

Noirot

Tome I. N° 4

Décembre 1953

# BULLETIN

édité par

LA SECTION FRANÇAISE

de

L'UNION INTERNATIONALE  
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



105, B<sup>e</sup> RASPAIL  
PARIS - 6<sup>e</sup>

# NEUE UNTERSUCHUNGEN UEBER DAS SEHEN DER INSEKTEN INSBESONDERE DER BIENEN

Hansjochem AUTRUM, Göttingen \*:

---

Ihrem anatomischen Bau nach haben die zusammengesetzten Augen der Insekten nur eine geringe Sehschärfe. Die einzelnen Ommatidien haben Oeffnungswinkel von  $1^{\circ}$  und mehr; ausserdem ist ihr Durchmesser so klein, dass aus physikalischen Gründen (Beugung des Lichtes an engen Oeffnungen) der wahre Oeffnungswinkel grösser ist als der anatomische Divergenzwinkel zwischen den einzelnen Ommatidien. Im besten Fall beträgt daher die Sehschärfe des zusammengesetzten Auges der Insekten  $1/80$  der menschlichen Sehschärfe.

Die Untersuchungen von M. HERTZ (1933, 1934) und E. WOLF (1933) über das Formensehen der Bienen zeigten, dass dem Sehen der Bienen andere Prinzipien zu Grunde liegen als dem Sehen der Wirbeltiere: das Formensehen der Bienen ist abhängig: 1. von der Zahl der Konturen einer Figur (figurale Intensität nach M. HERTZ); 2. von dem Muster (pattern) der Konturbewegungen, das die Figur beim Flug in der Gesamtheit der Ommatidien entstehen lässt (figurale Qualität). Wichtig für die Figurenunterscheidung ist also einerseits die Anzahl der Reizwechsel, die in einem Ommatidium beim Vorbeifliegen auftreten, und andererseits die Anordnung dieser Reizwechsel zu einander; dagegen wird der spezielle räumliche Konturenverlauf, der für den Menschen die Einzelform bestimmt, von der Biene oftmals nicht erkannt.

Da die Zahl der Helligkeitsänderungen in einem Ommatidium für das Formensehen eine Rolle spielt, sollte das Auge der Bienen (und anderer schnell fliegender Insekten) fähig sein, eine möglichst grosse Zahl solcher Helligkeitsänderungen in der Sekunde von einander zu trennen. Im folgenden wird gezeigt, dass tatsächlich das Auge der Bienen eine extrem hohe Zahl von Lichtreizen in der Sekunde zu unterscheiden vermag, und auf welchen Mechanismen diese Fähigkeit beruht.

Als Untersuchungsmethode diente die Analyse der Belichtungspotentiale (Elektroretinogramm). Ihr Vorteil besteht darin, dass das Belichtungspotential nicht nur eine elektrische Reaktion auf den Lichtreiz

\*) Seit dem 1.11.1952, Würzburg, Zoologisches Institut der Universität.

darstellt, sondern dass aus seiner speziellen Form auf die physiologischen Vorgänge in den Augen geschlossen werden kann. Die elektrophysiologischen Untersuchungen müssen, sofern aus der Art der elektrischen Antwort auf die Leistungen des Tieres geschlossen wird, durch Beobachtung des Verhaltens ergänzt und nachgeprüft werden.

## I.

Wie schnell ein Auge den Veränderungen des Reizlichtes folgen kann, lässt sich aus seiner Verschmelzungsfrequenz für Flimmerlicht bestimmen: lässt man auf dem Auge einer Biene Licht und Dunkel rhythmisch

