

## Visuelle Schlüsselreize für die Auslösung der Beutefanghandlung beim Bachwasserläufer *Velia caprai* (Hemiptera, Heteroptera)

### 1. Untersuchung der räumlichen und zeitlichen Reizparameter mit formverschiedenen Attrappen

HEDI W. MEYER\*

Zoologisches Institut der Universität Frankfurt a. M.

Eingegangen am 12. Januar 1971

### Visual Sign Stimuli Releasing Predatory Behavior in the Water Strider *Velia caprai* (Hemiptera, Heteroptera)

#### 1. Investigation of the Spatial and Temporal Stimulus Parameters by Differently Shaped Prey Dummies

*Summary.* 1. The water bug *Velia caprai* reacts upon visual prey stimuli only when they are accompanied by vibration stimuli from the same direction. In binary choice experiments with standardized vibration stimuli and systematically varied optical stimuli the following conclusions were made from the relative choice frequencies (= *stimulus values*):

2. Independent of the object distance a black disc of  $4.0^\circ \varnothing$  (visual angle) in front of a white background has a higher stimulus value than larger or smaller discs. This optimal size does not vary with the state of hunger, but with the contrast (Fig. 6).

3. The stimulus value of pattern qualities (such as 'richness in outline, or inner structure', or the lack of it) of radially symmetrical dummies depended on size. For each tested pattern an optimal size could be determined (Figs. 5, 9, 10). When offered a dentated disc and an undentated of the same diameter *Velia* prefers the complex silhouette when the figure is small and the simple when it is large (Fig. 8). The diameter at which the preference changes (between  $3.0$  and  $4.0^\circ \varnothing$ ) varies with contrast.

4. Pattern tapes, differing in the number of small squares arranged in a row were tested in horizontal, vertical and diagonal positions. The optimal tape length varied with square size and distance (Table 5), with contrast (Fig. 12, Table 4) and tape arrangement (Fig. 11). The exciting range of tape length is followed by an inhibitory range that terminates at a neutral zone.

5. Because of the high resolving power it was concluded that the pure spatial qualities of the excitation pattern arising in the ommatidial raster could not contain all the information from environment that was proved to be relevant for the per-

---

\* Für die Anregung zur Bearbeitung dieses Themas und wertvolle Diskussionen danke ich Herrn Prof. Dr. R. Jander, Herrn Prof. Dr. D. Burkhardt, Herrn Dr. K. E. Linsenmair und Fräulein R. v. Rombach gilt mein Dank für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

ception process. Temporal qualities of the excitation pattern supplied additional information.

6. With black discs continuously shifted in different directions perception centers can be determined. Their angular distance and their spatial arrangement correspond to the ommatidial raster (Figs. 14—16, 18). The elementary functional structures responsible for the perception are called *visual units*.

7. Two horizontal rows of ommatidia in the lower middle of the eye are best qualified for discriminating dummies of the tested size and contrast (Figs. 14, 19). The discrimination power decreases progressively from frontal to lateral parts of the eye (Figs. 3, 15).

8. Simultaneous stimulation of two or more visual units shows that at most five units work together (Figs. 14—16, 21). This interacting system consists of one central excitable unit surrounded by four inhibitory units. There must be multiple sets of interacting units, all activated locally in the anterior portion of the eye.

*Zusammenfassung.* 1. Der Bachwasserläufer *Velia caprai* reagiert nur dann auf visuelle Beutereize, wenn er aus der gleichen Richtung Vibrationsreize über die Wasseroberfläche empfängt. In Zweierwahlen mit normierten Vibrationsreizen und planmäßig abgewandelten optischen Reizen werden aus den relativen Wahlfrequenzen (= relativen *Reizwerten*) die folgenden Schlüsse über das visuelle Beuteerkennen gezogen:

2. Unabhängig von der Objektentfernung ist der Reizwert einer schwarzen Kreisscheibe vor weißem Hintergrund von  $4^\circ$  (Sehwinkel) höher als der von größeren oder kleineren Scheiben. Diese optimale Objektgröße ändert sich nicht mit dem Hungerzustand der Versuchstiere, jedoch mit den Kontrastbedingungen (Abb. 6).

3. Die relative Bewertung der Musterqualitäten „geschlossene Kontur, Außen- und Innengliederung“ an radiärsymmetrischen Beuteattrappen variiert mit der Größe. Für jedes geprüfte Muster kann eine optimale Größe bestimmt werden (Abb. 5, 9, 10). Bei der Wahl zwischen einer Kreisscheibe und einer flächengleichen Zahnradfigur wird bei kleinem Durchmesser die außengegliederte, bei großem Durchmesser die ungegliederte Figur bevorzugt (Abb. 8). Der Durchmesser, bei dem die Bevorzugung umschlägt, liegt im Bereich von  $3,0$ — $4,0^\circ$  Sehwinkel und ist kontrastabhängig.

4. Schrittweise verlängerte Musterbänder aus aneinandergereihten kleinen Quadraten wurden in horizontaler, vertikaler und diagonaler Anordnung geprüft. Die optimale Bandlänge hängt vom Abstand der Kontrastgrenzen (Tabelle 5), von den gebotenen Kontrastbedingungen (Abb. 12, Tabelle 4) und der Bandanordnung (Abb. 11) ab. An einen erregenden Längenbereich schließt sich ein Hemmbereich an, der an einem Neutralbereich endet.

5. Aus dem hohen Bildauflösungsvermögen wird geschlossen, daß die rein räumlichen Eigenschaften des Erregungsmusters im Ommenraster nicht die gesamte, für den Perzeptionsvorgang nachgewiesene Umweltinformation enthalten können. Zeitliche Vorgänge im Erregungsmuster müssen zusätzliche Information liefern.

6. Mit kontinuierlich richtungsveränderten Kreisscheiben können Perzeptionsschwerpunkte nachgewiesen werden, deren Winkelabstand und horizontal-vertikale Anordnung sich mit dem Ommatidienraster decken (Abb. 14—16, 18). Die für die Perzeption verantwortlichen funktionellen Elementarstrukturen werden *Scheinheiten* genannt.

7. Zwei äquatorparallele Ommatidienreihen in der unteren Augenmitte sind am besten zur Unterscheidung von Attrappen der geprüften Größenordnung und Kontraststärke geeignet (Abb. 14, 19), wobei die Empfindlichkeit von frontal nach lateral abnimmt (Abb. 3, 15).

8. Bei Simultanreizung mehrerer Seheinheiten kann ein um eine zentrale erregende Einheit liegender Ring aus maximal 4 hemmenden Einheiten nachgewiesen werden (Abb. 14—16, 21). Dieses Interaktionssystem aus zentraler erregender Einheit und lateralen inhibierenden Einheiten muß mehrfach repräsentiert sein und wird im vorderen Augenbereich jeweils lokal aktiviert.

### A. Einleitung

Die meisten Insekten besitzen hochkomplexe Augen, über deren Leistungsfähigkeit wir heute vor allem durch die Anwendung elektro-physiologischer und mikrophotometrischer Methoden relativ gut unterrichtet sind (Autrum, 1958; Burkhardt, 1961; Kirschfeld, 1965; Bullock und Horridge, 1965; Langer, 1966). Hingegen ist unser Wissen über die weitere Informationsverarbeitung im visuellen System sehr begrenzt. Die ethologische Analyse des bei Insekten weit verbreiteten Formensehens (Jacobs-Jessen, 1959; Voss, 1967; Wehner und Lindauer, 1967; Jander, 1968) kann hier Kenntnislücken schließen.

*Formensehen* soll definiert sein als die Fähigkeit, räumliche Ordnungsprinzipien zwischen Bildelementen zu erkennen. Die hierfür erforderliche Information kann durch Simultanvergleich zwischen den Erregungen vieler Seheinheiten mit verschiedener Richtcharakteristik gewonnen werden oder durch sukzessives Abtasten von Bildpunkten. Letzteres setzt bei schneller Bewegung ein hohes zeitliches Auflösungsvermögen voraus. Da dies für Insekten oft zutrifft, darf angenommen werden, daß in ihrem Formensehen dem Abtasten von Bildstrukturen besondere Bedeutung zukommt (Autrum, 1958).

Ein Hauptziel dieser Arbeit ist es, mit Hilfe eines Perzeptionsmechanismus, der auf einfache optische Formmerkmale anspricht, die relative Bedeutung der beiden oben genannten Methoden der Informationsaufnahme zu bestimmen. Dazu müssen im einen wie im anderen Fall diejenigen Reizparameter ermittelt werden, auf die dieser Perzeptionsmechanismus selektiv anspricht. Weiteres Ziel ist der Entwurf eines Funktionsmodells, von dem alle wesentlichen Leistungen des Perzeptionssystems abgeleitet werden können.

Als Reaktion ist der Beutefang bei *Velia caprai* besonders geeignet, da sich dieser während des ganzen Jahres zu jeder Tageszeit leicht und häufig auslösen läßt.

Für das visuelle Beuteerkennen kommen nach den bisherigen Erfahrungen Schlüsselmerkmale wie Größe (z. B. Baldus, 1926; Drees, 1952; Hoppenheit, 1964), Grad der Gliederung und Form (Drees, 1952; Hoppenheit, 1964), Kontrastverhältnisse (Drees, 1952; Gardner, 1966) und Bewegung (Baldus, 1926; Gaffron, 1934; Rilling und Mitarb., 1959; Parker 1965; Etienne, 1968, 1969) in Betracht.

*Liste der benutzten Abkürzungen*

- $\alpha, \alpha', \beta, \gamma, \delta$  sind Schwinkel, welche die Orte beschreiben, wo das Versuchstier Beuteattrappen sieht.  $\alpha$  = Höhe vom Horizont bis zum Zentrum einer radiärsymmetrischen Attrappe.  $\alpha' = \alpha +$  Radius der Testattrappe in Grad Schwinkel.  $\beta, \gamma$  = Abstand des Mittelpunktes einer horizontal bzw. diagonal verschobenen Attrappe von Zentralstellung (S. 286).  $\delta$  = zwischen den Zentren der Vergleichsattrappen liegender Horizontalwinkel (identisch mit dem Winkel zwischen den beiden Vibrationszentren).
- $x$  geradliniger Abstand zwischen den Zentren der Vergleichsattrappen (Abb. 1).
- $R$  Abstand zwischen Versuchstier ( $V$ ) und Beuteattrappe ( $A$ ) = Reizdistanz (Abb. 1).
- $h, v, d$  horizontal, vertikal, diagonal.
- $\varnothing^\circ$  Durchmesser der Testattrappe, angegeben in Grad Schwinkel.
- $R\%$  relative Häufigkeit der Entscheidungen in Prozent zugunsten einer Attrappe.
- $n$  Zahl der registrierten Wahlhandlungen pro Reizsituation.
- $a, b, c$  usw. Seheinheiten, d. h. kleinste funktionelle Einheiten, die das räumliche Auflösungsvermögen nach unten begrenzen (wahrscheinlich mit Ommatidien identisch). Ommatidien werden gleich bezeichnet (hierzu Abb. 17).
- $M$  Perzeptionsschwerpunkt, = Maximum der gaussverteilten Richtungsempfindlichkeit einer Seinheit.
- $G$  Grenzbereich zwischen benachbarten Seheinheiten bzw. Ommatidien.
- $s(w); w(s); g(s)$  Das Zeichen vor der Klammer gibt die Stärke der Reflexion der Beuteattrappe an. Zeichen in Klammern: Stärke der Lichtreflexion des Attrappenhalters und des Wannenmaterials, sofern nicht anders vermerkt.  $s$  = schwarz;  $w$  = weiß;  $g$  = 50% der Reflexion von  $w$ .
- $p$  die Wahrscheinlichkeit, zufällig einem Meßwert zu begegnen, der mit der hypothetischen Erwartung übereinstimmt.

**B. Material, Methode und Vorversuche***I. Freilandbeobachtungen und Haltung der Versuchstiere*

*Velia caprai*, der Bachwasserläufer, zählt zu den gesellig lebenden gerroiden Wanzen. Im Spätherbst findet man nicht selten größere Ansammlungen dieser auch im Winter aktiven Wasserläufer in geschützten Buchten sauberer, mäßig schnell fließender Gewässer. Sie bevorzugen Bäche und Gräben mit reicher krautiger Ufervegetation und ernähren sich von kleinen Insekten, die auf das Wasser gefallen sind.

Die Fanghandlung ist nicht so streng in mehrere Phasen gegliedert wie bei verschiedenen einheimischen *Gerris*-Arten. Diese schwimmen bis auf Sprungdistanz heran, fixieren kurz und springen die Beute an. Bei *Velia* geht die Annäherung meist fließend in den Angriff über.

Die aus Taunusbächen gefangenen Tiere werden auf stehendem Wasser in Plastikwannen gehalten. Es erwies sich als zweckmäßig, sie nicht einzeln, sondern gruppenweise in die Versuchswanne (70 × 45 × 30 cm; Wasserstand 10 cm) umzusetzen, da sie dann weniger empfindlich auf Störungen reagieren. Jedes Tier wird dort individuell geprüft und wählt bei einer Gruppenstärke von 20 im statistischen Mittel 15—20mal. Velien zeigen hiernach noch keine merklichen Ermüdungserscheinungen. Trotzdem wird die Gruppe gewechselt, um möglichen Fehlern durch

Gewöhnung an den Reiz vorzubeugen. Insgesamt werden ca. 500 Versuchstiere turnusmäßig in den Test genommen und anschließend gefüttert, so daß jedes Tier etwa gleich oft unter vergleichbaren physiologischen Bedingungen zu Wahl kommt.

## II. Eliminierung des Vibrationseinflusses auf die Entscheidung nach visuellen Reizgrößen

Jordan (1929), Liche (1936), v. Mitis (1937) u. a. beobachteten, daß kleine zapfenartige Objekte auf dem Wasserspiegel Gerriden oft aus großer Distanz heranzulocken vermögen und Fangverhalten auslösen. Sie schlossen auf die Beteiligung sowohl mechanischer als auch visueller Signalreize an der Aktivierung des Perzeptionsmechanismus für Beutereize. Rensing (1962), der die Erschütterungsempfindlichkeit von Velien und Gerriden untersuchte, fand, daß intakte wie augenlackierte Tiere vornehmlich auf Vibrationsreize reagieren. Er folgerte daraus, daß optische Reize für Anlockung und Auslösung der Fanghandlung bedeutungslos seien. Es fehlt hier aber der Nachweis, daß bei Richtungsgleichheit der Reizquellen die Kombination beider Reizmodalitäten nicht besser wirkt als der Mechanoreiz allein.

In der von mir verwendeten Versuchsanordnung (Abb. 1) konnten nun beide Reizmodalitäten an gleicher Stelle erzeugt und simultan geprüft werden. Ein  $4 \times 3$  cm großer Attrappenhalter trägt zwei dünne (0,2 mm  $\varnothing$ ) Stahlnadeln, die im Test ca. 1 cm in das Wasser hineinragen und die Vibrationsquellen darstellen. Die Nadeln, die aus Reizdistanz (S. 267)  $0,22^\circ$  Schinkel dick erscheinen, werden der Wannenaukleidung entsprechend lackiert. Da die kleinste Scheibenfigur, die die Wahl beeinflussen kann, unter Voraussetzung guter Kontrastverhältnisse bei etwa  $1^\circ$  liegt, darf als sicher gelten, daß die Nadeln nicht visuell reizen.

Die durchschnittliche Entfernung der unteren Kante des Attrappenhalters von der Wasseroberfläche wird möglichst genau bei 1 mm (mittlerer Fehler:  $\pm 0,4$  mm) gehalten. Der Abstand zwischen den beiden Vibrationsquellen wird so gewählt, daß diese vom Tier unter einem Winkel  $\delta$  von etwa  $35^\circ$  wahrgenommen werden. Dieser Wert erwies sich in später erklärten Vorversuchen (Abb. 2, vgl. S. 267) als günstig.

