

Optomotorische Reaktionen der Biene auf bewegte „Polarisations-Muster“

Optomotor Eesponses of the Bee to Moving “Polarisation-Patterns”

Kuno Kirschfeld

Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik, Tübingen

(Z. Naturforsch. **28 c**, 329–338 [1973]; eingegangen am 30. März 1973)

Optomotor responses, bee, polarisation-patterns

Optomotor turning reactions were induced in worker bees by means of moving “polarisation-patterns”. The responses appeared only when the stimulating light was confined to the short wavelength part of the spectrum, and when the E-vector directions of the polarisation filters of which the pattern was composed were at $\pm 45^\circ$ to the vertical for stimulation of the front region of the eye. Assuming that the polarisation sensitivity of the individual receptor is independent of the wavelength of the light, the experiments show that at least two of the known three different types of colour receptors contribute to the optomotor turning reaction. These results are in agreement with the assumption, that the retinula cell output of each ommatidium is superimposed before the correlation for movement detection between different ommatidial channels takes place.

Wie v. Frisch¹ zeigen konnte, sind Bienen in der Lage, sich nach linear polarisiertem Himmelslicht zu orientieren. Der Analysator, der Bienen, vielen anderen Arthropoden und Mollusken das „Sehen“ polarisierten Lichtes ermöglicht, liegt nach unseren heutigen Kenntnissen in bestimmten Strukturen der Sinneszellen, den Rhabdomeren. Dafür sprechen übereinstimmend Ergebnisse elektrophysiologischer, histologischer und optischer Untersuchungen (Zusammenfassungen: v. Frisch²; Langer³; Kirschfeld⁴; Waterman⁵).

Im Bienenommatidium sind die Microvilli der Rhabdomere von acht Sinneszellen im wesentlichen in zwei senkrecht zueinander orientierten Richtungen ausgerichtet. Die Microvilli einer 9. Sinneszelle liegen unter 45° zu den beiden Hauptrichtungen (Gribakin⁶). Bei den bisher untersuchten Sinneszellen von Dipteren und Crustaceen hat sich ergeben, daß die Extinktion linear polarisierten Lichtes in den Rhabdomeren immer dann besonders groß ist, wenn der E-Vektor entweder *parallel* oder *senkrecht*^{3–5} zur Längsachse der Microvilli angeordnet ist. Wenn man Entsprechendes für das Bienenrhabdom annimmt, so sind also – was die Mehrzahl der Sinneszellen betrifft – zwei zueinander senkrecht orientierte Analysatoren vorhanden.

Besitzt eine Sinneszelle Analysator-Eigenschaften, so muß für sie unter geeigneten Versuchsbedingun-

gen die Drehung der Polarisationsebene linear polarisierten Lichtes ununterscheidbar sein von einer bestimmten Intensitätsänderung polarisierten oder auch unpolarisierten Lichtes; denn jede Lichtsinneszelle kann nach allem, was wir heute wissen, nur einen Reiz-Parameter übertragen.

Insekten sind in der Lage, Relativbewegungen zwischen sich und der Umwelt zu registrieren, sofern die Umwelt eine gewisse Intensitätsstruktur besitzt. Diese Fähigkeit der Insekten läßt sich mit Hilfe der optomotorischen Wende-Reaktion nachweisen. Nach dem oben Gesagten sollte man deshalb erwarten, daß ein Insekt auch eine Relativbewegung zwischen sich und der Umwelt wahrnehmen kann, wenn diese Umwelt *homogen* bezüglich der Leuchtdichte, jedoch *inhomogen* bezüglich der Schwingungsrichtung des Lichtes ist, wenn die Umwelt also kein „Intensitäts-Muster“, sondern ein „Polarisations-Muster“ enthält. Eine solche Umwelt läßt sich leicht mit Hilfe von Polarisationsfolien herstellen.

Treten in entsprechenden Versuchen mittels „Polarisations-Mustern“ keine optomotorischen Reaktionen auf, so läßt sich daraus ein Schluß über die Verrechnung der Signale, die von den polarisationsempfindlichen Sehzellen kommen, ziehen: Es kann dann nämlich kein Schaltschema, wie es in Abb. 1 a gezeichnet ist, verwirklicht sein. In dieser Abbildung sind in jedem Ommatidium (A, B) der Einfachheit halber nur je zwei polarisationsempfindliche Rezeptoren (R_1 , R_2) eingezeichnet, deren Analysatoren – den Verhältnissen der Mehrzahl der Sinneszellen entsprechend – senkrecht zueinander ausgerichtet

Sonderdruckanforderungen an Dr. K. Kirschfeld, Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik, D-7400 Tübingen, Spemannstraße 38.



Dieses Werk wurde im Jahr 2013 vom Verlag Zeitschrift für Naturforschung in Zusammenarbeit mit der Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften e.V. digitalisiert und unter folgender Lizenz veröffentlicht: Creative Commons Namensnennung-Keine Bearbeitung 3.0 Deutschland Lizenz.

Zum 01.01.2015 ist eine Anpassung der Lizenzbedingungen (Entfall der Creative Commons Lizenzbedingung „Keine Bearbeitung“) beabsichtigt, um eine Nachnutzung auch im Rahmen zukünftiger wissenschaftlicher Nutzungsformen zu ermöglichen.

This work has been digitized and published in 2013 by Verlag Zeitschrift für Naturforschung in cooperation with the Max Planck Society for the Advancement of Science under a Creative Commons Attribution-NoDerivs 3.0 Germany License.

On 01.01.2015 it is planned to change the License Conditions (the removal of the Creative Commons License condition "no derivative works"). This is to allow reuse in the area of future scientific usage.

sind. Findet die zum Bewegungssehen notwendige Verrechnung (eine Korrelation, Hassenstein und Reichardt⁷; Reichardt und Varjú⁸) zwischen den Signalen, die von verschiedenen Ommatidien stammen, jeweils zwischen sich entsprechenden Rezepto-

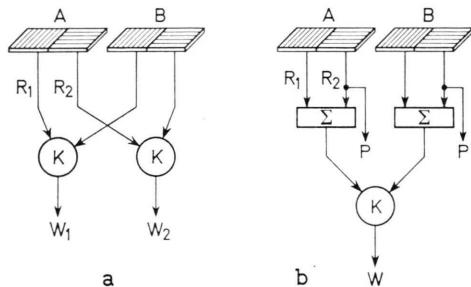


Abb. 1. Verschiedene Verrechnungsmöglichkeiten der Signale zweier Ommatidien A und B zum Bewegungssehen; die Analysatoren der Rezeptoren R_1 und R_2 sind jeweils um 90° gegeneinander verdreht. a: Das System ist empfindlich für Polarisations-Muster. b: Das System ist unempfindlich für Polarisations-Muster, sofern die Signale der Rezeptoren R_1 und R_2 gleich groß sind. P: Abzweigende Kanäle, die polarisations-empfindlich bleiben.

ren (R_1 mit R_1 , R_2 mit R_2) statt, so muß daraus insgesamt ein *polarisations-empfindliches*, bewegungssensitives System resultieren. Wäre dagegen ein System verwirklicht, bei dem wie in Abb. 1 b die Signale von R_1 und R_2 vor der Korrelation an irgendeiner Stelle des Systems superponiert (z. B. addiert) werden, so würde dieses System in Hinsicht auf das Bewegungssehen *polarisations-unempfindlich* sein, sofern die Beiträge von R_1 und R_2 jeweils gerade gleich groß sind. Die Orientierung nach dem polarisierten Himmelslicht müßte in einem solchen Fall über parallele Kanäle (z. B. P in Abb. 1 b) erfolgen, in denen die Information über die Polarisation erhalten bleibt.

