

Neue Versuche zum optischen Auflösungsvermögen fliegender Insekten

Von HANSJOCHEM AUTRUM¹, Göttingen

Das Auge der Insekten besteht aus einzelnen Sehelementen, den Ommatidien, deren Sehwinkel im allgemeinen in der Größenordnung von 1° liegen². Infolgedessen ist das räumliche Auflösungsvermögen der Insektenaugen im Vergleich zu dem der Wirbeltieraugen sehr gering: Die «Sehschärfe» der Biene beträgt etwa $\frac{1}{30}$ der menschlichen Sehschärfe. Das ruhende Bild zeigt verhältnismäßig wenige Einzelheiten (EXNER³).

Im folgenden wird ausgeführt, daß diese Untüchtigkeit im Fall der fliegenden Insekten nur scheinbar ist; daß sie im Zusammenhang mit anderen Eigenschaften des Insektenauges dazu dient, die Sehleistung geradezu zu verbessern.

Das Formensehen der Insekten ist an ihre Eigenbewegung gebunden, und zwar werden die figuralen Eigenschaften der Sehdinge in der Hauptsache durch die Häufigkeit der Reizwechsel in den einzelnen Ommatidien bestimmt⁴. Jede Kontur ruft infolge der Eigenbewegung des Insekts zeitlich aufeinanderfolgende Reizwechsel in den einzelnen Ommatidien hervor. Die Zahl der Reizwechsel ist durch den Reichtum der Figuren an Konturen (figurale Intensität, HERTZ⁵) bestimmt. Je mehr Konturen eine Figur hat — etwa ein Schachbrettmuster gegenüber einem flächengleichen Quadrat —, um so größer ist ihr «Reizwert».

Da die räumlich nebeneinander angeordneten Figurenelemente beim Fliegen zeitlich nacheinander in den einzelnen Sehelementen erscheinen, ist ihre getrennte Wahrnehmung vom zeitlichen Auflösungsvermögen abhängig, d. h. von der Fähigkeit, schnell aufeinanderfolgende Reize noch getrennt wahrzunehmen.

Das Sehen in der Bewegung stellt also an den Sehapparat bestimmte Anforderungen: das reagierende System darf nicht zu träge sein. Ist die Trägheit hinreichend gering, so kann das Sehen in der Bewegung gegenüber dem Sehen in der Ruhe Vorteile bieten, wenn die anatomische Struktur des Auges nur eine geringe Sehschärfe zuläßt. Es ist möglich, mit einem

recht unvollkommenen optischen Apparat, der im Extremfall gar keine räumliche Auflösung zuzulassen braucht, doch einen recht vollkommenen Eindruck von der Gestalt eines Dinges zu erhalten, wenn man ihn bewegt und das räumliche Nebeneinander in ein zeitliches Nacheinander umwandelt. Ein fliegendes Insekt kann also unter Umständen auf eine gute räumliche Auflösung verzichten, wenn es dafür eine gute zeitliche Auflösung besitzt. Ein Beispiel aus der Technik ist die Wiedergabe von Bildern durch Abtastung, wie sie beim Fernsehen üblich ist.

In den Untersuchungen, über die im folgenden berichtet werden soll, wurde das zeitliche Auflösungsvermögen von Fliegenaugen mit Hilfe der elektrischen Belichtungspotentiale analysiert. Die ersten Beobachtungen über das Belichtungspotential stammen von HARTLINE¹; weitere Untersuchungen verdanken wir JAHN und CRESCITELLI² (1938–41). Diese Autoren verwendeten zur Ableitung eine auf das Auge der Versuchstiere gekittete Flüssigkeitskammer. Da hierdurch die optischen Verhältnisse am Auge in unkontrollierbarer Weise geändert werden, wurde eine andere Methode bevorzugt: in das Auge wurde eine fein zugeschliffene, mit Silberchlorid überzogene Silbernadel gestochen, eine zweite Silberchloridelektrode, die in den Thorax eingeführt wurde, diente als indifferente Elektrode. Registrierinstrument war ein 3stufiger, direkt gekoppelter Gegentakt-Gleichspannungsverstärker mit Kathodenstrahl. Die maximale Verstärkung betrug 300000. Sie konnte durch eine symmetrische Eingangspotentiometerschaltung stufenweise verringert werden.

Die geometrisch-optischen Verhältnisse sind leicht zu übersehen. Der Öffnungswinkel der einzelnen Ommatidien ist angenähert bekannt (bei den verwandten Versuchstieren, den Fliegen *Calliphora erythrocephala* und *Eristalis* etwa $1,3^\circ$). Bei einer leuchtenden Fläche von bekannter Größe läßt sich aus dem Abstand des Auges von der Reizfläche berechnen, von wieviel Ommatidien der Reiz wahrgenommen wird. Es ist also möglich, durch Wahl eines hinreichend kleinen Reizfeldes bei genügend großem Abstand vom Auge ein oder wenige Ommatidien isoliert zu reizen.

Das Aktionspotential des Auges von *Calliphora* und *Eristalis* hat folgende Form (Abb. 1): Bei Belichtung

¹ Zoologisches Institut der Universität Göttingen.

² W. von BUDDENBROCK, *Grundriß der vergleichenden Physiologie*, Bd. 1 (2. Aufl., Berlin 1936).

³ S. EXNER, *Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten* (Leipzig und Wien 1891).

