als Kompaß im Heim-Orientierungssystem der Brieftauben. Z. Tierpsychol. **18**, 221—244 (1961).
- TURNER, C. H., Notes on the feeding behavior and oviposition of a captive American false spider (*Eremobates formicaria* KOCH). Anim. Behav. **6**, 160—168 (1916).
- WILLRICH, U., Beiträge zur Kenntnis der Lichtkompaßbewegung und des Farbensinnes der Insekten. Zool. Jb. Abt. allg. Zool. u. Physiol. **49**, 157—204 (1931).

Anschrift des Verfassers: Dr. K. EDUARD LINSENMAIR, Zoologisches Institut der Universität Frankfurt (Main), 6000 Frankfurt (Main).