V. Frisch, Lindauer und Daumer⁹ haben das Ergebnis von de Vries und Kuiper¹⁰, daß sich mit Polarisations-Mustern *keine* optomotorischen Reaktionen auslösen lassen, diskutiert, und sind zu dem Schluß gekommen, daß gar nicht zu erwarten sei, daß sich mittels Polarisations-Mustern optomotorische Reaktionen auslösen lassen. Dabei sind sie von der Vorstellung einer funktionellen Verknüpfung ausgegangen, wie sie in Abb. 1 b dargestellt ist. Mit den hier vorgelegten Experimenten soll erneut die Frage, wie die Signale verschiedener Ommatidien im Bienenauge miteinander verrechnet werden, aufgegriffen werden.

Material und Methoden

Die Versuchstiere waren im Freien gefangene Sammel-Bienen, denen mit der von Kunze¹¹ angegebenen Methode ein „Halter“ (kleines Stück Pappe) am Thorax angeklebt wurde. Der Kopf war am Thorax fixiert. Bei Beginn der Versuche wurden die Ocellen mit einer Ruß-Wachs-Mischung geblendet. Da sich ergab, daß die Tiere mit ungeblendetem Ocellen merklich besser am Spangenglobus ließen, wurde später auf die Blendung verzichtet, was zu keiner Veränderung der Versuchsergebnisse führte. Beim Versuch wurden die Tiere mit Hilfe einer Klammer in der Versuchsanordnung fixiert. Die Wendetendenz wurde mittels eines Spangenglobus gemessen (Hassenstein¹²). Der Spangenglobus war aus Kork angefertigt, hatte einen Durchmesser von 28 mm, wog 360 mg und war von der typischen Form mit vier Verzweigungsstellen. Die Mit- und Gegenwahlen wurden in einen kleinen Rechner eingetippt, der fortlaufend die Wendetendenz

$$W = \frac{M - G}{M + G}$$

(M = „Mitwählen“, d. h. Wählen in Bewegungsrichtung des Musters, G = „Gegenwählen“) aus jeweils 50 Wahlen errechnete. In den Abbildungen wurde

$$\Delta W = \frac{W_R - W_L}{2}$$

aufgetragen, d. h. die Differenz zwischen den Wendetendenzen, die auf Musterbewegung nach Rechtsdrehung bzw. nach Linksdrehung auftrat. Jeder Punkt wurde aus 100 Wahlen, d. h. 50 Wahlen bei einem Bewegungsreiz nach rechts und 50 Wahlen bei einem Bewegungsreiz nach links, ermittelt, was einer Laufstrecke von etwa 3 m entspricht. Dabei wurden im allgemeinen zunächst die Messung mit dem Intensitäts-Muster, dann die Messung mit dem Polarisations-Muster, anschließend die Kontrollmessung und zum Schluß erneut eine Messung mit dem Intensitäts-Muster durchgeführt, weshalb mehr Messungen mit den Intensitäts-Mustern vorliegen. Alle Versuche wurden jeweils zwischen Juli und Oktober durchgeführt.

Die Reizanordnung war so aufgebaut, daß folgende Forderungen erfüllt wurden:

1. Die Stoßkanten der aneinandergrenzenden Polarisationsfolien, die das „Polarisations-Muster“ bilden sollten, mußten möglichst präzise ausgeführt werden, um einen Einfluß der durch die Stoßkanten hervorgerufenen Intensitäts-Muster klein zu halten.

2. Der Einfluß möglicher, den Polarisations-Mustern überlagerter Intensitäts-Muster, wie sie durch

Stoßkanten, Inhomogenitäten in den Polarisationsfiltern oder Verschmutzung unvermeidbar sind, mußte kontrolliert werden können.

3. Die Apparatur mußte auch mit farbigem Licht betrieben werden können, um Verhalten in verschiedenen optischen Spektralbereichen untersuchen zu können.

4. Es mußten mit einfachen Mitteln Kontrollen mit Intensitäts-Mustern durchgeführt werden können, die es ermöglichen, die optomotorische Reaktionsfähigkeit der Tiere unter den gegebenen Bedingungen zu beurteilen.

Die genannten Forderungen werden von der in den Abb. 2 und 3 gezeichneten Versuchsanordnung erfüllt. Den wichtigsten Teil bildet jeweils ein Rad R, das die Polarisationsfolien enthält (Polarerexfolien der Firma E. Käsemann, Oberaudorf, Typ PW 44). Jedes Rad besteht aus zwei runden Plexiglasschei-

ben, zwischen die je 4 Polarisationsfolien so eingelegt wurden, daß die Polarisationsachsen die in Abb. 3 (Filtrerrad R I bzw. Filtrerrad R II) gezeigten Ausrichtungen besitzen. Die Stoßkanten der Folien können in einer solchen ebenen Anordnung präziser aneinander angepaßt werden, als dies bei einer Anordnung der Folien auf einem Zylinder möglich wäre. Das Rad war um seine Achse drehbar. Für die Biene war nur der in der Abbildung durch den kleinen Kreis markierte Bereich sichtbar, der Rest der Scheibe war durch eine Blende B₂ (Abb. 2) abgedeckt. Das Filtrerrad wurde in diesem Bereich von einer Xenonlampe (XBO 150) mit Quarzglaskondensork K beleuchtet. Zwischen der Lampe und dem Filtrerrad war eine stark streuende Mattscheibe M (weiße Kunststoff-Folie, Stärke 0,2 mm) angebracht. Zwischen Biene und Filtrerrad konnten außerdem ein Polarisationsfilter P eingeschaltet werden sowie wahlweise ein Depolarisator D (nach Lyot, Fa. Joh. Haller, Berlin) oder eine Quarzglasplatte Q, die planparallel auf eine solche Dicke zugerichtet war, daß ihr optischer Weg dem des Depolarisators entsprach. Zwischen Lampe und Mattscheibe waren außerdem immer ein Wärmeschutzfilter F₁ (KG 1, 2 mm) eingeschaltet sowie bei Bedarf Farb- bzw. Graufilter F₂. Die Leuchtdichte auf der weißen Mattscheibe M betrug etwa 1500 cd/m², sie wird durch die Filtrerräder R I bzw. R II auf etwa 1/5 dieses Wertes verringert.

Betrachtet man den von der Blende B freigegebenen Teil des sich drehenden Filtrerrades R I, so sind die Stoßkanten zwischen den Folien als feine dunkle Striche erkennbar. Registriert man mit Hilfe eines Photomultipliers (durch den Depolarisator) die Leuchtdichte im Zentrum der Fläche als Funktion der Zeit, so erhält man die Kurve a (Abb. 4). Bei der Messung wurde ein Bereich von der Winkel erstreckung von 0,6° bis 1° abgetastet, d. h. also ein Bereich, der kleiner ist als der, der von einem Ommatidium gesehen wird, da der Öffnungswinkel $\Delta\vartheta$ des Bienen-Ommatidiums etwa 2,5° beträgt (Laughlin und Horridge¹³; Eheim und Wehner¹⁴). Die Stoßkanten 1 bis 4 sind in der Registrierung zu erkennen. Außerdem fällt auf, daß die Dichte der vier Polarisationsfolien sich etwas, maximal um 8% unterscheidet. Es existiert also auch ein Intensitäts-Muster auf dem Filtrerrad, das allerdings nur wenig Kontrast enthält.