⁴ Neben der figuralen Intensität ist das Formensehen von den räumlichen Beziehungen abhängig, die zwischen den einzelnen retinalen Reizverschiebungen bestehen und die eine bestimmte «Bewegungsgestalt» in der Retina (figurale Qualität) ergeben.

⁵ M. HERTZ, *Biol. Zbl.* 53, 10 (1933).

¹ H. K. HARTLINE, *Amer. J. Physiol.* 33, 466 (1928).

² F. CRESCITELLI und T. L. JAHN, *J. Cell. Comp. Physiol.* 13, 105 (1939); T. L. JAHN and F. CRESCITELLI, *ib.* 13, 113 (1939).

tritt eine positive Schwankung auf, die in der Regel nach Erreichung eines ziemlich spitzen Maximums zurückgeht, wobei dieser Rückgang weniger steil verläuft als die Zunahme der Positivität¹. An diese positive Schwankung schließt sich bei hinreichender



Abb. 1. Retinogramm vom hell adaptierten Facettenauge von *Eristalis tenax*. Links: Eichung mit 1,0 mV. Lichtmarke am unteren Rand. Reizdauer: 1 sec. Durchmesser des Reizfeldes 26 mm, Abstand vom Auge 240 mm. Positive Ausschläge nach oben.

Intensität eine lang andauernde negative Phase an. Bei Aufhören der Belichtung folgt ein «Aus-Effekt» in Form einer steil ansteigenden negativen Welle, die dann weniger steil zur Nulllinie zurückgeht. Die Form dieser Kurven weicht wesentlich von denen ab, die HARTLINE², JAHN und CRESCITELLI³ und BERNHARD⁴



Abb. 2. Retinogramm vom hell adaptierten Auge von *Calliphora erythrocephala* in Abhängigkeit von der Reizzeit bei konstanter Reizintensität. Reizdauer: oben 5 msec, Mitte 200 msec, unten 1 sec. Reizfläche von 24 mm Durchmesser im Abstand von 185 mm vom Auge. Leuchtdichte etwa 3 HK/cm². Über der unteren Kurve Eichung mit 1 mV, unter ihr Zeitmarke von 200 msec. Ein-Effekt in allen Fällen gleich groß; der Aus-Effekt nimmt mit längerer Reizdauer an Größe zu. Positive Ausschläge nach unten.

¹ Da die Elektroden von außen in das Auge eingestochen wurden, war ihre Lage nicht in allen Fällen gleich. In manchen Fällen wurden daher auch Potentiale umgekehrten Vorzeichens erhalten. Diese Erscheinung ist rein physikalischer Natur; die Form der Potentiale ist in beiden Fällen völlig die gleiche.

² H. K. HARTLINE, Amer. J. Physiol. 83, 466 (1928).
³ T. L. JAHN und F. CRESCITELLI, J. Cell. Comp. Physiol. 13, 113 (1939).
⁴ C. G. BERNHARD, J. Neurophysiol. 5, 32 (1942), für das Auge von *Dytiscus*.

angeben. Diese Unterschiede gehen nicht auf die Art des Potentialabgriffes zurück. Die offenbar diphasischen Potentiale stellen vielmehr eine Eigentümlichkeit der untersuchten Tiere dar. Bei anderen Arten (z. B. der Stabheuschrecke *Dixippus*) kann man nämlich mit der gleichen Methodik durchaus die von den genannten Autoren abgebildeten Kurvenformen erhalten. Die gleichen diphasischen Potentiale bildet übrigens GRANIT¹ von dem Auge der Wespe und Hausfliege ab, allerdings ohne im Text in irgendeiner Form darauf einzugehen. Die Unterschiede zwischen den beiden Kurventypen sind von grundlegender Bedeu-

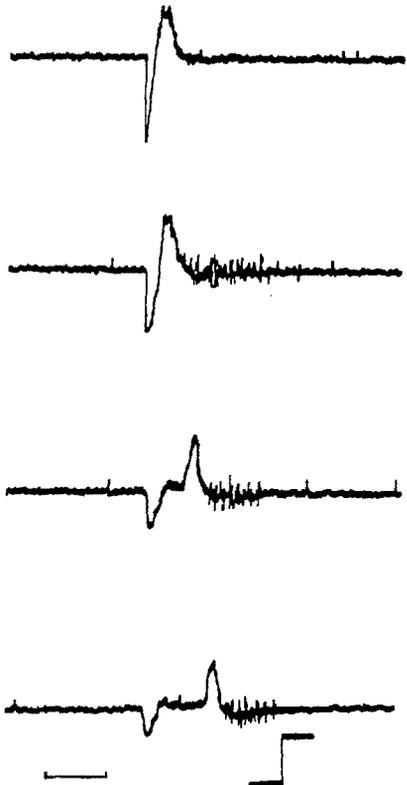


Abb. 3. Ein- und Aus-Effekt bei konstanter Reizmenge $I \cdot t$. Intensität in relativen Einheiten. Der Ein-Effekt nimmt mit fallender Intensität ab, die Höhe des Aus-Effektes bleibt mit $I \cdot t$ konstant, Zeitmarke unten links: 200 msec. Eichung unten rechts: 1 mV. Positive Ausschläge nach unten.

tung für das Sehen der Insekten — Verhältnisse, auf die jedoch hier nicht weiter eingegangen werden soll (s. dazu AUTRUM²).

