

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz.)

EXPERIMENTELLE UNTERSUCHUNGEN AN BIENEN UND AMEISEN ÜBER DIE FUNKTIONSWEISE DER STIRNOCELLEN.

Von

ERWIN MÜLLER

(Klagenfurt).

Mit 10 Textabbildungen.

(Eingegangen am 3. Dezember 1930.)

Inhaltsübersicht.		Seite
Einleitung		348
Literaturübersicht		349
Material und Methoden		351
Versuche mit Bienen		353
1. Versuchsreihe		353
2. Versuchsreihe		356
Anordnung für die folgenden Versuchsreihen		357
3. Versuchsreihe		359
4. Versuchsreihe		361
Versuche mit <i>Camponotus</i> -Weibchen		367
1. Versuchsreihe		367
2. Versuchsreihe		368
Diskussion		370
Anhang: Ergänzende Untersuchungen über den Verlauf der Ocellarnerven- fasern und über Pigmentverschiebung im Ocellus		378
Zusammenfassung		381
Schluß		382
Literaturverzeichnis		383

Einleitung.

Es existieren zahlreiche Untersuchungen über den Bau der Ocellen, über ihre Funktion trotz des Alters der Ocellenforschung fast nur Hypothesen. Man ist nicht in der Lage, sich aus der vorhandenen Literatur ein Bild über ihre Funktionsweise zu machen, da die Hypothesen der einzelnen Autoren fast stets mehr oder minder stark voneinander abweichen. Der Grund hierfür liegt in dem fast stets negativen Ausgang ihrer Experimente. Es ist klar, daß vor allem Experimenten mit *positivem* Ausgang ausschlaggebende Entscheidung zukommt.

Schon die ersten Untersucher vor etwa 250 Jahren verstrichen Insekten, die beiderlei Augen, Ocellen und Komplexaugen, besitzen, die

einen oder die anderen, um aus etwaigen Ausfallserscheinungen auf ihre Funktion schließen zu können. Die Versuche wurden meistens im Freien oder auch im Zimmer, jedoch ohne besondere Versuchsanordnung angestellt, wobei als Versuchstiere meistens Arbeitsbienen oder Drohnen dienten. Soweit man jedoch entnehmen kann, waren die Versuche nicht methodisch aufgebaut und nicht genügend exakt durchgeführt, so z. B. die Technik der Augenausaltung mangelhaft. Versuche mit Einzeltieren, wie sie vielfach vorgenommen wurden, sind ganz unverlässlich. Erst eine größere Serie gleichbehandelter Tiere kann zeigen, ob nicht einerseits technische Fehler, z. B. bei der Augenausaltung, andererseits individuelle Unterschiede der Einzeltiere vorliegen; gibt es doch in einer oder mehreren Serien fast immer einzelne Tiere, die ein abnormales Verhalten zeigen.

Später zog man im Anschluß an vergleichende Untersuchungen über den Bau der Ocellen bei verschiedenen Insektengruppen Schlüsse auf die Funktion der Ocellen, ohne sie durch einen einzigen gelungenen Versuch unterstützen zu können. Erst in den letzten Jahrzehnten, mit dem Aufblühen der Tierphysiologie, wurden Methoden ausgearbeitet und Erkenntnisse gewonnen, die für die Anstellung und Deutung auch einfacher Versuche von wesentlicher Bedeutung sind.

Da die Theorien selbst jüngerer Autoren wie BOZLER (1926) und GÖTZE (1927) sich nicht miteinander decken, ergab sich eine Berechtigung zur neuerlichen Untersuchung der Frage nach der Funktion der Ocellen.

Literaturübersicht.

DEMOLL u. SCHEURING (1912) haben die ältere Literatur über Ocellenfunktion erschöpfend zusammengefaßt, wodurch sich eine weitere Besprechung derselben erübrigt. Sie stellten fest, daß die Sehbereiche der Ocellen in denen der Komplexaugen liegen und schlossen daraus, daß das Zusammenwirken beider Augenarten eine Entfernungslokalisation ermögliche.

Nach v. HESS (1920) ist das optische Auflösungsvermögen des Libellenocellus ungemein gering; durch seine optischen Eigenschaften soll er instande sein, geringe Lichtstärken auszunutzen und sich durch Pigmentwanderung an raschen Beleuchtungswechsel anzupassen. Die Aufgabe der Ocellen soll zu suchen sein in der Wahrnehmung kleiner Änderungen in der Beleuchtung, wodurch den Tieren die Auffindung einer besonderen, ihren Lebensgewohnheiten entsprechenden Lichtstärke erleichtert würde.

HOMANN (1924) hat sich als erster sehr eingehend experimentell mit der Frage der Ocellenfunktion beschäftigt. Er lackierte Arbeiterinnen von *Formica rufa* die Ocellen und untersuchte, bei welcher Entfernung die Ameisen auf Kugeln verschiedener Größe, die er ihnen näherte, eben anfangen zu reagieren, indem sie sich aufrichteten. Er fand eine bestimmte Größe des Seh winkels, die erforderlich ist, diese Reaktion auszulösen. Sie war gleich bei normalen wie bei ocellengeblendeten Tieren. Dieses klare Versuchsergebnis stellt die Theorie von DEMOLL und SCHEURING außer Diskussion. — Er fand weiter, daß Ameisen, denen die Facettenaugen überstrichen waren, sich wie blind verhielten. Ferner bestimmte er für die Ocellen einiger Insektenarten die Augenkonstanten, welche ergaben, daß

die Ocellen neben einem geringen Auflösungsvermögen eine große Lichtstärke besitzen. Es ergibt sich daher optimal ein verschwommenes Sehen. HOMANN kommt zu der Auffassung, daß die Ocellen die Perzeption von Licht und Lichtrichtung vermitteln in Fällen, wo die Lichtstärke der Komplexaugen nicht mehr ausreicht.

BOZLER (1926) stellte es sich zunächst zur Aufgabe, diese Anschauung zu überprüfen. Sein Versuchsobjekt, *Drosophila melanogaster*, erscheint positiv phototaktisch. Nach Ausschaltung der Komplexaugen fand er weder bei *Drosophila* noch bei einigen Drosophilen, die er vergleichsweise benutzte, irgendeine Phototaxis vor. Er fand weiterhin bei *Drosophila* eine relativ geringe Reizschwelle gegenüber Licht, bei welcher die Tiere eben noch positiv phototaktisch reagierten. Sie blieb gleich, ob nun die Ocellen ausgeschaltet waren oder nicht. Dadurch hält er die Theorie HOMANNs für widerlegt; denn wenn die Ocellen Helligkeits- und Richtungssehen vermitteln würden bei schwachem Licht, müßten Insekten mit laktierten Ocellen gegenüber solchen mit funktionstüchtigen erst bei einer relativ stärkeren Lichtintensität positiv phototaktisch reagieren.

BOZLER setzte weiterhin die Fliegen, die sich 15–30 Minuten im Dunkel befanden, plötzlich dem direkten Sonnenlichte aus, und bemerkte, daß die normalen Tiere sich etwas früher zu bewegen begannen und sich auch anfänglich lebhafter bewegten als die Ocellengeblendeten.

Bei einer Herabsetzung der Lichtmenge durch Vorhalten eines Schirmes fand BOZLER eine Verminderung der Bewegungsgeschwindigkeit bei lackierten Tieren, die soweit gehen konnte, daß die Tiere aufhörten sich zu bewegen, während normale ihre Bewegungen zum Licht nur schwach verlangsamen. Daraus schließt er (S. 170), „daß die Ocellen eine Bedeutung für die Photokinese haben“ und sich „sehr rasch an die bestehenden Beleuchtungsverhältnisse adaptieren können.“

In einem dritten Versuche dieser Art findet BOZLER eine Verstärkung der Phototaxis durch die Ocellen. 4 Tage nach der Blendung soll der erste dieser Versuche nicht mehr positiv ausfallen, wohl aber noch der zweite und dritte. BOZLER folgert endlich, daß die Ocellen „Stimulationsorgane“ seien, welche Auffassung er damit unterstützt, daß in dem einen Versuch anscheinend die Komplexaugen die Funktion der Ocellen zu übernehmen imstande sind. Ähnliches finden wir ja bei Stimulationsorganen. *Die Fähigkeit des Richtungssehens aber spricht BOZLER den Ocellen ab.*

GÖTZE (1927) untersuchte zahlreiche Hymenopteren bezüglich Vorkommens der Ocellen, deren Stellung, Gestalt und relativen Größe zu den Komplexaugen, Wölbung und Blickrichtung. Bemerkenswert ist sein Befund, daß die Ocellen offenbar getrennte Gesichtsfelder besitzen, daß der Blick der lateralen mehr seitlich, der des Medianocellus nach vorne gerichtet ist. Bei einer Überprüfung der Resultate BOZLERS hatte er mit Bienen keinen Erfolg, spricht sich aber darüber nicht genauer aus. Er stellt gegen BOZLER fest, daß nach Ausschaltung der Komplexaugen nach einiger Zeit eine deutliche positive Phototaxis auftritt, welche aufhört, wenn auch noch die Ocellen geblendet werden. Komplexaugenlose Bienen können sich sogar nach öfterer Fütterung zum Flug gegen ein Fenster erheben. Weiter sollen bei Kriechversuchen gegen ein Licht ocellengeblendete Bienen von ihrer geradlinigen Kriechbahn durch Bewegung der Unterlage leichter abzulenken sein als normale und auch bei Zweilampenversuchen (ebenfalls bei Drehung der Unterlage) von den zwei Lampen gewöhnlich nicht mehr die stärkere bevorzugen, wie es normale tun.

Die Bienen sollen sich bei diesen Versuchen nur sehr selten zum Flug erheben; normale konnten jedoch leicht zum Fliegen veranlaßt werden, wenn über die Kriechbahn ein weißes Papier gehalten wurde, stirnnaugenlose dagegen viel

schwerer. Auch im Freien fliegende Bienen zeigten nach Blendung der Ocellen Ausfallserscheinungen, indem sie vor den Dressurkästen nicht mehr herum-schwirrten. Hieraus, sowie aus der Beobachtung, daß Bienenblüten hauptsächlich von unten zugänglich sind, so daß sie beim Anflug mit den Ocellen fixiert werden können, kommt GÖTZE zu dem Schlusse (S. 260), „daß die Ocellen bei der Zieleinstellung auf ruhende Gegenstände aus dem Flug eine wesentliche Rolle als Hilfsorgane der Komplexaugen spielen.“

Eine weitere Beobachtung an Bienen, die ich genauer untersuchte, sei hier wiedergegeben (S. 254): „Bei Zimmertemperaturen unter 14° und nach längerem Hungern sind sie negativ phototaktisch. Bei höheren Temperaturen und gefüttert reagieren sie positiv und zwar besonders lebhaft, je höher die Temperatur ist und wenn die Fütterung unmittelbar vor dem Versuch stattfand.“ Wir werden sehen, daß die erstere Behauptung durchaus nicht immer Gültigkeit hat.

Material und Methoden.

Mir schien es notwendig, zwei verschiedene, nahe verwandte Arten zu untersuchen, um die Versuchsergebnisse, die ich von einer Art erhalten würde, mit der zweiten Art kontrollieren zu können. Von meinen Versuchsobjekten verlangte ich folgende Eigenschaften:

1. Mußten sie ausgeprägt gut entwickelte Ocellen und Komplexaugen besitzen.
2. Mußten die Versuchstiere leicht und in beliebiger Menge zu beschaffen sein.
3. Mußten sie genügend groß sein, um ihnen gegebenenfalls auch nur einen oder zwei Ocellen überstreichen zu können.
4. Sollte eine Art in den Versuchen hauptsächlich positiv, die andere negativ phototaktisch erscheinen.
5. Sollte ihre Psychobiologie möglichst weitgehend erforscht sein.

Diese Bedingungen erfüllten mir *Apis mellifica* L. und *Camponotus ligniperdus* LATR. Von *Apis* verwendete ich die Arbeiterinnen, von *Camponotus* Weibchen. Beide Arten bieten besonderes Interesse, die Bienen, weil schon vielfach an ihnen versucht wurde, die Funktion der Ocellen zu klären, *Camponotus*, weil bei dieser Art die Ocellen nur den fliegenden Geschlechtstieren zukommen, während die niemals flugbefähigten Arbeiter keine besitzen.

Das Versuchsvolk, dem die Bienen für die Untersuchungen entnommen wurden, stammte aus Graz. Die Bienen schienen mir identisch mit der Kärntner Rasse.

Die Ameisen entnahm ich Anfang Juni Nestern, die ich auf freien Flächen im Walde am „Lineck“ bei Graz fand. Ich verwendete für die Versuche ausschließlich Weibchen, da die Männchen zu hinfällig sind; die ocellenlosen Arbeiter weisen phototaktische Indifferenz auf. Da die Weibchen noch Flügel besaßen und sich außerdem zahlreich in den Nestern vorfanden, darf ich annehmen, daß sie noch nicht befruchtet waren. Sie sind sehr leicht am Leben zu halten und verlangen fast keine Pflege. Lebensbedingung ist nur, daß sie genügend Feuchtigkeit umgibt. Anfangs hielt ich sie in kleinen Holztrögen, die mit einem Drahtgitter überspannt waren. Es gingen mir jedoch viele Tiere infolge zu geringer Luft-

feuchtigkeit zugrunde. Deshalb brachte ich sie später in einer Höchstzahl von 20 Stück in kleine Glaströge von etwa $5 \times 5 \times 18$ cm Größe. Zugedeckt wurde mit einer Glasplatte. Zur Feuchthaltung des Raumes diente ein kleiner Badeschwamm, der mit Wasser getränkt war. Gelegentlich fütterte ich Bienenhonig, welchen die Tiere, wenigstens nach längerer Gefangenschaft, gerne annahmen. Man kann sie aber auch einige Monate hungern lassen, ohne daß sie in ihrem normalen Gebaren beeinträchtigt werden oder gar zugrunde gehen. Ihr Abdomen ist mit großzelligem Fettgewebe erfüllt, von dem sie zehren. Auch die Bienen kamen für kürzere oder längere Zeit in solche Glaströge, wie später beschrieben werden soll.