Beobachtet man die freigegebene Fläche des Filtrerrades R I durch ein Polarisationsfilter P mit senkrecht orientierter Polarisationsachse, so sieht man, daß sich beim Drehen des Rades scharfe Helldunkel-Kanten durch das von der Blende freigegebene Feld bewegen. Die Photomultiplier-Registrierung ergibt den Verlauf b. Die Funktion ist für $0 < \omega t < \pi/2$

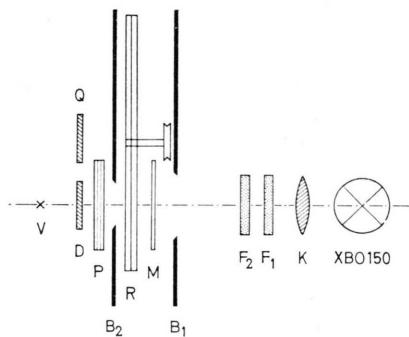


Abb. 2. Versuchsanordnung zur Auslösung optomotorischer Reaktionen auf bewegte Polarisations-Muster. V: Position des Versuchstieres; D, Q: Depolarisator, Quarzglasplatte; P: Polarisations-Filter; B₁, B₂: Blenden; R: Filtrerrad R I bzw. R II mit Polarisations-Muster; M: streuende Folie; F₁, F₂: Grau- bzw. Farbfilter; K: Kondensor; XBO 150: Xenon-Hochdruck-Lampe.

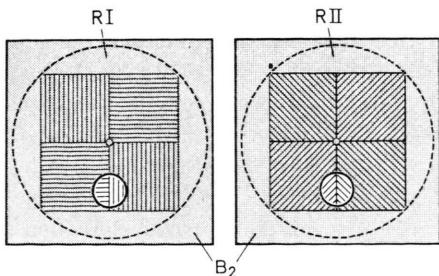


Abb. 3. Anordnung der Polarisations-Folien in den Filtrerräder R I und R II. Die Schraffierung kennzeichnet die Orientierung des E-Vektors des linear polarisierten Lichtes. Für das Versuchstier ist nur der durch den kleinen Kreis markierte Bereich sichtbar, der Rest ist durch die Blende B₂ verdeckt.

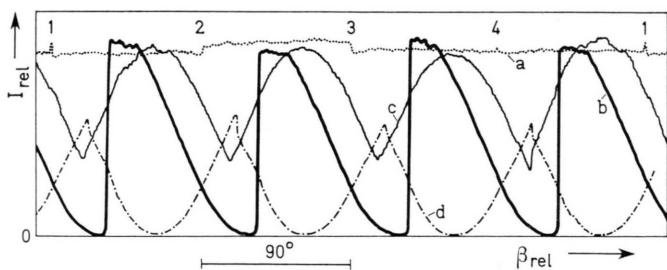


Abb. 4. Die Leuchtdichte im Zentrum der Reizfläche als Funktion der Winkelstellung β des Filterrades R I. a: Durch den Depolarisator gemessen. b–d: Durch ein Polarisations-Filter gemessen, das unter 0° , $+45^\circ$, -45° zur Senkrechten ausgerichtet war.

von der Form $I = A \cos^2(\omega t)$ und springt dann wieder vom Wert 0 nach A .

Das Filterrad wurde bei den Versuchen so schnell gedreht, daß die Frequenz der Grundwelle des Polarisations-Musters 6–8 Hz betrug. Diese Frequenz liegt nahe beim Reaktionsmaximum von *Apis* (Kunze¹¹).

Das Versuchstier V wurde mitten vor der Blende B₂ im Abstand von 8 cm montiert, und zwar so, daß seine Thorax-Längsachse etwa 3° bis 5° nach vorn unten geneigt zur Reizfläche orientiert war. Es wurde also ein Augenbereich gereizt, dessen Ommatidien im Mittel 3 – 5° nach oben ausgerichtet sind. Da der Durchmesser der Blende B₂ 4,6 cm betrug, erschien sie der Biene etwa unter einem Winkel von 32° . Die Reizfläche wurde also nur von einem begrenzten Teil des vorderen Augenbereiches beider Augen gesehen. Um die Anzahl der Ommatidien abschätzen zu können, die unter den gewählten Bedingungen auf die Reizfläche sehen, wurden die physiologischen Achsen der Ommatidien mit Hilfe der Methode der „antidromen Beleuchtung“ (Kirschfeld und Franceschini¹⁵; Franceschini und Kirschfeld¹⁶) bestimmt (Abb. 5 *). Die Apertur des zur Aufnahme verwendeten Objektivs betrug 0,18, es erscheint vom Bienen-Auge aus also unter 21° . Wie auf Abb. 5 b ausgezählt werden kann, leuchten bei Scharfstellen auf die Corneaoberfläche etwa 88 Ommatidien hell auf, was bedeutet, daß das aus ihnen austretende Licht in die Apertur des Mikroskop-Objektivs fällt. – Wie in einer gesonderten Arbeit (Kirschfeld¹⁷) gezeigt wird, lassen sich aus den Aufnahmen Abb. 5 außerdem die Divergenzwinkel $\Delta\varphi_{h,v}$ in der horizontalen bzw. vertikalen Richtung zu $\Delta\varphi_h = 3,2^\circ$; $\Delta\varphi_v = 1,8^\circ$ ermitteln. – Da die von der Biene gesehene Fläche unter 32° erscheint, also unter einem größeren Winkel als er der Mikroskop-Aperture entspricht, müßten auf sie eigentlich etwa 134 Ommatidien sehen. Allerdings ist diese Zahl deshalb sicher zu groß, weil die in Abb. 5 b hell erscheinenden Ommatidien z. T. am Rand des Auges liegen, eine Vergrößerung der Apertur am Augenrand aber keine weitere Zunahme der Anzahl der

beleuchteten Ommatidien bewirkt. In der Versuchsanordnung von Abb. 2 wurden also zwischen 88 und 134 Ommatidien der jeweils rund 4000 Ommatidien jedes Auges beleuchtet, d. h. etwa 2,5% aller Ommatidien. Daß so wenige Ommatidien gereizt werden, ist insofern von Vorteil, als vermutet werden kann, daß in einem so kleinen Augenareal die Analysatoren für polarisiertes Licht vermutlich parallel ausgerichtet sind (Skrzipek und Skrzipek¹⁸; Gribakin⁶). Ein gewisser Nachteil der Versuchsanordnung ist, daß wegen der kleinen Anzahl gereizter Ommatidien die ausgelösten Wendetendenzen relativ klein bleiben. Da die Bienen außerdem nur langsam am Spangenglobus laufen, wurden für jeden Punkt nur 100 Wahlen ausgewertet, die statistische Absicherung wurde dadurch erreicht, daß daselbe Versuchsprogramm mit einer größeren Anzahl verschiedener Tiere durchgeführt wurde.

Ergebnisse

Bei jedem der Versuche wurde die Reaktionsfähigkeit der Bienen auf *Intensitäts-Muster* getestet, indem das Polarisationsfilter P zusammen mit dem Depolarisator D in den Strahlengang eingeschaltet wurde (Kolumnen A in Abb. 6). Dann wurde unter der Bedingung gemessen, daß sich weder Polarisationsfilter noch Depolarisator im Strahlengang befanden. Statt des Depolarisators wurde lediglich, um den optischen Weg konstant zu halten, die Quarzglasplatte in den Strahlengang gebracht (Kolumnen B, Abb. 6). Für die optomotorische Reaktion sollte unter dieser Bedingung vor allem das *Polarisations-Muster* wirksam werden. Schließlich wurde immer kontrolliert, ob eine u. U. bei B aufgetretene Reaktion womöglich auf ein *Intensitäts-Muster* zurückgeführt werden kann, wie es z. B. durch Stoßkanten bzw. Inhomogenitäten der Polarisationsfolien erzeugt werden könnte. Dazu wurde zwischen Filterrad und Biene der Depolarisator eingeschaltet, der das *Polarisations-Muster*, nicht jedoch das *Intensitäts-Muster* vernichtet (Kolumnen C).

