

möglich ist; dadurch wird die veratmete Luft sehr wirksam weggeschafft, und es bleibt wenig Rückstand; so ergibt sich ein starkes Diffusionsgefälle der Kohlensäure aus den Organen in die Atemröhren und eine schnelle Entfernung dieses Stoffwechselprodukts.

Bei der großen Mannigfaltigkeit der Insekten sind vielfach auch Wege gefunden, um das Leben des Vollkerfs zu verlängern, vor allem in den Fällen, wo auch die Vollkerfe noch Nahrung aufnehmen und dabei mit ihren Ausgaben sparsam sind. Ein Ohrwurm (*Forficula*), der an der Fortpflanzung verhindert wurde, lebte bei guter Fütterung 5 Jahre. Bienenarbeiter werden in der Haupttrachtzeit nur 6 Wochen alt; solche, die im Spätsommer schlüpfen, überwintern und dabei der Ruhe pflügen, leben 6 Monate lang. Höheres Alter

erreichen die Weibchen bei sozialen Insekten, denen durch die Arbeiter alle Betätigung bei Nahrungssuche, Brutpflege und Nestbau abgenommen wird — aber auch das ist eine verschwenderische Wirtschaft; denn die Erzeugung steriler Individuen ist ein hoher Aufwand, durch den das Leben der Weibchen verlängert wird.

Zu dem Haushalt der Wirbeltiere, wo durch sparsame Wirtschaft große und langlebige Tiere entstehen können, steht der Haushalt der Insekten im Gegensatz durch seinen hohen Aufwand. Aber große Leistung auf Kosten der Lebensdauer ist ein sehr wirksames Mittel im Kampfe ums Dasein; der kurzen Lebenszeit entspricht schnelle Vermehrung, und daraus ergeben sich die Riesenmengen der Nachkommen. In weitgehendem Maße ist hier „der Tod ein Mittel, um viel Leben zu haben“.

Die Untersuchungen über den Formensinn der Honigbiene.

VON MATHILDE HERTZ, Berlin-Dahlem.

(Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Abteilung R. GOLDSCHMIDT.)

Auf Veranlassung der Redaktion versuche ich hier, eine zusammenfassende Darstellung des Fragenkreises zu geben, der mit dem Aufsatz von E. WOLF in Nr. 23 dieses Jahrganges angeschnitten worden ist.

I.

Die den Liebhabern der Natur seit langem bekannte Artenstetigkeit der blütenbesuchenden Bienen gab den ersten Anlaß, nach Formunterscheidung und Formengedächtnis bei der Honigbiene zu fragen. Die von v. FRISCH zuerst zuverlässig nachgewiesene Unterscheidung der Farben Blau und Gelb genügte zur Erklärung kaum, und von der später (wiederum von v. FRISCH) nachgewiesenen subtilen Unterscheidung beliebig vieler Blütendüfte war damals noch nichts bekannt. So schien es gerade die gewünschte Ergänzung, als v. FRISCH bei seinen Dressuren an verschiedenen blütenähnlichen Modellen eine gute Unterscheidung gewisser charakteristischer Umrißformen, wie Enzian- und Kompositenform, feststellen konnte; und da sich unter den gleichen Versuchsbedingungen ein unterscheidender Beflug von verschiedenen geometrischen Figuren nicht erreichen ließ, lag es nahe, die gelungenen Dressuren aus einer ererbten Bekanntschaft mit gerade diesen Formen zu erklären (1914). Diese Auffassung, die den damaligen etwas starren, mehr biologisch als physiologisch gerichteten Instinktvorstellungen gut entsprach, war wohl im Begriff, sich allgemein durchzusetzen, als ein Rückschlag erfolgte, indem BAUMGÄRTNER als Schüler v. FRISCHS eine methodische Schwäche der Versuche nachwies, in welchen Dressur- und Gegenformen rund um die Einflugöffnung der Futterkästchen aufgemalt worden waren. BAUMGÄRTNER machte die Entdeckung, daß in solchen Fällen die Farbe des Fluglochrandes oder Farbdaten in der Umgebung der Anflugstelle den Bienen

ein ausgezeichnetes Kriterium zur Unterscheidung der Futterkästchen liefern. Damit hatte das Versagen im Falle der geometrischen Formen (mit gleichfarbiger Umgebung der Anflugstelle) und die Unterscheidung einiger Blütenformen (mit Farbdifferenzen am Fluglochrand) eine neue, sehr nüchterne Erklärung gefunden, während es in anderen Fällen etwas zweifelhaft geblieben ist, ob die Farbverschiedenheit der Anflugstellen zur Erklärung des Dressurerfolgs ausreichte (1928). Wer damals den positiven Befund v. FRISCHS über einen Formensinn bei Insekten für endgültig erledigt hielt, übersah, daß eines seiner Ergebnisse diesen Argumenten gegenüber unangreifbar blieb. v. FRISCH hatte nicht nur an räumlichen Modellen mit Einflugöffnungen, sondern auch in der Weise dressiert, daß er Tafeln mit farbigen Mustern unter eine Glasplatte auf einen Tisch legte und über dem Dressurmuster fütterte. Mit dieser Methode hatte er auf einem Schachbrett aus gelben und blauen Quadraten einen etwa 10fach so hohen Bienenbesuch erreicht wie auf der Gegenform, einem blauen und gelben Streifenmuster. Eine Dressur in umgekehrter Richtung war nicht gelungen. Dieser Versuch, der einen guten Teil der späteren Erkenntnisse vorwegnimmt, war gerade der, der die geringste Beachtung fand, da er sich der allgemaineren Argumentation über die biologischen Grenzen der Unterscheidbarkeit nur schlecht einfügte.