Die Amplitude des *Ein-Effektes* ist nur von der Beleuchtungsstärke, also der *Reizleistung* abhängig. Dies gilt auch für die kürzesten verwandten Reizzeiten von 5 msec Dauer (Abb. 2). Der Ein-Effekt ist also spätestens nach 5 msec in voller Höhe ausgebildet

¹ R. GRANIT, *Sensory mechanisms of the retina* (London, New York, Toronto, 1947).
² H. AUTRUM, *Zur Analyse des zeitlichen Auflösungsvermögens des Insektenauges*, S. B. Akad. Göttingen, im Druck, (1948); *Naturwissenschaften*, 35, im Druck (1949).

und unabhängig von der weiteren Dauer der Belichtung. Im Gegensatz dazu ist die Amplitude des *Aus-Effektes* im Bereich von 5 bis 200 msec von dem *Produkt aus Intensität und Zeit* (Abb. 3) abhängig.

Die Tatsache, daß der Ein-Effekt spätestens nach 5 msec in voller Höhe ausgebildet ist, läßt darauf schließen, daß das Insektenauge Reize von dieser Dauer ihrer Intensität nach beurteilen kann (zumindest bei Reizen von mittlerer und hoher Intensität).

Es entsteht die Frage, wie schnell ein zweiter Reiz folgen darf, damit er zu einer getrennten Erregung führt. Diese Frage wird im allgemeinen durch die Bestimmung der Verschmelzungsfrequenz für Flimmerlicht beantwortet.

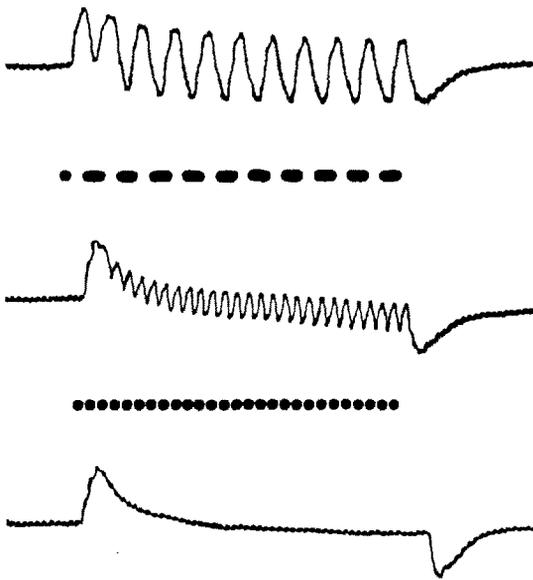


Abb. 4. Aktionspotentiale vom Auge von *Eristalis tenax* bei Reizung mit Flimmerlicht verschiedener Frequenz: oben: 9 Lichtreize/sec, Mitte: 25 Lichtreize/sec, unten: 71 Lichtreize/sec (Verschmelzungsfrequenz). Lichtmarken jeweils unter den Kurven. Strahlmodulation mit 50 Hertz. Positive Ausschläge nach oben.

Auf Flimmerlicht antwortet das Auge von *Calliphora* und *Eristalis* mit abwechselnden Ein- und Aus-Effekten, die dem Rhythmus des Lichtwechsels folgen (Abb. 4). Das Vorzeichen der Potentiale wechselt dabei ständig, die Flimmerpotentiale schwanken also um die Nulllinie. Mit zunehmender Flimmerfrequenz werden diese Wellen kleiner, bis schließlich gar keine Schwankungen mehr zu beobachten sind. Das Retinogramm gleicht dann einer Antwort, wie sie auf Dauerlicht gegeben wird¹. Auf diese Weise kann also die Verschmelzungsfrequenz bestimmt werden. Dabei ist allerdings der Vorbehalt zu machen, daß die elektro-

¹ Allerdings bestehen gelegentlich unwesentliche Unterschiede zwischen den Retinogrammen, die einerseits bei hoher Frequenz jenseits der Verschmelzungsgrenze und voller Intensität, andererseits bei konstantem Licht halber Intensität gewonnen wurden: der Ein-Effekt kann bei Flimmerlicht größer ausfallen als bei konstantem Licht halber Intensität, was sich leicht dadurch erklärt, daß er auf die Intensität selbst anspricht.

physiologisch gemessene Verschmelzungsfrequenz kleiner sein kann als die tatsächliche, da die Potentialschwankungen schließlich so klein sein können, daß sie mit dem Kathodenstrahloszillographen nicht mehr zu entdecken sind. Die wahre Verschmelzungsfrequenz könnte also allenfalls größer sein als die gemessene, was für die im folgenden vertretene Auffassung nur noch günstiger sein würde.

Für das Facettenauge der Fliege *Calliphora* ergeben sich überraschend hohe Verschmelzungsfrequenzen. Schon für das einzelne Ommatidium liegt bei geringen Lichtintensitäten die Verschmelzungsfrequenz bei etwa 60 Lichtreizen in der Sekunde (Größe der Reizfläche 1,1 mm², Abstand vom Auge 185 mm, entsprechend einem Sehwinkel von 24'; Leuchtdichte der Reizfläche 0,18 HK/cm²). Sie steigt bis auf 165 Lichtreize in der Sekunde, wenn man die Leuchtdichte der Reizfläche *ceteris paribus* auf 6,8 HK/cm² erhöht. Mit zunehmender Zahl der gereizten Ommatidien steigt die Verschmelzungsfrequenz weiter an: Bei einer Reizfläche von 80 mm² Größe, deren Leuchtdichte 6,8 HK/cm² beträgt, erhält man als Verschmelzungsfrequenz 265 Lichtreize in der Sekunde! Das einzelne Ommatidium kann also noch Lichtreize getrennt wahrnehmen, die durch Dunkelpausen von 3 msec voneinander getrennt sind. Bei größeren beteiligten Arealen braucht die Zeit zwischen den Reizen schließlich nur noch 2 msec zu betragen, damit sie von der Fliege noch unterschieden werden können. Im allgemeinen werden an der Figurenwahrnehmung große Ommatidienzahlen beteiligt sein, so daß die kürzeren Zeiten gelten. Für das menschliche Auge wurden unter gleichen Versuchsbedingungen je nach der Arealgröße die Verschmelzungsfrequenzen zu 20 bis 25 Reizen in der Sekunde bestimmt.