Zum Ausschalten der Ocellen diente ein Überzug aus schwarzem Wachs. Dieses verfertigte ich aus einer Mischung von käuflichem Ruß und Bienenwachs. Den Schmelzpunkt dieser Mischung konnte ich durch Zusatz von Paraffinum liquidum herabsetzen. Besonders für *Camponotus* erwies sich Wachs als sehr geeignet. Das übliche Blendemittel, Nigrosinlack (eine Lösung von alkohollöslichem Nigrosin und Schellack in absolutem Alkohol), sprang binnen kurzem vom glatten Chitin des Kopfes ab, der Wachsüberzug hingegen hielt monatelang und fiel in



Abb. 1. Drahtschlinge zum Überziehen der Ocellen mit Wachs. *a* dünner, *b* starker Kupferdraht. Bei *c* wird mittels Flamme erwärmt.

den seltensten Fällen ab. Auch gab ich dieser Methode des Ausschaltens der Ocellen noch deshalb den Vorzug, weil der Wachsüberzug sofort nach dem Auftragen erhärtet. Dadurch gewinnt man viel Zeit. Nigrosinlack muß erst eine Weile, wenn auch nur kurze Zeit, trocknen. Dabei müssen die Versuchstiere, besonders die sich lebhaft bewegenden Bienen, festgehalten werden und machen dabei stets Befreiungsversuche, wodurch die Antennen nur zu leicht verschmiert werden. Solche Tiere sind natürlich für exakte Versuche nicht mehr verwendbar und müssen ausgeschaltet werden. Auch überzeugte ich mich durch genügend viele Kontrollversuche mit Tieren, die mit Nigrosinlack geblendet waren, daß der Wachsüberzug gegenüber dem Lackieren das Versuchsergebnis nicht verändert. Aufgetragen wurde das Wachs mittels einer kleinen Drahtschleife aus verschieden starkem Kupferdraht, wie sie Abb. 1 zeigt. Sie wurde über einer Flamme erwärmt und in das Wachs mit dem dünnen, vorn etwas aufgebogenen Ende eingedrückt, wodurch etwas Wachs verflüssigt wurde und haften blieb. Durch Aufdrücken des nach oben gebogenen Endes konnten zwei Ocellen zugleich, durch Berührung mit der etwas abgestumpften Spitze ein Ocellus allein mit Wachs überzogen werden. Wurde viel Wachs auf dem Draht haften gelassen, so konnte ich auch alle Ocellen zugleich verdecken.

Der einfache Wachsüberzug ist vielleicht nicht vollkommen lichtdicht, was aber nicht viel bedeutet, da ja das Perzeptionsvermögen der Ocellen durch den Überzug doch als praktisch ausgeschaltet gelten kann gegenüber jenem der Komplexaugen, die das Licht ungeschwächt erhalten. Schließlich konnte auch durch öfteres Auftragen von Wachs die

Schicht verstärkt werden. Kontrollversuche ergaben aber, wenigstens bei der Oellenblendung, gleichartige Reaktionen, so daß ein einfacher Überzug praktisch genügte.

Übrigens ist auch ein einfacher Überzug aus Nigrosinlack (starke Lösung !) nicht völlig lichtdicht, wie ich mich überzeugen konnte. Dies mußte bei der Blendung der Komplexaugen besonders berücksichtigt werden.

Da es notwendig war, daß die Köpfe der zu blendenden Tiere vollkommen ruhig waren, brachte ich die Insekten in Glasröhrchen, ähnlich wie sie BOZLER verwendete, und fixierte sie von rückwärts mit einem Pinsel. Die Antennen schob der Zeigefinger der linken Hand vorsichtig beiseite, die rechte Hand nahm die Blendung vor.

Während die Ameisen fast nie versuchten aufzufliegen, mußten den Bienen für die Kriechversuche die Flügel bis auf kurze Stummel abgeschnitten werden.

Für morphologische Untersuchungen wurden den Tieren die Köpfe abgeschnitten und die Gehirne herauspräpariert. Es wurde die Chitinschicht knapp hinter den Komplex- und Stirnagen durchschnitten, die beiden Chitinstücke getrennt und das Gehirn, das meist am vorderen Chitinstück haften blieb, mit allen Augen unter der Präparierlupe in physiologischer Kochsalzlösung herauspräpariert. Die Komplexaugen litten darunter zwar sehr. Dies war aber für meine Untersuchungen über die Innervierung der Oellen belanglos. Die Oellen blieben in mehr oder weniger verzerrter Gestalt erhalten. Um eine eventuelle Pigmentwanderung in ihnen festzustellen, war es notwendig, sie möglichst natürlich zu fixieren. Dazu wurden die Köpfe, nachdem die Freßwerkzeuge knapp unter den Ansatzstellen der Antennen abgeschnitten worden waren, sogleich fixiert und die Gehirne mit den ansitzenden Oellen erst nachträglich in Alkohol herauspräpariert. Bei diesem Herauspräparieren nach der Fixierung sind die Gehirne, da sie hart werden, vielfach nicht unverletzt.

Fixierung: PETRUNKEWITSCH oder CARNOY. Fixierdauer 10 Minuten, hierauf durch Alkohol und Xylol in Paraffin. Schnittdicke 5μ . Geschnitten wurde hauptsächlich frontal, gefärbt mit BENDAS Eisenhämatoxylin, differenziert in Liquor ferri sulfurici ($20 \times$ verdünnt), oder mit 1%iger Eisenchloridlösung. Nach dieser Färbung treten die Ocellarnervenfasern ziemlich deutlich hervor. Eventuelle Gegenfärbung mit Bordeaux.

Versuche mit Bienen.

1. Versuchsreihe.

Wie bemerkt, schreibt GÖTZE, daß die Bienen bei einer Temperatur von 14° abwärts negativ phototaktisch seien. Eine Beobachtung an den Ameisen, von der später gesprochen werden soll, bewog mich, solche durch Kälte negativ gewordene Bienen auf ihr phototaktisches Verhalten zu untersuchen, nachdem ihnen die Oellen ausgeschaltet worden waren.

Für diesen Versuch entnahm ich die Bienen aus dem Futterloche im Deckel eines kleinen Bienenvolkes. Sie saßen ganz ruhig auf dem Oberteil des Rähmchens, wurden einzeln mit der Pinzette an den Flügeln

gefaßt und herausgehoben, und zu je 10—15 Stück in die zum Anklammern mit Papier ausgekleideten Glasgefäße gebracht, nachdem die Ocellen verdeckt bzw. zu Kontrollversuchen normal belassen waren. Eine Phiole mit Honigzuckerteig versorgte die Bienen mit Nahrung. (Honigzuckerteig besteht aus Staubzucker, der mit so viel Honig geknetet wird, bis ein konsistenter Teig entsteht.)

Es ist nicht günstig, sofort nach der Ocellenblendung mit den Versuchen zu beginnen. Die Bienen sind durch den Druck des Pinsels auf das Abdomen, der eine Atmungsbehinderung verursacht, etwas langsam in ihren Bewegungen, auch vielfach nicht geneigt, irgendeine Phototaxis zu zeigen. Nach einer halben Stunde etwa sind sie aber verwendbar. Die Gefäße befinden sich während dieser Zeit in ganz schwachem diffusum Tageslicht bei einer Temperatur von etwa 20° C, wenn nötig im Thermostaten.

Begreiflicherweise mußten diese Versuche, um mit Kälte arbeiten zu können, im Winter gemacht werden. Als ich diesen Versuch zum erstenmal ausführte, ließ ich eine größere Anzahl Versuchstiere auf dem Boden eines Zimmers kriechen, dessen Fenster ich so lange geöffnet hatte, bis die Temperatur auf 10° gesunken war. Beinahe alle *ocellengeblendeten* Bienen, die ich durch einen Farbfleck auf dem Thoraxrücken gekennzeichnet hatte, *reagierten* sofort *positiv phototaktisch*, während sich *die normalen entgegengesetzt* verhielten, ein geradezu verblüffender Anblick. Die jeweilige Phototaxis blieb bis zur Erstarrung bestehen, wie auch in allen weiteren Versuchen dieser Art.

Man könnte die Behauptung aufstellen, daß das Zuströmen kalter Luft aus dem Fenster die Tiere beeinflusste und daß die Ocellen daher möglicherweise Organe zur Perzipierung verschieden temperierter Luftströmungen seien. Das phototaktische Verhalten der Tiere blieb jedoch auch bei geschlossenen Fenstern ganz gleich, wenn nur die Temperatur entsprechend niedrig war. Für weitere Versuche ließ ich die Bienen auf einem Tisch, der in der Nähe des Fensters stand, einzeln kriechen. Hatten sie den Rand des Tisches erreicht, so ließ ich sie auf ein Stückchen Papier oder Drahtgitter laufen und setzte sie wieder in die Mitte des Tisches. Es ist hierbei gleichgültig, ob man Lampen- oder Tageslicht verschiedener Intensität benutzt, das Resultat wird nicht merklich verändert.

Höchst eigenartig ist aber, daß *sich die Bienen* in diesem Versuch *an den Ausfall der Ocellen gewöhnen*, und zwar *um so schneller, je mehr Licht sie in der Zeit, die von der Blendung bis zum Versuch vergangen ist, erhalten*. Bringt man eine Serie von Versuchstieren in die Dunkelheit, so bleibt ihr phototaktisches Verhalten unverändert bestehen, wie Versuche vor und nach der Dunkelhaft zeigen. Es spricht dies dafür, daß jenes abnorme phototaktische Verhalten der ocellengeblendeten Bienen in der Kälte tatsächlich lediglich dem Ausfall der Ocellen zuzuschreiben ist.

Von den zahlreichen Versuchsprotokollen, die alle dasselbe besagen, seien hier einige als Belege wiedergegeben. Sie zeigen das phototaktische

Verhalten der Bienen bei einer Temperatur von 8° C, bei welcher die Tiere im Falle längerer Einwirkung allmählich erstarren. Stets konnte ich beobachten, daß die Umkehr der Phototaxis bei normalen Bienen zwar schon bei einer Temperatur von 16° abwärts auftritt, nahm aber diese niedrige Temperatur, um die Versuchsdauer abzukürzen, denn bei höheren Temperaturen braucht es länger, bis die Kälte auf die Bienen einwirkt und sie negativ werden. Übrigens herrschen hier individuelle Unterschiede. Manche sind bei 15° sofort negativ phototaktisch, bei anderen dauert es längere Zeit. Man kann manchmal auch schon negativ gewordene Bienen wieder vorübergehend positiv machen, indem man die Unterlage, auf der sie kriechen, umdreht, so daß ihre Köpfe wieder dem Licht zugekehrt werden. Auch durch Störungen, wie Anblasen oder Berühren kann dies erreicht werden, doch nicht immer und stets vorübergehend.

Tabelle 1.

Datum und Tageszeit	Normale Bienen			Bienen mit ausgeschalteten Ocellen		
	Gesamtzahl	Positiv	Negativ	Gesamtzahl	Positiv	Negativ
28. II. 1929						
10 Uhr	16	2	14	17	15	2
11 Uhr	15	1	14	17	13	4
12.30 Uhr	15	1	14	16	12	4
15 Uhr	15	2	13	14	12	2
1. III. 1929						
10 Uhr	12	1	11	13	1	12
12 Uhr	12	0	12	13	0	13

Tabelle 1 zeigt, wie sich die Bienen an den Ausfall der Ocellen bei schwachem Licht gewöhnen. Am 28. Februar des Jahres 1929 war der Himmel stark bewölkt, die Lichtmenge, die die Bienen traf, trotzdem sie in nächster Nähe des Fensters aufgestellt waren, ziemlich gering. Zu den angegebenen Zeiten untersuchte ich ihr phototaktisches Verhalten. Wir finden, daß ocellengeblendete Bienen erst am nächsten Tage, der sonnig war, negativ werden, wie die normalen gleich von Anfang an. Während der Nacht fand keine Belichtung statt.

Tabelle 2.

Datum und Tageszeit	Normale Bienen			Bienen mit ausgeschalteten Ocellen		
	Gesamtzahl	Positiv	Negativ	Gesamtzahl	Positiv	Negativ
28. II. 1929						
10.30 Uhr	16	1	15	15	12	3
1. III. 1929						
10.30 Uhr	15	2	13	15	13	2
12.30 Uhr	15	1	14	14	0	14

Tabelle 2 zeigt einen zeitlichen Parallelversuch. Die Bienen kamen jedoch, nachdem am 28. Februar um 10.30 Uhr der erste Versuch gemacht worden war, in die Dunkelheit. Die ocellengeblendeten Bienen sind am nächsten Tage um 10.30 Uhr im Gegensatz zu denen in Tabelle 1 noch fast alle positiv phototaktisch, um 12.30 Uhr alle negativ, nachdem sie inzwischen im starken, diffusen Licht gestanden hatten. Dieser Versuch beweist eindeutig, daß ohne Licht keine Gewöhnung an den Ausfall der Ocellen stattfindet. Um jedoch ganz sicher zu gehen, daß nicht etwa die Gefangenschaft außerhalb des Stockes und im Licht nur eine scheinbare Gewöhnung verursacht und die Bienen sich im Dunkeln nicht vom Stock getrennt fühlen, wurde der Versuch etwas modifiziert. Von Bienen, die schon 2 Tage vom Volke separiert waren, wurde der Hälfte die Ocellen überdeckt. Das Resultat (Tabelle 3) zeigt, wie zu erwarten war, daß sie genau wie frisch dem Stock entnommene Bienen reagierten.

Tabelle 3.

Datum und Tageszeit	Normale Bienen			Bienen mit ausgeschalteten Ocellen		
	Gesamtzahl	Positiv	Negativ	Gesamtzahl	Positiv	Negativ
6. III. 1929						
13.30 Uhr	19	2	17	18	16	2
17.45 Uhr	16	0	16	17	2	15
7. III. 1929						
12 Uhr	14	0	14	15	0	15

Ich konnte es leider nicht verhindern, daß einige Tiere während der Versuchsdauer verendeten, trotzdem ihnen der Honigzuckerteig, der als Nahrung vollkommen ausreichte, jederzeit zugänglich war. Anscheinend war verhinderte Defäzierung wintersüber daran schuld. Daher in dem Protokoll die allmähliche Verminderung der Gesamtzahl.

Das Alter der Bienen scheint auf die Phototaxis keinen Einfluß zu haben. Alte Bienen, erkenntlich an der abgewetzten Behaarung, reagierten gleich wie andere, deren Haarpelz unbeschädigt war.

2. Versuchsreihe.

Der Bienenstock, dem ich die Bienen für die Versuche entnahm, stand während des Winters in einem Raume, in dem eine ziemlich konstante Temperatur von etwa 20° herrschte. Ein engmaschiger Drahtgitterkäfig (40 × 30 × 40 cm) als Vorbau ermöglichte den Bienen einen, wenn auch beschränkten Ausflug. Für gewöhnlich befanden sich in diesem Raum höchstens einige wenige Bienen und diese nur unter Tags. Jedoch an sonnigen Tagen etwa um 13 Uhr mittags, an bewölkten gegen 17—18 Uhr versuchte das Volk, verleitet durch die Wärme und den Lichteinfall, einen Ausflug zu machen. Die Bienen flogen an die dem

Lichte zugewendete Seite des Käfigs, kehrten aber bald nach vergleichlichen Versuchen weiter auszufliegen wieder in den Stock zurück. Sie befanden sich jedoch nicht etwa alle gleichzeitig außerhalb der Beute, sondern während viele schon wieder zurückkehrten, flogen andere erst heraus. Ein Teil der Bienen, wohl jüngere, verließ den Stock überhaupt nicht. (Da das Volk auch im Winter brütete, waren auch viele junge Bienen vorhanden.) Nach etwa einer halben Stunde Ausfluges zogen sich die Bienen für den restlichen Tag wieder in die Beute zurück.

Zufällig nahm ich einmal der Einfachheit halber die Bienen für einen Kälteversuch aus dem Vorbau. Diese wurden, sowohl die Normalen wie die Ocellengeblendeten, mit wenigen Ausnahmen nicht negativ, sondern blieben positiv phototaktisch bis zur Erstarrung. Dieses Verhalten blieb bestehen bis zum Abend, war aber da schon weniger deutlich ausgeprägt. Immerhin war noch über die Hälfte positiv, gleichgültig, ob ihnen die Ocellen überstrichen waren oder nicht. Erst am nächsten Tage wurden sie insgesamt negativ. Natürlich wiederholte ich auch diesen Versuch oftmals, immer mit demselben Ausgang.