Auch ich hatte nicht an diesen Versuch gedacht, als ich einige Zeit nach BAUMGÄRTNER erneut mit Formdressuren bei der Biene begann. Um die Situation in den kritischen Eigenschaften so deutlich wie möglich zu machen, verzichtete ich auf Farbwirkungen und arbeitete mit tuchschwarzen Modellen, die unter Glas auf weißen Grund gelegt wurden; um das BAUMGÄRTNERSCHE Kriterium „Farbdaten einer sekundär ausgezeichneten Anflugstelle“ auszuschließen, gab ich den

Futterschälchen während der Dressur ständig wechselnde Lagen (meist außerhalb der Figur auf dem weißen Grund) und stellte in der kritischen Dressurprüfung gar keine Schälchen auf. Was mir zunächst auffiel und was sich seither bei jedem möglichen Anlaß immer wieder der Beobachtung aufgedrängt hat, war die Auszeichnung, die die Figuren als solche erfuhren, d. h. der selektive Beflug der schwarz abgehobenen Figurbereiche vor dem weißen Grunde. Die Bienen dressieren sich von selbst auf Schwarz, wenn Schwarz die Farbe der Figur ist. Das Entsprechende gilt (unter gewissen Vorbehalten), wenn wir für Figur und Grund bunte Farben nehmen oder wenn wir den Grund dunkel wählen und die Figuren sich hell abheben lassen. Aus solchen Beobachtungen allein geht schon hervor, daß der Anflug der Bienen nicht nur durch die „mit dem Futterreiz assoziierten“ Farb- oder Helligkeitsdaten bestimmt wird, sondern darüber hinaus durch figurale Eigenschaften der Gesamtsituation. Dagegen geht aus diesem Verhalten natürlich nicht hervor, daß eine Figur in der Wahrnehmung der Biene mit denselben Eigenschaften auftritt, die sie in unserer eigenen besitzt. Da ich das Glück hatte, daß gleich einer meiner ersten Dressurversuche, Kreuz gegen flächengleichen Kreis, eine fehlerfreie Unterscheidung ergab, war ein sicherer Ausgangspunkt für die weitere Analyse gewonnen, in der es sich darum handeln mußte, durch konsequente Variation der Versuchsobjekte die vermutlich engen Grenzen der Unterscheidbarkeit zu bestimmen. Ich stellte zunächst fest, daß alle hochgradig aufgelösten oder gegliederten Figuren untereinander ebenso stark verwechselt werden wie alle geschlossenen¹; dagegen ergab sich eine sehr gute Unterscheidung aller stark aufgelösten oder reichgegliederten Formen gegenüber allen ungliederten, und nach einiger Übung auch die der stärker gegliederten von den weniger gegliederten. Das Wahlverhalten war dabei transponierend, d. h. die Bienen vernachlässigten sogleich die eben noch eifrig beflogene Dressurfigur zugunsten einer neu eingeführten, wenn diese ihr im Grad der Gliederung überlegen war. Diese Wahlrichtung änderte sich auch nicht, als ich die schwarzen Figuren durch bunte ersetzte und den Farbcharakter der Modelle dauernd änderte und auswechselte. Danach ließ sich das Gesamtergebnis am einfachsten in den Ausdruck zusammenfassen: *die Bienen unterscheiden die Figuren an ihrem relativen Kontur- oder Kontrastreichtum*. Dieser Deutung ordnet sich auch der Befund v. FRISCHS über die Verwechslung der Polygone und die gelingende Unterscheidung von Schachbrett- und Streifenmuster überraschend gut ein. Die weitere Erfahrung, daß eine Dressur auf Kreis gegen Kreuz nicht gelingen wollte, legte, im Verein mit dem negativen Ergebnis von v. FRISCH an der Anord-

¹ Die geschlossene Figur ist damit charakterisiert, daß alle die Konturen verbindenden Sehnen in den abgehobenen Bereich fallen; bei den gegliederten Figuren ist das nicht der Fall.

nung Streifen- gegen Schachbrettmuster, sogleich den Verdacht nahe, *daß bereits vor aller Übung die konturreiche Figur der konturarmen an richtender Kraft überlegen sei* (1929).

Da es nicht möglich ist, am Futtertisch mit Bienen zu arbeiten, die sich nicht bereits optisch eingeflogen haben, und also als Sammlerinnen auch schon Erfahrungen mit Blütenformen gemacht haben, versuchte ich die Frage an solchen Bienen zu prüfen, die wenigstens am Futtertisch selbst noch keine Gelegenheit zu speziellen Erfahrungen an Figuren hatten. Da ein straffes und zielgerichtetes Verhalten nur dann in Frage kommt, wenn die Biene in Futtererwartung gespannt ist, ging ich so vor, daß ich Figuren verschiedenen Gliederungsgrades auf der Tischfläche verteilte und auf dem Grunde zwischen ihnen fütterte, so daß kein Anlaß war, daß eine Figur sich den Bienen bevorzugt vor den anderen einprägte. Das Ergebnis war das erwartete: die ersten und eifrigsten Besuche erhielt ein feingewürfeltes Schachbrett, und eine Kreisscheibe von 6 cm Durchmesser wurde erst befliegen, nachdem die übrigen Figuren entfernt waren (1929). Diese Feststellungen fanden später (1931) noch eine Erweiterung, als ich bei Versuchen an körperlichen (aus Papier gefalteten) Modellen beobachtete, daß „gefüllte“ Formen mit lebhafterer und tieferer Schattenzeichnung die schlichteren Formen mit blasseren Schatten in der Wirkung schlagen. Dasselbe Verhalten läßt sich an jedem Ort und zu jeder Zeit mit jeder beliebigen Sammelschar reproduzieren, so daß es als ausgeschlossen gelten darf, daß Nachwirkungen einer vorangegangenen speziellen Erfahrung die Reaktionen der Bienen im Einzelfall wesentlich beeinflussen. Damit wurden wir erneut auf die alten Fragen der Blütenökologie zurückgeführt, aber das Verhältnis zwischen den Blüten und ihren wertvollsten Bestäubern hatte einen neuen Aspekt bekommen, indem wir jetzt die Biene *als Züchterin reichgegliederter Formen* am Werke sahen.

