

Versuch einer quantitativen Beschreibung des Formensehens der Honigbiene

H. Cruse

Fachbereich Biologie der Universität Trier-Kaiserslautern

Eingegangen am 25. März 1972

Abstract

1. Form discrimination by honeybees can be measured when individuals are trained to select a rewarded shape in preference to other, unrewarded ones (Table 2). In these experiments, the values of discrimination for some pairs of shapes depend upon which of the pair is rewarded ("symmetrical, asymmetrical discrimination", Table 3, 4).

2. Two groups of possible mechanisms of form discrimination will be discussed. Experimental findings preclude the exclusive use by the bees of any one of those mechanisms. The following discrimination function, however, describes the present as well as previously reported results:

$$U = \left| C_1 \frac{R^+ + R^-}{G} F^+ + C_2 (\log K^+ - \log K^-) \right|$$

(Figs. 4, 5, 7, 8, 9, 10). R^+ , R^- , G and F^+ are parts of areas (Fig. 1), K^+ and K^- contour lengths of the shapes to be compared.

3. The weighting factors, C_1 and C_2 , are apparently given different values by the bee for different shape combinations. Some results might support Mazochin-Porshnyakov's (1969) hypothesis that bees can also recognize other features of the shapes, according to the problem to be solved (Sect. D).

A. Einleitung und Problemstellung

Obwohl in einer Reihe von theoretischen und experimentellen Untersuchungen das Problem des Formenerkennens von Organismen behandelt wurde, ist man einer grundsätzlichen Lösung dieser Frage noch nicht wesentlich nähergekommen. Einige dieser Untersuchungen wurden an Honigbienen durchgeführt, da sich diese Tiere für die dazu notwendigen Experimente besonders gut eignen. Die Bienen müssen in diesen Versuchen im Anschluß an eine Dressur eine belohnte (positive) Figur von einer oder mehreren unbelohnten (negativen) Figuren unterscheiden. Fliegt eine Biene nach einer gewissen Dressurzeit eine negative Figur genauso oft an wie die positive Figur, so werden beide offenbar nicht unterschieden. Je besser sie eine bestimmte negative Figur von der positiven Figur unterscheiden kann, desto niedriger wird die Zahl der Anflüge auf diese negative Figur sein. Die relative Häufigkeit der Anflüge auf die negative Figur gibt also an, wie gut die Biene die beiden Figuren voneinander

unterscheiden kann. Eine hohe Anflughäufigkeit bedeutet also ein geringes Unterscheidungsvermögen, eine niedrige Anflughäufigkeit ein gutes Unterscheidungsvermögen. Aus dem so quantitativ faßbaren Unterscheidungsvermögen versucht man auf die Parameter zu schließen, die die Biene an den Figuren mißt und die die Größe des Unterschiedes U zweier Figuren für die Biene bestimmen. Die Anflughäufigkeit ist also eine Funktion $f(U)$ dieses Unterschiedes. Diese Funktion, die mit wachsendem Unterschied U zunächst monoton abfällt, nimmt für große Unterschiedswerte einen konstanten Wert ein, da der Unterschied U zweier Figuren beliebig groß werden kann, während das Unterscheidungsvermögen, und damit die Anflughäufigkeit, eine Sättigung erreicht.

Während die Untersuchungen von v. Frisch (1915) und Hertz (1935) bezüglich dieser Frage eher qualitativen Charakter hatten, versuchte Wolf (1935), das Formensehen der Biene auf das Messen der Lichtwechselfrequenzen zurückzuführen, die beim Bewegen der Figur über das Ommatidienraster in den einzelnen Ommatidien entstehen. In den letzten Jahren wurden weitere quantitative Untersuchungen veröffentlicht-

Schnetter (1968), der die Unterscheidung von flächengleichen Vier- und Sechsstahlsternen gemessen hat, kann das Unterscheidungsvermögen (angegeben als relative Häufigkeit der Anflüge auf die negative Figur) von Vierstahlsternen untereinander und von Sechsstahlsternen untereinander mit Hilfe der Unterscheidensfunktion $U = \log \frac{K_1 - K_2}{K_2}$ beschrieben (K_1, K_2 Konturenlänge der beiden Figuren, $K_1 > K_2$). Die Unterscheidung von Vierstahlsternen gegen Sechsstahlsterne, also von Figuren verschiedener „figuraler Qualität“, lassen sich bis auf einen noch unbekanntem, etwa konstanten Summanden ebenfalls durch diese Funktion beschreiben.

Wehner (1968, 1969) dressierte im Gegensatz zu den anderen Autoren auf vertikal angebrachte Figuren. Er ließ die Bienen rechteckige Streifen verschiedener Winkelstellung, verschiedener Breite und verschiede-

ner Länge unterscheiden. Es gelang ihm, eine Reihe seiner Versuchsergebnisse zu deuten, wenn er annimmt, daß die Bienen die positive und die negative Figur „in Gedanken“ aufeinander legen. Dabei entstehen drei verschiedene Flächen, die gemeinsame Fläche G , die Restfläche der positiven Figur R^+ und die Restfläche der negativen Figur R^- (Abb. 1). Unter der Annahme,

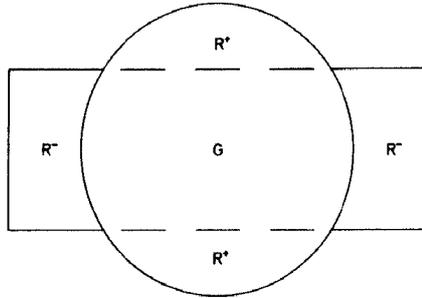


Abb. 1. Die positive Figur (Kreisfläche) und die negative Figur (Rechteck) werden so aufeinandergelegt, daß die gemeinsame Fläche G ein Maximum erreicht. Dann kann die Restfläche der positiven Figur R^+ und die Restfläche der negativen Figur R^- bestimmt werden

daß die Größen dieser Flächen das Unterscheidungsvermögen der Biene bestimmen, konnte Wehner (1969) auf Grund der Ergebnisse zweier Versuchsreihen (Variation der Länge und Breite eines Rechtecks bei gleicher Winkellage sowie Unterscheidung eines Rechtecks von einem Kreuz, dessen Balken verschiedene Winkel zueinander einnehmen) die Ergebnisse einer dritten Versuchsreihe (Unterscheidung geometrisch gleicher Rechtecke, die lediglich verschiedene Winkel einnehmen) quantitativ voraussagen. Außerdem findet man in weiteren Ergebnissen bei Wehner (1968, 1969) im Gegensatz zu Schnetter (1968) Figurenpaare, bei denen das Unterscheidungsvermögen der Bienen davon abhängt, welche der beiden Figuren belohnt und welche unbelohnt ist. Um diesen Sachverhalt im weiteren kurz ausdrücken zu können, soll folgendes eingeführt werden: Hängt das Unterscheidungsvermögen der Biene bei einem Figurenpaar davon ab, welche der beiden Figuren belohnt ist, so soll diese Unterscheidung „*unsymmetrisch*“ genannt werden. Wird das Unterscheidungsvermögen eines Figurenpaares nicht davon beeinflusst, welche der beiden Figuren belohnt ist, so soll diese Unterscheidung „*symmetrisch*“ genannt werden. Schnetter (1968) fand also nur symmetrische, Wehner (1968, 1969) außerdem auch unsymmetrische Unterscheidungen.

Mazochin-Porshnyakov (1969) konnte seine Ergebnisse nur deuten, wenn er auf eine feste Abhängig-

keit des Unterscheidungsvermögens von vorgegebenen Parametern verzichtete, und statt dessen die Fähigkeit zu abstrakter Begriffsbildung wie Unterscheidung nach „groß – klein“, „bunt – einfarbig“, „Punkt liegt innerhalb einer geschlossenen Kontur – Punkt liegt außerhalb einer geschlossenen Kontur“ voraussetzte.

Benutzt die Biene Unterscheidungskriterien dieser Art, so soll dies kurz „*problemorientierte Unterscheidung*“ genannt werden. Problemorientierte Unterscheidung bedeutet also, daß die Biene ein bestimmtes Figurenpaar nach verschiedenen Kriterien unterscheiden kann. Diese Kriterien hängen möglicherweise von der Art der Versuchsdurchführung ab. Einige dieser Kriterien können sehr komplexer Natur sein, so daß sie nicht durch Vergleich meßbarer geometrischer Größen beschrieben werden können (Mazochin-Porshnyakov, 1969). Sollte die Biene solche „*problemorientierte Unterscheidung*“ anwenden, was mit der in dieser Arbeit angewandten Methode höchstens vermutet, nicht jedoch bewiesen werden könnte, so soll dies hier nicht näher untersucht werden.

Jeder der genannten Autoren gibt also eine andere Art für die Bestimmung des Unterscheidungsvermögens an. Es zeigt sich, daß jeweils nur die eigenen Ergebnisse mit dem angegebenen Funktionszusammenhang darzustellen sind, nicht aber die der anderen Autoren. Dies liegt möglicherweise daran, daß jeweils ganz spezielle Formen ausgewählt wurden, und die gefundenen Unterschiedsfunktionen nur für jeweils diese Formen gelten. Möglicherweise wurden die verschiedenen Ergebnisse auch von den unterschiedlichen Methoden beeinflusst.

In der vorliegenden Arbeit sollen bei einer einheitlichen Dressurmethode die Formen der untersuchten Figuren möglichst stark variiert werden, um so möglichst viele der noch unbekannt Parameter zu verändern, durch die eine Figur für die Biene gekennzeichnet ist. Im Anschluß daran wird versucht, auf Grund der eigenen und der in der Literatur vorliegenden Ergebnisse einer Beschreibung des formenerkennenden Systems der Honigbiene näherzukommen.

B. Ergebnisse

Methode

Die *Dressuranordnung*, die sich in einem geschlossenen Raum befindet, besteht aus einer Deckplatte (Abb. 2), die die Zuckerwasserquellen enthält, und, acht Millimeter herunter, einer drehbaren Figurenplatte. Die auf der Figurenplatte auf Plexiglas-Mattscheiben (Nr. 279) liegenden schwarzen Figuren werden von unten durch je eine Glühlampe (220 V, 75 W, Gleichstrom) beleuchtet. Der Kontrast zwischen der Helligkeit der Figuren zu der des hellen Untergrundes beträgt 1 : 10, die Beleuchtungsstärke 10 cm über dem hellen Untergrund 400 lx.

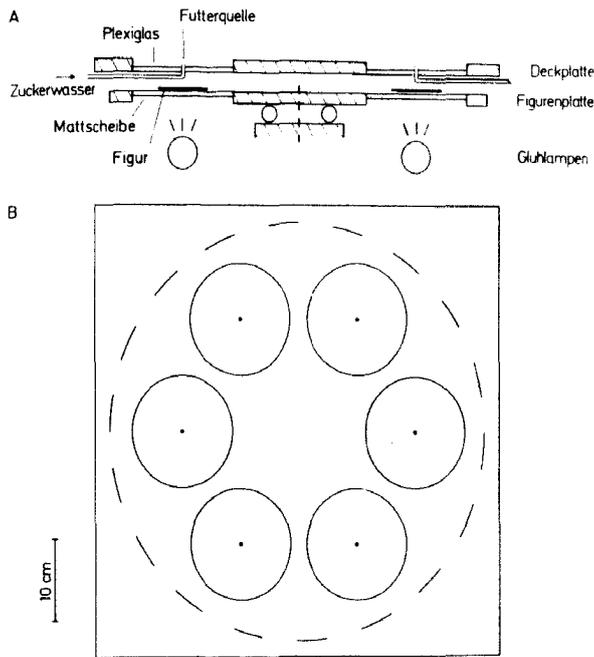


Abb. 2. Die Versuchsanordnung, schematisch. A Querschnitt, Maße z. T. überhöht. B Aufsicht. Weitere Erklärungen im Text

Sechs Figuren werden gleichzeitig angeboten. Der Anflug auf eine dieser Figuren wird durch einen Tropfen Zuckerwasser (40%) belohnt, der für eine Honigmagenfüllung ausreicht. Als Anflug wird das Niedersetzen der Biene bei der Futterquelle gewertet. Ortsdressur wird durch regelmäßiges Drehen der Figurenplatte sowie durch Veränderung der Lage der Figuren untereinander, Duftdressur durch regelmäßiges Waschen der Deckplatte vermieden.