Oberhalb der Nadeln auf dem Attrappenhalter können ein- oder beidseitig optische Marken als Beuteattrappen befestigt werden. Der rechteckige Attrappenhalter befindet sich am Ende eines 50 cm langen Glasstabes, der mit der Hand innerhalb des Testbereiches der Wanne geführt wird. Bedingt durch die feste mechanische Koppelung erzeugen die beiden Nadeln bei dieser Anordnung ein gleichartiges Wellenmuster. Zur Vermeidung von Fehlern durch Seitenstetigkeit werden die zu vergleichenden Figuren gleich häufig auf der rechten wie auf der linken Seite geboten. Nach einer jeweils festgelegten Zahl von Wahlhandlungen wird die den Attrappenhalter führende Hand gewechselt. Wird eine der beiden Attrappen gesichert bevorzugt, so ist dies allein auf Unterschiede zwischen den visuellen Reizmustern zurückzuführen. Die Wahl wird bei der angegebenen Reizmethode nicht durch die Form der Bewegung oder die Stärke der Vibration beeinflusst.

Man erhält somit eine Versuchsanordnung, mit der simultan bei genormtem Vibrationsreiz die Wirkung verschiedener optischer Qualitäten eines Beuteersatzes geprüft werden kann.

Selektivität eines auswertenden Mechanismus setzt voraus, daß bestimmte Filter- und Integrationsleistungen vom reizübertragenden und -auswertenden System erbracht werden. Der letztlich resultierende, für die nachfolgende Reaktion des Tieres maßgebliche Reizwert kann in dem hier angewandten Verfahren der simultanen Zweierwahl ausschließlich anhand der relativen Wahlhäufigkeiten gemessen werden. Wenn in den folgenden Ausführungen von Reizwerten gesprochen wird, so sind diese in jedem Fall durch relative Reaktionshäufigkeiten auszudrücken. Als

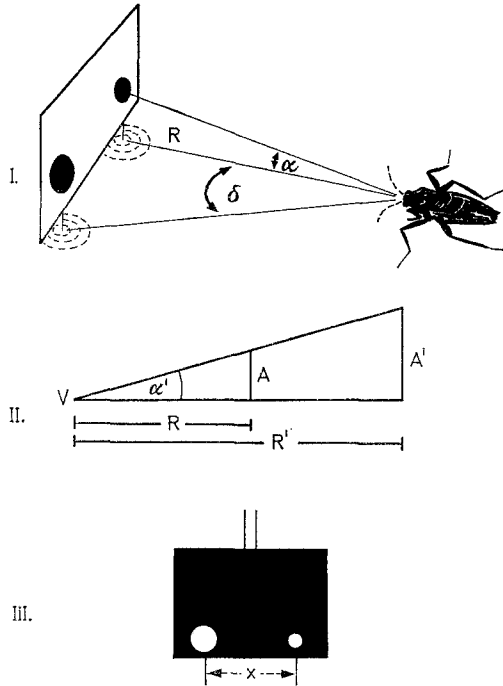


Abb. 1. Geometrie der Testanordnung. *I* Aus Reizdistanz  $R$  wählt das Versuchstier zwischen zwei verschiedenen Figuren, die über zwei Vibrationszentren (Nadeln) in einem Winkelabstand  $\delta$  geboten werden.  $\alpha$  Winkelabstand zwischen Horizont und Scheibenzentrum. *II* Zur Prüfung auf Entfernungssehen werden dem Versuchstier  $V$  zwei verschieden große Kreisscheiben unter konstantem Höhenwinkel  $\alpha'$  in Reizdistanz  $R$  und  $R'$  geboten.  $A$  und  $A'$  Abstand des oberen Scheibenrandes vom Horizont. *III* Bau des Attrappenhalters. Die Zentren der zu vergleichenden Figuren sind auf gleicher Höhe befestigt.  $x$  und  $R$  bleiben in allen Versuchen konstant, so daß immer unter einem Horizontalwinkel  $\delta$  von  $35^\circ$  gewählt wird

Wahl wird nur die eindeutige Zuwendung zu einem der jeweils verglichenen Objekte gezählt.

Um eine möglichst genaue Auskunft über Reizwertveränderungen bei Variation eines Attrappenmerkmals zu erhalten, sind Serienversuche, in denen das betreffende Merkmal in kleinen Schritten verändert wird, unerlässlich. Die während einer solchen Versuchsreihe konstant gehaltene Vergleichsfigur wird *Standardfigur* genannt. Da die relativen Wahlhäufigkeiten immer nur positive Werte annehmen, können Reizparameter, welche die Reaktion hemmen, nicht isoliert bestimmt werden. Hemmende Merkmale werden dadurch identifiziert, daß sie den Reizwert eines gleichzeitig gebotenen erregenden Merkmals mindern (vgl. hierzu auch S. 268).

### III. Prüfung auf Entfernungssehen

Nicht alle räuberisch lebenden Insekten haben die Fähigkeit, die Entfernung zum Beutetier mit Hilfe des optischen Sinnes messen zu können. *Notonecta* bspw. erkennt die Entfernung zur Beute aufgrund des entstehenden vibratorischen Reiz-

Tabelle 1. Zusammenhang zwischen absoluter Objektgröße und Wahlhäufigkeit. Zwei Figurenpaare werden unter konstanten Schwinkeln in verschiedener Reizdistanz zur Wahl gestellt.  $a$ ,  $b$  = die simultan gebotenen Kreisscheiben. Weitere Abkürzungen im Text

Attrappen- $\varnothing$		Reizdistanz (R) cm					
$a$	$b$	5,0		10,0		15,0	
		$n$	R% für $b$	$n$	R% für $b$	$n$	R% für $b$
3,40°	4,00°	200	79,0	200	81,5	200	79,0
4,57°	4,00°	200	80,0	300	75,7	300	78,3

gefälltes (Markl und Wiese, 1969). Bei *Parastagmatoptera* (Rilling u. Mitarb., 1959), *Mantis* (Maldonado und Levin, 1967) und *Aeschna*-Larven (Baldus, 1926) sind optische Entfernungswahrnehmung und Distanzverrechnung im Handlungsablauf nachgewiesen.

Um zu prüfen, ob auch *Velia* Beuteentfernungen bei der simultanen Zweierwahl visuell abschätzen kann, wird die scharfe Reaktion der Tiere auf die optimale Objektgröße (vgl. Abb. 5) herangezogen. Läßt man unter einem Horizontalwinkel  $\delta$  von 35° aus 5,0 cm Distanz zwischen zwei schwarzen Kreisscheiben der Durchmesser 4° und 3,4° wählen, so entscheidet sich *Velia* ohne weitere Annäherung entlang der Winkelhalbierenden für das reizwirksamere Objekt (= 4°  $\varnothing$ , vgl. Tabelle 1, Spalte 1). Vergrößert man in der beschriebenen Anordnung alle Maße ( $R$ ,  $x$ ,  $\varnothing$  der Attrappen, s. Abkürzungsliste) um den Faktor 2, ohne die Schwinkel  $\alpha'$  und  $\delta$  zu verändern (Abb. 1, II), so muß das Tier nun aus der doppelten Reizdistanz =  $R'$  (10 cm) wieder zwischen einer 4° und einer 3,4° großen Kreisscheibe wählen. Die signifikant häufigere Wahl der unter 4° sichtbaren Figur aus jeder geprüften Reizdistanz (Tabelle 1, Spalte 2, 3) beweist, daß *Velia* unter den gebotenen Versuchsbedingungen nicht die absolute Größe bewertet, sondern unabhängig von dieser nur den Schwinkel, unter dem das Objekt erscheint.

Dieser Test schließt nicht aus, daß irgend eine Form von Entfernungsehen in anderem Zusammenhang nachgewiesen werden kann. Für das Verständnis der folgenden Versuche ist wichtig festzuhalten, daß es für das Beuteerkennen von *Velia* keine entfernungsabhängige Größenperzeption gibt, die man unter Insekten bis jetzt nur von der Hummel kennt (Jacobs-Jessen, 1959).

#### IV. Optimaler Entscheidungswinkel und horizontales Differenziervermögen

Gesucht ist der optimale *Wahlwinkel*, d. h. derjenige Winkel  $\delta$  im optimalen Differenzierbereich, bei welchem möglichst viele Velien ohne weitere Annäherung an die Reizquelle mit maximaler Häufigkeit wählen. Velien werden durch Vibration als Fernreiz zu einer Beute gelockt. Bietet man ihnen aus 30 cm Reizdistanz zwei gleich starke Vibrationsquellen (Nadelreize) im Abstand von 3 cm, so beobachtet man folgendes: Beim Eintauchen der Nadeln steuern sie zunächst mehr oder weniger gerichtet auf die Reizzentren zu und schwimmen bei weiterer Annäherung sehr exakt entlang der Winkelhalbierenden von  $\delta$ . In einem Abstand von ca. 5,0 cm zu den beiden Zentren (d. h. bei  $\delta = 35^\circ$ ) wählen 81 % aller Tiere ( $n = 350$ ) gleich häufig und ohne weiteres Heranschwimmen einen der beiden Reize. Dieser Versuch beweist, daß *Velia* erst bei einem Mindest-Winkelabstand  $\delta$ , der auf rein mechanischer Orien-

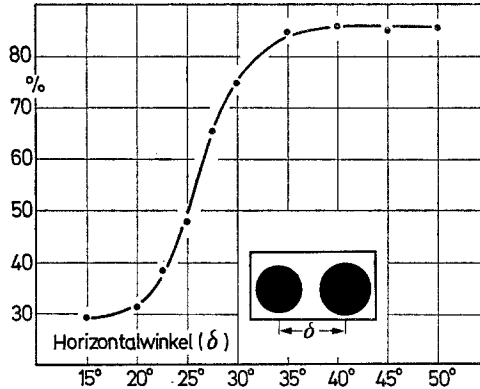


Abb. 2. Prozentuale Häufigkeit der Velien, die sich bei gegebener Reizdistanz ( $R = 10$  cm) ohne weitere Annäherung für eine der beiden zur Wahl gebotenen Kreisscheiben (4 und  $4,6^\circ \varnothing$ ) entscheiden (Ordinate), in Abhängigkeit vom Sehwinkelabstand  $\delta$  zwischen den beiden Attrappen (Abszisse)

tierung beruht, ohne weitere Zielannäherung alternativ wählt. Alle über diesem Grenzwinkelbereich liegenden Winkel werden optimale *Entscheidungswinkel* genannt.

Zur genauen Bestimmung dieses Übergangs zum Bereich der optimalen Entscheidungswinkel werden auf einem Testradius  $R$  von 10 cm (= Reizdistanz) zwei Kreisscheiben ( $4$  und  $4,6^\circ \varnothing$ ) über je einer vibrierenden Nadel auseinandergeführt. Winkel  $\delta$  wächst in Schritten von  $2,5$  bzw.  $5,0^\circ$  an. Gezählt werden alle Wahlen aus  $R$ . Man erhält eine sigmoide Häufigkeitsverteilung (Abb. 2). Bei einem Winkel  $\delta = 15^\circ$  entscheiden nur etwa 30% aller Tiere aus Reizdistanz. Die Mehrzahl nähert sich zunächst entlang der Winkelhalbierenden und wählt aus geringerem Abstand. Bei  $\delta = 26^\circ$  erreicht die Zahl der Wahlen aus  $R$  etwa 50%. Ein Winkel von  $35^\circ$  ermöglicht maximale Wahlhäufigkeiten aus Reizdistanz. Dieser Versuch zeigt, daß *Velia* sich bei gebotenen Winkelabstand  $\delta < 35^\circ$  zwischen zwei Attrappen meistens den für die Wahl günstigsten Horizontalwinkel  $\delta = 35^\circ$  selbst sucht.

Zur Prüfung des Unterscheidungsvermögens im Winkelbereich  $30 \leq \delta \leq 180^\circ$  werden die beiden Reizmarken nun auf konstantem Testradius ( $R = 10$  cm) weiter um das Tier auseinandergeführt. Bei Horizontalwinkeln größer als  $35^\circ$  beträgt der Anteil der Tiere, die nicht aus  $R$  wählen, zunächst konstant 9–14%. Überschreitet  $\delta$   $140^\circ$ , sinkt die Zahl der Winkelkorrekturen bis auf 3% aller Wahlen ab. Im Winkelbereich  $30 \leq \delta \leq 80^\circ$  reagiert *Velia* mit gleich hoher Empfindlichkeit auf Reizwertunterschiede (= optimaler *Differenzierbereich*; 75–80  $R\%$  für  $4^\circ \varnothing$ ,  $n$  jeweils 200 pro Meßpunkt; vgl. Abb. 3). Danach nimmt das Unterscheidungsvermögen langsam ab und erreicht zwischen  $\delta = 140$ – $180^\circ$  den Nullpunkt (5,0 Probit). Die vorn genannten Kriterien für den optimalen Wahlwinkel sind demnach im Bereich von  $35 \leq \delta \leq 80^\circ$  erfüllt. In allen späteren Versuchen werden die beiden Attrappen der Testanordnung im optimalen Wahlwinkelabstand von  $35^\circ$  geboten. Die Reizdistanz bleibt dort konstant bei 5,0 cm. Bei dieser kurzen Wahlentfernung wird der individuelle Versuch nur selten durch gleichfalls alarmierte andere Tiere gestört. Wahlen, die nicht aus Reizdistanz getroffen werden (zwischen 9 und 14%), werden nicht gezählt.



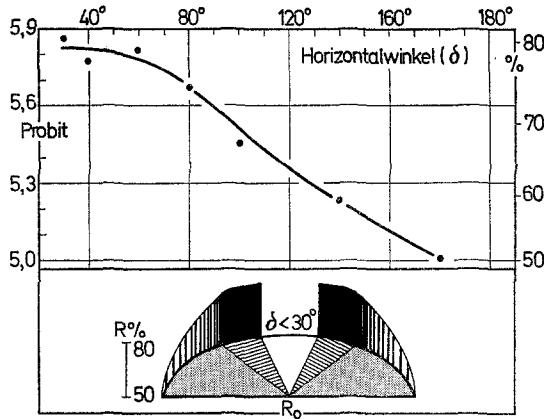


Abb. 3. Wahlhäufigkeit einer Kreisscheibe von  $4^\circ \varnothing$  gegenüber einer solchen von  $4,6^\circ \varnothing$  (Ordinate) in Abhängigkeit vom Sehwinkelabstand  $\delta$ . Das Einschaltbild zeigt die Abnahme der Unterscheidungsfähigkeit nach lateral. Maximale Unterscheidung im Winkelbereich  $30^\circ \leq \delta \leq 80^\circ$  (schwarz). Für Winkelabstände  $< 30^\circ$  (weißer Zwischenraum) fehlen Angaben über die Unterscheidungsfähigkeit wegen der Unterschreitung des Bereichs optimaler Entscheidungswinkel

#### V. Auswertung und Statistik, Probitprobe

Zur statistischen Sicherung der Ergebnisse werden nach Bedarf die verschiedenen Varianten des  $\chi^2$ -Verfahrens (Linder, 1964; Mittenecker, 1966) angewandt. Als Signifikanzgrenze gilt  $p \leq 1\%$ . Extremwerte in Kurven und deren benachbarte Meßpunkte sind in der Regel durch größere Stichproben belegt ( $n = 300-800$ ) als die übrigen Kurvenpunkte ( $n = 100-200$ ).

Wächst ein Reiz, der keinen meßbaren Reizwert (S. 264) besitzt, langsam an, dann kann man anhand der Reaktionshäufigkeiten die Reizgröße bestimmen, die gerade eine signifikante Reizwertsteigerung bei gegebener Stichprobengröße ( $n$ ) erzeugt. Im folgenden wird der Übergang von nicht meßbarem Reizwert zu meßbarem Reaktionsanstieg bei Reizverstärkung als Meßschwelle für Veränderungen im Wahlverhalten bezeichnet. Wenn eine echte Reizschwelle existiert, dann ist sie kleiner oder gleich dieser Meßschwelle. „Schwellenwerte“ können im unteren Bereich der Probitskala durch Anstoßen der Reaktion am Neutralwahlenplateau (weiter unten) vorgetäuscht werden. Von einer Schwelle der Reaktion soll daher nur gesprochen werden, wenn der beschriebene Übergang von Nichtbewertung zu meßbarer Bewertung im gesichert verzerrungsfreien Bereich der Einheitenskala stattfindet.