Die Beobachtung spontan gerichteter Wahlen bei blütenbesuchenden Insekten war damals schon nichts Neues mehr. KNOLL hatte beim frisch geschlüpften Taubenschwanz ein selektives Befliegen bunter Farben festgestellt und bei demselben Schwärmer in Herbststimmung das Aufsuchen kleiner, dunkel abgehobener Figuren (1921). Bei frisch geschlüpften Tagfaltern hatten KÜHN und ILSE die gleichen spontanen Farbreaktionen beobachten können. Jetzt gelang es D. ILSE, bei ihren Vanessen eine Beeinflussung der Anflugsfrequenz durch den Gliederungsgrad farbiger Muster zu demonstrieren; dabei war ein besonders behutsames Vorgehen nötig, da, im Gegensatz zu den Bienen und zum Taubenschwanz, die Falter durch die Ausdehnung einer farbig abgehobenen Fläche stark beeinflußt werden (1932). Dieser positive Befund war wichtig auch aus dem Grunde, als er zeigte, daß wir mit unseren Versuchen nicht eine allzu spezielle Bienenforschung treiben, sondern damit rechnen können,

mit diesem so überaus bequemen Versuchstier einen für optisch tüchtige Insekten typischen Fall zu behandeln. Da es nicht möglich ist, am Bientisch wiederholt prompte Reaktion zu erhalten, ohne zu füttern, und wiederholter Beflug eine Selbstdressur auf die primär überlegene und daher häufiger beflogene Figur auch dann mit sich bringen muß, wenn die Fütterung auf neutralem Grunde erfolgt, längere Serien spontaner Wahlen also doch nicht unbeeinflusst von Erfahrung bleiben, habe ich im folgenden wieder stets auf Dressur hin gearbeitet, d. h. an bestimmten Figuren oder Figurbereichen gefüttert. *Der relative Widerstand, den eine Dressur findet, ist der beste Gradmesser für Richtung und Stärke der spontanen Tendenzen.*

Um die Frage anzuschneiden, inwieweit der vielgepriesene Ortssinn der Biene als Ausdruck figuraler Unterscheidungen verstanden werden kann, versuchte ich nun innerhalb einer größeren Konfiguration, also ohne klare zweiseitige Alternative, zu dressieren. Ich stellte dabei fest, daß eine teilweise oder vollständige Verselbständigung einzelner figuraler Bereiche den Bienen ein ausgezeichnetes Orientierungsmittel abgibt. So gelang die Unterscheidung der Ecken gegenüber den Kanten an einem größeren Dreieck, ja der unterscheidende Beflug der stumpfwinkligen Ecken eines größeren Polygons; die Überlegenheit einer kleinen geschlossenen Figur, die gewissermaßen als Anhängsel einer größeren angehängt wird, vor ihrer Umgebung ist absolut. In diesem Zusammenhang zeigte sich auch, daß die Nichtunterscheidung von Dreieck und flächengleicher Kreisscheibe nicht eigentlich prinzipieller Art sein kann. Die Überlegenheit, die das Dreieck an sich zu besitzen scheint, ist nur zu unbedeutend, um sich gegenüber dem sehr stabilen Gleichgewicht der Gesamtsituation durchzusetzen. Diese neuen Erfahrungen brachte ich im nächsten Sommer nun wieder in Alternativversuchen an Figurenpaaren in Anwendung. Auf gleichen Flächenbereichen wurden schmale schwarze Streifen von gleicher Breite und Länge (also mit gleich viel Kontur) auf verschiedene Weisen verteilt, und zwar immer so, daß entweder Unstetigkeiten fehlten oder sehr häufig waren, oder daß die Verselbständigung einzelner Teile gering war oder weit ging. An solchen Paaren gleicher (oder wenn man kleine Fehlerquellen in Rechnung stellt, nahezu gleicher) Konturlänge zeigte sich dann sogleich die erwartete hohe Überlegenheit der lebhafteren gegenüber den einförmigen Mustern, also z. B. einer Gruppe kleiner Kreuze gegenüber einem System konzentrischer Kreise. Damit war es mir zum erstenmal gelungen, das zuerst aufgestellte Schema wieder zu durchbrechen. Es blieb richtig, daß die Bevorzugung mit der figuralen Gliederung variiert, aber die höhere Gliederung ist hier nicht mehr einfach Ausdruck und Folge einer gesteigerten Konturanhäufung. Es bestehen nun zwei Möglichkeiten: entweder unterscheidet die Biene

die schwarzweißen Muster doch nur nach einer einzigen, ihrem Reaktionswert nach abstufbaren Eigenschaft, dann kann diese nicht der Konturreichtum sein, oder: die wahrgenommene Figur ist auch für die Biene ein Gebilde komplexer Art und kann verschiedene figurale Eigenschaften besitzen, die sich unter Umständen gegeneinander ausspielen lassen. Ich machte die zweite Annahme und konnte sie im Sommer 1932 verifizieren.