Die Trägheit des Auges fliegender Insekten -- ähnliche Ergebnisse wie bei *Calliphora* erhält man bei Libellen, Bienen, Wespen -- ist demnach wesentlich geringer als die des Auges des Menschen und der Säugetiere. In gleichem Sinn sprachen bereits die Ergebnisse, die über die Abhängigkeit des Ein-Effektes von der Reizdauer (s. oben) erhalten wurden.

Außer den fliegenden Insekten scheinen auch andere fliegende Tiere ihr Auge in Richtung auf ein besseres zeitliches Sehvermögen entwickelt zu haben. Aus den Untersuchungen von PIPER¹ kann man entnehmen, daß die Verschmelzungsfrequenz für gleiche Lichter bei Katze, Kaninchen, Affe und Hund bei etwa 20 bis 25 Reizen/sec, bei den Vögeln dagegen bei etwa 40 Reizen/sec liegt. Unter den von PIPER untersuchten Vögeln macht die Eule eine Ausnahme, ihre Augen blicken aber in die Flugrichtung; es treten also beim Flug keine schnellen seitlichen Verschiebungen der aufzulösenden Muster ein, wie das bei den Vögeln mit seitlich blickenden Augen der Fall ist.

¹ H. PIPER, Arch. Anat. Physiol. 85 (1911).

Verschmelzungsfrequenzen nach PIPER, 1911

Frosch	15 Reize/sec
Taube	40 „ „
Huhn	40 „ „
Eule	20 „ „
Katze	25 „ „
Kaninchen	25 „ „
Affe	17 „ „
Hund	25 „ „

Beim Facettenauge ist neben der geringen Trägheit des Rezeptorenapparates noch ein zweites Prinzip wirksam, das die zeitliche Auflösung von bewegten Mustern begünstigt. Beim Flug tauchen in jedem Ommatidium, das nicht gerade nach vorn gerichtet ist, die Figurenelemente nur eine gewisse Zeit lang auf. Sie darf nicht zu kurz sein, die Reize dürfen einander nicht zu schnell folgen, damit nicht Verschmelzung eintritt. Die Reizzeit hängt nun von folgenden Faktoren ab:

1. Von dem Winkel, unter dem der Gegenstand erscheint, gegeben durch seine Größe und Entfernung;
2. von der Fluggeschwindigkeit;
3. von dem Öffnungswinkel des Ommatidiums.

Für die folgenden Betrachtungen sollen Größe und Entfernung des Gegenstandes sowie Fluggeschwindigkeit als konstant angenommen und allein der Einfluß des Öffnungswinkels des Ommatidiums auf die Reiz- und Erregungsfolge untersucht werden. Ferner möge der gesehene Gegenstand unter einem Winkel erscheinen, der kleiner ist als der Ommatidienöffnungswinkel. Dann verbleibt der Gegenstand um so länger im Bereich eines Einzelommatidiums, je größer dessen Öffnungswinkel ist. Eine Verlängerung der Expositionszeit ist also durch Vergrößerung des Öffnungswinkels möglich.

Es tritt damit ein Widerstreit ein zwischen dem zeitlichen Auflösungsvermögen bei Bewegung, das ein gröberes Sehrastrer erfordert, und dem räumlichen Auflösungsvermögen in der Ruhe, das ein möglichst feines Sehrastrer erfordert. Für ein fliegendes Insekt bedeutet eine hohe räumliche Auflösung geradezu einen Nachteil. Ein gröberes Raster ist in der Lage, im Flug noch Muster aufzulösen, die einem feineren Sehrastrer bereits verschmolzen erscheinen.

Diese Behauptung mag an einem Beispiel näher erläutert werden: Ein Insekt fliegt an einem Streifenmuster vorbei. Der Öffnungswinkel des Ommatidiums und der Abstand vom Muster seien so, daß nur ein Musterstreifen seine Lichtenergie in das Ommatidium sendet. Dann wird die Helligkeit im Ommatidium eine zeitliche Verteilung haben, wie es die Abb. 5 zeigt. Es folgt also auf einen schnellen Reizanstieg eine kurze Zeit, in der die Reizgröße konstant ist; dann fällt die

Reizgröße rasch wieder ab, es folgt eine Pause und dann der nächste Reiz. Ist der zeitliche Abstand der Einzelreize infolge der Fluggeschwindigkeit zu gering, so wird zwar der erste Reizanstieg wahrgenommen, dann tritt aber Verschmelzung ein, weil das Auge den Reizänderungen nur mit einer gewissen Trägheit folgen kann: das fliegende Insekt sieht das Muster einheitlich grau.