Erregung (Hemmung) liegt vor, wenn eine Reizvergrößerung die Zahl der Entscheidungen erhöht (herabsetzt). Nicht immer ist Erregungszunahme die Ursache eines Kurvenanstiegs. Er kann auch durch nachlassende Inhibition bei Reizverminderung eintreten. Dies muß von Fall zu Fall untersucht werden.

Die Optimalwerte der Reizparameter (z. B. für die Beutegröße, die Kontraststärke usw.) werden nach meinen sämtlichen Erfahrungen nicht durch den physiologischen Zustand der Versuchstiere verändert. Wohl aber treten Schwankungen in der Höhe der relativen Reizwertunterschiede zwischen Vergleichsattrappen auf, wenn eine Versuchsreihe nach längerer Zeit wiederholt wird (Abb. 4) oder die Versuchsbedingungen variiert werden (Hunger! vgl. Abschnitt C I.).

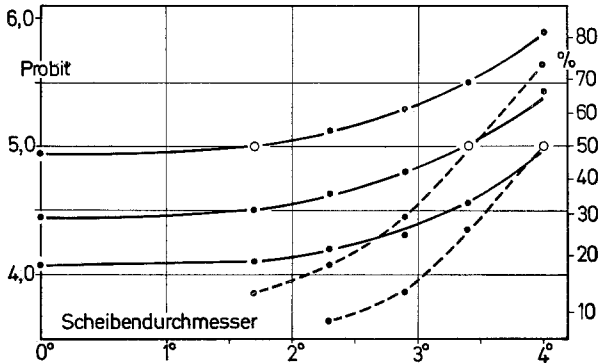


Abb. 4. Linearitätsprobe zur Prüfung der Anwendbarkeit des Probitmaßstabs. Ordinate: relativer Reizwert der geprüften Kreisscheiben im Vergleich zur Standardfigur (Kreismarke) in Abhängigkeit vom Scheibendurchmesser in Grad Sehwinkel (Abszisse). Jeder Kurvenpunkt basiert auf 200 Wahlen. Versuche vom Dezember 1967 - - -, vom Juni 1968 —

Meßkurven, die nachfolgend miteinander verglichen werden, sind immer unter standardisierten Testbedingungen innerhalb weniger Tage entstanden. In diesem Fall lassen sich keine Schwankungen der relativen Reizwerte feststellen (vgl. Abb. 5).

Da die Prozentskala nicht geeignet ist, Beziehungen zwischen Wahlhäufigkeiten und den veränderten Reizmerkmalen unverzerrt wiederzugeben, soll die Anwendbarkeit der Probittransformation durch eine Linearitätsprobe geprüft werden. Hierzu werden die Reizwerte anwachsender schwarzer Kreisscheiben durch Vergleich mit mehreren, der Größenfolge entnommenen Standardfiguren bestimmt. Man erhält eine Schar von Reizwertkurven, deren Form bei Verwendung des Probitmaßstabs unabhängig von den in den verschiedenen Serien benutzten Standardfiguren ist (Abb. 4: ausgezogene Kurven, Juniversuch). Die so gewonnenen Kurven haben untereinander einen konstanten Ordinatenabstand. Ihre relative Lage zur Ordinatenskala wird durch die Reizwertunterschiede der gewählten Standardfiguren bestimmt. Die Konstanz des Ordinatenabstandes zwischen den aufgezeichneten Kurven dieser Versuchsgruppe weist darauf hin, daß Velien Reizwerte subtraktiv vergleichen. Dies gilt nach Jander (1968) als Kriterium für die Anwendbarkeit der Probittransformation. Als Nullpunkt der drei ausgezogenen Kurven der Abb. 4, die im gesichert verzerrungsfreien Bereich der Einheitenskala zwischen 4,16 und 5,84 Probit liegen, darf der Reizwert der vibrierenden Nadel angesehen werden.

Auch die zweite Kurvenschar der Abb. 4 (unterbrochene Linie, Dezemberversuch) belegt in weiten Bereichen die Konstanz der Ordinatenabstände. Die sich andeutende Konvergenz im Meßbereich unter 4,16 Probit könnte auf Verzerrung im unteren Teil der Einheitenskala hindeuten. Die Stärke der Kurvendeformation hängt von dem Maße der dem experimentell bestimmten Gesamtteil aller Wahlen beigemischten ungerichteten Entscheidungen ab (= Neutralwahlen, nach Jander, 1968), die von echten Vergleichswahlen abzutrennen sind. Dieser Neutralwahlenanteil kann an der Ordinatenhöhe abgelesen werden, bei der eine Reiz-Reaktionskurve bei fortgesetzter Reizveränderung nicht mehr mit gleichbleibendem Ordinatenabstand zu einer Vergleichskurve verläuft, sondern zu dieser konvergiert. Extrapoliert man das nicht untersuchte Kurvenstück der unteren Kurve in Abb. 4 bis

zum Nullpunkt (= Schnittpunkt mit der Ordinate), dann läuft die Kurve hier auf der Höhe von 3,36 Probit (= 5%) parallel zur Abszisse. Der Anteil an Neutralwahlen kann auf etwa 10% geschätzt werden. Für die zweite Kurve von unten (Abb. 4) beträgt er ca. 30%. Seine Größe hängt offensichtlich vom Reizwert der konkurrierenden Figuren ab. Die übrigen Kurven der Abb. 4 konvergieren nicht, d. h. sie sind nicht verzerrt.

Durch eine Mischwahltransformation (Jander, 1968) kann diese Störgröße weitgehend eliminiert werden. Hierauf wird aber verzichtet, da sich die Kurven der nachfolgenden Abbildungen im wesentlichen auf den Bereich  $5 \pm 1$  Probit konzentrieren, in welchem die Verzerrungen durch beigemischte Neutralwahlen so gering sind, daß sie vernachlässigt werden können.

### VI. Relative Leuchtdichten und Kontraste

Ohne genaue Berücksichtigung der Spektralverteilung wurden mit Hilfe einer Selenphotozelle absolute Leuchtdichten der reflektierenden Flächen unter den Testbedingungen bestimmt und daraus die für die Versuchsinterpretation entscheidenden relativen Leuchtdichten errechnet. Die Attrappenhalter werden mit dem Material der Wannenauskleidung bezogen. Der stärkste Kontrast  $K$  zwischen Figur und Hintergrund liegt bei 0,95, berechnet nach der Formel:

$$K = \frac{L_1 - L_2}{L_1 + L_2}.$$

$K$  = Kontrast;  $L_{1,2}$  = die mit der Photozelle bestimmten Leuchtdichten von Testattrappe und Hintergrund in Stilb, wobei für  $L_1$  immer der größere Wert eingesetzt wird.

## C. Versuche mit formverschiedenen Attrappen

### I. Bestimmung der optimal wirksamen Merkmale einer Beute

#### 1. Beutegröße

Die Wirkung der Größe einer Beute auf das Fangverhalten räuberisch lebender Arthropoden wurde schon mehrfach geprüft (siehe Einleitung). Bei Salticiden (Drees, 1952) und Odonatenlarven (Hoppenheit, 1964) scheint die Beutegröße, die im Extremfall gerade noch Fangverhalten auslöst (= maximale Größe), nicht absolut festzuliegen, sondern mit dem Hunger der Tiere anzusteigen. Bisher liegt eine Untersuchung der Wirkung kontinuierlich anwachsender Beuteattrappen nur für Libellenlarven (Hoppenheit, 1964) vor. Die untere Grenze dessen, was Schnappreflexe auslösen kann, ist nicht exakt zu ermitteln. Eine optimale Größe, definiert als das Figurenmaß, das unter allen kleineren bzw. größeren Vergleichsfiguren die höchste Wahlfrequenz erzielt, wurde nicht gefunden. Vielmehr existiert ein breiterer Größenbereich maximaler Reizwirksamkeit, dessen untere Grenze nicht bestimmt wurde. Wird er überschritten, nimmt die Hemmung der Fangreaktion zu. Da die angewandte Sukzessivmethode nicht die zum Nachweis feiner Reizwertdifferenzen erforderliche Empfindlichkeit des Simultanprüfverfahrens besitzt (vgl. Jander, 1968), soll dieses Resultat nicht ohne Vorbehalt betrachtet werden. Zudem

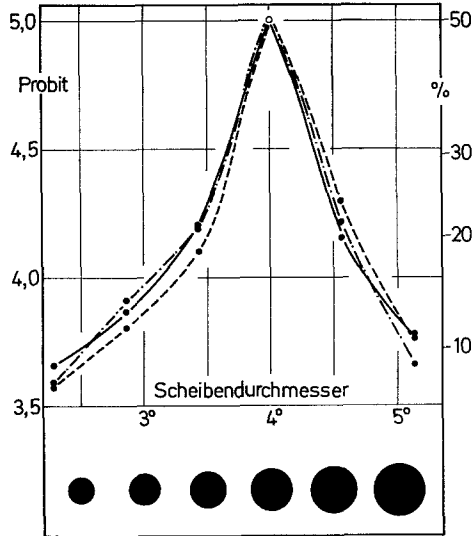


Abb. 5. Die relativen Reizwerte von schwarzen Kreisscheiben beim Vergleich mit einer 4° großen Scheibe  $\circ$  (= Ordinate) werden in Abhängigkeit vom Scheibendurchmesser (Abszisse) bestimmt. Kontrast  $s(w)$ . Die Reizdistanz beträgt 5 cm —, 10 cm - - - und 15 cm - · - ·.  $\Sigma n = 9800$

kann nach neueren Untersuchungen (Etienne, 1968, 1969) erwartet werden, daß bei Odonatenlarven ein schärferes optisches Unterscheidungsvermögen als das oben beschriebene ausgebildet ist.

Abb. 5 zeigt die experimentell geprüfte Beziehung zwischen Objektgröße und Wahlhäufigkeit für *Velia*. Schwarze Kreisscheiben vor weißem Hintergrund [Symbol:  $s(w)$ ] treten mit einer Standardfigur von 4°  $\varnothing$  in Konkurrenz. *Velia* sieht die zu vergleichenden Figuren aus drei verschiedenen Reizdistanzen von genau 5,0, 10,0 und 15,0 cm immer unter dem Horizontalwinkel  $\delta$  von 35°. Der Scheibendurchmesser der beiden Attrappen  $A_{1,2}$  wird dabei so vergrößert, daß er aus jeder Reizdistanz unter gleichem Höhenwinkel  $\alpha'_{1,2}$  erscheint. Die drei gemessenen Reizwertkurven verlaufen eindeutig kongruent (vgl. Abschnitt B III). Kreisscheiben um 4°  $\varnothing$  werden unter den gebotenen Versuchsbedingungen gegenüber größeren oder kleineren Scheiben stark bevorzugt.

Der Einfluß von Hunger auf die Bewertung der Figurengröße wird in einem Dauerhungerversuch über 144 Std getestet. 48 Hungerstunden entsprechen den Regelbedingungen. Unter dem Einfluß wachsenden Hungers steigt der relative Reizwert nicht optimaler Figuren (Tabelle 2). Die optimale Größe um 4° Scheibendurchmesser ist jedoch unabhängig vom Hungerzustand des Tieres.

Tabelle 2. *Beziehung zwischen Objektgröße und Reizwert bei verschieden starkem Hunger. Standardfigur:  $3,4^\circ \varnothing$ . Kontrast:  $s(w)$ . Als Null-Hypothese wird angenommen, daß gleich große Scheiben unabhängig vom Hungerzustand gleichen Reizwert besitzen*

$\varnothing^\circ$	Hungerstunden				Statistik
	48 Std		144 Std		
	<i>n</i>	R%	<i>n</i>	R%	
2,3	540	34,0	500	46,8	$p < 0,01$
2,9	340	42,0	200	47,5	$p < 0,05$
4,0	400	74,5	240	69,1	$p < 0,05$
4,6	300	30,6	340	44,7	$p < 0,05$

Ähnliche quantitativ erfaßbare Schwankungen des Reizwertes werden auch dann beobachtet, wenn Messungen zu verschiedenen Jahreszeiten durchgeführt werden (vgl. Abb. 4). Unter Freilandbedingungen nehmen Velien im Winter kaum noch Nahrung auf, während sie im Juni äußerst freßaktiv sind. Die im Dezember aufgezeichneten Beutegrößenkurven verlaufen steiler, die relativen Reizwertdifferenzen zwischen vergleichbaren Figurenpaaren sind signifikant größer als die im Sommerversuch. Nach einer Mischwahltransformation (vgl. S. 270) der Kurven wird deutlich, daß diese Schwankungen nicht durch eine unterschiedliche Beimischung von Neutralwahlen verursacht werden, sondern echte Schwankungen der Reizwerte darstellen. Als Ursache kommt möglicherweise auch hier die verschiedene Hungerstärke der Velien in Betracht.

Läßt man die Beutegröße kontinuierlich anwachsen [Abb. 6,  $s(w)$ ], so kann man nach der Änderung der Wahlhäufigkeit drei Bereiche abgrenzen: 1. Im Erregungsbereich nimmt der Reizwert der Figur bis zum Optimalwert zu. 2. Nach dem Optimum beginnt der Hemmbereich, d. h. weitere Attrappenausdehnung führt zu einer Reizwertabnahme. 3. Diese Zone geht stetig in einen Neutralbereich über, in dem fortgesetzte Größenzunahme den Reizwert nicht mehr verändert. Der Neutralbereich beginnt für Schwarz vor Weiß zwischen  $6$  und  $8^\circ$  Schwinkel.

Fluchtreaktionen auf visuelle Reize wurden unter meinen Versuchsbedingungen nie beobachtet.

## 2. Kontrast

Vertauscht man die Kontrastverhältnisse und bietet weiße Kreisscheiben vor Schwarz [Abb. 6,  $w(s)$ ], so verschiebt sich das Größenoptimum in Richtung kleinerer Schwinkel (von  $4^\circ$  nach  $3,4^\circ \varnothing$ ). Verwendet man statt Weiß ein mittleres Grau vor Schwarz ( $=1/2$  Kontrast), nimmt die Vorzugsgröße zu ( $4,57^\circ \varnothing$ ). Damit ist nachgewiesen, daß das Größen-

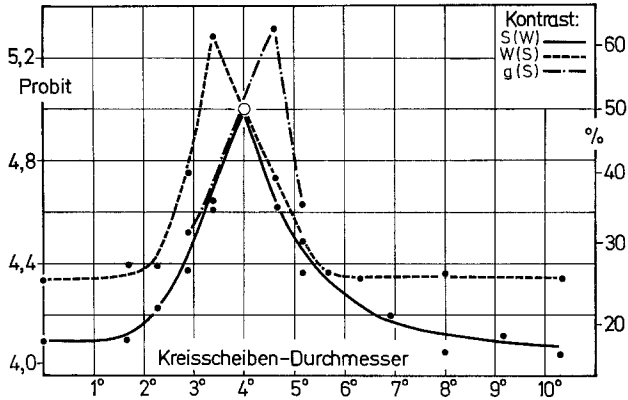
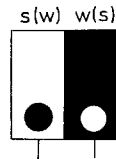


Abb. 6. Abhängigkeit des relativen Reizwertes von Kreisscheiben (Ordinate) vom Scheibendurchmesser (Abszisse). Standardfigur wie in Abb. 5. Kontraste:  $s(w)$  = Schwarz vor Weiß = umgekehrter Kontrast von  $w(s) \cdot g(s)$  = Grau vor Schwarz =  $\frac{1}{2}$  Kontrast.  $\Sigma n = 4400$

Tabelle 3. Abhängigkeit des Reizwertes gleich großer schwarzer und weißer Kreisscheiben von der Seitenhelligkeit in der Versuchswanne. Die Tiere können simultan zwischen  $s(w)$  und  $w(s)$  wählen

Wannen- auskleidung	Scheiben- $\varnothing$ n		R %	
	in Grad		$s(w)$	$w(s)$
dunkel	2,3	80	25,0	75,0
	4,0	80	27,5	72,5
	4,6	80	23,7	76,3
	5,5	80	25,0	75,0
hell	2,3	100	75,0	25,0
	4,0	100	75,0	25,0
	4,6	100	73,0	27,0
	5,5	100	77,0	23,0
mittel	2,3	100	35,0	65,0
	4,0	100	36,0	64,0
	4,6	140	36,4	63,6
	5,5	100	34,0	66,0



optimum mit dem Kontrast variiert. Sowohl Kontraststärke [vgl.  $w(s)$  und  $g(s)$ ] als auch Kontrastumkehr [vgl.  $w(s)$  und  $s(w)$ ] beeinflussen die Vorzugsgröße.