* Abb. 5 siehe Tafel Seite 332 a.

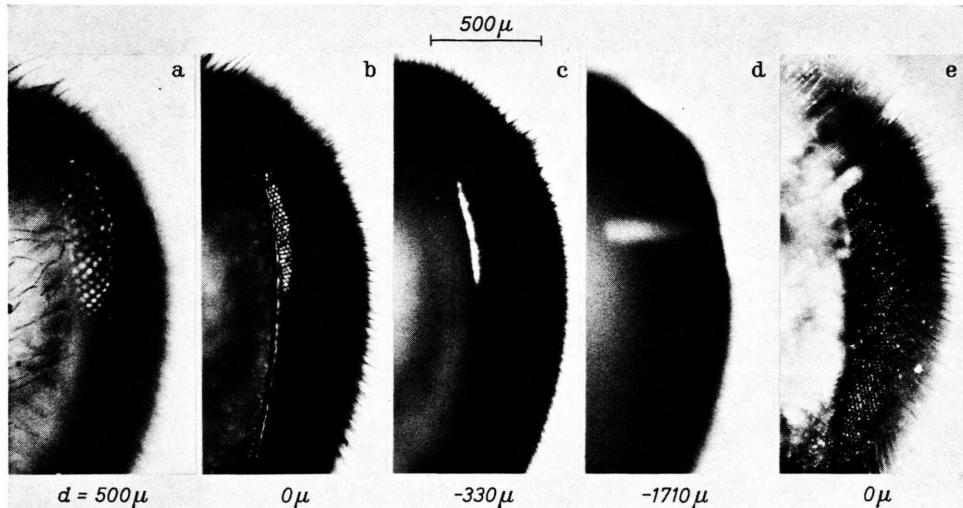


Abb. 5. Linkes Auge einer Bienenarbeiterin von vorn gesehen.
a-d: Antidrom beleuchtet. e: Von außen beleuchtet. Fokalebene des Mikroskopes auf verschiedene Abstände d von der Cornea-Oberfläche eingestellt. Abb. b zeigt diejenigen Ommatidien hell von innen beleuchtet, die in die Apertur des Mikroskop-Objektives sehen. Die hellen Ommatidien kennzeichnen den Augenbereich, der bei den Versuchen gereizt wurde. Abb. a zeigt die reellen Bilder der distalen Rhabdomer-Enden, die von der Dioptrik der Ommatidien distal der Cornea entworfen werden. Die Abbildungen b und c sind „tiefe Pseudopupillen“ (s. Franceschini und Kirschfeld¹⁶), die demonstrieren, daß die optischen Achsen der Ommatidien nicht auf einen Punkt im Auge konvergieren, sondern daß die Divergenzinkel in der Horizontalen größer sind ($\approx 3,2^\circ$) als in der Vertikalen ($\approx 1,8^\circ$; vgl. Methodik).

Die Meßdaten, die mit Filterrad R I (vgl. Abb. 3) gewonnen wurden, zeigt Abb. 6. Die Tiere reagieren auf das Intensitäts-Muster mit einer Wendetendenz von im Mittel 0,27 (Kolumne A). Auf das Polarisa-

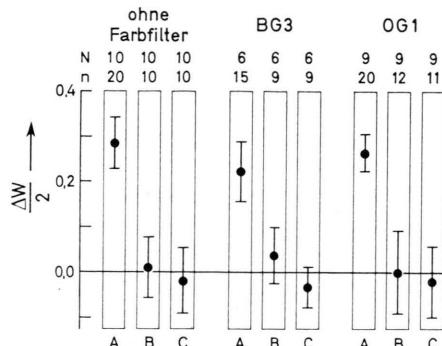


Abb. 6. Wende-Tendenzen von Bienenarbeiterinnen, die durch Drehen des Filterrades R I ausgelöst wurden. Kolumnen A: Reaktion auf das Intensitäts-Muster, das durch Zwischenschalten eines senkrecht orientierten Polarisations-Filters mit anschließendem Depolarisator erzeugt wurde. B: Reaktion auf das Polarisations-Muster. C: Kontrolle; zwischen Polarisations-Muster und Versuchstier wurde der Depolarisator geschaltet, wodurch das Polarisations-Muster vernichtet, ein als Störung überlagertes Intensitäts-Muster erhalten bleibt. N: Anzahl der Versuchstiere. n: Anzahl der Messungen zu je 50 Wahlen bei einem Bewegungsreiz nach rechts bzw. links. Die senkrechten Striche in den Abbrenn. 6, 7 und 11 sind die Konfidenzgrenzen für $P=0,01$, die für den Mittelwert \bar{x} zu $\bar{x} \pm t S_m$ bestimmt wurden. Hierin bedeuten t die Prüfgröße von Student ($P=0,01$) und S_m den Mittelwertsfehler.

tions-Muster dagegen (B) sowie auf die Kontrolle (C) erfolgt keine Reaktion. Damit sind die Beobachtungen von de Vries und Kuiper¹⁰, die mit Polarisations-Mustern keine optomotorischen Reaktionen auslösen konnten, bestätigt.

Da v. Frisch² (Zusammenfassung)* gezeigt hatte, daß den Bienen die menotaktische Orientierung nach polarisiertem Licht nur im kurzweligen Licht möglich ist, wurden die Versuche auch bei Blaulicht (Filter BG 3 im Strahlengang, vgl. Abb. 9) durchgeführt. Wie die betreffenden Meßergebnisse von Abb. 6 zeigen, kann auch in diesem sowie dem langwirigen Spektralbereich (Filter OG 1 im Strahlengang) unter den gewählten Bedingungen keine Polarisationsempfindlichkeit des bewegungssensitiven Systems nachgewiesen werden. Damit erscheint es naheliegend, eine Verrechnung der Daten nach einem Schema, wie es in Abb. 1 b gezeichnet ist, anzunehmen.

* In kürzlich durchgeführten Untersuchungen konnten v. Helversen und Edrich zeigen, daß die Rezeptoren, die für die Meno-Polarotaxis verantwortlich sind, wahrscheinlich nur die UV-Rezeptoren sind (pers. Mitteilung).

Der Schluß, daß unter den gewählten Bedingungen ein polarisations-unempfindliches System für das Bewegungssehen verantwortlich sei, ist allerdings nach diesen Ergebnissen nicht zwingend. Denn es wäre möglich, daß der Analysator dieses Systems im untersuchten Augenbereich unter etwa 45° zur Senkrechten ausgerichtet ist. Dann müßte die Grenze zwischen je zwei der Polarisationsfolien des Filterrades R I (Abb. 3) für dieses System unsichtbar bleiben: Es könnte dann keine sich bewegende Kontur gesehen werden. Dies läßt sich demonstrieren, indem das Filterrad R I durch ein unter $\pm 45^\circ$ zur Senkrechten orientiertes Polarisationsfilter beobachtet wird: Man sieht dann zwar, daß die Reizfläche nahezu gleichzeitig heller und wieder dunkler wird (Abb. 4, Kurven c bzw. d), eine sich bewegende Kontur hohen Kontrastes tritt jedoch nicht auf.

