

Lernen und Gedächtnis — Versuche an der Honigbiene

M. LINDAUER

Zoologisches Institut der Universität Frankfurt a. M.

Coding and conditioning depend a) on the genetically fixed learning disposition, b) on the individual hierarchy of the learning signals, c) on time factors during the learning process. Memory demands generalization and transfer of the stored signals in the "reading out" process—in the living world learning signals are not models but variable clues in variable environmental conditions.

Lernen führt den Organismus unter Ausnutzung von Erfahrung zu einer Verhaltensänderung, die eine vollkommene Adaptation an wechselnde Umweltbedingungen zum Ziel hat. Dieser Adaptation durch Lernen geht jene durch Mutation und Neukombination des Erbgutes voraus; letztere schafft jedoch nur eine *Reaktionsnorm*, eine Adaptabilität; ferner: der Zufall ist im Spiel, und erst die Selektion als Gegenpartner kann dem Geschehen Sinn und Ordnung verleihen. Zugunsten der Adaptation durch Lernen buchen wir, daß sie *gerichtet, schnell, individuell* erfolgt. Das genetisch fixierte System hat demgegenüber absolute *Objektivität* auf seiner Seite, ferner die Tatsache, daß nur jene Veränderungen als „Reformen“ etabliert werden, die eine rigorose *Bewährungsprobe* bestanden haben.

Im folgenden stellen wir einige Fragen zur Physiologie des Lernprozesses. Lernen erfordert eine Speicherung von Information, ein *Gedächtnis*. Wie kann spezifische Information im ZNS für kürzere oder längere Zeit — ungestört durch den ständigen Einstrom anderer sensorischer Impulse — gespeichert, wie kann sie im passenden Moment wieder abgerufen werden? Relativ einfache Systeme von Informationsspeicherung finden wir im genetischen Code sowie in der Antigen-Antikörper-Reaktion. Nach einer These von Jerne [15] hat das Antigen nicht *instruktive*, sondern lediglich *induzierende* Funktion. Es prägt dem Globulin nicht einen Negativabdruck für die anschließende Antikörper-Produktion auf [19, 2, 28, 20]; vielmehr wird es durch bereits vorgebildete Haftstellen erkannt und löst durch diese Verbindung die Vermehrung der entsprechenden Antikörper-Moleküle aus.

Einige — noch stark umstrittene — Lerntheorien legen auch dem Gedächtnis i. e. S. molekulare Strukturumlagerungen im Neuron zugrunde. Man stützt sich dabei auf die Wirkung gewisser Psychopharmaka, die die Proteinsynthese fördern oder hemmen. Das Kurzzeitgedächtnis kann durch analeptische Drogen (Strychnin, Mescaline) und auch durch Elektroschocks, das Langzeitgedächtnis durch Antibiotika (8-Azaguanin, Pyromyzin), aber auch durch RN-ase beeinflußt werden. Aber nur in der Phase der Konsolidierung sind diese Eingriffe wirksam: wenige Sekunden oder

Minuten bei Beginn des Lernprozesses für das Kurzzeitgedächtnis, einige Minuten der nachfolgenden Zwischenphase für das Langzeitgedächtnis [1, 3, 5—9, 11, 13, 14, 16, 24, 27].

Young [34], Griffiths [10] und Horridge [12] heben ihre Lerntheorien auf zelluläre Ebene: chemische Substanzen sollen als Signal in neuverschalteten Neuronen kreisen. Elementareinheit ist das „Mnemon“, das als Mindestausstattung ein „Classifying“- und ein „Reinforcement“-Interneuron besitzt; ersteres hat zu registrieren, zu sortieren, zu speichern; letzteres übernimmt die Assoziation zwischen Signal und Belohnung bzw. Bestrafung.

Weder auf molekularer noch auf zellulärer Ebene wird man jedoch den Lernprozeß voll erfassen können. Erste und wohl wesentlichste Aufgabe beim Lernen ist die *geeignete Auswahl von Merkzeichen („Coding“)* und *ihre sinnvolle Zuordnung zu einem biologischen Ereignis („Conditioning“)*. Dies erfordert

a) *logische Instruktionen*,

b) *neue, organisierte Verschaltungen auf höherer Ebene*.

Aus dem weißen Lärm der Sekunde für Sekunde anstürmenden Umweltsignale werden durch *aktive zentralnervöse Operationen* einige wenige Signale ausgelesen und erhalten *zeit- und situationsbedingte Bedeutung*. Speziell dieser logische Ausleseprozeß soll uns im folgenden beschäftigen.