Andressur. Sämtliche Dressuren werden mit Einzelbienen durchgeführt. Der Biene wird zunächst nur die belohnte Figur angeboten. Nachdem die Biene diese zu finden gelernt hat, werden allmählich auch die übrigen Figuren aufgelegt. Danach erfolgt eine zwei bis drei Stunden dauernde Dressur, was etwa 60–90 Anflügen auf die belohnte Figur entspricht. Um nun ein Maß für das Unterscheidungsvermögen der negativen von der positiven Figur zu erhalten, werden die Anflughäufigkeiten für die negativen Figuren berechnet, das heißt, es wird die Zahl der Anflüge auf jede negative Figur in Prozent der Zahl der Anflüge auf die positive Figur im selben Zeitraum bestimmt. Aus mehreren solchen Werten kann dann die Standardabweichung $s^2 = \frac{\sum(\bar{x} - x_i)^2}{n-1}$ berechnet werden.

Da bei dieser Methode die belohnte Figur bei jedem Besuch der Biene genau einmal angefliegen wird, sind die Anflugszahlen daher nicht mit denen der anderen Figuren vergleichbar. Daher wird als Bezugsfigur eine der belohnten Figur gleiche „unbelohnte positive Figur“ aufgelegt. Auf diese werden dann alle Anflughäufigkeiten bezogen.

Die Gleichheit beziehungsweise Verschiedenheit der beiden Anflughäufigkeiten eines Figurenpaares wurde mit Hilfe des *t*-Testes bestimmt. Es wird dabei die Wahrscheinlichkeit *p* angegeben, mit der die Nullhypothese (Übereinstimmung der beiden Werte) angenommen werden kann. Ist $p < 0,01$, so sind die beiden Werte signifikant voneinander verschieden, ist $p > 0,01$, so sind die Werte nicht sicher voneinander zu trennen.¹

¹ Herrn Dr. W. Steche, Stuttgart-Hohenheim, danke ich für die Überlassung eines Bienenvolkes sowie für imkerliche Ratschläge.

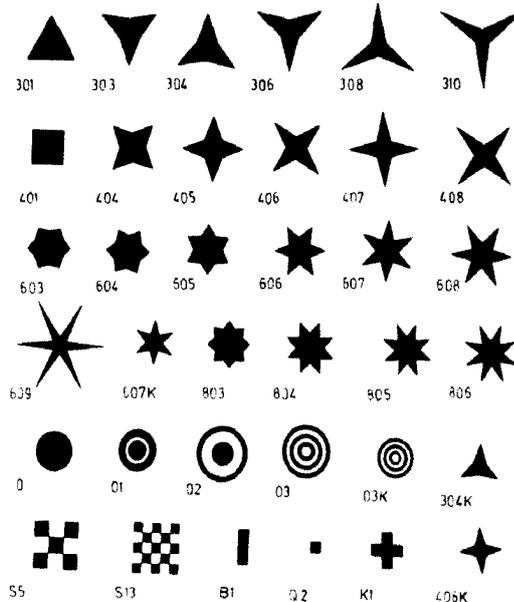


Abb. 3. Die für die Versuche verwandten Formen. Jeweils links unterhalb jeder Figur befindet sich ihre im Text verwandte Indizierung. Einige Maße, die die Figuren charakterisieren, sind in Tab. 1 zusammengestellt

Versuche

Es wurde versucht, möglichst verschiedenartige Formen auszuwählen, um bei den verwandten Formen möglichst viele der noch unbekannt Parameter zu variieren, die die Biene beim Formensehen an der Figur mißt. Da diese Parameter zu Beginn der Untersuchungen noch nicht bekannt waren, konnte dies nicht systematisch, sondern nur auf intuitivem Weg durchgeführt werden. Die Formen sind in Abb. 3 dargestellt. Jeweils links unterhalb jeder Figur befindet sich die im Text verwandte Indizierung. In Tab. 1 sind Konturenlänge, Flächeninhalt und Durchmesser dieser Figuren zusammengestellt.

Insgesamt wurden 43 Versuche durchgeführt. Die Ergebnisse aller Versuche sind in Tab. 2 zusammengefaßt. Wie bereits erwähnt, konnte Schnetter (1968) nur symmetrische, Wehner (1968, 1969) auch unsymmetrische Unterscheidungen feststellen. Daher wurde die Unterscheidung von neunzehn Figurenpaaren derart untersucht, daß jede der beiden Figuren eines Paares im ersten Versuch als positive (belohnte), in einem zweiten Versuch als negative Figur angeboten wurde. Für jedes Figurenpaar wurden also zwei Anflughäufigkeiten erhalten. Mit Ausnahme der Figurenpaare 401 – B1, 401 – K1, B1 – K1, S5 – K1, S5 – B1 und O1 – O2 weisen die Figuren der einzelnen Paare paarweise denselben Flächeninhalt auf. Tab. 3a zeigt die acht Figurenpaare, bei denen die Unterscheidung

Tabelle 1. Einige Maße der Figuren aus Abb. 3. Außer dem Flächeninhalt und der Konturenlänge ist bei den sternförmigen Figuren der äußere und innere Radius, bei den aus konzentrischen Ringen bestehenden Figuren der Radius jedes Kreises aufgeführt

Figur	301	303	304	306	308	310	404	405	406
Flächeninhalt (cm ²)	20	20	20	20	20	20	20	20	20
Konturenlänge (mm)	204	234	252	285	330	393	240	272	304
äußerer Radius (mm)	39,2	45,0	47,5	53,3	60,0	70,0	40,0	43,3	46,6
innerer Radius (mm)	19,6	17,0	16,1	14,4	12,8	10,9	18,7	17,0	15,0
Figur	407	408	603	604	605	606	607	608	609
Flächeninhalt (cm ²)	20	20	20	20	20	20	20	20	20
Konturenlänge (mm)	328	374	186	195	230	288	336	390	684
äußerer Radius (mm)	50,0	55,0	29,5	31,0	33,0	37,0	41,5	45,0	66,0
innerer Radius (mm)	14,0	13,5	22,5	21,5	20,0	18,0	16,5	16,0	10,0
Figur	803	804	805	806	406K	607K	304K		
Flächeninhalt (cm ²)	20	20	20	20	9	11	8,4		
Konturenlänge (mm)	208	304	340	404	200	230	162		
äußerer Radius (mm)	30,0	35,0	36,6	40,0	30,6	28,4	31,0		
innerer Radius (mm)	21,7	18,8	17,8	16,3	9,8	11,3	10,5		
Figur	O	401	S5	S13	B1	K1	Q2		
Flächeninhalt (cm ²)	20	20	20	20	6,75	11,25	2,25		
Konturenlänge (mm)	157	180	400	645	120	180	60		
Figur	O1	O2	O3		O3K				
Flächeninhalt (cm ²)	18,1	20	20		11,3				
Konturenlänge (mm)	347	501	753		565				
sämtliche Radien (mm)	12,5	15,0	6,8	22,6	5,0	17,0			
	16,8	28,8	12,0	27,9	9,0	21,0			
	26,5	36,0	17,3	33,3	13,0	25,0			

Tabelle 2. Die Versuchsergebnisse. Die Anflughäufigkeit auf die negative Figur ist in Prozent der Anflüge auf die unbelohnte positive Figur angegeben, dahinter in Klammern die Standardabweichung. In den Versuchen Nr. 1, 13 und 16 wurden auf Grund einer etwas abgeänderten Versuchsanordnung fünf negative Figuren verwandt

Versuch Nr.	positive Figur	negative Figuren Anflughäufigkeit (%)					Versuch Nr.	positive Figur	negative Figuren Anflughäufigkeit (%)				
1	301	303	401	604	803	0	13	608	310	408	606	607	806
		85(± 7)	72(± 5)	81(± 4)	83(± 6)	72(± 5)			53(± 4)	84(± 5)	78(± 5)	85(± 6)	73(± 5)
2	306	405	606	804	304K		14	608	310	408	607	806	
		50(± 8)	78(± 8)	69(± 11)	80(± 7)				46(± 4)	59(± 2)	81(± 3)	87(± 3)	
3	308	306	406	607	608		15	608	408	607	806	O2	
		67(± 7)	61(± 8)	79(± 6)	74(± 6)				44(± 2)	87(± 3)	81(± 3)	93(± 4)	
4	310	407	408	608	806		16	806	310	408	606	607	608
		43(± 8)	32(± 9)	53(± 9)	62(± 9)				61(± 3)	88(± 3)	74(± 6)	75(± 5)	79(± 4)
5	406	301	301	806	806		17	607K	605	606	607	608	
		68(± 9)	71(± 9)	79(± 11)	82(± 11)				70(± 8)	79(± 7)	91(± 10)	70(± 9)	
6	406	306	308	607	805		18	607K	406	606	607	608	
		52(± 5)	55(± 6)	87(± 4)	93(± 5)				66(± 4)	70(± 4)	81(± 5)	92(± 5)	
7	406	308	607	805	S13		19	607K	406K	606	607	608	
		67(± 8)	79(± 7)	94(± 13)	49(± 11)				73(± 10)	49(± 4)	62(± 5)	95(± 5)	
8	406	308	607	S5	S13		20	607K	606	607	608	S13	
		75(± 10)	88(± 11)	72(± 9)	53(± 9)				78(± 6)	76(± 4)	59(± 7)	74(± 7)	
9	408	310	606	608	806		21	0	303	310	408	806	
		74(± 8)	57(± 9)	95(± 10)	85(± 12)				69(± 6)	44(± 9)	50(± 10)	79(± 12)	
10	408	310	606	608	O2		22	0	608	607K	O3	O3K	
		38(± 7)	53(± 10)	63(± 8)	95(± 6)				66(± 5)	82(± 5)	25(± 5)	35(± 6)	
11	408	310	608	806	O2		23	401	0	303	603	803	
		66(± 4)	73(± 4)	74(± 5)	88(± 5)				80(± 6)	53(± 4)	62(± 6)	79(± 9)	
12	408	407	608	806	O2		24	401	301	B1	K1	K1	
		84(± 6)	82(± 4)	90(± 4)	109(± 3)				49(± 7)	57(± 7)	55(± 6)	49(± 7)	