Um zu prüfen, ob unter 45° zur Senkrechten orientierte Analysatoren im Komplexauge der Biene vorhanden sind, wurde ein zweites Filterrad (R II, Abb. 3) verwendet, in dem die Polarisationsachsen unter $\pm 45^\circ$ angeordnet sind. Mit Weißlicht lassen sich auch hiermit keine optomotorischen Reaktionen

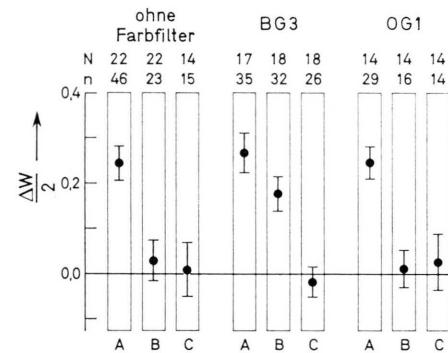


Abb. 7. Wende-Tendenzen von Bienenarbeiterinnen, die durch Drehen des Filterades R II ausgelöst wurden. Kolumnen A: Reaktion auf ein Intensitäts-Muster, das durch Zwischenschalten eines unter 45° orientierten Polarisations-Filters mit anschließendem Depolarisator erzeugt wurde. B, C: Wie in Abb. 6.

auslösen, wohl aber mit Blaulicht (Abb. 7). Daß die Wendetendenz von im Mittel 0,16 tatsächlich auf das Polarisations-Muster und nicht etwa auf ein restliches Intensitäts-Muster zurückgeführt werden muß, zeigt die Kontrolle (Kolumne C, Filter BG 3). Das heißt, daß tatsächlich ein *bewegungssensitives* und *polarisationsempfindliches* System im Bienenauge vorhanden ist. Langwelliges Licht (Filter OG 1) ist, wie Weißlicht, unwirksam.

Diskussion

Die Ergebnisse der Versuche zeigen eindeutig, daß es möglich ist, bei Bienen optomotorische Wendereaktionen mit Polarisations-Mustern auszulösen. Allerdings gelingt dies zumindest im untersuchten vorderen Augenbereich nur unter ganz speziellen Bedingungen: 1. Nur mit Polarisations-Mustern, deren *E*-Vektor-Richtungen nicht unter 0° bzw. 90° orientiert sind, sondern unter $\pm 45^\circ$, und 2. nur im kurzweligen Spektralbereich, nicht jedoch mit Weißlicht. Dies könnte auch der Grund sein, weshalb de Vries und Kuiper¹⁰ keine optomotorischen Reaktionen mit Polarisations-Mustern auslösen konnten: Nach ihren Angaben waren die *E*-Vektor-Richtungen ihrer Muster horizontal und vertikal orientiert, vermutlich wurden ihre Experimente außerdem bei Weißlicht durchgeführt.

Wir gehen bei der Diskussion davon aus, daß jede Sinneszelle wegen des Aufbaues der Rhabdomere aus parallelen Microvilli polarisations-empfindlich ist. Da unter den gewählten Bedingungen bei Weißlicht keine Reaktionen durch Polarisations-Muster ausgelöst werden konnten, kann ein Verrechnungs-Schema vom Typ Abb. 1 a im Komplexauge der Biene nicht realisiert sein. Die Resultate, die bei Blau- und Weißlicht gewonnen wurden, wären jedoch konsistent mit einem Schema, wie es Abb. 1 b zeigt, sofern für R_1 und R_2 Rezeptoren angenommen werden, deren Spektral-Empfindlichkeiten verschieden sind. Sind die Rezeptoren R_1 z. B. besonders im Kurzweligen empfindlich, die Rezeptoren R_2 dagegen im Langwelligen, so ergibt sich bei Blaulicht ein polarisations-empfindliches System, bei Weißlicht dagegen wegen der Addition der Ausgänge von R_1 und R_2 ein polarisations-unempfindliches, sofern die Ausgänge der Rezeptoren R_1 und R_2 bei Weißlicht im Mittel etwa gleich groß sind.

Um das Funktionsschema, das in Abb. 1 b gezeigt ist, experimentell zusätzlich zu prüfen, sind auch Versuche im langwelligen Spektralbereich durchgeführt worden. In diesem Spektralbereich müßte nach Abb. 1 b ebenfalls ein polarisations-empfindliches System resultieren. Die Abb. 6 und 7 zeigen, daß das keineswegs der Fall ist. Das heißt aber, daß das in Abb. 1 b gezeichnete Schema erweitert werden muß, was nach unseren Kenntnissen der Struktur des Bienen-Ommatidiums sowieso notwendig ist.

Wie wir aus der Histologie wissen, beträgt die Anzahl der Sinneszellen im Ommatidium der Bienen-Arbeiterin 9 (Gribakin⁶). Und zwar hat Gribakin¹⁹

die von ihm ursprünglich beschriebenen 8 Sinneszellen in 3 morphologisch unterschiedliche Typen aufgeteilt, die sich hauptsächlich durch die Lage ihrer Zellkerne unterscheiden (Abb. 8). Die Kerne der 2 Zellen vom Typ I liegen am weitesten distal, diejenigen der 4 Zellen vom Typ II etwa in der Mitte, die der beiden vom Typ III proximal im Ommatidium. Die 9. Zelle liegt an der Basis des Ommatidiums.

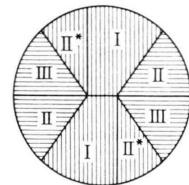


Abb. 8. Querschnitt durch das Rhabdom einer Bienenarbeiterin, schematisch, nach Gribakin¹⁹. Die Rhabdomere der Zellen, deren Kerne auf derselben Höhe im Ommatidium liegen, sind durch gleiche römische Ziffern gekennzeichnet. Die an der Basis der Ommatidien liegende 9. Zelle ist nicht dargestellt.

Mit elektrophysiologischer Technik konnten Autrum und von Zwehl²⁰ bei der Bienen-Arbeiterin zumindest 3 (eventuell 4) verschiedene Rezeptor-Typen nachweisen, deren Empfindlichkeits-Maxima bei 340, 430 und 530 nm liegen (Abb. 9). Es war

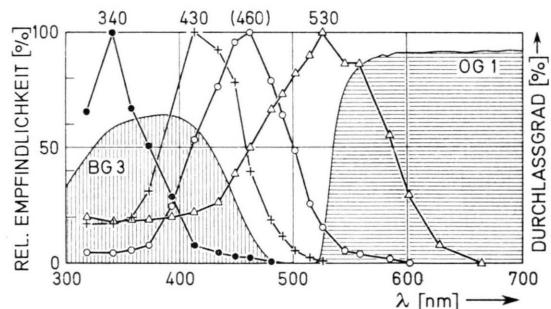


Abb. 9. Empfindlichkeits-Spektren der im Auge von Bienenarbeiterinnen nachgewiesenen Sinneszellen (nach Autrum und v. Zwehl²⁰) und der Durchlaßgrad der verwendeten Farbfilter BG 3 und OG 1.

naheliegend zu versuchen, die 3 morphologischen Rezeptor-Typen den 3 Farbrezeptoren zuzuordnen. Entsprechende Untersuchungen hat Gribakin^{6, 21} durch Anwendung selektiver Farbadaptation, kombiniert mit elektronenmikroskopischer Technik, durchgeführt. Nach seinen Angaben besteht ein prinzipieller Unterschied zwischen den Ommatiden im ventralen und denen im dorsalen Augenbereich: Während die Zellen I in beiden Augenbereichen UV-empfindlich sind ($\lambda_{\max} = 340$ nm: „Typ 340“), sind die

Zellen II im dorsalen Bereich vom Typ 530, die Zellen III vom Typ 430; im ventralen Bereich sind alle Zellen II und III dagegen vom Typ 530. Für die 9. Zelle dagegen ist wahrscheinlich, daß sie nicht vom Typ 530 ist, sondern ein Empfindlichkeitsmaximum im kurzwelligen Spektralbereich besitzt.

Da die hier beschriebenen Versuche im Übergang zwischen dorsalem und ventralem Augenteil durchgeführt wurden, muß bei der Diskussion davon ausgegangen werden, daß entweder Ommatidien von dorsalem oder von ventralen oder von beiden Typen gereizt worden sind. Der auch mögliche Einfluß der 9. Zelle soll nicht diskutiert werden.