Die Honigbiene bietet sich für solche Untersuchungen aus drei Gründen an:

1. Wie bei allen Insekten ist ihr Verhalten weitgehend instinktgebunden: in gegebener Situation rufen Schlüsselreize ein im genetischen Code fixiertes Handlungsprogramm ab; Lernprozesse lassen sich daher leichter isolieren und analysieren.

2. Dank ihrer strikten Bindung an den Sozialverband läßt sich eine Biene ideal zu einer Dressur, d. h. zu einer gruppenbezogenen Lernaufgabe zwingen.

3. Die Zahl der Neuronen und der Synapsen je Neuron ist bei Insekten um mehrere Zehnerpotenzen geringer als etwa bei Säugern (ca. 10^5 Neuronen im Insektengehirn gegen 10^{11} im Gehirn des Menschen; ca.

10—10² Synapsen je Neuron bei Insekten gegen ca. 10⁵ bei Säugern).

Die im Lernablauf vollzogenen Verschaltungen werden daher leichter zu analysieren sein.

1. Die genetisch fixierte Lerndisposition

Die Auswahl von Lernsignalen ist eine fakultative, individuelle Angelegenheit. Dieser subjektiven Freiheit sind jedoch Grenzen gesetzt. Die *Bereitschaft*, diesen und jenen Signalen der Umwelt auf Grund von Erfahrung Bedeutung zu geben und als Gedächtnis zu speichern, ist artspezifisch im Erbgut verankert. Wir haben diese genetisch fixierte Lerndisposition an zwei Rassen der Honigbiene, *Apis mellifica carnica* und *Apis mellifica ligustica*, qualitativ und quantitativ zu erfassen versucht¹.

Zur Methode: Eine unerfahrene Biene wird durch die Tänze einer Sammelschar, die an einem runden Futtertisch verkehrt, alarmiert. Sowie sie am Futterplatz erscheint, wird die alte Sammelschar abgefangen — sie soll durch soziale Zeichengebung den Lernprozeß nicht beeinflussen —, und dem Neuling wird über einem schwarzen Stern Zuckerwasser geboten. Er hat die Aufgabe, die Sternform als Futterzeichen zu konditionieren. Diese Sternform ist aber nur eines der möglichen Futterzeichen. „Tischmitte“, also relative Lage, könnte ein zweites sein. Welches der beiden hat Vorrang? Dies können wir testen, indem wir beim zweiten Anflug Sternform und relative Lage zur Wahl stellen (Fig. 1 a, b): der schwarze Stern ist jetzt von seiner alten Stelle entfernt und liegt am Rand des Tisches.

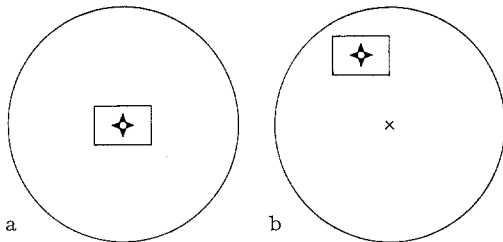


Fig. 1. a Simultandressur auf Form und relative Lage des Futterzieles. „Tischmitte“ und „schwarzer Stern“ sollen als Merkzeichen konditioniert werden. — b Beide Merkzeichen stehen in Konkurrenz; der Tisch ist jetzt ohne Futter und frei von Duftstoffen

Fig. 2 bringt das Ergebnis: Bei der Rasse *Apis mellifica carnica* steigen die Anflüge am Dressurort von 40% nach dem 1. Lernakt auf 76,2% nach dem 10. Lernakt. Bei *Apis mellifica ligustica* hingegen von 31% nur auf 55,9%. Dressurort und Dressurform werden also im Lernprozeß von Carnica und Ligustica unterschiedlich gewertet.

Wir kommen unter Einbeziehung weiterer analoger Versuchsreihen zu folgender genereller Aussage: Unter sonst gleichen Umweltbedingungen lernen Carnica-Bienen bevorzugt die relative Lage, Ligustica-Bienen Lage und Form des belohnten Zieles gleichrangig als Futterzeichen.

