Der Weg zur Tübinger Biokybernetik

Wissenschaftliche Zusammenarbeit mit Werner Reichardt von 1943 bis 1960*

Bernhard Hassenstein, Merzhausen

Zusammenfassung

Nimmt das Facettenauge eines Insektes eine Bewegung wahr, so erfolgt darauf eine „optomotorische Reaktion". Dem liegt die Wechselwirkung zwischen benachbarten Sehelementen zugrunde. Sie besteht in einer Datenverarbeitung von der mathematischen Form einer Korrelationsauswertung. Es wird geschildert, wie diese biokybernetische Aussage durch Untersuchung an einem dafür geeigneten Insekt, dem Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis*, gewonnen wurde, und zwar in jahrlanger Zusammenarbeit zwischen einem Zoologen und einem Physiker in einer Folge von Experimenten und theoretischen Schritten, die zur Gründung des ersten deutschen Instituts auf diesem Feld führte, dem Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik in Tübingen.

Abstract

If insects see a movement in their visual field many of them respond by an optomotoric reaction. This implies, in their eyes, a physiological cooperation between adjacent sensory elements. The interaction takes place according to the mathematical principle of a correlation process. The following paper describes the experiments and the theoretical steps which resulted in this biocybernetic statement. The appropriate experimental animal was a Curculionid beetle named *Chlorophanus viridis*. The work based upon the collaboration between a zoologist and a physicist and gave rise to the foundation of the first german institute in this field, the Max Planck Institut für biologische Kybernetik in Tübingen.

Einleitung

Der Biokybernetiker Werner Reichardt – Abb. 1 ist ein Bild aus seinen letzten Lebensjahren – starb am 18. September 1992 in Tübingen. Er hatte für einige Mitglieder dieses Instituts, insbesondere für mich, eine besondere Bedeutung: In der zweiten Phase meiner Untersuchungen über das Bewegungssehen im Facettenauge (1950–1959) bildeten Werner Reichardt und ich eine ideale wissenschaftliche Arbeitsgemeinschaft. Aus ihr gingen diejenigen Forschungserfolge hervor, auf Grund deren er zum Begründer des

* Vortrag im Zoologischen Kolloquium des Instituts für Biologie I der Universität Freiburg, am 30. Oktober 1992, überarbeitete Fassung April 2007.

Max-Planck-Instituts für biologische Kybernetik in Tübingen wurde und ich 1960 den Ruf auf den (damals einzigen) Lehrstuhl der Zoologie an der Universität Freiburg erhielt.

Werner REICHARDT gehörte zu den höchstgeehrten Wissenschaftlern der Gegenwart aus dem Umfeld der Biologie: Er war Mitglied der Leopoldina und anderer Akademien. Abb. 1 zeigt ihn mit der in Deutschland wohl höchsten nationalen Auszeichnung, die ein Wissenschaftler erhalten kann, dem Orden Pour le mérite für Wissenschaften und Künste. Bei der Trauerfeier in Tübingen trug einer der Kränze auf der Schleife die Aufschrift: „Der Bundespräsident".

Wenn ich über die Jahre berichte, in denen die Lebenswege und die wissenschaftliche Arbeit von Werner REICHARDT und mir miteinander verbunden waren, so soll das vor allem für die Jüngeren außer dem Wissensgewinn einen besonderen Sinn haben: den Einblick in Wechselwirkungen zwischen der Forschung und dem persönlichen Leben und Lebensschicksal. Ich werde darum manche persönliche Begebenheiten erwähnen.

Über drei Epochen habe ich zu berichten: Die *erste* war kurz – nur einige Monate lang – und fiel noch in den Zweiten Weltkrieg (1943/44). Die *zweite* begann 1950 und bestand in einer Zusammenarbeit über weite geographische Entfernungen: Werner REICHARDT erst in Berlin, dann in Göttingen; ich erst in Wilhelmshaven, dann in Tübingen. Die *dritte* Epoche war die Krönung unserer Zusammenarbeit: gemeinsam in der von uns beiden begründeten Forschungsgruppe Kybernetik im Max-Planck-Institut für Biologie in Tübingen vom 1. April 1958 bis zum 30. September 1960. Die Zeit nach 1960 wird in diesem Bericht nur ganz kurz zur Sprache kommen.

A. Im Krieg (1943–1944)

Mitten auf einem Feld nahe dem Dorf Kanin, 20 km von Potsdam entfernt, befanden sich im Abstand von rund 200 m voneinander zwei Funkstellen, zu ganz verschiedenen Einheiten der Luftwaffe gehörig, eine davon mit *einem* Soldaten besetzt, Werner REICHARDT, 19 Jahre alt, mit der Aufgabe, durch Funksignale den jeweiligen Zustand der Ionosphäre zu registrieren – die andere mit einer Besatzung von *drei* Soldaten (Horchfunkern für Wettermeldungen sehr weit entfernter Radiostationen), zu denen ich gehörte (21 Jahre alt). Werner REICHARDT und ich lernten uns im Dezember 1943 kennen. Er berichtete mir begeistert von seinen Interessengebieten Physik und Mathematik, ich ihm – ebenso begeistert – von dem meinen, der Biologie. Wir beschlossen wenige Tage nach unserem Kennenlernen, nach dem Krieg gemeinsam etwas zu gründen, was es nach unserer Kenntnis damals noch nirgends gab, ein Institut für Physik und Biologie.

Werner REICHARDTS Gedanken im persönlichen Bereich beschäftigten sich leidenschaftlich mit dem Tod. Er las DOSTOJEWSKIS Romane und war tief beeindruckt von der Schilderung des Fürsten im Roman „Der Idiot", der, zum Tode verurteilt, unmittelbar vor der Vollstreckung gerettet wurde. „Man lebt für die Stunde vor seinem Tode", sagte Werner REICHARDT eindringlich zu mir. Erst jetzt habe ich erfahren: Wenige Monate zuvor waren seine beiden Eltern bei der Zerstörung ihres von Bomben getroffenen Hauses ums Leben gekommen.

Ende 1944 brach die Verbindung zwischen uns ab: Er trat in Verbindung mit dem Widerstand gegen die Naziherrschaft, wurde verhaftet, zum Tode verurteilt, konnte aber 1945 mit Gewalt aus dem Gefängnis ausbrechen und fliehen.



Abb. 1 Werner REICHARDT (1924–1992)

B. Zweite Phase unseres Zusammenwirkens (1950–1958)

Sie begann erst sechs Jahre, nachdem wir uns aus den Augen verloren hatten. In der dazwischenliegenden Zeit hatte Werner REICHARDT an der technischen Hochschule Berlin Physik und Mathematik studiert und bereits die Prüfung als Diplom-Ingenieur abgelegt. Als wir uns 1950 wieder begegneten, war er am Max-Planck-Institut für Physikalische Chemie und Elektrochemie, Berlin-Dahlem, an seiner Doktorarbeit tätig mit dem Thema: *Über den Einfluß der durch Druckzerstörung erzeugten Gitterfehlstellen auf die Lumineszenz von ZnS-Phosphoren*. Das Thema habe ich genannt, weil es, obgleich rein physikalisch, für den Beginn unserer Zusammenarbeit bedeutsam werden sollte.

Doch zunächst skizziere ich meine eigenen Forschungen bis zu dem Stand, an dem Werner REICHARDT und ich uns wieder begegneten. Mein wissenschaftlicher Lehrer Erich VON HOLST (1908–1962) hatte mir als Dissertations-Aufgabe die Untersuchung optomotorischer Reaktionen von Insekten gestellt (vgl. Abb. 2).

Zur quantitativen Messung der jeweiligen Wendetendenz, die durch experimentell kontrollierte Bewegungsreize ausgelöst wird, hatte ich die Methode des Spangenglobus entwickelt (Abb. 3).

Mit dieser Methode hatte ich bislang folgende Ergebnisse gewonnen (mit denen ich Ende 1950 promoviert wurde [1]):

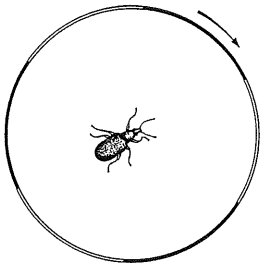


Abb. 2 Auf horizontaler Fläche frei laufender Käfer; um ihn herum ein senkrecht schwarz und weiß gestreifter, in der Pfeilrichtung rotierender Zylinder. Auf den *visuellen* Bewegungsreiz hin dreht sich der Käfer aktiv (angedeutet durch die Stellung von Beinen und Fühlern) in Richtung der gesehenen Bewegung; er versucht dieser zu *folgen*. Je schneller die Zylinderdrehung, desto größer wird die Winkelgeschwindigkeit der Wendereaktion (bis zu einer bestimmten Grenze, siehe Abb. 11). Aus [4].

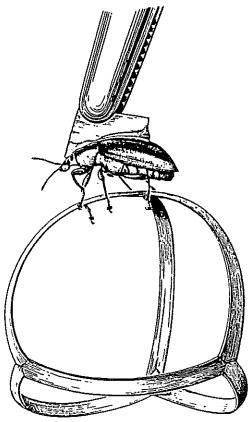


Abb. 3 Das Versuchstier (der Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis*) ist mit seinem Rückenpanzer an ein Stückchen Pappe geklebt, das von einer Pinzette gehalten wird. Der Käfer hängt also zunächst frei in der Luft. In dieser Situation wird ihm ein Gebilde aus Stroh, der „Spangenglobus" gereicht, den er *freiwillig* festhält. Der Spangenglobus ist gerade so schwer wie der Käfer selbst, so daß dieser etwas für ihn Natürliches tut: Er trägt „sein eigenes Gewicht", als liefe er mit dem Rücken nach unten an einem Zweig. Der Spangenglobus ist so beschaffen, daß sich seine sechs Spangen an vier Punkten zu je dreien im Winkel von 120° zueinander treffen. Macht der Käfer nun Laufbewegungen, so dreht sich der Spangenglobus unter ihm. Nach einigen Schritten kommt der Käfer jedes Mal an einen Y-förmigen Scheideweg – oder genauer: Ein solcher Scheideweg kommt auf ihn zu. Er muß sich nun für Rechts oder Links entscheiden. Die Wahlen am Spangenglobus werden in der gleichen Weise durch optische Bewegungsreize beeinflußt, wie die Laufrichtung des Tieres auf ebener Fläche. Ohne Bewegungsreiz wählt der Käfer am Spangenglobus gleich häufig „rechts" oder „links". Einer schwachen Wendung nach rechts entspricht dann z. B. ein Verhältnis von 75 Rechts- zu 25 Linkswahlen, einer starken Wendung von 100 Rechts- zu 0 Linkswahlen. Im Experiment wird jeder Bewegungsreiz so lange in dauernder Wiederholung gegeben, bis der Käfer häufig genug gewählt hat, um ein statistisch genügendes Wahlverhältnis als Maß für seine jeweilige Wendetendenz zu liefern. Aus [1] und [8].

1. Der Winkel zwischen den Achsen benachbarter Ommatidien des Facettenauges beträgt bei meinem Versuchstier, dem Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis*, 6,8°. Dies wurde nicht am histologischen Schnitt gemessen, sondern physiologisch bestimmt: Mit Hilfe optomotorischer Reaktionen, ausgelöst durch sich bewegende geometrische Interferenz (mit- bzw. gegenläufige Bewegungen) zwischen dem Raster der Sehelemente (Ommatidien) und bewegten Streifenmustern unterschiedlicher Streifenabstände.
2. Zweier- (nicht wie bisher vermutet, Dreier-) Systeme aus Ommatidien sind die elementaren Bewegungs-Auswertungs-Einheiten.
3. Bei der Bewegungswahrnehmung wirken unmittelbar benachbarte sowie durch ein Ommatidium getrennte (d.h. „übernächste") Ommatidien zusammen.
4. Die *Wechselfolgenreaktion:* Folgen in benachbarten (bzw. „übernächsten") Ommatidien Helligkeitsreize *ungleichen Änderungssinnes* aufeinander (wenn von dunkel zu hell im einen, dann von hell zu dunkel im benachbarten Ommatidium oder umgekehrt), dann entsteht eine Wendetendenz des Käfers, die der *raum-zeitlichen* Richtung der Reizfolge und damit der eigentlich zu erwartenden optomotorischen Reaktionsrichtung *entgegengesetzt* ist. Für diese auffällige Reaktion fand ich damals weder eine Parallele im Bewegungssehen des Menschen, noch konnte ich einen biologischen Sinn in ihr entdecken.