Die Zeit, während derer ein Musterstreifen ein Einzelommatidium reizt, kann für das gleiche Muster bei gleicher Bewegungsgeschwindigkeit verlängert werden, indem der Öffnungswinkel des Ommatidiums vergrößert wird (Abb. 5). Denn dann folgt dem raschen Anstieg der Reizintensität beim Eintauchen des ersten

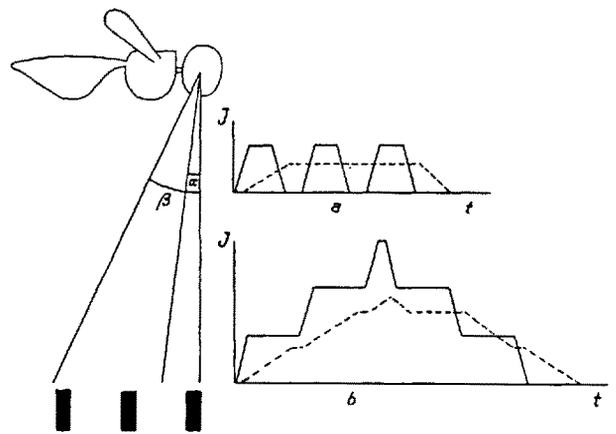


Abb. 5. Schema des Reizablaufs beim Auftauchen einer aus 3 Streifen bestehender Figur in einem Ommatidium von engem Öffnungswinkel (a) und in einem Ommatidium von 4fach größerem Öffnungswinkel (b). In den Diagrammen a und b ist auf den Abszissen die Zeit, auf den Ordinaten die Reizintensität aufgetragen. Die ausgezogenen Linien geben den Verlauf der Reizintensität in den betreffenden Ommatidien wieder, die gestrichelten Linien den angenommenen Verlauf der Größe der Erregung. In a Verschmelzung der Einzelreize; in b stufenweises Ansteigen der Reiz- und Erregungsgröße.

Musterelemente in den Sehbereich des Ommatidiums eine längere Zeit, in der das Musterelement konstante Intensitäten in das Ommatidium schickt; erst mit dem Auftauchen des folgenden Streifens steigt wiederum die Intensität an. Inzwischen ist für die erste Erregung die Summationszeit abgelaufen und das Auftreten des zweiten Figurenelements kann eine Erregungszunahme auslösen. Die Pause zwischen je zwei Reizen lösen. Jeder neu auftretende Streifen kann unter günstigen Bedingungen einen neuen Erregungsstoß bewirken: Die Streifigkeit des Musters — die ja in dem Beispiel der Abb. 5 in der Ruhe nicht wahrgenommen werden kann — wird im Flug erkannt. Der Charakter des Sehding¹ wird dabei natürlich verändert, von den Eigenschaften der Figur bleibt aber die Streifigkeit (der Charakter des Getrenntseins) übrig und kann

¹ Unter Sehdingen verstehen wir mit HERING die subjektiven Eindrücke, die der Gesichtssinn von den äußern Gegenständen (Dingen) erhält.

wahrgenommen werden, was bei engeren Ommatidien nicht möglich wäre.

Die vorangegangenen Überlegungen lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: die Wahrnehmung feiner Muster erfolgt beim starren Mosaikauge der fliegenden Insekten in prinzipiell anderer Weise als bei den Wirbeltieren. Das Sehen im Flug ist beim Facettenauge nicht an die Feinheit des Ommatidienrasters gebunden, im Gegenteil ist ein zu feines Raster geradezu ein Nachteil. Liegt eine bestimmte Mustergröße vor, die vom ruhenden Auge nicht aufgelöst wird, so kann im Flug das räumliche Nebeneinander in ein zeitliches Nacheinander transformiert und so der Wahrnehmung zugänglich gemacht werden. Bei Ge-

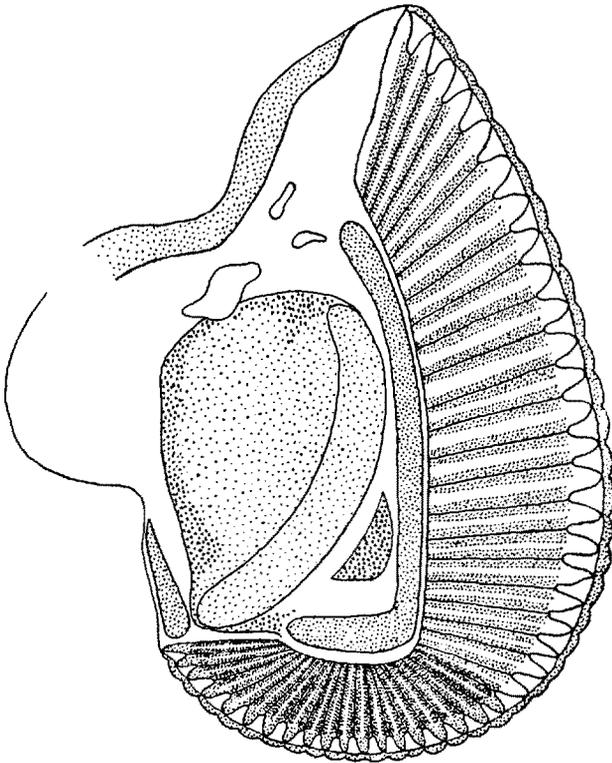


Abb. 6. Sagittalschnitt durch das Auge der Fliege *Syneches muscarius* (Empiden). Umzeichnung einer Figur von DIETRICH, 1908.

schwindigkeitssteigerung wird es schließlich zur Verschmelzung der zeitlich aufeinanderfolgenden Reize kommen. Hält man jetzt die übrigen Bedingungen (Mustergröße, Fluggeschwindigkeit) konstant, vergrößert aber den Ommatidienwinkel, so kann das Insekt die Streifigkeit, wenn auch nicht den besonderen Charakter des Musters erkennen. Werden schließlich bestimmte Ommatidiengröße und Fluggeschwindigkeit vorausgesetzt, so zerfallen die Muster je nach ihrer Größe (d. h. dem Winkel, unter dem sie erscheinen) in zwei Gruppen: in solche, die noch aufgelöst werden, und solche, die nicht mehr aufgelöst werden. In welche von beiden Gruppen ein Muster gehört, hängt allein von den zeitlichen Verhältnissen ab, die es im Auge hervorruft. Ermöglichen diese eine Trennung

aufeinanderfolgender Reizänderungen, so kann das Muster feiner sein als dem Ommatidienöffnungswinkel entspricht.