Reaktionen ließen sich nur auslösen, wenn die E-Vektor-Richtungen des Polarisations-Musters unter $\pm 45^\circ$ zur Hochachse der Tiere angeordnet waren. Daraus folgt, daß die Microvilli der Rhabdomere im untersuchten Augenbereich nicht wie in Abb. 8 gezeichnet zur Hochachse ausgerichtet sein können, son-

dern um 45° dazu verdreht sein sollten. Dieser Schluß ist natürlich nur zwingend, wenn zutrifft, daß die Analysatoren parallel bzw. senkrecht zu den Längsachsen der Microvilli ausgerichtet sind.

Die Ergebnisse der Verhaltens-Versuche mit polarisiertem, langwelligem Licht (Abbn. 6 und 7) lassen darauf schließen, daß der Eingang der einzelnen Kanäle in den jeweiligen Korrelator zum Bewegungssehen bei diesen Reizbedingungen nicht bzw. nur wenig von der Schwingungsebene polarisierten Lichtes in der Umwelt abhängt. Dies würde sich dann ergeben, wenn die Analysatoren der 4 Rezeptoren 530 jeweils paarweise zueinander senkrecht orientiert wären, und wenn ihre Ausgänge vor der Korrelation superponiert würden. Tatsächlich sind die Microvilli der Zellen II und II* jeweils paarweise senkrecht zueinander ausgerichtet. Die Experimente machen also wahrscheinlich, daß deren Signale vor der Korrelation superponiert werden. Für die Verschaltung der restlichen Rezeptoren gibt

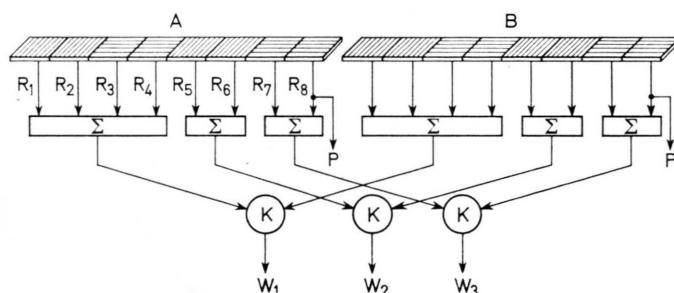


Abb. 10 a.

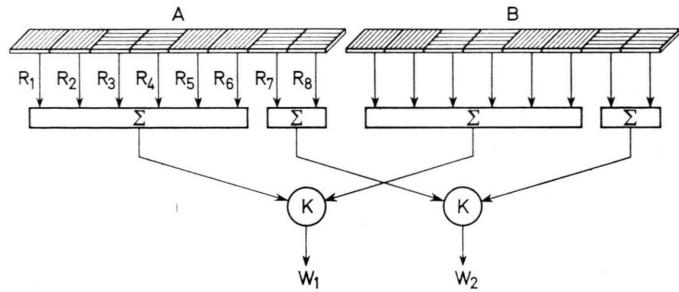


Abb. 10 b.

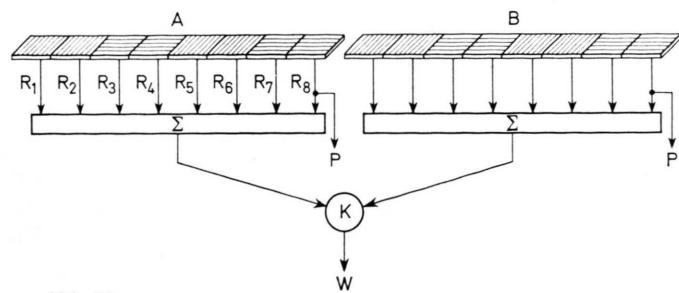


Abb. 10 c.

Abb. 10. Verschiedene Möglichkeiten, nach denen die Rezeptoren R₁ bis R₈ jedes Ommatidiums A bzw. B verschaltet sein könnten, um die Leistung des Bewegungssehens zu erbringen. K: Korrelator, W: Wende-Tendenz. Die Verrechnungsschemata Teil-Abbn. a und b sind durch die Versuche ausgeschlossen; das Schema Teil-Abbn. 10 c ist hinreichend zur Beschreibung der Resultate. Allerdings sind noch kompliziertere, ebenfalls hinreichende Verrechnungsweisen denkbar.

es dann mehrere Möglichkeiten; einfache Fälle sind in Abb. 10 aufgezeichnet.

Ein erweitertes Schaltschema des Typs Abb. 1 a zeigen die Abb. 10 a und b: Jeweils die Signale derjenigen Rezeptoren werden vor der Korrelation zusammengefaßt, deren Spektralempfindlichkeiten dieselben sind. In Abb. 10 a unter der Annahme, daß im untersuchten Augenbereich alle 3 Rezeptortypen vorhanden sind (530: R_1 bis R_4 ; 430: R_5 und R_6 ; 340: R_7 und R_8), in Abb. 10 b unter der Annahme, daß es im untersuchten Augenbereich nur Rezeptoren 530 (R_1 bis R_6) und 340 (R_7 und R_8) gibt. Aus beiden Modellen folgt die Polarisations-Unempfindlichkeit im langwelligen Spektralbereich: In Abb. 10 a ist der Modulationsgrad des Signals am Ausgang der Summations-Instanz vor der Korrelation, sofern R_1 bis R_4 im Mittel gleichgroße Ausgänge besitzen, gleich 0; in Abb. 10 b unter entsprechenden Bedingungen stark reduziert. Selbst wenn die Analysatoren ideal sind, verringert sich der Modulationsgrad nach der Summierung auf $1/3$. Da die optomotorische Reaktion von *Apis* mit abnehmendem Modulationsgrad überproportional abnimmt (Kunze¹¹), würde die auf merklich weniger als $1/3$ reduzierte Reaktion in der Streuung der Messungen verschwinden. — Im Kurzwelligen sind beide der gezeichneten Systeme polarisations-empfindlich, d. h. die experimentellen Ergebnisse würden durch sie richtig beschrieben. Die Versuchsergebnisse bei weißem Licht sind jedoch *nicht* ohne weiteres ableitbar: Mit weißem Licht müßten ebenfalls Reaktionen gemessen werden können, wenn wir nicht komplizierte Interaktionen, z. B. inhibitorischer Art, annehmen wollen. Denn mit weißem Licht werden die im Kurzwelligen Spektralbereich empfindlichen Rezeptoren ja ebenfalls gereizt.

Ein Schaltschema, in dem die Signale aller Sinneszellen jedes Ommatidiums aufsummiert werden, zeigt Abb. 10 c. Dabei sind 2 mögliche Fälle zu unterscheiden: Entweder R_1 bis R_4 sind Rezeptoren 530, R_5 und R_6 Rezeptoren 430, R_7 und R_8 Rezeptoren 340 (dorsales Ommatidium, Fall 1). Oder es sind R_1 bis R_6 Rezeptoren 530, R_7 und R_8 Rezeptoren 340 (ventrales Ommatidium, Fall 2). In Fall 1 und 2 ergibt sich aus den oben genannten Gründen die Polarisations-Unempfindlichkeit im langwelligen Spektralbereich. Im Kurzwelligen folgt die Polarisations-Empfindlichkeit direkt für den Fall 2, sie ergibt sich auch für den Fall 1, wenn wir z. B. annehmen, daß die spektrale Verteilung des

Reizlichts einen Rezeptortyp merklich bevorzugt, z. B. die Rezeptoren 430 vor den Rezeptoren 340, da ultraviolettes Licht im Strahlengang relativ stark durch mehrere eingeschaltete Bauteile (Filter, Polarisationsfolie) geschwächt wird (vgl. Abb. 9). Bei Weißlicht könnte für beide Fälle wegen der starken Reduktion des Modulationsgrades nach der Summierung eine Reaktion ausbleiben.