Als Werner Reichardt und ich uns wieder begegneten, hörten wir höchsten Interesses an, was der andere in den vergangenen sechs Jahren erlebt hatte, wie er durch den Krieg gekommen war, wie sein Studium verlaufen war. Dann aber stellten wir zu unserer Überraschung fest: Wir beide saßen in unseren Doktorarbeiten an Forschungsobjekten, die auf den ersten Blick gar nichts miteinander zu tun zu haben schienen – Zinksulfid auf der einen, Käferauge auf der anderen Seite –; in ihrer *Struktur* aber stimmten beide Arbeiten überein: Wir studierten die Eigenschaften eines *unbekannten Systems*, hier Kristallgitter-abhängige Lumineszenz, dort bewegungsauswertendes Zentralnervensystem (ZNS), mit indirekter Methode:

- *Kontrollierte Außeneinflüsse*: Hier Druckzerstörung der Kristalle, dort Lichtreizfolgen;
- *Gemessene Reaktionen*: Hier Lumineszenz, dort optomotorische Wendetendenz.
- *Wissenschaftliche Fragestellung* in beiden Arbeiten: Was folgt aus den registrierten Zusammenhängen zwischen Eingang und Ausgang für die funktionelle Struktur des reagierenden Systems (Kristallgitter bzw. Zentralnervensystem)?

Werner Reichardt und ich – er in Westberlin, ich in Wilhelmshaven – begannen nach unserer Wiederbegegnung mit einem intensiven Gedankenaustausch über die Frage: Was könnte im Käfergehirn vor sich gehen, um die beobachteten Funktionen des Bewegungssehens zu verwirklichen? Seitenlange Briefe mit Schaltbildern und mathematischen Formeln wurden in kurzen oder längeren Zeitabständen ausgetauscht; zwischendurch trafen wir uns immer wieder für ein paar Tage, manchmal in Wilhelmshaven, meist aber in Berlin, wo ich dann auch meine in Potsdam lebenden Eltern und meine Großmutter wiedersehen konnte – die Mauer wurde ja erst viele Jahre später gebaut.

Aber erst ganz langsam entstand ein erstes Funktionsschema für die Leistung der Bewegungsperzeption des Facettenauges; ich habe es auf dem Freiburger Zoologenkongreß Pfingsten 1952 im großen Hörsaal der Physik als gemeinsames Ergebnis von Werner Reichardt und mir vorgetragen (Abb. 4).

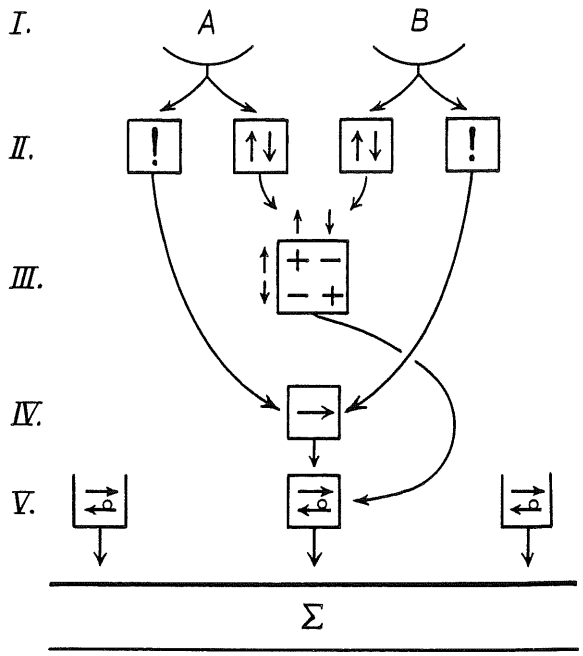


Abb. 4 Die zeitlich aufeinanderfolgenden Meldungen der Ommatidien (zunächst A und gleich danach B) werden auf der Ebene II nach zwei verschiedenen Merkmalen ausgewertet, nach ihren Zeitpunkten (symbolisiert durch Ausrufezeichen „!") und nach ihrem Helligkeits-Änderungssinn (von dunkel nach hell oder von hell nach dunkel, symbolisiert durch nach oben bzw. nach unten zeigende Pfeile). Ebene IV übersetzt die Relation zwischen den *Zeitpunkten* der zunächst von A und dann von B eintreffenden Meldungen in die *Richtungs*-Information „nach rechts" für die resultierende optomotorische Wendetendenz. Ebene III bestimmt aus der gegenseitigen Zuordnung („gleich" oder „ungleich", bewertet als „+" bzw. „–"), ob in Ebene V die Richtungsinformation der Ebene IV bestätigt (Pfeil nach rechts) oder umgedreht wird (Pfeil mit Umkehrsymbol nach links). Diese noch sehr unvollkommene Darstellung stellte einen allerersten Schritt der logischen Aufschlüsselung der gefundenen komplexen Reiz-Reaktions-Beziehungen dar. Aus [2].

Abb. 4 zeigt zugleich, wie weit entfernt wir damals noch davon waren, die Leistung der Bewegungswahrnehmung des Facettenauges funktionell zu verstehen. Was für ein physiologischer Vorgang wäre überhaupt vorstellbar, der einen *Zeitabstand* zwischen zwei Erregungsereignissen mißt und den Meßwert in eine *Richtungsinformation* umsetzt? Und was könnte konkret bei der *Vorzeichen- Kombination* der Reize in benachbarten Ommatidien nach dem auf Abb. 4, Ebene III angegebenen Muster vor sich gehen? Dieses Schema galt auch nur für *eine* Bewegungsrichtung (von A nach B). Es war trotzdem ein *Fortschritt.* Zwar erklärte es noch nichts, aber es differenzierte und verdeutlichte die Fragestellung. Es lieferte allerdings auch noch keine Vorstellung über den *biologischen* (funktionellen) *Sinn* der merkwürdigen Vorzeichen-Verrechnung von der Ebene III zur Ebene V.

Auf dem durch diese Abbildung gekennzeichneten Entwicklungsstand der Überlegungen wurde uns deutlich: Wenn wir vorankommen wollten, mußten wir uns zunächst

einmal darüber klar werden: Welche Einsichten kann man *prinzipiell* über die unbekannte dynamische Innenstruktur eines Systems gewinnen, das man einerseits quantitativ kontrolliert beeinflussen kann, z.B. mit Sinnesreizen, und dessen Reaktionen man andererseits qualitativ und quantitativ erfassen kann, bei dem man also quantitative Eingangs-Ausgangs-Beziehungen messen kann?

Hauptergebnisse unserer Überlegungen waren: Man kann eine *hinreichende* Lösung finden, ja unter Umständen sogar mehrere oder viele hinreichende Lösungen. Man kann ferner bei gegebenem Kompliziertheitsgrad der Eingangs-Ausgangs-Beziehungen mit mathematischer Methode eine *untere Grenze* der Komplikation der Verarbeitungsstruktur finden: „Einfacher geht es nicht." Das ist dann die *einfachstmögliche* oder die *notwendige* Systemstruktur (auch hier kann es unter Umständen mehrere Lösungen geben). Als Aufgabe der Systemanalyse kann also gelten: Die hinreichende und notwendige Systemstruktur aus den gemessenen Eingangs-Ausgangs-Beziehungen herzuleiten. Falls die *physiologische* Wirklichkeit komplizierter ist als das berechenbare *„Minimalmodell"*, so läßt sich dies durch Eingangs-Ausgangs-Experimente und Systemanalyse nicht erschließen, sondern nur durch unmittelbaren Zugriff. Ein Jahr nach der zuvor genannten ersten gemeinsamen Arbeit erschien diese rein theoretische Untersuchung unter dem Titel „Der Schluß von Reiz-Reaktions-Funktionen auf System-Strukturen" (1953) in der Tübinger *Zeitschrift für Naturforschung* [3].

Solche abstrakte Prinzipien-Arbeiten werden selten gelesen. Unsere Arbeit fand, soweit wir es bis heute wissen, *drei* Leser: Einer war der Herausgeber der Zeitschrift, Prof. Hans Friedrich-Freksa (1906–1973); der zweite der damalige Student Walter Vielmetter (*1928), später Ordinarius für Genetik an der Universität Köln; der dritte war Max Delbrück (1906–1981), einer der ersten Erforscher der Bakteriophagen, Mitbegründer der Molekulargenetik und späterer Nobelpreisträger. Daß gerade er unseren Artikel las, sollte das Leben von Werner Reichardt und mir entscheidend mitbestimmen.

Eines Tages besuchte Max Delbrück Werner Reichardt in Berlin, um ihn kennenzulernen, und arrangierte daraufhin eine Einladung an ihn und an mich, im Herbst 1954 in Göttingen im dortigen interdisziplinären Seminar Carl Friedrich von Weizsäckers (1912–2007) über unsere gemeinsamen Arbeiten vorzutragen. Am nächsten Tag kam es zu einem Spaziergang auf dem Göttinger Hainberg, an dem Otto Hahn (1879–1968), Max Delbrück, Karl-Friedrich Bonhoeffer (1899–1957) und ich teilnahmen. Ich berichtete, daß Werner Reichardts verhaltensphysiologische Interessen in seinem Institut (Fritz-Haber-Institut der Max-Planck-Gesellschaft) keine Anerkennung fänden. Bonhoeffer sagte darauf: „Dann nehme ich ihn in mein Institut nach Göttingen" (Max-Planck-Institut für physikalische Chemie), und Delbrück: „Aber zuvor kommt er für ein Jahr zu mir nach Pasadena, ich mache ihn dort zum Biologen." So ist es dann auch geschehen.

Mit dem Aufsatz „Der Schluß von Reiz-Reaktions-Funktionen auf System-Strukturen" (1953) hatten Werner Reichardt und ich uns eine Aufgabe gestellt und das Anspruchsniveau festgelegt: eine wirkliche Systemanalyse der bei *Chlorophanus* gemessenen Reaktionen durchzuführen, d.h. die hinreichende und notwendige Systemstruktur der Bewegungsperzeption und optokinetischen Reaktion zu ermitteln. In den darauffolgenden Jahren versuchten wir dies. Das Ergebnis erschien unter dem Titel „Systemtheoretische Analyse der Zeit-, Reihenfolgen- und Vorzeichen-Auswertung bei der Bewegungsperzeption des Rüsselkäfers *Chlorophanus viridis*" (1956), und zwar wieder in der *Zeitschrift für Naturforschung* [4]. Die dort niedergelegten Ergebnisse gemeinsamen Nachdenkens und lebhaften Gedankenaustauschs waren:

1. *Zur Zeitmessung*: Bei einem *Raster* von lichtempfindlichen Elementen drückt sich die relative *Geschwindigkeit* zwischen Musterelement und Auge im *Zeitabstand* aus, in dem der gleiche Reiz zuerst das eine Ommatidium und dann das benachbarte erreicht. Dabei gilt: Hohe Geschwindigkeit entspricht kurzen Zeitabständen, niedrige Geschwindigkeit entspricht längeren Zeitabständen.