Die Bedeutung der Seitenhelligkeit in der Versuchswanne für die Wahl zwischen simultan gebotenen, gleich großen schwarzen und weißen Scheiben wird wie folgt geprüft. Nach 30 min dauernder Adaptation in

schwarzer Wanne gibt man den *Velien* die Möglichkeit, zwischen den Kontrastbedingungen  $s(w)$  und  $w(s)$  zu wählen. Sie entscheiden sich unabhängig von der Scheibengröße für das weiße Objekt (Tabelle 3, obere Zeile). Nach entsprechend langer Helladaptation in einer weißen Wanne wählen sie überwiegend die schwarze Scheibe (mittlere Zeile). Im dritten Experiment ist die Testwanne mit gleich breiten schwarzen und weißen Streifen ausgelegt. Unter diesen (mittleren) Beleuchtungsverhältnissen werden weiße Scheiben schwach bevorzugt (Tabelle 3, unten). Die Entscheidung wird demnach bei simultaner Wahlmöglichkeit zwischen Schwarz und Weiß durch die Beleuchtungsverhältnisse in der Testwanne bestimmt.

### 3. Außen- und Innengliederung

Der Grad der Gliederung einer Beuteattrappe ist ein weiteres wichtiges Merkmal, auf das der Perzeptionsmechanismus vieler sich optisch orientierender Arthropoden anspricht. Konturenreichtum fördert das Fingerverhalten bei *Epiblemum* (Drees, 1952), bei *Philanthus* (Tinbergen und Kruyt, 1938) und *Parastagmatoptera* (Rilling u. Mitarb., 1959), während *Aeschna*-Larven ungliederte Muster bevorzugen (Hoppenheit, 1964). Inwieweit diese Tendenzen von der Figurengröße abhängen, ist bisher noch nicht systematisch analysiert worden. Mit folgenden Testreihen soll diese Frage für *Velia* geklärt werden.

Zunächst wird der Parameter „Konturenlänge“ bei konstanter Weiß- bzw. Schwarzfläche variiert. Bei gleichbleibender Zackenbreite ( $0,6$  bzw.  $1,2^\circ$ ) nimmt die Außengliederung mit der Zackenlänge ( $0-1,14^\circ$ ) zu. Zahnradfiguren, die mit 6 Zacken besetzt sind, werden aus Papier ausgeschnitten, photographisch verkleinert und als Attrappen unter den Kontrastbedingungen  $s(w)$  und  $w(s)$  geboten. Standardfigur ist eine Kreisscheibe gleicher Schwarzfläche. Unabhängig von der Kontrastumkehr verringert sich der Reizwert der Zahnradfiguren bis zu einer Zackenlänge von  $0,8^\circ$  und stellt sich bei weiterer Vergrößerung der Zacken auf ein konstantes Niveau ein (Abb. 7). Außenkontur ist demzufolge ein hemmendes Merkmal, wenn der Attrappendurchmesser in der Größenordnung von  $4^\circ$  Schinkel liegt. Die verschiedene Zackenbreite der Serien A, A<sub>1</sub> und B, B<sub>1</sub> wirkt sich nicht auf das Ergebnis aus. Schwarze Zahnradfiguren  $s(w)$  sind relativ reizschwächer als formgleiche weiße  $w(s)$ .

Unter Variation des Parameters Beutegröße werden nun ganzrandige Kreisscheiben gegen aufgelöste Figuren geboten, die jeweils gleichen Außendurchmesser besitzen (Abb. 8). Die Stärke der Außengliederung (6 Zacken von  $0,6^\circ$  Länge und  $\frac{1}{6}$  Scheibenumfang Breite) bleibt konstant. Wie die Abbildung zeigt, erhöht relativer Konturenreichtum die Attrak-

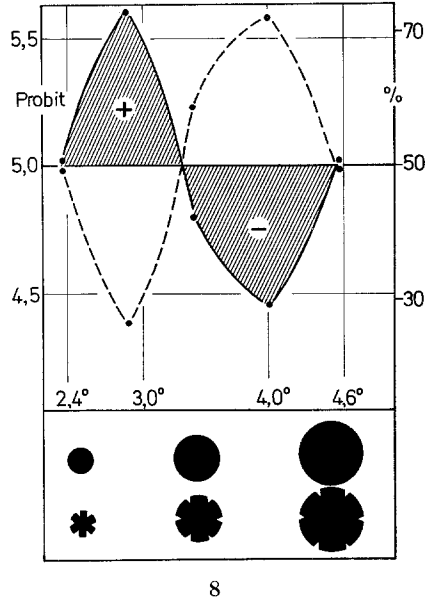
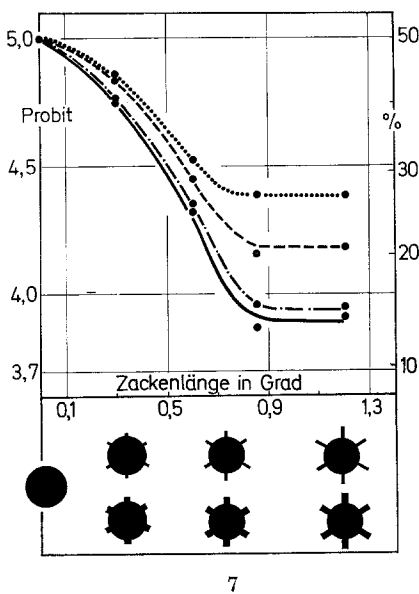


Abb. 7. Beziehung zwischen dem relativen Reizwert flächengleicher Figuren (Ordinate) und der Stärke ihrer Außengliederung (Abszisse: Zackenlänge in Grad). Standardfigur ist eine ganzrandige Kreisscheibe von  $4^\circ \varnothing$ . Die Serien A — und B — · — wurden unter den Kontrastverhältnissen  $s(w)$  durchgeführt, die Serien A' - - - und B' · · · · · unter  $w(s)$ . Zackenbreite in A, A' =  $0,6^\circ$ , in B, B' =  $1,2^\circ$ . Die unter den Kurven aufgetragenen Figuren sind den Serien A und B entnommen. Standardfigur links.  $\Sigma n = 1600$

Abb. 8. Häufigkeit der Bevorzugung einer außengegliederten Figur vor einer gleich großen ungegliederten (Ordinate) in Abhängigkeit vom Figurendurchmesser (Abszisse). Die schraffierten Flächen geben den Bereich an, in dem Außengliederung an Attrappen die Wahl tendenz fördert (+) oder hemmt (-). Reizwertkurve der ganzrandigen Vergleichsfigur: - - -. Unter den Kurven sind drei der zur Wahl gebotenen Figurenpaare dargestellt.  $\Sigma n = 1960$

tivität einer Figur bis zu etwa  $3,3^\circ \varnothing \cdot 2,9^\circ$  große Zahnradfiguren gewinnen in Konkurrenz mit gleich großen Kreisscheiben maximale Wahlhäufigkeiten (72,9 R%,  $n = 240$ ). Zwischen 3,3 und  $4,6^\circ$  Figurendurchmesser ist es genau umgekehrt. Hier wird eine  $4^\circ$  große ganzrandige Scheibe am häufigsten gewählt (70,8 R%,  $n = 300$ ).

Kontrastumkehr  $w(s)$  liefert qualitativ gleiche Ergebnisse, nur wirken jetzt schon Zahnradfiguren von  $2,3^\circ$  Außendurchmesser gesichert reaktionsfördernd (67,0 R%,  $n = 200$ ). Bei gleicher Stärke des Effektes liegt das Maximum der Wahlbevorzugung bei kleineren Durchmessern ( $2,46^\circ$  mit 73,0 R%,  $n = 200$ ). Demnach besitzen weiße Figuren in schwarzer



Umgebung im Durchschnitt einen höheren Reizwert als formgleiche schwarze Figuren vor Weiß.

Durch Abb. 8 ist nachgewiesen, daß die relative Bewertung geschlossener und aufgelöster Figuren entscheidend von der Größe abhängt. Die Grenze zwischen förderndem und hemmendem Bereich für Außengliederung an Beuteattrappen liegt bei etwa  $3,3^\circ \varnothing$  (= Null-Durchgang der Kurven in Abb. 8 bei 5,0 Probit). Attrappen, deren Durchmesser  $4,6^\circ$  übersteigt, werden von den Veliën verwechselt.

Vorversuche wiesen darauf hin, daß Veliën große Kreisscheiben ( $5,5$ – $11^\circ \varnothing$ ), die einen kleinen kontrastierenden Punkt im Zentrum enthalten, nicht meiden, sondern auf den Innenpunkt zusteuern. Innengliederung kann, soweit sie sich nahe dem Scheibenmittelpunkt befindet und dabei möglichst gut mit der Vibrationsrichtung übereinstimmt, den Reizwert einer Beuteattrappe erhöhen.

a) Ein kleiner Kontrastpunkt ( $1^\circ \varnothing$ ) wird schrittweise vom Zentrum einer Kreisscheibe ( $4^\circ \varnothing$ ) horizontal zum Scheibenrand hin verschoben. Standardfigur ist eine gleich große Scheibe mit zentriertem Punkt.

Schon eine geringfügige seitliche Verschiebung des Innenpunktes um  $0,6^\circ$  aus der Zentralstellung setzt den Reizwert, der definitionsgemäß in der Ausgangsfigur 50 R% (= 5,0 Probit) beträgt, merkbar herab ( $35,7$  R%,  $n=240$ ). Je weiter der Innenpunkt von der Vibrationsrichtung und dem Zentrum der Kreisscheibe wegrückt, desto geringer wird die Zahl der Entscheidungen für die variierte Figur.

b) Innerhalb einer Kreisscheibe ( $4^\circ \varnothing$ ) wandern 6 sich abhebende radiär angeordnete Rechtecke ( $0,6 \cdot 0,3^\circ$ ) aus der Zentralstellung zur Kreisperipherie. Konstante Vergleichsfigur ist eine ebenso große Scheibe ohne Innenmuster (Abb. 9).

c) Im nächsten Versuch wird auf die Randmarkierung der Beuteattrappe verzichtet. Sechs konzentrisch angeordnete Rechtecke (Maße wie b) rücken in kleinen Schritten auseinander, wobei eines der radiärsymmetrischen Muster als Standardfigur dient (Abb. 10).

d) Im Zentrum einer  $4^\circ$ -Kreisscheibe wächst ein kleiner Kontrastpunkt langsam an (Standardfigur: eine solche Scheibe ohne Innenpunkt).

Die Versuche a–d können gemeinsam besprochen werden, da die aufgezeichneten Reizwertkurven in ihren qualitativen Merkmalen übereinstimmen. Alle Kurven weisen je ein Maximum auf (vgl. als Beispiel Abb. 9, 10). Die optimale Ausdehnung der Innenstruktur variiert bei vergleichbarem Kontrast mit den Musterparametern. Die attraktivste Größe der Innenstruktur hängt außerdem von den gebotenen Kontrastbedingungen ab. Sie überschreitet den zentralen Bereich von maximal  $2,7^\circ$  Durchmesser im getesteten Innenfeld der Figuren ( $4^\circ \varnothing$ ) nicht und wird in jedem Fall mit weißen Mustern auf schwarzem Feld eher erreicht als mit schwarzen Mustern auf Weiß.

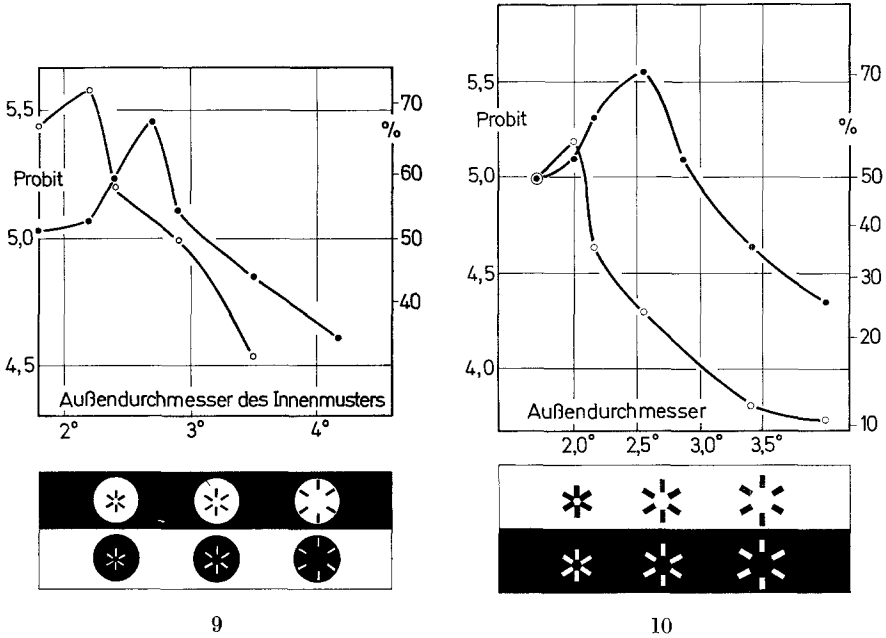


Abb. 9. Häufigkeit, mit der eine 4° große Kreisscheibe mit Innenmuster (6 Rechtecke von 0,6 · 0,3°) einer ebenso großen Scheibe ohne Innenmuster vorgezogen wird (Ordinate) in Abhängigkeit von der Ausdehnung der Innenstruktur (Abszisse: deren äußerer Durchmesser in Grad). Muster schwarz auf weißer Scheibe, diese vor schwarzem Hintergrund (= obere Figurenreihe): ● =  $s(w)$ . Umgekehrter Kontrast (untere Figurenreihe): ○ =  $w(s)$ .  $\Sigma n = 2060$

Abb. 10. Beziehung zwischen relativem Reizwert radiärsymmetrischer Reizmuster aus 6 Rechtecken (Ordinate) und deren Ausdehnung (Abszisse: Außendurchmesser in Grad). Musterparameter wie in Abb. 9. Standardfigur ist das Muster mit dem kleinsten Außendurchmesser (Kreismarke). ● =  $s(w)$  = obere Figurenreihe; ○ =  $w(s)$  = untere Figurenreihe.  $\Sigma n = 1320$

#### 4. Diskussion der bisherigen Befunde

An dieser Stelle erscheint es ratsam, die ermittelten Fakten im Hinblick auf die morphologischen Verhältnisse im *Veliena*uge zu überdenken. Nach vorliegenden Resultaten kann *Velia* Formen der Größenordnung von 0,6–6,0°  $\varnothing$  unterscheiden. Dieser Größenbereich endet weit unterhalb des von Rensing (1962) histologisch bestimmten Divergenzwinkels von 11–12° zwischen den Ommatidienachsen.

Das simultane Erfassen räumlicher Ordnungsprinzipien (=Raummusteranalyse) setzt voraus, daß mehr als eine elementare perzeptorische Struktur an der Analyse beteiligt ist. Überlegungen zu diesem Problem

finden sich erstmals bei Helmholtz (1911). Hiernach werden zwei Lichtpunkte nur dann räumlich getrennt wahrgenommen, wenn zwischen den durch sie gereizten Sehzellen der Retina mindestens eine ungereizte liegt.