Diese Überlegung wird durch eine Reihe anatomischer Eigentümlichkeiten des Insektenauges unterstützt: Die Öffnungswinkel der Ommatidien vieler Insekten sind in verschiedenen Bezirken des Auges verschieden. Vor allem findet man oft in den ventralen Randbezirken Ommatidien mit besonders großen Öffnungswinkeln. Bei manchen Insekten, vor allem räuberisch lebenden Fliegen, z. B. den Empiden, ist auf der Ventralseite eine deutlich abgegrenzte Augenregion vorhanden, in der die Öffnungswinkel der Einzelommatidien wesentlich größer sind als in den Teilen, die nach vorn blicken (Abb. 6). Gerade in diesen Abschnitten bewegen sich aber die Bilder mit größerer Geschwindigkeit als in den nach vorn gerichteten Ommatidien. Jene sind also speziell an das Bewegungssehen unter Aufgabe des räumlichen Auflösungsvermögens angepaßt. Die feinsten Ommatidienraster haben bei den räuberischen Fliegen diejenigen Teile des Auges, die genau in der Flugrichtung blicken (DIETRICH¹). Diese Feinheit des Rasters stimmt damit zusammen, daß die retinalen Verschiebungen der Dinge, die in der Flugrichtung liegen, nur gering sind. Da wir wissen, daß die Eigenschaften einer Figur bei den Insekten durch die Zahl und das Zueinander der Reizwechsel in den Retinaelementen bestimmt sind, so ist ein feineres Ommatidienraster erforderlich, wenn die räumlichen Verschiebungen der Figur bei der Bewegung klein sind. Das feinere Ommatidienraster hat also nicht die Aufgabe, die «Sehschärfe» für ruhende Figuren zu erhöhen, sondern auch bei geringen Bewegungen der Objekte eine ausreichende Zahl von Reizwechseln zu ermöglichen. Da hier die Verschiebungen zugleich viel langsamer erfolgen als in den seitlich blickenden Ommatidien, besteht die Gefahr einer Verschmelzung der Reizwechsel nicht. Das Sehraster kann also in der Flugrichtung fein sein, ohne daß der zeitlichen Auflösung dadurch Schwierigkeiten entstehen. Es erscheint konsequent, hier nicht vom «Fixieren» eines Gegenstandes zu sprechen, sondern die engen Ommatidienwinkel zur Kleinheit der retinalen Verschiebungen in Beziehung zu setzen. Das Formensehen geschieht dann in allen Teilen eines Auges nach dem gleichen Prinzip.

Bei guten Fliegern findet sich noch eine andere eigentümliche Anpassung an das Sehen in der Bewegung. Nach den Untersuchungen von BAUMGÄRTNER² und DEL PORTILLO³ an Bienen und von GAFFRON⁴ an Fliegen ist der Öffnungswinkel eines einzelnen Ommatidiums in verschiedenen Richtungen verschieden: In der Horizontalen (d. h. in der Richtung der Längs-

¹ W. DIETRICH, Z. wiss. Zool. 92, 465 (1909).

² H. BAUMGÄRTNER, Z. vergl. Physiol. 7, 56 (1928).

³ J. DEL PORTILLO, Z. vergl. Physiol. 23, 100 (1936).

⁴ M. GAFFRON, Z. vergl. Physiol. 20, 299 (1934).

achse des Tieres) sind die Öffnungswinkel größer als in der Richtung senkrecht dazu (Abb. 7). DEL PORTILLO gibt für die engsten, etwa in der Mitte des Auges gelegenen Ommatidien folgende Öffnungswinkel an: vertikal $1^{\circ}18'$ bis $1^{\circ}24'$, horizontal $2^{\circ}41'$ bis $2^{\circ}45'$, also ein Verhältnis der Öffnungswinkel in den verschiedenen Richtungen von 1:2. Im extremen Fall kommt ein Verhältnis von 1:2,5 bei der Biene vor. In der Tat ist ja in Übereinstimmung mit der oben entwickelten Hypothese eine Vergrößerung des Ommatidienwinkels nur in der Flugrichtung erforderlich. Hier wird also der in der Abb. 5 erläuterte Mechanismus wirksam. Die Angaben von BAUMGÄRTNER sind in einer eingehenden Untersuchung von DEL PORTILLO¹ kritisiert worden. Er kommt zu dem Ergebnis, daß bei der Biene die Öffnungswinkel des Einzelommatidiums in horizontaler und vertikaler Richtung gleich sind; aller-