Ich stellte 3 verschiedene figurale Typen her, d. h. Muster, die (A) von konzentrischen Ringen gebildet wurden, also keine Unstetigkeiten der Kontur und keine selbständigen Einheiten besaßen, die (B) durch Zacken- oder Sternfiguren dargestellt wurden oder (C) aus Gruppen kleiner Kreisscheiben bestanden. Alle Muster besaßen gleiche Erstreckungsgröße, so daß als Maßstab des Konturreichtums wiederum die Konturlänge dienen konnte. Nach den vorangegangenen Erfahrungen mußte ich erwarten, daß bei gleichen Konturlängen die Muster des Typus C sich den B- und vor allem den A-Typen weit überlegen zeigen würden. Da es außerdem möglich war, innerhalb jedes Typus die Kontur zu vermehren und zu vermindern, ohne die für den Typus charakteristischen Eigenschaften zu zerstören (d. h. durch Veränderung der Zahl der Ringe, Zacken, Scheiben) konnte ich damit rechnen, durch systematischen Vergleich aller Muster untereinander Paare zu finden, bei denen der höhere Konturreichtum des dem Typus nach schwächeren Partners dem konturärmeren Vertreter des überlegenen Typus die Waage hielt. Solche Paare ließen sich in der Tat finden; die Gleichheit des primären Reaktionswertes fand ihren Ausdruck aber nicht mehr darin, daß die Muster ununterscheidbar waren, sondern im Gegenteil darin, daß sich jetzt *reziproke Dressuren* — zum erstenmal unter völlig einwandfreien Bedingungen — durchführen ließen. Da die Partner eines Paares sich nicht gegenseitig in der gleichen Eigenschaft überlegen sein können, war bewiesen, daß die Unterscheidung der Figuren sich bei der Biene nicht auf die quantitativen Abstufungen einer einzigen Eigenschaft — ich habe sie damals *figurale Intensität* genannt — beschränkt. Da die Überlegenheit des Typus C gegenüber A und B in Konsequenz einer besonderen räumlichen Verteilung der Konturen auftritt, war es gerechtfertigt, von einer Unterscheidung *figuraler Qualitäten* zu sprechen (1933). Das prinzipiell wichtige, dem Umfang nach nicht imponierende Ergebnis dieser Versuchsreihen habe ich inzwischen mit verbesserter Methode in umfangreicheren Variationen bestätigen können. Ich möchte der noch ausstehenden Veröffentlichung nicht weiter vorgreifen und gebe nur in der Fig. 1 zwei reziproke Paare aus diesen Versuchsreihen wieder, die geeignet sind, das eben Gesagte anschaulicher zu machen. P 15 ist F 12 qualitativ überlegen, ebenso P 20 G 5, d. h. sie besitzen beide eine „bessere“ Konturverteilung. Da aber F 12 und G 5 beide vor ihrem Partner

gerade das hier erforderliche Maß an Kontur voraus haben, gelingt nicht nur die Dressur von P 15 gegen F 12 und P 20 gegen G 5, sondern auch die von F 12 gegen P 15 und G 5 gegen P 20 mit zweifelsfreier Sicherheit¹. Bei den anderen Kombinationen, die sich mit den 4 Mustern herstellen lassen, kommt es nicht zu reziproken Dressuren. Dafür ist die qualitative Überlegenheit von P 15 und F 12 gegen G 5 und die quantitative von P 15 und F 12 gegen P 20 zu groß. Dagegen gelingt z. B. wieder eine reziproke Dressur bei Gegenüberstellung von P 20 mit einem „schwächeren Bruder“ von F 12.

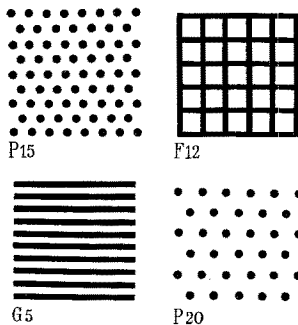


Fig. 1. P 15/F 12 und G 5/P 20 sind reziproke Dressurpaare aus den Bienenversuchen. Streifenbreite 5 mm.

konturrämer war, bei umgekehrten Verhältnissen am anderen Kästchen. Bei dieser Anordnung (die dem rechts Gelb, links Blau gegen rechts Blau, links Gelb-Versuch v. FRISCHS nachgebildet ist) kommt, da der Konturreichtum der beiden konkurrierenden Kästchen absolut der gleiche ist, ein bevorzugter Beflug des einen von ihnen, ehe die individuelle Erfahrung ihre Wirkungen geübt hat, ebenso wenig in Frage, wie das Mißlingen einer reziprok gerichteten Dressur. Ein anderer Versuch von OPPINGER in München, in welchem Kreuz und Quadrat in reziproken Dressuren mit Erfolg gegeneinander ausgespielt wurden, gehört nicht eigentlich in diesen Zusammenhang, da dort zentral auf den Figuren Glasschälchen standen, und ein Hineinspielen des Kriteriums: Farbe der sekundär ausgezeichneten Anflugstelle (d. h. einmal nur schwarz, einmal überwiegend weiß) angenommen werden muß (1931). Auch nur noch teilweise hierher gehört eine weitere von mir selbst ausgeführte reziproke Dressur. Ich hatte in den Versuchen vom Sommer 1930 beobachtet, daß die richtende Kraft einer Figur nicht nur von ihrem Gliederungsgrade abhängt, sondern auch von dem Grade ihrer Abhebung, d. h. dem Helligkeitsverhältnis von Figur und Grund, und es ließ sich damals eine Reaktionsgleichheit herstellen zwischen einer stark abgehobenen, ungliederten und einer schwach abgehobenen, gegliederten Figur (1931). Später stellte ich fest, daß sich in solchen Fällen mit nur geringer Übung ein nahezu fehlerfreier selektiver Beflug einmal der tiefschwarzen größeren Kreisscheibe, das andere Mal der Gruppe kleiner grauer

Einheiten erreichen läßt (1934). — Mit den primären Reaktionen der Bienen hat sich G. ZERRAHN weiter beschäftigt und festgestellt, daß bei einer Anzahl aus verschiedenen Figurelementen zusammengestellten Mustern der primäre Bienenbeflug der Konturlänge angenähert proportional ist (1933). Die starken Abweichungen von den genauen Werten legen mir allerdings die Vermutung nahe, daß die verschiedenen qualitativen Eigenschaften der Muster das Ergebnis mit beeinflussen. — Während wir uns hauptsächlich mit Bienen beschäftigten, hat VERLAINE in Lüttich den Formensinn der Wespen geprüft und erstaunlich weitgehende, geradezu menschliche Leistungen gefunden (1927). Die von der unsrigen stark abweichende Anlage der Versuche macht eine gemeinsame Besprechung schwierig. Ich wollte sie aber nicht unerwähnt lassen; sie sollten keineswegs übersehen werden.

II.

