HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	Zur Wahrnehmungspsychologie der optischen Dressur bei der Honigbiene. Beitrag I : Dressierbarkeit gegen konturarme Figur gestellt auf konturreichem Grund (Mit 15 Textabbildungen)
Author(s)	SAKAGAMI, Shôichi F.
Citation	北海道大學理學部紀要, 12(3), 333-361
Issue Date	1956-03
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/27164
Type	departmental bulletin paper
File Information	12(3)_P333-361.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

Zur Wahrnehmungspsychologie der optischen Dressur bei der Honigbiene. Beitrag I: Dressierbarkeit gegen konturarme *Figur* gestellt auf konturreichem *Grund*[1)]

Von

Shôichi F. Sakagami[2)]

(Zoologisches Institut, Naturwiss. Fakultät, Hokkaido Universität)

(*Mit 15 Textabbildungen*)

Herrn Prof. Karl v. Frisch zum 70. Geburtstag gewidmet

Inhaltsübersicht

1. Fragestellung 333
2. Versuchsergebnisse 334
2. 1. Versuch über Spontantendenz 334
2. 2. Dressurversuch 340
3. Visuelle Auflösung der Reizkonstellation durch die Biene 346
3. 1. Räumliche Auflösung 347
3. 2. Zeitliche Auflösung 350
4. Erörterung — Zur Organisation des Sehfeldes bei der Biene 352
5. Zusammenfassung 358
Zitierung 359

1. Fragestellung

Seit dem Erscheinen der wegbreitenden Arbeiten von Turner '11 und von Frisch '14, hat die Formwahrnehmung der Honigbiene die Aufmerksamkeit mancher Forscher erregt (Baumgärtner '28, Bolwig '38, Friedländer '31, Hertz '29-'37, Wolf '33-'35, Wolf & Wolf-Zerrahn '34a, '37, Zerrahn '33). Vor allem stellte Hertz die zwei Faktoren, Konturreichtum und Abhebung, fest, die bei Formunterscheidung der Biene die wesentlichste Rolle zu spielen schienen. Später erklärten Wolf '33, '34, '35, Wolf & Wolf-Zerrahn '34a, '37 und Zerrahn '33 den erstgenannten Faktor physiologisch aus einer größeren Reizwechselshäufigkeit an den Ommatidien der über oder vor der Figur herumfliegenden Biene. Sie behaupteten ferner, daß eine spontane Bevorzugung gegen konturreichere Figuren nichts anderes als eine Zwangreaktion durch *Flimmerntaxis* bedeute. Demgegenüber nannte Hertz '33-'35 diesen Konturreichtum-Faktor die figurale Intensität, und ihre Wichtigkeit erkennend, zeigte doch einen anderen Faktor als die figurale Qualität, die durch die Natur des Konturverlaufes jeder Figur eigenartig bestimmt ist. Die Rolle dieses letzteren Faktors bewies sie durch erfolgte reziproke Dressuren auf jede des gleichzeitig dargebotenen intensitätsgleichen aber qualitätsverschiedenen Figurenpaares (s. auch v. Schiller '37).

Obwohl diese zwei gegenübergestellten Meinungen noch nicht vollkommen gelöst sind, ist eine Tatsache von allen Autoren übereinstimmend anerkannt worden: Werden zwei an Konturreichtum stark abweichende Figuren (z. B. Kreis versus Schachbrettmuster)

1) Contribution No.333 from the Zoological Institute, Faculty of Science, Hokkaido University, Sapporo, Japan.

2) Die Arbeit wurde unter der Anleitung von Herrn Professor Dr. Tohru Uchida ausgeführt.

dargeboten, so können die Bienen die konturärmere vor der konturreichere nicht wählen; in diesem Fall steht also das Verhalten der Biene unter der gewaltigen Herrschaft von Konturreichtumswirkung, und scheint die figurale Qualität nicht einen merkwürdigen Einfluß auszuüben (s. auch in v. Buddenbrock '52, Butler '49, Dethier '53, Ribbands '53).

In der vorliegenden Arbeit wurde versucht durch *die Umkehrung* der Gesamtreizkonstellation, eine Dressur auf die konturarme *Figur* in Erfolg zu bringen. In den bisherigen Untersuchungen, mit Ausnahme von Hertz '29 b z. Teil, wurde die Biene stets auf die *auf einem homogenen Felde gestellte Figur im menschlichen Sinne* dressiert. Aber die Biene kann wahrscheinlich eine solche Situation rein räumlich nur schwer und nur raumzeitlich relativ klar auffassen, da die phenomenalen Gestalten bei der Biene nicht identisch mit denselben bei Linsenaugentieren erscheinen.[1] Das anthropomorphisches Wort "Figur" vermeidend, drückt die bis heute verwendete Situation sich am besten als eine Dressur auf den reizwechselhäufigen Teilbereich in einer sonst reizwechsellosen Gesamtsituation aus. Wie werden sie sich verhalten, falls eine solche Reizkonstellation umgekehrt dargeboten wird, falls sie nämlich auf einen reizwechsellosen Teilbereich in einer reizwechselhäufigen Gesamtsituation dressiert werden? Zielen sie in solchem Fall, mit Hilfe von der in Menschenpsychologie wohl-bekannten *Figur und Grund Beziehung*, den reizwechsellosen Teil? Oder auch in solcher Situation, wegen allzu starker Anlockungskraft des Konturreichtums, oder, wegen einer aus Menschen andersgestalteten Wahrnehmungsorganisation, vermögen sie nicht, den reizwechsellosen Teil zu wählen?

Bei Wirbeltieren ist eine vergleichbare Technik schon von Hertz '28 a, b bei Eichelhäher, und von Müller '30 bei Musteliden als Darbietung eines einzigen positiven Objektes zusammen mit manchen negativen gebraucht worden. Klüver '33 nannte sie *the strata-stimuli technique*, verwendete sie ausbreitend bei Versuchen mit *Cebus*-Affe und erklärte ihre methodische Überlegenheit durch Differenzierung von *Figur und Grund*. Mit solcher stimmt auch unsere Technik im Prinzip überein, doch ist hier das Gleichgewicht zwischen positivem und negativem Bereich nicht durch eine Differenz von Objektzahl, sondern durch dieselbe von Flächenausdehnung gebrochen worden. Wenn eine Dressur gegen solche Situation in Erfolg gebracht werden, mögen wir gewisse neue Kenntnisse über ein bis heute ganz unbeachtet gebliebenes Problem, die Wahrnehmungsorganisation der Wirbellosen gewinnen. Das stellt eine andere Seite unseres Versuchszieles dar.

2. Versuchsergebnisse

2. 1. *Versuch über Spontantendenz*

Um den Dressurversuch vorzubereiten, muß es notwendigerweise vorausschickend geprüft werden, ob die Biene irgendwelche Spontantendenz gegen die Versuchsfiguren[2] zeigen oder nicht.

Nachdem die Bienen in der üblicher Weise an den Versuchstisch mit Flächenausdehnung von 50 × 89 cm und Höhe von 80 cm gelockt sind, wurden zwei Glasplatten auf dem Tisch übereinandergelegt. Die untere Platte wurde, als Figurebene dienend, mit

1) Daraus wird natürlich nicht gefolgert, daß die Formwahrnehmung der Linsenaugentiere rein räumlich, also ohne kleinste Aenderung der Gesichtsrichtung durch koordinierte Muskelkontraktion günstig geleistet werden kann (s. Autrum '54).

2) Um eine Verwechselung zu vermeiden, das Wort "Figur" wird unten in gewöhnlichem Sinne bei menschlichem Gesichtsinn mit normalen Buchstaben, im Sinne von allgemeiner Wahrnehmungsorganisation mit Italique bezeichnet werden.

weißem (W) oder schachbrettigem Papier bedeckt (M : es besteht aus weißen und schwarzen Quadraten von 1 cm^2), auf der obere Platte wurde als Futterquelle ein Uhrglas mit Zuckerwasser an wechselnden Stellen gelegt. Bei kritischen Proben wurde das Glas entfernt, und die Bienen sanft aufgescheucht. Dann die Platte, um die Spur des Bienengeruches möglichst zu verwischen, oder lieber es zu ebnen, sorgfältig mit leicht feuchter Gaze aufgewischt. Danach wurde eine Versuchsfigur zwischen zwei Platten in wechselnden Stellen hineingesteckt, und die Reaktion der währenddessen über dem Tisch herumschwärmenden Bienen beobachtet. Als die Probereaktion benutzten wir die Klumpenbildung. Obwohl sie, wie schon von Hertz '29 a und Zerrahn '33 erwähnt, eine Anzahl von Nachteilen mit sich bringt, gleichen ihre leichte Registrierbarkeit und ihr rasches Wiederholen gewissermassen solche Nachteile aus. Wie bei Hertz und Zerrahn, wurde die Ansammlung über die Figur mit +, über dem Grund mit − bezeichnet. Bildet sich Ansammlungen gleichzeit über der Figur und dem Grund, dann wurde die Reaktion als ± notiert. Die gebrauchte Figuren sind in Tabelle 1 dargestellt.

Tabelle 1. Versuchsfiguren

Schwarzer Kreis		Schwarz-weiße Schachbrettmuster				
Bezeichnung	Halbdurchmesser	Bezeichnung	Größe d. Einheitsquadrates	Seitenlänge	Zahl d. Quadrates in einer Seite	Gesamtkonturlänge
K_9S	9.59cm	M_{15}	0.38cm^2	5.70cm	15	180cm
K_7S	7.82	M_{12}	0.57	6.83	12	〃
K_5S	5.54	M_8	1.25	10.00	8	〃
K_3S	3.53	M_4	2.25	10.00	4	90
K_2S	2.58					
Gelber Kreis		Weißes Rechteck				
K_9G	9.59	R_1		38.0 × 25.0		
K_7G	7.82					
K_5G	5.54	R_2		54.0 × 76.5		
K_3G	3.53					
K_2G	2.58					

2. 1. 1. *Spontanwahl auf weissem Grund*

Erstens prüften wir während VII 31. – VIII 1. 1951 die Spontanwahl auf weißem Grund, das Ergebnis ist aus Tabelle 2 ersichtlich. Daraus darf man sofort zwei Folgerungen herausziehen: 1. Die einfachen Figuren scheinen nur eine zwar gewisse, aber sehr schwache spontane Anlockungskraft an sich zu tragen. Besonders war es nahezu unmöglich, die Bienen auf den gelben Kreis herbeizurufen. 2. Demgegenüber hat das Schachbrettmuster, wie erwartet, eine starke Anlockungskraft.

Hier sollen keine allgemeinen Behauptungen aufgestellt werden, wie die Verneinung der Möglichkeit, daß auch die einfachen Figuren öfters für die Bienen ein geschicktes spontanes Signal liefern. Sondern es muß nur bemerkt, daß die

Tabelle 2. Spontanwahl auf weißem Grund

Vers. Nr.	Figur.	Reaktion −	±	+	% d. +[1] Reaktion	Statistische Signifikanz[2]	
Sw 1	K_9S	3	2	6	57.2	++	$P>0.01$
2	K_7S	0	0	5	0.0	−	
3	K_5S	0	5	8	19.3	+	$0.01>P>0.05$
4	K_3S	1	0	6	14.3	+	〃
5	K_2S	0	1	7	6.2	−	$P>0.05$
6	K_9G	0	1	7	6.2	−	$P>0.05$
7	K_7G	0	0	5	0.0	−	
8	K_5G	0	0	5	0.0	−	
9	K_3G	0	0	5	0.0	−	
10	K_2G	0	0	5	0.0	−	
11	M_8	9	1	1	86.3	++	$P>0.01$

1) Reaktion ± ist als 0.5 Einheit umgerechnet.
2) Signifikanz der Abweichung beobachteter Werte von den theoretischen, das bei der rein zufälligen Klumpenbildung auf Versuchsfigur erwartet wird (= Flächenausdehnung d. Figur/F. A. d. Tischoberfläche).

Anlockungskraft der einfachen Figuren im Vergleich zu derjenigen der konturreichen augenscheinlich schwach war. Obwohl der gelben Kreis eine der mühelos dressierbaren Merkmalen, war ihr Anlockungswert sehr nieder. Das kommt sicher von einer schwachen Abhebung der Figur aus dem Grund her. Immerhin fügt das Ergebnis im wesentlichen kein Neues zu unseren Kenntnissen hinzu.

2. 1. 2. Spontanwahl auf schachbrettigem Grund

Anschließend an obigem Versuch, prüften wir während VIII 2.–6. 1951 das Verhalten der Bienen gegenüber dem schachbrettigem Grunde (Abb. 1).