Die *Bereitschaft*, bestimmte, gleichzeitig angebotene Merkzeichen der Umwelt zu konditionieren und im

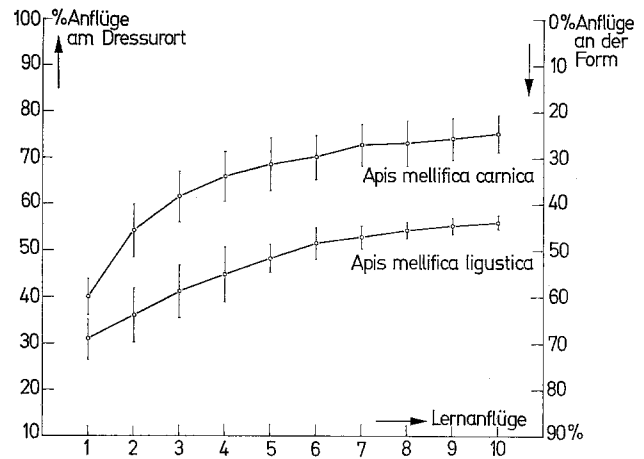


Fig. 2. Die Lernkurven sind rassenspezifisch: in beiden Fällen Anstieg zugunsten des Dressurortes, aber nur bei *Apis mellifica carnica* bleibt die Dressurform eindeutig unterlegen. (Nach Lauer, unveröff.)

Gedächtnis zu speichern, ist innerhalb der Art *Apis mellifica* rassenspezifisch als Lerndisposition genetisch fixiert.

2. Rangordnung der Lernsignale im subjektiven Bereich

Zwangsläufig schließt sich jetzt die Frage nach der Rangordnung aller potentiellen Merkzeichen im individuellen Lernprozeß an. Wir stellen den Bienen die Aufgabe, jeweils ein einzelnes Futterzeichen zu konditionieren, geben diesem aber in einer zweiten und dritten Lernserie andere Merkzeichen in Konkurrenz und vergleichen Erfolg und Geschwindigkeit anhand der Lernkurven. Wenn wir Duft, Farbe, Form erlernen lassen, finden wir folgende Hierarchie der Lernsignale: Duft steht oben an. Schon ein einziger Lernakt genügt, um Thymian als Futterzeichen zu lernen und optimal im Gedächtnis zu speichern; d. h. das Plateau der Lernkurve mit ca. 98% positiven Wahlen wird bereits nach einem Dressuranflug erreicht. Farbzeichen erfordern demgegenüber 3—5 Dressuranflüge. Formen sind erst nach ca. 20 Anflügen gelernt, und sie erreichen mit ca. 85% nicht das Niveau, wie es Duft und Farben zeigen [17, 25, 31, 32, 30]. Diese Rangordnung gilt aber auch im engeren Modalitätsbereich: Kriston [18] hat individuelle Lernkurven für verschiedene Duftstoffklassen aufgestellt (Fig. 3). Blumige Düfte werden schneller und besser erlernt als nichtblumige. Im Anschluß an Jerne (s. S. 463) drängt sich der Gedanke auf, es könnten sich den verschiedenen Duftqualitäten in den Neuronen Akzeptorsysteme anbieten, die den blumigen Düften weitgehend komplementär, für nichtblumige aber „sperrig“ sind und daher schlechter im Gedächtnis haften. Hierzu sind Untersuchungen im Gange.

Fig. 4 soll den berechtigten Einwand widerlegen, die unterschiedliche Lernleistung beruhe auf einer „Repellent-Wirkung“ fauliger Düfte: Aus einem Duftgemisch wird zwar zunächst die blumige Komponente gelernt, sie muß aber im Verlauf von 10 Lernakten mit der Buttersäure gleichziehen.

Auch im optischen Bereich hat Menzel [25 a] die zentrale Codierung als unabhängige Leistung überzeugend belegt. Daumer [4] hatte in einer vorbildlichen

¹ Herrn Prof. F. Ruttner, Oberursel, sind wir für Überlassung reinrassiger Völker zu Dank verpflichtet.