Auch durch Fütterung im Stocke konnte ich die Bienen zum Ausflug reizen, eine dem Imker bekannte Erscheinung. (Nach öfterer Fütterung gewöhnen sich die Bienen allerdings daran, daß sie das Futter im Stocke erhalten und fliegen nicht mehr aus.) Auch bei diesen Bienen, die durch die Fütterung getäuscht, eine Trachtquelle suchend ausflogen, trat dieselbe Erscheinung auf. Sie wurden durch Kälte nicht negativ phototaktisch. Auch nicht einige, die krank und dem Tode nahe den Stock verlassen hatten, um außerhalb desselben zu verenden.

Bemerkt sei noch, daß die dem Stocke entnommenen Bienen in der Kälte auch dann noch positiv phototaktisch blieben, wenn ihnen ein lateraler Ocellus freigelassen wurde. Ließ ich ihnen dazu noch den Medianocellus frei, so wurden sie *negativ*, ebenso wenn nur der Medianocellus oder die beiden seitlichen freigelassen wurden. Die Reaktionen waren hier zwar nicht so einheitlich wie beim Ausschalten oder Freilassen aller Ocellen, aber immerhin noch ausgeprägt.

Die Resultate, die ich mit den aus dem Stock entnommenen Bienen erhielt, befriedigten mich nicht vollkommen. Wenn sie mir auch bemerkenswert erschienen, so konnte es doch nicht die Funktion der Ocellen sein, den Bienen eine negativ phototaktische Einstellung bei Einwirkung von Kälte zu geben, besonders da sie sich an ihren Ausfall so schnell gewöhnten. Andere Versuchsanordnungen zu treffen erschien daher notwendig.

Anordnung für die folgenden Versuche.

Ein Tisch (Abb. 2) wird mit schwarzem, mattem Papier überspannt, auf dem in der Mitte, parallel zu den Längskanten des Tisches, ein roter Strich gezogen wird. Dieser wird halbiert und der Halbierungspunkt

erhält die Marke 0. Von da aus werden auf der Linie Distanzen von je 10 cm aufgetragen und erhalten auf der Seite des Experimentators ein positives, auf der anderen ein negatives Vorzeichen. Am Ende der roten Linie auf der Seite mit den negativen Zahlen wird eine Glühbirne als Mittellampe auf den Tisch gestellt. Quer zur Linie, über dem 0-Punkt, ist in einiger Höhe über dem Tisch eine Schnur gespannt, auf der zwei Nernstlampen gleicher Stärke (40 Watt) und gleichen Fabrikates leicht verschiebbar aufgehängt werden. Die Höhe des unteren Randes dieser Lampen vom Versuchstisch beträgt 20 cm. (Wird die Höhe größer genommen, so versuchen die Bienen zu oft aufzufliegen, was störend wirkt.) Mittels eines Schalters kann abwechselnd die auf dem Tisch stehende Mittellampe *A* oder beide aufgehängte Seitenlampen *Bl* und *Br* entflammt werden.

Der Zweck der Anordnung ist der: Ein Versuchstier wird auf der

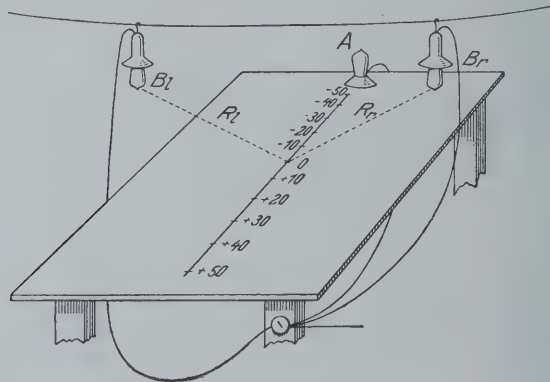


Abb. 2. Versuchsanordnung für die dritte und vierte Versuchsreihe. Erklärung im Text.

Mittellinie gegen die eingeschaltete Lampe *A* laufen gelassen. Ist das Tier bei einem gewünschten Punkt angelangt, so wird umgeschaltet: Die Lampe *A* verlischt und zugleich flammen die Lampen *Bl* und *Br* auf. Jetzt muß sich die Biene für eine der beiden Seitenlampen entscheiden.

Man kann auch mit den beiden Seitenlampen allein experimentieren. Setzt man das Versuchstier auf die Mittellinie, so hat es aber dann gewöhnlich schon von vornherein den Kopf einer der beiden Lampen mehr oder weniger stark zugekehrt und kriecht nun auf sie zu, wodurch das Versuchsergebnis zweifellos beeinträchtigt wird. Außerdem entfällt für die Biene die Plötzlichkeit des Sich-Entscheidenmüssens.

Die Entfernungen der seitlichen Lampen von jenem Punkte der Mittellinie, auf dem das gegen *A* kriechende Tier im Augenblick des Umschaltens sich befindet, werden mit *Rl* und *Rr* bezeichnet. Aus *Rl* und *Rr*, gemessen in metrischen Einheiten, läßt sich das Verhältnis der Beleuchtungsstärken, die das Tier von beiden Seiten treffen, aus-

rechnen nach dem bekannten Gesetze: Die Beleuchtungsstärke ist verkehrt proportional dem Quadrate der Entfernung der Lichtquelle von der beleuchteten Fläche.

Es ist verhältnismäßig schwierig, die Bienen zum einwandfreien Kriechen gegen eine Glühlampe zu veranlassen. Es genügt nämlich nicht, daß sie überhaupt positive Phototaxis zeigen, sondern sie müssen schnurgerade und ohne Zaudern auf die Lampe zukriechen; nur mit solchen Bienen hatte ich gute Erfolge. Um dies zu erreichen, kommen sie, aus dem Stock genommen und ocellengeblendet, bzw. normal belassen, alle aber mit gestutzten Flügeln in die wie vorhin vorbereiteten Glasgefäße. Die Gefäße werden wieder in schwachem, diffusem Tageslicht, aber diesmal bei einer Temperatur von etwa 25° stehengelassen. Zuerst lecken die Bienen an dem Honigzuckerteig, versuchen dann aber lebhaft die Freiheit zu gewinnen und sind in der Regel in 1—2 Stunden für die Kriechversuche gegen Lampen vorzüglich geeignet. Am besten sind jene Bienen verwendbar, die von selbst herauskriechen, wenn der Deckel des Gefäßes etwas gehoben wird. Mit vielen muß man längere Zeit Geduld haben, bevor sie dem Licht zustreben, manche und gerade die lebhaftesten sind überhaupt nicht zu gebrauchen. Sie versuchen aufzufliegen, kriechen lebhaft umher, sitzen dann wieder ruhig und interessieren sich offenbar wenig für gebotenes Licht.

3. Versuchsreihe.

Es wird untersucht, ob Bienen mit funktionsunfähigen Ocellen gleich wie normale zwei verschieden weit entfernte, gleich starke Lichtquellen zu unterscheiden vermögen, indem sie der näheren zustreben. Schon mit zwei Serien von je 10 Stück vorzüglich positiv phototaktischer Bienen ließ sich eindeutig beweisen, daß der Ausfall der Ocellen keinen Einfluß hat auf das Unterscheidungsvermögen für verschiedene Beleuchtungsstärken. Dies schloß schon v. HESS (1916) aus einer anderen Versuchsanordnung, allerdings ohne die Ocellen auszuschalten. Da diese Versuchsreihe zum Vergleich mit der nächsten Interesse bietet, sei sie genauer beschrieben.

Ich nahm die Entfernung *Rl* mit 37, *Rr* mit 40 cm willkürlich an. Umgeschaltet wurde, wenn die Bienen beim Nullpunkt angelangt waren. Jede Biene diente für zehn Versuche. Nach Beendigung jedes Einzelversuches, während die Biene einer seitlichen Lampe zustrebte, ließ ich sie auf ein Stückchen Drahtgitter auflaufen und brachte sie dann wieder zum Ausgangspunkte des Versuches, auf die Mittellinie bei etwa + 20, zurück. Unter 100 Versuchen mit normalen Bienen wurde die nähere, für die Bienen links befindliche Lampe 84mal, die entferntere rechte 13mal angestrebt. Dreimal krochen Bienen geradeaus auf die Lampe *A* zu, deren Fuß etwas Licht reflektierte. (Lichtreflektierende Gegenstände

sind im Versuchsbereich besser zu vermeiden, da sie die Bienen häufig ablenken.) Ocellengeblendete krochen 74mal nach links, 25mal nach rechts und einmal geradeaus. In beiden Fällen ergibt sich also eine deutliche Bevorzugung der näheren Lampe.

Das Verhältnis der Beleuchtungsstärken, die am Nullpunkt auftreten, ist errechnet $1'16 : 1$. Dies ist zufällig derselbe Wert, den v. HESS für das Unterscheidungsvermögen für Licht bei Menschen gefunden hat. Da die Bienen noch in so überwiegender Zahl die nähere Lichtquelle bevorzugten, dürften sie noch geringere Unterschiede in der Beleuchtungsstärke wahrnehmen können. Dies zu untersuchen lag jedoch nicht im Rahmen dieser Arbeit; mir genügte dieses Resultat: Zur Unterscheidung verschieden starker Lichtquellen sind Ocellen nicht notwendig.

Der von v. HESS gefundene Wert für die Biene ist $1 : 1'24$. Mit

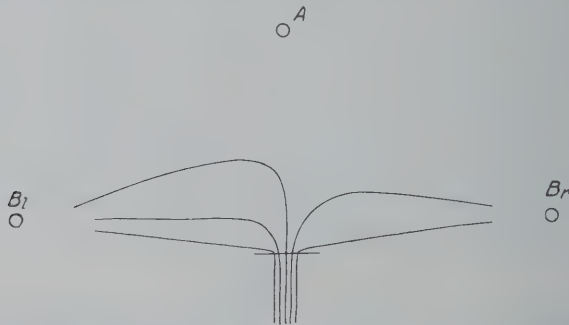


Abb. 3. Verschiedene Kriechspuren normaler Bienen im Dreilampenversuch mit gleichgroßen Abständen der seitlichen Lampen zur Mittellinie. Die Anfänge der Spuren sind aus zeichentechnischen Gründen neben- statt übereinander gelegt, wie auch in Abb. 5 und 6. Die die Anfänge der Spuren schneidende Linie bezeichnet den Augenblick des Umschaltens.

seiner Versuchsanordnung war es wohl nicht möglich, ihn präziser zu ermitteln.

Ich glaube annehmen zu können, daß die beiden seitlichen Lampen gleich stark waren, denn ein Vertauschen der Entfernungen hatte sofort das entgegengesetzte Resultat zur Folge. Außerdem änderte es sich auch nicht bei einem Vertauschen der Lampen.

Wiederholt machte ich die Beobachtung, daß einige Bienen, allerdings ein geringer Prozentsatz, sich stets einer Seite zuwendeten, auch wenn die Entfernung zu dieser Lampe größer war wie zur anderen, freilich ohne daß man die Entfernungen stark differieren lassen konnte. Manche bevorzugten die linke, andere die rechte Seite. Ich finde keine rechte Erklärung für dieses Verhalten. Die Bienen waren unverletzt, außer daß ihnen die Flügel gestutzt waren, wie ja den anderen auch. Ihr sonstiges Benehmen war ganz normal. Da mir diese Eigentümlichkeit schon bei einigen Vorversuchen aufgefallen war, wurde für diese Versuchsreihe jede Biene einzeln daraufhin untersucht und die Betreffenden ausgeschaltet, um das Resultat nicht zu beeinträchtigen.

Die Entscheidung für eine der beiden seitlichen Lampen tritt meist sofort, ruckartig, während des Bruchteiles einer Sekunde im

Augenblicke des Umschaltens auf. Man kann aber auch beobachten, daß sie nicht sofort auftritt, daß die Bienen sich einer Lampe zuwendend einen Bogen beschreiben. Ja manche kriechen sogar eine Zeitlang geradeaus, bevor sie dann in einem Bogen zu einer Lampe schwenken. Dies sind individuelle Verschiedenheiten. Abb. 3 zeigt solche Kriechspuren bei einer Plusdistanz.

4. Versuchsreihe.

Falls die Ocellen die Komplexaugen in Hinsicht der Lichtperzeption unterstützen, so müssen bei gleicher Anordnung wie in der vorigen Versuchsreihe Ausfallerscheinungen eintreten auf jener Seite, auf der ein Ocellus überstrichen wird¹.

Der Einfachheit halber ließ ich von den lateralen Ocellen stets den linken frei, und es wird hier auch nur von so behandelten Bienen die Rede sein, vorderhand nur von solchen, bei denen nebst den Komplexaugen allein der linke Ocellus unüberstrichen blieb. Das Freilassen des rechten Ocellus, wobei der linke überstrichen war, hatte, wie Vergleichsversuche ergaben, das entsprechend entgegengesetzte Ergebnis.

Schon bei Zweilampenversuchen mit den beiden seitlichen Lampen machte sich deutlich der Ausfall der überstrichenen Ocellen bemerkbar. Dabei wurde stets mit einer größeren Plusdistanz experimentiert, das heißt, die Bienen wurden in einer größeren Entfernung vom Nullpunkt, etwa bei + 30 bis + 50 auf die Mittellinie gesetzt. Sie kriechen bei einer Temperatur von über 16° immer der Lampe *Bl* zu, ganz gleichgültig, in welcher Richtung man sie hinsetzt, sofern sie nur gut positiv phototaktisch sind. Man kann sogar den Abstand der Bienen von der links befindlichen Lampe gegenüber der rechten vergrößern, und trotzdem wenden sie sich nach links. Setzt man eine Biene etwa bei + 50 auf die Mittellinie, während die seitlichen Lampen brennen und verdeckt die linke, so kriecht das Tier natürlich gegen die rechte Lampe; wird nun wieder die linke freigegeben, so wendet sich die Biene, trotzdem sie der rechten Lampe schon bedeutend näher ist als der linken, doch letzterer zu, sofern sie nicht der rechten Lampe allzu nahe gekommen war. Das Verhältnis der Entfernungen der Lampen zu den Bienen, bei welchen sie sich noch der entfernteren Lichtquelle zuwenden, ist jedoch nicht konstant.