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Versuch Nr.	positive Figur	negative Figuren Anflughäufigkeit (%)				Versuch Nr.	positive Figur	negative Figuren Anflughäufigkeit (%)			
25	B1	401 66(± 11)	K1 73(± 6)	Q2 79(± 7)	S5 77(± 7)	35	O1	304 53(± 8)	404 79(± 9)	605 86(± 8)	606 84(± 10)
26	K1	301 32(± 6)	401 39(± 7)	B1 55(± 6)	S5 89(± 8)	36	O1	605 67(± 5)	606 80(± 4)	608 40(± 4)	O2 94(± 11)
27	S5	401 49(± 4)	B1 47(± 5)	K1 49(± 4)	O1 50(± 5)	37	O1	605 40(± 7)	606 53(± 9)	608 40(± 8)	O2 81(± 11)
28	S5	405 89(± 8)	606 72(± 11)	804 56(± 7)	804 59(± 7)	38	O2	408 12(± 21)	606 44(± 17)	608 44(± 22)	806 52(± 17)
29	S5	404 22(± 2)	406 30(± 2)	606 41(± 2)	S13 60(± 2)	39	O2	310 58(± 4)	607 61(± 5)	608 68(± 5)	806 76(± 6)
30	S13	406 39(± 3)	406 47(± 5)	606 49(± 5)	607 51(± 4)	40	O2	310 45(± 8)	408 58(± 15)	608 48(± 9)	S13 90(± 13)
31	S13	304 37(± 8)	404 46(± 13)	606 78(± 9)	S5 70(± 9)	41	O2	606 62(± 5)	608 50(± 5)	609 48(± 6)	O1 92(± 5)
32	S13	406 72(± 9)	606 72(± 7)	607 44(± 7)	S5 72(± 14)	42	O2	408 86(± 13)	608 87(± 9)	609 75(± 4)	O1 69(± 6)
33	S13	606 57(± 9)	608 40(± 6)	806 43(± 16)	S5 90(± 13)	43	O2	408 77(± 5)	608 76(± 4)	806 86(± 5)	O1 82(± 6)
34	S13	608 41(± 3)	806 47(± 4)	S5 81(± 4)	O2 55(± 5)						

Tabelle 3a u. b. Eine Zusammenstellung derjenigen Versuchsergebnisse aus Tab. 2, bei welchen jede Figur eines Paares einmal als belohnte (positive), und einmal als unbelohnte (negative) Figur untersucht wurde. Die Anflughäufigkeit, oder bei mehreren Versuchen für ein Figurenpaar ihr Mittelwert, auf die negative Figur ist in Prozent der Anflüge auf die unbelohnte positive Figur angegeben, dahinter in Klammern die Standardabweichung. Außerdem ist für jedes Figurenpaar die Wahrscheinlichkeit p für die Übereinstimmung der beiden Unterscheidungen angegeben (t -Test)

Figur pos.	Figur neg.	Anflughäufigkeit auf die neg. Figur	Figur pos.	Figur neg.	Anflughäufigkeit auf die neg. Figur	Signifikanz
a. Symmetrisch unterschiedene Figurenpaare						
310	608	53(± 9)%	608	310	51(± 4)%	$p > 0,6$
310	806	62(± 9)%	806	310	61(± 3)%	$p > 0,8$
406	308	66(± 7)%	308	406	61(± 8)%	$p > 0,2$
806	408	88(± 3)%	408	806	83(± 6)%	$p > 0,15$
806	608	79(± 4)%	608	806	80(± 5)%	$p > 0,7$
B1	401	66(± 11)%	401	B1	57(± 7)%	$p > 0,15$
S13	406	56(± 6)%	406	S13	51(± 11)%	$p > 0,2$
O1	O2	87(± 10)%	O2	O1	81(± 6)%	$p > 0,1$
b. Unsymmetrisch unterschiedene Figurenpaare						
301	401	72(± 5)%	401	301	49(± 7)%	$p < 0,001$
401	K1	52(± 7)%	K1	401	39(± 7)%	$p < 0,001$
406	S5	72(± 9)%	S5	406	30(± 3)%	$p < 0,001$
408	310	59(± 6)%	310	408	32(± 9)%	$p < 0,001$
408	608	78(± 6)%	608	408	62(± 5)%	$p < 0,001$
408	O2	97(± 6)%	O2	408	58(± 10)%	$p < 0,001$
B1	K1	73(± 6)%	K1	B1	55(± 6)%	$p < 0,005$
K1	S5	89(± 9)%	S5	K1	49(± 5)%	$p < 0,001$
S13	S5	78(± 9)%	S5	S13	60(± 3)%	$p < 0,001$
O2	S13	90(± 11)%	S13	O2	55(± 6)%	$p < 0,001$
608	O2	93(± 4)%	O2	608	64(± 7)%	$p < 0,001$

symmetrisch war, das heißt, unabhängig davon, welche der beiden Figuren belohnt wurde. Bei den übrigen elf Figurenpaaren war der Wert der Anflughäufigkeit aber deutlich von der Art der positiven Figur abhängig (Tab. 3b).

Auf Grund dieser Ergebnisse kann festgestellt werden, daß bei der größeren Zahl der untersuchten Figurenpaare unsymmetrische Unterscheidungen auftreten. Dabei konnte ich zunächst keine unmittelbar auffallenden gemeinsamen Eigenschaften derjenigen Figurenpaare finden, die entweder symmetrisch oder unsymmetrisch unterschieden werden.

Die unsymmetrische Unterscheidung eines Figurenpaares könnte durch die Form der drei anderen negativen Figuren der jeweiligen Versuchsanordnung verursacht worden sein. So könnte man sich auf Grund der Ergebnisse von Mazochin-Porshnyakov (1969) z. B. folgendes vorstellen: Die Biene könnte eine großflächige negative Figur von einer ebenfalls großflächigen positiven Figur dann schlechter unterscheiden, wenn die übrigen negativen Figuren sehr kleine Flächen aufweisen, als wenn die übrigen negativen Figuren ebenfalls großflächig sind. Die Biene könnte sich nämlich im ersten Fall überwiegend nach dem Merkmal „groß – klein“ gerichtet haben. Um zu untersuchen, in welcher Weise sich unterschiedliche Versuchsanordnungen auf die Unterscheidung auswirken, wurden in einem Kontrollversuch die Figurenpaare O2 – 608 sowie O – 03K mit anderer Methodik noch einmal getestet.

Es liegen bei diesen Versuchen nur zwei Figuren auf der Versuchsfläche. Außerdem wird die Belohnung und das Werten der Anflüge geändert. Sobald sich die markierte Biene auf eine der beiden Figuren niedersetzt, wird sie mit einem Glasstab hochgehoben und, wenn sie die positive Figur gewählt hat, belohnt. Im anderen Fall muß die Biene solange erneut wählen, bis sie die positive Figur gefunden hat. Immer wird jedoch nur der erste Anflug gewertet. Die Dressurfläche wird von oben von diffusem Tageslicht beleuchtet, wobei die von der Dressurfläche reflektierte Helligkeit 400 lx beträgt. Der Kontrast von schwarzer Figur zu hellem Untergrund beträgt 4:10.

Tabelle 4. Die Ergebnisse der Kontrollversuche mit abgeänderter Methode. Erklärung der Bezeichnungen siehe Tab. 3

Figur	Anflughäufig-	Figur	Anflughäufig-	Signifikanz
pos. neg.	keit auf die	pos. neg.	keit auf die	
	neg. Figur		neg. Figur	
608 O2	40(±13)%	O2 608	11(±11)%	$p < 0,001$
0 O3K	28(±16)%	O3K 0	2(±4)%	$p < 0,001$

Die Ergebnisse dieser Kontrollversuche sind in Tab. 4 in derselben Weise wie in Tab. 3 angegeben. Die Unsymmetrie der Unterscheidungen ist also auch bei dieser Versuchsanordnung zu finden. Dies zeigt, daß die unsymmetrischen Unterscheidungen zumindest nicht ausschließlich damit zu erklären sind, daß das Unterscheidungsvermögen durch andere negative Figuren beeinflusst worden sei. Außerdem zeigen die Ergebnisse, daß die Art der Versuchsanordnung das Unterscheidungsvermögen beeinflussen kann. Das Figuren paar 608 – O2 wurde mit 608 – O2 (40%) und O2 – 608 (11%) deutlich besser unterschieden als bei der Anordnung der ersten Versuchsserie, bei der die Unterscheidungen entsprechend 93% und 56% betragen. Der Befund, daß die Figuren hier trotz des geringeren Kontrastes besser unterschieden werden, kann also nur damit begründet werden, daß sich die Biene hier nur zwischen zwei Figuren entscheiden mußte. Das bedeutet, daß auch die Anzahl der negativen Figuren der Versuchsanordnung das Unterscheidungsvermögen der Biene beeinflusst. Ergebnisse, die durch unterschiedliche Meßverfahren erhalten wurden, sind also nicht unbedingt quantitativ miteinander vergleichbar.

C. Allgemeine Folgerungen aus den Versuchsergebnissen

Im folgenden sollen zunächst zwei theoretisch denkbare Verfahren beschrieben werden, mit deren Hilfe eine Formenunterscheidung durchgeführt werden könnte.

a) In technischen Systemen zur Formenunterscheidung wird folgendes Verfahren angewandt: An der Form wird vor der Speicherung eine starke Informationsreduktion durchgeführt, indem an der Form m ganz bestimmte, vorher festgelegte Parameter gemessen werden (z. B. Konturenlänge, Fläche, Abhebung). Sind von den m Parametern n linear unabhängig, so kann man jeder denkbaren Form eine Folge von n Parameterwerten zuordnen. Diese Zahlen können nun als Koordinaten eines Punktes in einem n -dimensionalen Raum aufgefaßt werden. Man kann somit jeder Figur einen Punkt in diesem n -dimensionalen Raum zuordnen, dessen Koordinaten von den n Parametern gebildet werden. Die Abbildung ist im allgemeinen nicht eindeutig, da wegen der Informationsreduktion verschiedene Formen dieselben Parameter besitzen können. Je größer der Abstand zweier Punkte in diesem Raum ist, desto größer ist der Unterschied zwischen den beiden zu diesen Punkten gehörenden Figuren. In den hier durchgeführten Versuchen wird das Unterscheidungsvermögen der Biene für bestimmte Figuren gemessen. Unter der Annahme, daß die Bienen das oben geschilderte Verfahren bei der Formenunterscheidung anwenden, würden damit in den Versuchen auch die Abstände der Punkte im n -dimensionalen Raum bestimmt worden sein. Nimmt man der Einfachheit halber eine Euklidische Abstandsfunktion an, so könnte man aus den bekannten Abständen den Punktraum für die untersuchten Figuren geometrisch konstruieren.

Andere Abstandsfunktionen würden kein wesentlich verschiedenes Resultat ergeben, da oberhalb eines gewissen Abstandes die Unterscheidung eine Sättigung erreicht und dann die Unterschiede der Abstandsfunktionen keinen Einfluß auf das Unterscheidungsvermögen haben.

Gelingt diese Konstruktion widerspruchsfrei, so hätte man mit der Dimension des Raumes die Zahl der an den Figuren gemessenen Parameter gefunden. Außerdem würde man die Anordnung der Figuren in diesem Punktraum erhalten, wodurch man Hypothesen über die Art der Parameter auf ihre Richtigkeit hin nachprüfen könnte.