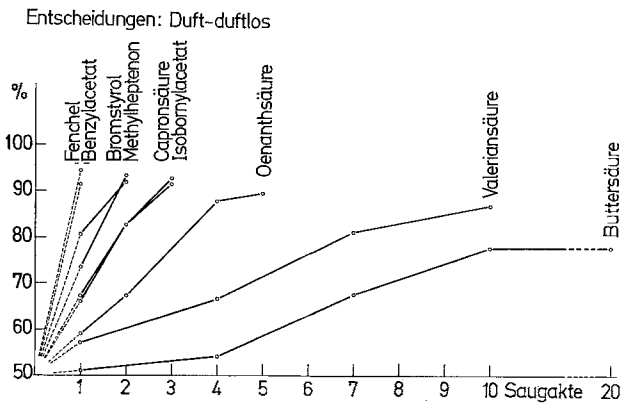


Fig. 3. Verschiedene Düfte werden unterschiedlich schnell und unterschiedlich gut gelernt. Fenchel erreicht schon nach einem Lernakt das Niveau von ca. 95%, auf Buttersäure sind 20 Dressuranflüge nötig, bis das obere Lernniveau mit ca. 75% positiven Wahlen erreicht ist

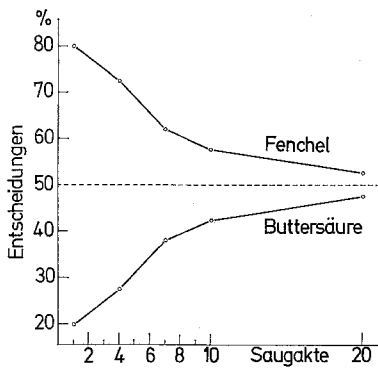


Fig. 4. Bietet man in der Dressur ein „gut“ und ein „schlecht“ einprägsames Merkzeichen als Duftgemisch, beim Test aber beide Komponenten getrennt, dann gleicht sich der anfänglich unterschiedliche Lernerfolg schon nach 10 Dressuranflügen weitgehend aus. Kombination mit einem zweiten Lernzeichen gibt dem minderwertigen Signal eine höhere Rangordnung und umgekehrt

Analyse die nötige Vorarbeit geleistet, indem er die relative Reizwirksamkeit von Spektralfarben auf die Bienen ermittelte. Dabei erwies sich Ultraviolett den Farben Gelb, Blau und Grün gegenüber als die reizwirksamste. Menzel hat diesen Befunden entsprechende Lernkurven gegenübergestellt. Eindeutig zeigte sich, daß nicht UV, sondern Violett am schnellsten und besten erlernt wird.

Das ZNS trifft unabhängig von der Reizwirksamkeit der Lernsignale eine Auswahl und eine rangmäßige Bewertung der Merkzeichen.

3. Die Rolle von Zeitfaktoren

Die Bereitschaft, bestimmte Merkzeichen zu konditionieren, ist situationsgebunden, d. h. zeitlich begrenzt. Schon vor 30 Jahren hatte K. v. Frisch seiner Schülerin Opfinger [26] folgenden Versuch vorgeschlagen: eine unerfahrene Biene wird an ein Futtertischchen gelockt, an dem sie über einem gelben Karton Zuckerwasser findet. Sowie sie sich niedergesetzt hat und zu saugen beginnt, wird dieser gelbe Karton weggezogen, und es erscheint ein blauer unter dem Futtergefäß. Wenn die Biene mit dem Saugen fertig ist und auffliegt — sie macht dann regelmäßig noch

einige Orientierungsflüge rund um das Futtertischchen —, sieht sie einen grünen Karton unter sich. Wenn sie wiederkehrt, stehen Gelb, Blau und Grün zur Wahl. Wird die Sammlerin die Anflugfarbe, die Farbe des Saugens oder die Farbe während des Abfluges als Futterzeichen wählen? Das Ergebnis war eindeutig: immer wurde die Anflugfarbe gewählt. Menzel [25 a] hat das Zeitintervall dieses Lernprozesses noch eingengt und gefunden, daß nur 3 sec während des gesamten Sammelfluges für das Erlernen der Farbe entscheidend sind: 2 sec vor dem Saugen und 1 sec nachdem der Rüssel in die Zuckerlösung getaucht war. Man sollte sich in diesem Zusammenhang vergegenwärtigen, daß der erste Sammelflug einer Suchbiene eine Stunde oder länger dauern kann [24]. Die Biene muß während der gesamten Zeit ihres Suchfluges bereit sein, bestimmte Merkmale der Umwelt als Futterzeichen retrospektiv zu erlernen. Dies ist nur möglich, wenn sie laufend potentielle Lernzeichen registriert, wenigstens für einige Sekunden als Gedächtnis speichert — und immer wieder löscht, wenn keine Belohnung folgt.