Dieses eigentümliche Verhalten kann am besten mit den Dreilampenversuchen geprüft werden. Zunächst seien die Entfernungen *Rl* und *Rr* gleich groß, etwa 40 cm. Genau wie in der dritten Versuchsreihe werden die Bienen, jede einzeln und für mehrere aufeinanderfolgende Versuche verwendbar, gegen die Lampe *A* auf der Mittellinie

¹ Eine Ausschaltung einzelner Ocellen ist bisher noch von keinem Untersucher vorgenommen worden.

kriechen gelassen. Hierauf wird, sobald die Biene einen für jeden Versuch beliebig und verschieden gewählten Punkt der Mittellinie erreicht hat, umgeschaltet. Sie wendet sich mit ungemein großer Präzision stets

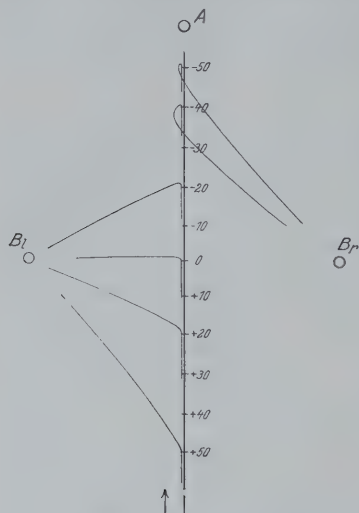


Abb. 4. Kriechspuren einer Biene, der der linke laterale Ocellus freigelassen wurde, im Dreilampenversuch. Nähere Erklärung im Text.

nach links zur Lampe *Bl* und kriecht, wenn bei einer Plusdistanz oder einer Minusdistanz bis etwa -20 umgeschaltet wurde, auch dorthin. Ist die Minusdistanz größer, manchmal auch schon vor -20 , so wendet sich die Biene zwar ebenfalls nach links, dann aber, da jetzt, nachdem sie sich umgekehrt hat, der linke freie Ocellus von der Lampe *Br* Licht erhält, dieser zu, wie Abb. 4 zeigt. Das Kriechen zur linken Lampe, bzw. zumindest die Wendung nach links bei einer größeren Minusdistanz bleibt bestehen, auch wenn die Entfernung *Rl* im Verhältnis zu *Rr* stark vergrößert wird. Man kann in den meisten Fällen, gut phototaktische Tiere vorausgesetzt, dieses Verhältnis bis zu $2:1$, oft auch bis zu $2,5:1$ und manchmal sogar ein

wenig darüber zugunsten der linken Seite anwachsen lassen, wie Abb. 5 für eine geringe Plusdistanz zeigt. Bei einem so ungleichen Verhältnis der beiden seitlichen Distanzen kommt es, nicht nur bei Minus-, sondern



Abb. 5. Kriechspuren einer gut positiv-phototaktischen Biene, der neben den Komplexaugen nur der linke Ocellus freigelassen wurde, im Dreilampenversuch. Das Verhältnis der Entfernungen der seitlichen Lampen zur Biene im Moment des Umschaltens beträgt $2,5:1$.

auch bei geringer Plusdistanz vor, daß zwar die Wendung nach links geschieht, dann aber die Biene sich umdreht und zur Lampe *Br* kriecht, und zwar stets in dem in Abb. 5 gezeichneten Drehungssinne, wobei die Schleife mehr oder weniger groß ausfallen kann. Das Verhältnis $2,5:1$ ist das durchschnittlich erreichbare Maximum. Einmal gelang es mir, das Verhältnis auf $3:1$ zu bringen; wahrscheinlich hatte jene Biene eine Linkstendenz.

*Das Verhältnis der Entfernungen zur linken und zur rechten Lampe, bei dem sich die Bienen noch nach links wenden, bleibt für jedes einzelne Versuchstier während einer größeren Anzahl von aufeinanderfolgenden Versuchen nicht konstant; auch tritt das optimale Maximum meistens erst in Erscheinung, wenn man die Tiere einige Zeit ununterbrochen zum Lichte kriechen läßt, wobei sie immer wieder wie oben beschrieben auf einer beweglichen Unterlage, unter Vermeidung jeglicher Störung, an den Ausgangspunkt zurückgebracht werden. Dabei werden die Bienen immer stärker phototaktisch und je stärker sie es sind, was in ihrer Tendenz fortwährend, ohne Unterbrechungen und ohne Abweichung von der geraden Kriechbahn dem Lichte zuzustreben erkannt werden kann, desto größer kann *Rl* gewählt werden, um schließlich einigermaßen konstant zu bleiben, bis die Bienen infolge starker Ermüdung nicht mehr verwendet werden können. Es können in manchen Fällen bis zu 50 solche Kriechversuche hintereinander mit einem Tier gemacht werden.*

Nicht alle Bienen reagieren jedoch gleichmäßig. Bei denen, die aus dem Glasgefäß gebracht sofort gut phototaktisch sind, kann dementsprechend *Rl* schon für die ersten Versuche bedeutend größer genommen werden als *Rr*. Andere wieder kriechen, auf den Versuchstisch gebracht, nicht sofort auf das Licht zu und entschließen sich dazu erst allmählich. Ihrer anfänglich geringen positiven Phototaxis entsprechend, erkenntlich daran, daß sie nicht ganz gerade und mit öfteren Unterbrechungen kriechen, darf die Entfernung zur linken Lampe nicht stark vergrößert werden, etwa nur um ein Viertel bis um die Hälfte von *Rr*. Bei manchen schwankt auch die Stärke der Phototaxis während einer Reihe aufeinanderfolgender Versuche, trotzdem die Versuchsbedingungen gleich bleiben. Während sie soeben noch nach links krochen, wenn die Entfernung *Rl* relativ groß war gegenüber *Rr*, muß für die nächsten Versuche *Rl* immer mehr verringert werden, um dies noch zu erreichen, und schließlich werden sie überhaupt, ohne sichtbaren Grund, phototaktisch indifferent. Dies vollzieht sich in sehr kurzer Zeit, da jeder Kriechversuch nur etwa 5—10 Sekunden dauert: Mußte z. B. *Rl* in zwei aufeinanderfolgenden Versuchen stark verringert werden, so wurden sie schon im nächsten oder zweitnächsten Versuche, oder wenn *Rl* schwächer verringert werden konnte, erst nach mehreren Versuchen indifferent. Auf Grund zahlreicher Beobachtungen konnte ich geradezu voraussagen, wie lange es in solchen Fällen bis zum Auftreten der Indifferenz noch dauern würde. Die Kriechgeschwindigkeit bot keinen Anhalt dazu. Sie ist kaum verschieden bei stärkster wie bei schwacher Phototaxis. Dies liegt wohl daran, daß sie keiner Steigerung mehr fähig ist, trotz intensiven Bestrebens des Tieres, zum Licht zu gelangen.

Wenn eine gut phototaktisch auf die Lampe zukriechende Biene

durch Berühren mit dem Finger, Umwerfen oder Anblasen gestört wird, wird sie meist sofort phototaktisch indifferent, oder es nimmt doch ihre Phototaxis ab. Sie kriecht in letzterem Falle nicht mehr so einwandfrei wie früher. Wenn vor der Störung *Rl* schon sehr groß genommen werden kann, muß nachher diese Distanz stark verringert werden, um noch eine Wendung des Tieres nach links zu erreichen. Erst allmählich, mit dem Stärkerwerden der Phototaxis, kann *Rl* wieder vergrößert werden.

Es ist bekannt, daß gesunde Bienen im Stocke nur dann defäzieren, wenn ihnen eine Möglichkeit auszufliegen nicht geboten ist, etwa bei langdauernder Kälte. Meinem Völkchen konnte ich begreiflicherweise während des Winters keinen Ausflug in die Freiheit gestatten. Durch die vermehrte Zehrung infolge der günstigen Temperatur und öfteren Fütterung war der Enddarm der Bienen gegen Ende des Winters, im Februar und März, von Kot erfüllt¹. Merkwürdigerweise betrachteten die Bienen den Vorraum als zum Stocke gehörig und defäzierten in ihm nur höchst ungern. Erst auf den Versuchstisch gebracht, fühlten sie sich anscheinend wie in Freiheit und entleerten sich dann fast stets, manche gleich zu Beginn der Versuche, andere während derselben. Nach der Defäkation waren die Bewegungen zum Lichte lebhafter, und die Entfernung *Rl*, bisher nicht viel größer wie *Rr*, konnte mit einem Schlage stark vergrößert werden.

Ich lege bei diesen Versuchen größtes Gewicht auf die Beobachtung, daß bei starker Phototaxis die Bienen anscheinend auf die Erregung des freien Ocellus stärker reagieren als bei schwacher Phototaxis. In Tausenden von Einzelversuchen mit einigen hundert Bienen habe ich kein einziges Mal eine Ausnahme gefunden.

Nach all dem Gesagten darf man das Verhältnis der Entfernungen *Rl* zu *Rr*, bei welchem noch eine Reaktion nach links auftritt, geradezu als Maß für die Stärke der Phototaxis auffassen; je größer *Rl* im Verhältnis zu *Rr*, desto stärker ist sie.

Wird der Medianocellus und auch noch ein lateraler freigelassen, so ist das erreichbare Maximum niemals so groß, wie wenn nur der laterale

¹ Die Untersuchungen von PRILUTZKI (1926) bezüglich des Haltens von Bienen wintersüber im warmen Raum waren mir nicht zugänglich. Sie wurden mir außerdem zu spät bekannt, um sie eventuell berücksichtigen zu können. — Zahlreich waren die Toten, die ich öfters entfernen mußte. Sie wurden aber durch genügend ausschlüpfende junge Bienen wieder ersetzt, so daß ich das Völkchen nur wenig geschwächt ins Frühjahr bringen konnte, trotzdem ich doch etwa 5—600 Bienen, für das kleine Völkchen eine große Zahl, für Versuche entnommen hatte. Ich bin geneigt den starken Totenfall lediglich auf die Überfüllung des Darmes mit Fäzes zurückzuführen, da ich keine Nosemasporen nachweisen konnte (vgl. BELING 1929, S. 312, die unter ähnlichen Bedingungen starken Totenfall hatte, allerdings bei Vorhandensein von Nosema).

allein freibleibt. Wird jedoch erst umgeschaltet, wenn die Biene über den Nullpunkt gekrochen ist, so wird es wieder größer, da jetzt der Medianocellus nicht mehr vom Licht getroffen wird. Dies beweist, daß der Medianocellus außer nach vorne auch noch stark seitlich sieht.

Daß die lateralen Ocellen auch von oben rückwärts Licht zu perzipieren vermögen, trotzdem ihr Gesichtsfeld dorthin durch die Behaarung begrenzt erscheint, beweist folgender Versuch: Der linke laterale Ocellus ist freigelassen. Es werden nur die Lampen *Bl* und *Br* verwendet und die Bienen von einer zur anderen ununterbrochen kriechen gelassen, so zwar, daß stets jene Lampe ausgelöscht wird, der sich die Biene laufend genähert hat. Im selben Augenblicke wird die andere, zu ihr genau oben rückwärts befindliche Lampe entflammt: In fast allen Fällen drehen sich die Bienen nach links um. Ein ähnlicher Fall begegnete uns schon früher im Dreilampenversuch. Die in Abb. 5 gezeichnete Schleifenbildung wird ebenso durch den freien linken Ocellus verursacht, der von *Br*, also von rückwärts, wenn die Biene nach links abgebogen hat, mehr Licht enthält als von der weit entfernten Lampe *Bl*.

Die eben beschriebenen Versuche wurden bei 18° C angestellt, da die Bienen bei einer höheren Temperatur allzu lebhaft sind und dann ihre Phototaxis starken Schwankungen unterliegt. Sie kriechen in diesem Fall überhaupt nicht gerne auf das Licht zu, sind sehr aufgeregt und versuchen stets aufzufliegen. Diese Umstände machen das Gelingen der Versuche bei höheren Temperaturen manchmal geradezu unmöglich. Immerhin gelingt es bei einer größeren Serie von Versuchstieren mit einigen zu experimentieren, wenn sie sich auch anfänglich vielfach phototaktisch indifferent verhalten.

Wir haben früher (S. 357) gefunden, daß Stockbienen, denen nur ein lateraler Ocellus freigelassen wurde, unterhalb 16° nicht negativ phototaktisch wurden, ebenso wie wenn ihnen alle Ocellen überstrichen worden wären. Der Dreilampenversuch gibt uns auch hier nähere Aufschlüsse. Die Bienen bleiben zwar gegenüber einer Lichtquelle allein positiv, sobald aber die zwei seitlichen brennen, werden sie negativ gegen jene, die auf der Seite des freien Ocellus liegt, in unserem Falle, da der linke Ocellus frei ist, gegenüber der linken. Die Umstände, bei denen hier die rechte Lampe mehr oder minder bevorzugt wird, sind dieselben, unter denen es bei 18° mit der linken geschah. Die geringere Temperatur hat eine verminderte Lebhaftigkeit zur Folge. Diese ist zwar nicht mit einer bedeutend verminderten Kriechgeschwindigkeit, wohl aber mit einer ziemlich konstanten und starken Phototaxis verbunden, wobei das bei höheren Temperaturen allfällig zögernde, unruhige und indifferente Herumkriechen unterbleibt. Das optimale Maximum für das Verhältnis von *Rr* zu *Rl* ist gleich wie früher für *Rl* zu *Rr*. Ein Freilassen des Medianocellus und eines lateralen hat, wie erwähnt, negative

Phototaxis zur Folge, weshalb mit solchen Bienen im Dreilampenversuch bei niedriger Temperatur nicht experimentiert werden konnte.

Bei einer allmählichen Erniedrigung der Temperatur von 18° auf etwa 15° während einer Anzahl aufeinanderfolgender Versuche mit einer Biene wendet sie sich beim Umschalten zunächst ganz normal zur weiter entfernten linken Lampe, deren Entfernung bei abnehmender Temperatur verringert werden muß, wenn dies noch geschehen soll. Dann wendet sie sich nach rechts, wobei die Entfernung Rr gegen Rl allmählich vergrößert werden kann bis zum jeweiligen Maximum. Abb. 6 zeigt das Verhalten einer Biene bei Temperaturerniedrigung, aber gleich großen Entfernungen.

Um zu untersuchen, ob das Verhältnis der Entfernungen Rr und Rl vielleicht von der absoluten Lichtstärke der beiden Lampen abhängig ist, so daß etwa, wenn ihre Lichtstärke gering ist, sich die Bienen noch

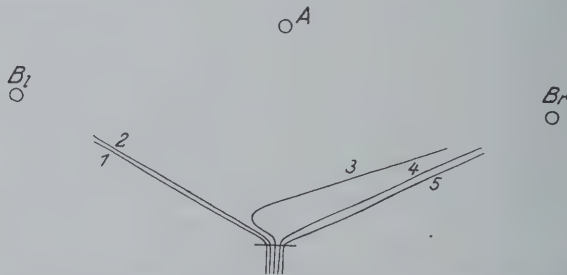


Abb. 6. Kriechspuren einer Biene mit freiem linken Ocellus bei allmählicher Temperaturerniedrigung bis unter 16° . Die Zahlen geben die Aufeinanderfolge der Versuche an. In Spur 3 wird die Biene während des Kriechens zur Lampe B_l ihr gegenüber negativ phototaktisch.

mehr nach den Eindrücken der Ocellen richten und dementsprechend im Dreilampenversuch bei 18° und freiem linken Ocellus Rl größer genommen werden kann wie bisher, wurde ein Lampenwiderstand in den Stromkreis der Seitenlampe eingefügt, der beliebig ein- oder ausgeschaltet werden konnte. Freilich wurde dadurch mit der Quantität auch die Lichtqualität verändert, wie sich aber ergab, ohne merkbare Folgen für das Resultat. War nun bei normal hellbrennenden Lampen für eine Biene jene Entfernung zur linken Lampe gefunden, die gerade noch hinreichte, daß sie sich nach links wendete, so wurde für den nächsten Versuch, während die Biene zur Lampe A kroch, der Widerstand eingeschaltet und hierauf umgeschaltet. Die Bienen wendeten sich in solchen Fällen stets ganz normal nach links. Wurde aber Rl bei normalbrennenden Lampen gerade so groß genommen, daß sich die Tiere nicht mehr nach links wendeten, so taten sie es auch nicht nach Herabsetzung der Lichtstärke. Auch umgekehrt wurde vorgegangen, zuerst bei schwachem Licht der Grenzwert ermittelt und bei hellem Licht überprüft; er blieb ebenfalls gleich.