Wurde das Grundpapier von W zu M erneut, so trat eine merkwürdige Aenderung des Verhaltens ein. Die Bienen flogen sehr niedrig (ca. 3–5 cm in Höhe) über dem Tisch herum, und sogar mit einer charakteristischen, durch häufige Körperschwankung komplizierten Zigzag-Bahn. Häufig setzten sie sich einzeln auf den Tisch nieder und flogen sofort ohne Klumpenbildung wieder auf. Eine vergleichbare Handlung beobachtete Hertz '31, die bei der Anwendung einer großen und konturreichen Punktfiguren auftrat. Sie beschrieb: Es fehlt jede Neigung zur Klumpenbildung, die Bienen entscheiden sich individuell und hüpfen dabei, wie Flöhe auf der heißen Herdplatte von einem Punkt zum andern.

In unserem Fall weicht das Verhalten in den folgenden Punkten von Hertz ab: 1. Die Klumpenbildung wird zwar ziemlich gestört, doch stets endlich herbeigeführt. 2. Nicht hüpfend, sondern zigzag-fliegend suchen die Bienen auf dem Tisch herum. Natürlich wird aus einer bloßen Beobachtung allein darüber keine kausale Behauptung herausgezogen. Aber es wäre nicht undenkbar, das solches Zigzag-Fliegen vielleicht durch einen Erregungszustand hervorgerufen würde, der sich irgendwie auf denjenigen in der

bekannten optomotorischen Reaktion bezieht. Immerhin ist eine Tatsache einwandfrei, daß die starke Anlockungskraft des schachbrettigen Grundes, das mit häufigem Reizwechsel in Beziehung steht, ein solches merkwürdiges Verhalten verursachte.

Abb. 1

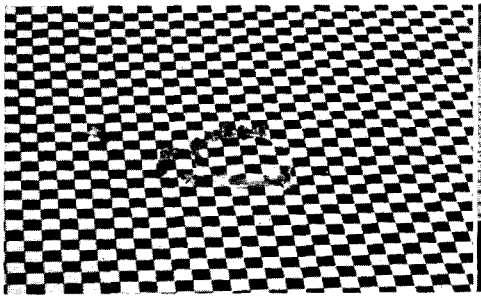

Abb. 2

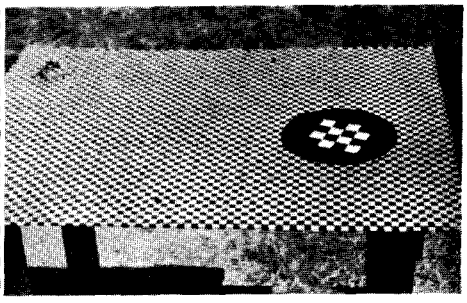

Abb. 1. Dressur auf Schachbrettmustrigem Grund.
Abb. 2. Anordnung des Spontanversuches auf $(M_4/K_7S)/M$. Um das Herumschwarmen zu vermeiden, wurde ein Uhrglas beim Photo momentan auf dem Tisch gelegt.

Da solches Verhalten häufige einzelne Landungen ohne Klumpenbildung hervorbringt, scheint es nicht undenkbar, daß die Protokollierung durch Klumpenbildung ihre Beweiskraft teilweise verliert. Gültig ist im gewissen Grade diese Meinung, und wir selbst behaupten nicht, daß das in Tabelle 3 gezeigte Ergebnis die gleiche Gültigkeit wie das Tabelle 2 hat. Anfangs wurde es versucht, die Zahl der einzelnen Landungen zu notieren. Aber ohne eine Hilfsperson konnte solche Protokollierung nicht mit Genauigkeit weitergeführt werden, somit hörten wir mit ihrer Anwendung auf und mußten uns notgezwungen, mit dem Notieren der Klumpenbildung allein begnügen. Später nach dem Beginn des Dressurversuches nahm diese nachteilige Reaktion bald in ihrer Häufigkeit ab und verschwand tatsächlich nach einer 1/2-Tage dauerten Dressur.

Das in Tabelle 3 ersichtliche Ergebnis spricht uns, obwohl derartiger Nachteil ohne weiteres das Fehlen irgendeiner spontanen Anlockung durch Figur. In den Versuchen Sm 1 – 8, wurden keine Ansammlungen sowohl auf den Kreisen als auch auf den verschiedenen Schachbrettern (auf schwarzem Kreis gelegt, Abb. 2) gebildet. Selbst die Musterfiguren, die, wie M_{12}, M_{15}, pro Einheitsausdehnung konturreicher als der Grund waren, äußerten sich diesmal keine Anlockungskraft.

Diese Tatsache sei zwar eine selbstverständliche Folgerung, wenn wir die Behauptung von Wolf & Wolf-Zerrahn '34 und Wolf '35 rechtfertigen. Sie zeigten ein Gleichgewicht der Anlockungskraft zwischen zwei konkurrierenden Figuren, einer kleinerkonturreicheren und einer größer-konturärmeren (od. Flächenausdehnung × Konturreichtum = konstant). Aber vielleicht benötigt die Allgemeingültigkeit ihres Resultates eine weitere Nachprüfung, wenn man sie in Bezug auf *Figur und Grund* nochmals berücksichtigt.

Tabelle 3. Spontanwahl auf schachbrettmustrigem Grund

Vers. Nr.	Figur	Reaktion −	±	+	Vers. Nr.	Figur	Reaktion auf Figur	R	M	0
Sm 1	K_7S	0	0	5	Sm 9	M_4/R_1	1	3	3	0
2	K_3S	0	0	5	10	M_4/R_2-a_1b_1	8	0	3	7
3	K_7G	0	0	5	11	M_4/R_2-a_2b_1	6	2	0	5
4	K_3G	0	0	5	12	M_4/R_2-a_1b_2	6	3	5	3
5	M_{12}/K_9S	0	0	5	13	M_4/R_2-a_2b_2	2	1	6	3
6	M_8/K_7S	0	0	5						
7	M_4/K_7S	0	0	5						
8	M_4/K_9S	0	0	5						

Erst wählten die Bienen im Versuch Sm 9 richtig die Musterfigur, wenn die Figur auf einem größeren Rechteck gelegt wurde. Da die positive Wahl nur einmal aber statistisch leicht bedeutsam war ($F_{0.05}\binom{n_1=11}{n_2=2} = 19.4 < F_0 = 23.6 < F_{0.01} = 97.4$), wurde eine Serie von Proben weiter in dieser Richtung ausgeführt. Wie aus der Tabelle zu ersehen ist (Vers. Nr. Sm 10 – – 13), wurde die positive Tendenz gegen die Musterfigur deutlicher, wenn das umschließende Rechteck mit einem größeren erneut wurde. Bezüglich der Orientierung der Figur auf dem Rechteck, und der des Rechtecks auf dem Grundpapier, haben wir je zwei Weisen (auf Zentrum, a_1, b_1; am Ecke a_2, b_2), also vier Kombinationen (a_1 b_1, a_1 b_2, a_2 b_1, a_2 b_2 – – s. Abb. 3). Die Ergebnisse mit diesen vier Reizkonstellationen fassen wir wie folgt zusammen : 1. Die beiden Musterbereiche, Figur und Grund (wenn in diesem Situation auch der Mustergrund in menschlichem Sinne ihren *Grund*-Charakter verloren hat), besitzen eine stärkere Anlockungskraft als das weiße Rechteck. 2. Beurteilt man nach den Zahlen von der Versuchsreaktion allein, so zeigt die Musterfigur eine stärkere Anlockungskraft als der Mustergrund, in sämtlichen Resultaten, sowie in den Daten von VIII 6. (An diesem Tag war die Reaktion auf Figur am schlechtesten). 3. Unter vier Reizkonstellationen, beträgt der Grad der Anlock-

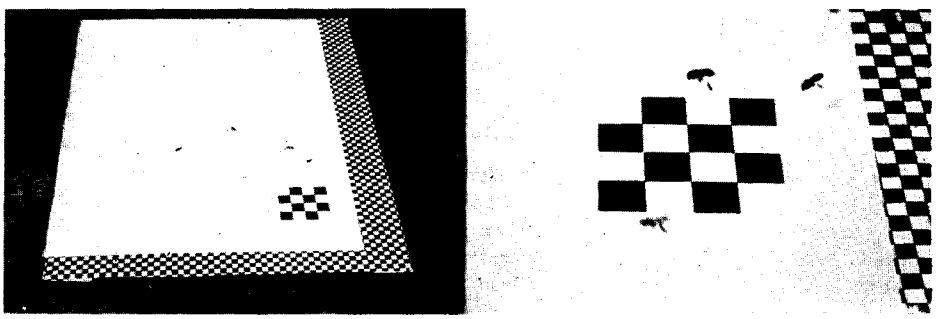

Abb. 3. Spontanwahl and Situation (M_4/R_2-a_2b_2)/M.

ungsstärke die folgende Reihe: $a_1b_1 > a_1b_2 > a_2b_1 > a_2b_2$, aber ohne statistische Bedeutung. 4. Während aller Proben hindurch wird die Reaktionszeit (bis zur Klumpenbildung) beträchtlich verlangsamt und öfters keine Bildung bis zu 3' beobachtet (in Tabelle mit Reaktion auf 0 bezeichnet).

Daraus kann man nicht ohne weiteres eine stärkere Anlockung der Musterfigur im Vergleich zu dem Mustergrund erschließen, da in diesen Konstellationen manche einzelne Landungen auf dem Mustergrund entstanden. Darüber wurden leider keine Daten protokolliert, aber nach Beobachtungseindrücken glauben wir lieber an ein labiles Gleichgewicht der Anlockungskraft zwischen zwei konturreichen Bereichen. Denn eine auffallend verlangsamte Reaktion und vor allem das Verhalten der herumschwärmenden Bienen sprechen uns am besten von einer zögernden Wahltendenz. Die Mittelwerte der Reaktionszeit betragen in Vers. Sm 10–13 je 106.2″, 103.2″, 97.3″ und 110.8″, während in Vers. Sw. 11 nur 39.4″ (Die mehr als 3' dauerte Verlangsamung ist als 3' gerechnet). Herumfliegend über dem Tisch, zielen die Bienen mit häufigem Wechsel der Flugrichtung, bald nach dem Mustergrund, bald nach der Musterfigur, dann wieder nach dem Grund. In Abb. 3 ist ein zieltreues Fliegen einiger Bienen nach der Figur zu ersehen, doch landeten sie in diesem Fall nach wiederholtem Richtungswechsel endlich auf dem Grund.

Immerhin scheint es selbstverständlich, dass eine derartige Situation, das Einsetzen eines konturarmen Bereiches zwischen zwei konturreichen Bereichen und dessen Erweiterung, die Anlockungskraft des konturreichen Bereiches steigern, und daß es sich hier um die Abhebung, des zweiten Faktors von Hertz handelt.

Über die Wirkung der Abhebung möchten wir ein anderes Beispiel zitieren. Bolwig '38 prüfte die Wahltendenz der Biene auf verschiedenen Reizkonstellationen. Im Versuch mit einem aequidistanten konzentrischen Ring stellte er fest, wider das Ergebnis von Hertz '29 b, keine Tendenz nach dem Zentrum der Figur. Unser Versuch mit einem konzentrischen Ring von 0.5 mm in Abstand rechtfertigte sein Resultat. Aber diese Tendenz nach dem Zentrum wird durch ein einfaches Verfahren, das partielle Verdecken der Figur mit einem breiten Weissring leicht hervorgerufen. (Abb. 4 und Tabelle 4). Daß hier die Abhebung aus dem Grund ausschlaggebend war, ist ohne weiteres verständlich.

Tabelle 4. Spontanwahl auf konzentrischen Ringkreis

	Zahl d. Ansammlung auf			
	Zentrum	Mittl. Bezirk	Periphär	Ausserhalb d. Figur
Figur unverdeckt	3	1	12	14
Figur partiell verdeckt	11	1	6	13

Jetzt verstehen wir wohl das Fehlen der jeweiliger Tendenz der Biene auf dem Mustergrund gestellten Figuren. Damit wurde die wichtigste Bedingung befriedigt, die vor dem Dressurversuch festgestellt werden muß.

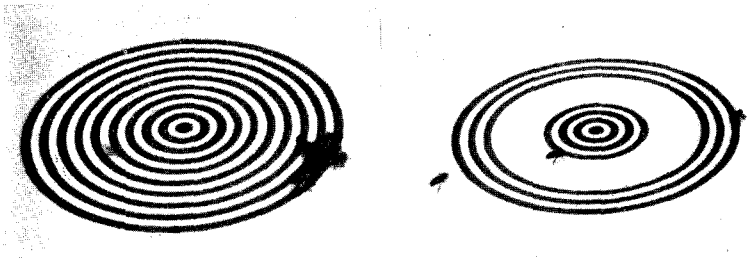

Abb. 4. Anordnung des Spontanversuches auf konzentrischen Ringkreis.