Der Zeitfaktor macht seine Rolle auch in einem anderen Versuch [17] eindrucksvoll geltend: eine Biene wird den ganzen Tag über an einem duftlosen Futtertischchen gefüttert, und um 10 Uhr wird ihr für 3 Saugakte Geraniol als Futtersignal angeboten; dann wird duftlos weitergefüttert, was einer Abdrussur von Geraniol gleichkommt. Von jetzt ab wird jede Stunde getestet, ob die Bienen das Duftsignal noch im Gedächtnis behalten haben, indem Geraniol und Thymian (ohne Futter) zur Wahl gestellt werden; dann schließt sich wieder duftlose Fütterung an, wieder ein neuer Test usw. Erwartungsgemäß gehen bis zum Abend die positiven Wahlen für Geraniol zurück; am nächsten Morgen ist der Dressurduft beinahe vergessen. Plötzlich aber um 10 Uhr steigt die Wahlhäufigkeit zu seinen Gunsten wieder an, fällt gegen Abend wieder ab, und dies wiederholt sich am dritten und vierten Tag.

Man kann am Nachmittag einen zweiten Duft als Futterzeichen zwischen den duftlosen Fütterungen anbieten (Fig. 5). Die Vergessenskurven verlaufen nicht linear, sondern demonstrieren wiederum das

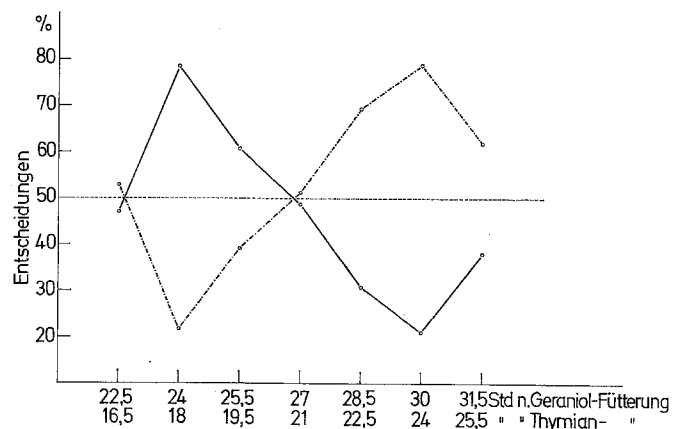
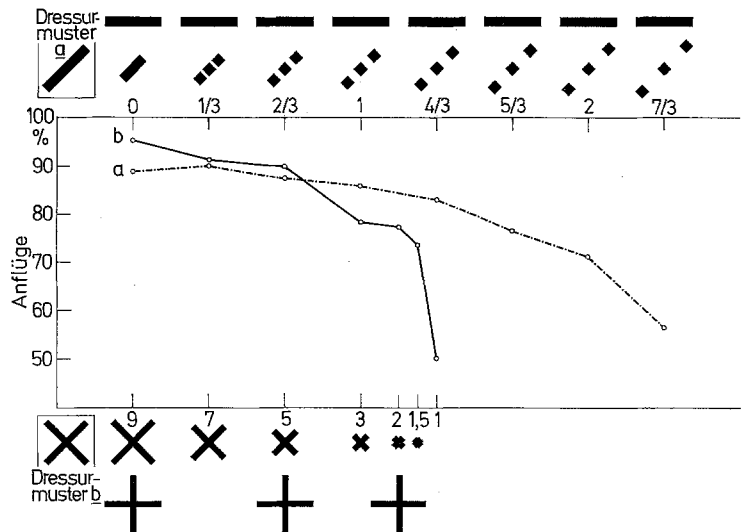


Fig. 5. Zwischen durchgehender duftloser Fütterung wird zweimal am Tag für 3 Anflüge ein Duftsignal (— Geraniol am Vormittag, - - - Thymian am Nachmittag) geboten. Die „Vergessens“-Kurven dieser Merkzeichen verlaufen nicht linear; die mit ihnen gekoppelte Zeitmarke holt sie jeweils wieder aus der Erinnerung hervor