Die Lichtstärken waren bei diesen Versuchen manchmal derart verschieden, daß das eine Mal die Lampen sehr hell, mit etwa 70 HK, brannten, während sie das andere Mal kaum so viel Licht abgaben, daß ich die kriechende Biene erkennen konnte.

Versuche mit *Camponotus*-Weibchen.

Die ocellenlosen Arbeiterinnen von *Camponotus* weisen keine bestimmte Phototaxis auf; das bedeutet meiner Ansicht nach nicht etwa eine bestehende Korrelation zwischen Ocellenlosigkeit und phototaktischer Indifferenz, sondern ist wohl lediglich eine Folgeerscheinung der Lebensgewohnheit. Die Männchen sind, wie schon bemerkt, zu hinfällig, als daß man sie für Versuche verwenden könnte. Sie gehen in der Gefangenschaft meist rasch zugrunde. Dagegen erscheinen *Camponotus*-Weibchen im normalen Zustand negativ phototaktisch. Hebt man einen Stein auf, unter dem sich ein Nest befindet, so versuchen sie lebhaft in die in die Erde führenden Gänge zu flüchten oder sich sonstwie zu verstecken. Im Versuchsgefäß verhalten sie sich auch negativ bei Reizung, sei es durch Klopfen auf das Gefäß oder plötzlicher Belichtung. Wenn man sie aber sehr stark, etwa durch Umwerfen mit dem Finger reizt, können sie auch positiv werden und in höchster Erregung dem Lichte zueilen. Beide Reaktionen kann man als Fluchtreaktionen auffassen. Sind sie negativ, so versuchen sie sich zu verstecken, aufs höchste erregt, suchen sie ihre Rettung in der Flucht zum Licht. Dabei versuchen sie auch wohl (was bei ihnen sonst höchst selten geschieht) aufzufliegen, um sich vom Ort der Gefahr möglichst schnell zu entfernen. Doch herrschen individuelle Verschiedenheiten, da manche auch durch kräftige Reizung nicht positiv werden. Außerdem werden sie auch positiv, wenn man ihnen im Zimmer die Freiheit gibt und sie ungestört läßt. Man findet sie nach einiger Zeit in der Nähe des Fensters sitzen.

Leider erfüllte *Camponotus* die gesetzten Erwartungen nicht vollständig. Es gelang mir insbesondere nicht, bei Freilassung nur eines seitlichen Ocellus außer den Komplexaugen, ähnliche Resultate zu erzielen wie bei den Bienen. Der Grund liegt darin, daß sich die negative Phototaxis im Dreilampenversuche nicht deutbar auswirkt.

1. Versuchsreihe.

Zwei Gefäße mit je 15 Ameisen, wovon an den einen die Ocellen ausgeschaltet waren, wurden nebeneinander aufgestellt und darüber in einer Höhe von etwa 30 cm eine Lampe von 200 Watt aufgehängt. Die Tiere wurden zunächst bei völliger Finsternis einige Tage in Ruhe gelassen. Bei der sodann folgenden Belichtung wurde jede Erschütterung vermieden. Es zeigte sich, daß alle Ameisen sofort und heftig

reagierten, ohne merkbare Latenzzeit. Die Bewegungen hielten etwas über 1 Minute gleichmäßig an, um dann ziemlich rasch abzuflauen. Dann nahmen die Ameisen ihre charakteristische Ruhestellung ein, wobei der Kopf mit der Unterseite die Unterlage berührt. Jetzt wird nur hie und da eine Antenne gerührt oder es kriecht auch wohl noch ein Tier etwas herum. Bei Erschütterung reagieren sie sofort wieder in der angegebenen Weise und zwar um so stärker und länger, je kräftiger der Reiz war und je mehr Zeit seit der letzten Störung vergangen ist.

Die Belichtungsversuche wiederholte ich längere Zeit mit Intervallen von Tagen, um zu finden, ob nicht doch eine geringe Latenzzeit auftreten würde, wie sie BOZLER für *Drosophila* angibt. So wurden die Ameisen einmal, nachdem ich sie einen Tag in Ruhe gelassen hatte, um 9 Uhr Vormittag belichtet. Da zeigte es sich, daß *die Normalen sofort reagierten, ohne daß ein Unterschied zu den früheren Reaktionen zu bemerken gewesen wäre, während die Ocellengeblendeten die ersten 30 Sekunden sich vollkommen ruhig verhielten*. Dann begannen sich einzelne langsam zu bewegen, die Bewegungen wurden rascher und erreichten ihren Höhepunkt nach abermals 30 Sekunden. Sie bewegten sich jedoch nicht so intensiv wie die Normalen. Dann begannen die Bewegungen wieder allmählich schwächer zu werden, um schließlich ganz aufzuhören, worauf die Ameisen ihre Ruhestellung einnahmen. Während also die Normalen schon beinahe ruhten, befanden sich die Ocellengeblendeten erst auf dem Höhepunkt ihrer Erregung.

Es erschien mir eigenartig, daß das eine Mal die Belichtung keine Abweichung im Verhalten der Ameisen ohne Ocellen zeitigte, während das andere Mal ein so großer Unterschied auftrat. Bald ergab sich eine gesetzmäßige Formulierung dieser Erscheinung. Wurde nämlich unter Tags belichtet, auch wenn tagelang nicht die geringste Beunruhigung vorgekommen war, so reagierten alle gleichzeitig. Geschah dies aber vor ungefähr 9.30 Uhr früh, so trat ganz regelmäßig die Latenzzeit bei den Ocellengeblendeten auf. Dies legte mir den Schluß nahe, daß die lange Latenzzeit dadurch bedingt war, daß die Tiere zu jener Zeit schliefen und daß die auf die Komplexaugen einwirkenden Lichteindrücke nicht so stark waren, die Ameisen plötzlich aus dem Schlaf zu wecken.

2. Versuchsreihe.

Bei der in den vorigen Versuchen geschilderten Belichtung fiel es mir auf, daß die Ameisen mit funktionsfähigen Ocellen sich vor dem Licht scheuten, während die Ocellengeblendeten an den Wänden des Glasgefäßes emporzuklettern versuchten. Diese Beobachtung führte zur Gestaltung einer weiteren Versuchsreihe. Hierfür wurde die Lampe seitlich von den Glasbehältern angebracht und diese mit ihren Längskanten parallel zum Lichteinfall nebeneinander aufgestellt. Nach einer

längeren Ruhepause belichtete ich. Auf ein kurzes Erregungsstadium von 2—3 Sekunden, bei dem die Bewegungen weder zu noch vom Licht gerichtet waren, folgte bei den normalen Ameisen ausgeprägt starke negative Phototaxis. Sie flüchteten nach der dem Licht abgewendeten Seite des Behälters. Die Ocellengeblendeten dagegen suchten intensiv zum Licht zu gelangen und kletterten dabei auch, wenn der Lichteinfall schräg von oben kam, an den Wänden der dem Licht zugekehrten Seite des Gefäßes empor, bis nach der vorhin angegebenen Zeit in beiden Behältern wieder Ruhe eintrat¹.

Bei diesen Versuchen muß, wenn die Reaktionen deutlich und kräftig sein sollen, zwischen zwei Belichtungen ein Intervall von mindestens 6—8 Stunden Dunkelheit eingeschaltet werden.

Ich ließ die Tiere meist über 15 Stunden in Ruhe. Wird ein Versuch schon nach 2 Stunden wiederholt, so sind die Reaktionen sehr undeutlich und eine Belichtung nach einer halben Stunde hat meist nur Bewegung der Fühler zur Folge. Die Intensität und Dauer der Reaktionen nimmt auch um so mehr ab, je länger die Gefangenschaft dauert, so daß nach einigen Monaten bei Belichtung keine deutbaren Bewegungen mehr auftreten.

Die Ameisenweibchen, mit denen diese beiden Versuchsreihen gemacht wurden, fing ich Anfang Juni 1928 in einem Nest unter einem Stein. Obwohl in jener Gegend, woher ich sie mir holte, zahlreiche *Camponotus*-Nester in der gleichen Weise angelegt waren wie dieses, waren doch in keinem weiteren Weibchen anzutreffen. Unter vielen Steinen und in morschen Baumstrünken fand ich bereits entflügelte, also befruchtete Weibchen, die in Nestgründung begriffen waren. Das Nest, aus dem meine Versuchstiere stammten, schien deshalb in der Entwicklung zurückgeblieben zu sein, weil es durch einen Strauch beschattet war. Die Weibchen wären wahrscheinlich an einem der nächsten Tage auf Befruchtung ausgeflogen.

Die Versuche mit *Camponotus* wurden im Juni 1928 ausgeführt. Mitte Juli wurde unterbrochen und erst im Herbst wieder damit begonnen. Die Versuche glückten aber nicht mehr, die Reaktionen auf Belichtung waren ganz undeutlich geworden. 1929 wollte ich die Versuche weiterführen, besonders über die Dauer und Tiefe des Schlafes und auch über eine allfällige Gewöhnung an den Ausfall der Ocellen nach längerer Belichtung, wie ich sie mittlerweile bei den Bienen kennen gelernt hatte, Beobachtungen anstellen. Nur in einem Neste fand ich im Mai Weibchen, 80 an Zahl. Dieses Nest befand sich in einem Baumstrunke, den ich ausgrub. Die Weibchen fing ich in etwa $1\frac{1}{2}$ m Tiefe unter dem Wurzelstocke. Mit den aus diesem Neste stammenden Weibchen glückte merkwürdigerweise weder die erste noch die zweite Versuchsreihe. Die Reaktionen waren ungleich schwächer wie im Vorjahre und schon nach 3 Wochen in Hinsicht der Phototaxis kaum zu erkennen. Was daran schuld war, vermag ich nicht zu sagen. Eine Vermutung ist die, daß sich die Ameisen nicht in dem richtigen Stadium der Geschlechtsreife befanden. Die im Jahre 1928 gewonnenen Resultate waren aber so ungemein deutlich, daß ich an ihrer Richtigkeit nicht zweifeln kann.

¹ Diese Beobachtung veranlaßte mich auch zu meinen obigen analogen Versuchen mit Bienen.

Es sei noch bemerkt, daß die *Camponotus*-Weibchen im Juli und August 1928 in der Mitte der Gefäße zahlreiche Eier legten, die nach einiger Zeit nicht mehr vorhanden waren. Anscheinend wurden sie aufgefressen. Die im Jahre 1929 gefangenen Ameisen legten ebenfalls in den angegebenen Monaten Eier. Ein Teil derselben schlüpfte aus; die Larven befanden sich bis in den Dezember hinein in Pflege und wurden dann ebenfalls aufgefressen.

Diskussion.

Die Ergebnisse, die ich mit normalen Bienen in der ersten Versuchreihe erhielt, fallen zwar nicht in das Gebiet der Ocellenfunktion, bieten aber interessante Einblicke in die Psyche der Bienen.

Um sie kurz zusammenzufassen: Bienen, die aus dem Stock genommen wurden, reagierten oberhalb einer Temperatur von 16° positiv phototaktisch, darunter negativ. Diese Temperatur, bei der die Umstimmung erfolgt, fand ich nicht variabel bei einer großen Anzahl von Versuchstieren. Sind sie aber im Begriff auszufliegen, so bewirkt auch eine Herabsetzung der Temperatur, selbst bis zu 8° , bei welcher die Bienen allmählich erstarren, keine Umkehr der positiven zu negativer Phototaxis.

Den ersteren Fall hat, wie eingangs angeführt, schon GÖTZE beobachtet, ohne ihm eine Bedeutung beizumessen, ohne auch anzugeben, ob es sich um Bienen aus der Beute oder um ausfliegende handelte. Die Temperatur, bei der er die Umkehr erhielt, gibt er jedoch mit 14° an. Es ist möglich, daß dieser Unterschied bedingt wird durch geringere Empfindlichkeit der in nördlicheren Breitengraden lebenden Bienen gegen Kälte.

Zur Erklärung der Phototaxisumkehr müssen wir uns vorstellen, daß sich die unvermittelt aus der Beute entnommenen Bienen noch in „Stockstimmung“ befinden, da sie sich offenbar nicht bewußt sind, ihn aktiv verlassen zu haben. Eine negative phototaktische Reaktion wäre in diesem Falle gleichzusetzen einem triebhaften Aufsuchen des Stockdunkels, wo sich auch das Volk befindet.

Jedem genauer beobachtenden Imker ist es aber bekannt, daß Bienen auch bei weniger als 16° die Beute verlassen und es werden vielfach Vorkehrungen getroffen, die Bienen an Ausflügen im zeitigen Frühjahr zu verhindern, da sonst viele erstarren und starker Volksverlust auftritt. Der Reinigungsausflug im Frühling dürfte sogar meistens bei einer Temperatur unter 16° stattfinden. Die Bienen müssen dazu, um die Scheu vor der Kälte zu überwinden, eine Umstimmung erfahren, die „Stockstimmung“ verwandelt sich in die „Ausfliegestimmung“. Diese Umstimmung geschieht bei den betreffenden Bienen sicherlich innerhalb des Stockes und in sehr kurzer Zeit, und hat ihren Grund in dem Bestreben, Handlungen außerhalb der Beute zu verrichten, die notwendig sind zum Gedeihen der Gemeinschaft. Das sind unter an-

deren, so weit es für uns in Betracht kommt, Defäzierung, Nahrungssuche und Verenden.

Es ist merkwürdig, daß in „Ausfliegestimmung“ befindliche Bienen, in die Glasgefäße gebracht, mehrere Stunden die gleiche Reaktion zeigten; es wird vielleicht dadurch erklärbar, daß der Drang zum Ausflug infolge der Gefangennahme nicht befriedigt werden konnte, dadurch längere Zeit bestehen blieb und erst später allmählich abklang.

In ein ganz anderes Gebiet fällt das nächste Ergebnis der ersten Versuchsreihe, daß Bienen, die in „Stockstimmung“ sind und also bei Kälte negativ phototaktisch reagieren, nach Ausschaltung der Ocellen positiv werden. Es ist dieser Fall nicht mit dem eben besprochenen zu vergleichen, sondern als eine Störung des normalen phototaktischen Verhaltens aufzufassen, die nur der Ausfall der Ocellen verursacht haben kann. Ein völliges Analogon dazu bietet die zweite Versuchsreihe mit den Ameisen, die ebenso unter Umständen, unter denen sie negativ sind, nach Ausschaltung der Ocellen positiv erscheinen. Unzweifelhaft richtig ist daher die Annahme, daß die Funktion der Ocellen im Gebiet phototaktischer Reaktionen liegt, daß diese sogar mit größter Wahrscheinlichkeit bei normalen Tieren ganz vom Vorhandensein funktionsfähiger Ocellen abhängig sind, wenn sie negativ ausfallen sollen. Insekten, die keine Ocellen besitzen, sind in diesem Falle natürlich nicht auf sie angewiesen. Wir sahen ja auch, daß die Komplexaugen die Funktion der Ocellen in sehr kurzer Zeit übernehmen können, was aber an der Tatsache nichts ändert, daß funktionsfähige Ocellen für das Entstehen negativer Phototaxis von Bedeutung sind. Auf welche Weise dies geschieht, ist völlig unklar und wird wohl kaum ergründet werden können.