In diesem Punktraum ist der Abstand zweier Punkte eindeutig definiert, das heißt, er ist unabhängig davon, welche der beiden Figuren belohnt wird. Findet man Figuren paare, deren Unterscheidungsvermögen davon abhängt, welche der beiden Figuren belohnt ist, so bedeutet dies, daß der Abstand der beiden zugehörigen Punkte, der ja ein Maß für das Unterscheidungsvermögen ist, nicht mehr eindeutig definiert ist. Unter dieser Bedingung kann man also den Punktraum nicht mehr konstruieren. Tatsächlich wurden in den Experimenten aber solche „unsymmetri-

schen“ Unterscheidungen gefunden (Tab. 3, 4). Das oben geschilderte Verfahren, dem im Prinzip auch die Unterscheidungsfunktion von Schnetter (1968) zuzuordnen wäre, ist also bei der Biene nicht oder zumindest nicht allein verwirklicht.

b) Die nachstehend beschriebene Methode zur Formenunterscheidung wurde schon von Gestaltpsychologen erwähnt (z. B. Metzger, 1953). Die Vorstellungen von Wehner (1969) über das Formensehen der Biene lassen sich hier ebenfalls einordnen. Dabei werden die beiden zu unterscheidenden Figuren „in Gedanken“ aufeinandergelegt, und anschließend die gemeinsame Fläche G , die Restfläche der positiven Figur R^+ und die Restfläche der negativen Figur R^- (Abb. 1) gemessen. Aus diesen Größen ergibt sich dann die Unterschiedsfunktion $U = f(G, R^+, R^-)$. Weil zwei identische Formen nicht voneinander unterschieden werden dürfen, ist es plausibel, anzunehmen, daß die beiden Figuren so aufeinandergelegt werden, daß die gemeinsame Fläche G ein Maximum erreicht. Dieser „Flächenvergleich“ unterscheidet sich von dem oben geschilderten Parameterverfahren darin, daß danach wirklich nur solche Figuren verwechselt werden, die geometrisch identisch sind. Allerdings wird gegenüber dem Parameterverfahren relativ viel Speicherbedarf benötigt.

Auf Grund folgender Eigenschaften der Funktion $U = f(G, R^+, R^-)$ kann im Versuch über die Verwirklichung dieser Methode bei der Biene entschieden werden: Die Funktion $f(G, R^+, R^-)$ ergibt symmetrische Unterscheidung für flächengleiche Figuren ($R^+ = R^-$). Dies ist unabhängig davon, ob R^+ und R^- gleich oder verschieden gewichtet werden, da für $R^+ = R^-$ immer gilt: $f(G, R^+, R^-) = f(G, R^+, R^+)$. Erst wenn R^+ und R^- verschieden gewichtet werden und außerdem $R^+ \neq R^-$ ist, also die Figuren verschiedene Gesamtfläche aufweisen, ist eine unsymmetrische Unterscheidung möglich. Die Tatsache, daß Schnetter (1968), im Gegensatz zu Hertz (1933), nur flächengleiche Figuren untersuchte, und daß Schnetter (1968), ebenfalls im Gegensatz zu Hertz (1933), keine unsymmetrischen Unterscheidungen fand, legt sofort die Vermutung nahe, daß das Formenunterscheidungsvermögen durch die Funktion $f(G, R^+, R^-)$ beschrieben werden könnte. Da aber in den vorliegenden Ergebnissen (Tab. 3) eine Anzahl unsymmetrischer Unterscheidungen bei Figuren gleicher Gesamtfläche gefunden wurden, kann diese Möglichkeit ausgeschlossen werden. Das Modell des Flächenvergleiches ist also ebenfalls nicht oder zumindest nicht allein als allgemeine Beschreibung der Ergebnisse anwendbar.

Man kann daher folgendes sagen: Die ausschließliche Verwirklichung der zwei beschriebenen Ver-

fahren zur Formenunterscheidung kann auf Grund meiner Ergebnisse bei der Honigbiene für unwahrscheinlich gehalten werden. Im ersten Fall dürften nämlich nur symmetrische Unterscheidungen, im zweiten Fall unsymmetrische Unterscheidungen nur bei Figuren verschiedenen Flächeninhaltes vorkommen, was im Gegensatz zu den hier vorgetragenen Befunden steht.

D. Einführung einer neuen Unterschiedsfunktion

Schnetter (1968) und Wehner (1968, 1969) können die meisten ihrer eigenen Versuchsergebnisse mit jeweils ihrer eigenen Unterschiedsfunktion außerordentlich gut beschreiben, während ihre Unterschiedsfunktionen bei Anwendung auf die Ergebnisse des anderen Autors versagen. Da beide Autoren nur ganz spezielle Figurentypen untersuchten, könnten sie möglicherweise nur einen Teil der wirklichen Unterschiedsfunktion erfaßt haben. Deshalb liegt der Gedanke nahe, daß vielleicht eine geeignete Kombination der von beiden Autoren verwandten Unterschiedsfunktionen meine Ergebnisse besser beschreiben könnte als die bisher betrachteten. Um die zu prüfen, wurden die Werte einer Reihe von verschiedenen Unterschiedsfunktionen der Gestalt

$$U = |f(G, R^+, R^-) + C(\log K^+ - \log K^-)|$$

(C ist ein Gewichtungsfaktor, K^+ , K^- siehe unten) für alle untersuchten Figurpaare berechnet. Diese Funktionen setzen sich aus dem Term $f(G, R^+, R^-)$, in den die gemeinsame Fläche G sowie die beiden Restflächen R^+ und R^- eingehen (Abb. 1), sowie dem Term $(\log K^+ - \log K^-) = \Delta K$ zusammen, welcher aus der Konturenlänge der positiven Figur K^+ und der der negativen Figur K^- gebildet wird.

Der erste Term entspricht einer allgemeinen Form des Flächenvergleiches, den Wehner (1969) angibt. Da bei Wehners Versuchen in den meisten Fällen $K^+ = K^-$ war, würde für diese Versuche der erste Term zur Beschreibung ausreichen.

Der zweite Term entspricht insofern der Funktion Schnetters (1968), als durch diese Funktion die Ergebnisse Schnetters (1968) ebenso gut beschrieben werden können (Abb. 6). In Schnetters (1968) Versuchen mit Figuren gleicher figurativer Qualität (Vierstrahlsterne untereinander, Sechsstahlsterne untereinander) nimmt bei den Figurenpaaren mit der Konturenlängendifferenz auch der Term $f(G, R^+, R^-)$ zu Null ab, da hier die beiden Figuren für $K^+ = K^-$ identisch sind. In diesem Fall würde also auch der Term ΔK allein die Ergebnisse beschreiben, da hier

der Term $f(G, R^+, R^-)$ qualitativ wie ein konstanter Faktor wirkt. Erst bei der Unterscheidung von Figuren verschiedener figuraler Qualität (Vier- gegen Sechstrahlsterne) müßte auch bei $\Delta K = 0$ ein endlicher Wert $f(G, R^+, R^-) \neq 0$ übrigbleiben. Tatsächlich hat Schnetter (1968) dies gefunden (Abb. 6).

Da in den diskutierten Unterschiedsfunktionen die Konturlänge der positiven und der negativen Figur mit verschiedenem Vorzeichen versehen sind, können dadurch prinzipiell auch unsymmetrische Unterscheidungen beschrieben werden. Der Funktionswert U wird im allgemeinen größer, und damit auch das Unterscheidungsvermögen der Biene, wenn die Figur mit der größeren Konturlänge belohnt (positiv) ist, und kleiner, wenn diese Figur unbelohnt (negativ) ist.

Wie Berechnungen mit verschiedenen Formen des Terms $f(G, R^+, R^-)$ für die Ergebnisse aus der Literatur (Abschn. E) gezeigt haben, ergibt sich für

$$f(G, R^+, R^-) = \frac{R^+ + R^-}{G} F^+ = \Delta F \text{ mit } F^+ = G + R^+$$

insgesamt die beste Beschreibung. Wendet man daher die Funktion $U = |\Delta F + C \Delta K|$ auf die Ergebnisse der ersten Versuchsserie an, indem man die Streuung sämtlicher Ergebnisse um eine vorgegebene Näherungskurve $y = 100 \cdot \exp(-k \cdot x)$ bestimmt, so erhält man mit $s = \pm 22,2\%$ die relativ niedrigste Streuung für die Gewichtungsfaktoren $k = 0,008 \text{ cm}^{-2}$ und $C = 150 \text{ cm}^2$. Diese Streuung ist aber noch zu groß, als daß die Unterschiedsfunktion $U = |\Delta F + C \Delta K|$ eine ausreichende Beschreibung der Versuchsergebnisse darstellen könnte. Nun konnte Mazochin-Porshnyakov (1969, Versuchsserie 5) zeigen, daß Bienen die beiden Figurentypen „schwarzes Quadrat liegt innerhalb oder außerhalb einer unregelmäßigen, aus kleinen Kreisen gebildeten Figur“ zunächst nicht unterscheiden konnten, daß diese Unterscheidung allerdings nach entsprechender Vordressur gelang. Es wurden also die Unterschiedsparameter von der Biene je nach Versuchsbedingungen (z. B. unterschiedlicher Vordressur) geändert. Man muß daher untersuchen, ob in den Versuchen der ersten Versuchsserie ebenfalls solche problemorientierten Unterscheidungen vorliegen könnten, die hier allerdings nicht durch unterschiedliche Vordressur, sondern auf Grund der unterschiedlichen Situation während der Versuche verursacht wären. Die Bienen könnten danach in jedem einzelnen der 43 Versuche die Terme ΔF und ΔK mit verschiedenen Gewichtungsfaktoren C_1 und C_2 versehen. Die Unterschiedsfunktion hätte dann die Form $U = |C_1 \Delta F + C_2 \Delta K|$ mit $C_1 = k$ und $C_2 = k \cdot C$.

Berechnet man nun für alle Versuche die Gewichtungsfaktoren C_1 und C_2 , für die jeder Versuch die niedrigste Streuung um die vorgegebene Näherungsfunktion $y = 100 \cdot \exp(-x)$ ergibt, so findet man eine mittlere Streuung von $s = \pm 12,2\%$. Sucht man in entsprechender Weise die niedrigste Streuung für die Unterschiedsfunktion $U = C_1 \cdot \Delta F$, so erhält man $s = \pm 18,4\%$, und für die Unterschiedsfunktion $U = |C_2 \cdot \Delta K|$ $s = \pm 21,0\%$.

Da sich die Streuung der Versuchsergebnisse selbstverständlich immer mehr verringert, je mehr zusätzliche Variable in die Unterschiedsfunktion eingeführt werden, sie in dem hier vorliegenden Falle von vier Einzelwerten pro Versuch bei Verwendung von vier linear unabhängigen Variablen sogar zu Null gemacht werden könnte, muß folgende Frage untersucht werden: inwieweit kann die vorgegebene Streuung von $s = \pm 22,2\%$ durch diese Methode verringert werden, wenn die Punkte dort zwar mit dieser Streuung um die Näherungsfunktion, sonst aber statistisch verteilt sind. Da ich hierfür keine geschlossene Lösung finden konnte, wurde das Problem mit Hilfe eines Computers durchgerechnet. Dabei ergab sich eine Streuung von $s = \pm 19,7\%$ bei Verwendung nur eines Gewichtungsfaktors ($U = C_1 \cdot \Delta F$ oder $U = |C_2 \cdot \Delta K|$) und von $s = \pm 16,0\%$ bei Verwendung von zwei Gewichtungsfaktoren ($U = |C_1 \cdot \Delta F + C_2 \cdot \Delta K|$). Während die beiden Werte für $U = C_1 \cdot \Delta F$ mit $s = \pm 18,4\%$ und für $U = |C_2 \cdot \Delta K|$ mit $s = \pm 21,0\%$ nicht von dem theoretischen Wert $s = \pm 19,7\%$ getrennt werden können, kann der Wert $s = \pm 12,2\%$ von dem zugehörigen theoretischen Wert $s = \pm 16,0\%$ nach dem t -Test mit $p < 0,0027$ signifikant unterschieden werden. Im Gegensatz zur Gesamtzahl aller Werte waren also die jeweils vier Werte eines Versuches vor der Variation der Gewichtungsfaktoren C_1 und C_2 nicht wirklich statistisch um die Näherungsfunktion verteilt. Damit wird die Annahme gestützt, daß die Bienen zur Unterscheidung der Figuren die Kombination der Terme ΔF und ΔK benützen. Außerdem folgt aus diesem Ergebnis, falls man die Hypothese der Verwendung der Terme ΔF und ΔK als richtig annimmt, daß tatsächlich ein problemorientiertes Unterscheiden vorliegt, indem für jeden Versuch von der Biene die Gewichtungsfaktoren C_1 und C_2 gesondert gewählt werden.