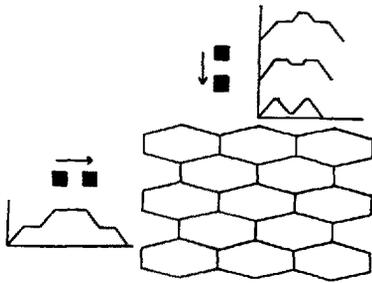


Abb. 7. Schema des Versuchs zum Nachweis des verschiedenen Auflösungsvermögens des Fliegenauges für bewegte Figuren in horizontaler und vertikaler Richtung. Der Öffnungswinkel der Ommatidien ist in horizontaler Richtung etwa doppelt so groß wie in vertikaler. Links die horizontal wandernden Lichtreize und die dabei zu erwartende Reizverteilung im Einzelommatidium. Oben die vertikal wandernden Lichtmarken und die dabei möglichen Reizverteilungen, die verschieden sind, je nach der Stelle, an der das Ommatidium geschnitten wird.

dings sind die Winkel zwischen benachbarten Rhabdomen in der Horizontalen etwa doppelt so groß wie in der Vertikalen. Dieser Unterschied beruht auf der stärkeren Krümmung des Auges in der Horizontalen, so daß nach DEL PORTILLO auf den gleichen Winkelraum weniger Ommatidien kommen. Anatomisch wird der Winkel zwischen zwei benachbarten Ommatidien in der Horizontalen durch breitere Pigmenträume und Tracheenäste ausgefüllt. DEL PORTILLO nimmt an, daß der Öffnungswinkel der Ommatidien in beiden Richtungen der gleiche ist, daß aber in der Horizontalen die Einzelsehfelder voneinander durch Zwischenräume getrennt sind, während sie in der Vertikalen aneinanderschließen. Diese Auffassung erscheint aber nicht zwingend: wir wissen aus den Untersuchungen von EXNER², wie kompliziert der Strahlengang in Cornealinse und Kristallkegel ist, und es ist von vornherein wahrscheinlich, daß ebenso wie die optischen Apparate (Cornealinsen) auch die Sehfelder in der Horizontalen aneinanderschließen. Auch EXNER

diskutiert den Fall, «daß der perzipierte Anteil des Bildes kleiner wäre, als es dem zugehörigen Bruchteil des Sehfeldes entspricht». Er kommt aber ebenfalls zu dem Schluß, daß die benachbarten Anteile des Sehfeldes sich trotz des Vorhandenseins von trennenden Pigmentschichten zwischen den Ommatidien mindestens berühren, daß sie vielleicht größer sind und sich gegenseitig an den Rändern etwas überlappen. Man kann also mit Recht annehmen, daß sich die Öffnungswinkel in der Flugrichtung zu denen senkrecht dazu mindestens wie 2:1 verhalten.

Wenn diese Annahmen zutreffen, könnten zwei Lichtmarken, die nacheinander vertikal am Auge vorbeiwandern und dabei subjektiv eben zu einem Reiz verschmelzen, unter Umständen noch getrennt wahrgenommen werden, falls sie an den gleichen Ommatidien nacheinander horizontal vorüberwandern. Die Bedingungen, unter denen diese Unterschiede beobachtbar sein sollten, sind: die Lichtmarken müssen einen solchen Abstand und eine solche Größe haben, daß sie noch beide in den horizontalen Sehwinkel eines Ommatidiums fallen. Ihre Geschwindigkeit muß so groß sein, daß sie bei vertikaler Bewegung schon keine getrennten Erregungen mehr ergeben. Als Reiz dienen dementsprechend zwei Lichtmarken quadratischer Form von je 2 mm Kantenlänge, die einen Abstand von 2 mm voneinander hatten. Sie wurden dem Auge längs einer Strecke von 9 mm Länge aus einer Entfernung von 225 mm geboten. Durch eine geeignete Anordnung wurde erreicht, daß sie sich entweder horizontal oder vertikal hintereinander an dem Auge vorbeibewegten (Abb. 7). Die Geschwindigkeit der Lichtmarken war in beiden Fällen die gleiche. Unter diesen Versuchsbedingungen erscheint der einzelne Lichtpunkt dem Auge unter einem Winkel von etwa $0,5^{\circ}$, beide zusammen unter einem Winkel von etwa $1,5^{\circ}$. Die Strecke, auf der sie sichtbar waren, erschien unter einem Winkel von $2,5^{\circ}$.

Die Geschwindigkeit der beiden Punktmarken wurde so gewählt, daß sie mit einer Pause von 11,4 msec aufeinander folgten (entsprechend einer Geschwindigkeit von 175 mm/sec). Das entspricht einer Flimmerfrequenz von etwa 45 Lichtreizen in der Sekunde.

In diesem Versuch sind die Belichtungspotentiale wesentlich verschieden, je nachdem ob die Lichtmarken horizontal oder ob sie vertikal bewegt werden (Abb. 8). Wandern sie horizontal, also über den Bereich mit dem größeren Öffnungswinkel, so erkennt man im Retinogramm deutlich die Ein- und Aus-Effekte von zwei Reizen. Wir können schließen, daß sie dann als getrennte Sehdinge erscheinen. Bewegen sich die Punkte aber in vertikaler Richtung am Auge vorbei, so erweist sich das von ihnen erhaltene Aktionspotential als identisch mit dem eines einheitlichen Feldes von 4 mm Länge. Damit ist bewiesen, daß das Auflösungsvermögen für bewegte Objekte beim Insektenauge mit

¹ J. DEL PORTILLO, Z. vergl. Physiol. 23, 100 (1936).

² S. EXNER, Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten (Leipzig und Wien, 1891).

zunehmendem Öffnungswinkel der Ommatidien besser wird.