Bei den Versuchen mit Weißlicht ist allerdings noch ein weiterer Gesichtspunkt zu berücksichtigen. Es wäre nämlich denkbar, daß die Versuche bei Weißlicht deshalb zu keiner Reaktion geführt haben, weil die mittlere Leuchtdichte bei Weißlicht natürgemäß höher lag als bei Licht, das auf bestimmte Spektral-Bereiche begrenzt wurde. Dadurch könnte es z. B. zu einer „Übersteuerung“ der polarisations-empfindlichen Rezeptoren und deshalb zu einem Ausbleiben der Reaktion kommen. Es wurden deshalb auch Kontrollversuche bei Weißlicht mit Filterrad R II bei tieferen mittleren Intensitäten durchgeführt (Abb. 11). Die Versuche zeigen aber,

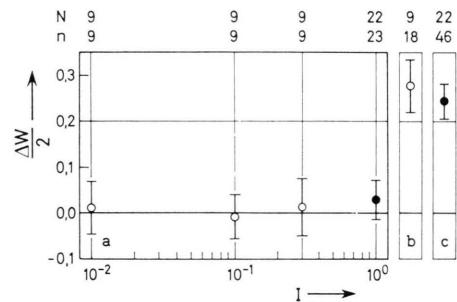


Abb. 11. Wende-Tendenzen von Bienenarbeiterinnen, die durch Drehen des Filterrads R II ausgelöst wurden (Weißlicht). a: Reaktionen auf Polarisations-Muster bei verschiedenen mittleren Leuchtdichten I . b, c: Kontrollen auf bewegte Intensitäts-Muster, die jeweils bei $I=10^0$ durch Vorschalten eines unter 45° orientierten Polarisations-Filters mit anschließendem Depolarisator erzeugt wurden. ●: Meßpunkte von Abb. 7, Kolumnen A und B, ohne Farbfilter. ○: Meßpunkte von weiteren Versuchstieren.

dass selbst bei einer Reduktion der mittleren Leuchtdichte auf 1% keine Reaktionen nachweisbar sind. Eine Übersteuerung der Rezeptoren kann deshalb für das Ausbleiben der Reaktion bei Weißlicht nicht verantwortlich sein.

Die gefundenen Ergebnisse lassen sich somit unter der einfachen Annahme erklären, daß die Signale aller Zellen eines Ommatidiums vor der Korrelation aufsummiert werden. Das Modell Abb. 10 c ist also, im Gegensatz zu den beiden in 10 a und b gezeichneten, hinreichend. Allerdings ist es nicht notwendig insofern, als noch weitere Verrechnungs-

schemata, z. B. mit wechselseitigen Hemmprozessen oder mit Beiträgen der 9. Zelle, denkbar sind. Solche, kompliziertere Modelle sollen hier aber nicht diskutiert werden.

Geht man von der begründeten Annahme aus, daß alle Rezeptoren ihre Polarisations-Empfindlichkeit unabhängig von der Lichtwellenlänge behalten, und daß sie nicht etwa im langwelligen Spektralbereich polarisations-unempfindlich werden, so ist eine *notwendige* Konsequenz aus den Versuchsergebnissen, daß zumindest zwei verschiedene Rezeptor-Typen zur optomotorischen Wendereaktion der Biene beitragen: Zum einen die Rezeptoren 530, deren Beitrag durch die Reaktion auf die Intensitäts-Muster im langwelligen Spektralbereich belegt wird; das bewegungssensitive System, für das die Rezeptoren 530 den Eingang bilden, ist polarisations-unempfindlich. Zum anderen mindestens einer der im Kurzwelligen empfindlichen Rezeptor-Typen. Ihr Beitrag wird durch die Reaktion auf die Polarisations-Muster im kurzweligen Spektralbereich belegt. Daß die Reaktion auf das Polarisations-Muster im kurzweligen Spektralbereich schwächer ist als auf das reine Intensitäts-Muster (Abb. 7, BG 3, Kolumnen A und B), könnte z. B. daran liegen, daß der Wirkungsgrad der Analysatoren nicht 100% beträgt; es könnte aber auch sein, daß die stärkere Reaktion auf das Intensitäts-Muster durch einen Beitrag der Rezeptoren 530 verursacht wird, die ja auch im Kurzwelligen (Abb. 9) noch empfindlich sind.

Das Resultat, daß auch mindestens einer der beiden im Kurzwelligen empfindlichen Rezeptor-Typen zur optomotorischen Reaktion der Biene beiträgt, scheint im Widerspruch zu den Ergebnissen von Kaiser und Liske²² zu stehen, die ihre Befunde dahingehend interpretieren, daß vermutlich nur die Rezeptoren 530 zu solchen Reaktionen beitragen. Die Ergebnisse ihrer Versuche lassen sich aber auch folgendermaßen deuten. Für die zur Navigation nötige Leistung des Bewegungssehens ist zu erwarten, daß die höchstmögliche Empfindlichkeit des Auges ausgenutzt wird, um eine Orientierung auch noch bei schwachen Lichtintensitäten zu ermöglichen. Für die optomotorische Wendereaktion zumindest bei relativ niedrigen Beleuchtungsstärken müßte danach eine Spektral-Empfindlichkeit gefunden werden, wie sie durch die Summe aller Rezeptorbeiträge bedingt wird. Die spektrale Empfindlichkeit des gesamten Bienenauges wurde von Goldsmith²³ mit Hilfe des Elektroretinogramms (ERG) gemessen. Obwohl im ERG auch Ein-

flüsse höherer neuraler Instanzen enthalten sind, ist die so bestimmte spektrale Empfindlichkeit doch ein gutes Indiz dafür, daß den überwiegenden Beitrag zur Absolut-Empfindlichkeit des Komplexauges die Rezeptoren vom Typ 530 liefern. Die von Kaiser und Liske gemessene spektrale Empfindlichkeit der optomotorischen Reaktion (Kaiser, persönliche Mitteilung) deckt sich weitgehend mit der Kurve der spektralen Empfindlichkeit, die von Goldsmith für das gesamte Bienen-Auge bestimmt wurde. So wie diese Kurve die Beiträge auch der Rezeptoren 430 und 340 enthält, könnte auch die von Kaiser und Liske gemessene spektrale Empfindlichkeit die Beiträge dieser Rezeptoren enthalten. Dies müßte sich dann allerdings wie bei Goldsmiths Versuchen z. B. mit Hilfe von selektiver spektraler Adaptation zeigen lassen. – Ist ein Verrechnungsschema des Typs, wie er in Abb. 10 c gezeichnet ist, tatsächlich realisiert, so ergibt sich bei Reizung mit Streifenmustern, die aus verschiedenfarbigen Lichtern aufgebaut sind, bei geeignet gewählten Intensitätsrelationen immer eine Nullstelle, wie sie von Kaiser und Liske auch gefunden wurde, obwohl mehr als ein Rezeptor-Typ zur Reaktion beiträgt. Daß sich bei Reizung mit Polarisations-Mustern der Beitrag der im kurzweligen Spektralbereich empfindlichen Rezeptoren so deutlich nachweisen läßt, liegt daran, daß diese Reizmethode auch ohne selektive Adaptation spezifisch auf die Rezeptoren 340 bzw. 430 wirkt.