Die jeweils für die einzelnen Versuche berechneten Gewichtungsfaktoren sowie die für jedes Figuren paar berechneten Werte $U = |C_1 \cdot \Delta F + C_2 \cdot \Delta K|$ und die Streuungen sind in Tab. 5 angegeben. Für einen späteren Vergleich wurden die Mittelwerte der Faktoren k und C mit $\bar{k} = 0,016 \text{ cm}^{-2}$ und $\bar{C} = 150 \text{ cm}^2$ bestimmt. In Abb. 4 sind die Unterscheidungen sämtlicher Figurenpaare gegen die berechneten Unterschiedswerte $U = |C_1 \cdot \Delta F + C_2 \cdot \Delta K|$ aufgetragen. Wie

Tabelle 5. Zu jeder negativen Figur ist der berechnete Wert $U = |C_1 \cdot \Delta F + C_2 \cdot \Delta K|$, außerdem für jeden Versuch die Werte von C_1 und C_2 sowie die Standardabweichung um die Näherungsfunktion angegeben. Numerierung der Versuche wie in Tab. 2

Versuch Nr.	positive Figur	negative Figuren $U = C_1 \cdot \Delta F + C_2 \cdot \Delta K $						$C_1 \cdot 10^{-2}$ (cm^{-2})	C_2	s(%)
1	301	303	401	604	803	O	2,0	1,8	$\pm 5,2$	
		0,0	0,22	0,20	0,19	0,39				
2	306	405	606	804	304K		1,6	0	$\pm 14,5$	
		0,43	0,21	0,40	0,51					
3	308	306	406	607	608		0,8	6,4	$\pm 5,7$	
		0,46	0,51	0,13	0,31					
4	310	407	408	608	806		1,6	7,2	$\pm 14,1$	
		1,08	0,79	0,45	0,76					
5	406	301	301	806	806		0,2	1,9	$\pm 0,9$	
		0,36	0,36	0,21	0,21					
6	406	306	308	607	805		2,0	5,2	$\pm 3,5$	
		0,71	0,51	0,15	0,09					
7	406	308	607	805	S13		1,6	3,5	$\pm 4,9$	
		0,43	0,15	0,10	0,69					
8	406	308	607	S5	S13		1,2	3,4	$\pm 6,7$	
		0,30	0,08	0,21	0,75					
9	408	310	606	608	806		0,8	3,2	$\pm 9,0$	
		0,25	0,49	0,14	0,03					
10	408	310	606	608	O2		2,0	7,0	$\pm 14,8$	
		0,65	1,11	0,37	0,11					
11	408	310	608	806	O2		1,6	4,8	$\pm 10,2$	
		0,54	0,31	0,11	0,19					
12	408	407	608	806	O2		0,8	3,0	$\pm 7,5$	
		0,20	0,15	0,04	0,01					
13	608	310	408	606	607	806	1,6	0,8	$\pm 13,1$	
		0,42	0,42	0,14	0,09	0,26				
14	608	310	408	607	806		2,0	2,8	$\pm 10,7$	
		0,52	0,55	0,23	0,30					
15	608	408	607	806	O2		1,6	6,1	$\pm 16,8$	
		0,51	0,43	0,18	0,19					
16	806	310	408	606	607	608	1,2	0,6	$\pm 5,3$	
		0,64	0,23	0,30	0,23	0,22				
17	607K	605	606	607	608		4,4	3,1	$\pm 7,3$	
		0,40	0,10	0,11	0,31					
18	607K	406	606	607	608		4,0	1,0	$\pm 5,8$	
		0,51	0,26	0,20	0,13					
19	607K	406K	606	607	608		4,4	0,4	$\pm 18,7$	
		0,44	0,35	0,32	0,30					
20	607K	606	607	608	S13		2,8	3,4	$\pm 9,3$	
		0,08	0,30	0,52	0,39					
21	O	303	310	408	806		2,4	0,1	$\pm 4,7$	
		0,33	0,91	0,57	0,24					
22	O	608	607K	O3	O3K		0,3	1,8	$\pm 10,0$	
		0,64	0,23	1,04	0,93					
23	401	O	303	603	803		4,4	0	$\pm 13,6$	
		0,28	0,75	0,17	0,18					
24	401	301	B1	K1	K1		3,2	0,3	$\pm 24,9$	
		0,24	1,35	0,50	0,50					
25	B1	401	K1	Q2	S5		0	0,9	$\pm 15,7$	
		0,16	0,16	0,27	0,47					
26	K1	301	401	B1	S5		8,0	2,8	$\pm 28,1$	
		0,63	0,70	1,14	1,17					

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Versuch Nr.	positive Figur	negative Figuren				$C_1 \cdot 10^{-2}$ (cm^{-2})	C_2	s (%)
		$U = C_1 \cdot \Delta F + C_2 \cdot \Delta K $						
27	S5	401	B1	K1	O1	1,2	0,3	$\pm 11,9$
		0,51	1,19	0,70	0,58			
28	S5	405	606	804	804	0,8	0	$\pm 5,9$
		0,17	0,39	0,45	0,45			
29	S5	404	406	606	S13	1,2	5,4	$\pm 11,8$
		1,48	0,83	1,36	0,57			
30	S13	406	406	606	607	0,2	2,1	$\pm 6,0$
		0,75	0,75	0,85	0,70			
31	S13	304	404	606	S5	0,1	1,7	$\pm 15,2$
		0,69	0,73	0,60	0,35			
32	S13	406	606	607	S5	0,8	0,2	$\pm 13,0$
		0,31	0,51	0,48	0,42			
33	S13	606	608	806	S5	0,2	1,9	$\pm 24,7$
		0,78	0,51	0,44	0,49			
34	S13	608	806	S5	O2	0,3	2,2	$\pm 18,7$
		0,63	0,53	0,61	0,49			
35	O1	304	404	605	606	1,6	0,1	$\pm 9,5$
		0,40	0,25	0,20	0,28			
36	O1	605	606	608	O2	0,1	2,4	$\pm 31,1$
		0,44	0,21	0,09	0,25			
37	O1	605	606	608	O2	0,5	6,0	$\pm 27,1$
		1,13	0,57	0,17	0,40			
38	O2	408	606	608	806	1,6	0,8	$\pm 18,9$
		0,90	1,15	0,94	0,84			
39	O2	310	607	608	806	0,8	0	$\pm 5,8$
		0,42	0,52	0,40	0,36			
40	O2	310	408	608	S13	0,4	4,0	$\pm 7,1$
		0,65	0,71	0,65	0,13			
41	O2	606	608	609	O1	0	2,5	$\pm 25,1$
		0,60	0,27	0,34	0,40			
42	O2	408	608	609	O1	0	1,0	$\pm 6,2$
		0,25	0,22	0,27	0,32			
43	O2	408	608	806	O1	0	1,5	$\pm 6,4$
		0,19	0,16	0,14	0,24			

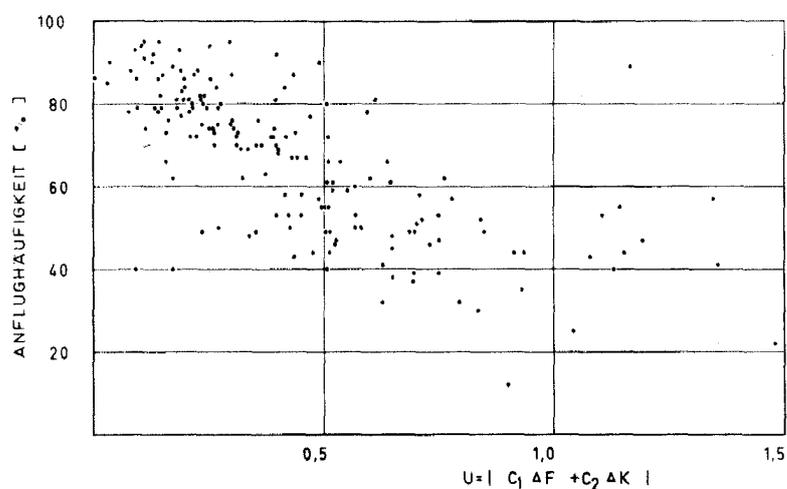


Abb. 4. Anflughäufigkeit auf die negative Figur in Abhängigkeit von dem für jedes Figuren paar berechneten Wert der Unterschiedsfunktion $U = |C_1 \Delta F + C_2 \Delta K|$ (siehe Tab. 2 u. Tab. 5)

aus Tab. 5 und Abb. 4 zu entnehmen, findet man bei einigen Versuchen größere Abweichungen der Ergebnisse von der Näherungsfunktion. Als Ursache dieser Abweichungen sind zwei Möglichkeiten denkbar. Einmal könnte die Unterschiedsfunktion U an sich eine schlechte Näherung an die von der Biene zum Formenerkennen tatsächlich verwandten Parameter sein, die für die in den übrigen Versuchen verwandten Formen nur zufällig eine Beschreibung liefert. Andererseits wäre es denkbar, daß die Unterschiedsfunktion U die von der Biene verwandten Parameter relativ gut beschreibt, daß aber die Biene je nach Art der zu unterscheidenden Figuren noch andere, zusätzliche Unterscheidungskriterien anwenden kann.

Betrachtet man die abweichenden Versuche im einzelnen, so erscheint die zweite Möglichkeit wahrscheinlicher. Die ganze Versuchsgruppe, in der die Figuren 401, K1, B1 gegeneinander getestet werden (Tab. 5, Nr. 24, 25, 26, 27), ergibt mit Ausnahme der Nr. 27 große Streuungen um die Näherungsfunktion, obwohl bei diesen Figuren bezüglich der geometrischen Verteilung ihrer Schwarz- und Weißflächen kein grundsätzlicher Unterschied zu den Figuren zu erkennen ist, deren Unterscheidungen gut beschrieben werden können. Dennoch sind gerade diese Figuren auch für den Menschen im Sinne der Gestaltpsychologie „prägnante“ Figuren (Metzger, 1953), ohne daß dafür bis jetzt quantitative Gründe angegeben werden könnten. Entsprechende Eigenschaften könnten die Figuren auch für die Bienen aufweisen, so daß diese Eigenschaften einen zusätzlichen Einfluß auf das Unterscheidungsvermögen der Bienen für eben diese Formen besitzen könnten.

Bei der Versuchsgruppe, die durch die Figur S13 als positive Figur gekennzeichnet ist (Tab. 5, Nr. 30,

31, 32, 33, 34), ergibt sich nur für die Versuche, bei welchen die negative Figur S5 auftritt (Nr. 31, 32, 33, 34) eine große Streuung. Entsprechendes gilt für die Versuchsgruppe mit der positiven Figur O1 (Tab. 5, Nr. 35, 36, 37). Hier findet man eine große Streuung nur bei den Versuchen, bei denen die negative Figur O2 auftritt (Nr. 36, 37). Auch bei den Versuchen Nr. 18, 19 mit der positiven Figur 607K ergibt sich eine große Streuung nur im Versuch 19, bei dem bis auf die Figur 406K keine Figur geändert wurde. Bei allen diesen Versuchen mit großer Streuung (Nr. 19, 31, 32, 33, 34, 36, 37) findet man also eine negative Figur, die mit der positiven Figur in einem auffälligen, im Augenblick aber nur qualitativ beschreibbaren Parameter übereinstimmt (konzentrische Kreisinge, Schachbrettmuster, kleine Gesamtfläche).