Das methodische Vorgehen in diesen Versuchen und das gewonnene Tatsachenmaterial können beide *vergleichend psychologisch* genannt werden, wir beschrieben die Objekte, mit denen wir arbeiten, zunächst als Gegenstände unserer Wahrnehmung und vergleichen das unterscheidende Verhalten der Versuchstiere mit unseren eigenen Unterscheidungen. Wir beginnen so, nicht nur weil dieser Ausgangspunkt uns — soweit wir naive Menschen sind — am nächsten liegt, sondern auch, weil wir uns darüber klar sind — soweit wir kritische Menschen sind —, daß wir keinen anderen Ausgangspunkt haben. Es ist z. B. gut, sich klarzumachen, daß es den Gegensatz von Figur und Grund objektiv geometrisch nicht gibt, dieser Gegensatz in unserer Wahrnehmung aber dennoch mit großer Deutlichkeit auftritt, wie wir annehmen, als Ausdruck bestimmter physiologischer Funktionen, und daß nichts näher liegt, als bei der mehr oder weniger verwandten Organismenwelt mehr oder weniger verwandte Funktionen zu vermuten. Dieser vergleichend psychologische Ausgangspunkt hindert uns nicht, zu im engeren Sinne *sinnphysiologischen Fragestellungen* fortzuschreiten und gesetzmäßige Zusammenhänge zwischen dem unterscheidenden Verhalten unserer Versuchstiere und den jeweiligen Reizsituationen, das sind, scharf gefaßt, die *retinalen* Situationen, die Vorgänge auf dem optischen Rezeptorenmosaik, aufzusuchen. Ich glaube nicht, daß es im Rahmen dieser Darstellung möglich ist, solche gesetzmäßigen Zusammenhänge auch nur für einzelne Fälle unserer Formdressuren erschöpfend und überzeugend darzustellen, aber es wird nützlich sein, wenigstens die Art der Untersuchung, soweit sie in dieser Richtung fortzuschreiten sucht, zu charakterisieren. Vom Menschen wissen wir, daß er retinal, d. h. in der Abbildung auf dem Augenhintergrund ruhende Formen erkennt und unterscheidet, und zwar wissen wir das aus Momentanexpositionen, die für das Ausführen von Augenbewegungen zu kurz sind. Bei der Biene läßt sich eine ähnliche Prüfung nicht ausführen, und praktisch wird die Abbildung auf dem Bienenauge nie in Ruhe sein, auch dann nicht, wenn die Biene

¹ Ich bewerte in diesen Versuchsreihen eine Dressur nur dann als sicher gelungen, wenn das Wahlverhältnis *besser* als 2 : 1 ist.

im saubersten Zielflug eine feine Linie anfliegt. Wir haben also bei der Betrachtung der Reizsituation von den *Bildverschiebungen* auf dem Augenhintergrund auszugehen. Wenn wir hier von den Komplikationen absehen, die sich aus dem Bau des Insektenauges ergeben, und nur ein in seiner Ausdehnung recht beschränktes, aber dafür annähernd gleichförmig und vollständig auflösbares Blickfeld¹ in Betracht ziehen, können wir im wesentlichen die folgenden Vorgänge und Verhältnisse benennen, die für die Ausbildung der zentralen Wahrnehmungsprozesse entscheidend sein müssen. 1. Mit jeder Verschiebung eines konturierten Dunkelkontingents bzw. einer oder vieler Konturen im Blickfeld tritt für eine gewisse Anzahl von Rezeptoren ein Reizwechsel von hell zu dunkel und umgekehrt auf. Im Mittel verschieden gerichteter Verschiebungen ist das absolute Ausmaß des Reizwechsels um so höher, je mehr Kontur zur Abbildung kommt². 2. Je nach der Verteilung der Kontur im Blickfeld und also in der Abbildung werden an dem Reizwechsel die verschiedenen Ommatidiengruppen in sehr verschiedenem Maße beteiligt sein. Einmal wird es gelten, daß bei einem im ganzen genommen sehr geringen Ausmaß des Reizwechsels einzelne Rezeptorengruppen einen häufig wiederholten Reizwechsel durchmachen, während andere leer ausgehen. In einem anderen Fall wird die Frequenz des Reizwechsels für sämtliche Ommatidien sehr gering sein, aber alle Ommatidien des Blickfeldes werden daran teilhaben. *Mit einer verschiedenen Verteilung der Kontur ist aber nicht nur eine verschiedene Rhythmisierung der Vorgänge in der Zeit verbunden, sondern auch eine Veränderung der räumlichen Zuordnung der Teilvorgänge auf der Retina.* Wir ziehen demnach in Betracht, daß es für die sensorische Gesamtlage nicht gleichgültig ist, ob die Reizwechselforgänge in größerer oder geringerer Nähe voneinander vor sich gehen. 3. Die Wanderung einer Kontur im Blickfeld (immer als Folge der Eigenbewegung des Tieres) bringt nicht nur mit sich, daß ein Reizwechsel überhaupt stattfindet, sondern sie läßt diesen Reizwechsel

auch in bestimmter Richtung bzw. in bestimmten Richtungen über das Rezeptorenmosaik fort-schreiten. Eine einfache geometrische Überlegung ergibt, daß die Richtung dieses Fortschreitens nicht allein durch die Richtung der Bildwanderung bestimmt ist, sondern ebenso durch die Erstreckungsrichtungen der Konturen selbst. Sie ist gleich bei gleichgerichteten und verschieden bei verschieden gerichteten Konturen. *Für eine Figur oder ein Muster, das mehrere gleich oder verschieden gerichtete Konturverläufe besitzt, ergibt sich also ein bestimmtes, eben dieses Muster charakterisierendes Zueinander der retinalen Bewegungsvorgänge.* 4. Mit der Ausdehnung des dunkel abgehobenen Bereiches verändert sich das zahlenmäßige Verhältnis von höheren und geringeren Reizungen (stärker oder weniger stark belichteten Ommatidien).