Fig. 6. Auf vertikaler, bienenweißer Wand wird ein schrägstehender Balken (Dressurmuster a) bzw. ein liegendes Balkenkreuz (Dressurmuster b) als Futterzeichen geboten. Im kritischen Test müssen die Bienen wählen zwischen einem geometrisch gleichen Muster — das aber in anderer Winkelstellung im Schwerefeld geboten wird — und einem solchen, das in Form bzw. Größe abgeändert ist. Die Winkelstellung wird als invariantes Merkmal kodiert. Die Zahlen an der oberen Abszisse geben die Breite der in das schwarze Schrägband eingeschalteten weißen Intervalle an, ausgedrückt in Bruchteilen der Kantenlänge der 3 schwarzen Quadrate. Die Zahlen an der unteren Abszisse sind die Relativwerte der Balkenlängen



zeitgekoppelte Erinnern konditionierter Erfahrung. Dressuren mit weiteren Merkzeichenkomplexen berechnen zu folgender allgemeiner Formulierung:

Merkzeichen haften besser und länger im Gedächtnis, wenn ein konditioniertes Signal nicht isoliert, sondern in Kombination mit anderen simultan gebotenen Lernzeichen eingespeichert wird.

4. Die Fähigkeit zu generalisieren

Das Lernziel ist erst erreicht, wenn bei gegebener Situation das erlernte Signal aus dem Gedächtnis abgerufen und für eine entsprechende Handlung genutzt worden ist. Wir nennen diesen Vorgang schlicht „Erinnerung“ und sind uns kaum bewußt, daß es mit dem Abruf allein nicht getan ist. Identische Situationen und identische Merkzeichen bietet die Natur praktisch nie ein zweites Mal an. Das bedeutet: der Organismus muß mit dem Erinnern die Fähigkeit zur *Invariantenbildung*, zum *Klassifizieren*, zum *Generalisieren* besitzen. In diesen Leistungen kann die Honigbiene mit Vertebraten bis zu einem hohen Grad konkurrieren.

Wir dressieren unsere Bienen auf einen schwarzen, schrägen Streifen oder auf ein liegendes Balkenkreuz. Im kritischen Test bieten wir neben dem Dressurmuster geometrisch gleiche Formen, jedoch in anderer Position im Schwerefeld; am Dressurmuster ändern wir Größe, Dicke der Balken, vertauschen Hell- und Dunkelfeld oder bieten unterbrochene Linien statt durchgehender Balken.

Das Ergebnis: Die Bienen nehmen als einzige Invariante die Winkelstellung in der Vertikalen (Fig. 6) [32]. Man kann die Aufgabe noch schwerer machen und einen Transfer erzwingen: Wenn im Test auch die adressierte Winkelstellung „horizontal“ nicht mehr erscheint, sondern nur noch „mehr oder weniger schief“, wird die Invariante „liegend“ transferiert [30] (Fig. 7). Mazochin-Porshnyakov hat auf Bunt-scheckigkeit dressiert und in mehreren Nachdressuren stets die Farben des Buntfeldes gewechselt. Die Bienen haben gelernt, „scheckig“ als Invariante herauszufiltern (Fig. 8). Dressiert man zunächst auf eine „grüne zergliederte“ Figur, der eine „kompakte grüne“ Figur gegenübergestellt ist, und läßt eine

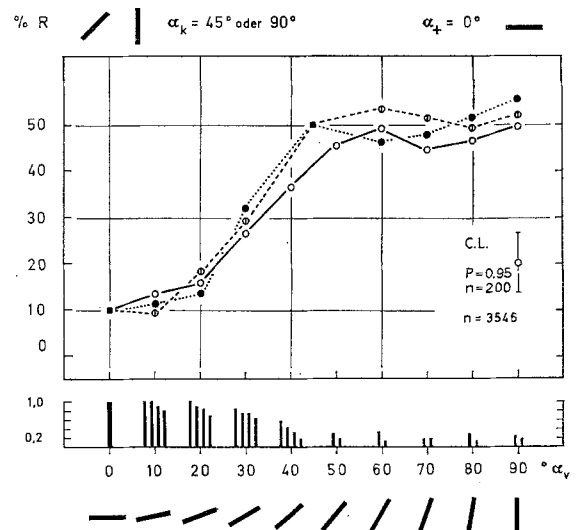


Fig. 7. Schwarzer Balken in horizontaler Position ist Dressurzeichen ($\alpha_+ = 0^\circ$). Beim Test wird der Balken stufenweise aus der horizontalen in die vertikale Lage gehoben ($\alpha_V = 0^\circ \rightarrow 90^\circ$). Als Wahlpartner werden entweder $\alpha_K = 45^\circ$ oder $\alpha_K = 90^\circ$ geboten. Für $\alpha_+ = 10^\circ, 20^\circ, 30^\circ$ erfolgt deutlicher Transfer zugunsten der Invariante „liegender Balken“. Das unter der Abszisse eingeschobene Balkendiagramm zeigt die relative Anflugstärke (= Entscheidungsbereitschaft) für α_V und α_K an. Sie ist für den Idealfall: $\alpha_V = 0^\circ$ und $\alpha_K = 90^\circ$ mit 1 angesetzt. Sobald der Dressurbalken (α_V) über 30° angehoben wird, zögern die Bienen, sich für eines der gebotenen Muster zu entscheiden