Wir sehen, daß ein seitlicher Ocellus allein die Bienen nicht negativ phototaktisch werden läßt, wohl aber der Medianocellus allein. Dieser erregt anscheinend beide Körperhälften und ersetzt daher in diesem Falle zwei Ocellen. Er ist ja, wie z. B. ZAVŘEL (1903) für *Vespa* betont, aus zwei bilateral-symmetrischen Anlagen hervorgegangen, und man sieht dies auch noch am fertigen Ocellus der Biene (vgl. REDIKORZEW 1900).

Hierher gehören auch die Verhältnisse, wie wir sie beim Dreilampenversuch bei einer Temperatur unter 16° und mit Bienen mit nur einem seitlichen freien Ocellus antrafen. Zunächst erscheinen solche Bienen abnorm positiv phototaktisch, wie wenn ihnen alle Ocellen ausgeschaltet worden wären. Der Dreilampenversuch läßt jedoch auf der Seite des freien Ocellus eine partielle negative Phototaxis erkennen, indem erst eine starke Annäherung der Lampe dieser Seite solche Tiere veranlaßt, sich ihr zuzuwenden. Warum allerdings diese Lampe schließlich dennoch bevorzugt wird und warum das erreichbare Maximum der Entfernungen hier dasselbe ist wie bei den Versuchen bei Temperaturen über 16°, dafür kann ich keine befriedigende Erklärung finden.

Die dritte Versuchsreihe ist wichtig zum Verständnis der vierten. Einer Erklärung bedarf sie nicht. Wohl aber möchte ich auf die Art des Kriechens beim Umschalten näher eingehen. Ist die Phototaxis der Bienen stark, so kriechen sie auf die Lampe *A* beinahe schnurgerade los, vorausgesetzt, daß die Unterlage eben ist. Man könnte nun annehmen, daß, wenn die Lampe, auf die sie zulaufen auslöscht und die beiden anderen aufflammen, der Kriechweg vom Moment des Umschaltens an eine Gerade bilden müßte in der Richtung zu jener seitlichen Lampe, für die sich die Biene entschieden hat. Dies ist ja tatsächlich vielfach, ja sogar meistens der Fall, und mit KÜHN als Telotaxis zu bezeichnen. Es kam aber auch vor, daß dann, wenn die Lichtstärken beider Seitenlampen für die Biene annähernd gleich waren, sie sich sowohl in der dritten wie auch in der vierten Versuchsreihe zuerst ein Stück geradeaus bewegten, bevor sie sich für eine der Lampen entschieden. Sie richteten sich dabei auch wohl etwas auf und ich hatte den

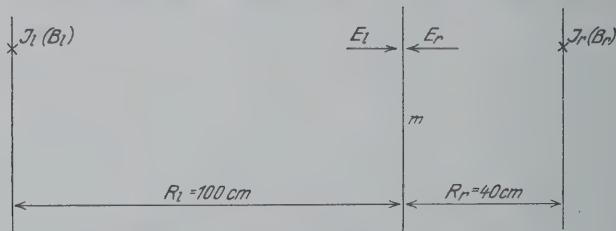


Abb. 7. Skizze zur Berechnung der Beleuchtungsstärke.

Eindruck, als ob sie wohl empfänden, daß das Licht von den Seiten kommt, sich aber wie durch einen Zwang in der Richtung der Resultierenden der beiden Lichtkräfte weiterbewegten. Das sind Anklänge an Tropotaxis. Wenn nur mit den beiden seitlichen Lampen gearbeitet wurde, konnte ich dies niemals bemerken. Es ist auch möglich, daß jenes Verhalten, wie auch das bogenförmige Abweichen von der erwarteten Kriechspur (Abb. 3) zum Großteil dem nachwirkenden Reiz der Lampe *A* zuzuschreiben ist.

Von größter Wichtigkeit ist die vierte Versuchsreihe. Der Biene steht zur Auswertung der Lichteindrücke der rechten Seite nur das rechte Komplexauge, für die der linken Seite das linke Komplexauge und der linke Ocellus zur Verfügung. Dadurch, daß man die Entfernung der linken Lampe von der Mittellinie, auf der die Biene kriecht, gegenüber jener der rechten beliebig vergrößert, kann man ein beliebiges Verhältnis der die Mittellinie treffenden Beleuchtungsstärken erhalten. Ist die Beleuchtungsstärke links geringer als rechts und die Biene wendet sich trotzdem zur linken Lampe, so muß diese Reaktion der linke freie Ocellus verursacht haben. Es hat eine Addition der Erregung des

Ocellus, welcher Art sie auch sein mag, zu der des Komplexauges stattgefunden. Ohne weiteres läßt sich ausrechnen, wievielmals mehr die Biene bei stärkster positiver Phototaxis auf die Lichteindrücke der Ocellen reagiert, wie auf die der Komplexaugen. Es sei laut Abb. 7 I_l die Lichtstärke der linken Lampe, I_r die der rechten, E_l die Beleuchtungsstärke auf der Mittellinie links, E_r jene rechts, R_l (100 cm) das normale Entfernungsmaximum von der Mittellinie (m) zur Lampe Bl , R_r die Entfernung (40 cm) zur Lampe Br . Die Berechnung ergibt:

$$E_l = \frac{I_l}{R_l^2}; E_r = \frac{I_r}{R_r^2}; \frac{E_l}{E_r} = \frac{R_r^2}{R_l^2};$$

I_l und I_r sind in unserem Falle gleich groß, daher

$$\frac{E_l}{E_r} = \frac{R_r^2}{R_l^2} = \frac{100^2}{40^2} = \frac{100}{16} = \frac{6 \cdot 25}{1} \text{ oder } E_r : E_l = 6 \cdot 25 : 1.$$

Es trifft also das rechte Komplexauge 6,25mal soviel Licht wie das linke. Trotzdem fand die Wendung nach links statt. Für die Biene war demnach das Verhältnis der Beleuchtungsstärken nicht 1 : 6,25,

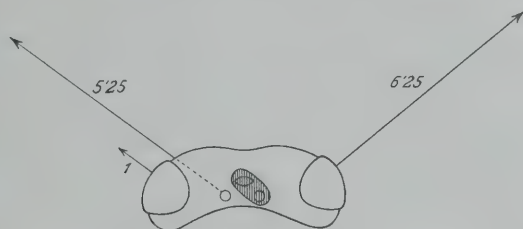


Abb. 8. Erklärung im Text.

sondern zumindestens gleich, das ist 6,25 : 6,25. 5,25 gibt uns als additives Glied zu 1 an, um wievielmals stärker die Bienen bei stärkster positiver Phototaxis auf die Erregungen der Ocellen reagieren als auf jene der Komplexaugen allein. Dies wäre eine ausgezeichnete Übereinstimmung mit den an Hand von Augenkonstanten ermittelten Befunden HOMANN'S (1924), daß die Ocellen den Komplexaugen in der Lichtstärke um ein bedeutendes überlegen sind¹. Abb. 8 gibt eine Horizontalprojektion eines Bienenkopfes wieder. In ihr sind zum besseren Verständnis des Gesagten die Stärken der Reaktionen auf Licht für die freigelassenen Augen eingezeichnet, wie sie in unserem Versuch zu finden waren, wenn R_l zu R_r sich wie 2,5 : 1 verhielt.

Ein weiteres Ergebnis ist, daß das jeweilig bestehende Verhältnis zwischen den Reaktionsstärken auf Grund der Erregungen der Ocellen

¹ Doch ist neuerdings WOLSKY (1930) zu einem gerade entgegengesetzten Ergebnis gekommen.

und der Komplexaugen ganz unabhängig ist von der jeweils herrschenden absoluten Lichtstärke. Daher können die Ocellen nicht Organe des Dämmerungssehens sein. Der Satz HOMANNs (S. 573): „Die lichtstarken Ocellen ermöglichen den Tieren das Helligkeits- und Richtungssehen, wenn sie in Verhältnisse kommen, wo die Lichtstärke der Facettenaugen nicht mehr ausreicht“, erscheint hiermit widerlegt. Daß er nicht richtig ist, dafür spricht ja auch der experimentelle Befund BOZLERS, daß *Drosophila* nach Ausschaltung der Ocellen gleiche Reizschwelle für Licht besitzt wie normal.

Das meines Erachtens wichtigste Ergebnis ist, daß bei positiver Phototaxis die Bienen die *Lichteindrücke der Ocellen um so mehr auswerten, je stärker ihre Phototaxis ist. Die Phototaxis also ist das Primäre.* Sie ist eine Stimmung des Tieres, mag verschiedene Ursachen haben und setzt bei unseren Tieren funktionsfähige Komplexaugen voraus. *Die Reaktion auf die Ocellenerregung aber erfolgt sekundär.*

Die Lage und Blickrichtung der Ocellen spricht dafür, daß sie aus verschiedenen Richtungen Lichteindrücke zu empfangen vermögen. So beschreibt LINK (1909) die Stellung der Ocellen von *Neuronia ruficrus* (S. 215): „Der Medianocellus liegt in der Mitte zwischen den beiden Antennenwurzeln. Sein Sehfeld ist nach vorn und abwärts gerichtet. Die beiden seitlichen . . . sind scharf nach den Seiten gerichtet. Dieser Anordnung der Ocellen am Kopf muß man eine große Bedeutung beilegen, wenn man sie für wichtige Orientierungsmittel hält; denn ihre Längsachsen liegen in drei aufeinander senkrecht stehenden Ebenen und stellen die Hauptrichtungen vor, in denen eine Bewegung des Tieres stattfinden kann.“ Dieselben Blickrichtungen, kaum mit geringen Abweichungen, gibt er bei den *Neuropteren*, *Lepidopteren* und hemimetabolen Insekten stets an, wenn er auf die Lage der Ocellen zu sprechen kommt. Mit vollem Rechte findet GÖTZE (S. 239), der bei allen von ihm untersuchten *Hymenopteren* grundsätzlich ähnliche Anordnungen der Ocellenachsen feststellen konnte, wie auch ähnlich schon vor ihm REDIKORZEW (1900), HESSE (1901), DEMOLL und SCHEURING (1912), CAESAR (1913) und v. HESS (1920), es eigentümlich, „daß die Physiologen diese grundlegende Tatsache niemals eingehend gewürdigt, ja geradezu mißverstanden haben (HOMANN)“. Nach HOMANN sollen die Gesichtsfelder von *Eristalis* nahezu identisch sein. Dies steht aber in Widerspruch zu seiner Theorie, daß die Ocellen Helligkeit und Lichtrichtung bei schwachem Licht perzipieren sollen. Damit wäre jedenfalls eine Orientierung verbunden, und diese geschieht, wenn drei Augen zur Verfügung stehen dann am besten, wenn sie dreiaxig angeordnet sind und verschiedene Gesichtsfelder besitzen. Und dies ist auch bei *Eristalis* der Fall, wie unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrößerung erkennbar ist.

Unsere dritte Versuchsreihe läßt den Schluß zu, daß die *lateralen Ocellen seitliches Licht unbedingt als solches empfinden*. Der Versuch, angestellt mit Minusdistanzen, sowie die Variation mit nur zwei Lampen besagt, daß das Licht auch von rückwärts, zwischen den Chitinhaaren hindurch die Ocellen erregen kann und deshalb das Gesichtsfeld dorthin durch die Behaarung nicht eingeschränkt wird. Sie ist genügend schütter, um Licht durchzulassen.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Ocellen Lichtsinnesorgane sind, die auf die phototaktischen Bewegungen entscheidenden Einfluß haben, sie jedoch allein nicht auszulösen vermögen (nach Ausschaltung der Komplexaugen). Man kann annehmen, daß die Technik des Ausschaltens der Insektenaugen erst in der letzten Zeit durch Verwendung von Nigrosinlack und geschwärztem Wachs einwandfrei wurde; deshalb dürfen Befunde mancher älterer Autoren, daß nach Ausschaltung der Komplexaugen noch positive Phototaxis auftritt, vernachlässigt werden. BOZLER weist darauf hin, wie schwierig es ist, die Komplexaugen völlig auszuschalten. Bleibt ein winziges Stückchen frei oder ist der Überzug nicht völlig lichtdicht, so tritt sofort Phototaxis auf. *Formica rufa* benimmt sich nach HOMANN nach Ausschaltung der Komplexaugen wie blind. Meine *Camponotus*-Weibchen verhielten sich in diesem Fall genau so wie HOMANN (S. 564) angibt: „... daneben fiel auf, daß sie die Fühler tiefer am Boden gesenkt trugen als die normalen Tiere, ein Zeichen, daß nach dem Verlust des Gesichtssinnes der Geruchssinn und der Tatsinn in erhöhtem Maße zur Orientierung herangezogen werden.“ Ich machte außerdem die Beobachtung, daß sie beim Kriechen mit den Antennen ihre Umgebung abtasteten (Kontaktsinn). *Eine phototaktische Reaktion trat nie auf.*

Wenn *Camponotus*-Weibchen nach längerer Dunkelhaft plötzlich belichtet wurden, nahmen sie, zur Ruhe gekommen und in der Ruhestellung verharrend, eine lightsymmetrische Einstellung an, den Kopf dem Lichte zugewendet. Diese ungemein auffallende Einstellung blieb längere Zeit erhalten; nach einigen Stunden wurde sie weniger deutlich und verschwand nach langer Belichtung auch gänzlich. Ameisen mit ausgeschalteten Ocellen verhielten sich ebenso. Sobald aber die Komplexaugen nicht funktionsfähig waren, zeigte sich eine lightsymmetrische Einstellung nicht einmal andeutungsweise, und auch dann nicht, wenn die Ameisen durch Erschütterung zur Bewegung veranlaßt wurden, ein weiteres Zeichen, daß die Ocellen allein keine Lichtreaktionen auszulösen vermögen.

Ebenso sollen nach BOZLER *Drosophila* wie auch Drohnen sich ohne Komplexaugen wie blind verhalten. GÖTZE beschreibt schwache positive Phototaxis bei komplexaugenlosen Bienen. Ich habe selbst einer größeren Anzahl Bienen die Komplexaugen durch eine starke Schicht

schwarzen Wachses völlig ausgeschaltet und fand, daß die Bienen sich in den Glasbehältern indifferent bewegten, auch wohl an irgendeiner Stelle sich ansammelten, genau wie solche, bei denen auch noch die Ocellen ausgeschaltet waren. Normale sitzen unter diesen Umständen stets an der Lichtseite. Frei auf einen Tisch in die Nähe des Fensters gebracht, krochen sie herum, versuchten auch wohl aufzufliegen, ohne aber auch nach Tagen Phototaxis zu zeigen. Verschiedentlich wird angegeben, daß komplexaugenlose Bienen oder Drohnen im Freien in engen Spiralen in die Höhe fliegen. Dasselbe konnte ich auch beobachten, jedoch flogen meine Bienen nie besonders hoch, etwa bis zu 3 oder 4 m, und dann in Spiralen wieder zu Boden. Vielleicht wirkte hierbei das Gewicht der dicken Wachsschicht etwas mit. Genau so verhielten sich aber auch vollkommen geblendete Bienen. Wenn also diese Insekten nach Ausschaltung der Komplexaugen auf die Lichteindrücke, die die Ocellen allein trafen, nicht die geringste phototaxische Reaktion zeigten, so folgt hieraus, daß die Reizbeantwortung von funktionsfähigen Komplexaugen abhängig ist.