Ich will, wie ich schon sagte, hier nicht versuchen, die von der Biene geleisteten Unterscheidungen aus den eben skizzierten Sinnesvorgängen erschöpfend zu deuten bzw. das im Einzelfall in das Gedächtnis eingehende Material zu benennen, sondern im Gegenteil sogleich auf die großen Schwierigkeiten aufmerksam machen, die sich derartigen Deutungen in den Weg stellen. Eine charakteristische Schwierigkeit entsteht aus der hohen *Inkonstanz* der retinalen Einzelvorgänge, so wie ich sie eben aufgezählt habe, in ihrem Verhältnis zu der großen Zuverlässigkeit, d. h. Konstanz, der Reaktionen. Man kann sich diese Inkonstanz am besten klar machen, wenn man die hier abgebildeten Muster in starker perspektivischer Verkürzung betrachtet und dabei dreht, wobei die Blickrichtung den wechselnden Anflugsrichtungen der Biene entsprechen soll. Es zeigt sich dann z. B. an P 15 sehr schön, wie verschieden die, die einzelnen Ommatidiengruppen betreffende Reizwechselfrequenz sein muß, je nachdem die Flugrichtung einer durchlaufenden Punktreihe parallel ist oder auf ihr senkrecht steht. Bei G 5 wird, wenn wir die gleiche Betrachtungsweise anwenden, deutlich, daß die Inkonstanz nicht nur für den zeitlichen Rhythmus und die räumliche Zuordnung gilt, sondern auch das Gesamtausmaß des Reizwechsels in Mitleidenschaft gezogen wird. Die Schwierigkeiten multiplizieren sich, wenn wir uns vorstellen, daß die Biene sich während des Fluges über den Figuren niedersenkend und wieder erhebt¹.

Dieses eigentümliche Mißverhältnis von Konstanz der Reaktion und Inkonstanz der zugeordneten retinalen Einzelvorgänge tritt überall da auf, wo von Wahrnehmungsstrukturen die Rede ist, und ist einer der Gründe, daß die höheren optischen Funktionen einen besonderen — leicht etwas mystisch gefärbten — Respekt genießen bzw. tiefer Antipathie begegnen. Aus solchen Betrachtungen, die noch zu keinen endgültigen

¹ Da nach den bisher unbestrittenen Angaben von BAUMGÄRTNER die Winkelöffnungen der senkrecht nach abwärts gerichteten Ommatidien rund 2° betragen, darf der Winkelabstand der Konturen vom Kopf der Biene aus gemessen nicht kleiner als 2° sein, wenn eine angenähert vollkommene Musterauflösung zustande kommen soll. Bei einer Flughöhe der Bienen von 3–6 cm über der Anordnung entsprechen dem Konturenabstände von 1–2 mm. Die unvollkommene Musterauflösung mit in der optischen Abbildung veränderten Abständen und Abhebungen geht allerdings viel weiter, da sie ihre Grenze erst mit der Unterschiedsempfindlichkeit der Ommatidien findet. Über diese Zusammenhänge haben v. BUDDENBROCK und ich sich kürzlich übereinstimmend geäußert.

² Daß einem erhöhten Konturreichtum der Figuren ein erhöhter Reizwechsel der Ommatidien entspricht, wurde zuerst in meiner Arbeit vom Januar 1933 erwähnt.

¹ Auf die Inkonstanz des Reizwechsels beim Überfliegen von Figuren hat G. ZERRAHN in ihrer Arbeit vom Dezember 1933 aufmerksam gemacht.

Lösungen führen können, geht jedenfalls hervor, daß es unangebracht wäre, in scholastischer Begriffsbegrenzung zwischen Formensehen, Bewegungssehen, optischem Ortssinn u. dgl. zu unterscheiden und daß wir besser tun, diese Fragen in möglichst breiter Front anzugreifen, um vielleicht aus einem beginnenden Verständnis der einen Funktion etwas für das Verständnis der anderen zu lernen.

Daß die Biene in den Versuchen über die Sinnesleistungen der Insekten eine so bevorzugte Rolle spielt, ist wesentlich dadurch bedingt, daß diese unermüdliche Sammlerin ein so ausgezeichnetes Objekt für Dressuren, also für Gedächtnisprüfungen, ist. Die meisten anderen, schwer oder gar nicht dressierbaren Insekten müssen, damit überhaupt ein bestimmt gerichtetes Verhalten regelmäßig und beliebig häufig reproduzierbar wird, in *Zwangslagen* gebracht werden, d. h. in Situationen, in denen eine bestimmte Einwirkung in solcher Art und in solchem Ausmaß erfolgt, daß das Tier sich diesen Einwirkungen nicht entziehen kann. Eine solche optische Zwangssituation ist der mit Vertikalstreifen ausgestattete Drehzylinder, der sich um das in der Mitte des Drehtisches gefangensitzende Tier bewegt. Die vor einigen Jahrzehnten von RADL beschriebene normale Reaktion ist das Mitdrehen des Tieres, wenn der Zylinder in Umdrehungen versetzt wird. Derartige Streifenzylinder sind schon mit vielem Nutzen zu optischen Tierversuchen der verschiedensten Art benutzt worden, hauptsächlich von v. BUDDENBROCK und seinen Schülern. Mit der qualitativen Seite der Reaktion, d. h. mit der Frage, wie die Reaktionsrichtung zustande kommt, also mit dem Problem der gesehenen Bewegung, hat sich meines Wissens bisher nur meine Schülerin GAFFRON beschäftigt (1934). Die quantitativen Verhältnisse der Reaktion sind öfters behandelt worden, und E. WOLF hat bei der Biene den Reaktionsgrad auf der Drehscheibe in Zusammenhang gebracht mit der Reizhöhe und der Reizwechselfrequenz, die ihrerseits von der Schnelligkeit der Umdrehung und der Anzahl der gedrehten Streifen abhängt (1933).

Während es nicht möglich ist, optische Bewegung ohne Reizwechsel auftreten zu lassen, gelingt die Isolierung des Reizwechsels, also die *Ausmerzung der qualitativen Seite* des Vorgangs, ohne weiteres. Reizwechsel ohne klare Bewegungsrichtung bedeutet *Flimmern*. An solchen flimmernden, d. h. intermittierend belichteten Feldern hat E. WOLF die Feststellungen über die Zunahme des Beflugs mit der Flimmerfrequenz gemacht, über die er kürzlich hier selbst berichtet hat. Er hat auch noch eine weitere Versuchssituation hergestellt, die gewissermaßen eine Überleitung vom flimmernden Feld zum Flächenmuster darstellt. Von 2 gleichen Balkenkreuzen, die ruhend von der Biene entsprechend gleichmäßig befliegen werden, rotiert das eine um seinen Mittelpunkt und erhält danach einen dem gesteigerten Reizwechsel entsprechenden gesteigerten Beflug. Daraufhin sieht

E. WOLF in der optischen Umgebung der Biene nur noch flimmernde Felder, deren Reaktionszwang sie widerstandslos erliegt¹.