2. 2. *Dressurversuch*

2. 2. 1. *Dressurversuch mit Futterglas*

Sofort anschließend an die obigen Spontanversuche auf mustrigem Grund wurden die Dressurversuche während VIII 7.–22. 1951 ausgeführt. Während der Dressurzeit wurden drei Uhrgläser auf der oberen Glasplatte in wechselnden Stellen gelegt. Ein Glas wurde als die Futterquelle mit Zuckerwasser gefüllt, und daneben wurde die Dressurfigur zwischen zwei Platten auf dem Mustergrund gelegt. Die zwei anderen Gläser dienten als Kontrollen mit dist. Wasser. Beim Versuch wurden zwei Versuchssituationen angewandt: Situation I : Alle drei Gläser werden entfernt. Nach Aufwischen und Änderung der Figurorientierung, wird die Reaktion der Bienenschar beobachtet. Situation II : Beim Versuch werden drei saubere Gläser an beliebigen Stellen, aber eins stets neben der Figur gestellt. In der Situation I stehen die Bienen somit direkt *der Figur und Grund Differenzierung* gegenüber. In der Situation II ist dagegen die Reizkonstellation mit Uhrglas verbunden gegeben. Diese zwei Situationen wurden beim Versuch mit Verhältnis von ungefähr 1 : 2 abwechselnd versucht.

Die Ergebnisse sind in Abbildung 5 gezeigt. In der Abbildung sind die Situation I links und S. II rechts dargestellt. Abszisse : Dressurdauer (Tag ; häufig das Ergebnis innerhalb ein und desselben Tages halbiert gezeigt). Ordinate : Versuchszahl, (von oben je Versuch mit K_7S, K_7G und wieder K_7S). In Situation I sind in jedem Histogram das Verhältnis von positiver (schwarz) zu negativer (weiss) Reaktion links und tatsächliche Dressurvorgang rechts (angeordnet von unten nach oben ; weiß -, schraffiert +) dargestellt. In Situation II ist die zufällige Rate der positiven Reaktion, d. h. Reaktion auf das neben der Figur gelegte Glas ($=1/3$), in der linken Seite hinzugefügt. Ferner sind in jeder Versuchsserie die Grade statistisch bedeutsamer Abweichung der tatsächlichen Reaktionszahl von der obigen Wahrscheinlichkeit je mit $\doteqdot$ (sehr bedeutsam $F_0 > F_{0\cdot01}$). + (bedeutsam $F_{0\cdot05} < F_0 < F_{0\cdot01}$) und - (unbedeutsam $F_0 < F_{0\cdot05}$) markiert.

Erstens prüften wir die Dressierbarkeit auf dem schwarzen Kreis; K_7S (Abb. 6). Die Dressur wurde während VIII 7. – 11. und die Proben während 9. – 11. durchgeführt. Wie in Abb. 5 oben-links dargestellt, wählten die Bienen in Situation I nur einmal unter sämtlichen 19 Proben richtig den Kreis. In allen anderen Proben entstand die Ansammlung stets auf dem Mustergrund. Weil der wahrscheinliche Wert der auf K_7S erwarteten Reaktionen hier nur ca 1/30 war, ist es nicht undenkbar, dass jene einzige positive Reaktion auf die sekundär ausgebildete Ten-

denz hindeutet. Immerhin sei es sicher, dass die Dressurfigur in diesem Fall nur sehr schwer als ein deutliche Futtersignal dienen kann. Dagegen zeigt das Ergebnis in

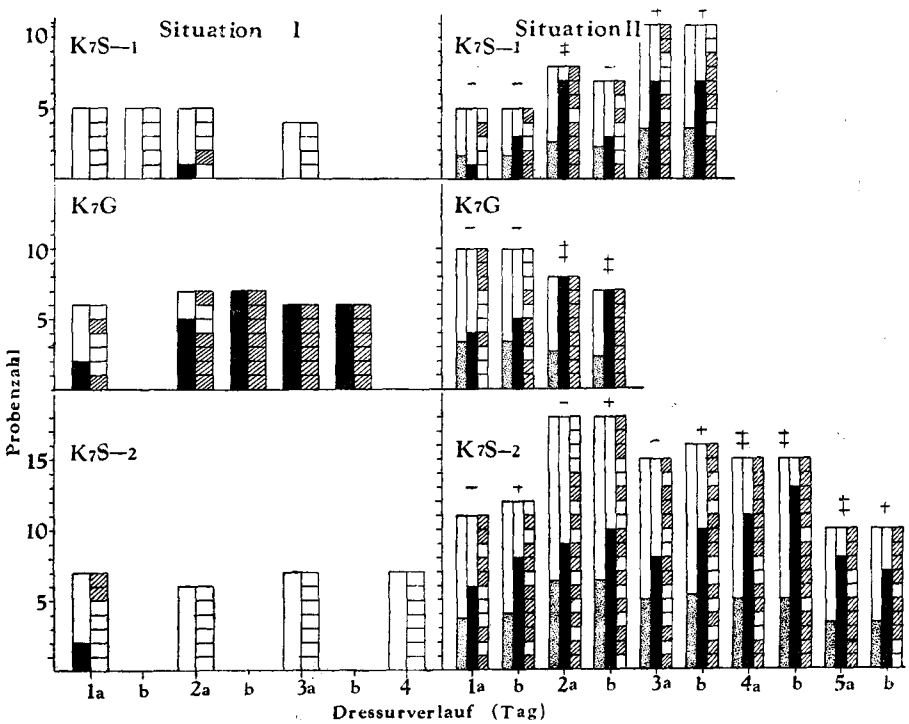

Abb. 5. Ergebnis d. Dressur K_7S/M und K_7G/M in 1951. Näheres siehe im Text.

Situation II (Abb. 5 oben-rechts), ein besseren Erfolg besonders am 2. und 3. Tag. Aber der Erfolg ist noch sehr labil und schwankend, wie es am besten im Dressurvorgang an VIII 10. zum Ausdruck kommt. Zusammenfassend können wir also

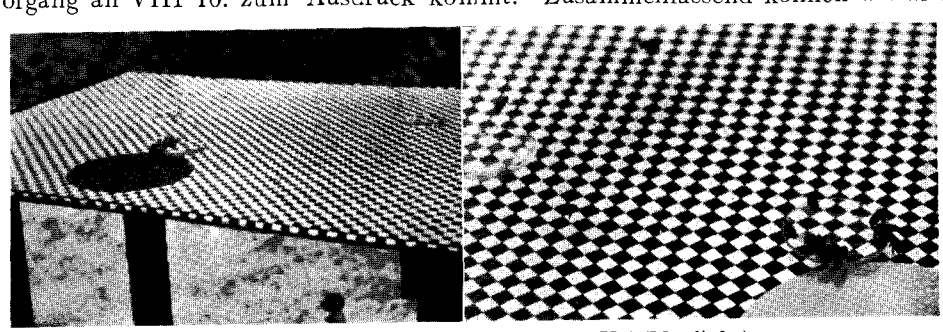

Abb. 6. Versuchsanordnung der Dressur K_7S/M, (links).
Abb. 7. Versuchsanordnung der Dressur K_7G/M, (rechts).

sagen: Wenn die Bienen an einem Musterfelde auf das beim schwarzen Kreis gelegten Futterglas dressiert werden, so können sie den Kreis als das Futtersignal auffassen und, die starke Anlockungskraft des Musterfeldes überwindend, auf den Kreis gelockt werden. Aber diese Anlockungskraft des Kreises wird zweifelsohne wegen der allzu starken Wirkung des Musterfeldes, nur bewiesen wenn der Kreis gleichzeitig zusammen mit Futterglas dargeboten ist.

Der obige Erfolg war noch zu labil so daß wir zur nächsten Frage übergingen: Ob diese Unsicherheit wohl durch das Einsetzen anderer Faktoren irgendwie überwunden wird. Darum beschäftigten wir uns anschließend mit der Dressur auf dem gelben Kreis (K_7G) während VIII 13.–16. (Abb. 7).

Wie in Abb. 5 mitten gezeigt, reagierten die Bienen nun sehr deutlich nach der Kreisfigur. Am ersten Dressurtag (VIII 13.) blieb die Wahltendenz noch unsicher stehen. Aber die Tendenz wurde schon am 2. Tag klar in Situation II in sämtlichen Proben hindurch, und in Situation I in der zweiten Hälfte der Probenreihe. Am 3. Tag, an dem die Proben nur mit Situation I, die anscheinend schwerer als Situation II war, verrichtet wurden, stellten wir in allen 12 Proben klare Ansammlungen auf dem gelben Kreis fest. Hier erhebt sich eine Frage: Worauf beruht diese Erfolg? Ob es auf der Gesamtreizkonstellation, nämlich auf *der Wirkung des konturarmen Teilbereiches im sonst konturreichen Gesamtfelde* beruht? Oder, ob es nichts anderes als eine bloße Bildung der Farbdressur zeigt?

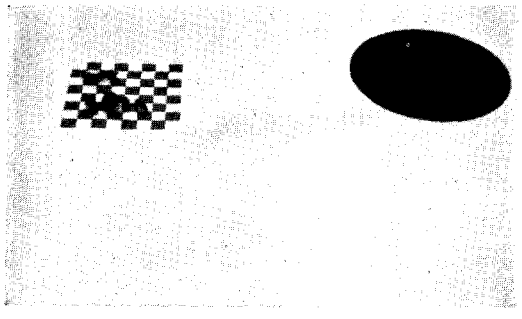

Abb. 8. Versuchsanordnung der Kontrollprobe (M_8 : K_7S)/W.

Damit wurden die Bienen an der obigen Probenreihe anschließend zwei Kontrollversuchen gegenübergestellt: Den auf der bisherigen Situation, K_7G / M, dressierten Bienen gaben wir abwechselnd zwei ganz verschiedene Probensituationen: (M_8 : K_7G)/W oder (M_8 : K_7S)/W (Abb. 8), nämlich ein Schachbrettmuster mit einem gelben bzw. schwarzen Kreis auf weißem Grunde.

Wenn der Dressurerfolg hierbei von der Gesamtreizkonstellation abhängig ist, läßt es sich erwarten, daß in beiden Probensituationen der Klumpen entweder stets auf dem Kreis, oder, stets auf dem Schachbrettmuster entsteht. Wenn dagegen die Bienen rein auf dem Farbfaktor dem gelben Kreis gewählt haben, können wir vermuten, daß sie den Kreis nur wählen, falls es gelb ist, nicht schwarz. Das Ergebnis war wie folgt: In Situation (M_8 : K_7G)/W, entstanden in allen fünf Proben ganz eindeutige Ansammlungen auf dem gelben Kreis. In acht Proben mit der Situation (M_8 : K_7S) /W wurden dagegen die Ansammlung in sieben Proben auf dem Schachbrettmuster und nur in einer einzigen auf dem schwarzen Kreis gebildet.

Daraus wird klar, daß der schöne Erfolg in der Dressur auf den gelben Kreis rein auf der Farbe selbst, nämlich auf dem Einsetzen des Faktors Wellenlänge beruht. Obwohl über die primäre Anlockungskraft der Farbe unsere Kenntnisse noch nicht ausreichend sind, wurde noch im früheren Abschnitt einwandfrei bewiesen, daß ihre primäre Kraft im Vergleich zu derselben des Konturreichtums nur sehr schwach ist. Folglich wurde es sichergestellt, daß der gelbe Kreis sekundär eine starke Anlockungskraft erreichte, die die primäre Kraft des Schachbrettmusters überwand.

Endlich prüften wir wieder die Dressur auf den schwarzen Kreis mit Anordnung K_7S/M, und sogar während fünf Tage (VIII 17.–42., aber an VIII 18., d. h. am 3. Tag nach Dressuranfang, wurde der Versuch wegen des zu starken Windes nicht ausgeführt). Das Ergebnis stimmt, wie in Abb. 5 unten, im allgemeinen mit dem des früheren Versuches so überein, daß eine genaue Beschreibung überflüssig ist. Da das Gelingen mit Situation I kaum erwartet war, wurde diesmal besondere Aufmerksamkeit auf Situation II gerichtet. Die Bildung der Wahltendenz auf K_7S ist zwar sicher, aber wieder nicht beständig. Wir sehen in Abb. 5 eine Zunahme der richtigen Wahlanzahl in jedem der ersten drei Tage. Erst am 4. Tag zeigte die Tendenz eine statistische Bedeutung, aber in der zweiten Hälfte des nächsten Tag sank sie wieder ab. Natürlich ist es gefährlich, begründet auf derartigen kleinen Probenzahlen über den tatsächlichen Dressurvorgang irgendein Urteil abzugeben. Was aber klar hervorgeht, ist die immerhin sicher gebildete, doch sehr labile, nicht beständige Natur der Dressur. Um zu prüfen, welcher Faktor bei der Wahltendenz ausschlaggebend war, wurde die frühere Probesituation $(M_8 : K_7S)/M$ wieder verwendet. In allen 10 Proben bildete sich der Klumpen nur zweimal auf dem schwarzen Kreis, und in den übrigen 8 Proben auf dem Muster. Dieses Ergebnis ist bemerkenswert, weil es beweist, daß im Gegensatz zum Versuch mit dem gelben Kreis, die Wahltendenz der Bienen diesmal von der Gesamtreizkonstellation der Dressurfeldes bestimmt ist. D. h. die starke primäre Anlockungskraft des Schachbrettmusters, (oder, des Konturreichtums selbst) ist hier ganz intakt geblieben. Sie kann durch eine Aenderung der Gesamtreizkonstellation nur unterdrückt werden.