Ein *Zeitintervall* ist weder Energie noch Materie. Es läßt sich nur *messen*, wenn ein *materieller Vorgang* zwischen dem Ereignis des Zeitintervall*beginns* und dem Ereignis des Zeitintervall-*Abschlusses* vor sich geht (Abb. 5). Diesen Vorgang nannten wir *Zeitnormvorgang:* Das *Anfangsereignis* des Zeitintervalls muß ihn *in Gang setzen; das Endereignis* muß den *materiellen Ausdruck* der inzwischen abgelaufenen Zeit (Δt) *verfügbar machen*:

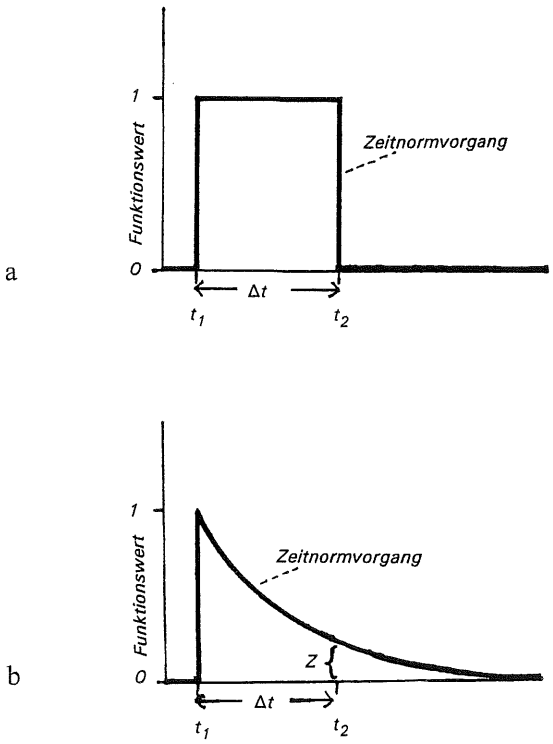


Abb. 5 Zwei denkbare „Zeit-Norm-Vorgänge" Z, die durch das Anfangsereignis t_1 des zu messenden Zeitintervalls Δt in Gang gesetzt werden. (5a) Ist Z *gleichförmig konstant*, so muß das Abschlußereignis t_2 den Zeitnormvorgang stoppen und sein *zeitliches Integral* über Δt sichtbar machen, wie dies bei der Sanduhr und bei der Stoppuhr geschieht. Je *länger* Δt, desto *höher* ist der Meßwert. (5b) Nimmt Z, veranlaßt durch das Anfangsereignis t_1, den Wert 1 an und wird danach selbsttätig *monoton geringer*, so kann das Ereignis t_2 den *gerade erreichten Amplitudenwert* abrufen bzw. als Meßwert Z für Δt wirksam werden lassen. Hier wird Z (Δt) mit *wachsendem* Δt *kleiner*. Hier tritt – im Unterschied zu Abb. 5a – der Zeitnormvorgang nach einiger Zeit selbsttätig in den Anfangszustand zurück und ist damit wieder in Bereitschaft zur Reaktion auf ein neues Anfangsereignis t_1, auch wenn der vorangehende Meßvorgang durch kein „Endereignis" abgeschlossen wurde. (Logisch betrachtet bestände noch eine dritte Möglichkeit: ein Zeitnormvorgang mit monoton *zunehmender* Amplitude, der jedoch in dem hier diskutierten Zusammenhang kaum in Frage kommen dürfte.)

- Ist der *Zeitnormvorgang gleichförmig konstant* (siehe Abb. 5a), so ist beim Endereignis des Zeitintervalls das *Integral* des Vorgangs als Zeitmaß geeignet und muß durch irgendeinen Vorgang festgehalten werden (Stoppuhr).
- Ist der *Zeitnormvorgang* dagegen *monoton abfallend* (siehe Abb. 5b), so ist bereits sein *jeweiliger Amplitudenwert* Z Ausdruck der seit dem Anfangsereignis abgelaufenen Zeit.

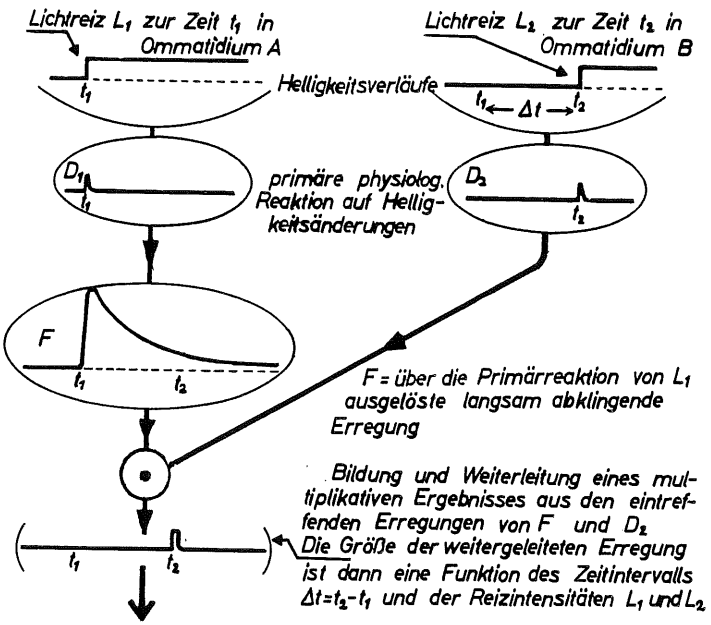


Abb. 6 stellt die Verwirklichung der Auswertungsleistung von Abb. 4, Ebene IV dar, falls man einen *abklingenden* Zeitnormvorgang nach Abb. 5b voraussetzt, wie es graphisch in der F-Instanz angedeutet ist. Die durch einen – formal gesehen – Multiplikations-Vorgang entstehende funktionelle Größe ist vom Zeitintervall abhängig und dadurch eine *monoton ansteigende* Funktion der relativen Bewegungs-Geschwindigkeit der von den einander benachbarten Ommatidien registrierten bewegten Kontur. Der Kreis mit dem Punkt in der Mitte ist von nun an stets das Symbol für *Multiplikation*. Aus [4], verändert.

Wenn eine Zeitintervall-Messung im Dienste einer *Bewegungs*-Registrierung und *Geschwindigkeits*-Messung steht, eignet sich dafür am besten der monoton *abfallende* Zeitnormvorgang von Abb. 5b, schon weil er unmittelbar eine *positive* monotone Funktion für *zunehmende* Geschwindigkeit (*abnehmendes* Zeitintervall!) liefert. Auch handelt es sich dabei um einen typischen Verlauf beim Abklingen angeregter Vorgänge. Hierfür ergibt sich dann das Prinzipschaltbild (Abb. 6), und zwar wie Abb. 4 für *eine* Bewegungsrichtung (von A nach B).

2. *Zur zeitlichen Reihenfolge.* Die Auswertungsstruktur von Abb. 6 liefert nur dann ein Ergebnis größer als null, wenn sich eine wahrzunehmende Kontur von A nach B bewegt. Wird jedoch ein spiegelbildliches System hinzugefügt, wie auf Abb. 7 dargestellt, so werden Konturen-Bewegungen *beider* Richtungen registriert, und zwar repräsentiert auf *unterschiedlichen Bahnen.*

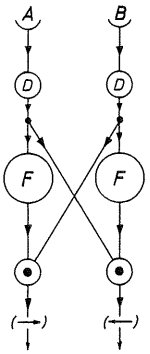


Abb. 7 Stark vereinfachtes Prinzipschaltbild für die Reihenfolgen- (= Richtungs-)Auswertung wie in Abb. 6, aber durch ein spiegelbildliches System ergänzt. Der linke Ausgangskanal sendet Signale nur bei einer Bewegung von links nach rechts, der rechte nur bei Bewegung von rechts nach links. Die merkwürdige Vorzeichenauswertung der Ebenen III und V der Abb. 4 ist hier *noch nicht* berücksichtigt. Aus [4], etwas verändert.

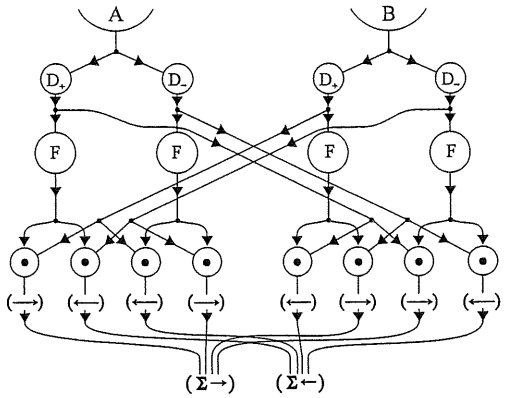


Abb. 8 Erweiterung des Funktionsschaltbildes von Abb. 7 derart, daß zusätzlich auch die Vorzeichen-Auswertung (wie auf Abb. 4, Ebene III und V angegeben) stattfindet, und zwar unter der Voraussetzung, daß die signalübertragenden Leitungen nur positive, keine negativen Meldungen fortleiten können, wie dies ja auch bei den Nervenfasern der Fall ist. Anstelle jeder D-Instanz von Abb. 7 sind demgemäß *zwei* differenzierende Instanzen eingezeichnet: Die D_+-Instanz gibt jeweils nur Meldungen über *positive* Helligkeitsänderungen (Helligkeits-Zunahmen) weiter, die D_--Instanz nur Meldungen über *negative* Helligkeitsänderungen (Helligkeits-Abnahmen). Beide tun dies durch *positive* Meldungen; die Information über das Vorzeichen des Helligkeitswechsels (ob Zu- oder Abnahme der Helligkeit) ist von nun an *räumlich* repräsentiert. Die waagerechten Pfeile in den Ableitungen aus den Multiplikations-Instanzen geben wie in Abb. 4 die Richtung der optomotorischen Wendetendenz an, zu der die dort übertragenen Signale ihren Beitrag liefern. Die Zeichnung berücksichtigt *nicht,* daß Ommatidium B auch mit Ommatidium C verknüpft ist und daß entsprechende Beziehungen nicht nur zwischen Nachbarn, sondern auch zwischen „übernächsten" Ommatidien bestehen. All dies einzuzeichnen, hieße jedoch die Anzahl der Verbindungen auf dieser Abbildung zu versechsfachen. Aus [4], verändert.

3. *Zur Vorzeichen-Auswertung* im Sinne des merkwürdigen Wechselfolgen-Phänomens: Hier gilt die Voraussetzung, daß die Übertragungskanäle im Nervensystem keine negativen Signale fortleiten können, sondern nur über einen Variationsbereich *positiver* Signale verfügen. Daraus folgt: die Meldungen über Zunahmen oder Abnahmen der Helligkeit werden nicht durch ihr Vorzeichen auf einer und derselben Leitung voneinander unterschieden, sondern durch die Übertragung *auf verschiedenen Kanälen*. Folglich wird die Zuordnung der Meldungen über den Änderungssinn der Helligkeitswechsel durch keine *elementare* Verrechnung verwirklicht, sondern durch die *Zuordnung der Verknüpfungen*, und zwar so, daß das Ergebnis dem Schema Abb. 4, Ebene III entspricht. Dies ist auf Abb. 8 für zwei benachbarte Ommatidien dargestellt.

Hiermit war die selbst gestellte, im Titel der Arbeit (1956) formulierte Aufgabe einer systemtheoretischen Analyse der Zeit-, Reihenfolgen- und Vorzeichenauswertung bei der Bewegungsperzeption des Käfers *qualitativ* erfüllt. Aber ein Verständnis für den funktionellen (biologischen) Sinn der merkwürdigen Vorzeichenverrechnug, wie sie in der Wechselfolgenreaktion zum Ausdruck kommt, hatte sich daraus noch immer nicht ergeben. Da trug Werner Reichardt einen entscheidenden theoretischen Gesichtspunkt in die Analyse hinein: Er ging von meiner Feststellung aus, daß die eben besprochene Vorzeichen-Auswertung den Charakter einer *Vorzeichen-Multiplikation* trägt:

+ kombiniert mit + und
– kombiniert mit – ergibt dasselbe Ergebnis, nämlich „+".
+ kombiniert mit – und
– kombiniert mit + ergibt das entgegengesetzte Ergebnis, nämlich „–".