Ich komme noch einmal auf die Drehzylinderreaktionen zurück, um einige Ergebnisse nachzutragen, die mir das gut zu unterstützen scheinen, was ich weiter oben über den mit der *Konturverteilung* sich verändernden Reaktionswert der Muster gesagt habe. v. BUDDENBROCK (1933 bei Krebsen) und M. GAFFRON (1934 bei Libellenlarven und Fliegen) haben Angaben darüber gemacht, daß die Reaktionen im Streifenzylinder nicht nur durch die Anzahl der gedrehten Streifen bzw. den Konturreichtum des Zylindermantels bestimmt sind, sondern vor allem auch durch die Verteilung der Streifen auf dem Zylindermantel. So hat die umlaufende Bewegung von 2 dicht nebeneinander gestellten Streifen einen relativ geringen Effekt gegenüber einer Bewegung zweier Streifen, die einander diametral gegenüberstehen. Ich habe später versucht, in dieser Richtung noch weiterzukommen und die günstigsten Bedingungen für die Verteilung eines Minimalquantums an Kontur festzustellen. Fig. 2 gibt das Ergebnis wieder.

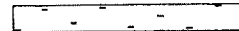


Fig. 2. Abgerollter Zylindermantel mit optimaler Verteilung eines Minimum von Vertikalkontur. Zylinderhöhe und Gesamtlänge der Vertikalkontur 9 cm.

Ein einzelner Streifen von der Höhe des Zylinders (oder eine Halbierung des Zylinders in eine schwarze und weiße Hälfte), der doppelt soviel Vertikalkontur besitzen würde wie die kleinen, auf dem Zylindermantel verteilten Einheiten, ergaben bei meinen Versuchstieren (Fliegen) keinen

¹ Wie wenig die Bezeichnung „Zwangsreaktion“ dem Verhalten der Biene am Futtertisch gerecht wird, zeigt sich sehr deutlich bei der Betrachtung charakteristischer Einzelvorgänge: Wenn die Bienen sich an einer neuen Futterquelle einfiegen, kann man häufig sehen, wie eine einzelne Biene eine Figur anfliegt, überfliegt, sich wieder entfernt, weitere Kreise zieht, wieder unmittelbar auf die Figur vorstößt und so minutenlang nicht zur Ruhe kommt. Der Grund liegt nicht darin, daß gerade dieses Tier auf eine geheimnisvolle Weise vom Reaktionszwange befreit ist, sondern daß sie vorerst noch eine andere Aufgabe hat: sie duftet die Anordnung für die anderen Bienen ein, wie wir an der besonderen Haltung des Abdomens und dem ausgestülpten Duftorgan erkennen können. Hat sie dieser Aufgabe genügt, fällt sie ruhig auf dem Kreuzbalken, oder wo sie sonst hingehört, ein. Es scheint mir überhaupt keinen rechten Sinn zu haben, innerhalb der physiologisch determinierten Handlungen zwischen Zwangshandlungen und solchen, die das nicht sind, zu unterscheiden. Als Zwangsreaktion erscheint uns jedes Verhalten, das in einer — meist unbiologischen — *Zwangslage* auftritt, auch dann, wenn es gedächtnisbedingt ist, wie das Drängen der verängstigten Schafe in den brennenden Stall, und am liebsten, wenn es einen letalen Ausgang nimmt. Je geringer die Organisationshöhe eines Tieres ist, um so leichter ist es natürlich, es in Zwangslagen zu bringen.

Dreheffekt. Das abgebildete Muster mit nur halb soviel Vertikalkontur hat einen deutlichen und zuverlässigen. Dabei besitzt jede der kleinen Einheiten eine andere Höhenlage auf dem Zylinder; es wiederholt sich der Bewegungsvorgang auf den einzelnen Ommatidiengruppen in diesem Fall also nicht häufiger, als bei Umlauf eines einzigen Vertikalstreifens. Dieses Ergebnis läßt mich auch bei der Darbietung von Figuren in der räumlichen Zuordnung, in der die einzelnen Teilprozesse auftreten, d. h. in ihrer größeren oder geringeren Entfernung voneinander, einen das Gesamtgeschehen wesentlich bestimmenden Faktor vermuten¹.

Damit sind die Möglichkeiten, die Drehzylinderversuche weiter zu entwickeln, keineswegs erschöpft. Ich habe kürzlich eine Anordnung abgeleitet, in der sich ruhende und kreisend bewegte Figuren in Dressurversuchen gegeneinander ausspielen lassen, und v. BUDDENBROCK hat eine Anordnung beschrieben, die es gestattet, nichtdressierbare Insekten in klaren Alternativenordnungen auf ihr primäres Verhalten gegenüber gegliederten Feldern zu prüfen. Die Arbeit ist also in vollem Gange. Wenn wir das vielfältige Ineinandergreifen der verschiedenen optischen Funktionen, von denen hier ja nur ein *Bruchteil* zur Besprechung kam, und die außerordentlich verschiedenen biologischen Bedürfnisse der kriechenden und fliegenden, jagenden und gejagten Insekten bedenken, müssen wir überzeugt sein, daß es noch einige Mühe kosten wird, bis wir die optischen Funktionen der Arthropoden auch nur einigermaßen übersehen und versuchen können, sie physiologisch zu interpretieren. Wir dürfen uns auch nicht verhehlen, daß über die Physiologie der Gedächtnisfunktionen, die gerade bei der

¹ Über eine Reihe weiterer Versuche, die weniger hierher gehören oder noch nicht als abgeschlossen gelten sollen, berichte ich hier nicht.