Nun möchten wir die bisherigen Ergebnisse wie folgt zusammenfassen: Eine Dressur auf Kreis im schachbrettigem Grund, d. h. Dressur auf dem reizwechsellosen Teilbereich innerhalb einer übrigens reizwechselhäufigen Gesamtsituation, kann beim Einsetzen von Faktor "Farbe" sicher und ohne Futterglas durchgeführt werden. Falls dagegen der Wellenlängenfaktor nicht verwendet wird, nämlich das Dressurfeld nur aus der Helligkeitsdifferenz und ihrer räumlichen Verteilung besteht, können die Bienen zwar richtig wählen, aber nur bei Vorhandensein des Futterglases und auch dann mit einer beträchtlichen Labilität. Im ersten Fall wird die gebildete Assoziation als eine Farbdressur erklärt, aber in letzterem Fall beruht sie sicher auf der Gesamtreizkonstellation des Dressurfeldes, nämlich nicht einfach auf einem schwarzen Kreis, sondern auf *demselben auf schachbrettmustrig-*

em Gesamtfelde.

2. 2. 2. Dressurversuch durch direkte Fütterung

Das obige Ergebnis lehrt, daß die Anwendung des Futterglases nicht immer für das Versuchsziel geeignet ist. Ein Uhrglas, ein sehr einfaches Ding, stellt schon optisch durch seine Dreidimensionalität eine recht komplizierte Struktur dar. Daher wurden die Versuche in den nächsten zwei Jahren ohne Futterglas durchgeführt.

Die Versuchsanordnung ist prinzipiell mit der früheren ein und dieselbe. Aber jetzt wurde Zuckerwasser direkt auf die Glasplatte über den schwarzen Kreis (K_7S) getropft und sogar nach Möglichkeit darauf gesehen, daß es nicht über den Kreisrand hinausfließt. Zur Zeitersparnis wurde kein dist. Wasser auf die anderen Bereiche der Glasplatte getröpfelt. Denn daraus wird zwar ein verlangsamter Erfolg, aber keine nachteiligen Einflüße auf die schon erreichte Dressur erwartet. Natürlich muß eine mögliche Orientierung durch Bienenduft und Wasserdampf, die in der Bildung einer optischen Dressur am stärksten störend wirkt, vorsichtig beseitigt werden. Demnach wurden das Abwischen der Plattenoberfläche und die Abwechselung der Figurstellung sorgfältig beachtet.

Die Dressurvorgänge in den beiden Jahren sind in Abb. 9 dargestellt. Ordinate: Versuchszahl, Abszisse: Dressurvorgang (Tag, von links nach rechts). An jedem Tag sind 10 sukzessive Proben kombiniert dargestellt. In jedem Histogram sind das Verhältnis von + (schwarz) zu − (weiß) links, und der tatsächliche Vorgang rechts geordnet (von unten nach oben. Schraffiert: +, weiß: −, schraff. und weiß: gleichzeitige + und −. punktiert: Ansammlung an der Grenz zwischen Figur und Grund).

Im Jahre 1952 überschritt schon am ersten Dressurtag die Reaktion auf schwarzen Kreis deutlich die Zufälligkeit (=0.37/10), und ergab ferner an nächstem Tag, VII 30., den sehr bedeutsames Wert von über 8/10. An diesem Tag wurde nach 50 maligen Proben ein Kontrollversuch, wie früher, mit Anordnung (M_8: K_7S)/W fünfmal gestellt, und ausnahmslos mit einer deutlichen Klumpenbildung auf M_8 beantwortet. Deshalb wurde das frühere Ergebnis und die daraus gefolgerte Annahme, nämlich, eine auf der Reizkonstellation des Gesamtfeldes beruhende Orientierung wieder bestätigt. Auffallend ist aber eine beträchtlich verlangsamte Klumpenbildung. Solche Tendenz erschien merkwürdigerweise auch schon in früheren Proben. Nun betrug die Reaktionszeit durchschnittlich 90.8″ (n=5) im Gegensatz zu der im Spontanversuch Sw = 11 (36.35″, n = 11). Ferner äußerte solche Verlangsamung sich aufs deutlichste im Verhalten der Bienen. Wie in Spontanversuchen Sm 9 – 11, richteten sie sich mit häufigen Wechseln bald nach dem Kreis, bald nach M_8. Besonders auf dem letzteren, flogen sie gruppenweise fast bis an Plattenoberfläche, gingen aber ohne Klumpenbildung wieder hoch und nach dem Kreis weg. Hierauf wird vermutet, daß der schwarze Kreis, zwar nur in Situation K_7S/M, nämlich unter einer besonderen Reizkonstellation, seine Anlockungsfähigkeit vollkommen auswirkt, doch auch schon in Situation (M_8: K_7S)/W, d. h. als ein absolutes Sinnesmaterial, nicht völlig unwirksam ist. In den letzten 10 Proben, die sofort nach dem Kontrollversuch wieder mit Dressursituation durchgeführt wurden, ergab sich ein klar positiver Dressurerfolg (s. Abb. 9).

Da die Dressur im Jahre 1952, gegen Erwarten, mit einem allzu schönen Erfolg beantwortet wurde, wurde der Versuch 1953 vom VII 31. bis VIII 4. wieder ausgeführt.

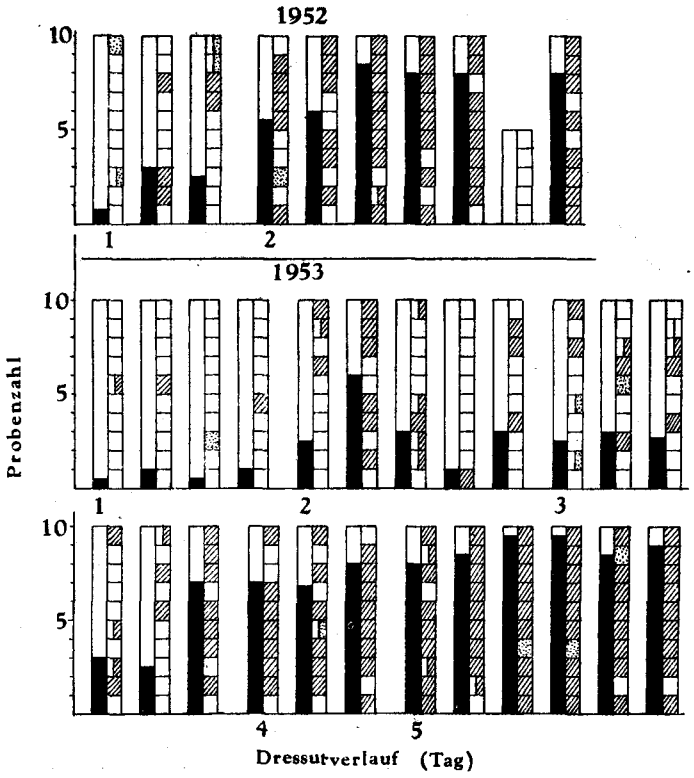

Abb. 9. Ergebnisse der Dressur K_7S/M in 1952 und 1953. Näheres siehe im Text.

Die Versuchstechnik wich von der vorjährigen nur in Anwendung der sukzessiven Protokollierung ab (s. Zerrahn '33). In jeder Probe wurde die Protokollierung nach sanftem Verjagen der schon angesammelten Bienen sukzessiv bis zu fünfmal wiederholt. Solche sukzessive Probenreihen, die je aus 5 Proben bestehen, wurden paarweise kombiniert in Abb. 9 in den unteren zwei Histogramreihen dargestellt.

Die statistisch bedeutsame Reaktion erfolgte schon an erstem Dressurtag. Aber zur Bildung einer festen Verbindung zwischen Futterreiz und schwarzem Kreis war diesmal eine längere Dressurdauer nötig als im vorhergehenden Jahre. Am 2. Tag wurde zwar eine Steigung der positiven Reaktion getunden, doch sank die Tendenz an demselben Tag wieder ab. Erst in der letzteren Probenreihe an 3. Tag wurde eine deutliche Steigung festgestellt und zwei folgende Tage hindurch

beibehalten. Über die Ursache dieser beträchtlichen Differenz der Dressurdauer zwischen zwei Jahren gibt es heute noch keine genügende Erklärung. Betrachten wir aber, wie Zerrahn, verschiedene Faktoren, die der Freilanddressur unkontrollierbar anhaften, z. B. Herdentrieb, Wind und vor allem eine Kompliziertheit des Dressurvorganges wegen der Massendressur, ist es nicht immer undenkbar, daß der Dressurerfolg von Versuch zu Versuch stark schwankt. Bedenkt man ferner die Schwierigkeit der vorliegenden Versuchssituation, so ist zu vermuten, daß der tatsächliche Dressurvorgang meistenfalls eher demselben von 1953 als dem von 1952 entsprechend erfolgen wird.

An VIII 5., d. h. dem 6. Tag nach Dressuranfang, wurde wieder der Kontrollversuch mit Situation ($M_8 : K_7S$)/W gemacht. Nachdem der Dressurerfolg mit 15 Proben festgestellt wurde (=14/15), wurden fünf sukzessive Proben zweimal ausgeführt. In der ersten Probenreihe wurde nur in zwei Proben je eine Ansammlung auf M_8 gebildet. Dagegen wurde in anderen drei Proben, abgesehen von insgesamt fünf einzelnen Landungen auf M_8, bis zu 5' keine Klumpenbildung beobachtet. In der zweite Probenreihe bildeten sie zwar in allen fünf Proben je eine Ansammlung auf M_8, aber die Reaktion verlangsamte sich in jedem Fall bemerkenswert (2–3'). Sicher ist es noch verfrüht, aus einer winzigen Probenzahl über den tatsächlichen Dressurvorgang einen gültigen Schluß zu ziehen. Doch wird vielleicht die folgende Annahme berechtigt sein: Die Bienen reagieren zwar an erster Stelle auf die Gesamtreizkonstellation, aber die Anlockungskraft des Schwarz selbst als eines absoluten Sinnesmaterials nimmt allmählich zu.

Immerhin können wir aus den sämtlichen Ergebnissen wie folgt schließen: Werden die Bienen auf einen im schachbrettigen Grund dargebotenen schwarzen Kreis dressiert, so können sie, vielleicht dank der Struktur der Gesamtreizkonstellation eine sekundäre Tendenz gewinnen. Das heißt: Sie können trotz der vorhandenen, primär stark anlockenden Struktur des Schachbrettmusters, das primär schwach anlockende Objekt, den Kreis, wählen.

3. Visuelle Auflösung der Reizkonstellation bei Bienen

Die durch Freilandversuch geklärte Tatsache war diejenige, daß die Bienen unter Umständen einen primär nur schwach anlockenden Teilbereich in einer übrigens stark anlockenden Gesamtsituation sekundär wählen können. Dabei entlehnten wir *die Figur und Grund Beziehung* von der Menschenpsychologie, die Gültigkeit dieser Beziehung auch in der Wahrnehmungsorganisation der Tiere voraussetzend. Weil der Dressurerfolg sicher auf der Gesamtreizkonstellation beruht, ist es nicht undenkbar, daß die Bienen gewisse Wahrnehmungsorganisation besitzen, die der Menschlichen wenigstens vergleichbar ist. Nun erhebt sich eine Frage: Die dargebotene Versuchssituation erscheint uns augenscheinlich als eine Differenzierung von *Figur und Grund*. Doch können wir daraus sofort eine gleichartige Organisation in der Biene schließen? Nein. Dafür müssen wir vor allem betrachten: *Wie sehen* die Bienen die Situation, die wir ihnen *menschlich* als einen schwarzen Kreis auf einem schachbrettigen Felde darboten. Natürlich

bleibt die letzte Antwort für diese Frage prinzipiell ausserhalb der Wissenschaft stehen. Doch bedeutet es keineswegs unsere Unfähigkeit, darüber gewisse Kenntnisse zu gewinnen. Fussend auf die bis heute angehäuften Befunde über die Fazettenaugen, insbesondere die von Bienen, möchten wir nun eine zumeist wahrscheinliche Erklärung dieser Frage geben. Dabei handelt es sich vor allem um das Auflösungsvermögen der Biene. Auf welcher Weise und wieweit vermögen sie die dargebotene Situation aufzulösen? Erstens prüfen wir deshalb die räumliche Auflösung der Versuchssituation.

3. 1. Räumliche Auflösung

Nach der Mosaiktheorie über die Fazettenaugen, die seit J. Müller und Exner bis heute gilt, wird die Hell-Dunekl-Differenz innerhalb des Sehfeldes einzelner Ommen abgelehnt, und, um die Sehschärfe der Fazetten zu steigern, wird die Winkelgröße jedes Ommatidiums ausschlaggebend. Je kleiner der Winkel und je mehr die Ommenzahl pro Einheitsaugenfläche werden, um so schärfer wird das Auflösungsvermögen (s. von Buddenbrock '52, Dethier '53 und Wigglesworth '50).