Bei Appositionsaugen mit verschmolzenem Rhabdom wird das räumliche Auflösungsvermögen durch den physiologischen Öffnungswinkel der Ommatidien nach unten begrenzt. Hier beträgt der Mindestabstand, der für eine getrennte Wahrnehmung zweier Punkte erforderlich ist, ca. zwei Divergenzwinkel zwischen den Sehachsen der Ommatidien.

Wir wissen nun aus Untersuchungen von Kirschfeld und Franceschini (1968), daß beim Fliegenauge nicht das Ommatidium als Einheit bei der Projektion eines Punktes aus der Umwelt auf das neuronale Raster arbeitet, sondern einzelne Rhabdomere aus verschiedenen Ommen auf Höhe der Lamina zu neuen Einheiten (sog. Neurommatidien) zusammengefaßt werden. Ihr Raster weist die gleichen räumlichen Eigenschaften wie das Ommenraster auf.

Rensing (1962) und Langer und Schneider (1969) beschrieben auch bei *Gerroidea* unfusionierte Rhabdomere. Neurale Verschaltungen von Sehzellen verschiedener Ommen sind bisher noch nicht nachgewiesen.

Als einfachstes Modell der funktionellen Gliederung eines Facettenauges mit unverschmolzenen Rhabdomeren kann die Vorstellung gelten, daß jedem Ommatidium ein Neurommatidium entspricht. Dieses Schaltprinzip erlaubt ebenso wie kompliziertere Schaltmodelle die Projektion eines räumlich verteilten Reizmusters auf ein neuronales Raster. Hierbei gehen relevante Informationen über die spezifische Raumstruktur des Reizes nicht verloren, sondern werden in Form einer räumlichen Erregungsverteilung auf das Neurommatidienraster übertragen.

Die kleinsten funktionellen Strukturen, die das räumliche Auflösungsvermögen nach unten begrenzen, sollen hier ohne Rücksicht auf die Art der Verschaltung, durch die sie zustande kommen, als *Scheinheiten* bezeichnet werden. Wie spätere Versuche und Überlegungen (C III, S. 284) zeigen werden, steht der Vorstellung, daß bei *Velia* jedem Ommatidium eine neuronale Einheit zugeordnet ist, nichts im Wege.

Nach Washizu, Burkhardt und Streck (1964) verhält sich die Richtungsempfindlichkeit einzelner Sehzellen des Fliegenauges in guter Näherung wie eine Gauss-Verteilung. Etwa 80% der gesamten Richtungsempfindlichkeit sollen innerhalb des doppelten Divergenzwinkels liegen. Ähnliche Glockenkurven der Empfindlichkeit wurden für das Ommatidium bestimmt (Autrum und Wiedemann, 1962; Kuiper, 1962; Götz, 1964; Kirschfeld und Reichardt, 1964; Vowles, 1966; Kirschfeld, 1967, usw.). Diese offensichtlich für das Komplexauge allgemeingültige Übertragungseigenschaft muß in den weiteren Überlegungen berücksichtigt werden.

Bei den winzigen Dimensionen der Muster, die sich im Experiment (Abb. 4–10) als optimal erwiesen haben, besteht kein Widerspruch zur Annahme, daß eine einzelne Seheinheit die Perzeption leisten kann. Die differenzierte Wahl zwischen verschiedenen Attrappenqualitäten ist 1. wegen der kleinen Dimensionen der wirksamen Figuren, 2. wegen der Variabilität der Form vergleichbar gut auslösender Muster und 3. der vom Kontrast abhängigen Optimalgröße nur ungenügend durch die Vorstellung zu erklären, daß die spezifische Raumstruktur des Reizmusters durch Simultanvergleich zwischen den Erregungen aus mehreren Seheinheiten erfaßt wird (vgl. obige Überlegungen zum räumlichen Auflösungsvermögen). Vielmehr könnte die wesentliche Information durch sukzessives Abtasten mit Hilfe des schärfsten Empfindlichkeitsbereichs (= *Perzeptionsschwerpunkt*, S. 263) einzelner, maximal gereizter Seheinheiten gewonnen werden (= Zeitmusteranalyse). Es bleibt allerdings offen, ob angrenzende Einheiten, die aufgrund der oft nachgewiesenen starken Überlappung der rezeptiven Felder einzelner Sehzellen bzw. Ommatidien sicher gleichzeitig Reiz wahrnehmen, sich neutral verhalten oder nicht. Trifft der Reiz überwiegend in das Zentrum des rezeptiven Feldes einer einzelnen Einheit, dann darf erwartet werden, daß mögliche Einflüsse durch laterale Interaktion unbedeutend bleiben. Ist das visuelle Objekt so klein, daß die durch seine Reizwirkung im Auge erzeugte Erregungsänderung unter der Schwelle für Reaktion liegt, so sollte die kontinuierliche Vergrößerung zu einem Anstieg der Wirksamkeit führen. Genauso verhalten sich sämtliche aufgezeichneten Reizwertkurven.

Mit der folgenden Versuchsreihe soll die Leistungsfähigkeit einzelner Seheinheiten im Rahmen der hier gegebenen methodischen Möglichkeiten geprüft werden.

## II. Zur Leistung einzelner Seheinheiten

### 1. Befunde

Es ist gezeigt worden, daß kleine kontrastierende Objekte in Horizontnähe senkrecht über einer Vibrationsquelle (= Zentralstellung, S. 286) optimale Reizmuster darstellen. Ihre Form spielt im Vergleich zu anderen Musterparametern wie Kontrast und Größe nur eine untergeordnete Rolle (vgl. Abb. 8–10 und S. 276). Aus diesem Grund werden die Testmuster im nächsten Versuch noch stärker vereinfacht. Kleine Quadrate oder Rechtecke ergeben aneinandergereiht Musterbänder mit wachsender Anzahl horizontaler und vertikaler Kontrastgrenzen. Es wird erwartet, daß die fortschreitende Reizvermehrung Reizwertveränderungen bewirkt, deren Größe und Richtung (Erregung, Hemmung) am Verlauf der Reaktionskurven abzulesen sind. Zunächst werden Bänder aus kleinen Quadraten ( $0,6 \cdot 0,6^\circ$ ; Zwischenraum:  $0,6^\circ$ ) als Beuteattrappen benutzt und in horizontaler (*h*), vertikaler (*v*) und diagonaler (*d*) Anordnung

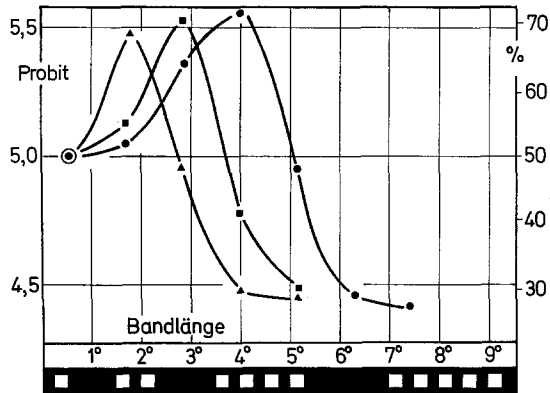












Abb. 11. Häufigkeit, mit der Velien Musterbänder (entsprechend den unteren Figuren), die mit ihrem Schwerpunkt in Zentralstellung befestigt sind, einem einzelnen Bandedelement in gleicher Anordnung vorziehen (Ordinate) in Abhängigkeit von der Bandlänge (in Grad, Abszisse). Erstreckung der Bandmuster: horizontal (●), vertikal (■) und diagonal (▲). Kontrast:  $w(s)$ .  $\Sigma n = 1860$

unter den Kontrastverhältnissen  $s(w)$  und  $w(s)$  dargeboten. Die Musterbänder sind mit ihrem Schwerpunkt über der Vibrationsnadel befestigt, so daß beiderseits gleich viele Bandedelemente stehen (Symmetrieachse: senkrecht zur Erstreckungsrichtung des Bandes). Auf diese Weise kann ein „Reizfeld“ abgetastet werden, worunter zunächst ganz neutral die Testfläche verstanden werden soll, innerhalb derer anwachsende bandförmige Muster reizwirksam werden können.

Der Test wird anschließend unter Variation der Musterparameter wiederholt. Die Ergebnisse lassen sich folgendermaßen zusammenfassen (vgl. als Beispiel Abb. 11): Aufgrund der sich bei Vermehrung der Bandedelemente verändernden Wahlhäufigkeit sind drei Wirkungsbereiche voneinander abzugrenzen. Bis zu einer optimalen Bandlänge gewinnt das anwachsende Muster an Attraktivität (Erregungsbereich, positives Reizfeld). Dem folgt bei fortgesetzter Verlängerung eine Abnahme des Reizwertes im Hemmbereich (negatives Reizfeld). An diese Zone schließt sich nach außen ein Neutralbereich an, in dem der Reizwert trotz weiterer Vermehrung der Bandedelemente konstant bleibt. Erregendes und hemmendes Reizfeld sind diagonal am geringsten ausgedehnt, in der Waagerechten am weitesten. Die Vertikalwerte liegen etwa in der Mitte.

Die Ausdehnung des erregenden und hemmenden Reizfeldes variiert nicht nur mit der Richtung der Figurenausdehnung, sondern auch mit Kontraststärke (Tabelle 4) und Kontrastumkehr. Letzteres ist durch Abb. 12 belegt. Hier werden zwei „Horizontalversuche“ mit symmetrisch

Tabelle 4. Beziehung zwischen Reizfeldgröße und Kontrast. Quadrate:  $1,7 \cdot 1,7^\circ$ ; Zwischenraum  $0,6^\circ$ . Standardfigur ist ein gleich großes schwarzes Quadrat in Höhe des sich nach lateral (einseitig von der Nadel) ausdehnenden Musters. Der senkrechte Strich unter den Mustern zeigt die Richtung der Nadelvibration an

Kontrast $s(w)$			s und g(w)		
Testatruppe	n	R%	Testatruppe	n	R%
	220	58,8		200	52,5
	200	35,5		220	74,6
	120	29,1		200	60,5
	120	23,3		120	48,3
	120	24,1		120	35,8

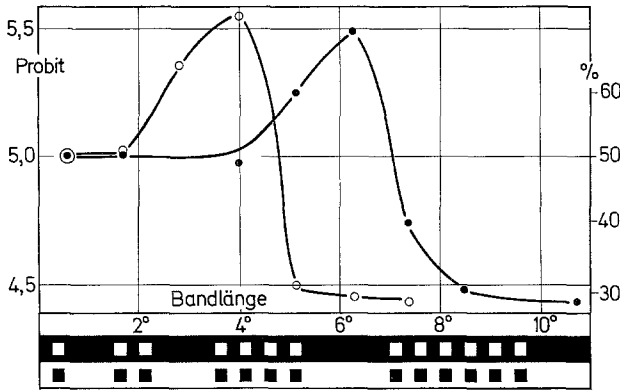


Abb. 12. Vergleich der unter den Kontrastverhältnissen  $w(s)$  und  $s(w)$  bei Ausdehnung waagrecht angeordneter Bänder gemessenen Reizwertkurven. Maße und Koordinaten wie in Abb. 11.  $w(s)$  ○;  $s(w)$  ●.  $\Sigma n = (1180, 2860) = 4040$







zur Nadel angeordneten Bändern aus schwarzen und weißen Elementen (Quadrate:  $0,6 \cdot 0,6^\circ$ ; Zwischenraum:  $0,6^\circ$ ) gegenübergestellt. Wie in Abb. 6, 9 und 10 ist auch diesmal das weiße Muster reizwirksamer als ein vergleichbares schwarzes Muster.

Weiterhin hängt die Ausdehnung der Reizfelder von der Wahl der Musterparameter ab. Eine Vergrößerung der Banelemente bei konstantem Zwischenraum ( $0,6^\circ$ ) führt z. B. dazu, daß im Diagonal- und Vertikalttest keine Bandlänge mehr erregen kann (Tabelle 5, Zeilen 2—4). Der hemmende Bereich wird in Richtung größerer Schwinkel ausgedehnt (Tabelle 5, Spalte 1—4).

Tabelle 5. *Abhängigkeit der Reizfeldgröße von der Größe der Bandlelemente. Der Nadelreiz steht unter der Mitte des waagrecht befestigten Bandes. Die Maßangaben beziehen sich auf den Abstand zwischen Mittelpunkt und Reizfeldrand. Standardattrappe ist jeweils 1 Bandlelement der untersuchten Größe. Anordnung der Bänder: h = horizontal; v = vertikal; d = diagonal*

Größe der Bandlelemente (°)	Erregungsbereich (°)			Hemmbereich (°)		
	h	v	d	h	v	d
0,6·0,6	3,15	2,0	1,45	4,25	2,6	2,0
1,2·1,2	3,15	2,3	—	4,8	3,15	3,15
1,7·1,7	3,15	—	—	5,5	4,0	3,6
2,9·1,7	3,15	—	—	6,0	—	—

Tabelle 6. *Der Reizwert von Einfach- und Doppelkontrastgrenzen, bestimmt durch Vergleich mit der Nadelvibration. Höhe der Figuren: 5 Divergenzwinkel (55°); Breite der Streifen: 1,2°. Breite der Figuren: 33°*

a	b	n	R% für a
		200	29,5
		200	68,5
		200	69,5

Reduziert man die Zahl der senkrechten Schwarz-Weißgrenzen bis auf zwei (Tabelle 6), dann wird dieses Muster dem mechanischen Standardreiz hochsignifikant vorgezogen [bei  $w(s)$  mit 68,5 R%, bei  $s(w)$  mit 69,5 R%]. Dagegen wählen nur 29,5 R% eine einfache Kontrastgrenze, wenn als Alternative die vibrierende Nadel geboten wird.

## 2. Diskussion

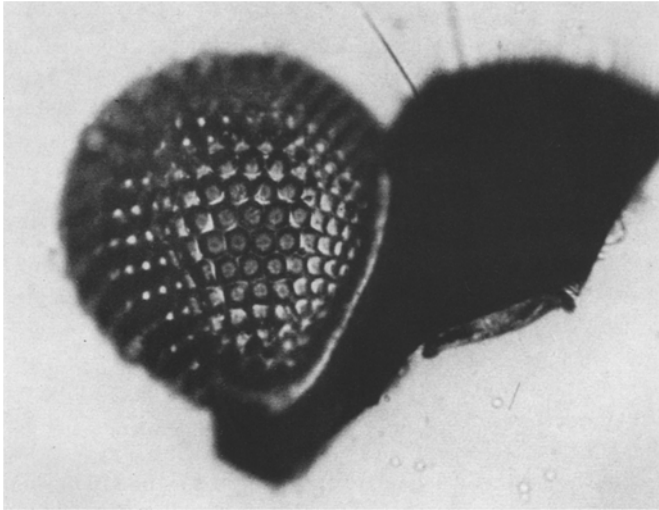
Ein Vergleich der Befunde mit denen aus früheren Versuchen (Abb. 4 bis 10) zeigt weitgehende Übereinstimmungen. Mit Attrappen, die aus ihrer wirksamsten Position verschoben werden (z. B. Abb. 9, 10) und solchen, die kontinuierlich anwachsen (Abb. 4—6, 11, 12), gewinnt man Kurven, die vergleichbare Eigenschaften besitzen: Auf eine Reizwertzunahme bis zum Optimum folgt Reizwertabnahme und Einstellung auf ein konstantes Plateau. Der Reiz, der von Kreisscheiben (Abb. 4—6) und Musterbändern (Abb. 11, 12) ausgeht, nimmt mit der Figurengröße zu, so daß nach der auf S. 268 gegebenen Definition Hemmung als Ursache

für den gemessenen Reizwertschwund nachgewiesen ist. In den Abb. 9 und 10 sinkt der Reizwert beim Auseinanderrücken der radiärsymmetrisch angeordneten Musterelemente. Der Nullpunkt z. B. der Kurve  $w(s)$  in Abb. 10 liegt bei 29,5 R% (Standardfigur gegen Nadelvibration;  $n = 200$ ). Da die Meßkurve weit unter diesen Wert abfällt (bis 10,8 R%,  $n = 120$ ), kann hier der Reizwert nicht durch nachlassende Reizstärke („Verdünnungseffekt“), sondern ebenfalls nur durch einen echten Hemmprozeß verringert werden. Im Gegensatz zu den Abb. 4—6, 11 und 12 folgt auf das konstante Reizwertplateau aus später erklärten Gründen (C IIIff.) erneuter Kurvenanstieg zu Null. Die Reihenfolge der beobachteten Bewertungstendenzen — Erregung, Hemmung, Indifferenz — ändert sich nicht.