Falls jetzt nicht nur die *Vorzeichen*, sondern auch die *Beträge* der Meldungen multipliziert werden, so ist das *mathematisch* eine *Korrelations*auswertung. Diese ist eine *statistische* Methode. Werner Reichardt rechnete dementsprechend aus, welchen Signalausgang unser Auswertesystem beim Vorbeiführen eines *statistisch zusammengesetzten* Musters haben mußte. Dabei ergab sich tatsächlich eine *Abhängigkeit des Signalausstroms* von der *Geschwindigkeit des Musters relativ zum Aufnahmesystem*: zunächst ein Anstieg, dann ein Maximum – eventuell ein Plateau –, dann bei höheren Relativgeschwindigkeiten wieder ein Abstieg. Der Parameter für die verschiedenen Kurven war das Verhältnis zwischen den Trägheitskonstanten der Übertragungsglieder F und D (siehe Abb. 6, 7, 8) auf den Bahnen der zusammengeführten Signale (Abb. 9)

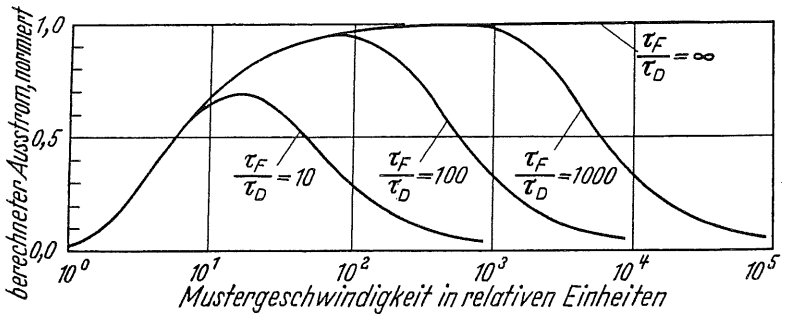


Abb. 9 Ergebnis der mathematischen Untersuchung von Reichardt [5]. t_F und t_D sind die Zeitkonstanten der Instanzen F und D (siehe Abb. 7), für deren Verhältnis zueinander verschiedene Werte eingesetzt worden waren. Aus [5], verändert.

Damit war – zunächst theoretisch – gezeigt: Das beim Käfer gefundene Verrechnungs-Schema *ist ein Geschwindigkeits-Meßprinzip*, das keine figürliche Gliederung der bewegten Helligkeitsverteilungen voraussetzt: *Bewegungssehen ohne zugrundeliegendes Gestaltsehen*, sondern nach dem Prinzip einer *Korrelationsauswertung*. Das war ein außerordentliches theoretisches Ergebnis, veröffentlicht ein Jahr nach der vorangegan-

genen Arbeit unter dem Titel: „Autokorrelations-Auswertung als Funktionsprinzip des Zentralnervensystems" (1957) [5].

Dieser theoretische Erfolg schrie geradezu nach einer experimentellen, und zwar *quantitativen* Überprüfung. Werner REICHARDT drang in mich, an dem Käfer *Chlorophanus viridis* diese Überprüfung vorzunehmen. Aber ich weigerte mich zunächst, und zwar mit einem schon in meiner Doktorarbeit vorgebrachten Argument: Die *eigentliche* Reaktion auf gesehene Bewegung ist die Wendung des *frei beweglichen* Insekts, meßbar als Winkelgeschwindigkeit. Mein Käfer aber läuft am Spangenglobus, liefert also statt der Winkelgeschwindigkeit eine Statistik von Rechts- und Linkswahlen; und der Käfer hat – seiner gesehenen Umgebung gegenüber – keinen Erfolg mit seinen Wendungen – er ist ja im Raum fixiert – und könnte daraufhin beispielsweise seine Reaktion verstärken wollen. In beidem sah ich eine undurchsichtige quantitative Verzerrung der physiologischen Reaktion durch den Meßvorgang: Die Spangenglobusmethode sei zwar, so schien mir, ein höchst empfindlicher Indikator für die Entscheidung, ob die Wendetendenz des Tieres *mit* der Musterbewegung *oder gegen sie* gerichtet ist, und vielleicht, ob eine Tendenz stärker sei als eine unter anderen Umständen ausgelöste. Aber für *quantitativ auswertbar* hielt ich das Ergebnis am Spangenglobus auf keinen Fall.

Werner REICHARDT aber ließ nicht locker, ich sollte es doch wenigstens versuchen; und – wirklich nur aus persönlicher Freundschaft, muß ich gestehen, ohne wissenschaftlich fundierte Überzeugung – willigte ich ein. Nach aufwendiger Vorbereitung entstand die erforderliche Versuchsanordnung mit einem neuen Typ von Streifenzylinder, den wir „statistischer Zylinder" (Abb.10) nannten. Peter KUNZE (*1931), mein erster Doktorand, später ordentlicher Professor für Zoologie an der Universität Stuttgart, hat damals die Abfolge der Streifen durch ein Losverfahren bestimmt.

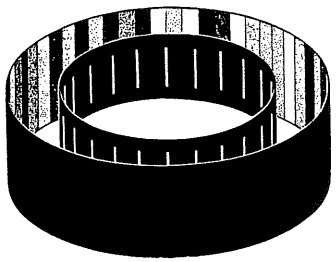


Abb. 10 Streifenzylinder-Anordnung. Im Zentrum befindet sich während des Versuchs der Käfer mit dem Spangenglobus. Innen ist der unbewegliche Rasterzylinder mit Schlitzen im Abstand von 14°, also dem *doppelten* elementaren Sehwinkel des Käfers *Chlorophanus*; dadurch ist gewährleistet, daß hier nur *ein* Typ von Auswertungssystemen in Funktion tritt: die funktionelle Kooperation zwischen *übernächsten* Ommatidien, die durch ein nicht gereiztes Ommatidium getrennt sind. Außen *rotiert* der Streifenzylinder aus *statistisch verteilten* Grauwerten. Aus [6].

Das Ergebnis der Messungen in Abhängigkeit von der Winkelgeschwindigkeit war – entgegen meiner Skepsis – traumhaft; ein Triumph der Übereinstimmung von Theorie und Experiment (Abb. 11, vergleichen mit Abb. 9!).

Aus der gewonnenen Meßkurve errechnete Werner REICHARDT nun rückwärts die Abklingkonstanten der Übertragungskanäle im ZNS von *Chlorophanus* und fand das Verhältnis 1:76.

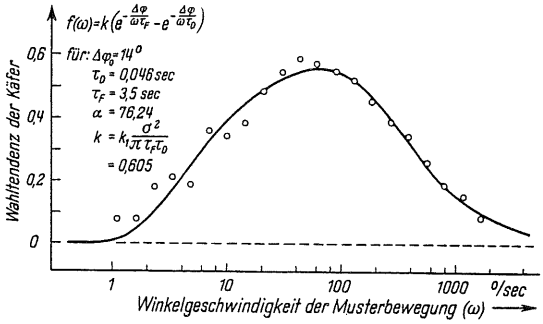


Abb. 11 Wahlreaktion der Käfer bei variierender Winkelgeschwindigkeit der Musterbewegung; Mittelwerte aus sechs Messungen an verschiedenen Käfern. Die maximale Standardabweichung der Meßwerte vom Mittelwert war (in den Einheiten der Wahlreaktion) ± 0,20; die durchschnittliche Standardabweichung war ± 0,13. Theoretische Kurve und ihre mathematische Formulierung nach Reichardt [5]. $\Delta\varphi$ = Winkel zwischen den Einfallsrichtungen der Reize; t_F = Abklingkonstante der F-Instanz; t_D = Abklingkonstante der D-Instanz; a = Verhältnis zwischen t_F und t_D; s = Streuung der Helligkeiten des Streifenzylinders, k_1=Proportionalitätsfaktor, in den alle Versuchskonstanten und die Normierung der Abszissenachse eingehen. Aus [6].

Ich war verblüfft über diesen Erfolg, wollte ihn aber nun auch *verstehen* und dachte darüber nach, wie sich eine Wendetendenz in ein statistisch ermitteltes Rechts-Links-Entscheidungs-Ergebnis umsetzen könnte. Ich legte eine Gauß-Verteilung zugrunde, deren Gesamtfläche jeweils durch einen senkrechten Schnitt in einen rechten und einen linken Abschnitt zerlegt wird; das resultierende Rechts-Links-Flächenverhältnis mußte dann dem Spangenglobus-Ergebnis entsprechen. Dabei ergab sich tatsächlich eine zwar nicht genau, aber bis zum Wert 0,7 so gut wie *lineare* Übersetzung der theoretischen *Wende-*

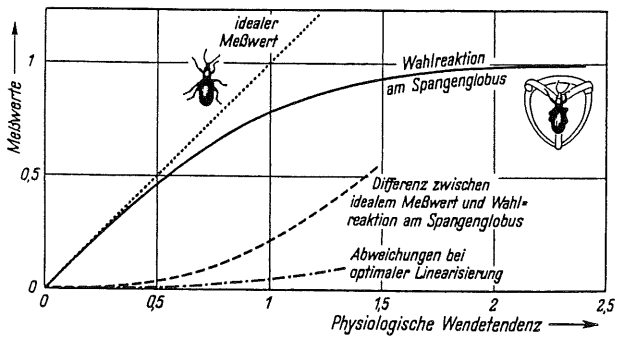


Abb. 12 Beziehungen zwischen physiologischer Wendetendenz und Wahlreaktion am Spangenglobus, theoretisch. Der Rüsselkäfer links von der Kurve des idealen Meßwertes soll die freie optokinetische Wendung beim Lauf auf ebener Unterlage veranschaulichen, der Käfer rechts versinnbildlicht das Wählen zwischen zwei alternativen Möglichkeiten, rechts und links, am Spangenglobus. (Fixierung des Tieres nicht mitgezeichnet.) – Die unterste Kurve liefert als Funktion jedes Abszissenwertes die maximal erreichte positive bzw. negative Abweichung zwischen der Kurve der Wahlreaktion und derjenigen Geraden, die, vom Nullpunkt ausgehend, *bis zu diesem Abszissenwert* optimal an die Wahlreaktions-Kurve angepaßt ist. Aus [6].

tendenz in das theoretische statistische Spangenglobus-*Wahlenverhältnis* (Abb. 12). Jetzt war das verblüffende Ergebnis von Abb. 11 theoretisch verständlich.

Diese experimentellen und theoretischen Befunde veröffentlichte ich 1958 [6], also ein Jahr nach Werner REICHARDTS entscheidender theoretischer Arbeit [5].

C. Dritte Epoche unseres Zusammenwirkens (1958–1960)

Auf diese Erfolge in der Forschung folgten berufliche existentielle Krisen. Karl-Friedrich BONHOEFFER, Werner REICHARDTS Direktor in Göttingen, starb, und von keinem der avisierten Nachfolger war zu erwarten, daß er das von Werner REICHARDT vertretene biokybernetische Arbeitsgebiet im Rahmen eines Instituts für Physikalische Chemie weiterpflegen würde. Ich meinerseits war in Tübingen durch Kontroversen mit meinem Chef, dem Direktor des Zoophysiologischen Instituts, in eine schlimme, ja ausweglose Situation geraten. Erich VON HOLST, inzwischen Leiter des neu gegründeten Max-Planck-Instituts für Verhaltensphysiologie in Seewiesen, übernahm uns nicht. Nach Wochen und Monaten der Bemühungen und Mißerfolge aber geschah es in *Tübingen*: Die Direktoren des Max-Planck-Instituts für Biologie, Wolfhard WEIDEL (1916–1965) (Molekularbiologie), Georg MELCHERS (1906–1997) (Pflanzenphysiologie) und Alfred KÜHN (1885–1968) (Entwicklungsbiologie), beantragten für uns die Begründung einer selbständigen Arbeitsgruppe im organisatorischen Rahmen und in den Räumen des Max-Planck-Instituts für Biologie. Sie erhielt den Namen „Forschungsgruppe Kybernetik". Am 1. April 1958, also knapp 15 Jahre nach unserem Kennenlernen im Krieg, verwirklichte sich damit unser damals gefaßter Plan, ein physikalisch-biologisch arbeitendes Institut zu begründen: ein modernes Märchen.

Es folgten zwei Sommer 1958 und 1959 mit konzentrierten Messungen an *Chlorophanus*. (Da dieser Käfer in Tübingen nicht vorkommt, fuhr meine Frau in den entsprechenden Monaten nach Wilhelmshaven, fing dort die für unsere Messungen erforderlichen Käfer und schickte sie per Eilbotenpost zu uns nach Süddeutschland.) Inzwischen lag uns ja die für die Bewegungs-Auswertung maßgebende Korrelationstheorie [5] vor Augen, und auch der Weg für die *quantitative* Auswertung der Spangenglobus-Experimente war geöffnet [6]. Jetzt nahmen wir uns vor, möglichst alle in die Theorie eingegangenen Voraussetzungen und die aus ihr hervorgehenden Konsequenzen *je einzeln* durch eigens darauf angelegte Experimente zu überprüfen [8]. Von diesen Experimenten seien die folgenden sechs (unter insgesamt zehn) zur Wiedergabe in diesem Bericht ausgewählt. Dabei soll herausgehoben werden, wo die Ergebnisse mit gewohnten Vorstellungen der Sinnesphysiologie oder mit dem menschlichen Formen- und Bewegungssehen im Widerspruch stehen, und warum.