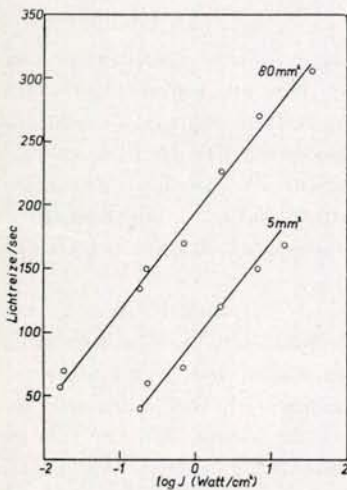


Fig. 1. — Abhängigkeit der Verschmelzungsfrequenzen für das Auge der Biene von der Helligkeit. Ordinate: Zahl der Lichtreize in der Sekunde, bei der gerade Verschmelzung eintritt. Abszisse: Strahlungsdichte der Reizfläche in Watt/cm<sup>2</sup>. Grösse der Reizfläche: 10 mm  $\varnothing$  (obere Kurve) bzw. 2,7 mm  $\varnothing$  (untere Kurve; einem einzelnen Ommatidium entsprechend). Abstand des Auges von der Reizfläche 185 mm.

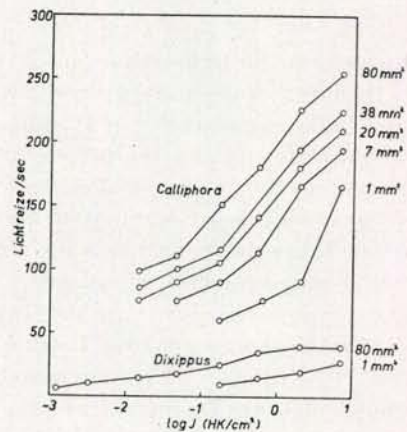


Fig. 2. — Verschmelzungsfrequenzen für die Augen von *Dixippus* und *Calliphora* in Abhängigkeit von Leuchtdichte und Arealgrösse. Auf der Ordinate Lichtreize je Sekunde. Auf der Abszisse Leuchtdichte der Reizfläche Abstand 185 mm vom Auge. Grösse der Reizfläche 1, 7, 20, 38, 80 mm<sup>2</sup>.

der elektrischen Antwort immer kleiner, bis schliesslich bei einer kritischen Flimmerfrequenz das Belichtungspotential die gleiche Form hat wie bei einem Lichtreiz konstanter Helligkeit (Verschmelzungsfrequenz). Analoge Versuche beim Menschen haben ergeben, dass die aus den Belichtungspotentialen ermittelten Verschmelzungsfrequenzen mit den subjektiv beobachteten übereinstimmen (GRANIT, 1947; eigene unveröffentlichte Versuche).

Die Verschmelzungsfrequenzen, die elektrophysiologisch ermittelt wurden, sind bei *Apis*, *Bombus*, *Vespa*, *Calliphora*, der Imago von

abwechseln, so kann man ein Belichtungspotential abgreifen, dessen Form sich in gleichem Rhythmus ändert. Wenn die Frequenz der Lichtblitze zunimmt, werden die einzelnen Wellen

*Æschna* ausserordentlich hoch: bei *Apis* sind bei genügender Lichtintensität 300 Lichtreize in der Sekunde erforderlich (Fig. 1), bei *Calliphora* 270, bei *Æschna* etwa 170. Andere Insekten haben aber viel geringere Verschmelzungsfrequenzen: bei *Dixippus*, *Dytiscus*, der Larve von *Æschna*, bei *Periplaneta* verschmelzen schon 20 bis 30 Lichtreize in der Sekunde (Fig. 2.).

Zur Bestätigung dieser elektrophysiologischen Ergebnisse wurde das Verhalten der gleichen Insekten in der Drehtrommel beobachtet: die Wand der Drehtrommel bestand aus vertikalen, schwarzen und weissen Streifen von gleicher Breite. Der rotierenden Wand kann ein Insekt nur so lange optomotorisch folgen, wie es die einzelnen Streifen noch auflösen kann; rotiert die Trommel zu schnell, so verschmelzen die Streifen (1). Für *Periplaneta* und *Tachycines* ergeben sich mit dieser Methode Verschmelzungsfrequenzen von 8 bis 10 Reizen in der Sekunde, für Fliegen, Bienen und Wespen von etwa 220/sec (AUTRUM et STÖCKER, 1950-1952).