Man könnte also auch auf Grund dieser Versuchsergebnisse wie Mazochin-Porshnyakov (1969) vermuten, daß die Biene hier derartige, zusätzliche Unterscheidungskriterien verwandt hat. Die Versuchsergebnisse sind dann selbstverständlich mit der Unterschiedsfunktion $U = |\Delta F + C \Delta K|$ nicht mehr quantitativ zu beschreiben. Da nach dieser Annahme die zusätzlichen Unterscheidungskriterien je nach Problemstellung von der Biene angewandt werden, bedeutet das, daß auch hier, wie bei der unterschiedlichen Bewertung der Terme ΔF und ΔK , wahrscheinlich problemorientierte Parameterwahl vorliegt. Ähnlich könnte man auch bei Versuch Nr. 15 schließen, der sich bei großer Streuung von Versuch Nr. 14 mit geringer Streuung nur darin unterscheidet, daß die Figur 310 durch die Figur O2 ersetzt ist. In Versuch Nr. 15 könnte der auffällige qualitative Parameter „konzentrische Kreisinge“ die Unterscheidung beeinflussen haben. Lediglich für die große Streuung der

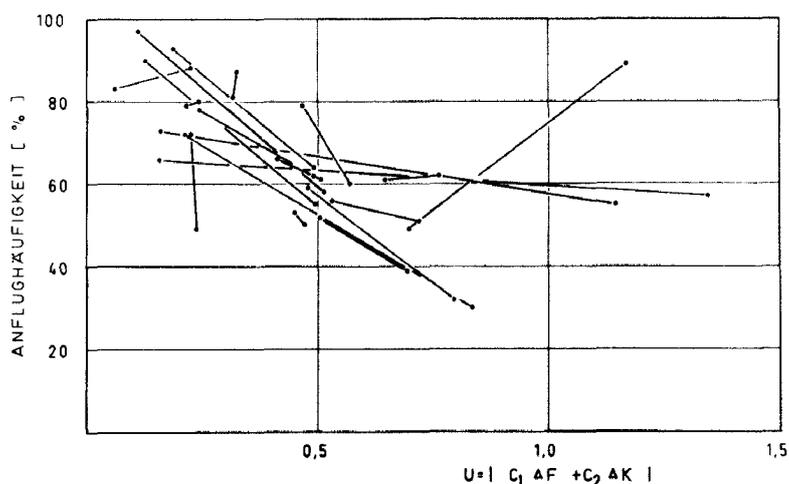


Abb. 5. Die Ergebnisse derjenigen Figurenpaare, bei denen jede der Figuren eines Paares einmal belohnt wurde (siehe Tab. 3). Die beiden Werte eines Figurenpaares sind jeweils durch Geraden verbunden. Koordinaten wie in Abb. 4

beiden Versuche Nr. 38 und 41 (positive Figur O2) kann keine derartige Betrachtung angestellt werden, da für jeweils ganz ähnliche Versuche (Nr. 39, 40, 42, 43) niedrige Streuungen gefunden werden.

Bisher wurde noch nicht untersucht, inwieweit die Unterschiedsfunktion $U = |C_1 \cdot \Delta F + C_2 \cdot \Delta K|$ die unsymmetrischen Unterscheidungen beschreiben kann. Zu diesem Zweck sind in Abb. 5 nur die Ergebnisse der Abb. 4 dargestellt, bei welchen beide Figuren eines Figurenpaares einmal belohnt wurden (Tab. 3). Die beiden zusammengehörigen Werte sind jeweils durch eine Gerade verbunden. Wurde die Unterscheidung eines Figurenpaares mehrmals gemessen, so sind diese Werte durch ihren Schwerpunkt symbolisiert. Wie in Abb. 8 zu sehen ist, fallen die Geraden innerhalb der Meßgenauigkeit mit der Näherungsfunktion zusammen. Lediglich drei Geraden weichen deutlich davon ab: das ist die Gerade des Figurenpaares K1 – S5, die eine positive statt einer negativen Steigung aufweist, die Gerade des Figurenpaares B1 – 401, die etwas zu flach, und die des Figurenpaares 401 – 301, die etwas zu steil verläuft. Die abweichenden Meßwerte stammen aus den Versuchen Nr. 24, 25 und 26, für deren Abweichen schon oben eine problemorientierte Parameterwahl angenommen wurde.

E. Anwendung der Unterschiedsfunktion auf die in der Literatur veröffentlichten Ergebnisse

Im folgenden Abschnitt soll untersucht werden, inwieweit die Funktion $U = |\Delta F + C \cdot \Delta K|$ die in der Literatur aufgeführten Ergebnisse beschreiben kann.

a) Schnetter (1968) stellte seine Ergebnisse mit der Funktion $\log \frac{K_1 - K_2}{K_2} (K_1 > K_2)$ dar. Ich habe diese Funktion für den folgenden Vergleich abgewandelt zu $U = |\log K^+ - \log K^-| = \Delta K$, weil sie so einerseits Schnetters (1968) Ergebnisse genau so gut beschreibt (Abb. 6), andererseits in ihrer Form für K_1 und K_2 symmetrisch ist, so daß die Figuren nicht mehr in der Reihenfolge der Größe ihrer Konturenlängen numeriert werden müssen, und die Funktion Schnetters für $K_1 = K_2$, also für $\Delta K = 0$, den Wert $-\infty$ annimmt. Außerdem läßt sich die Funktion so anschaulicher verstehen. Betrachtet man die Ergebnisse der Unterscheidung von Figuren verschiedener figuraler Qualität (Vierstrahlsterne gegen Sechsstahlsterne), die in Abb. 6 in etwas veränderten Koordinaten dargestellt sind, so zeigt sich, daß die Funktion $U = \Delta K$ die Ergebnisse nicht vollständig beschreibt. Vielmehr fehlt noch ein Summand etwa konstanter Größe, da die geringste Unterscheidung nicht für $\Delta K = 0$, sondern für etwa $\Delta K = 0,04$ zu finden ist. Trägt man nun

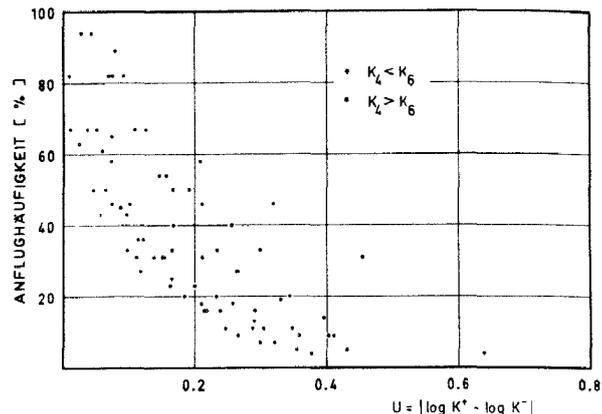


Abb. 6. Die Ergebnisse von Schnetter (1968) für die Unterscheidung von Vier- und Sechsstahlsterne, dargestellt in etwas veränderten Koordinaten: Die Anflughäufigkeit auf die negative Figur in Abhängigkeit von der für jedes Figurenpaar berechneten Unterschiedsfunktion $U = |\log K^+ - \log K^-|$. Offene Kreise: Vierstrahlsterne gegen konturenärmere Sechsstahlsterne. Volle Kreise: Vierstrahlsterne gegen konturenreichere Sechsstahlsterne

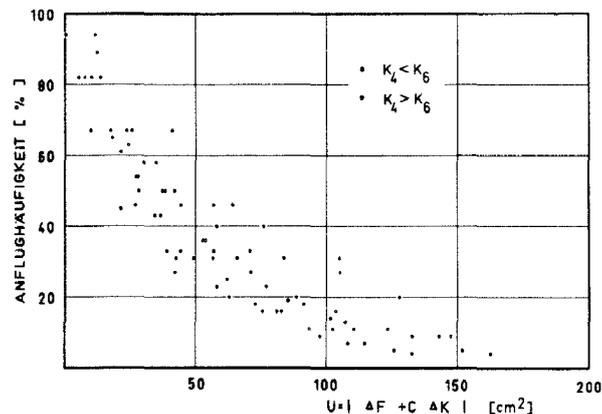


Abb. 7. Die Ergebnisse von Schnetter (1968) für die Unterscheidung von Vier- und Sechsstahlsterne. Koordinaten wie in Abb. 4 mit $C = 300 \text{ cm}^2$. Offene Kreise: Vierstrahlsterne gegen konturenärmere Sechsstahlsterne. Volle Kreise: Vierstrahlsterne gegen konturenreichere Sechsstahlsterne

Snettens (1968) Ergebnisse gegen die Funktion $U = |\Delta F + 300 \Delta K|$ auf, also mit dem Gewichtungsfaktor $C = 300 \text{ cm}^2$, so werden die Ergebnisse damit hinreichend genau beschrieben (Abb. 7). Die Streuung um die Näherungsfunktion $y = 100 \cdot \exp(-0,02 \cdot x)$ beträgt $s = \pm 8,4\%$. Das gilt allerdings nur unter der Annahme, daß in der überwiegenden Zahl der Einzelversuche ein Vierstrahlstern als positive Figur verwandt wurde, was mündlich von Schnetter bestätigt wurde. Um nämlich die Ergebnisse, die Schnetter (1968) mit einer zweiästigen Kurve dargestellt hat (Abb. 6), zu einer Kurve zusammenlegen zu können, muß zu den Werten des unteren Astes (ausgefüllte Kreise, konturenreiche Vierstrahlsterne gegen konturenärmere Sechsstahl-

sterne) eine etwa konstante Größe addiert, von den Werten des oberen Astes (leere Kreise, konturenärmere Vierstrahlsterne gegen konturenreichere Sechsstahlsterne) eine etwa konstante Größe subtrahiert werden. Das bedeutet, daß in $U = |\Delta F + C \cdot \Delta K|$ der Wert von ΔK im ersten Fall positiv, im zweiten Fall negativ sein müßte. Der Term $\Delta K = (\log K^+ - \log K^-)$ ist dann positiv, wenn die positive Figur die größere Konturenlänge aufweist, während ΔK negativ wird, wenn die positive Figur die kleinere Konturenlänge besitzt. In beiden Fällen müßte also ein Vierstrahlstern als positive Figur verwandt worden sein.

Bei der Unterscheidung von Figuren gleicher figuraler Qualität (Sechsstahlsterne untereinander, Vierstrahlsterne untereinander) werden die Ergebnisse für hohe und niedere Funktionswerte ebenfalls durch diese Funktion beschrieben. Allerdings müßte man bei mittleren Funktionswerten eine Unsymmetrie der Unterscheidung erwarten, die aber auf Grund des hohen Gewichts-faktors $C = 300 \text{ cm}^2$ sehr gering ist und wahrscheinlich noch innerhalb der Streuung der einzelnen Meßwerte liegt.

b) Die Ergebnisse von Wehner (1968, 1969) lassen sich nicht durch Unterscheidung nach Konturen-längendifferenz beschreiben, da hier Rechtecke gleicher geometrischer Form, lediglich verschiedener Winkelstellung gut unterschieden werden. Auch Wehner (1969) hat für diese Versuchsergebnisse noch keine allgemeine Beschreibung angegeben (Abschn. A).

Da sich die Biene bei Wehners (1968, 1969) Versuchsanordnung erst sehr nahe vor der Figur entscheiden kann (in 50 mm Abstand bei einer Länge der Figur von etwa 21 cm), erscheinen die Figuren der Biene geometrisch stark verzerrt. Um nun die einzelnen von der Biene wahrgenommenen Flächen bestimmen zu können, müssen diese erst transformiert werden, indem die Figuren auf die Oberfläche einer Kugel vom Radius 50 mm abgebildet werden (Wehner, 1969).