Für das menschliche Auge sind die gleichen Lichtmarken aus einer Entfernung von 25 cm erst dann als getrennte Erscheinung deutlich, wenn ihre Geschwindigkeit auf 68 mm/sec herabgesetzt wird, d. h. die Lichtmarken in einem zeitlichen Abstand von 34 msec erscheinen, was einer Flimmerfrequenz von 15 Lichtreizen in der Sekunde entspricht.

Die Vergrößerung des Ommatidienwinkels hat in der Ruhe eine Herabsetzung der «Sehschärfe» zur Folge. Der Begriff der Sehschärfe ist aber aus der

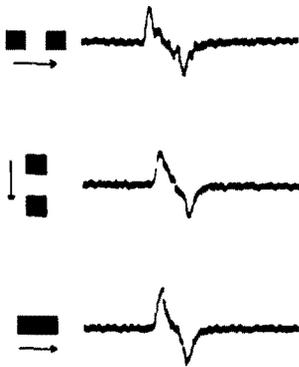


Abb. 8. Aktionspotentiale als Antwort auf zwei quadratische Lichtmarken, die horizontal (oben) bzw. vertikal (in der Mitte) an den Ommatidien vorbeilaufen. Unten: Antwort auf einen gleichen Reiz ohne Abstand der Reizmarken von einander. Positive Ausschläge nach oben.

Physiologie der Wirbeltiere übernommen, und es ist nicht geraten, ihn in der Physiologie des Facettenauges überhaupt anzuwenden. Die Sehschärfe des Wirbeltierauges dient der Analyse ruhender Figuren, diese spielen in der Physiologie der fliegenden Insekten nur eine untergeordnete Rolle. Entscheidend für das Insektenauge ist die «Bewegungsgestalt» ihrer Sehdinge.

Die direkte Analyse der Eigenschaften der Ommatidien mit Hilfe der Aktionspotentiale führt auf die geringe Trägheit des Einzelommatidiums, also auf eine bemerkenswerte Anpassung an das Sehen in der Bewegung, das für die Insekten kennzeichnend ist. Die grundlegenden Unterschiede zwischen den Sehvorgängen bei Wirbeltieren und Arthropoden formulierte bereits EXNER in seinen berühmten Untersuchungen über *Die Physiologie der facettierten Augen*: «Meine Ansicht geht dahin, daß der Typus des Wirbeltierauges in vollkommenerer Weise dem Erkennen von Formen der äußeren Objekte, der Typus des Facettenauges in vollkommenerer Weise dem Erkennen von Veränderungen an dem Objekt dient». Diese Formulierung erweist sich auch in einer anderen Hinsicht als durchaus richtig: EXNER unterschied schon, wenn

auch undeutlich, zwischen dem Sehen in der Bewegung und dem Sehen einer objektiven Bewegung. Das Sehen in der Bewegung ist ein echter Formensinn, dessen Kategorien aber gänzlich andere sind als die des Menschen (und wahrscheinlich der Wirbeltiere). Objektive Bewegung vermögen Insekten nämlich sehr wohl von der relativen Bewegung der Objekte bei ihrer Eigenbewegung zu unterscheiden. Diese Unterscheidung der äußeren Bewegung von einer Bildverschiebung, die als Folge der aktiven Eigenbewegung entsteht, «ist nicht aus optischen Vorgängen allein zu erklären und kann sich nur auf das Verhältnis gründen, in dem die motorischen Beschleunigungen und Verlangsamungen zu den Beschleunigungen und Verlangsamungen der Bildverschiebungen stehen, die in den beiden entgegengesetzten Richtungen vor sich gehen»¹ (M. HERTZ). In beiden Fällen, also bei äußerer Bewegung wie bei Eigenbewegung, sind für die optische Analyse der Umgebung die «Bildverschiebungen» entscheidend, und die fliegenden Insekten sind an die zeitlichen Veränderungen an den Objekten ganz besonders angepaßt.

Summary

The perception of form by flying insects is conditioned by their own movement and dependent upon the number of stimulus changes that occur in the ommatidia per unit time. In order to be able to discriminate fine patterns, i. e. to follow rapid changes of the stimulus, the facet eye must possess a slight inertia. By means of electro-physiological methods it is shown that the inertia of the insect eye is smaller than that of the mammal's. In the electro-retinogram the on-effect is independent of the length of stimulation with stimuli of from 1 sec. down to $1/200$ sec., and depends only on the intensity of the stimulus. The off-effect is dependent upon the product of intensity \times duration of stimulus.

The fusion frequency of the insect eye is correspondingly much higher than that of the mammalian; it increases with the number of ommatidia stimulated; for small areas of stimulation (1-4 ommatidia) the fusion frequency is 60-165 per sec., for larger ones it amounts to as much as 265 per sec.

In insects that fly well (bees, many flies), the angle intersected by the ommatidia in the horizontal direction is about twice as great as in the vertical. Consequently, the time that a thing seen during horizontal movement remains within one ommatidium is longer, so that the summation time for this stimulus is prolonged. Hence follows that figural elements that succeed each other rapidly fuse less readily; the capacity for discrimination is thus improved through movement.

This hypothesis can be confirmed experimentally by study of the retinal action potentials. Two points of light that pass over the ommatidium grating at a short interval after one another vertically (small angle of intersection) appear to fuse, but they are perceived separately when they pass horizontally (wide angle of intersection) over the ommatidia.

¹ M. HERTZ, Z. vergl. Physiol. 20, 430; 21, 579 (1934).