Natürlich entsteht die Wahrnehmung nur als ein Endprodukt der zentralen Erregung. Dafür ist notwendigerweise nicht nur die genaue Kenntnis über die Struktur und Funktion des Ommenmosaiks, sondern auch die Kenntnis der Retinula, nervöser Koppelung und des Zentrums erforderlich. Die Untersuchungen auf diesem Gebiete stehen vom Endziel noch himmelweit entfernt, so daß wir gegenwärtig, wie folgt, uns nur mit einer Betrachtung des Ommenmosaiks begnügen müssen. Doch begehen wir einen Irrtum, wenn wir die Wahrnehmungsorganisation aus der Ommenstruktur allein zu erklären suchen. Wir glauben, daß von Üxküll und seine Schule sich in dieser Hinsicht nicht irrten, doch zugleich, dass ihre Gedanken über das *Ortmosaik* in der subjektiven Umwelt jeder Tierart eine Gefahr innebehalten, die jemanden in den obigen Irrtum führen kann (v. Üxküll und Brock '27, v. Üxküll und Kriszat '34). Aber einwandfrei ist immerhin das Begrenztwerden der Wahrnehmungsorganisation durch die Morphologie des äussersten Sehapparates, insbesondere im Fall von Fazettenaugen. Hier ist die Retinula, *der mehr physiologische Bereich* des Rezeptors, mit *einem mechanischen Vorgebäude* geschützt. Oder die Fazettenaugen sind, betrachtet man nach der Gedankenweise Wolfgang Koehlers ('29, Kap. 4), nicht anderes als ein Sehapparat, der sich in *die Richtung der mechanischen, od. besser, der machineartigen Kontrolle der dynamischen Selbstverbreitung von Lichtenergie* auffallend entwickelte. Eine Betrachtung fussend auf der Morphologie der äußersten Struktur des Rezeptors spricht daher, selbstverständlich noch unvollkommen, doch keineswegs unsinnig für die Natur der Wahrnehmungsorganisation.

Deshalb möchten wir, fussend auf den bisherigen Angaben über die Morphologie (Baumgärtner '28, del Portillo '36) und Physiologie (Baumgärtner, Hecht und Wolf '29, Wolf '31, Hertz '34 a) der Bienenaugen, die Auflösung der Versuchssituation seitens der Bienen unter den folgenden Voraussetzungen erforschen.

1. Die Situation entspricht derjenigen von Hertz '34 b, Abb. 12 I. D. h. die Körperachse liegt der Versuchsebene parallel. Ferner wird die perspektive Verkürzung in Betracht gezogen.

2. Das von jedem Ommatidium benutzte Lichtstrahlenbündel wird als kegelförmig statt zylindrisch angesehen (Hertz '34 b). Auch bleibt die nicht undenkbare Überschneidung jedes Elementarsehfeldes (ESF) benachbarter Ommatidien unbeachtet (v. Buddenbrock '52, S. 156).

3. Ignorierend ferner die Differenz der Winkelmaßgröße jedes Ommatidiums in den beiden, senkrechten und horizontalen Richtungen (nach Baumgärtner 1 : 3, nach del Protillo 1 : 2.5), wird jedes Ommatidium nach del Portillo dioptrisch isodiametrisch angesehen. Auch wird die Differenz der Oberflächenkrümmung in zwei Richtungen übersehen.

4. Weil die Biene niemals wie Stuka senkrecht auf die horizontale Versuchsebene hinabfliegt, kommt nur das Auflösungsvermögen der Ommen, aus denen die untere Hälfte jeden Auges zusammengesetzt ist, in Betracht. Entsprechend der allmählichen Zunahme der Winkelmaßgröße jedes Ommatidiums von der Augenmitte nach unten (1° (51.–76. Omma von oben) — 2° (142.–146.) nach Baumgärtner; 1° 20′ (66.–115.) — 2° (141.–146.) nach del Portillo), werden zwei Winkelmaßgrößen, 1° und 2°, als Grenzfälle berücksichtigt.

5. Entsprechend verschiedenen senkrechten und horizontalen Abständen zwischen Versuchsebene und Bienenauge wird die Breite von E S F (=L) mit der folgenden Formel kalkuriert (s. auch Abb. 10).

$$L = \frac{C \cdot \sin 2^\circ}{\sin\left(1 + 2\tan^{-1}\sqrt{\frac{(S-A)\cdot(S-C)}{S\cdot(S-B)}}\right)^\circ} \qquad C = \sqrt{A^2 + B^2}$$

$$S = (A+B+C)/2$$

Die verschiedene Werte von $L_{(2^\circ)}$ sind hier entsprechend dem Winkel $\angle\, 2b$, anstatt $\angle\,(a+b)$ ausgerechnet. Deshalb weichen sie bisweilen ziemlich von den tatsächlichen, den Winkel $\angle\,(a+b)$ entsprechenden Werten ab. Solche Abweichung wird, wegen der vervielfachten Differenz zwischen $\angle\, 2b$ und $\angle\,(a+b)$, beträchtlich groß besonders bei starker perspektiver Verkürzung, nämlich, wenn die senkrechte Höhe im Vergleich zur horizontalen bemerkbar klein ist. Die Werte für 1° wurden einfach durch Halbieren von $L_{(2^\circ)}$ kalkuriert.

Die Werte der Breite des ESFs bei verschiedenen Stellen sind aus Abb. 10 zu ersehen. Daraus wissen wir mit Hertz '34 b, daß, im Fall von Ommenwinkel 2°, der $1 \times 1\,cm^2$-Muster senkrecht bis zu ca. 15 cm über der Ebene wenigstens in einem begrenzten Augenteil günstig aufgelöst ist. Auch in einer beliebigen Ommengruppe, die ungefähr 40° vorwärts gerichtet ist, wird das Muster schon von 15 cm senkrechter Höhe ziemlich klar aufgelöst. Ist ferner der Ommenwinkel 1° statt 2° vorausgesetzt, (hierbei ist dieser Wert nicht sehr unwahrscheinlich), so können wir eine deutliche Auflösung in senkrechter Höhe schon von ca. 30cm(lageunabhängig) oder 50cm(lageabhängig) erwarten. Der Raumbezirk, innerhalb dessen die Bienen das Muster wenigstens an einem Augenteilbezirke deutlich auflösen können, ist in der Abbildung je schwarz (lageunabhängig) oder schwarz mit einer feinen Schraffierung (lageabhängig) bezeichnet. Mit anderen Worten, wird das Muster wenigstens an einem Teilbezirk der Bienenaugen als ein deutlich reizwechseliges aufgefaßt, wenn sie innerhalb der bezeichneten horizontalen und senkrechten Abstände eindringen.

Wie ist dann die Auflösung außer- und oberhalb dieses Raumes? Wir kennen dank Hertz '34 b, eine wirksame Auflösung auch in solchen Fällen,

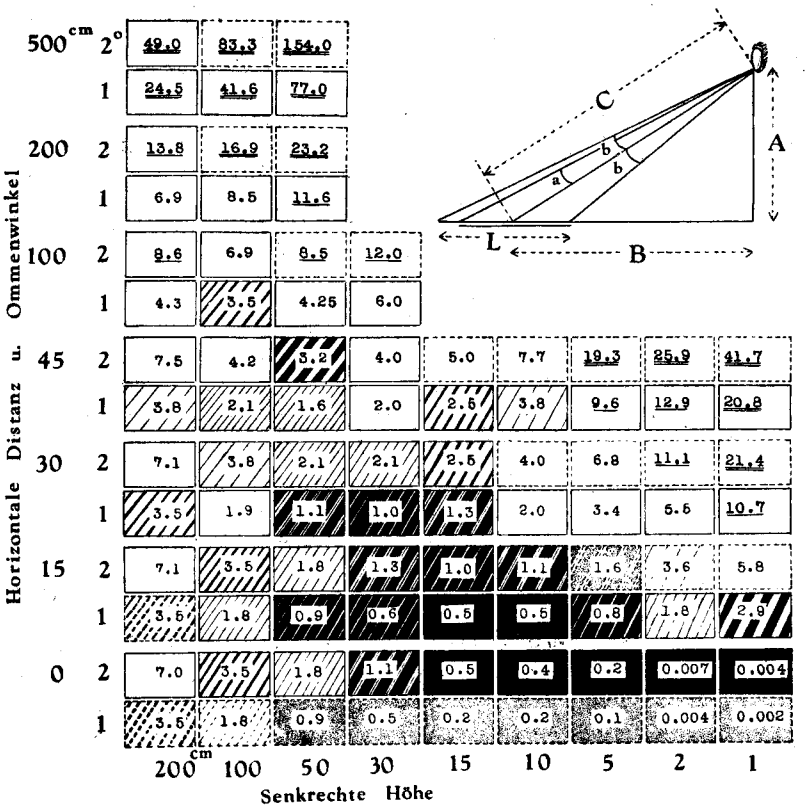

Abb. 10. Breite d. ESF (Elementarsehfeldes = L) in verschiedenen Abständen, sowie die vermeintliche Sehschärfe in jeder Stelle. Die gestrichelt umgeschlossenen Ziffern bedeuten die Fällen, deren tatsächliches Zustandekommen unter den gezeigten horizontalen und senkrechten Abständen höchst unwahrscheinlich sind.

angenommen günstig starker ursprünglicher Hell-Dunkel-Kontrast und ungerades Verhältnis von E S F/Musterbreite. In den vorliegenden Versuchen, die am Freiland unter direkten Sommer-Sonnenstrahlen ausgeführt wurden, läßt es sich erwarten, daß der Hell-Dunkel-Kontrast bis zur ziemlichen Höhe von den Bienen unverschmelzend wahrgenommen worden war. Aber leider massen wir keine Reflexmenge auf der Versuchsebene. Auch sollen die bisherigen Daten von v. Hess '16 (1/1.26), Müller '31 (1/1.16) und Wolf & Crozier '33 (1/1.23) über das Unterscheidungsvermögen der Helligkeit bei der Biene nicht sofort für unsere Situation benutzt werden, weil hierin eine Differenz der Helligkeit zwischen benachbarter Ommen ausschlaggebend ist. Bestimmen wir deshalb etwas willkürlich — aber nicht allzu unwahrscheinlich — das Verhältnis von ESF/Musterbreite = 3

zur Grenze der Auflösung, so wird der Umfang des *wirksamen Raumes*, wie in der Abbildung verschiedenerlei schraffiert gezeigt, beträchtlich vergrößert. (Nämlich, vorausgesetzt Ommenwinkel 1°, bis zu 100cm je in den horizontalen und senkrechten Abständen.

Endlich muß die Auflösung der Versuchsfigur; K_7S, kurz erwähnt werden. Dafür teilten wir jede Breite von ESF durch den Durchmesser der Figur (15.6 cm). Die Stellen, an denen diese Werte größer als 1.0, oder ungefähr 1.0 betragen, sind in der Tabelle je mit = und — unterstrichen bezeichnet. Somit kann man feststellen, daß eine deutliche Auflösung lageunabhängig bis zu 200 cm in Distanz und Höhe wirksam ist. Bezüglich der undeutlichen Auflösung ist es selbstverständlich, dass der wirksame Raumbezirk sowohl senkrecht als auch horizontal vielfach erweitert wird.

Jetzt verstehen wir also, daß auch für die Bienen die beim Versuch angewandte Situation innerhalb des bestimmten Umfanges visuell deutlich als ein Reizwechseliges, nicht ein homogen graues Feld (od. wegen des Ultraviolettreflexions, dunkel-bienenblaugrünes) wahrgenommen worden ist. Doch darf daneben nicht vergessen werden, daß ihre Auflösung, vor allem wegen des sehr begrenzt wirksamen Raumumfanges und der starken Abweichung in Teilbereichen voneinander, von derselben des menschlichen Auges ziemlich verschieden gestaltet ist.

3. 2. Zeitliche Auflösung

Ein hell-dunkles Schachbrettmuster wird verschmelzend homogen, grau gesehen nicht nur durch dessen allmähliches Entferntwerden, sondern auch durch das schnelle Bewegtwerden vor unsere Augen, sogar in sehr nähen Abständen. Solche zeitliche Verschmelzung stellt bei Freilandversuchen mit Bienen eine besondere Wichtigkeit dar, weil sie die Versuchsebene, nie wie ein Zeppelin stillschwimmend, sondern stets hin und her fliegend wahrnehmen. Wenn auch, wie einleitend berührt, zwei Meinungen über die relative Rolle des Flimmerns in der fliegenden Bienenaugen gegenübergestellt wurden, so gibt es doch keine Einsprüche gegen dessen Wichtigkeit selbst.