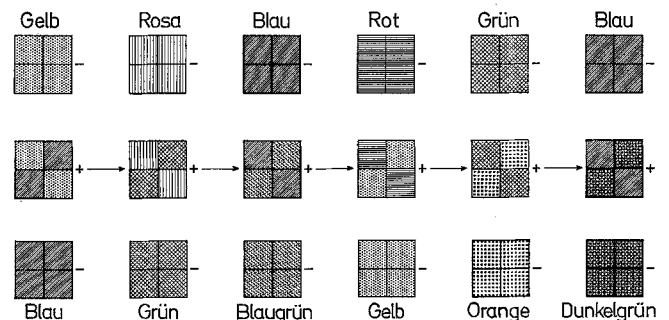


Fig. 8. Die mittlere Reihe der Farbquadrate liefert die Dressurmuster. Auf ihnen wird mit Futter belohnt (+). Obere und untere Reihe dienen bei Dressur und Test als „verbotenes“ Futterzeichen, obwohl sie die gleichen Farbqualitäten wie die Dressurmuster bieten. Die Bienen kodieren die Invariante „Buntscheckig“

zweite Dressurphase folgen, in der „blau-zergliedert“ die positive, „blau-kompakt“ die negative Figur darstellen, dann wählen die Bienen im Test das invariante Merkmal „zergliedert“ heraus, indem sie „blau zergliedert“ neben „gelb-kompakt“ und „blau-kompakt“ den Vorzug geben. Mazochin-Porshnyakov war von diesen Lernleistungen der Biene so beeindruckt, daß er von *vernünftigem Handeln*, von der *Intelligenz* der Bienen spricht [23].

Folgen wir einer Definition von Wenzl [33]: „Intelligenz ist die Fähigkeit zur Erfassung und Herstellung von Bedeutungen, Beziehungen und Sinnzusammenhängen“, so werden wir Mazochin-Porshnyakov zustimmen müssen. Rohracher [29] hingegen fordert mit Recht von einem intelligenten Handeln, daß bisherige Erfahrung für *neue Aufgaben* zu verwerten sei. Das Herausfinden einer Invarianten — wie im oben geschilderten Fall — muß nicht eine „neue Aufgabe“ bedeuten.

5. Lernen ohne subjektive Erfahrung

Erfahrung, die sich im Laufe eines individuellen Lebens bewährt hat — subjektiv Erlerntes —, kann auch einem anderen Artgenossen, ja sogar nachfolgenden Generationen zur Verfügung gestellt werden. „Tradiertes Lernen“ — eine tragende Säule in unserer menschlichen Kultur — ist im Tierreich nur in ganz wenigen Fällen bekannt geworden. Für den Bienenstaat ist es eine Existenzfrage: wenn wir eine Schar mit Zuckerwasser füttern, dem Thymianduft beigegeben ist, dann werden durch ihre Tänze unerfahrene Neulinge alarmiert. In der Alarmierung steckt neben einer detaillierten Lagebeschreibung des Zieles die Information, daß Thymian ein bereits erlerntes Futterzeichen bedeutet. Läßt man diese Neulinge beim *ersten Anflug* zwischen Lavendel und Thymian wählen, dann entscheiden sie sich eindeutig für Thymian — ohne daß sie vorher selbst bei diesem Duft belohnt worden waren. Der tradierte Lerninhalt wird jedoch nicht ganz vollwertig anerkannt: bei Eigenerfahrung fällt der Lernerfolg um ca. 15% besser aus (97% gegen 82% positive Wahlen für den Dressurduft).