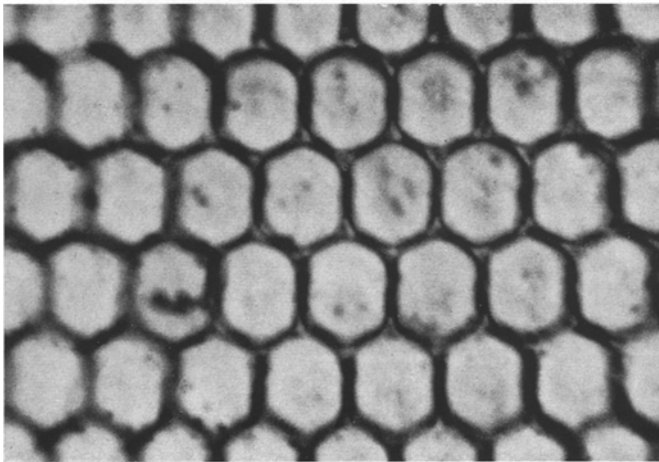
Diese als „Ortseffekte“ in Erscheinung tretenden Wirkungen sind bei der Kleinheit der Testmuster überwiegend durch Reaktionen auf zeitliche Eigenschaften des Reizmusters zu erklären (vgl. S. 279). Weitere Belege für die Bedeutung der zeitlichen Reizparameter für die Musterbewertung sind die Abhängigkeit der optimalen Figurengröße von der Kontraststärke (Abb. 6, Tabelle 4), der Kontrastumkehr (Abb. 7, 9, 10, 12) und dem Abstand der Kontrastgrenzen (Tabelle 5). Im Beispiel der vertikalen Hell-Dunkelgrenze, die als Beuteattrappe über einer vibrierenden Nadel geboten wird (Tabelle 6), werden die Rasterpunkte im Bildmuster nach den Überlegungen S. 277 im Erregungsmuster der Seheinheiten nicht räumlich wiedergegeben. Wir dürfen hier erwarten, daß eine Seheinheit, die diese Kontrastgrenze mehrfach überstreicht, eine Folge von Reizwechseln  $(+) \cdots (-) \cdots (+) \cdots$  usw. perzipiert. Hingegen erzeugt ein schmaler ( $1,2^\circ$ ), senkrechter Streifen vor weißem Hintergrund  $s(w)$  in der abtastenden Seheinheit ein Reizwechsellmuster:  $(-+) \cdots (-+) \cdots (-+) \cdots$ , im umgekehrten Kontrast  $w(s)$  entsprechend:  $(+ -) \cdots (+ -) \cdots (+ -) \cdots$  usw. Die Dauer der Reizpause ( $\cdots$ ) ist von der Eigenbewegung des Tieres, das bestrebt ist, Reizgleichheit zwischen den beiden Vibrationsreizen einzustellen und zu halten, abhängig. Im Durchschnitt dürfte sie konstant sein. Nach Tabelle 6 führt die Verdoppelung der Zahl der pro Zeiteinheit perzipierten Reizwechsel zur Umkehr der Bewertungsrichtung von Hemmung nach Erregung.

Mit der hier benutzten Methode kann nicht sicher ausgeschlossen werden, daß die zu untersuchende zeitliche Komponente des Erregungsmusters durch räumliche Erregung überlagert wird. Daher wird diese Frage nachfolgend erneut mit Flimmerlicht geprüft. Die gleiche Problematik gilt für den experimentellen Nachweis räumlicher Effekte. Nur dann, wenn sich bei Reiz-Richtungsänderung ein eindeutiger Bezug zwischen Reiz-Reaktionsverlauf und dem Perzeptionsraster herausstellt und diese Korrelation auch bei Veränderung der zeitlichen Reizeigenschaften erhalten bleibt, ist Simultanerregung belegt.





a



b

Abb. 13 a und b. Anordnungsprinzip der Ommatidien im Veli-auge. a Auge von vorn. Aufhellung mit KOH. Vergr. ca.  $125\times$ . b Ausschnitt aus der vorderen Augenmitte. Das Auge wurde hierzu gekappt, ausgehöhlt und antidrom beleuchtet. Aufhellung mit KOH. Vergr. ca.  $450\times$

### III. Zur Frage möglicher lateraler Interaktionen

#### 1. Durch das Gesichtsfeld wandernde Einzelreize

Vergrößert man schrittweise den Abstand zwischen einer schwarzen, senkrecht über einer Vibrationsquelle befestigten Kreisscheibe ( $3^\circ \varnothing$ ) und Horizont, so erhält man eine Testmethode, mit der die Empfindlich-

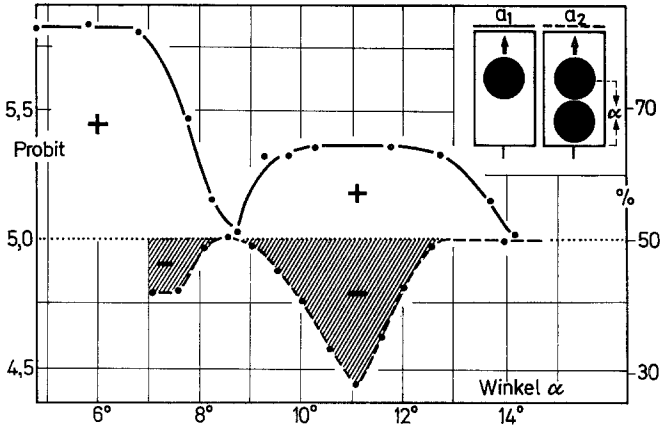


Abb. 14. Abhängigkeit des relativen Reizwertes einer schwarzen Kreisscheibe ( $3^\circ \varnothing$ ) (= Ordinate) von ihrem Horizontabstand (Abszisse: Höhenwinkel  $\alpha$  in Grad). In  $a_1$  (ausgezogene Kurve) wählen die Tiere zwischen einer Scheibenfigur in verschiedener Höhe und der Nadelvibration als konstantem Vergleichsreiz.  $a_2$  (unterbrochene Kurve) entsprechender Versuch bei Simultanreizung durch eine zweite, gleich große Scheibe in Zentralstellung. Hier wird als Vergleichsreiz eine ebensolche Zentralfigur geboten. Die punktierte Linie markiert das Null-Niveau des Reizwertes (5,0 Probit). Abweichungen nach oben bedeuten Förderung (weiße Felder), nach unten Hemmung (schraffierte Felder) der Wahltenenz.  $\Sigma n = 5580$

keit des reizbewertenden Systems gegenüber Veränderungen der Reizhöhe ausgemessen werden kann. Als Standardreiz wirkt die Nadelvibration. Abweichungen des Reizwertes von Null (5,0 Probit) nach oben oder unten bedeuten Förderung oder Hemmung der Wahltenenz.

Die Ommatidien des Komplexauges von *Velia* stehen im frontalen Bereich, der hier speziell interessiert (vgl. Abb. 3), und in den mittleren lateralen Partien in einem regelmäßig hexagonalen System (Abb. 13 a, b). Zum dorsalen und ventralen Augenrand hin kann das Facettenmuster auch orthogonal aussehen. Wir wissen bisher (S. 267), daß mehrere horizontal aneinandergrenzende Scheinheiten zur Reizwahrnehmung geeignet sind. Im Winkelbereich  $15^\circ \leq \delta/2 \leq 40^\circ$ , der etwa zwei Divergenzwinkeln zwischen den Ommenachsen entspricht, können zwei verschiedene Attrappen am besten unterschieden werden (Abb. 3). Die sich lateral anschließenden Einheiten können fortschreitend weniger gut differenzieren. Bisher ist nicht bekannt, wieviele äquatorparallele Reihen zur Beutewahrnehmung geeignet sind.

Die Empfindlichkeit des Auges für Kreisscheiben in unterschiedlicher Höhe ist in Reizwerten meßbar (Abb. 14,  $a_1$ ). Über und unter einem Reizwertminimum bei etwa  $8,8^\circ$  Höhe liegen zwei Bereiche höheren Reizwertes. Von Horizontstellung aufwärts bis zu ca.  $7^\circ$  Höhe erzeugt die

nach oben verschobene Scheibe konstante Reizwerte um 80 R%. Danach verliert sie vorübergehend ihre Wirkung vollständig („Lücke der Reizbewertung“ bei 5,0 Probit). Ein zweiter Bereich signifikant von Null abweichenden Reizwertes (um 65 R%) erstreckte sich zwischen 9,5 und 13°. Bei 14° Horizontalabstand verschwindet der Einfluß der Kreisscheibe auf die Bewertung erneut und endgültig (5,0 Probit).

In allen bisherigen Versuchen hat sich ergeben, daß eine Figur dann am wirksamsten ist, wenn ihr Schwerpunkt senkrecht über einer Vibrationsquelle in Horizontnähe liegt (Im Fall der 3° großen Kreisscheibe  $1,5 + 1,45^\circ$ , also rund 3° über dem Horizont). Ein Reizobjekt in dieser Stellung soll künftig als *Zentralfigur*, seine Stellung als *Zentralstellung* bezeichnet werden.

Die Testanordnung wird nun dahingehend abgewandelt, daß oberhalb der vibrierenden Nadel eine lagekonstante Kreisscheibe (Zentralfigur, = 3°  $\varnothing$ ) geboten wird, von der aus eine zweite, gleich große Scheibe (= *Zusatzfigur*) vertikal verschoben wird. Es werden jetzt Reizeingänge aus zwei verschiedenen Richtungen erwartet. Die gleich große Standardfigur ist auf Höhe der Zentralfigur befestigt, so daß auch in diesem Versuch Reizwertabweichungen von Null (5,0 Probit) auf den fördernden oder hemmenden Einfluß der höhenvariierten Scheibe zurückgeführt werden können. Wie Abb. 14,  $a_2$  belegt, hemmt eine Kreisscheibe dieser Größe bei Simultanreizung dort, wo sie allein geboten attraktiv wirkt.

In den folgenden Überlegungen soll davon ausgegangen werden, daß eine kleine „quasi-stationäre“ Figur von derjenigen Seheinheit, deren Sehachse mit der Richtung des Reizschwerpunktes übereinstimmt, abgetastet wird. Bei maximaler Empfindlichkeitsänderung in dieser Seheinheit wird der stärkste Reizwechsel wahrgenommen. Diese Forderung trifft für das Zentrum der gaussverteilten Richtungsempfindlichkeit zu. Da eine Attrappe ihre größte Wirkung in Zentralstellung ausübt, kann angenommen werden, daß sie in dieser Position am häufigsten in den Schwerpunkt der Richtungsempfindlichkeit einer bestimmten Seheinheit projiziert wird.

Die beiden Winkelbereiche hohen Reizwertes im „Vertikalversuch“ Abb. 14,  $a_1$  sind nicht mit der Richtcharakteristik einer einzigen Seheinheit zu vereinbaren. Wäre nur eine Einheit für die Perzeption verantwortlich, so müßte ihre Empfindlichkeitsverteilung in einer gaussischen Reizwertkurve zum Ausdruck kommen. Räumt man die Möglichkeit einer gewissen Höhenkompensation durch Eigenbewegung (z. B. Kopfhoben) ein, dann dürfte das erwartete Reizwertmaximum zu einem breiteren Bereich hohen Reizwertes ausgedehnt werden, der in größerer Höhe ebenfalls zu Null abfallen müßte. Ein gewisses Maß an Kompensationsvermögen dieser Art scheint Abb. 14,  $a_1$  zu belegen. Das Auftreten eines zweiten erregenden Höhenbereichs aber läßt sich zwanglos nur

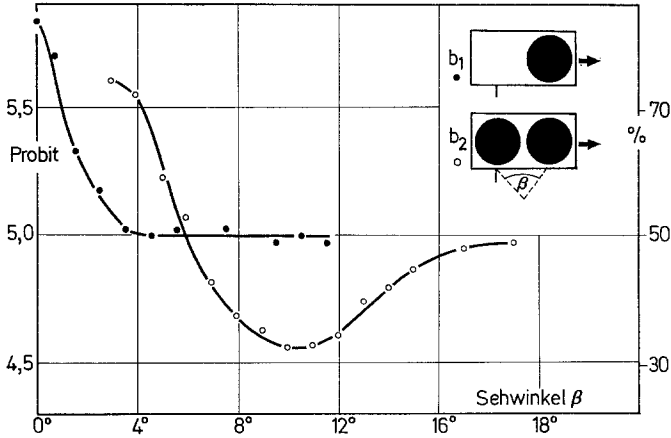


Abb. 15. Häufigkeit, mit der Velien eine einzelne schwarze Kreisscheibe von  $3^\circ \varnothing$  [=  $b_1$  (●)] dem Vergleichsreiz Nadelvibration vorziehen (Ordinate) in Abhängigkeit vom Winkelabstand  $\beta$  (Abszisse). In  $b_2$  (○) reizt simultan zu dieser Figur mit variablem Winkelabstand  $\beta$  eine gleich große Zentralfigur. Standardreiz wie in  $a_2$  der Abb. 14, ebenso das Null-Niveau des Reizwertes.  $\Sigma n = 3120$

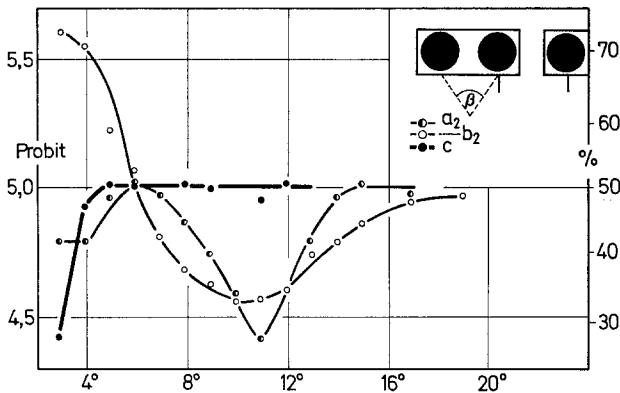


Abb. 16. Vergleich der im Simultanreizversuch mit einer diagonal verschobenen Kreisscheibe ( $3^\circ \varnothing$ ) gemessenen Kurve  $c$  mit den Kurven  $a_2$  (Abb. 14) und  $b_2$  (Abb. 15). Das Einschaltbild zeigt als Beispiel eine der Reizanordnungen aus  $b_2$ . Ordinate: Reizwert des geprüften Patterns in Abhängigkeit vom Sehwinkel (Abszisse:  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ )

dadurch erklären, daß bei vertikaler Reizverschiebung Scheinheiten aus zwei übereinanderliegenden Reihen nacheinander optimal aktiviert werden. Übernächste Einheiten haben unter den geprüften Bedingungen [ $3^\circ \varnothing$ ;  $s(w)$ ] keinen meßbaren Einfluß auf die Größe des Reizwertes.

Die Ergebnisse einer entsprechenden horizontalen und diagonalen ( $45^\circ$ ) Objektverschiebung zeigen die Abb. 15 und 16.

Der Winkelabstand zwischen den für die Reizwahrnehmung in Frage kommenden Perzeptionsschwerpunkten (vgl. S. 263) ist aus dem Abstand zwischen Erregungsmaximum und Hemmungsmaximum im „Horizontalversuch“ Abb. 15 zu ersehen, da hier direkt aneinandergrenzende Einheiten gereizt werden. Er stimmt im Rahmen der Meßgenauigkeit mit dem Divergenzwinkel zwischen den Sehachsen der Ommatidien überein. Die Schwerpunkte der Reizempfindlichkeit zeigen die gleiche horizontal-vertikale Anordnung wie das Ommenraster. Die Hemmung in Abb. 14,  $a_2$  und Abb. 15,  $b_2$  hat Ähnlichkeit mit der gaussischen Richtungsempfindlichkeit von Ommatidien.