Wurde unsere Versuchsebene von Bienen zeitlich aufgelöst, oder nur als ein homogen graues (od. dunkel-bienenblaugrünes) Feld wahrgenommen? Dafür sind drei Faktoren ausschlaggebend: Schnelligkeit der retinalen Bildverschiebung, maximale Flimmernschwelle der Biene, und Helligkeitskontrast der Versuchsebene. Betrachtet man nun die senkrecht nach unten gerichteten Ommen der horizontal fliegenden Biene, so ist die Schnelligkeit der Bildverschiebung nichts anderes als dieselbe der Biene selbst. Selbstverständlich fliegt sie auf der Ebene umstandentsprechend mit verschiedenen Graden der Schnelligkeit. Aber durch die Messung der Zeitdauer, währendderen sie die Ebene überflog, konnten wir als Durchschnitt ungefähr 30 cm/Sek., nämlich, bei unseren Muster, unabhängig von der Höhe, 30 Reizwechsel/Sek. bestimmen. (Natürlich nimmt die Schnelligkeit sofort vor Landung auffallend ab, beim An- und Abfliegen dagegen beträchtlich zu (1—2 m/Sek.) und nähert sich der ordentlichen Schnelligkeit von 5—9 m/Sek.

z. B. nach Autrum '48).

Bezüglich der Flimmernschwelle gab schon Wolf '34 als Maximalwert 52.6/Sek. an. Neuerdings stellten Autrum und Mitarbeiter '48—'53 sehr schön klar, daß die flugtüchtigen Insekten wie *Calliphora* und *Apis* die flimmernden Reize als solche bis zu einer überraschenden Frequenz ohne Verschmelzung wahrzunehmen vermögen (gemessen durch optomotorische Reaktion 150—220/Sek., durch elektrisches Potential bis zu 300/Sek., Autrum '52 a, b, '53, Autrum und Stöcker '50). Daraus ist ersichtlich, daß die mit 30cm/Sek. Schnelligkeit über die Versuchsebene herumfliegenden Biene unser Muster *als solches* wahrnimmt.

Die Flughöhe ändert somit nicht die Frequenz pro Sekunde selbst, sondern nur das Hell-Dunkel-Kontrast des Reizpaares. Hier müssen wir wieder an das Verhältnis zwischen Sehschärfe und Entfernung erinnern. Dank Hertz '34 a und b, und von Gavel '39 wissen wir hinsichtlich der zeitlichen Auflösung in Fazettenaugen wie folgt: Das Muster wird nur dann als ein richtungstreu fortschreitendes Objekt aufgefaßt, wenn das Verhältnis von E S F/Musterbreite kleiner als 1.0 ist. Falls der Wert zunehmend sich 1.0 annähert, wird das Muster nicht mehr als ein bewegtes, sondern nur als ein flimmerndes wahrgenommen (kritische Streifenbreite von v. Gavel). Entsprechend weiterer Zunahme jenes Verhältnisses wird das Muster beim geraden Verhältnis wie 2.0, 4.0.... nur als ein homogen mittelhelles Feld, beim ungeraden Verhältnis wie 3.0, 5.0.... dagegen, nicht mehr als ein fortschreitendes, sondern nur als ein rückläufig sich bewegendes aufgefasst. Je mehr das Verhältnis zunimmt, desto kleiner wird die Differenz zwischen heller und dunkler Elemente eines Reizpaares, und endlich herrscht eine vollkommene Verschmelzung über dem ganzen Sehfelde.[1]

Betrachtet man unseren Fall von dem obigen Befunde aus, so wird die Beziehung zwischen zeitlicher Auflösung und Entfernung wie in Abb. 11 geschildert. Angenommen den Ommenwinkel 2°, wird das Muster schon aus der Entfernung 28.5 cm, zwar nicht als ein fortschreitendes, aber als ein deutlich flimmerndes aufgefaßt. Überdies, entsprechend des allmählichen Aufsteigens der Biene, nämlich dem zunehmenden Verhältnis von ESF/Musterbreite, wird das Muster bald verschmelzend (57.0 cm), bald aber, zwar mehr und mehr undeutlich werdend, doch immerhin reizwechselnd wahrgenommen (42.5 und 85.5 cm).[2]

Um die Tatsache genauer zu verstehen, müssen freilich noch mehrere Faktoren in Betracht gezogen werden (z. B. perspektive Verkürzung, regionale

1) Betrachtet man die einem höheren Emporsteigen der Biene entsprechend zunehmende Fluggeschwindigkeit, so ist es sehr wahrscheinlich, daß die beschriebene graduelle Abnahme der Auflösung in der Tat durch das hoch entwickelte zeitliche Auflösungsvermögen vielfach kompensiert wird. "Für ein fliegendes Insekt bedeutet eine hohe räumliche Auflösung geradezu einen Nachteil. Ein gröberes Raster ist in der Lage, im Flug feinere Master aufzulösen (Autrum '48)."

2) Ordentlich flogen die Bienen höchstens 40-50 cm, nur selten mehr als 100 cm über dem Tisch umher.

Differenz des Ommenwinkels, besonders die damit entstehende Störungszone von v. Gavel usw.).

Doch können wir wenigstens behaupten, daß die Biene aus einer ziemlich großen Entfernung die Gegliedertheit der Versuchsebene auch zeitlich als *solche* ohne Verschmelzung wahrnehmen kann. Ebenso ist es verständlich, daß die Versuchsfigur schon aus einer großen Höhe, in der die Gliederung der Ebene erst nur schwach aufgelöst wird, deutlich als ein Dunkelschatten aufgefaßt ist.

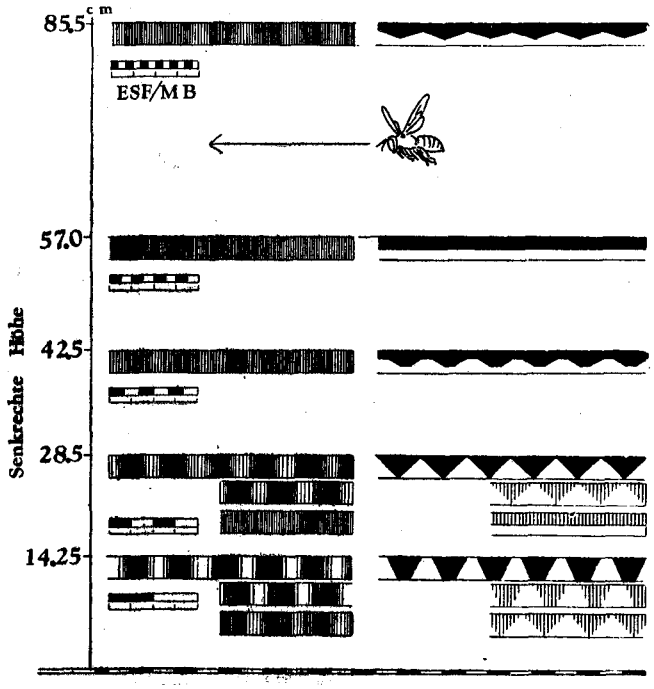

Abb. 11. Zwei schematische Darstellung (rechts mehr schematisch) der zeitlichen Auflösung des Musters in verschiedenen Höhen (nämlich, verschiedenen Verhältnissen von E S F/Musterbreite wie links schematisch hinzugefügt). Wie in untersten zwei Fällen (E S F/M. B. = 1/1 und 2/1) geschildert, wird das Muster nur beim letzteren Fall (2/1, Höhe = 14.25 cm) ortunbedingt deutlich aufgelöst.

4. Erörterung – Zur Organisation des Sehfeldes bei der Biene

Wie schon anfangs erwähnt, ist der Konturreichtum, ob er allmächtig ist (Wolf und Zerrahn) oder nur mit *der figuralen Qualität* verbunden einwirkt (Hertz), ein der wichtigsten Faktoren, darauf die Biene gegen verschiedene Figuren reagiert. Außerdem, wurde dafür neuerdings von Autrum und Stöcker '50, '52 und Autrum

'52, '53, eine physiologische Begründung gegeben. Somit dürfen wir doch nicht vergessen, daß zwei Tatsachen, Unterscheidung der Figur durch Konturreichtum und Vorliebe für konturreichere Figuren, je zu ganz anderen Problemen gehören.[1] Dargeboten waren der Biene zwei Figuren, die voneinander im Konturreichtum ziemlich abweichen. Es gelang uns dabei eine Dressur auf die konturarme bis jetzt wohl nur dann, wenn die Differenz der Gliederung nicht zu stark ist (z. B. Kreis versus Kreuz, aber nur mit einem sehr schwachen Erfolg — Opfinger '31; Kreis versus Dreieck, durch eine spezifische Technik, d. h. durch die allmähliche Änderung der Feldstruktur, Hertz '29 b, '31), nie aber, wie Kreis versus Schachbrett, wenn die konkurrierten Figur voneinander im Konturreichtum stark abweichen.

Daß diese Vorliebe für konturreichere Figuren nicht nur bei der Biene, sondern auch bei anderen flugtüchtigen Insekten allgemein erscheint, wird gefolgert aus manchen vergleichenden Untersuchungen, wie bei Hummel (Kugler '30—'36), Bienenwolf (Tinbergen und Kruyt '38), Tagesfalter (Ilse '32), Moskito (Sippell und Brown '53) und Stubenfliege (Vogel '54). Das läßt uns an eine Behauptung der Malburgischer Schule von Alverdes erinnern : Die sekundäre Veränderung einer natürlichen Primärtendenz wird nur schwer gefolgert (s. z. B. Bock '42). Die starke Primärtendenz der Biene wurde oft im Zusammenhang zur Blütenform aus dem Standpunkt von ihrer biologischen Bedeutung erörtert (v. Frisch und seine Schule, Baerends '50). Auch behauptete Hertz '31, deren Standpunkt nicht immer mit obigem im Einklang steht, die Unmöglichkeit der Versuche mit Bienen durch *allein Dressur ohne Primärtendenz*, obwohl die Betonung der Wichtigkeit der relativen Eigenschaften innerhalb einer Gesamtsituation den Kern ihres Gedankens bildet. In allen bisherigen Untersuchungen mit Ausnahme von Hertz ('29 b, z. Teil), wurden die Figuren übereinstimmend auf einem homogenen Felde, nämlich, durch eine naive Verwendung unserer menschlichen *Figur und Grund*-Organisation gegeben. Daß dies eine Dressur auf den relativ konturreichen Teilbereich innerhalb einer sonst homogenen Gesamtsituation bedeutet, erwähnten wir schon in der Einleitung. Nun möchten wir unsere gelungene Dressur betrachten, die auf einen konturarmen Teilbereich innerhalb einer sonst konturreichen Gesamtsituation gerichtet wurde. In diesem Fall bleibt die starke Anlockungskraft des Musters vollkommen intakt. Doch ist hierbei aus Kontrollversuchen zweifellos, daß der positive Erfolg nur mit Konstellation der Reizelemente verbunden gewonnen würde, nämlich, nur dann, wenn der mustrige Bereich einen größeren Teil in der Gesamtsituation einnahm. Wenn das Muster oder der Reizwechsel als ein absolutes Sinnesmaterial einwirkt, muß seine Wirkung entsprechend seiner Menge (d. h. hier Flächenausdehnung) zunehmen, wie tatsächlich von Wolf und Wolf-Zerrahn '34 a und Wolf '35 innerhalb einer bestimmten Grenze bewiesen wurde. Falls ihr auf den absoluten Sinnesdaten begründeter Beweis allgemein-

1) Bei Linsenaugentieren zeigt die Eidechse, im Gegensatz zur Biene, eine unveränderlich starke Primärtendenz nach konturarmen Figuren (Ehrenhardt '37).

gültig wäre, wäre eine erfolgte Dressur höchst unerwartet, wenn der mustrige Bereich, wie bei uns, die größere Hälfte des Feldes einnimmt. Also wird unser Ergebnis nur im Zusammenhang zur *Struktur des ganzen Feldes* verstanden.[1]

Eine vergleichbare Beziehung findet man an der *Figur und Grund Differenzierung* in seiner eigenen Wahrnehmungsorganisation. Hier zeigt ein und dasselbe Sinneselement, oder dessen Aggregat, verschiedene Erscheinungsweise, je nachdem es als *Figur* oder als *Grund* erscheint. Außerdem ist die Differenz der Größe zwischen zwei sensorischen Teilbereichen eine der wichtigsten Bedingungen, die Differenzierung und Charakterisierung von *Figur und Grund* zu verursachen (Koffka '35). Da *die Figur und Grund Beziehung* überhaupt von Phenomenologen durch introspektive Methode erforscht wurde, suchte Lashley '38,[2] um sie auch für vergleichende Psychologie zu verwenden, bei der weißen Ratte ihre Eigentümlichkeit darin, daß sie nur aus einer funktionellen Aggregation der Elemente, aber nicht aus der Natur der Elemente selbst entspringt[3]. In unserem Fall ist diese Bedingung wohl erfüllt. Dann können wir somit auch für die Biene eine für Menschen und Ratte ähnliche Figur und Grund Organisation annehmen? Richtig wäre solche Annahme, wenn die Biene zu den Linsenaugentieren gehörte. Da aber die eigenartige Natur ihrer Formwahrnehmung durch die Fazettenaugen uns eine einfache Analogie begründet auf unsere Kenntnisse über Linsenaugen verbietet, werden wir diesbezüglich zur weiteren Betrachtung gezwungen.