Damit optische Reize einer bestimmten Frequenz verwertet werden können, ist nicht nur ein entsprechendes Auflösungsvermögen des Rezeptors sondern auch des Zentralnervensystems erforderlich. In der Tat bestehen zwischen den beiden Gruppen von Insekten bemerkenswerte Unterschiede im zeitlichen Ablauf zentralnervöser Vorgänge und zwar: 1. in der Frequenz »spontaner« elektrischer Rhythmen, die sich von den optischen Ganglien abgreifen lassen, und 2. in den Zeitgesetzen, die bei stroboskopischen Reaktionen zu beobachten sind.

Reizt man die Augen von Insekten mit konstantem, nicht flimmerndem Licht, so treten rhythmische Potentialschwankungen auf, die aus den optischen Ganglien stammen. Die Frequenz dieser zentralnervösen Spontanrhythmen ist bei den Insekten mit niedrigen Verschmelzungsfrequenzen klein und beträgt etwa 20 bis 40/sec [ADRIAN (1937) für *Dytiscus*; RÖDER (1939, 1940) für die Heuschrecke *MELANOPLUS*]; ist die Verschmelzungsfrequenz hoch, so ist auch die Frequenz der spontanen Rhythmen gross, etwa 120-160/sec.

Die gleichen charakteristischen Unterschiede ergeben sich bei einem komplizierten Sehvorgang, dem stroboskopischen Sehen, also der Wahrnehmung von Gestalten. Hierbei handelt es sich darum, dass Bilder, die nacheinander an verschiedenen Stellen geboten werden, unter bestimmten Bedingungen für den zeitlichen und örtlichen Abstand den Charakter getrennter Phänomene verlieren und als fließende, kontinuierliche Bewegung eines einzelnen Sehdinges erscheinen. Auf diese Erscheinung geht die Bewegungszurück im Film zurück. Solche stroboskopischen Scheinbewegungen von Lichtstreifen können (in entsprechend aufgebauten Drehtrommelversuchen) bei beiden Insektengruppen nachgewiesen werden, nur muss bei der zeitlichen Aufeinanderfolge der Einzelbilder berücksichtigt werden, ob das betreffende Auge träge ist (geringe Verschmelzungsfrequenz hat) oder ob es sehr schnell reagiert (hohe

(1) Bis die Wand die jeweilige Prüfgeschwindigkeit erreicht hat, ist sie für die Versuchstiere durch einen weissen Pappzylinder verdeckt.

Verschmelzungsfrequenz hat). Damit dem Menschen Filmbilder nicht ruckartig springend, sondern in fließender Bewegung erscheinen, dürfen die zeitlichen Pausen höchstens 80 bis 185 msec betragen. Bei *Periplaneta* liegt die obere Grenze für Lichtstreifen, die im räumlichen Abstand von  $23,8^\circ$  auftreten, bei 125 msec, für *Calliphora* aber bei nur 25 msec (AUTRUM und STÖCKER, 1952). Wollte man also Bienen oder Fliegen einen Film vorführen, der bei ihnen die » gleichen « Bewegungszusammenhänge erzeugt, wie wir sie aus dem Film kennen, so müsste man mindestens 200 Bilder/sec projizieren. Erst bei dieser Zahl von Bildwechslern, bei der das Bild nicht mehr flimmert, wird auch die Bewegung kontinuierlich.

## II.

Zwischen der Höhe der Verschmelzungsfrequenz einer Insektenart und der Form des zugehörigen Belichtungspotentials bestehen folgende Zusammenhänge: bei den Arten mit hohen Verschmelzungsfrequenzen,

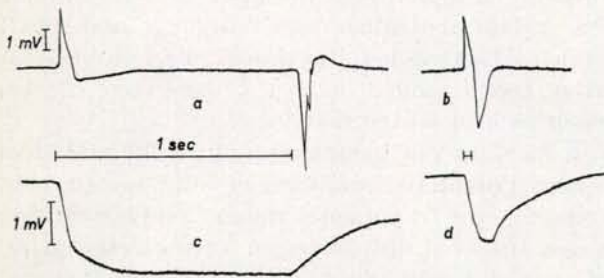


Fig. 3. — Aktionspotentiale vom Auge der Fliege *Calliphora* (a und b) und der Gewächshausheuschrecke *Tachycines* (c und d). Dauer der Lichtreizes in a und c 1 sec, in b und d  $1/20$  sec. Eichmarken am linken Rand. Negative Potentiale (gemessen an der Augenoberfläche gegen einen Bezugspunkt in der Mediaebene des Kopfes) nach unten, positive nach oben. Aufnahme mit direkt gekoppeltem Gleichspannungsverstärker und Kathodenstrahlzillograph.