Abb. 18 zeigt die auffällige Korrespondenz zwischen Meßkurvenverlauf und Ommatidienraster. Der Ort, wo eine simultan mit der Zentralfigur gebotene Zusatzfigur stärkste Inhibition ausübt, fällt in der Horizontalen mit dem Zentrum des Nachbarommatidiums (= ①  $br$  nach Abb. 17) zusammen. Die „Bewertungslücke“ liegt vertikal zwischen zwei Ommatidienreihen (auf der Grenze zwischen ①  $a$ , ②  $bl$ ,  $br$ ). Sie findet eine Entsprechung in der Horizontalen wie in der Diagonalen (Abb. 16). Sowohl beim Horizontal- als auch beim Vertikaltest antworten übernächste Einheiten nicht mehr auf Beutereize dieser Stärke.

## 2. Ausschaltversuche zur Prüfung der Empfindlichkeit verschiedener Augenbereiche

Da wie gezeigt werden konnte, ein Reizpunkt von  $3^\circ \varnothing$  unter den im Versuch gebotenen Kontrastbedingungen nur über eine Höhe von etwa 1,5 Divergenzwinkeln zu wirken vermag, soll nun durch partielle Lackierung des Auges untersucht werden, a) wieviele äquatorparallele Reihen von Ommatidien zur Unterscheidung zweier verschieden großer Beuteattrappen ausreichen und b) ob ein bestimmter Augenbezirk dazu besonders geeignet ist. Die Tiere werden hierzu schwach mit  $\text{CO}_2$  narkotisiert auf einem Zellstoffbett fixiert. Mit fein ausgezogenen Glaskapillaren wird ein kleiner Tropfen eines wasserfesten Gemisches aus Ruß und schwarzem Nitrolack am vorderen Rand der unteren Augenhälfte aufgesetzt und unterhalb der auszusparenden Ommenreihen entlanggezogen. Die obere Kappe wird in gleicher Weise aufgetragen. Die Tiere bleiben gefesselt, bis der Lack getrocknet ist. Nach Versuchsende werden die Lackkappen vorsichtig mit einem spitzen Instrument entfernt. Im Kontrollversuch reagieren diese Tiere wie unbehandelte.

Schwärzt man zunächst die oberen 7 äquatorparallelen Reihen der insgesamt 19 Rasterreihen (Nummerierung von oben nach unten) auf beiden Augen symmetrisch, so können Vellen ebenso gut wie mit intakten Augen eine  $4^\circ$  große schwarze Kreisscheibe von einer  $4,6^\circ$  großen unterscheiden (80 R % für  $4^\circ$ ,  $n = 200$ ). Das heißt, daß die obere Augenhemi-

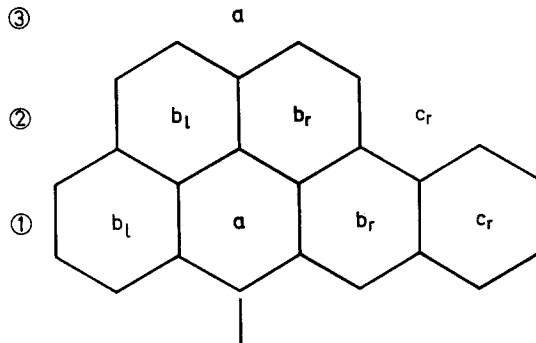


Abb. 17. Schema für die Ommatidien- bzw. Scheinheitenbezeichnung. ① die äquatorparallele Reihe, die von einer am Horizont stehenden Figur ( $3^\circ \varnothing$ ) maximal gereizt wird. ②, ③ die nach oben sich anschließenden Reihen. Die Symmetrieachse des in guter Näherung bilateralsymmetrischen rezeptiven Feldes wird durch die Richtung der Vibration (senkrechter Strich) festgelegt und verläuft durch das Zentrum der aktivierten Einheit (hier ① a). Die Indices *r, l* geben die Lage der betrachteten Einheiten rechts oder links von der Symmetrieachse als Bezugslinie an

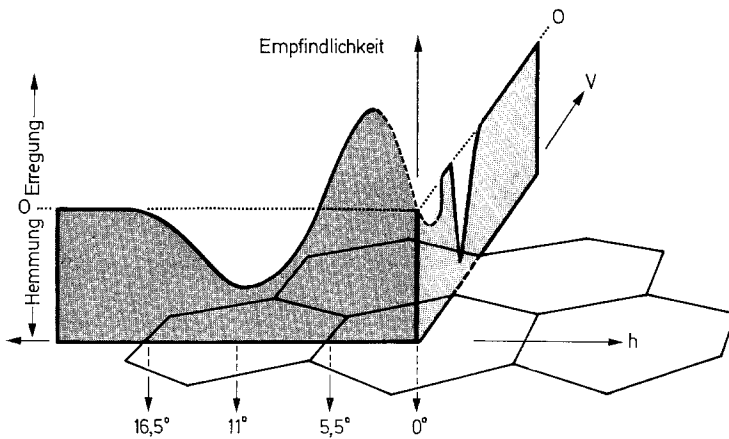


Abb. 18. Projektion der Kurven Abb. 14,  $a_2$  und Abb. 15,  $b_2$  auf ein Ommatidienraster (= Verschiebungsebene der Kreisscheiben). Aus der Bildebene erhebt sich die Empfindlichkeitsachse (= Ordinate). Die punktierten Linien markieren die Grenzlinie zwischen Reizwertförderung und -minderung (= Null-Niveau). Unterbrochene Kurvenstücke = nicht gemessene Reizwerte zwischen 0 und  $2,9^\circ$ , wo Zentral- und Zusatzfigur sich noch ganz oder teilweise überdecken

sphäre für die Wahrnehmung beutespezifischer visueller Reize nicht notwendig ist. Auch die zusätzliche Ausschaltung der unteren 6 Reihen (14. bis 19.) verringert das Unterscheidungsvermögen nicht.

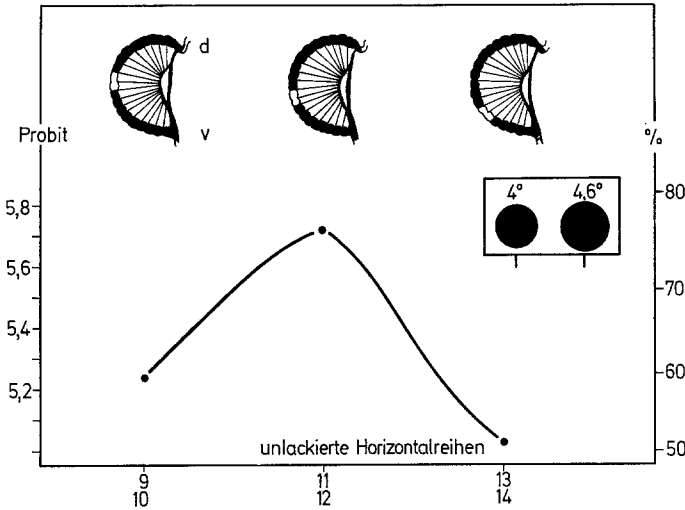


Abb. 19. Häufigkeit, mit der eine  $4^\circ$  große schwarze Kreisscheibe einer solchen von  $4,6^\circ$  vorgezogen wird (Ordinate) in Abhängigkeit von der Lage zweier unlackierter äquatorparalleler Ommatidienreihen auf dem Auge (Abszisse). Nummerierung der Reihen von oben nach unten. 5,0 Probit bedeutet, die Attrappen werden verwechselt.  $\Sigma n = 740$

Im nächsten Versuch gelang es nach einiger Übung, nur zwei äquatorparallele Reihen offenzulassen und zwar in den Kombinationen: 9—10; 11—12; 13—14. Kalotten derart lackierter Augen sind bei mikroskopischer Kontrolle bis auf den freien Spalt einwandfrei lichtundurchlässig. Es zeigt sich eindeutig, daß Beuteattrappen der geprüften Größenordnung dann am besten unterschieden werden können, wenn sie von den Reihen 11 und 12 in der unteren Mitte des Auges wahrgenommen werden (Abb. 19). Die Differenz zur theoretischen Gleichverteilung (Null-Hypothese) ist signifikant ( $p < 0,01$ ). Demgegenüber kann die Null-Hypothese, die besagt, daß die 10. bzw. 13. Reihe an der Perception unbeteiligt ist, nicht widerlegt werden ( $p > 0,1$ ). Dies berechtigt nicht zu der Annahme, daß die an die Ommatidienreihen 11 und 12 nach oben und unten angrenzenden Reihen für Beutereize „blind“ seien. Vielmehr könnte die Empfindlichkeit auch, von den bezeichneten Reihen ausgehend, sehr rasch nach dorsal und ventral abfallen, so daß rezeptorische Effekte dieser Bereiche nicht mehr in Reizwertdifferenzen meßbar sind.

Die bisherigen Daten stützen ohne Ausnahme das eingangs (S. 278) aufgestellte Modell einer Reizperzeption mit Schwerpunkten, die in Divergenzwinkelabständen (ähnlich dem Ommenraster) angeordnet sind.

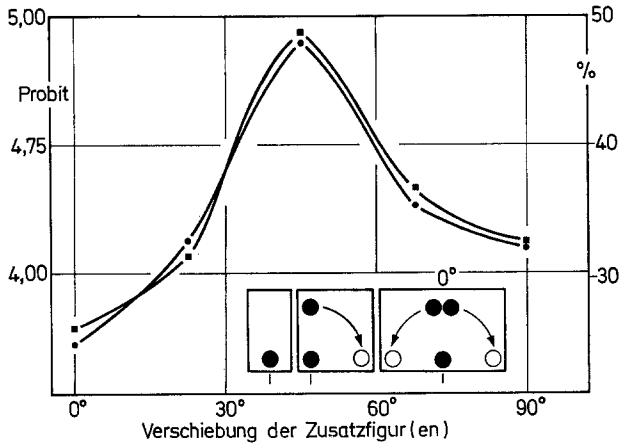


Abb. 20. Um eine Kreisscheibe ( $3^\circ \varnothing$ ) in Zentralstellung wird auf einem Kreisbogen ( $r = 11^\circ$ ) eine gleich große Scheibe entsprechend der mittleren Einschaltfigur von vertikal ( $0^\circ$ ) nach horizontal ( $90^\circ$ ) schrittweise verschoben (Kurve a: •). Der Reizwert der einzelnen Anordnungen gegenüber der Standardfigur (linkes Einschaltbild) (= Ordinate) wird in Abhängigkeit vom Drehwinkel (Abszisse) bestimmt. Die 2. Kurve (b: ■) wurde bei symmetrischer Verschiebung zweier Scheiben (gemäß der rechten Einschaltfigur) gemessen.  $\Sigma n = 2880$

Die nun folgenden Versuche sollen vornehmlich dazu beitragen, die Prinzipien der in den Abb. 14—16 nachgewiesenen Nachbarschaftswirkungen zwischen simultan erregten Seheinheiten weiter aufzuhellen.

### 3. Versuche mit Reizpunkten in Winkelabständen der Seheinheiten

Läßt man bei fixierter Lage einer Kreisscheibe ( $3^\circ \varnothing$  in Zentralstellung) eine zweite, gleich große auf einer Kreisbahn ( $r = 11^\circ$ ) aus vertikaler Stellung ( $= 0^\circ$ ; senkrecht über der fixierten Scheibe) nach horizontal ( $= 90^\circ$ ) wandern (Abb. 20a), so ergibt sich eine Reizwertkurve, in die die Meßwerte aus den Abb. 14—16 sich ausgezeichnet einfügen. Für die Reizbewertung ist es unerheblich, auf welcher Seite der Nadel die variierte Figur angebracht wird (Beispiel: Zusatzfigur in  $90^\circ$ -Stellung rechts: 32,5 R%,  $n = 200$ ; links: 33,0 R%,  $n = 200$ ).

Die gleiche Kurve erhält man, wenn zwei symmetrisch zur Zentralfigur angeordnete Scheiben in der beschriebenen Weise ihre Lage verändern (Abb. 20b). Dies spricht für die Existenz eines Koppelungsmechanismus, der bei Simultanreizung zur Erregungsdrosselung führt, a) zwischen peripher gelegenen Einheiten untereinander und b) zwischen diesen und dem aktivierten Zentrum. Die Prüfung einer Vielzahl hier nicht beschriebener Attrappenanordnungen ergab, daß nur dann symme-



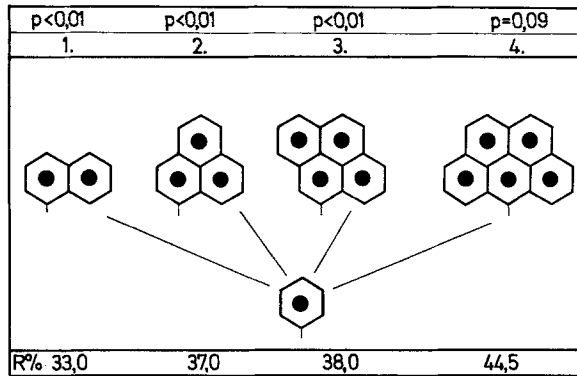


Abb. 21. Relativer Reizwert einer Beuteattrappe in Abhängigkeit von der Zahl der im Abstand von  $11^\circ$  von einer Zentralfigur ( $3^\circ \varnothing$ ) gebotenen, gleich großen Zusatzfiguren (= R %, untere Zeile). Obere Zeile: statistische Wahrscheinlichkeit, daß die Reizwertdifferenz zwischen variiertem Muster und der Standardfigur (gleich große Zentralfigur) signifikant ist (Null-Hypothese: Reizwertgleichheit). Statistik der Differenzen zwischen je zwei benachbarten Attrappenanordnungen: 1/2:  $p > 0,05$ ; 2/3:  $p > 0,05$ ; 3/4:  $p = 0,05$ ; 4/1:  $p < 0,01$ . Ein vertikaler Strich unter den Figuren gibt die Richtung des Vibrationsreizes an

trische Reizmuster wie unsymmetrische bewertet werden, wenn sie Seheinheiten derselben äquatorparallelen Reihe(n) reizen.

Bei Vermehrung der Zusatzfiguren von 1 auf 4 verringert sich der inhibitorische Einfluß der simultan erregten peripheren Seheinheiten auf das Zentrum signifikant (Abb. 21). Dies wird durch einen weiteren Versuch bestätigt: Legt man um eine Zentralfigur (=  $3^\circ$ -Kreisscheibe) einen geschlossenen Ring z. B. aus Punkten (Abstand Scheibenzentrum — Innenkontur des Rings etwa  $11^\circ$ ; Standardfigur: eine gleich große Zentralfigur), dann heben sich in diesem Fall die Erregungen aus der Peripherie gegenseitig vollkommen auf (50,6 R %,  $n = 300$ ). Der zentrale Reiz kommt unbeeinflusst zur Wirkung.