Wendet man nach dieser Flächentransformation die Unterschiedsfunktion $U = |\Delta F + C \cdot \Delta K|$ auf Wehners (1968, 1969) Versuchsergebnisse an, so ergibt sich eine Übereinstimmung (Abb. 8): Mit dem Gewichts-faktor $C = 35 \text{ cm}^2$ beträgt die Streuung um die Nähe-rungsfunktion $y = 100 \exp(-0,016 x) s = \pm 14,7\%$. Allerdings treten dabei insofern systematische Abwei-chungen auf, als die Werte für geschlossene Versuchs-gruppen noch deutlich über oder unter den Werten anderer Versuchsgruppen liegen. Diese Abweichungen ließen sich jedoch durch Anwendung von Gewichts-faktoren (Abschn. D) wesentlich verringern.

Aus den Versuchsergebnissen einer in jüngster Zeit erschienen Arbeit zieht Wehner (1971) den Schluß, daß die Bienen bei einem speziell angelegten Dressurvorgang zu Beginn der Dressur einen anderen Formparameter zur Unterscheidung anwenden als nach Ab-

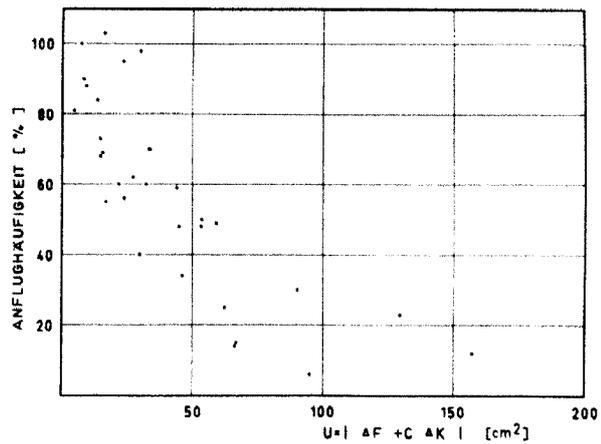


Abb. 8. Die Ergebnisse von Wehner. Koordinaten wie in Abb. 4 mit $C = 35 \text{ cm}^2$. Die Daten stammen aus Wehner (1968), Abb. 6, 7, 12 und 16 und Wehner (1969), Abb. 3

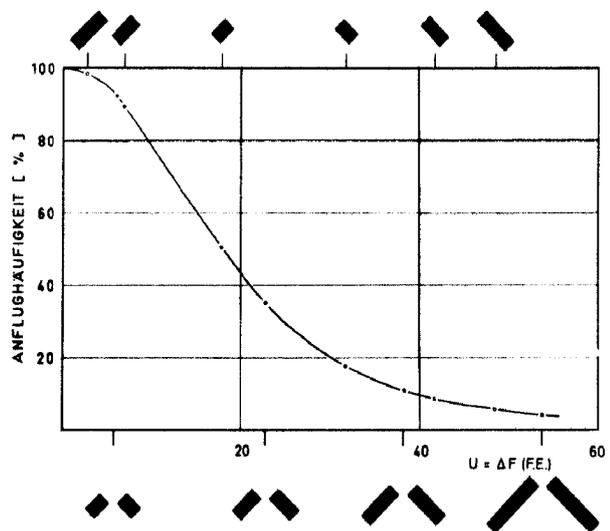


Abb. 9. Versuchsergebnisse von Wehner (1971) nach den Daten von Tab. 6. Weitere Erklärungen im Text

schluß dieser Dressur. Der neue Parameter sei dabei die „Richtung eines Balkens“. Beide Folgerungen lassen sich nicht als zwingend aufrechterhalten, da diese Versuchsergebnisse auch mit der hier diskutierten Unterschiedsfunktion beschrieben werden können. Dies soll im folgenden durch eine kurze Überschlags-rechnung gezeigt werden, wobei der Einfachheit halber $C_2 = 0$ gesetzt, der sowieso bei diesen Figuren geringe Einfluß der Konturen-längendifferenz also vernach-lässigt werden soll.

Zunächst hat Wehner (1971) auf zwei senkrecht zueinander stehende, paarweise gleichlange Balken dressiert. Die Ergebnisse sind in Abb. 9 (volle Kreise) dargestellt und durch eine Näherungskurve verbunden. Auf der Ordinate ist die Anflughäufigkeit, auf der

Abszisse der Wert ΔF in relativen Einheiten und als Einschubfiguren die jeweils untersuchten Balkenpaare angegeben. In einer zweiten Versuchsreihe wurde zunächst die positive Figur, die in allen Versuchen dieser Reihe dieselbe blieb, im Testversuch aber nur zwei negative, nicht mehr die positive Figur angeboten. Aus den berechneten ΔF -Werten (die zugehörigen negativen Figuren sind in Abb. 9 jeweils am oberen Rand dargestellt), können die theoretisch zu erwartenden Anflughäufigkeiten aus Abb. 9 graphisch bestimmt werden. Diese Werte sind in Tab. 6 dargestellt. Um sie mit den gemessenen Werten von Wehner (1971) vergleichen zu können, müssen sie paarweise so normiert werden, daß der jeweils größere Wert 100% erreicht. Der Vergleich in Tab. 6 zeigt, daß die Versuche qualitativ durch die Funktion $U = \Delta F$ beschrieben werden können, wobei lediglich der letzte, graphisch bestimmte Wert zu niedrig liegt. Das könnte daran liegen, daß durch die Versuchssituation, bei der nur zwei der positiven Figur sehr unähnliche negative Figuren angeboten werden, die Zahl der Neutralwahlen (Jander, 1968) stark erhöht ist. In diesem Fall wäre im Versuch ein kleinerer Unterschied in der Anflughäufigkeit auf beide Figuren zu erwarten. Die Abweichung könnte aber auch dadurch verursacht sein, daß der Term ΔF den bei der Biene vorliegenden Mechanismus nicht gut genug beschreibt. Wählt man statt des Terms ΔF die einfachere Funktion $\frac{R^+ + R^-}{G}$, so erhält man nämlich eine bessere Beschreibung, wie

Tabelle 6. Ein Vergleich der von Wehner (1971) gemessenen Unterscheidungen (Anflughäufigkeiten) mit den nach Berechnung der Unterschiedswerte ΔF aus Abb. 9 graphisch bestimmten und normierten theoretisch zu erwartenden Unterscheidungen. Die Näherungskurve in Abb. 9 wurde nach den Werten der ersten vier Versuche gezeichnet. Als Figuren wurden Balken gleicher Breite (50°), verschiedener Länge und verschiedener Neigung verwandt. Angegeben ist jeweils die Länge in Winkelgraden (Wehner, 1971) und in Klammern die Steigung der Längsachse der Figur. Die Unterschiedswerte ΔF sind in relativen Flächeneinheiten angegeben

Figur		ΔF (F.E.)	Unterscheidung (%)		
positive	negative		graph.	norm.	Wehner (1971)
130(+1)	130(-1)	53,9			4
110(+1)	110(-1)	38,6			11
90(+1)	90(-1)	22,9			35
70(+1)	70(-1)	5,5			92,5
130(+1)	110(+1)	2,6	98	100	100
130(+1)	110(-1)	48,6	6	6	4
130(+1)	90(+1)	6,8	89	100	100
130(+1)	90(-1)	42,0	9	10	8
130(+1)	70(+1)	17,7	50	100	100
130(+1)	70(-1)	31,8	17	34	51,5

folgende Werte zeigen: 4%–5%, 8%–9%, 52%–47% (jeweils der erste Wert ist der gemessene, der zweite der theoretisch zu erwartende Wert).

c) In den Experimenten, die v. Weizsäcker (1968, 1970) durchgeführt hat, wurde die Dressurfläche von unten beleuchtet. Außer schwarzen Figuren vor hell beleuchtetem Untergrund verwandte er auch hell beleuchtete Figuren vor schwarzem Untergrund. Zudem wurde die Intensität der Beleuchtung in den einzelnen Versuchen variiert. Daher ist nicht zu erwarten, daß die Ergebnisse sämtlicher Versuche durch die Funktion $U = |\Delta F + C \cdot \Delta K|$ einheitlich darstellbar sind. Die verschiedenen Faktoren, die notwendig sind, um für die einzelnen Versuche eine bestmögliche Beschreibung, d. h. eine möglichst geringe Streuung um eine Näherungsfunktion $y = 100 \exp(-k \cdot x)$ zu erhalten, sind zusammen mit den berechneten Streuungen in Tab. 7 dargestellt. Die einzelnen Versuche sind dabei mit den Nummern der jeweiligen Abbildungen bei v. Weizsäcker (1968) bezeichnet. Während der Faktor k für alle Versuche einigermaßen konstant bleibt, unterliegt der Gewichtsfaktor C deutlichen Schwankungen. Dabei scheint der Wert von C immer dann klein zu sein, wenn schwarze Figuren vor hellem Untergrund verwandt wurden (Nr. 5, 6, 10, 11, 13), während der Wert von C dann groß zu sein scheint, wenn helle Figuren vor dunklem Untergrund untersucht wurden (Nr. 7, 8, 12). Eine Ausnahme bildet allerdings Nr. 14. Obwohl helle Figuren vor dunklem Untergrund untersucht wurden, ist $C = 0 \text{ cm}^2$. Die abweichenden Werte von Nr. 12 mit $C = 40 \text{ cm}^2$ und $k = 2,0 \text{ cm}^{-2}$ könnten durch die bei diesem Versuch abgeänderte Methode verursacht sein. Insgesamt sind aber die Zahlen der jeweils untersuchten Figurenpaare zu gering, um hierzu sichere Aussagen machen zu können.

Tabelle 7. Die Gewichtsfaktoren C sowie die Konstanten k der Näherungsfunktion $y = 100 \exp(-k \cdot x)$, für welche die Beschreibung der verschiedenen Versuche v. Weizsäckers (1968) die niedrigste Streuung ergibt. Die Numerierung bezieht sich auf die Abbildungsnummern bei v. Weizsäcker (1968), in Klammern sind die entsprechenden Abbildungsnummern bei v. Weizsäcker (1970) angegeben

Abb. Nr.	Gewichtsfaktor $C(\text{cm}^2)$	Konstante $k(\text{cm}^{-2})$	Standardabweichung
5 (5)	1,0	3,5	$\pm 11,7\%$
6 (6)	2,0	3,5	$\pm 12,7\%$
7 (7)	5,0	4,0	$\pm 8,1\%$
8 (8)	5,0	3,5	$\pm 5,7\%$
10	1,5	7,0	$\pm 4,7\%$
11 (9)	0	2,5	$\pm 11,8\%$
12	40,0	2,0	$\pm 12,6\%$
13 (10)	1,5	6,0	$\pm 8,3\%$
14 (11)	0	4,0	$\pm 6,5\%$

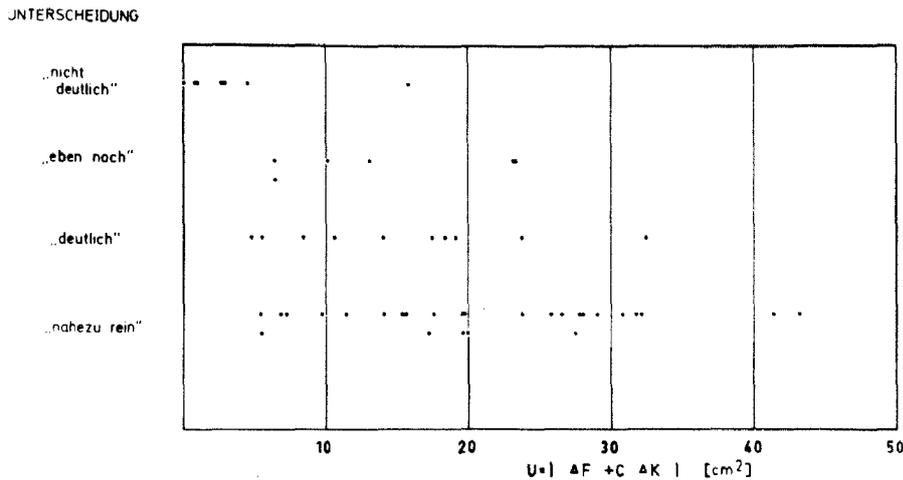


Abb. 10. Die Ergebnisse von Hertz (1933). Auf der Ordinate sind die qualitativen Begriffe angegeben, mit deren Hilfe Hertz (1933) die Ergebnisse formulierte. Abszisse wie in Abb. 4 mit $C = 30 \text{ cm}^2$