bei *Apis*, *Vespa*, *Calliphora* beginnt das Belichtungspotential mit einem kleinen negativen Vorschlag(1), dann folgt ein hoher positiver Anstieg, der schnell und steil sein Maximum erreicht und bald darauf, noch während der Dauer des Lichtreizes wieder zum Ruhewert abfällt (Fig. 3.). Das Ende des Lichtreizes beantworten diese Augen mit einem

steilen und schnell—d. h. in einigen  $1/100$  bis  $1/10$  sec—wieder verschwindenden negativen Potential.

Gegenüber dieser komplizierten Form sind die Belichtungspotentiale der Arten mit niedrigen Verschmelzungsfrequenzen sehr viel einfacher: bei der Belichtung wird die Augenoberfläche negativ; dieses negative Potential bleibt während der Dauer der Belichtung bestehen; nach dem Ende des Lichtreizes kehrt es sehr langsam—je nach Stärke und Dauer der Vorbelichtung im Verlauf einiger Sekunden oder Minuten—zum Ruhewert zurück (Fig. 3.). Man kann also schon aus der Form des

(1) Dieser kleine negative Vorschlag ist in den Kurven der Figur 3 nicht zu erkennen. Er wird erst bei stärkerer Vergrößerung der Kurven sichtbar.

Belichtungspotentials mit Sicherheit voraussagen, ob die Verschmelzungsfrequenz hoch oder niedrig sein wird.

Beide Potentialformen enthalten eine gemeinsame Komponente; das

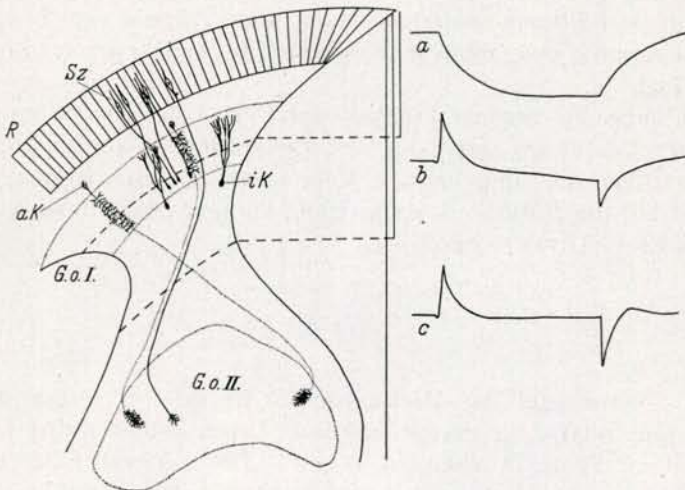


Fig. 4. — Schema der Anordnung der Ganglienzellen im Ganglion opticum I bei *Calliphora* und der Folgen partieller operativer Entfernung der Ganglien auf die Form der Belichtungspotentiale. *aK* äussere Körnerzellen (sie übertragen die Signale der Sehzellen auf das Ganglion opticum II.); *G. o. I*, *G. o. II*, erstes und zweites optisches Ganglion (das dritte ist nicht mehr gezeichnet); *iK* Lokalzellen des Ganglion opticum I mit nur peripherwärts verlaufenden Fortsätzen; *R* Retina; *Sz* Sehzellen, von denen einige wenige ihre Fasern bis zum Ganglion opticum II unmittelbar senden. Rechts die Belichtungspotentiale: *a* von den Sehzellen allein; *b* von Sehzellen und optischem Ganglion I; *c* vom gesamten Auge bei völlig erhaltenen optischen Ganglien. Das Schema ist stark vereinfacht; zahlreiche weitere Arten von Ganglienzellen, deren Funktion hier nicht erörtert wird, sind weggelassen worden.