Der Vorteil tradierten Lernens ist offenkundig: es spart Zeit, enthält kein Risiko und bietet einem Kollektiv ein sicheres Fundament, auf dem die Einzelindividuen weiterlernen können. Es birgt aber auch — bezogen auf die menschliche Gesellschaft — einige Gefahren: Die modernen Massenmedien und das „programmierte Lernen“ geben diesen kollektiven,

normierten Lernprozessen ein gefährliches Übergewicht. Sie verleiten zu risikoloser passiver Übernahme von bestätigter Erkenntnis und erprobter Erfahrung. Echten Fortschritt kann aber nur die Initiative und Erfahrung des Einzelindividuums — die zu neuer Einsicht und Erkenntnis führen — bringen.

Ferner: nur das, was der Mensch aus subjektiver Erfahrung und Einsicht gelernt hat, darf er sein Eigen nennen; aus ihm entspringt letztlich jedes *individuelle Verhalten*, es profiliert und bewahrt die *Persönlichkeit*.

Die aus unserem Arbeitskreis vorgelegten Untersuchungen wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft wesentlich gefördert.

- [1] Barondes, S. H., Cohen, H. D.: Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **61**, 923 (1968). — [2] Breinl, F., Haurowitz, F.: Z. Physiol. Chem. **192**, 45 (1930). — [3] Cohen, H. D., Barondes, S. H.: J. Neurochem. **13**, 207 (1966). — [4] Daumer, K.: Z. vergl. Physiol. **38**, 413 (1956). — [5] Dorfman, L. J., Jarvik, M. E.: Neuropsychologia (Oxford) **6**, 373 (1968). — [6] Elul, R.: Nature (Lond.) **210**, 1127 (1966). — [7] Flexner, L. B., Flexner, J. B.: Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **55**, 369 (1966). — [8] Franchina, J. J., Moore, M. H.: Science **160**, 903 (1968). — [9] Quarton, G. C., in: The Neurosciences (Quarton, Melnechuk, Schmitt, eds.). New York: The Rockefeller University Press 1967. — [10] Griffiths, J. S.: Nature (Lond.) **211**, 1160 (1966). — [11] Guillery, R. W.: Prog. Brain Res. **14**, 57 (1965). — [12] Horridge, G. A.: Interneurons. London-San Francisco: W. H. Freeman and Co. 1968. — [13] Hyden, H.: Proc. 41h Internat. Cong. Biochem. **3**, 64 (1959). — [14] Jacobson, A. L., et al.: Psychon. Sci. **4**, 3 (1965). — [15] Jerne, N. K., in: The Neurosciences (Quarton, Melnechuk, Schmitt, eds.). New York: The Rockefeller University Press 1967. — [16] Irwin, S., Benuazizi, A.: Science **152**, 100 (1966). — [17] Koltermann, R.: Z. vergl. Physiol. **63**, 310 (1969). — [18] Kriston, I., in: Apimondia-Kongreßber., XXII. Internat. Bienenzüchterkongr. München 1969. — [19] Landsteiner, K.: The specificity of serological reactions. Cambridge: Harvard University Press, revised edition 1945. — [20] Lederberg, J.: Science **129**, 1649 (1959). — [21] Lindauer, M.: Z. vergl. Physiol. **34**, 299 (1952). — [22] Lyons, J.: Science **163**, 490 (1969). — [23] Mazochin-Porshnyakov, G. A.: Z. vergl. Physiol. **65**, 15 (1969). — [24] McConnell, J. V.: Ann. Rev. Physiol. **28**, 107 (1966). — [25] Menzel, R.: Z. vergl. Physiol. a) **56**, 22 (1967); b) **60**, 82 (1968); c) **63**, 290 (1969). — [26] Opfinger, E.: *ibid.* **15**, 431 (1931). — [27] Oshima, K., Gorbman, A., Shimada, H.: Science **165**, 86 (1969). — [28] Pauling, L.: J. Am. Chem. Soc. **62**, 2643 (1940). — [29] Rohracher, H.: Einführung in die Psychologie (8. Aufl.). Wien u. Innsbruck: Urban u. Schwarzenberg 1963. — [30] Wehner, R.: Z. vergl. Physiol. **55**, 145 (1967). — [31] Wehner, R., Lindauer, M.: *ibid.* **52**, 290 (1966). — [32] Wehner, R., Lindauer, M.: Zool. Anz., Suppl.-Bd. **30**, 239 (1967). — [33] Wenzl, A.: Theorie der Begabung. Leipzig 1934. — [34] Young, J. Z.: Proc. Roy. Soc. London B **163**, 285 (1965).

Eingegangen am 15. Mai 1970