Wenn der Auswertung tatsächlich eine *Multiplikation* zugrunde lag, mußte die *Kontrastabhängigkeit* der Reaktionsstärke anders aussehen als sonst in der Sinnesphysiologie: nicht logarithmisch, nicht linear, sondern parabolisch: *Verdoppelung* des Kontrasts mußte *Vervierfachung* der Reaktion liefern. Die Meßkurve von Abb. 13 bestätigte dies.

Ein ungewöhnliches Ergebnis war auch dafür zu erwarten, daß – bei Erhaltenbleiben der Musterperiodik – *eine* Kontraststufe in *zwei* aufgeteilt wurde: von Schwarz-Weiß-Schwarz ... zu Schwarz-Grau-Weiß-Grau-Schwarz ..., also Verdoppelung der Anzahl der Konturen, aber Verminderung des Kontrastes auf die Hälfte. Wegen der *quadratischen* Abhängigkeit von der Kontrasthöhe mußte das zur *Halbierung* der Reaktion führen, was auch voraussagegemäß geschah (Abb. 14).

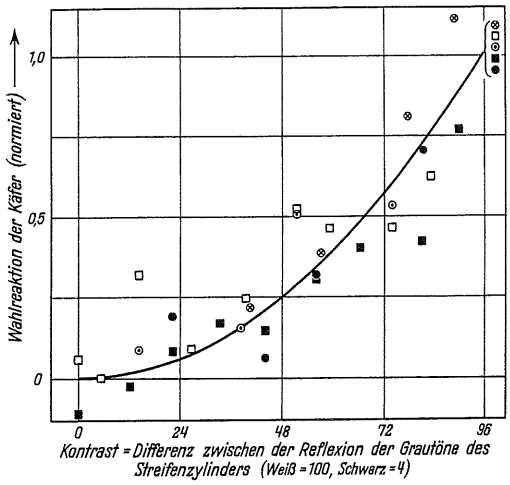


Abb. 13 Reaktionen des Käfers auf bewegte Streifenmuster von gleicher Geschwindigkeit, aber verschiedenem Helligkeitskontrast zwischen den Musterbestandteilen. Reizabstand von 14° wie in Abb. 10. Die Winkelgeschwindigkeit des Streifenmusters wurde jeweils so gewählt, daß die maximale Wahlreaktion bei etwa 0,6 lag; nach der Messung wurden alle Reaktionskurven auf den Maximalwert +1 normiert. Die veränderten Helligkeitskontraste wurden in der ersten Meßreihe (oberstes Symbol beim Abszissenwert 96) dadurch verändert, daß – ausgehend vom Schwarz-Weiß-Muster – sowohl die schwarzen wie die weißen Streifen durch Graustreifen ersetzt wurden, die sich von Mal zu Mal um etwa gleichgroße Schritte dem „Mittelgrau" näherten. In den anderen Meßreihen wurde entweder das Weiß (2. und 3. Symbol beim Abszissenwert 96) oder das Schwarz (4. und 5. Symbol) festgehalten und nur die dagegen kontrastierenden Grautöne abgewandelt. Die Meßpunkte scharen sich um die durchgezogene Kurve des quadratischen Zusammenhangs zwischen Abszissen- und Ordinatenwert. Aus [8].

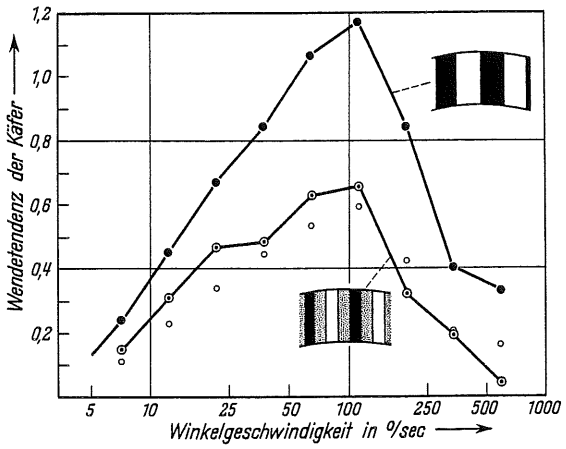


Abb. 14 Reaktion auf die Bewegung von Streifen-Mustern mit der Periodenlänge 90°. Die kleinen offenen Kreise geben die halben Ordinatenwerte der oberen Kurve an, um den Vergleich zwischen ihr und der unteren Kurve zu erleichtern. Die Wendetendenzen R wurden nach der Formel W (R) = 2 F (1,25 R) aus den registrierten Spangenglobus-Wahlreaktionen W (R) errechnet (F ist das Integral der Gaußschen Zufallsverteilung; siehe Abb. 12). Aus [8].

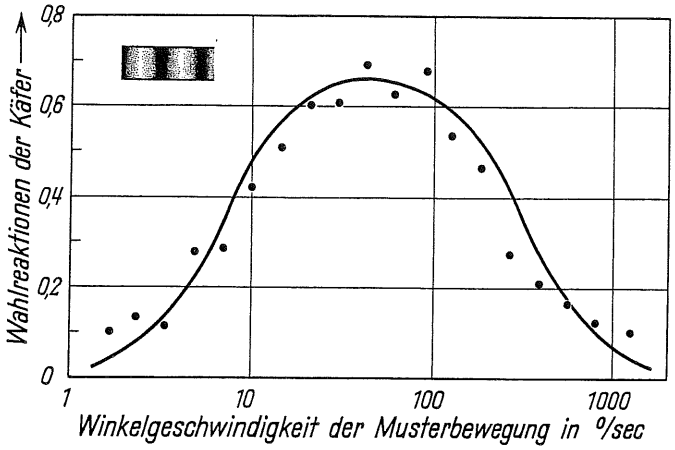


Abb. 15 Reaktionsstärken bei variierender Geschwindigkeit eines Musters mit fließender sinusförmiger Variation der Helligkeit. Wellenlänge einer Sinusschwankung, vom Zentrum des Zylinders aus gesehen, 66°. Rasterzylinder für einen Reizabstand von 14° wie in Abb. 10. Aus [8].

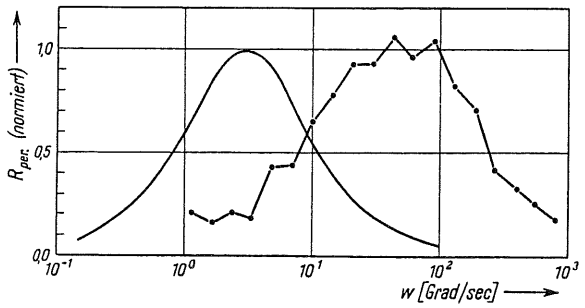


Abb. 16 Meßkurve von Abb. 15 im Vergleich zu der theoretischen Kurve, errechnet aus dem Funktionsschema von Abb. 7 und den Konstanten, die sich aus dem Meßergebnis von Abb. 11 ergaben: ein klarer Widerspruch zwischen experimentellem Ergebnis (rechts) und erster Voraussage (links). Aus [9].

Nun aber folgte noch einmal eine Krise, diesmal keine der beruflichen Existenz, sondern der wissenschaftlichen Arbeit: Nach der Verwendung des *statistischen* Musters (Abb. 10) wollte Werner REICHARDT dem Auswertesystem natürlich auch das mathematisch einfachste *regelmäßige* Muster anbieten, und das war die *sinusförmig* variierende Helligkeit. Aus feinsten Streifen von selbst hergestellten und vermessenen Graupapieren wurde ein „Sinuszylinder" gefertigt und die Winkelgeschwindigkeitsabhängigkeit gemessen. Voraussagegemäß sollte die Abhängigkeitskurve ähnlich aussehen wie beim statistischen Zylinder. Das trat auch ein, was die *Form* der Kurve betraf (Abb. 15, vergleiche mit Abb. 11!). Aber die *errechnete* Kurve lag um fast eine Zehnerpotenz bei zu *niedrigen* Winkelgeschwindigkeiten (Abb. 16).

Bei den Physikern und Mathematikern unserer Gruppe, zu denen auch Hans WENKING (*1923) und Dezsö VARJÚ (*1932) gehörten, begann eine fieberhafte Suche nach dem dadurch geforderten „Faktor x". Was war falsch an der bisher so erfolgreichen Theorie? Ich konnte mich mangels entsprechender mathematischer Kompetenz nicht beteiligen. Aber wir alle waren bedrückt. Ratschlägen von außen, wir sollten uns doch wegen dieses Ausnahme-Ergebnisses nicht so grämen, widerstanden wir – aber irgendwie empfanden wir unsere Arbeitsmethodik als solche in Frage gestellt. Jedes neue theoretisch eingeführte Funktionsglied, das die Sinusmusterkurve hätte erklären können, veränderte alle anderen theoretischen Kurven so, daß *diese* dann nicht mehr paßten. Doch eines Tages hatte sich eine Lösung gefunden, die dem neuen *und* den alten Ergebnissen ge-

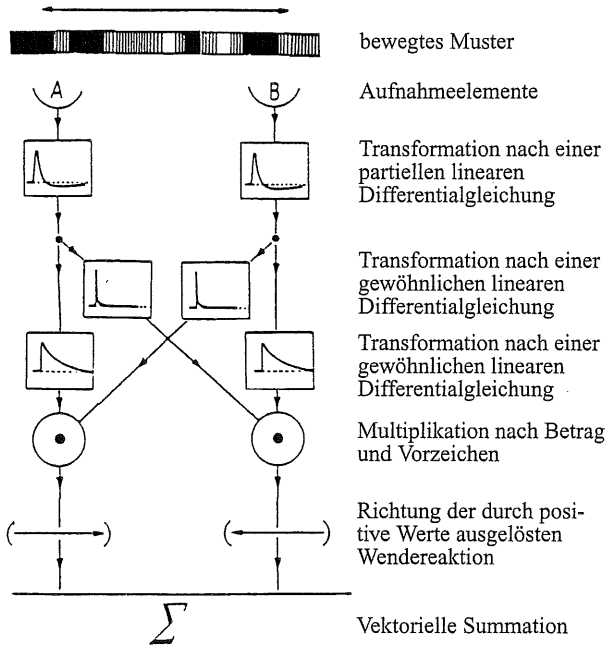


Abb.17 Schematische Darstellung („Funktionsschaltbild") der Auswerteleistung zweier benachbarter Sehelemente des Facettenauges und des Zusammenwirkens der entstandenen Signale im Zentralnervensystem. Entscheidend ist der Vorgang der Multiplikation. Die Kurven in den kleinen Rechtecken deuten die „Impulsantworten" der betreffenden Übertragungsglieder an, d.h. die Reaktionsverläufe nach Anstoß durch einen kurzen Impuls. Die von den Multiplikationsinstanzen ausgehenden Signale präsentieren die Mustergeschwindigkeit und -richtung. Dieses Funktionsschaltbild differenziert *nicht*, wie Abb. 8, zwischen Bahnen, die „+"- bzw. „–"-Meldungen übertragen; jeder hier gezeichnete Übertragungskanal überträgt formal sowohl „+"- wie „–"- Meldungen. Nach [10] und [11], verändert.

recht wurde: eine zusätzliche Signaltransformation zwischen dem Rezeptor und der Verzweigungsstelle der Bahn zum Nachbarelement (Abb. 17).