ist die elektrische Antwort der Sehzellen selbst. Die isolierte, von den anliegenden Nervenzellen der optischen Ganglien befreite Retina von *Calliphora* antwortet stets mit der gleichen einfachen Potentialform, wie sie in Fig. 3. für *Dytiscus* oder *Tachycines* beschrieben wurde (AUTRUM u. GALLWITZ, 1951). Diese einfachen retinalen Potentiale sind stets träge und langsam, sie verschmelzen bei 10 bis 20 Lichtreizen in der Sekunde.



Fig. 5. — Lokalzellen aus dem Ganglion opticum I von *Calliphora* (nach Ramón y Cajal u. Sánchez, aus Weber 1933).

Aus diesen Ergebnissen kann man folgende Schlüsse ziehen: die Reaktion der isolierten Sehzellen ist träge; die hohe Verschmelzungsfrequenz im Auge der Bienen und Fliegen kommt nur unter dem Einfluss der optischen Ganglien zustande.

In den optischen Ganglien und zwar vor allem im Ganglion opticum I, das den Retinazellen am nächsten liegt, gibt es eigentümliche Zellen, die wie Ganglienzellen aussehen, aber nur periphere Fortsätze in Richtung auf die Retina aussenden (Fig. 5.). Nach RAMÓN Y CAJAL u. SÁNCHEZ haben diese peripheren Fortsätze

der sog. Lokalzellen zahlreiche kleine seitliche Aestchen, die ihnen das Aussehen von Lampenbürsten geben. Hiermit berühren sie die Nervenfasersätze der Sehzellen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass aus diesen Lokalzellen die positiven Anteile der komplizierten Belichtungspotentiale der Bienen und Fliegen stammen; denn diese Anteile verschwinden aus dem Retinogramm erst, wenn man operativ die Zellkörper der Lokalzellen entfernt (Fig. 4.).

Es liegt nahe, die geringe Trägheit der Retina der Bienen und Fliegen darauf zurückzuführen, dass von den Lokalzellen elektrische Potentiale erzeugt werden, die umgekehrtes Vorzeichen wie die Retinapotentiale haben und auf die Retinazellen einwirken können (siehe dazu AUTRUM u. GALLWITZ 1951, AUTRUM 1952).

### III.

Welcher Natur sind die Mechanismen, die in den Augen der einen Insekten nur relativ langsame, in den Augen anderer Insekten sehr viel schnellere Prozesse ablaufen lassen? Die Untersuchung der elektrischen Aktionspotentiale gibt keine direkte Antwort auf diese Frage, aber sie vermag wenigstens zu klären, was die betreffenden Mechanismen leisten und welche Eigenschaften sie haben müssen.

Nach der Theorie von LAZAREFF und von HECHT führt die Belichtung der Sebstoffe zu deren Zerfall, an den sich eine Regeneration anschliesst. Der Zerfall ist eine Folge der Lichtabsorption; je mehr Licht absorbiert worden ist, um so mehr Sehsubstanz ist verändert und um so mehr muss anschliessend regeneriert werden. Je grösser aber die Menge an veränderter Substanz ist, um so längere Zeit ist bis zu ihrer vollständigen Regeneration erforderlich.

Um zu erfahren, in welchem Umfang die Sehsubstanz bei Lichteinfall zersetzt wird, kann man erstens die Geschwindigkeit messen, mit der sich das Auge nach einer Belichtung wieder erholt, und zweitens die Zeit, nach der sich überhaupt eine Regeneration bemerkbar macht.

Beide Messungen ergeben bei den Insekten mit geringer und bei denen mit grosser Trägheit des Auges sehr verschiedene Werte: die Geschwindigkeit, mit der sich das Auge nach einer Belichtung wieder erholt (Adaptation), kann aus dem Verlauf des Elektroretinogramms nach der Beendigung des Reizes abgelesen werden (Einzelheiten siehe bei AUTRUM, 1950). Die Erholung erfolgt langsam (Fig. 3) bei den trägen Augen (sie erfordert hier Zeiten von 0,6 sec bis zu 4 Minuten, je nach Intensität und Dauer des Lichtreizes); sie erfolgt sehr schnell (in einigen 20 bis 30 msec) bei den Augen mit geringer Trägheit (Fig. 3.), was den Erwartungen entspricht.