Biene eine so außerordentliche Rolle spielen, wenig oder nichts bekannt ist. Eine Feststellung allerdings konnte schon gemacht werden: E. OFFINGER in München hat nachweisen können, daß für das Wiederfinden der Futterquelle allein die Wahrnehmungen entscheidend sind, die dem Auffinden vorausgehen (1931). Das entspricht vollkommen den Erfahrungen, die man bei der Ausbildung der sogenannten bedingten Reflexe bzw. bei den Lernversuchen an höheren Tieren gemacht hat.

Literatur:

H. BAUMGÄRTNER, Der Formensinn und die Sehschärfe der Bienen. Z. vergl. Physiol. 7 (1928). — W. v. BUDDENBROCK, Eine neue Methode zur Erforschung des Formensehens der Insekten. Naturwiss. 23, 98 (1935) — Versuche über die Wahrnehmungsgrenzen des Insektenauges. Naturwiss. 23, 154. — W. v. BUDDENBROCK u. FRIEDRICH, Neue Beobachtungen über die kompensatorischen Augenbewegungen und den Farbensinn der Taschenkrabben. Z. vergl. Physiol. 19 (1933). — K. v. FRISCH, Farbensinn und Formensinn der Biene. Zool. Jb., Abt. Physiol. 35 (1914). — M. FRIEDLÄNDER, Über die Bedeutung des Flugloches im optischen Feld der Biene. Z. vergl. Physiol. 15 (1931). — M. GAFFRON, Untersuchungen über das Bewegungssehen bei Libellenlarven, Fliegen und Fischen. Z. vergl. Physiol. 20 (1934). — M. HERTZ, Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene. I—III. Z. vergl. Physiol. 8, 11, 14 (1929—1931) — Über figurale Intensitäten und Qualitäten in der optischen Wahrnehmung der Biene. Biol. Zbl. 53 (1933) — Zur Physiologie des Formen- und Bewegungssehens. I—III. Z. vergl. Physiol. 20, 21 (1934). — D. ILSE, Zur „Formwahrnehmung“ der Tagfalter. Z. vergl. Physiol. 17 (1932). — F. KNOLL, Insekten und Blumen. Wien 1921. — E. OPFINGER, Über die Orientierung der Biene an der Futterquelle. Z. vergl. Physiol. 15 (1931). — E. RADL, Über die Lichtreaktionen der Arthropoden auf der Drehscheibe. Biol. Zbl. 22, 26 (1902, 1906). — L. VERLAINE, L'instinct et l'intelligence chez les hymenoptères. VII. Ann. Soc. roy. Belg. 1927. — E. WOLF u. G. ZERRAHN, siehe hier S. 371.

Kurze Originalmitteilungen.

Für die kurzen Originalmitteilungen ist ausschließlich der Verfasser verantwortlich.

Ramanspektrum und Benzolsymmetrie.

Die gesicherten Linien im Ramanspektrum des Benzoles im Frequenzbereiche unter 1700 cm^{-1} sind: $\alpha = 607(8)(\frac{6}{7})$; $\beta = 850(4)(\frac{6}{7})$; $\gamma = 992(15)(0,05)$; $\delta = 1170(4)(\frac{6}{7})$; $\epsilon = 1585(10)$ und $1607(6)(\frac{6}{7})$. Aus dem Verhalten der Linien bei Substitution durch X^1 , insbesondere² durch $X = D$ folgt, daß β und δ zu *CH*-Schwingungen gehören; somit sind nur die Linien α , γ , ϵ den Schwingungen des Kohlenstoffringes (mit $m = C + H = 13$) zuzuordnen.

Aus dem Umstande, daß die mono-, meta-di und symmetrisubstituierten Benzole, und nur diese Derivate, im Schwingungsspektrum eine vom Substituenten unabhängige Linie $f = 1000$ gleicher Frequenz und gleich niederen Polarisationsgrades aufweisen, habe ich geschlossen, daß f zu einer Schwingungsform trigonaler Symmetrie gehört. Aus dem weiteren Umstande, daß die Linie f hinsichtlich aller ihrer Eigenschaften nahezu identisch ist mit der Linie γ des nicht substituier-

ten Benzoles, zog ich den Schluß¹, daß es sich bei f und γ um *die gleiche Schwingungsform* handle und daher dem Benzol trigonale Symmetrie zukomme.

Dieser letztere Schluß ist unrichtig, denn er führt zu unhaltbaren Konsequenzen in bezug auf die Ramanspektren der Benzolderivate, von denen wir² etwa 250 mit systematisch variiertes Zahl, Art und Stellung der Substituenten aufgenommen haben. Der gefolgerten trigonalen Symmetrie des Benzoles würde in mechanischer Hinsicht am besten die KÉKULÉsche Formulierung mit konjugierten Doppelbindungen entsprechen. Wäre sie richtig, dann hätte z. B. monosubstituiertes Benzol nur die Molekülebene als Symmetrieelement; im Ramanspektrum dürften depolarisierte Linien nur im tiefsten Frequenzgebiet auftreten entsprechend den tiefen zur Ebene antisymmetrischen Deformationsschwingungen. Dies widerspricht dem experimentellen Befund. Das Gleiche gilt für *m*- und *p*-disubstituierte Benzole. Bei trigonaler Symmetrie des C_6 -Ringes sollte weiter unter den Di-Derivaten das Ortho-Derivat die höchste Symmetrie (C_{2v}) haben. Das Experiment ergibt aber, daß sich die Linienzahl von ortho

¹ K. F. W. KOHLRAUSCH u. Mitarbeiter, Mh. f. Chem. 1933—1935, Mitteilung Nr 18, 23, 31, 33, 34, 36, 39, 45, 46, 47, 48.

² A. KLIT, A. LANGSETH, W. R. ANGUS u. a., Nature 135, 956, 1033 (1935).

¹ K. F. W. KOHLRAUSCH, Naturwiss. 22, 161, 181, 196 (1934).

² Siehe Fußnote 1 nebenstehender Spalte.