Für die spektrale Empfindlichkeit einzelner, bewegungssensitiver Neurone liegen widersprüchliche Befunde vor: Die von Bishop²⁴ gemessene spektrale Empfindlichkeit zeigt deutlich einen Beitrag von allen drei Rezeptor-Typen; die von Kaiser²⁵ und Menzel²⁶ gemessenen spektralen Empfindlichkeiten decken sich dagegen weitgehend mit der spektralen Empfindlichkeit der Rezeptoren 530. Nach dem oben Gesagten könnte diese Diskrepanz folgendermaßen gedeutet werden: Zur Reaktion der bewegungssensitiven Neurone tragen zwar alle drei Rezeptor-Typen bei. Der Beitrag der im kurzweligen Spektralbereich empfindlichen Zellen wirkt sich jedoch bei den gewählten Versuchsbedingungen nur wenig auf die mittlere Anzahl von Nervenimpulsen pro Sekunde aus, die von Kaiser und Menzel als Kriterium der Reaktionsstärke ausgewählt wurden; ihr Einfluß ist dagegen stärker, wenn, wie von Bishop, die Latenzzeit als Maß für die Reaktionsstärke herangezogen wird.

Das Resultat, daß sich die optomotorischen Reaktionen nur im kurzweligen Spektralbereich auslösen lassen, erinnert an den Befund v. Frischs, daß auch die meno-polarotaktische Orientierung nur im kurzweligen Spektralbereich stattfindet. Trotzdem ist unwahrscheinlich, daß derselbe Kanal, der in den Korrelator für das Bewegungssehen mündet, und der womöglich die aufsummierten Beiträge aller Sinneszellen eines Ommatidiums enthält, auch für das Sehen polarisierten Lichtes verantwortlich ist: Da blaues Himmelslicht, das die Meno-Polarotaxis ermöglicht, noch beträchtliche langwellige Anteile besitzt, würde der über alle Rezeptoren eines Ommatidiums summierte Ausgang einen Analysator mit nur schlechtem Wirkungsgrad darstellen. Außerdem erfordert die Bestimmung der *E*-Vektor-Richtung linear polarisierten Lichtes zumindest drei verschiedenen orientierte Analysatoren bzw. einen Analysator, der dann aber bewegt werden müßte (Kirschfeld^{27, 28}). Aus diesen Gründen ist wahrscheinlich, daß die Signale, die für meno-polarotaktische Orientierung benötigt werden, vor der Summation abzweigt werden (z. B. *P* in Abb. 10). Solche Abzweigungen vor der vermuteten Summation sind ja sowieso auch für die Leistung des Farbensehens notwendigerweise zu fordern.

Ein mögliches histologisches Substrat für die in Abb. 10 skizzierten Summations-Instanzen liegt

natürlich in der Lamina vor, in der eine Konvergenz von sieben Sinneszell-Axonen auf drei monopolare Zellen der Lamina erfolgt (Varela²⁹). Ähnlich wie im Dipteren-Auge könnte eine Aufgabe der Bienen-Lamina darin bestehen, durch Superposition von Signalen verschiedener Sinneszellen integrierte Signale zur weiteren Daten-Verarbeitung zur Verfügung zu stellen. Ein grundsätzlicher Unterschied besteht allerdings insofern, als der durch die „neurale Superposition“ bei Dipteren ermöglichte Lichtstärke-Gewinn auf Grund der speziellen Umwelt-Retina- und Retina-Lamina-Projektionen (Zusammenfassung: Kirschfeld³⁰) beim Bienen-Auge mit fusioniertem Rhabdom nicht erzielt werden kann. Eine der Lamina von Dipteren und Bienen gemeinsame Leistung könnte darin bestehen, daß durch Superposition von Signalen verschiedener, auf Grund der Feinstruktur ihrer Rhabdomere für sich allein jeweils polarisations-empfindlicher Rezeptoren dem Zentralnervensystem ein polarisations-unempfindliches System zur Verfügung gestellt wird.

Frau T. Hantke danke ich herzlich für die Durchführung der Experimente, Herrn Dipl.-Physiker H. Wenking für die Entwicklung der Auswerte-Elektronik, Herrn Professor Dr. P. Kunze für kritische Durchsicht des Manuskriptes sowie Herrn E. Freiberg für die Anfertigung der Abbildungen.

- ¹ K. v. Frisch, *Experientia* [Basel] **5**, 142 [1949].
- ² K. v. Frisch, *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1965.
- ³ H. Langer, *Verh. dtsch. Zool. Ges.*, Göttingen, 195, 1966.
- ⁴ K. Kirschfeld, *Rendiconti S.I.F. XLIII*, edit. W. Reichardt, p. 116, Academic Press, London and New York 1969.
- ⁵ T. H. Waterman, *Tucson Symposium on Polarization*, edit. T. Gehrels, Univ. of Arizona Press 1973.
- ⁶ F. G. Gribakin, *Vision Res.* **12**, 1225 [1972].
- ⁷ B. Hassenstein u. W. Reichardt, *Z. Naturforsch.* **11b**, 513 [1956].
- ⁸ W. Reichardt u. D. Varjú, *Z. Naturforsch.* **14b**, 674 [1959].
- ⁹ K. v. Frisch, M. Lindauer u. K. Daumer, *Experientia* [Basel] **16**, 289 [1960].
- ¹⁰ H. de Vries u. J. W. Kuiper, *Ann. New York Acad. Sci.* **74**, 196 [1958].
- ¹¹ P. Kunze, Dissertation, Tübingen 1960; *Z. vergl. Physiol.* **44**, 656 [1961].
- ¹² B. Hassenstein, *Z. Naturforsch.* **13b**, 1 [1958].
- ¹³ S. B. Laughlin u. G. A. Horridge, *Z. vergl. Physiol.* **74**, 329 [1971].
- ¹⁴ W. P. Eheim u. R. Wehner, *Kyb.* **10**, 168 [1972].
- ¹⁵ K. Kirschfeld u. N. Franceschini, *Kyb.* **6**, 13 [1969].
- ¹⁶ N. Franceschini u. K. Kirschfeld, *Kyb.* **9**, 159 [1971].
- ¹⁷ K. Kirschfeld, in Vorbereitung.
- ¹⁸ K.-H. Skrzipek u. H. Skrzipek, *Z. Zellforsch.* **119**, 552 [1971].
- ¹⁹ F. G. Gribakin, *Cytology* **IX**, 1276 [1967].
- ²⁰ H. Autrum u. V. v. Zwehl, *Z. vergl. Physiol.* **48**, 357 [1964].
- ²¹ F. G. Gribakin, *Nature* [London] **223**, 639 [1969].
- ²² W. Kaiser u. E. Liske, *Information Processing in the Visual Systems of Arthropods* (R. Wehner, ed.), p. 163, Springer-Verlag, Heidelberg, Berlin, New York 1972.
- ²³ T. H. Goldsmith, *J. gen. Physiol.* **43**, 775 [1960].
- ²⁴ L. G. Bishop, *Z. vergl. Physiol.* **70**, 374 [1970].
- ²⁵ W. Kaiser, *Information Processing in the Visual Systems of Arthropods* (R. Wehner, ed.), p. 167, Springer-Verlag, Heidelberg, Berlin, New York 1972.
- ²⁶ R. Menzel, *J. comp. Physiol.* **82**, 135 [1973].
- ²⁷ K. Kirschfeld, *Z. Naturforsch.* **27b**, 578 [1972].
- ²⁸ K. Kirschfeld, *Symposia Proceedings of the IV. International Biophysics Congress*, Moskau 1972 b.
- ²⁹ F. G. Varela, *J. Ultrastructure Res.* **31**, 178 [1970].
- ³⁰ K. Kirschfeld, *Fortschritte der Zoologie* (M. Lindauer, ed.), **21**, Heft 2/3, p. 229, Gustav Fischer, Stuttgart 1973.