Unerwartete Ergebnisse erhält man jedoch, wenn man nach der Zeit fragt, nach welcher überhaupt eine Regeneration von Sehsubstanz einsetzt. Bevor die hier gefundenen Verhältnisse präzise dargestellt werden können, muss eine weitere Gesetzmässigkeit berücksichtigt werden. Reizt man die

Augen mit konstanten Energien aber variabler Leistung, d. h. wählt man die Intensität  $I$  und die Reizzeit  $t$  so, dass ihr Produkt konstant bleibt ( $I \cdot t = \text{const}$ ), so erhält man nach dem BUNSEN-ROSCÆSchen Gesetz der Photochemie gleiche Effekte, vorausgesetzt, dass die durch die Belichtung entstehenden Produkte nicht inzwischen durch restitutive (oder andere) Prozesse beseitigt worden sind. Bei vorhandener Restitution der Sehstoffe müssen trotz Konstanz von  $I \cdot t$  mit zunehmender Belichtungsdauer die Effekte kleiner werden. Man kann also den Umfang der Restitutionsvorgänge abschätzen, indem man die längste Zeit bestimmt, für die das Reizmengengesetz noch erfüllt ist. Während dieser Zeit können sich messbare Restitutionen nicht abgespielt haben. Die Maximalzeit, bis zu der das Reizmengengesetz gilt, ist nun gerade für die isolierte Retina kurz—bei *Dixippus* und *Æschna* etwa 30 msec,—bei den Augen mit komplexen Potentialen aber erheblich länger—bei *Calliphora* mindestens 500 msec (AUTRUM, 1950). Das Reizmengengesetz gilt in beiden Fällen für die Höhe der negativen Komponente des Belichtungspotentials, deren Grösse bei den komplexen Potentialen der Biene oder Fliege im Aus-Effekt sichtbar wird (Fig. 3., 4.). Es kann also in beiden Fällen den Vorgängen in den Retinazellen zugeschrieben werden.

Damit erhalten wir das—zunächst paradoxe—Ergebnis, dass in den isolierten Retinazellen schon frühzeitig (nach 30 msec) während der Belichtung Restitutionsprozesse bemerkbar werden, die Restitution nach Aufhören der Belichtung aber langsam verläuft und Zeiten von 0,6 sec bis Minuten erfordert; dass umgekehrt in den von den optischen Ganglien beeinflussten Retinazellen von *Calliphora* selbst während längerer Belichtung von 500 msec keine Restitution von Sehsubstanzen nachweisbar ist, nach Aufhören der Belichtung aber die gesamten Folgen derselben ausserordentlich schnell (in 10 bis 60 msec) verschwunden sind. Die Restitution der Belichtungsprodukte scheint also unter der Einwirkung der optischen Ganglien in den Retinazellen gehemmt zu werden, um nach Fortfall dieser Hemmung um so vehementer ablaufen zu können.

Es ist verfrüht, genaue Vorstellungen über den physikochemischen Mechanismus zu entwickeln, der diese Erscheinung ermöglicht. Es soll nur eine Rahmenhypothese aufgestellt werden, die für die Suche nach Modellen fruchtbar werden kann: die auf die Lichtabsorption folgende Veränderung im Sehfärbstoffkomplex ist zunächst nur geringfügiger Natur, eine Ladungsverschiebung oder Ionisierung; sie führt aber bereits über noch unbekannte Zwischenglieder zur Erregung der Sehzelle. Es ist möglich, die Sehsubstanz in diesem Zustand trotz weiterer Belichtung festzuhalten, also Sekundärreaktionen zu verhindern, indem elektrische Felder oder Ströme auf sie einwirken. Fällt das elektrische Feld gleichzeitig mit dem Aufhören der Belichtung fort, so ist die angeregte Substanz noch in einer der Reizmenge  $I \cdot t$  entsprechenden Konzentration vorhanden und tritt augenblicklich in einem entsprechend hohen Potential in Erscheinung (Aus-Effekt); da sie nicht tief greifend verändert ist bzw. keine Sekundärreaktionen stattgefunden haben, kehrt sie im Verlauf einiger