Aber nun war *ich* an der Reihe mit tiefer Enttäuschung: Die Transformation sollte einer *linearen partiellen Differentialgleichung* folgen. Das empfand ich – im Unterschied zu den Bestandteilen der bisherigen Theorie – als Verlust der einem Biologen

verständlich zu machenden Konkretheit, als Verflüchtigung in eine theoretisch-abstrakte Ferne. Daraufhin wandte ich mich an Werner REICHARDT und Dezsö VARJÚ und suchte mit ihnen zusammen nach der Möglichkeit von Experimenten, in denen sich die neue Übertragungsinstanz möglichst unmittelbar ausdrücken sollte, und zwar, wenn möglich, in einem Umschlag der Reaktionsrichtung von mitläufig zu gegenläufig, weil dieser Effekt am eindeutigsten zu beobachten ist. Weiterhin erarbeiteten wir Pläne für Experimente, in denen solche Auswirkungen des Auswertesystems zum Ausdruck kommen sollten, die den Eindrücken unseres menschlichen Bewegungs- und Formensehens widersprechen. Hierdurch sollte die Abstraktheit der neuen theoretischen Einsicht empirisch überprüft und – falls bestätigt – durch Anschauung untermauert werden.

Für unser konkretes Vorgehen vereinbarten wir etwas Ungewöhnliches: eine Informations-Sperre zwischen den Experimentatoren und den Theoretikern. Wir nahmen uns vor, erst mit den *ausgewerteten* Meßergebnissen und den *endgültig fertigen* theoretischen Kurven unter Zeugen zusammenzukommen – um uns damit dem härtesten hier denkbaren Objektivitätstest zu unterziehen. Bei dem ersten, anschließend zu schildernden Experiment (Abb. 18 bis 20), dessen Ergebnisse sich ohne vorherige Berechnung für keinen von uns erahnen ließen, war Dezsö VARJÚ, der die Ausrechnung der theoreti-

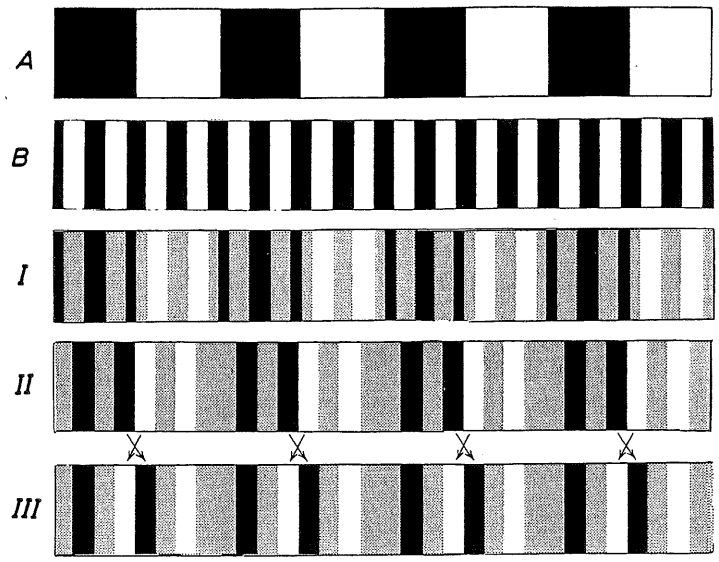


Abb. 18 Streifenzylinder-Muster; von oben nach unten: A) Schwarz-Weiß-Streifenmuster mit 90° Periodenlänge. B) dgl. mit 22½° Periodenlänge. I) Muster I, hervorgegangen aus der *Überlagerung* der beiden Muster A und B, wobei (entsprechend den Mischregeln von Pigmentfarben) Schwarz+Schwarz=Schwarz; Weiß+Weiß=Weiß; und Schwarz+Weiß=Grau ergibt. II) „Muster II" ebenfalls hervorgegangen aus der *Überlagerung* der beiden Schwarz-Weiß-Muster, aber bei veränderter Phasenlage: Muster B wurde vor der Überlagerung um eine halbe Steifenbreite nach links verschoben. III). „Muster III" ist auf andere Weise entstanden: Aus Muster II durch *Vertauschen* je zweier Streifen pro Periode (die Vertauschungsstellen sind durch Pfeile markiert). Muster I und II enthalten somit trotz ihres verschiedenen Aussehens exakt dieselben Fourierkomponenten, Muster III trotz seiner Ähnlichkeit mit Muster II völlig andere. Aus [8] und [12], verändert.

schen Kurven übernommen hatte, mit diesen früher fertig, als ich mit den Experimenten. Er war vom Ergebnis ziemlich überrascht, hielt sich aber an die Vereinbarung und steckte die theoretischen Kurven (Abb. 20) in die Schublade. Ich meinerseits konnte mit den Meßergebnissen, die die Käfer lieferten (Abb. 19), so wenig anfangen, daß ich enttäuscht die Vermutung äußerte, es müsse wohl etwas „schief gelaufen" sein. Um so größer war unser Jubel, als sich eine erstaunliche Übereinstimmung zwischen den so unerwarteten empirisch ermittelten und den theoretischen, errechneten Kurven ergab. Ich schildere nun die drei entscheidenden Experimente:

1. Ein Korrelationsmechanismus nach dem Schema von Abb. 17 reagiert auf die in bewegten Mustern enthaltenen *Fourierkomponenten unabhängig* von deren gegenseitiger *Phasenlage*. Dies sollte durch ein kritisches Experiment mit Hilfe *dreier* bewegter Muster überprüft werden: Zweier Muster aus *denselben* Fourierkomponenten, die aber für unsere *Gestaltwahrnehmung* sehr verschieden aussehen (verschiedene relative Phasenlage); und einem dritten Muster, das einem der beiden ersten Muster stark ähnelt, aber aus *anderen* Fourierkomponenten besteht. Abb. 18 zeigt die gewählten Muster: Wenn man die periodischen Muster A und B in der dargestellten gegenseitigen Phasenbeziehung überlagert, so ergibt sich Muster I. Verschiebt man B um ¼ Periode, so entsteht Muster II. Für unser Auge bzw. unsere Gestaltwahrnehmung sehen Muster I und II trotz ihrer übereinstimmenden Fourierkomponenten recht verschieden aus: Muster I ist in Bezug auf die breiten Schwarz-Streifen symmetrisch, II hat keine solche Symmetrieachsen; in I kommen Streifen der halben, in II solche der doppelten Breite des ursprünglichen Musters B vor. Muster III wurde auf ganz andere Weise hergestellt, nämlich aus Muster II durch bloße Vertauschung von je einem Schwarz- und einem Weiß-Streifen pro Periode. Muster III ist daher für unser Formensehen viel ähnlicher dem Muster II, als dieses dem Muster I; aber es enthält *ganz andere Fourierkomponenten*. Muster I und II sehen also bei *gleicher* Fourier-Zusammensetzung recht *verschieden* aus, II und III bei *verschiedener* Fourier-Zusammensetzung *eher ähnlich*.

Chlorophanus reagierte im Versuch auf die bewegten Muster I und II qualitativ und quantitativ übereinstimmend, aber *völlig anders* auf Muster III (Abb. 19). Dies entsprach nicht dem Erscheinungsbild für das menschliche Formensehen, sondern der *Fourier-Zusammensetzung*. Die Überein-

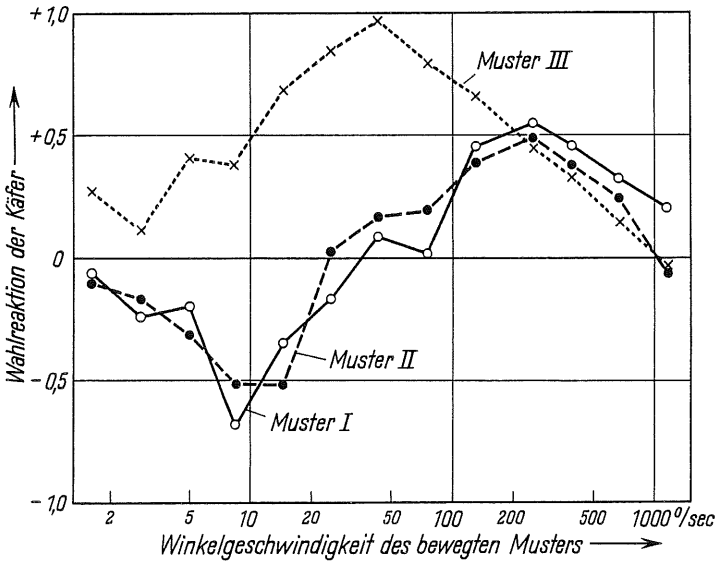


Abb. 19 Reaktionen der Käfer auf die Bewegung von Muster I, II und III. Der Schlitzabstand betrug 14°, die Breite der vertikal orientierten Schlitze 1,7°. Aus [8].

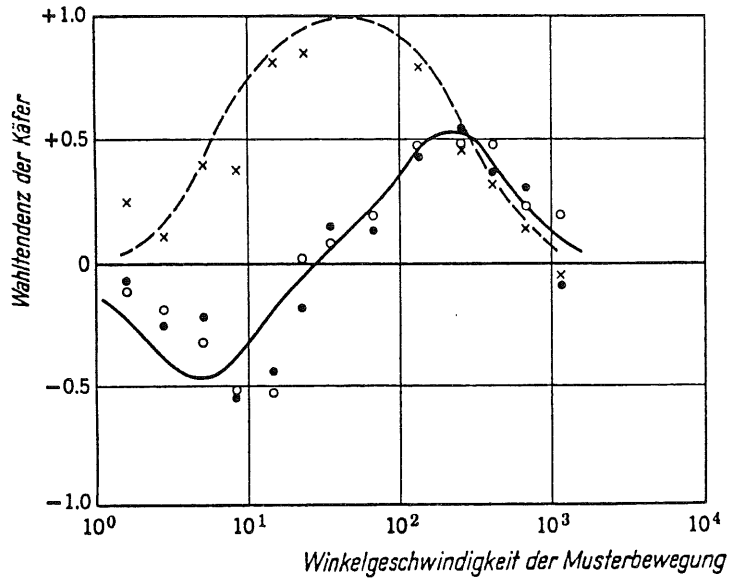


Abb. 20 Theoretische Kurven zu den Meßergebnissen von Abb. 19. Aus [13], verändert.

stimmung der Meßkurven mit den (unabhängig errechneten) theoretischen Kurven (Abb. 20) erlebten wir, wie schon geschildert, als sensationell, gerade wegen des Widerspruchs zu unserem menschlichen Formensehen.

2. Für das zweite der drei Experimente wurde das schon aus Abb. 14 bekannte Schwarz-Grau-Weiß-Grau-Muster gewählt und einmal langsam (34°/sec, also 5,7 Umdrehungen/min), einmal sehr viel schneller (950°/sec, also 158 Umdrehungen/min) um den Käfer bewegt. Abgewandelt wurde dabei von Messung zu Messung nur die Breite der Graustreifen auf Kosten der Schwarz- und Weißstreifen.

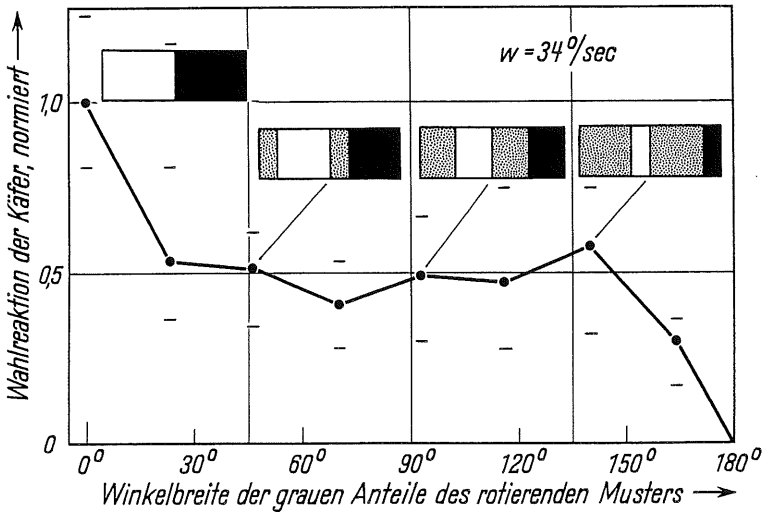


Abb. 21 Reaktionsstärken auf die langsame Winkelbewegung w eines Schwarz-(Grau)-Weiß-(Grau)-Musters mit einer Periodenlänge von 360°. Aus [8], ergänzt.