Betont sei noch, daß bei Freilassung nur eines seitlichen Ocellus niemals, auch nicht in der geringsten Andeutung Manegebewegungen stattfanden, wie sie nach Blendung eines Komplexauges auftreten. Auch eine tonische Wirkung des Lichtes auf die Muskelkontraktion, erkenntlich an bestimmter Kopf-, Körper- und Beinhaltung, konnte ich weder bei Bienen noch Ameisen nach der Ocellenblendung beobachten.

Nicht nur bei Blendung aller Ocellen, sondern auch wenn nur zwei ausgeschaltet wurden, trat eine Gewöhnung an ihren Ausfall ein. Ich konnte beobachten, daß solche Bienen im Dreilampenversuch die linke Lampe nach einigen Stunden nicht mehr so sehr bevorzugten, wie früher. Manchmal trat sogar ein Überszielschießen ein, indem statt wie früher die linke, jetzt die rechte Lampe bevorzugt wurde, allerdings nicht besonders stark. Die Gewöhnung ist jedoch nicht gleichmäßig, da manche Bienen überhaupt keine, manche eine schwache und andere wieder eine überstarke zeigten. Eine Regel ließ sich jedenfalls nicht aufstellen.

Herabsetzung oder Vergrößerung der Lichtintensität, wobei nach BOZLER der Ausfall der Ocellen bei *Drosophila* in Erscheinung trat, haben auf das normale Verhalten wie auf die Kriechgeschwindigkeit der Bienen gar keinen Einfluß, ob nun die Ocellen ausgeschaltet sind oder nicht, selbst wenn jede Störung des Versuchstieres vermieden wird. GÖTZE scheint dasselbe beobachtet zu haben, weil er angibt, daß seine Nachprüfungen der BOZLERSchen Ergebnisse mit Bienen keinen Erfolg hatten.

Nach BOZLER sind die Bewegungen der *Drosophila* an das Vorhandensein von Licht gebunden. Das ist bei der Biene in solchem Ausmaße nicht der Fall. Daher ist ein abweichendes Verhalten nicht erstaunlich,

zumal auch diese beiden Insektenarten nicht nahe verwandt sind. Auffällig ist die Übereinstimmung beim Auftreten der Latenzzeit der schlafenden ocellengeblendeten Ameisen und Essigfliegen, nur daß bei ersteren die Reaktion ungleich deutlicher ist. Daraus zu schließen erregen die Ocellen das Nervensystem in einer ganz anderen Weise als die Komplexaugen; sonst könnte nicht das Ausschalten der Ocellen eine derartig auffällige Wirkung ausüben. Es liegt hier übrigens ein eigenartiger Fall vor. Einerseits verhalten sich Ameisen mit freien Ocellen, aber geblendeten Komplexaugen wie blind. Andererseits sehen wir, daß die Komplexaugen allein die schlafenden Tiere sehr langsam aufwachen lassen, während dies bei funktionsfähigen Ocellen sehr rasch geschieht. Man kann daraus wiederum nur den Schluß ziehen, daß eine Ocellenerregung nur bei funktionsfähigen Komplexaugen eine Reaktion zur Folge hat, in diesem Falle eine Beschleunigung derselben.

Die Ansicht von GÖTZE, daß die Ocellen eine Bedeutung bei der „Zieleinstellung auf ruhende Gegenstände aus dem Flug“ besitzen, hat nach unseren Befunden, welche ihre Funktion als durchaus im Rahmen der Phototaxis befindlich ergaben, als widerlegt zu gelten. GÖTZE hat die Ocellen abrasiert und die Wunde mit Wachs verschlossen. Wenn nach seinen Angaben nach Entfernung der Antennen ähnliche Flugveränderungen auftraten wie nach seiner Art der Ocellenausschaltung, von 27 operierten Tieren außerdem nur fünf zum Stammvolk zurückkehrten, so ist auf schwere Folgen der Operation rückzuschließen, die auf das Flugverhalten einwirkten.

Ich habe die Versuche bezüglich des Schwirrens der Bienen vor den Dressurkästen zwar nicht wiederholt, doch fand ich, als ich bei einem Versuch die ganze Vorderseite einer Beute gänzlich veränderte und mit einem Vorbau versah, daß bei dem nun auftretenden lebhaften und suchenden Hin- und Herfliegen frisch ocellengeblendete Bienen sich genau so benahmen wie normale. (Ich hatte die geblendeten Bienen durch einen Farbfleck auf dem Thoraxrücken gekennzeichnet und konnte sie auf diese Weise auch im Flug leicht von den normalen unterscheiden.) Dieser Versuch unterscheidet sich im Prinzip kaum von dem von GÖTZE geschilderten.

Unbedingt lebenswichtige Organe sind die Ocellen nicht. Ich habe Bienen mit unversehrtm Überzug auf den Ocellen noch nach einigen Wochen im Stocke wiedergefunden, im Juni, zur Zeit starken Bienenfluges. Ein abweichendes Verhalten von ocellengeblendeten Bienen gegenüber normalen beim freien Flug konnte ich nicht bemerken. Immerhin kann die Bedeutung der Ocellen nicht unwesentlich sein; sonst wären sie nicht bei so vielen Insektengruppen hoch entwickelt.

Wenn wir nunmehr unsere Ergebnisse überblicken, so sehen wir, daß nur diejenigen Versuche, bei denen phototaktische Tiere verwendet

wurden, einen positiven Ausgang hatten, und deshalb ist die Tätigkeit der Ocellen mit der Phototaxis in engste Beziehung zu bringen. Sie unterstützen offenbar die Komplexaugen bei den Bewegungsreaktionen zum bzw. vom Lichte in entscheidendem Maße. Ein bewegungsteigernder Einfluß trat bei meinen Versuchen allerdings nicht in Erscheinung, wohl deshalb weil die Tiere durch die ungewöhnliche Umgebung schon von vornherein sehr erregt waren.

Bezüglich des Schlafes der Ameisen sei noch bemerkt, daß eine auffallende Übereinstimmung mit den Befunden von BELING (1929) in Bezug auf das Zeitgedächtnis von Bienen besteht. Hier wie dort treten bei den Insekten 24stündig wiederkehrende, unbekannte Faktoren auf, die in dem einen Fall die Bienen die Futterquelle, die zur bestimmten Stunde Futter gibt, aufsuchen, in dem anderen Fall die Ameisen aufwachen und wahrscheinlich auch zur gegebenen Zeit einschlafen lassen. Äußere tagesperiodische Schwankungen wie die von Licht und Temperatur können den Tieren keine Anhaltspunkte dazu geben. Meine Ameisen bekamen in der Dunkelkammer, solange die Beobachtungen währten, kein Tageslicht zu sehen. Nur bei der künstlichen Belichtung, die fast stets nur einige Minuten dauerte, wurde die sie umgebende vollständige Finsternis unterbrochen. Auch die Schwankungen der täglichen Temperatur waren in dem Raume sehr gering. Sie betrugen etwa $1/2$ — 1° . Besonders morgens, zur Zeit als die Ameisen aufwachten, herrschte längere Zeit eine gleichmäßige Temperatur. Um so eigenartiger erscheint es, daß sie den Zeitpunkt des Aufwachens beinahe auf eine Viertelstunde genau während mehrerer Wochen beibehielten. Zu der Zeit, als ich dies beobachtete, waren mir die Untersuchungen von BELING noch unbekannt. Sobald mir geeignetes Material zur Verfügung stehen wird, gedenke ich diese Beobachtungen über den Schlaf der Ameisen zu vervollständigen.

Anhang. Ergänzende Untersuchungen über den Verlauf der Ocellarnervenfasern und über Pigmentverschiebung im Ocellus.

Die Anatomie der Ocellen der Biene ist von REDIKORZEW (1900), der von *Camponotus* von CAESAR (1913) eingehend untersucht worden, so daß ich auf diese Arbeiten verweise.

Auch ihre Innervierung ist verschiedentlich, für die Biene sowohl als auch für ihr nahverwandten Arten, zum Teil eingehend beschrieben, so von VIALLANES (1887), KENYON (1895), HALLER (1905) und v. ALTEN (1910). Die Kreuzungsverhältnisse der Nervenbündel finde ich aber nirgends richtig dargestellt.

Es besteht ein wesentlicher Unterschied in der Innervierung der Ocellen von *Apis* und *Camponotus* gegenüber *Drosophila*, was vielleicht auch unter anderem erklärbar macht, daß die von BOZLER bei der

Drosophila angewendeten Versuchsbedingungen bei Bienen keinen Ausfall der Ocellen in Erscheinung treten lassen. Nach der Beschreibung von BOZLER begibt sich etwa die Hälfte der Fasern der Ocellen ins Schlundkonnektiv jeder Seite, die andere Hälfte biegt seitlich ab, um in einen Ocellarglomerulus einzumünden, aus dem die Fasern in eine Kommissur eintreten, die sich, das dritte Opticusganglion durchdringend, im zweiten auflöst. Bei den Bienen und Ameisen besteht eine derartige Verbindung nicht. (*Camponotus* besitzt ganz ähnliche Innervierungs- und Kreuzungsverhältnisse wie die Biene, nur ist wegen der engen

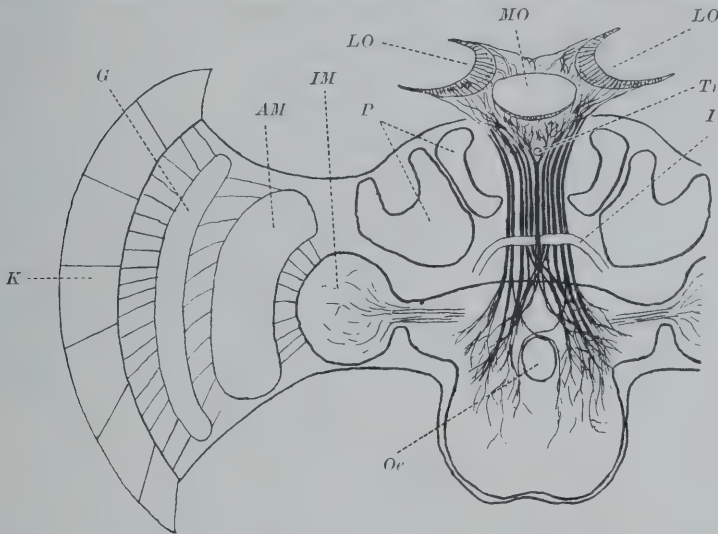


Abb. 9. Schematisiertes Übersichtsbild über die Lage der Ocellarnervenzusammenfassungen im Gehirn. Die Partie mit dem Komplexauge ist im Verhältnis etwas verkleinert gezeichnet, von den sich nicht kreuzenden Faserbündeln etwa die Hälfte weggelassen. Die Bündel sind statt vielfach übereinander, nebeneinander gezeichnet, wie auch in Abb. 10. Die Linsen waren in den Präparaten mit der Cornea abgehoben, daher nicht eingezeichnet. *P* Corpora pedunculata, *G* Ganglienplatte, *AM* äußeres Marklager, *IM* inneres Marklager des Opticus der Komplexaugen, *K* Komplexauge mit angedeuteter Lage der Ommatidien, *LO* laterale Ocellen, *MO* Medianocellus, *I*, *Tr*, *Oe* Bezeichnung wie in Abb. 10.

Aneinanderlagerung der Fasern der Median- und Seitenocellen die Untersuchung sehr erschwert. Die folgenden Befunde gelten für die Biene.) Die einzelnen, von den Rhabdomen kommenden Fasern vereinigen sich zu starken Bündeln, welche in der in Abb. 9 angedeuteten Weise ihren Verlauf nehmen, sich zum größten Teil erst im Unterschlundganglion vollständig auflösen und nach HALLER sogar in die Bauchstränge gelangen.

Auffallend ist der Unterschied in der Innervierung der beiden Augenarten. Ein komplizierter Apparat von drei Ganglien vermittelt das Bildsehen. Nicht ein einziges Ganglion aber ist in die Ocellarnerven eingeschaltet. Schon danach müßte die Funktion beider Augenarten

ganz verschieden geartet sein, was ja durchaus den experimentell ermittelten Tatsachen entspricht.

Es fiel mir auf, daß eine totale Kreuzung der Fasern des Medianocellus, wie sie v. ALTEN für *Bombus* als wahrscheinlich angibt, bei der nahverwandten Biene nicht besteht. Zur Rekonstruktion der Kreuzung der Faserbündel verwendete ich mehrere Schnittserien. Eine totale Kreuzung erleiden lediglich je zwei Bündel jeder Seite (Abb. 10, 1 und 2). Eines (3) gabelt sich in zwei gleichstarke Äste, von denen einer sich zur

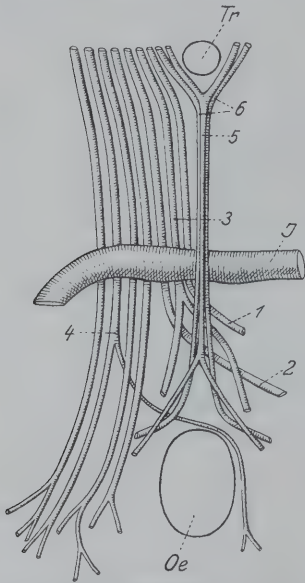


Abb. 10. Die gebündelten Ocellar-nervenfaser einer Seite. Von den sich nicht kreuzenden Faserbündeln sind einige nicht eingezeichnet. *Tr* Trachee, *I* Intercerebralbrücke, *Oe* Ösophagus. Nähere Erklärung im Text.

gegenüberliegenden Seite begibt. Ein weiteres Bündel (4), stark lateralwärts gelegen, spaltet ebenfalls, aber nur einen geringen Teil zur anderen Seite ab. Dieser kreuzt sich mit dem von der anderen Seite kommenden knapp oberhalb des Ösophagus. Sämtliche Faserbündel verlaufen hinter der Intercerebralbrücke, mit Ausnahme derjenigen zwei, die sich aus je zwei dünnen Bündeln zusammensetzen, die, von der entsprechenden Seite des Medianocellus kommend, die Trachee umfassen und sich knapp unterhalb derselben vereinigen. Das vordere dieser beiden Faserbündel (5) teilt sich (an Frontalschnitten ungefähr in der Mitte zwischen der Intercerebralbrücke und dem Ösophagus) in zwei Teile, das rückwärtige der beiden (6), das der Intercerebralbrücke näher gelegen ist, schon etwas früher. Das den schwachen Strang abspaltende Bündel (4) gehört dem entsprechenden seitlichen Ocellus an, von den sich vollkommen kreuzenden mit Wahrscheinlichkeit noch das untere (2). Es war mir je-

doch nicht möglich, festzustellen, welchem Ocellus die beiden übrigen, sich ganz oder zur Hälfte auf die andere Seite begebenden Bündel angehören. An Horizontalschnitten lassen sich in der Höhe der Intercerebralbrücke etwa 24 Faserbündel zählen. Wenn man davon auch nur den dritten Teil, darunter die restlichen sich noch kreuzenden Bündel als den Medianocellus innervierend betrachtet, so ergibt sich, daß eine totale Kreuzung der Fasern des Medianocellus nicht stattfindet.

v. HESS (1921) beobachtete am lebenden Libellenocell eine ausgedehnte Pigmentverschiebung, wogegen LAMMERT (1926) sie in den Ocellen der Libelle und im Raupenstemma weder bei Lebendbeobachtung noch an Hand histologischer Präparate nachweisen konnte. Ebenso

nicht HOMANN bei Lebendbeobachtung an Ameisen und *Eristalis tenax*. Um eine eventuelle Pigmentwanderung im Ocellus festzustellen, fixierte ich zunächst Köpfe der wegen ihrer Größe geeigneten *Vespa crabro*-Weibchen, wobei die Tiere vorher eine halbe Stunde einerseits in schwachem diffusem Tageslicht, anderseits in direktem Sonnenlicht gehalten wurden. Tatsächlich zeigte sich bei den ersten zwei so behandelten Objekten, daß das Pigment in den Ocellen des Dunkeltieres etwas mehr proximal gelagert war, wie in denen des Helltieres. Dies erwies sich jedoch bei öfterer Wiederholung der Untersuchung als ein Zufall. Das Pigment ist nämlich bei verschiedenen Individuen vielfach nicht völlig gleich verteilt. Wodurch dies bedingt ist, vermag ich nicht zu sagen. Vielleicht spielen Altersunterschiede eine Rolle oder auch stammen die Hornissen aus verschiedenen Nestern, da ich sie im Freien fing. Um solche individuelle Unterschiede zu umgehen, blendete ich einen der lateralen Ocellen. Ols Objekte verwendete ich jetzt auch Bienen und brachte sie eine halbe Stunde in direktes Sonnenlicht. Dann schnitt ich rasch die Köpfe ab, schnitt diese in der Mitte horizontal durch, damit die Fixierungsflüssigkeit rasch eindringen könne, und fixierte im Licht im Gemisch von CARNOY. Hierauf wurde der Rest des noch vorhandenen Gehirnes mit den ansitzenden Ocellen herauspräpariert und eingebettet. Frontalschnitte ergaben eine vollkommen gleichartige Verteilung des Pigmentes in beiden Lateralocellen, was die Befunde von HOMANN und LAMMERT bestätigt.