Wie die angegebenen Streuungen zeigen, sind also auch diese Versuche mit den entsprechenden Gewichtsfaktoren durch die Funktion $U = |\Delta F + C \cdot \Delta K|$ zu beschreiben. Auf den Teil der Experimente von v. Weizsäcker (1970), in denen während des Versuches die Helligkeit der Figuren oder des Untergrundes geändert wurde, soll hier nicht näher eingegangen werden.

d) Die Versuche, die Hertz (1933) veröffentlicht hat, sind mit den Ergebnissen der neueren Arbeiten nur schlecht vergleichbar, da sie ihre Versuche nicht mit Einzelbienen, sondern mit einer Schar von etwa 30 Bienen durchgeführt hat. Da die Bienen nicht markiert waren, konnten während des Versuches Neulinge in dieser Schar nicht erkannt werden. Dadurch können die Ergebnisse durch Spontantendenzen, welche undressierte Bienen zeigen, verfälscht sein. Außerdem formulierte Hertz (1933) die Unterscheidung nicht quantitativ, sondern mit Hilfe der Begriffe „nahezu rein, deutlich, eben noch, nicht deutlich“. Deshalb ist nicht zu erwarten, daß ihre Ergebnisse durch irgendeine Funktion sehr gut beschrieben werden können. Wie auf Abb. 10 zu erkennen ist, ist für den Gewichtsfaktor $C = 30 \text{ cm}^2$ dennoch eine gewisse Abhängigkeit von dieser Funktion zu finden.

F. Diskussion

Auf Grund der in Abschn. D und E dargestellten Ergebnisse kann also festgestellt werden, daß die Unterschiedsfunktion $U = |\Delta F + C \cdot \Delta K|$ einen großen Teil der eigenen Daten sowie der Daten aus der Literatur zu beschreiben vermag. Damit ist eine quantitative Beziehung für den Mechanismus des Formensehens auch komplizierterer Figuren gefunden worden.

Allerdings muß auf Grund der vorliegenden Ergebnisse festgestellt werden, daß diese Unterschiedsfunktion sicher nicht als vollständige Beschreibung des Formensehens der Honigbiene anzusehen ist. So können einige meiner Ergebnisse nicht mit dieser Funktion beschrieben werden, wonach vermutet werden mußte, daß in einzelnen Versuchen noch andere, nicht quantitativ erfaßte Parameter eine Rolle spielen. Auch andere Ergebnisse, wie die der Unterscheidung von Figuren, deren Kontrastverhältnis verschiedenes Vorzeichen besitzt (Wehner, 1971), und die unterschiedliche Gewichtung von Flächenteilen in verschiedenen Bereichen des Gesichtsfeldes (Wehner, 1972) verlangen nach einer Erweiterung dieser Funktion. Die Annahme, daß bezüglich der Variation der Gewichtsfaktoren eine problemorientierte Parameterwahl vorliegt, konnte zwar wahrscheinlich gemacht, wie in den anderen Arbeiten (Mazochin-Porshnyakov, 1969, Wehner, 1971) jedoch nicht bewiesen werden. Insbesondere ist der Mechanismus einer eventuell vorliegenden problemorientierten Parameterwahl völlig ungeklärt.

Auch folgende Überlegungen werden unter Umständen eine Abänderung dieser Unterschiedsfunktion nötig machen. Aus den Ergebnissen Schnettlers (1968) folgt, und v. Weizsäcker (1970) konnte dies durch weitere Versuche noch deutlicher machen, daß für die Unterscheidung der Vierstrahlsterne gegen Sechstrahlsterne (Abb. 6) zwar ein Maximum der Anflughäufigkeiten vorliegt, aber keine Figurenpaare gefunden werden können, die wirklich verwechselt werden. Die Figuren innerhalb jeder dieser beiden Reihen können im Prinzip stufenlos ineinander überführt werden. Nach den Überlegungen in Abschnitt C stellen daher die im n -dimensionalen Punktraum jeder Figur zugeordneten Punkte einer Reihe einen stetigen

Kurvenzug dar. Würde nun an jeder Figur von der Biene nur ein einziger Parameter gemessen, so müßten bei jedem Maximum der Verwechslung immer Figurenpaare auftreten, die vollständig verwechselt werden. Dies gilt auch für den Fall, daß zwar mehrere Parameter an einer Figur gemessen werden, diese aber in der Unterschiedsfunktion so verrechnet werden, daß sich die Ergebnisse der einzelnen Parametervergleiche zu Null ergänzen, also verschiedenes Vorzeichen besitzen können. Da bei den Versuchen keine vollständige Verwechslung auftritt, folgt, daß an jeder Figur mindestens zwei unabhängige Parameter gemessen werden. Außerdem müssen die beiden Parameterpaare so verrechnet werden, daß nur dann vollständige Verwechslung ($U=0$) auftritt, wenn die Werte der beiden entsprechenden Parameter paarweise übereinstimmen. Die Unterschiedsfunktion mußte also unter der Annahme, daß nur zwei Parameter P_1 und P_2 an jeder Figur gemessen werden, die Form $U = |f_1(P_1^+, P_1^-)| + |f_2(P_2^+, P_2^-)|$ besitzen. Dies entspricht nicht genau der hier diskutierten Unterschiedsfunktion. Da allerdings auch der Flächenvergleich als ein Parameterverfahren mit sehr vielen Parametern aufgefaßt werden kann, die durch den Wert der in jedes Ommatidium fallenden Lichtintensität dargestellt werden, würde diese Bedingung im Prinzip bereits durch die Funktion $U = \Delta F$ erfüllt.

Da in der überwiegenden Anzahl der vorliegenden Versuche die Gesamtfläche der positiven und die der negativen Figur gleich war, kann über die Notwendigkeit des Faktors F^+ im Term ΔF nur sehr wenig ausgesagt werden. Lediglich einige Ergebnisse Wehners (1968, 1969) ergeben eine deutlich bessere Beschreibung mit dem Faktor F^+ . Bei den übrigen Versuchen könnte dieser Faktor durch unwesentliche Änderungen des Gewichtsfaktors C_1 ersetzt werden. Andererseits werden bestimmte Ergebnisse von Wehner (1971) besser durch den Term $\frac{R^+ + R^-}{G}$ beschrieben (Abschn. E).

Die unsymmetrischen Unterscheidungen können nach der hier diskutierten Unterschiedsfunktion rein formal durch unterschiedlichen Flächeninhalt beider Figuren, durch unterschiedliche Konturenlänge sowie durch Änderung der Gewichtsfaktoren C_1 und C_2 hervorgerufen werden. Auch andere, noch unbekannte Parameter könnten eine Rolle spielen. Aus den vorangegangenen Überlegungen und der Tatsache, daß auch eine Reihe von flächengleichen Figuren unsymmetrisch unterschieden werden, folgt, daß dabei der Anteil des Flächeninhaltes wahrscheinlich nur einen geringen Einfluß hat. Der Einfluß der beiden anderen Größen ist von Versuch zu Versuch verschieden. Es werden sowohl Figurenpaare mit gleicher Konturen-

länge als auch solche mit sehr ähnlichen Gewichtsfaktoren unsymmetrisch unterschieden. Der Wert der Gewichtsfaktoren hängt wahrscheinlich von den Versuchsbedingungen (Dressuranordnung, Vordressur, Art der Figuren) ab. Hierauf und auf das mögliche Auftreten von weiteren Parametern soll in einer späteren Arbeit eingegangen werden. Der Term der Konturenlängendifferenz ΔK könnte der Ausdruck einer Spontan Tendenz der Bienen auf die konturenreichere Figur sein (Wolf, 1935). Inwieweit es möglich ist, durch gezielte Dressur diesen Term $C_2 \cdot \Delta K$ zu verringern, soll ebenfalls in einer weiteren Arbeit untersucht werden.

Herrn Professor Dr. U. Bäßler sowie Herrn Professor Dr. B. Hassenstein und seinen Mitarbeitern, insbesondere Herrn Dr. B. Schnetter danke ich für viele kritische Diskussionen.

Literatur

- Frisch, K. von: Der Farbensinn und Formensinn der Bienen. Zool. Jb. (Physiol.) **35**, 1–188 (1915).
- Hertz, M.: Über figurale Intensitäten und Qualitäten in der optischen Wahrnehmung der Biene. Biol. Zbl. **53**, 10–40 (1933).
- Hertz, M.: Zur Physiologie des Formen- und Bewegungssehens. III. Z. vergl. Physiol. **21**, 604–615 (1934).
- Hertz, M.: Die Untersuchungen über das Formensehen der Honigbiene. Naturwissenschaften **23**, 618–624 (1935).
- Jander, R.: Über die Ethometrie von Schlüsselreizen, die Theorie der telotaktischen Wahlhandlung und das Potenzprinzip der terminalen Cumulation. Z. vergl. Physiol. **59**, 319–356 (1968).
- Mazochin-Porshnyakov, G. A.: Die Fähigkeit der Bienen, visuelle Reize zu generalisieren. Z. vergl. Physiol. **65**, 15–28 (1969).
- Metzger, W.: Gesetze des Sehens. 1. Aufl. Frankfurt a. M.: Kramer 1953.
- Schnetter, B.: Visuelle Formenunterscheidung der Honigbiene im Bereich von Vier- und Sechsstrahlesternen. Z. vergl. Physiol. **59**, 90–109 (1968).
- Wehner, R.: Die Bedeutung der Streifenbreite für die optische Winkelmessung der Biene (*Apis mellifica*). Z. vergl. Physiol. **58**, 322–343 (1968).
- Wehner, R.: Der Mechanismus der optischen Winkelmessung bei der Biene (*Apis mellifica*). Zool. Anz., Suppl.-Bd. **33**, 586–592 (1969).
- Wehner, R.: The Generalisation of Directional Visual Stimuli in the Honey Bee, *Apis mellifera*. J. Insect Physiol. **17**, 1579–1591 (1971).
- Wehner, R.: Dorsoventral Asymmetry in the Visual Field of the Bee, *Apis mellifica*. J. comp. Physiol. **77**, 256–277 (1972).
- Weizsäcker, E. U. von: Dressurversuche und Überlegungen zum Formensehen der Honigbiene, insbesondere unter wechselnden Helligkeitsbedingungen. Dissertation Universität Freiburg (1968).
- Weizsäcker, E. U. von: Dressurversuche zum Formensehen der Biene, insbesondere unter wechselnden Helligkeitsbedingungen. Z. vergl. Physiol. **69**, 296–310 (1970).
- Wolf, E.: Der Einfluß von intermittierender Reizung auf die optische Reaktion von Insekten. Naturwissenschaften **23**, 369–371 (1935).

Dr. Holk Cruse
z. Z. Max-Planck-Institut
für biologische Kybernetik
D-7400 Tübingen, Spemannstr. 38
Bundesrepublik Deutschland