Wie schon wiederholt, ist ausschlaggebend für die Formwahrnehmung der Biene eine ausserordentlich entwickelte zeitliche Auflösung. Oder man kann nach Autrum *"eine reiche Zeit und ein armer Raum"* der Biene sagen. Falls wir deshalb ein Ommatidium allein in Frage stellen, wird ihre Wahrnehmungsorganisation mit derjenigen der hauptsächlich zeitlich organisierten Sinne, z. B. Gehörsinn vergleichbar. Dann kann man die sensorische Organisation mit der Differenzierung von *Tonfigur und Tongrund* im Gehörsinn vergleichen (v. Hornbostel '26, ferner s. Abb. 12).

Aber das Vorhandensein einer räumlichen Auflösung durch sämtlichen Ommen — wenn auch nur sehr unvollkommen — verbietet uns, weiter auf diesem Weg eine Analogie zu suchen. Können wir dann als Vergleichsobjekt den raumzeitlich organisierten Tastsinn aufnehmen? (s. Becker '34; bei Wirbellosen, Hertz '33 und Weyrauch '36). Ist die visuelle Formwahrnehmung bei der Biene

1) Daß diese relative Bevorzugung zu konturarmen Teilbereich, d. h. zum schwarzen Kreis, später nach *einer absoluten Bevorzugung* überging, bestätigten wir in dem weiteren Versuche. Näheres im Beitrag II.

2) Nur sehr wenige Forscher haben direkt die Figur und Grund-Beziehung bei Wirbellosen berührt: Hertz '29, kurze Erwähnung bei der Biene; van Beusekom '48, bei Bienenwolf.

3) Definition von Lashley scheint zwar notwendig, aber noch nicht ausreichend, diese Figur und Grund Beziehung (od. Beziehung von Dinge und Rahmen) rein gegenständlich festzustellen.

unserem Tasten durch Handteller über den glatten Bezirk innerhalb einer sonst rauhen Ebenen vergleichbar? Gültig ist auch diese Annahme nur in einem begrenzten Sinne, weil die für Sehvermögen charakteristische Wahrnehmung von Tiefe am Tastsinn nicht genügend entwickelt ist. Sollen wir also endlich ihre visuelle Organisation zu derselben im Menschen vergleichen? Allerdings kommt ein Vergleich mit unserer normalen Formwahrnehmung nicht in Betracht. Andererseits zeigen die pathologischen Fälle, wie z. B. ein bekannter Fall von Seelenblinden (Gelb und Goldstein '18) in gewissem Grade eine phenomenale Aehnlichkeit. Aber diesmal wird, im Gegensatz zu obigen Fällen, die starke zeitliche Auflösung bei der Biene vernachlässigt.

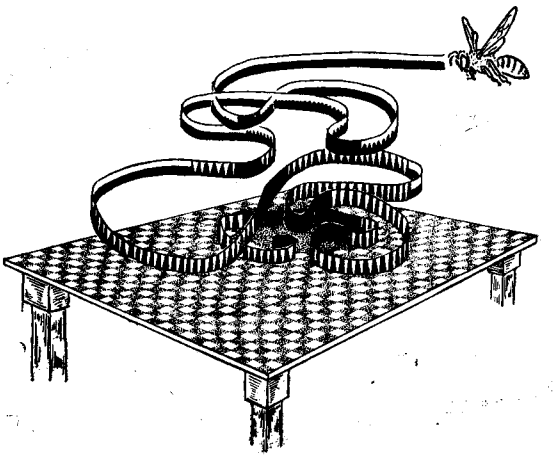

Abb. 12. Schematische Dearstellung des Erregungsvorganges (od. genau gesagt, dessen morphologischer Begrenzung) in einem senkrecht nach unten gerichteten Ommatidium der Biene, die über die Versuchsebene herumfliegt. Reizwechsel und dessen Verschmelzung sind wie in Abb. 11-rechts schematisch geschildert.

Geben wir also auf, hier eine Analogie mit unserer Wahrnehmungsorganisation weiter zu suchen. Fussend auf die Befunde, die aus dem früheren Abschnitt herausgezogen werden, wollen wir ein mögliches Schema über die Organisation des Sehfeldes bei der Biene herstellen.

Die Abb. 13 stellt ein Schema der räumliche Auflösung bei der Biene dar. Darin ist das graduelle Wandern der Auflösung des Versuchsfeldes in verschiedenen Lagen (in Abb. 10) gegeben. In jedem der Modelle, die einen senkrechten und nach vorne gerichteten Schnitt der unteren Augenhälfte represäntiert, sind der Versuchskreis schwarz, die aufgelöste oder unaufgelöste Musterbereiche je mit verschiedener Kombination von schwarz und weiss, und die Sehbereiche, welche der das Versuchsfeld umschließenden Aussenwelt entsprechen, schif-schraffiert aus-

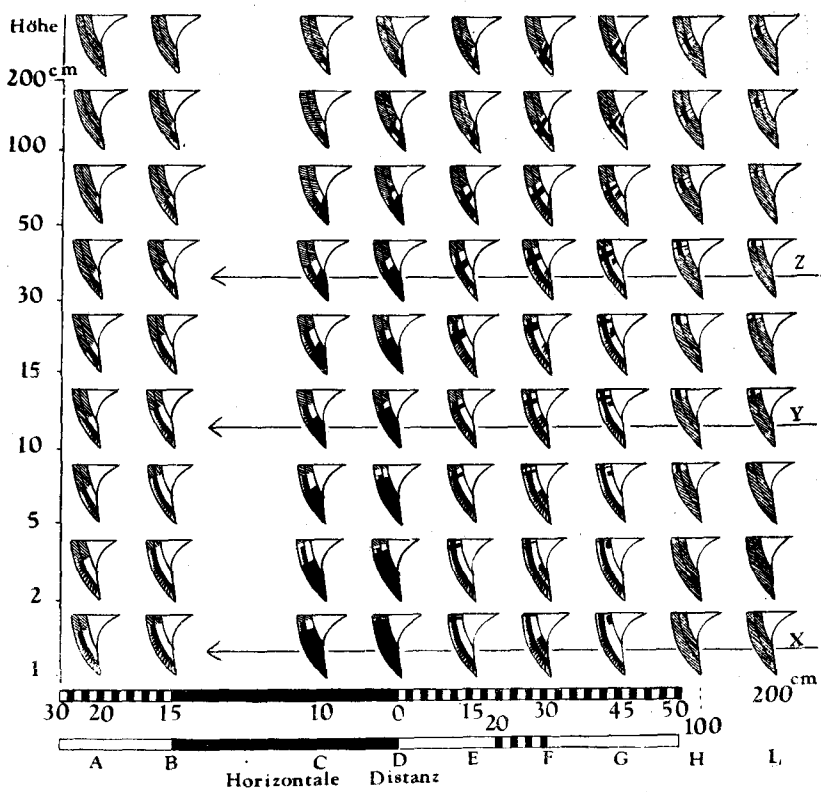

Abb. 13. Auflösung der Dressur- und Kontrollsituation an der unteren Hälfte der Bienenauge in verschiedenen senkrechten und horizontalen Abständen. In jedem Augenschema ist die Auflösung zwei Situationen gemäss als die äusseren (Mustergrund) und inneren (Weisser Grund) Schichten geschildert.

gedrückt. Verbinden wir diese Modelle gemäß der hinzugefügten Flugbahn (X, Y, Z), so ergibt sich eine raumzeitliches Schema wie in Abb. 14.

Aber darin kommt nur eine nach der Flugrichtung parallel gerichtete Ommenreihe in Betracht. Berücksichtigt man deshalb andere Ommenreihen, die die Flugrichtung mit verschiedenen Winkeln kreuzen, und ferner, verbinden wir solche räumliche Auflösungsschemata, so ergeben sich die in Abb. 15 geschilderten raumzeitlichen Schemata, an denen, obgleich nur sehr schematisch, die der Figur, aufgelösten Musterteilen entsprechenden Augenbereiche respektiv schwarz, grob- und fein-punktiert ausgedrückt sind. Die Augenbereiche, die der das Versuchsfeld umschließenden Außenwelt entsprechen, sind senkrecht schraffiert. Natürlich fliegen die Bienen bei der Dressur nicht pfeilartig über die Figur hinweg, sondern kreisweise herum. Doch gilt unser Schema im Prinzip auch in solchen Fällen.

Abb. 14

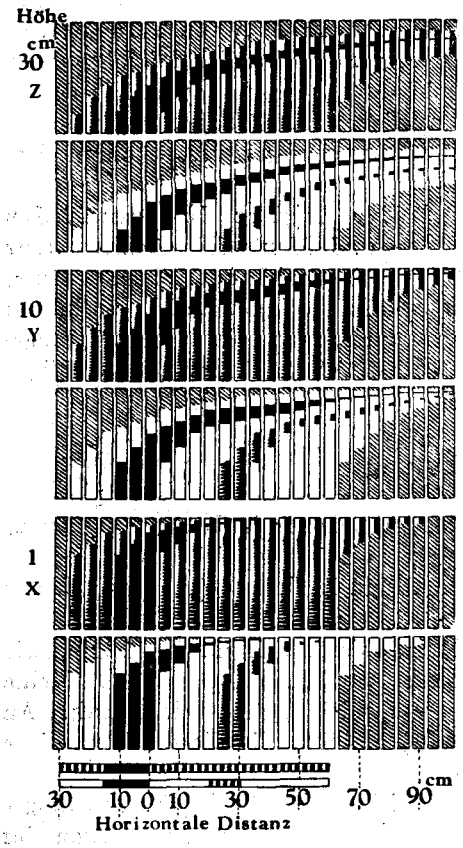

Abb. 15

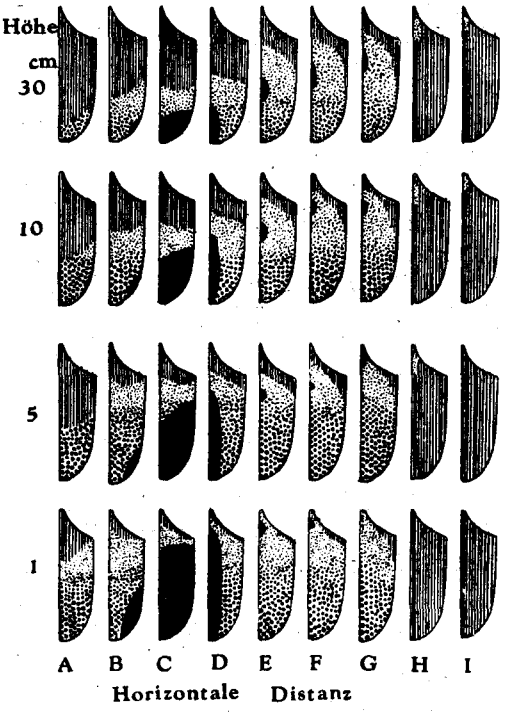

Abb. 14. Schematische Darstellung der raumzeitlichen Auflösung (od. genauer, raumzeitliche Begrenzung der einstrahlenden Lichtbündel) in einer der Flugrichtung parallel nach vorn gerichteten Ommenreihe. Bezeichnung wie in Abb 13. In jede Höhe, oben Versuchs-, unten Kontrollsituation.

Abb. 15. Schematische Darstellung der raumzeitlichen Auflösung der Dressursituation an der unteren Hälfte in einer Bienenauge. Alphabetische Buchstaben entsprechen denjenigen in Abb. 13.

Aus der Abb. 14, konnten man sofort bemerken, daß der dem Kreis entsprechenden Erregungsvorgang einen Gestaltcharakter besitzt, obwohl das vom unserigen auffallenderweise verschieden ist. Vergleicht man dies außerdem mit dem Schema der Auflösung von Kontrollsituation (Abb. 13 u. 14), so kann man leicht eine Differenz zwischen ihrer Erregungsverteilung (od. genauer, Verteilung der Erregungsbegrenzung). In der Dressursituation tritt der Reizwechsel überhaupt in irgendeinem Teil des Sehfeldes auf. Demgengenüber

erscheint er in der Kontrollsituation nur gelegentlich, also *figurartig*. Solche Differenz, nämlich das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein des ständigen Reizwechsels in gewissen Augenteilen, würde vervielfacht wenn man berücksichtigt, daß in diesen Schemata die Flugbahnen nur zweidimensional, infolgedessen die Organisation nur eindimensional ausgedrückt sind, und ferner, daß vielleicht wegen der außerordentlich entwickelten zeitlichen Auflösungsvermögens die Verschmelzung des Musters auch in höherer Lage gewissermassen kompensiert wird (Autrum '48).