Zusammenfassung.

A. Ergebnisse über die Ocellenfunktion.

1. Die untersuchten Insekten zeigten nach Blendung der Komplexaugen keinerlei Lichtreaktionen. Nach Blendung eines, zweier oder aller Ocellen traten bei gleichzeitigem Freilassen der Komplexaugen wesentliche Änderungen im phototaktischen Verhalten auf.

2. Für die Ocellen ist der adäquate Reiz das Licht. Sie vermögen die Lichtrichtung genau wahrzunehmen.

3. Bei positiver Phototaxis fiel die Beantwortung des Lichtreizes, der die Ocellen traf, durch die Bienen proportional zur Stärke ihrer Phototaxis aus. Offenbar addiert sich die Erregung der Ocellen (als $\mp$ starkes Stimulans) zu jener der Komplexaugen, so daß bei stärkster Phototaxis die Reaktionsempfindlichkeit auf Grund der Ocellenerregung bis über fünfmal so groß werden kann als auf Grund der Erregung der Komplexaugen allein, — unabhängig von der jeweils herrschenden Lichtstärke. (Letzteres spricht gegen einen speziellen Gebrauch oder Nutzen der Ocellen im Dämmerlicht.)

4. Bei negativ phototaktischen Individuen (*Camponotus normal*, Stockbienen bei Temperaturen unterhalb 16° C) schlug nach Ausschal-

tung der Ocellen die negativ phototaktische Bewegung in eine positive um. Jedoch zeigte sich nach Belichtung der Tiere eine Gewöhnung an den Ausfall der Ocellen, so daß nach einiger Zeit, die von der Stärke der Belichtung abhing, wieder negative Phototaxis in Erscheinung trat.

Demnach sind die Ocellen wertvolle Hilfsorgane für die phototaktischen Bewegungen, in deren Rahmen zur Gänze ihre Funktionsweise liegt.

5. Eine Pigmentverschiebung bei verschiedenen Lichtstärken findet im Ocellus der Bienen und Hornissen nach histologischen Befunden nicht statt.

B. Weitere Ergebnisse.

1. Bienen unterscheiden noch deutlich Unterschiede in der Beleuchtungsstärke im Werte von 1 : 1,16. Damit ist der von v. HESS gefundene Wert von 1 : 1,24 übertroffen.

2. Es wird bei Bienen zwischen „Stockstimmung“ und „Ausfliegestimmung“ unterschieden. Befinden sie sich in ersterer, so werden sie unterhalb einer Temperatur von 16° C negativ phototaktisch. In „Ausfliegestimmung“ bleiben sie positiv bis zur Erstarrung (bei etwa 8°). Demnach besitzen die Bienen einen absoluten Temperatursinn für eine Temperatur um 16° C.

3. Bei den Ameisenweibchen kommt echter Schlaf vor, der im äußeren Gebaren ohne geeignete Versuchsanordnung nicht zu unterscheiden ist von der Ruhe, in der sie sich in Gefangenschaft für gewöhnlich verhalten. Der täglich wiederkehrende Zeitpunkt des Aufwachens wird trotz Ausschaltung der tagesperiodischen Schwankungen von Licht und Temperatur beibehalten.

Schluß.

Durch vorliegende Untersuchung glaube ich dem Problem der Ocellenfunktion bei den von mir untersuchten beiden Arten von Hymenopteren nähergekommen zu sein. Eine Übertragung meiner Theorie auf andere Insektenordnungen, in denen Ocellen neben Komplexaugen vorkommen, halte ich ohne spezielle Untersuchungen für nicht statthaft. Der vielfach verschiedene anatomische Aufbau der Ocellen, ihre verschiedene Innervierung, ihr Bestehenbleiben bei völliger Rudimentation der Komplexaugen (in einigen wenigen Fällen), ihr Vorhandensein bei Insekten mit ganz verschiedener Lebensweise sprechen dafür, daß auch ihrer biologischen Bedeutung keine engen Grenzen gezogen sein dürften. Weitere Untersuchungen werden notwendig sein, um das heutige Bild zu vervollständigen. Dabei mögen vorteilhaft ursprüngliche Formen, wie Eintags- oder Uferfliegen, herangezogen werden.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Professor Dr. LUDWIG BÖHMIG meinen Dank auszusprechen für sein persönliches Interesse, das er meinen Untersuchungen entgegenbrachte. Ebenso bin ich Herrn

Privatdozenten Dr. JOSEF MEIXNER, der mir die Anregung zu dieser Arbeit gab, mich bei der Ausführung vieler Versuche, denen er auch sonst öfters beiwohnte, sowie bei der Beschaffung von Literatur unterstützte, zu Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis¹.

- v. Alten, H.: Zur Phylogenie des Hymenopterengehirnes. Jena. Z. Naturwiss 46 (1910). — Armbruster, L.: Bienen und Wespengehirne. Arch. Bienenkde 1 (1919). — Baldus, K.: Experimentelle Untersuchungen über die Entfernungslokalisation der Libellen. Z. vergl. Physiol. 3 (1926). — Untersuchungen zur Analyse der Zwangsbewegungen der Insekten. Heidelberg 1927. — Baumgärtner, H.: Der Formensinn und die Schärfe der Bienen. Z. vergl. Physiol. 7 (1928). — Beling, J.: Über das Zeitgedächtnis der Bienen. Ebenda 9 (1929). — Blochmann, F.: Über die Gründung neuer Nester bei *Camponotus ligniperdus* LATR. und anderer einheimischer Ameisen. Z. Zool. 41 (1885). — Bozler, E.: Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Stirnagen der Insekten. Z. vergl. Physiol. 3 (1926). — Brun, R.: Die Raumorientierung der Ameisen. Jena 1914. — Physiologische Forschungen an Ameisen. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. VI: Methoden der experimentellen Psychologie, Teil D, H. 2 (1922). — v. Buddenbrock, W.: Grundriß der vergleichenden Physiologie. I. Berlin 1924. — Bühler, K.: Zeitsinn und Raumsinn. Handwörterbuch der Naturwissenschaft 10 (1915). — Cäsar, C. J.: Die Stirnagen der Ameisen. Zool. Jb.-Abt. Anat. u. Ont. 35 (1913). — *Cayal, R. y u. Sánchez, D.: Contribución al conocimiento de los centros nerviosos de los insectos. Trab. Labor. Invest. biol. Univ. Madrid 13 (1915). — Demoll, R.: Über die Beziehung zwischen der Ausdehnung des binokularen Sehraumes und dem Nahrungserwerb bei einigen Insekten. Zool. Jb., Abt. Syst. 28 (1910). — Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Berlin 1917. — Demoll, R. u. Scheuring, L.: Die Bedeutung der Ocellen der Insekten. Zool. Jb., Abt. Zool. u. Physiol. 31 (1912). — Eidmann, H.: Die Koloniegründung der einheimischen Ameisen. Z. vergl. Physiol. 3 (1926). — Engelmann, T.: *Bacterium photometricum*. Pflügers Arch. 30 (1883). — Exner, S.: Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig 1891. — Franz, V.: Die phototaktischen Erscheinungen im Tierreich und ihre Rolle im Freileben der Insekten. Zool. Jb., Abt. Zool. u. Physiol. 33 (1913). — v. Frisch, K.: Der Farbensinn und Formensinn der Biene. Ebenda 35 (1914). — Methoden sinnesphysiologischer und psychologischer Untersuchungen an Bienen. Handwörterbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. VI: Methoden der experimentellen Psychologie, Teil D, H. 2 (1922). — Garrey, W. E.: Light and The muscle tonus of insects. The heliotropic mechanism. I. Gen. Physiol. 1 (1919). — Götz, G.: Untersuchungen an Hymenopteren über das Vorkommen und die Bedeutung der Stirnagen. Zool. Jb., Abt. Zool. u. Physiol. 44 (1927). — Haller, B.: Über den allgemeinen Bauplan des Tracheatensyncerebrums. Arch. mikrosk. Anat. u. Entwickl.mechan. 65 (1905). — Handlirsch, A.: Insecta. Allgemeine Einleitung. In: Kükenthals Handbuch der Zoologie. Berlin u. Leipzig (1927). — Herter, K.: Untersuchungen über den Temperatursinn einiger Insekten. Z. vergl. Physiol. 1 (1924). — Hertz, M.: Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene. I. Ebenda 8 (1929). — v. Hess, C.: Messende Untersuchungen des Lichtsinnes der Biene. Pflügers Arch. 163 (1916). — Untersuchungen zur Physiologie der Stirnagen der Insekten. Ebenda 181 (1920). — Mikroskopische Beob-

¹ Die mit einem * bezeichneten Arbeiten waren mir nicht zugänglich.

achtung der phototropen Pigmentwanderung im lebenden Libellenocell. Z. Biol. 73 (1921). — **Hesse, R.:** Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropoden-Augen. Z. Zool. 70 (1901). — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. Weitere Tatsachen. Allgemeines. Ebenda 72 (1902). — Das Sehen der niederen Tiere. Jena 1908. — **Homann, H.:** Zum Problem der Ocellenfunktion bei den Insekten. Z. vergl. Physiol. 1 (1924). — Der Vertikalilluminator als Augenspiegel bei kleinen Insekten. Biol. Zbl. 44 (1924 a). — Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen. I. Z. vergl. Physiol. 7 (1929). — **Janet, C.:** Anatomie de la tête du *Lasius niger*. Limoges 1905. — **Jonescu:** Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbienen. Jena. Z. Naturwiss. 38 (1919). — **Kenyon, F. C.:** The Brain of the Bee. J. comp. Neur. 6 (1896). — **Knoll, F.:** Insekten und Blumen. H. 2. III. Lichtsinn und Blumenbesuch des Falters *Macroglossum stellatarum*. Abh. zool.-bot. Ges. Wien. 12 (1922). — **Kühn, A.:** Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena 1919. — Über den Farbsinn der Bienen. Z. vergl. Physiol. 5 (1927). — **Lammert, A.:** Über Pigmentwanderung im Punktauge der Insekten, sowie Licht- und Schwerkraftreaktionen von Schmetterlingsraupen. Ebenda 3 (1926). — **Link, E.:** Über die Stirnaugen der Orthopteren. Verh. dtsch. zool. Ges. (1908). — Über die Stirnaugen der Neuropteren und Lepidopteren. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ont. 27 (1909). — Über die Stirnaugen der hemimetabolen Insekten. Ebenda 27 (1909). — **Loeb, J.:** Die Tropsimen. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie 4 (1913). — **Minnich, D. E.:** The photic reactions of the honey-bee, *Apis mellifera* L. J. of exper. Zool. 29 (1919). — **Müller, A.:** Über Lichtreaktionen von Landasseln. Z. vergl. Physiol. 3 (1925). — **Pietscher, H.:** Das Gehirn der Ameise. Jena. Z. Naturwiss. 47 (1911). — ***Prilutzki, J.:** Künstlicher Flug und Fütterung im Winter. Westnik rossishago i inostrannago Pteschelowodstva Eschemes jatsschnoi jurnal pteschelowodnosi tehniki. (Zeitschr. russ. und ausländ. Bienenkund., Monatl. Journal für die Technik der Bienenzucht.) Sept./Okt. H. 7/8, 7—10 (russ.) (1926). — * Über Kotablage der Bienen im Stock. Ebenda S. 6, 6. Juni (russ.) (1926). — **Redikorzew, W.:** Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten. Z. Zool. 68 (1900). — **Rösch, G.:** Über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. 2 (1925). — **Szymanski, J. S.:** Eine Methode zur Untersuchung der Ruhe- und Aktivitätsperioden bei Tieren. Pflügers Arch. 158 (1914). — Die Haupt-Tiertypen in bezug auf die Verteilung der Ruhe und Aktivitätsperiode im 24stündigen Cyklus. Biol. Zbl. 36 (1916). — Aktivität und Ruhe bei Tieren und Menschen. Z. angew. Psychol. 20 (1922). — **Seiler, W.:** Beiträge zur Kenntnis der Ocellen der Ephemeriden. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ont. 22 (1906). — **Stellwaag, F.:** Wie steuern die Insekten während des Fluges? Biol. Zbl. 36 (1916). — **v. Uexküll, J. u. Broek, F.:** Atlas zur Bestimmung der Orte in den Schräumen der Tiere. Z. vergl. Physiol. 5 (1927). — **Viallanes, H.:** Le cerveau de la Guêpe. Ann. des Sci. natur., Zool. 7, II (1887). — **Wolf, E.:** Über das Heimkehrvermögen der Bienen. I. Z. vergl. Physiol. 3 (1926). — Zweite Mitteilung. Ebenda 6 (1927). — **Wolsky, A.:** Optische Untersuchungen über die Bedeutung und Funktion der Insektenocellen. Ebenda 12 (1930). — **Zavřel, J.:** Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen von *Vespa*. Jber. königl. böhm. Ges. Wiss. f. d. Jahr 1902. Prag 1903.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut zu Graz](#)

Jahr/Year: 1930

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Müller Erwin

Artikel/Article: [Experimentelle Untersuchungen an Bienen und Ameisen über die Funktionsweise der Stirnocellen 348-384](#)