#### 4. Diskussion: Die Auswertprinzipien räumlicher Reizverteilungen

Die Ergebnisse der Versuchsgruppe C III. haben gezeigt, daß weitgehende Deckungsgleichheit zwischen Ommen- und Perzeptionsraster besteht: Im Rahmen der Meßfehler stimmen die Größen der Divergenzwinkel zwischen den Ommenachsen mit den Winkelabständen der gemessenen Reaktionsmaxima und -minima überein (Abb. 14—16, 18, 20, 21). Jedem experimentell bestimmten Perzeptionsschwerpunkt muß eine als Reiz-Richtungsanalysator arbeitende Seheinheit zugeordnet werden. Diejenige Seheinheit, die einen mit Vibration gleichgerichteten visuellen

Reiz perzipiert, wird aktiviert und meldet Erregung (z. B. Abb. 14,  $a_1$ ). Bei gleichzeitiger Reizung benachbarter Einheiten finden räumliche hemmende Wechselwirkungen zwischen der zentralen aktivierten Seheinheit und den angrenzenden Einheiten statt (z. B. Abb. 14,  $a_2$ ). Belege für laterale Interaktion sind:

1. das Umschlagen der Erregung in Inhibition, wenn neben einer Beuteattrappe in Zentralstellung eine zweite im Abstand von  $< 1,5$  Divergenzwinkel auftaucht (z. B. Abb. 14,  $a_2$ ). Die Hemmung erreicht maximales Ausmaß, wenn dieser zweite Reizschwerpunkt mit einem zweiten Perzeptionsschwerpunkt zusammenfällt (z. B. Abb. 20);

2. die Wirkungsgleichheit symmetrischer und unsymmetrischer Attrappenanordnung (Abb. 20 und S. 291);

3. die Abnahme der Hemmung mit der Anzahl der peripher gebotenen Attrappen (z. B. Abb. 21).

Unter der Annahme, daß die Reizstärke eines Musters konstanter Größe eine Funktion der Empfindlichkeit der gereizten Seheinheiten und der Summe aller Nachbarschaftswirkungen zwischen diesen ist, müßte es möglich sein, die Stärke der Wahlbevorzugung einer beliebigen Reizverteilung vorauszusagen. Es soll hierzu ein Profilschnitt durch die Richtungsempfindlichkeitsverteilungen der für die Reizwahrnehmung in Frage kommenden Seheinheiten in Richtung der Objektverschiebung angelegt werden, wobei das Vorzeichen der an die aktivierte Seheinheit  $\textcircled{1}a$  angrenzenden, umgeschalteten Einheiten zu berücksichtigen ist (Bezeichnung der Einheiten nach Abb. 17). Für die nachfolgenden Überlegungen wird eine gaussförmige Richtungsempfindlichkeit angenommen (S. 278). Die genaue Kenntnis der Halbwertsbreite dieser Richtcharakteristik ist hierzu nicht notwendig, wie weiter unten dargelegt wird.

Zur Vereinfachung des Problems soll von einer gleichbleibenden räumlichen Reizeinwirkung auf das Auge ohne Berücksichtigung möglicher Veränderungen z. B. durch Eigenbewegungen des Tieres ausgegangen werden. Hierbei ist zu beachten, daß die entworfene Situation zwar im statistischen Mittel zutrifft, da der Ort der Aktivierung im Auge durch den Mechanoreiz festgelegt ist. Der Reizschwerpunkt wird sich aber auch vorübergehend aus dem Zentrum der aktivierten Einheit in die benachbarten Sehelemente verlagern.

Betrachten wir zunächst das räumliche Erregungsmuster, das durch einzelne horizontal aus Zentralstellung verschobene Kreisscheiben bei verschiedenem Sehwinkelabstand  $\beta$  in den perzipierenden Seheinheiten  $\textcircled{1}a$  und  $\textcircled{1}br$  (oder  $\textcircled{1}bl$ ) erzeugt wird. Für drei benachbarte Einheiten einer äquatorparallelen Reihe sind in Abb. 22, I jeweils zwei verschiedene Richtcharakteristiken mit den Halbwertsbreiten  $\Delta\varrho = 3$  und  $11^\circ$  eingetragen. Nimmt man an, daß die mit entgegengesetztem Vorzeichen versehenen Erregungen aus  $\textcircled{1}a$  und  $\textcircled{1}br$  sich ungestört superponieren

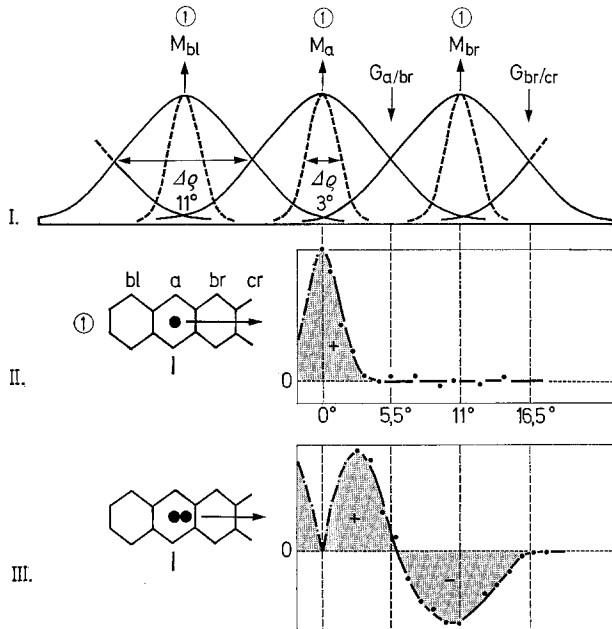


Abb. 22. Modell zur Reizperzeption in benachbarten Scheinheiten einer äquatorparallelen Reihe. *I* Für einen Divergenzwinkel zwischen den Sehachsen von  $11^\circ$  sind die gaussischen Richtungsempfindlichkeitsverteilungen für die Halbwertsbreiten  $\Delta\varrho = 3^\circ$  (unterbrochen) und  $11^\circ$  (ausgezogen) eingetragen. *II* Die für eine einzelne schwarze Kreisscheibe (vgl. links) in verschiedenem Winkelabstand  $\beta$  gemessene Reizwertkurve (Abb. 15,  $b_1$ ) ist so eingezeichnet, daß bei gleichem Abszissenmaßstab (Sehwinkel) wie in *I* das Erregungsmaximum bei  $\beta = 0^\circ$  senkrecht unter dem Empfindlichkeitsmaximum der zentralen Scheinheit liegt. Die Meßkurve ist spiegelsymmetrisch (angedeutet durch das strich-punktierte Kurvenstück), da Reizverschiebung nach rechts oder links zum gleichen Resultat führt. Null-Niveau: unterbrochene horizontale Linie. *III* Entsprechende Auftragung der bei simultaner Reizung mit zwei Scheiben (vgl. links) in variablem Winkelabstand  $\beta$  gemessenen Kurve (Abb. 15,  $b_2$ ). Das Kurvenstück zwischen  $0 \leq \beta \leq 2,9^\circ$  ist extrapoliert. Zeichnungen und Lagebeziehungen wie in *II*

können, dann führen beide Empfindlichkeitsstreuungen zu qualitativ gleichen Resultaten. Dem Meßergebnis kann nicht entnommen werden, ob z. B. ein schneller Reizwertabfall bei zunehmendem Winkelabstand  $\beta$  durch die schmale Halbwertsbreite der Richtcharakteristik der zentralen Einheit hervorgerufen worden ist oder, falls sich die rezeptiven Felder benachbarter Sehelemente stark überlappen, durch den Einfluß der lateralen Inhibition.

Mit einer einzelnen, aus Zentralstellung seitlich verschobenen Kreisscheibe werden Reizwerte gemessen (Abb. 15,  $b_1$ ), die auf einer Gauss-

Kurve der Halbwertsbreite  $\Delta\varrho = 3^\circ$  liegen (Abb. 22, II). Da das Reizfeld bilateralsymmetrisch ist (S. 291), kann die Kurve an der Ordinate gespiegelt werden. Bei einem Winkelabstand  $\beta$  zwischen  $3,5$  und  $4^\circ$  verschwindet die Reaktion auf das Muster. Dieser Kurvenverlauf wird verständlich, wenn man sich vergegenwärtigt, daß Erregung Übereinstimmung der Richtung von Nadelvibration und visuellem Reiz voraussetzt und Hemmung nur bei gleichzeitiger Reizung einer aktivierten Einheit und einer benachbarten stattfindet. Die erste Forderung (und mit ihr auch die zweite) ist ab einem bestimmten Winkelabstand  $\beta$  nicht mehr erfüllt.

Komplizierter wird die Betrachtung, wenn zwei Kreisscheiben in verschiedenem Abstand  $\beta$  geboten werden (Abb. 15,  $b_2$ , und Abb. 22, III). Der Reizwert beträgt im Nullpunkt der Verschiebung definitionsgemäß 50 R% (= 5,0 Probit). Die Meßkurve ist wiederum spiegelsymmetrisch. Die Zentralfigur verursacht hier bei jeder geprüften Reizkonstellation eine konstante Erregung in  $\textcircled{1}a$ , die durch die des Vergleichsreizes gerade kompensiert wird (50 R%). Bis zu einem Abstand  $\beta$  von  $2,9^\circ$  zwischen Zentral- und Zusatzfigur kann diese Erregung durch Wechselwirkungen zwischen den Kontrastgrenzen der Scheiben noch verstärkt werden (74,0 R%,  $n = 240$ ). In diesem Abstand ist die Empfindlichkeit der Nachbareinheit  $\textcircled{1}br$  noch so gering, daß sie keine meßbare Inhibition verursacht. Mit wachsendem Winkelabstand nimmt die durch die Zusatzfigur in  $\textcircled{1}a$  erzeugte Erregung ab, während die in der Nachbareinheit ansteigt. Damit vergrößert sich deren inhibitorischer Einfluß auf das Zentrum. Im Gleichgewichtsfall von Erregung und Hemmung ( $\beta = 5,5^\circ$ ) wird der Reizwert zu Null (52,0 R%,  $n = 200$ ). Bei weiterer Vergrößerung des Scheibenabstandes verstärkt sich die Hemmung, die  $\textcircled{1}br$  auf  $\textcircled{1}a$  ausübt, immer mehr und erreicht ein Maximum, wenn Reizschwerpunkt und Perceptionsschwerpunkt,  $M \textcircled{1}br$ , zusammenfallen (33,0 R%,  $n = 540$ ). Wird dieser Abstand überschritten, dann geht die Inhibition gegen Null. Im Winkelabstand  $\geq 16,5^\circ$  (= 1,5 Divergenzwinkel zwischen den Ommenachsen) besitzt eine Zusatzfigur dieser Größe keinen meßbaren Reizwert.

Legen wir jetzt den Schnitt durch die Empfindlichkeitsverteilungen derjenigen Scheinheiten, die durch eine Kreisscheibe in verschiedener Höhe vom Horizont erregt werden, wenn gleichzeitig aus Zentralstellung Reiz einfällt (Abb. 14,  $a_2$ ). Zwischen Zentralstellung (=  $3^\circ$ ) und dem Hemmungsmaximum bei  $11^\circ$  liegt die erwähnte „Reizbewertungslücke“ (S. 286). Für den hier verzeichneten Reizwertverlust können physiologische Eigenschaften des Perceptionssystems verantwortlich sein, nämlich die Aufhebung der Reizwirkungen im Gleichgewichtsfall von Erregung und Hemmung. Da der Reiz in dieser Höhe nicht in direkt aneinandergrenzende Scheinheiten fällt, sondern zwischen  $\textcircled{1}a$ ,  $\textcircled{2}br$  und  $\textcircled{2}bl$ , ist mit Behinderungen der Rezeption zu rechnen. Zudem ist die Reiz-

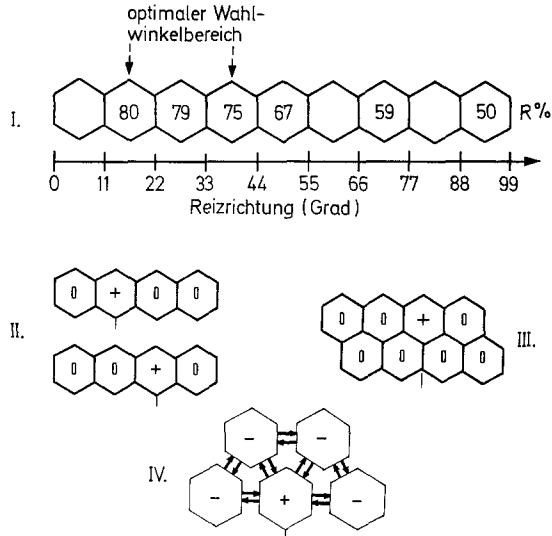


Abb. 23. Schemata zur Interaktion benachbarter Seheinheiten. *I* Empfindlichkeitsabfall von frontal nach lateral, gemessen an der Fähigkeit zur Unterscheidung zweier verschieden starker Reize. Auf der waagerechten Achse ist die Richtung abzulesen, aus der der Reizschwerpunkt, der auf einem Kreisbogen um das Tier wandert, auf das Auge trifft. 0° bedeutet, daß die beiden simultan gebotenen Attrappen genau vor dem Tier in Reizdistanz zu sehen sind. Die für verschiedene Sehwinkelabstände gemessenen relativen Reizwerte (R%) sind zu den Rastermaßen des Velienauges in Bezug gesetzt. Die Meßwerte sind der Abb. 3 entnommen. *II* Innerhalb einer äquatorparallelen Reihe von Seheinheiten wird das Zentrum der Aktivierung (+) mit der Richtung des Vibrationsreizes (hier um 11°) verschoben. 0 nicht aktivierte Einheit. *III* Trifft der Reiz die nächst höhere Reihe am stärksten, so wird erwartet, daß *Velia* wiederum mit dem Perzeptionsschwerpunkt einer Einheit abtastet. *IV* Schema zur Interaktion bei gleichzeitiger Reizung mehrerer benachbarter Seheinheiten durch eine 3° große schwarze Kreisscheibe. + bedeutet Erregung; — bedeutet Hemmung. Der senkrechte Strich unter den Zeichnungen *II—IV* zeigt die Richtung des Vibrationsreizes an

empfindlichkeit der betroffenen Einheiten hierschon erheblich abgefallen. Kreisscheiben in größerer Höhe werden die Einheiten ②bl und ②br abwechselnd verstärkt reizen. Die Antwort muß alternierende Inhibition von ①a sein (27,7 R%,  $n = 740$ ). Dagegen darf für eine einzelne Scheibe in dieser Höhe erwartet werden, daß *Velia* ihre Einstellung zur Reizquelle so verändert, daß der Reiz wiederum das Zentrum einer Seheinheit aus der Reihe ② trifft (Abb. 23 *III*).

Zum dritten sei eine unter 45° zur Zentralfigur angeordnete Zusatzfigur betrachtet, deren Abstand zum Zentrum schrittweise vergrößert wird. Die zunächst stark inhibierende Scheibe (28,0 R%,  $n = 140$ ) ver-

liert schon in  $4^\circ$  Abstand vom Zentrum ihre Wirkung (48,1 R %,  $n = 340$ ). Denkt man sich die oben diskutierte „blinde Zone“ in einen zwischen zwei äquatorparallelen Reihen von Seheinheiten liegenden „blinden Streifen“ ausgedehnt, dann könnte die rasche Abnahme des Reizwertes mit einer morphologischen Schranke erklärt werden: Die Rezeption würde durch die schräge Kantenführung der Ommengrenzen, auf die der Reiz tangential auftrifft, stark behindert. Wechselseitige Hemmung der Einheiten ①*br* und ②*br* ist nach Abb. 21 als Ursache für den Reizwertverlust nicht auszuschließen.

Wie aus der Anzahl und räumlichen Verteilung der experimentell ermittelten Perzeptionsschwerpunkte hervorgeht, ist die Interaktion zwischen Seheinheiten unter den geprüften Versuchsbedingungen ( $3^\circ$  große schwarze Kreisscheiben vor Weiß) auf maximal 5 Einheiten beschränkt. Die an ein aktiviertes Sehelement angrenzenden perzeptorischen Strukturen reagieren bei Simultanreizung als Hemmfeld (Abb. 23 *VI.*). Dieses System von Erregung und Hemmung muß mehrfach repräsentiert sein. Es wird in der Horizontalen jeweils dort aktiviert, wo ein mit Vibration gleichgerichteter visueller Reiz senkrecht auftritt. Seine Vertikallage scheint fixiert zu sein (Abb. 14, 19).

#### Literatur

Siehe Meyer, H. W., Teil 2, diese Zschr. **72**, 298–342 (1971).

Dr. Hedi W. Meyer  
Zoologisches Institut  
der Universität  
BRD-6000 Frankfurt a. M.  
Siesmayerstr. 70  
Deutschland