Es wäre also nicht undenkbar, *dass mit diesen Differenz der raumzeitlichen Ausdehnung des Reizwechsels zwischen Dressur- und Kontrollsituationen unsere gelungene Dressur eng verknüpft ist*[1]. Wir begehen vielleicht einen Irrtum, wenn wir *die Figur und Grund Beziehung am Sehfelde der Biene* wie oben geschildert *festlegen*. Doch dürfen wir wenigstens behaupten, daß die Wahrnehmungsorganisation ihres Sehfeldes derartigerweise *begrenzt ist*, und ferner, daß ihre Figur und Grund Organisation auch unter solcher Begrenzung *erscheint*.

Zusammenfassung

1. Ein bis heute tatsächlich erfolglos gebliebener Versuch, die Dressur der Biene auf die konturarme Gliederung gegen die konturreiche, wurde durch Verwendung der ausgetauschten Figur und Grund Beziehung (in menschlichem Sinne) ausgeführt.

2. Der Versuch von Spontanwahl an weissem Grund bestätigte, wie erwartet, eine starke Primäranlockung durch das Schachbrettmuster. Keine Kreisfiguren (schwarz und gelb) zeigten dagegen solche starke Primärkraft. An Spontanwahl auf Mustergrund (schwarz—weiss) verloren alle diese Figuren ihre Anlockungskraft.

3. Dressur der Bienen mit Futterglas auf Situation Kreis/Muster erfolgte in gelbem Kreis sehr leicht und sicher. In schwarzem Kreis war dagegen der Erfolg sehr labil, die Dressur gelang ferner nur dann, wenn das Futterglas gleichzeitig neben der Figur dargeboten wurde; erst durch direkte Futterung auf Glasplatte suchten die Bienen zieltreu den schwarzen Kreis auf schwarzweißem Mustergrund.

4. Kontrollversuche durch Situation (Kreis : Mustergrund) / Weiß-Grund bewiesen, daß selbst die absolute Primärtendenz zur konturreichen Struktur, sogar nach der Bildung der Dressur auf Kreis / Mustergrund, nicht verloren, sondern durch Reizkonstellation nur gehemmt ist. Aber daneben ist zu vermuten, daß diese relative Bevorzugung des Kreises allmählich nach der absoluten Bevorzugung übergeht.

1) Ob solche Dressur aus der Wahrnehmungsorganisation allein erklärbar ist, oder ob daran irgendwelche andere Faktoren sich beteiligen (s. z. B. Krechevsky '38), wird gegenwärtig nicht bestimmt.

5. Die räumlichen und zeitlichen Auflösungen der Biene in der Versuchssituation wurden bisherigen Kenntnissen über die Struktur und Funktion ihrer Augen gemäß analysiert. Es wurde festgestellt, daß die Situation von Bienen sowohl räumlich als auch zeitlich wenigstens innerhalb begrenzten Umfanges deutlich als *ein Reizwechseliges* wahrgenommen ist.

6. Einige Erörterungen wurden über die Wahrnehmungsorganisation ihres Sehfeldes, sowie die Figur und Grund Beziehung bei der Biene selbst gegeben. Es wurde angenommen, daß die gelungene Dressur wenigstens zum Teil auf solcher sinnlichen Organisation beruht.

Zitierung

Autrum, H. J. 1948. Ueber das zeitliche Auflösungsvermögen des Insektenauges. Nachr. Akad. Wiss. Göttingen. Mathem. Physik. Klass. 1948, Sonderdruck.

———— 1952. Ueber zeitliches Auflösungsvermögen und Primärvorgänge im Insektenauge, Naturw., 39 : 290.

———— 1953. Neue Untersuchungen über das Sehen der Insekten, insbesondere der Bienen. Ann. Sci. Nat., Zool., Biol. anim,. 11. Ser. 14 : 439.

———— 1954. Formensehen im menschlichen und tierischen Auge. Umschau, 1954 (H. 1). Sonderdruck.

———— & M. Stöcker 1950. Die Verschmelzungsfrequenzen des Bienenauges. Zs. Naturforsch. B, 5 : 38.

———— & ———— 1952. Ueber optische Verschmelzungsfrequenzen und stroboskopisches Sehen bei Insekten. Biol. Zbl. 71 : 129.

Baerends, G. P. 1950. Specializations in organs and movements with a releasing function. Sympos. Soc. exp. Biol. 4 : 361.

Baumgärtner, H. 1928. Der Formensinn und die Sehschärfe der Bienen. Zs. vergl. Physiol. 7 : 56.

Becker, J. 1934. Ueber taktilomotorische Figurwahrnehmung. Versuche mit 9 bis 11-jährigen Schulkindern. Psychol. Forsch. 20 : 102.

van Beusekom, G. 1948. Some experiments on the optical orientation in *Philanthus triangulum* Fabr., Behaviour 1 : 195.

Bock, A. 1942. Ueber das Lernvermögen bei Asseln. Zs. vergl. Physiol. 29 : 595.

Bolwig, N. 1938. Nφgle eksperimentelle Undersφgelser over den Tiltraekning, Blomsternes Saftmaerker udover paa Honningbien. Entom. Meddl. 20 : 80.

v. Buddenbrock, W. 1952. Grundriss der vergleichenden Physiologie, I. Sinnesphysiologie, 3. Aufl. Basel.

Butler, C. G. 1949. The honeybee : An introduction to her sense-physiology and behaviour, Oxford.

Dethier, V. G. 1953. Vision. In Roeder's Insect Physiology, 488, New York & London.

Ehrenhardt, H. 1937. Formensehen und Sehschärfebestimmung bei Eidechsen. Zs. vergl. Physiol. 24 : 248.

Friedländer, M. 1931. Zur Bedeutung des Flugloches im optischen Feld der Biene bei senkrechter Dressuranordnung. Zs. vergl. Physiol. 15 : 193.

v. Frisch, K. 1914. Der Farbensinn und Formensinn der Biene. Zool. Jb., Physiol. 35 : 1.

v. Gavel, L. 1939. Die "kritische Streifenbreite" als Maß der Sehschärfe bei *Drosophila melanogaster*. Zs. vergl. Physiol. 27 : 80.

Goldstein, K. & A. Gelb. 1918. Psychologische Analyse hirnpathologischer Fälle auf Grund

von Untersuchungen Hirnverletzter. I. Abh., Zur Psychologie des optischen Wahrnehmungs- und Erkennungsvorganges. Zs. gesamt. Neurol. u. Psychiatr. 41 : 1.

Hecht, S. & E. Wolf 1929. The visual acuity of the honeybee. J. gener. Physiol. 12 : 727.

Hertz, M. 1928. Wahrnehmungspsychologische Untersuchungen an Eichelhäher I. Zs. vergl. Physiol, 7, 144, II. Ibid. 7 : 617.

———— 1929 a. Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene I. Zs. vergl. Physiol. 8 : 693. 1929 b. II. Ibid. 11 : 107. 1931. III. Ibid. 20 : 430.

———— 1929 c. Das optische Gestaltproblem und der Tierversuch. Zool. Anz., 4. Suppl. : 23.

———— 1933 a. Ueber figurale Intensitäten und Qualitäten in der optischen Wahrnehmung der Biene. Biol. Zbl. 53 : 10.

———— 1933 b. Ueber das Verhalten des Einsiedlerkrebses, *Clibanarius misanthropus* gegenüber verschiedenen Gehäuseformen. Zs. vergl. Physiol. 18 : 597.

———— 1934 a. Zur Physiologie des Formen- und Bewegungssehens. Optomotorische Versuche an Fliegen. Ibid. 20 : 430. 1934 b. II. Auflösungsvermögen des Bienenauges und optomotorische Reaktion. Ibid. 21 : 579. III. Figurale Unterscheidung und reziproke Dressuren bei der Biene. Ibid. 21 : 604.

———— 1934 d. Zur Physiologie der gesehenen Bewegung. Biol. Zbl. 54 : 250.

———— 1935. Die Untersuchungen über den Formensinn der Honigbiene. Naturw. 23 : 618.

———— 1937. Beitrag zur Farbensinn und Formensinn der Biene. Zs. vergl. Physiol. 24 : 413.

v. Hess, C. 1916. Messende Untersuchung des Lichtsinnes der Biene. Pflügers Arch. 163 : 289.

v. Hornbostel, E. M. 1926. Psychologie der Gehörserscheinungen. Handb. Physiologie 11-1 : 701.

Ilse, D. 1932. Zur "Formwahrnehmung" der Tagfalter, 1. Spontane Bevorzugung von Formmerkmalen durch Vanessen. Zs. vergl. Physiol. 17 : 537.

Koffka, K. 1935. Principles of gestalt psychology, New York.

Köhler, W. 1929. Gestalt psychology, London.

Klüver, H. 1933. Behavior mechanisms in monkey, Chicago.

Krechevsky, I. 1938. An experimental investigation of the principle of proximity in the visual perception of the rat. J. exp. Psychol. 22 : 498.

Kugler, H. 1930. Blütenbiologische Untersuchungen mit Hummeln, I. Der Farbensinn der Tiere—Die optische Bindung in der Natur—Das Saftmalproblem. Planta 10 : 229 ; 1935. Die Anlockung von Neulingen durch Blüten. Ibid., 23, 692 ; 1936 a. VIII. Zur Nachanlockung von Neulingen — Versuche mit der Schmarotzerhummeln, *Psithyrus rupestris* (F.) — Zum Rotfarbensinn der Hummeln. Ibid. 25 : 346.

———— 1936 b. Hummeln als Blütenbesucher. Eine experimentelle Blütenökologie. Naturw. 24 : 356.

Lashley, K. S. 1938. The mechanism of vision, XV. Preliminary studies of the rat's capacity for detailed vision. J. gener. Psychol. 18 : 123.

Müller, D. 1930. Sinnesphysiologische und psychologische Untersuchungen an Musteliden. Zs. vergl. Physiol. 12 : 293.

Müller, E. 1931. Experimentelle Untersuchungen an Bienen und Ameisen über die Funktionsweise der Stirnocellen. Ibid. 14 : 348.

Opfinger, E. 1931. Über die Orientierung der Biene an der Futterquelle. Ibid. 15 : 431.

del Portillo, J. 1936. Beziehungen zwischen den Öffnungswinkeln der Ommatidien, Krümm-

ung und Gestalt der Insektenaugen und ihrer funktionellen Aufgaben. Zs. vergl. Physiol. 23 : 100.

Ribbands, C. R. 1953. The behaviour and social life of honeybees, London.

v. Schiller, P. 1939. Vergleichende Untersuchungen über Bewegungssehen. Biol. Rev. 12 : 116.

Sippell, W. L. & A. W. A. Brown 1953. Studies of the responses of the female *Aedes* mosquito. V. The role of visual factors. Bull. Entom. Res. 43 : 567.

Tinbergen, N. & W. Kruyt 1938. Ueber die Orientierung des Bienenwolfes (*Philanthus triangulum* Fabr.), III. Die Bevorzugung bestimmter Wegmarken. Zs. vergl. Physiol. 25 : 292.

v. Üxküll, J. & Fr. Brock. 1927. Atlas zur Bestimmung der Orte in den Sehräumen der Tiere. Ibid. 5 : 167.

———— & G. Kriszat 1934. Streitfüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen, Berlin.

Verlaine, L. 1927. L'instinct et l'intelligence chez les Hyménoptères VII. L'abstraction. Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 1927 : 58 (Sonderdruck).

Vogel, G. 1954. Das optische Weibchenschema bei *Musca domestica*. Naturw. 41 : 482.

Weyrauch, W. 1936. Wie entsteht ein Wespennest ? II. Teil, Experimentelle Analyse des Verhaltens von *Vespa germanica* F. und *Vespa vulgaris* L. beim Bau der Hülle ihres Nestes, Teil A. Formwahrnehmung. Zs. vergl. Physiol. 30 : 731.

Wigglesworth, V. B. 1950. The principles of insect physiology, 4th & rev. ed. London.

Wolf, E. 1931. Sehschärfeprüfung an Bienen im Freilandversuch. Zs. vergl. Physiol. 14 : 746.

———— 1933 a. The visual intensity discrimination of the honeybee. J. gener. Physiol. 16 : 407.

———— 1933 b. On the relation between measurements of intensity discrimination and of visual acuity in the honeybee. Ibid. 16 : 773.

———— 1933 c. Das Verhalten der Bienen gegenüber flimmernden Feldern und bevorzugten Objekten. Zs. vergl. Physiol. 20 : 151.

———— 1934. Critical frequency of flicker as a function of intensity of illumination for the eye of the bee. J. gener. Physiol. 16 : 787.

———— 1935. Der Einfluss von intermittender Reizung auf die optischen Reaktion von Insekten. Naturw. 23 : 369.

———— & G. Zerrahn-Wolf 1934. The effect of light intensity, area, flicker frequency on the visual reaction of the honeybee. J. gener. Physiol. 18 : 853.

———— & ———— 1937. Flicker and the reactions of bees to flowers. Ibid. 20 : 511.

Zerrahn, G. 1933. Formdressur und Formunterscheidung bei der Honigbiene. Zs. vergl. Physiol. 20 : 117.