Millisekunden in den ursprünglichen Zustand zurück: die Sehzelle ist wieder voll empfindlich. Fehlt dagegen während der Belichtung das stabilisierende elektrische Feld, so treten einerseits tiefer gehende, vielleicht chemische Aenderungen auf, indem die Substanz z. B. zerfällt; andererseits aber setzt alsbald eine Restitution ein, die teils—als schneller Vorgang—unmittelbar aus dem angeregten Zustand, teils—als langsamer Vorgang—aus den chemischen Folgeprodukten (z. B. durch Resynthese) vor sich geht. Die chemischen Veränderungen der Sehsubstanzen gehören demnach nicht in die Kette der Vorgänge, die von der Absorption zur Erregung führen; sie setzen aber die Empfindlichkeit der Sehzelle nachhaltig für lange Zeit herab, sind also für die langsame Adaptation verantwortlich.

Diese Vorstellungen über die Primärvorgänge im Insektenauge sind Hypothesen und sollen nur einen Weg zeigen, auf dem die experimentell ermittelten Tatsachen erklärt werden und auf dem weitere Untersuchungen einsetzen können. Unsere vorläufigen Kenntnisse von den Primärvorgängen des Sehens sind noch so lückenhaft, dass hier die Natur mit dem Wort von André Gide zu uns spricht: » Ne me comprenez pas si vite, je vous en prie. »

---

## LITERATURVERZEICHNIS

---

1937. ADRIAN (E. D.). — Synchronized reactions in the optic ganglion of *Dytiscus* (*J. of Physiol.*, **91**, 66).
1950. AUTRUM (H.). — Die Belichtungspotentiale und das Sehen der Insekten (Untersuchungen an *Calliphora* und *Dixippus*) (*Z. vergl. Physiol.*, **32**, 176).
1952. AUTRUM (H.). — Ueber zeitliches Auflösungsvermögen und Primärvorgänge im Insektenauge (*Naturwissenschaften*, **39**, 290).
1951. AUTRUM (H.) und GALLWITZ (U.). — Zur Analyse der Belichtungspotentiale des Insektenauges (*Z. vergl. Physiol.*, **33**, 407).
1950. AUTRUM (H.) und STÖCKER (M.). — Die Verschmelzungsfrequenzen des Bienenauges (*Z. Naturforschg.*, **5 b**, 38).
1952. AUTRUM (H.) und STÖCKER (M.). — Ueber optische Verschmelzungsfrequenzen und stroboskopisches Sehen der Insekten (*Biol. Zbl.*, **71**, 129).
1921. CAJAL (S. R.) und SÁNCHEZ (D.). — Sobre la estructura de los centros opticos de los insectos (*Rev. chilena hist. nat.*, **25**, 1).
1947. GRANIT (R.). — *The sensory mechanisms of the retina* (Oxford Univ. Press).
1933. HERTZ (M.). — Uber figurale Intensitäten und Qualitäten in der optischen Wahrnehmung der Biene (*Biol. Zbl.*, **53**, 10).
1934. HERTZ (M.). — Zur Physiologie des Formen- und Bewegungssehens (*Z. vergl. Physiol.*, I., **20**, 430 ; II., **21**, 579 ; III., **21**, 604).
1940. ROEDER (K. D.). — The origin of visual rhythms in the grasshopper *Melanoplus femur-rubrum* (*J. cell. comp. Physiol.*, **16**, 399).
1933. WOLF (E.). — Das Verhalten der Bienen gegenüber flimmernden Feldern und bewegten Objekten (*Z. vergl. Physiol.*, **20**, 151).
1935. WOLF (E.). — An analysis of the visual capacity of the bee's eye (*Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **3**, 255).
-