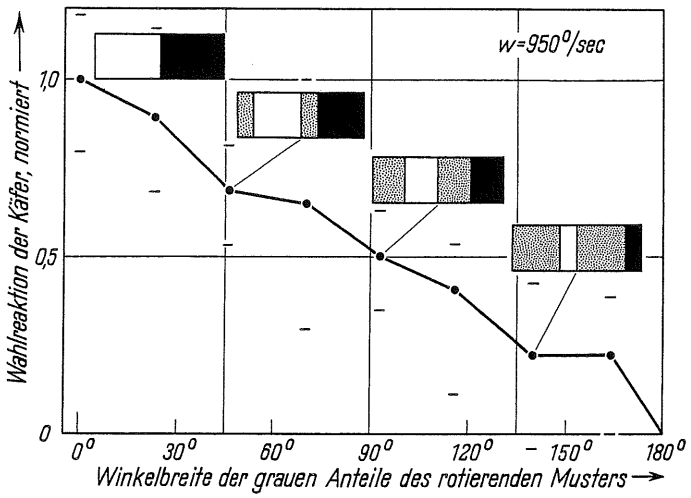


Abb. 22 Wie Abb. 21, aber 27fach höhere Winkelgeschwindigkeit des Musterzylinders. Aus [8].

Auf den ersten Blick könnte man meinen, diese Art der Variation der Streifenbreiten dürfte die Reaktionsstärke gar nicht beeinflussen, weil ja die *Anzahl der bewegten Konturen* (Flächengrenzen) von Muster zu Muster gleich blieb (siehe Abb. 21) und weil ja nur die Bewegung von Konturen und nicht die von konturlosen Flächen für ein Auge erkennbar sein kann. Dieser Schluß, so evident er schien, wurde durch die Tatsachen widerlegt: Zwar bestätigte er sich noch einigermaßen bei geringen Mustergeschwindigkeiten (Abb. 21), weil jede Lichtreizfolge (aus Dunkler- bzw. Hellerwerden) von der nachfolgenden längere Zeit entfernt war, so daß der Effekt eines Konturendurchgangs abgeklungen war, bevor das nächste Bewegungsereignis erfolgte. Bei der zweiten gewählten, 27mal höheren Winkelgeschwindigkeit aber ergab sich ein anderes Bild (Abb. 22): fast lineare Abhängigkeit der Wendetendenz (trotz gleicher Konturenzahl!) von den relativen Streifenbreiten! Hier *überlagerten* sich die Effekte der schnell aufeinanderfolgenden Bewegungsereignisse. Wenn darum die Reaktion unter diesen Umständen nicht mehr als Summe der Konturenwirkungen aufzufassen war, welche quantitativ zu erfassende Eigenschaft der bewegten Muster konnte dann für die Auswertung durch die Bewegungsperzeption maßgebend sein?

Die Antwort war im Grunde schon vorgegeben durch die Aussage (von 1957), daß sich die Bewegungs-Auswertung durch einen *Korrelationsprozeß* vollzieht. Dieser wertet die *Fourier-Komponenten* vorbeiziehender (eindimensionaler) Muster aus; genauer: Wenn Abb. 15 die Reaktionen auf die Bewegung *einer* Fourierkomponente (= Sinusmuster) bei verschiedenen Geschwindigkeiten wiedergibt, so ist die Reaktion auf ein bewegtes zusammengesetztes Muster gleich der Summe der Reaktionen auf

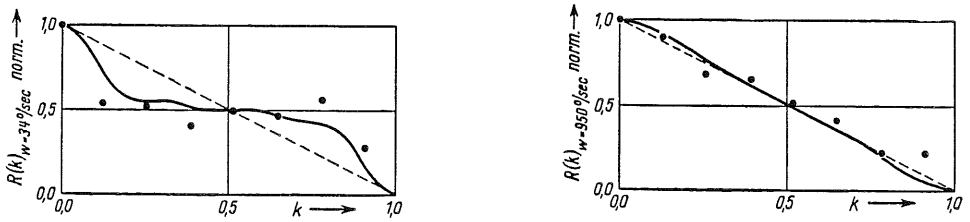


Abb. 23 Theoretische Kurven für die auf Abb. 21 und 22 dargestellten Reaktionskurven. Nach [10], [11] und [13].

die Bewegung der einzelnen harmonischen Komponenten, durch deren Überlagerung das Muster entstanden ist bzw. entstanden gedacht werden kann. Als REICHARDT und VARJÚ diese Überlegung zugrundelegten, ergaben sich theoretische Kurven für die Perzeption der Schwarz-Grau-Weiß-Grau-Muster bei verschiedenen Streifenbreiten-Verhältnissen und Winkelgeschwindigkeiten, die den empirischen Meßwerten entsprachen (Abb. 23).

3. Auch das dritte Schlüssel-Experiment bestätigte die theoretischen Voraussagen: Die Reaktion auf *sehr langsame* Bewegung eines Musters aus ganz schmalen statistisch verteilten Schwarz-, Weiß- und Grau-Streifen (Abb. 24) mußte nach Werner REICHARDTS und Dezsö VARJÚS Berechnungen die *negative Überschwing-Phase* der nach einer partiellen Differentialgleichung funktionierenden Übertragungsglieder zum Ausdruck kommen lassen. Dieses *qualitative*, am Rande der Nachweisgrenze liegende Phänomen bestätigte sich bei *jeder* Einzelmessung (Abb. 24). Auch hier entsprach die theoretische Kurve mit einer von uns kaum erhofften Genauigkeit den Meßergebnissen.

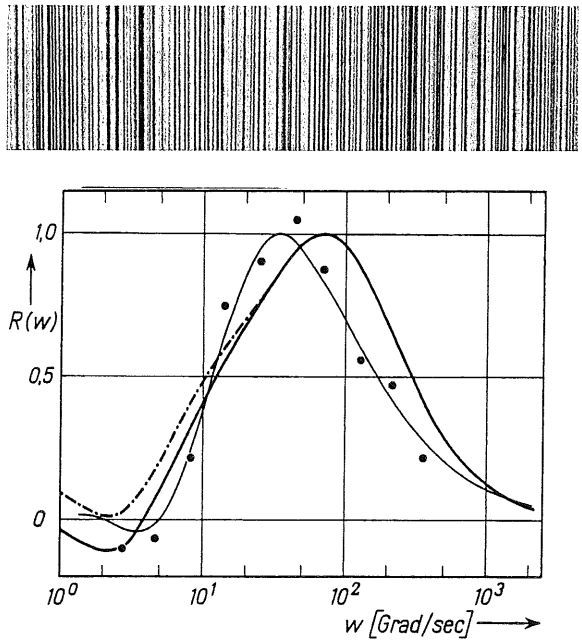


Abb. 24 Reaktionen auf die Bewegung eines „statistischen" Musters mit 1° breiten Streifen (oben). Rasterzylinder mit 1,7° breiten Schlitzen im Abstand von 7° (um die notwendige Reaktionsstärke zu erhalten, wozu der sonst gewählte 14°-Abstand nicht hinreichte). Der negative Kurvenanteil, auf den es hier ankommt, kam in sämtlichen 11 Einzelmessungen an den 7 untersuchten Käfern zum Ausdruck. Dünn ausgezogen der geglättete berechnete Kurvenverlauf, normiert. Dick ausgezogen: *Theoretische* Kurve nach Abb. 17. Strichpunktierter Kurvenabschnitt: Theoretische Kurve *ohne* Einbeziehung des ersten Transformationselements von Abb. 17. Dessen Dynamik, negativ ausschwingend, ist verantwortlich für die negativen Reaktionen bei den geringsten Geschwindigkeiten, die sich weder von der Erscheinung geometrischer Interferenzen [1], noch vom Phänomen der Wechselfolgen-Reaktion herleiten lassen. Aus [13], verändert.

Nach diesen, von uns als Triumph erlebten Übereinstimmungen zwischen Empirie und Theorie konnten wir der Überzeugung sein, das Bewegungssehen des Käfers *Chlorophanus viridis auf der Ebene der Datenverarbeitung funktionell zu verstehen.*

D. Biologische Bedeutung und wissenschaftshistorische Interpretation

Bei den Insekten sitzen die Augen im Kopf unbeweglich fest und können daher nicht wie bei den Wirbeltieren (und damit auch beim Menschen) durch Drehbewegung des Augapfels einer gesehenen Bewegung folgen (wobei dann das innere Dreh-Kommando zugleich auch als Maß für die wahrgenommene Geschwindigkeit dienen kann). Die Situation des Bewegung sehenden Insekts ist vielmehr die von Abb. 25.

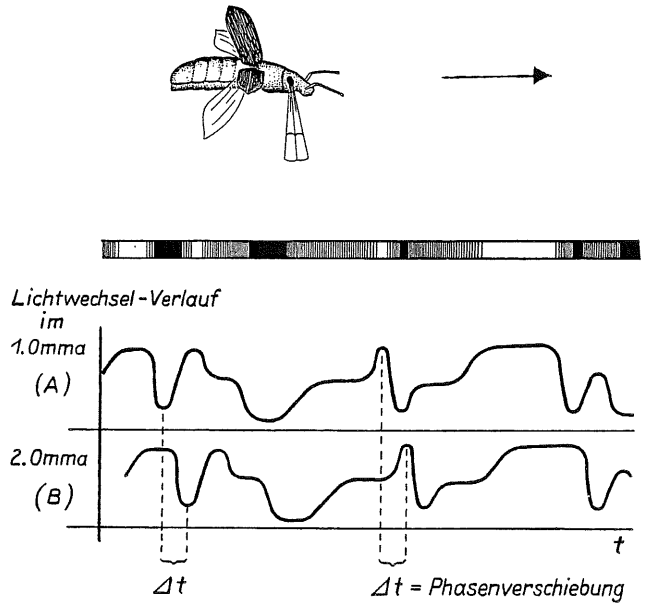


Abb. 25 Der Käfer fliegt über einen Grund, dessen Tönung, wie in der Zeichnung (waagerechter Balken) angegeben, zwischen heller und dunkler variiert. Die beiden vergrößert gezeichneten Facetten (Ommatidien, Ommen) registrieren denselben Lichtreizverlauf, aber verschoben um einen Zeitabstand, der von der Fluggeschwindigkeit abhängt. Aus diesem Zeitabstand rekonstruiert die Datenverarbeitung die Relativgeschwindigkeit zwischen Insekt und Grund. Aus [2], verändert.

Die in der Bewegungsrichtung in Reihe stehenden benachbarten Sehelemente empfangen in kurzem Zeitabstand übereinstimmende Abfolgen von Helligkeitswechseln. Wegen des nur langsamen Abklingens der dadurch ausgelösten Sinnesvorgänge ist die Ähnlichkeit zwischen den jeweils *gleichzeitig* in den Nachbarelementen repräsentierten Erregungswerten höher bei großen und geringer bei kleinen Geschwindigkeiten; also ist der Ähnlichkeitsgrad zwischen den Meldungen benachbarter Sehelemente *ein Maß* für die Relativgeschwindigkeit zwischen Umgebung und Auge. Ein Ähnlichkeitsmaß solcher Art heißt in der Sprache der Mathematik „Korrelationskoeffizient". Er wird so definiert, daß höhere Werte größere Ähnlichkeit anzeigen, „+1" als Maximalwert volle Übereinstimmung und „null" völlige Unabhängigkeit, zum Beispiel zwischen zwei gewürfelten Zufallsfolgen.

Genau hier liegt der biologische Sinn der physiologischen Ermittlung des Korrelationskoeffizienten im Insektenauge: Er erweist sich als Maß für die wahrzunehmende Bewegungsgeschwindigkeit, und in dieser Funktion wird er im Käfergehirn ermittelt und zur Verhaltenssteuerung verwendet – eine mathematische Operation im Dienste einer biologischen Funktion!

So abenteuerlich der damit dargelegte mathematisch-biologische Zusammenhang auf den ersten Blick anmutet – er ist uns längst aus anderen Sinnesbereichen vertraut: Unsere als „elementar" empfundene Wahrnehmung, aus welcher *Richtung* ein *Schall* kommt, zum Beispiel ein Donner im Gewitter, entspringt keiner unmittelbaren Sinnesfunktion, sondern ist ein im Nervensystem gewonnenes Verrechnungsergebnis aus den winzigen *Zeit*unterschieden zwischen den Empfangs-Zeitpunkten des jeweils gleichen Schall-Ereignisses in beiden Ohren. Bei der *visuellen Entfernungswahrnehmung* etwa eines auf uns zufliegenden Balles wird die dritte Dimension, die radiale Entfernung, auf unseren *zwei*dimensionalen Netzhäuten gar nicht repräsentiert, sondern sie wird erst durch neuronale Verrechnung gewonnen, dann aber im gesehenen Umweltbild so wiedergegeben, als sei sie wie die beiden anderen Dimensionen einer elementaren Wahrnehmung entsprungen.

Der entscheidende mathematische Einzelvorgang bei der Ermittlung eines Korrelationsmaßes ist die *Multiplikation* der jeweils zu vergleichenden Werte nach Betrag und Vorzeichen. Dies bringt im Spezialfall unausweichlich einen mathematischen Effekt besonderer Art mit sich: Entspricht jeder Einzelwert einer Reihe gerade dem genauen Gegenteil seines Partnerwertes, so ergibt sich ein *negativer* Korrelationskoeffizient, hier also der Wert „–1". Durch diesen Sachverhalt entschleiert sich unerwartet die oben zweimal nachgefragte biologische Bedeutung der Wechselfolgen-Auswertung beim Bewegungssehen des Käfers *Chlorophanus*: Sie ist eine mathematisch-funktionelle Konsequenz des Korrelationsprozesses, denn sie ist die Antwort auf eine künstlich erzeugte Reizfolge aus genau einander abwechselnden Helligkeitszunahme- und Helligkeitsabnahme-Reizen: Auf jeden Einzelreiz folgt im Nachbarelement kein ihm ähnlicher Reiz, sondern gerade sein Gegenteil. Dementsprechend liegt der Korrelationskoeffizient nicht etwa zwischen +1 und null, wie in der Natur in der Regel üblich, sondern er wird –1. Der Käfer kann nicht anders, als dieses Verrechnungsergebnis wie eine Umkehr der durch die Zeitsequenz gegebenen raum-zeitlichen Bewegungsrichtung zu „interpretieren". In biologischer Sicht handelt es sich bei der Wechselfolgenreaktion also um den Ausdruck einer extremen Sinnestäuschung. In freier Natur wäre deren Vorkommen allerdings nur unter absurden Voraussetzungen vorstellbar, zum Beispiel beim Anblick von grauen Elefanten, die vor einem Berghang voller Zebras wandeln. Die Wechselfolgenreaktion hat folglich als solche überhaupt keine *eigene* biologische Funktion. Aber, im Experiment mit dem Käfer in reiner Form ausgelöst, war sie der erste, biologisch rätselhafte Hinweis auf eine prinzipielle Unterschiedlichkeit zum menschlichen Bewegungssehen, nämlich die „Verrechnung" der Sinneseindrücke in benachbarten Ommatidien als Korrelation. Nachträglich bietet sie nun das „handgreiflichste" aller Argumente für die Existenz und Wirksamkeit der biologischen Korrelationsauswertung beim Bewegungssehen des Käfers.

In wissenschaftshistorischer Sicht gehört die beschriebene Untersuchung in die von Erich VON HOLST begründete Tradition der „Verhaltensphysiologie", der Erforschung physiologischer Vorgänge durch das Studium der von ihnen gesteuerten Verhaltensweisen. Wenn es sich bei den untersuchten Vorgängen um physiologische *Datenverarbeitung* handelt, so gehört die Forschungsarbeit zugleich zur „biologischen Kybernetik" und verlangt beim Untersucher die Kompetenz zur gedanklichen Erfassung der vor sich

gehenden (bio)mathematischen Operationen. Dementsprechend begann die hier referierte Arbeit im verhaltensphysiologischen Arbeitsbereich von Erich VON HOLST (Heidelberg, später Wilhelmshaven) und führte dann zur Gründung der „Forschungsgruppe Kybernetik am Max-Planck-Institut für Biologie" in Tübingen 1958 mit Bernhard HASSENSTEIN (*1922), Werner REICHARDT und Hans WENKING.

E. Die folgende Zeit

Auf den *wissenschaftlichen* Erfolg folgte Anfang 1960 für Werner REICHARDT und mich der äußere, *existentielle* Erfolg: Zunächst für mich, 38 Jahre alt, der Ruf auf den ersten nach dem Krieg durch einen jungen Forscher wiederzubesetzenden Lehrstuhl der Zoologie: in Freiburg, und ganz bald danach für den 36jährigen Werner REICHARDT der Ruf auf eine Full Professorship nach Pasadena, sowie dann – nur drei Wochen später (!) seitens der Max-Planck-Gesellschaft die Erhaltungszusage: Gründung zunächst einer selbständigen Abteilung, dann eines eigenen Max-Planck-Instituts für biologische Kybernetik in Tübingen.

Auf einer gemeinsamen Wanderung im Schönbuch im Frühsommer 1960 besprachen Werner REICHARDT und ich unsere künftigen Wege, die unseren unterschiedlichen Lebensentwürfen entsprechen und sich in ihrer wissenschaftsbezogenen Planung gegenseitig ergänzen sollten. Werner REICHARDT würde schwerpunktmäßig die biokybernetische *Forschung* und deren Förderung übernehmen, ich die Weitergabe der Wissenschaft in der Universität, sowie Forschung im Dienste der *Lehre*. Er, so vereinbarten wir, begründet und redigiert eine *Zeitschrift* und versucht, das internationale, vor allem *englischsprachige Ausland* zu informieren; ich konzentriere mich auf den *deutschen Sprachbereich*. Werner REICHARDT bleibt beim *Facettenauge* und geht in zwei Richtungen weiter und *in die Tiefe*: histologisch und elektrophysiologisch; ich dagegen werde die Analyse des Bewegungssehens nicht weiterführen, sondern die biokybernetische Methode durch die Vergabe und Betreuung von Examens- und Doktorarbeiten auf immer wieder andere, neue Fragestellungen anwenden, in dieser Hinsicht also in die *Breite* gehen. Die folgenden Jahre haben uns die Verwirklichung dieser Pläne ermöglicht.

Über die späteren Jahre sei hier nur angedeutet: Werner REICHARDT ging von dem Käfer *Chlorophanus* zu einem anderen Versuchstier über, der Stubenfliege *Musca*. Die optische Reizgebung und die Messung der Wendetendenz – jetzt nicht mehr mit dem Spangenglobus, sondern durch direkte Torsionsmessung – wurden weiterentwickelt und verfeinert. Der Schwerpunkt des Interesses verlagerte sich vom Bewegungssehen auf das Formensehen und auf die *neurophysiologische* Identifizierung und Lokalisierung der tätigen Neurone und deren Verschaltung.

1968 war das Gründungsjahr für das „Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik" Tübingen mit Werner REICHARDT, Karl Georg GÖTZ (*1930), Kuno KIRSCHFELD (*1934) und Valentin BRAITENBERG (*1926). In das „Deutsche Museum Bonn", begründet 1995, wurde das Exponat „Spangenglobus und Korrelationsauswertung" aufgenommen [14].

Werner REICHARDT blieb bis zum Ende seines 68. Lebensjahres im Amt und wurde mit dem Tag nach seinem 68. Geburtstag, dem 31. Januar 1992, emeritiert. Aus diesem Anlaß planten und organisierten seine Schüler ein wissenschaftliches Symposium; es fand statt am Freitag, dem 11. September 1992. Am Vormittag und Nachmittag hielten einige seiner Doktoranden und jüngeren Mitarbeiter Vorträge; am Abend trafen sich

Werner REICHARDTS Schüler und eingeladene Freunde zum gemeinsamen Abendessen und freuten sich auf einen heiteren Vortrag des deutsch-amerikanischen Entwicklungsbiologen Gunther S. STENT (*1924) über Werner REICHARDTS Lebenslauf. Plötzlich wurde es in der heiteren Runde still; man merkte, daß Werner REICHARDT sich nicht wohlfühlte. Er verließ, von den ihm am nächsten Stehenden gestützt, den Raum und verlor bald darauf das Bewußtsein. Er hatte einen schweren Schlaganfall erlitten, ist nicht wieder aufgewacht und starb am siebenten Tag danach.

Erwähnte Veröffentlichungen, chronologisch

[1] HASSENSTEIN, Bernhard: Ommatidienraster und afferente Bewegungsintegration. (Versuche an dem Rüsselkäfer Chlorophanus viridis.) Zschr. f. vergl. Physiol. *33* (1951) 301–326 (Dissertation)

[2] HASSENSTEIN, Bernhard; REICHARDT, Werner: Systemtheoretische Analyse einer Verhaltensweise (der Wechsel-Folgen-Reaktion des Rüsselkäfers *Chlorophanus viridis*). Verh. Dtsch. Zool. Ges. (Suppl.) *17* (1952) 96–102

[3] HASSENSTEIN, Bernhard; REICHARDT, Werner: Der Schluß von Reiz-Reaktions-Funktionen auf System-Strukturen. Zschr. f. Naturforschg. *8b* (1953) 518–524

[4] HASSENSTEIN, Bernhard; REICHARDT, Werner: Systemtheoretische Analyse der Zeit-, Reihenfolgen- und Vorzeichenauswertung bei der Bewegungsperzeption des Rüsselkäfers *Chlorophanus*. Zschr. f. Naturforschg. *11b* (1956) 513–524

[5] REICHARDT, Werner: Autokorrelations-Auswertung als Funktionsprinzip des Zentralnervensystems (bei der optischen Bewegungswahrnehmung eines Insektes). Zschr. f. Naturforschg. *12b* (1957) 448–457

[6] HASSENSTEIN, Bernhard: Die Stärke von optokinetischen Reaktionen auf verschiedene Mustergeschwindigkeiten. (Nach Messungen am Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis*.) Zschr. f. Naturforschg. *13b* (1958) 1–6

[7] HASSENSTEIN, Bernhard: Über die Wahrnehmung der Bewegung von Figuren und unregelmäßigen Helligkeitsmustern. (Nach verhaltensphysiologischen Untersuchungen an dem Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis*.) Zschr. f. vergl. Physiol. *40* (1958) 556–592 (Habilitationsschrift)

[8] HASSENSTEIN, Bernhard: Optokinetische Wirksamkeit bewegter periodischer Muster. (Nach Messungen am Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis*.) Zschr. f. Naturforschg. *14b* (1959) 659–674

[9] REICHARDT, Werner; VARJÚ, Dezsö: Übertragungseigenschaften im Auswertesystem für das Bewegungssehen. (Folgerungen aus Experimenten an dem Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis*.) Zschr. f. Naturforschg. *14b* (1959) 674–689

[10] VARJÚ, Dezsö: Optomotorische Reaktionen auf die Bewegung periodischer Helligkeitsmuster. (Anwendung der Systemtheorie auf Experimente am Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis*.) Zschr. f. Naturforschg. *14b* (1959) 724–735

[11] HASSENSTEIN, Bernhard: Wie sehen Insekten Bewegungen? Naturwiss. *48* (1961) 207–214

[12] REICHARDT, Werner: Autocorrelation, a Principle for the Evaluation of Sensory Information by the Central Nervous System. In: ROSENBLITH, Walter A. (Ed.): Principles of Sensory Communication. New York 1961, S. 303–317

[13] VARJÚ, Dezsö; REICHARDT, Werner: Übertragungseigenschaften im Auswertesystem für das Bewegungssehen II. (Folgerungen aus Experimenten an dem Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis*.) Zschr. f. Naturforschg. *22b* (1967) 1343–1351

[14] HASSENSTEIN, Bernhard; REICHARDT, Werner: Spangenglobus und Korrelationsauswertung. In: Deutsches Museum Bonn Katalog. Bonn 1995, S. 432–433

Prof. Dr. Bernhard Hassenstein
Herchersgarten 19
79249 Merzhausen bei Freiburg i. Br.