

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 15 · NUMMER 24 · 1982

FILM C 1430

**Gestaltwahrnehmung bei der Erdkröte
I. Angeborenes Beuteerkennen**



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch od. engl.), 16 mm, farbig, 186 m, 17 min (24 B/s). Hergestellt 1980, veröffentlicht 1982.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Veröffentlichung aus der Universität des Landes Hessen, Gesamthochschule Kassel, Arbeitsgruppe Neuroethologie, Prof. Dr. J.-P. EWERT, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H. KUCZKA; Kamera: R. DRÖSCHER, K. LECHNER; Schnitt: R. DRÖSCHER.

Zitierform:

EWERT, J.-P., und INST. WISS. FILM: Gestaltwahrnehmung bei der Erdkröte. I. Angeborenes Beuteerkennen. Film C 1430 des IWF, Göttingen 1982. Publikation von J.-P. EWERT, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 15, Nr. 24/C 1430 (1982), 22 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Prof. Dr. J.-P. EWERT, Neuro-Ethologie und Biokybernetik, FB 19, Universität des Landes Hessen, GHK, Heinrich-Plett-Str. 40, D-3500 Kassel-Oberzwehren.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion MEDIZIN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen
Tel. (05 51) 202202

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

JÖRG-PETER EWERT, Kassel, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM,
Göttingen:

Film C 1430

Gestaltwahrnehmung bei der Erdkröte **I. Angeborenes Beuteerkennen**

Verfasser der Publikation: JÖRG-PETER EWERT

Mit 9 Abbildungen

Inhalt des Films:

Gestaltwahrnehmung bei der Erdkröte. I. Angeborenes Beuteerkennen. Die Anfangsszene beschreibt das Beutefangverhalten der Erdkröte *Bufo bufo* (L.) im Biotop. Im Labor wird der visuelle Schlüsselreiz „Beute“ mit Hilfe von Attrappen in relativ einfachen Versuchsaapparaturen analysiert. Die Reizparameter „Bewegung“ und „Kontrast“ bilden die Voraussetzung dafür, daß ein Objekt den Bedeutungsklassen Beute oder Feind zugeordnet werden kann. Es wird gezeigt, daß für die Unterscheidung von Objektbewegungen und Scheinbewegungen die Hintergrundstruktur eine wichtige Rolle spielt. Die Kröte unterscheidet „Beute“ von „Nichtbeute“ gleicher Flächengröße an deren Gestalt: Ein schmaler, in Richtung seiner Längsachse bewegter Streifen (Wurm-Konfiguration) bildet eine optimale Beuteattrappe; ist die Hauptachse desselben Streifens quer zur Bewegungsrichtung orientiert (Antiwurm-Konfiguration), dann bleibt der Reiz unbeantwortet. Dieses Gestaltwahrnehmungsphänomen ist invariant gegenüber verschiedener Veränderungen im Orts-, Ort/Zeit- und Spektralbereich. Die Wurm/Antiwurm-Unterscheidung wird bei Erdkröten durch einen angeborenen Auslösemechanismus AAM vermittelt.

Summary of the Film:

Gestalt Perception in the Common Toad. I. Innate Prey Recognition. At the beginning the film shows the prey-catching sequence in the biotope. In the laboratory the visual key stimulus “prey” can be analyzed with dummy objects by means of a relatively simple procedure. The parameters “movement” and “contrast” provide the precondition that a stimulus can be recognized as prey or predator. It can be shown that the background structure plays an important role for the differentiation of movements and apparent movements. The Common Toad is able to distinguish between “prey” and “non prey” of equal area dimensions by evaluation of their configurational stimulus parameters: A small stripe moving in direction of its longitudinal axis (worm-configuration) signifies optimal prey; if the longitudinal axis of the same stripe is oriented perpendicular to the direction of movement (antiworm configuration), the stimulus remains unresponded. This phenomenon in Gestalt perception is invariant with regard to certain changes in space, space/time, and spectral

domains. Worm/antiworm discrimination is innate to Common Toads and thus mediated by an innate releasing mechanism (IRM).

Résumé du Film:

Perception des formes chez le crapaud commun. I. Reconnaissance innée des proies. La scène du début montre le comportement prédateur du crapaud commun (*Bufo bufo*, L.) dans son biotope. Au laboratoire, la stimulation visuelle codée «proie» a été analysée au moyen de leurres avec un appareillage de recherche relativement simple. Les paramètres de stimulation «mouvement» et «contraste» sont la condition pour qu'un objet puisse être attribué à la classe significative des proies ou à celle des ennemis. On montre que, dans la différenciation des mouvements objectifs et des mouvements simulés, la structure de l'arrière-plan joue un rôle important. Le crapaud fait la différence entre les «proies» et les «non proies» ayant une même superficie, d'après leur forme. Une étroite bande se déplaçant selon son axe longitudinal (configuration du ver) constitue un excellent leurre: lorsque la particularité de la même bande est l'orientation transversale par rapport à la direction du mouvement (configuration anti-ver), la stimulation reste sans réponse. Ce phénomène de perception de la forme est invariable, quelles que soient les transformations dans les domaines du lieu, du temps et du spectre. La différenciation ver-anti-ver réalisée chez le crapaud par un mécanisme de déclenchement inné.

Allgemeine Vorbemerkungen

In der vergleichenden Verhaltensforschung werden bekanntlich solche Reize als „Schlüsselreize“ bezeichnet, die ein festes Verhaltensprogramm gleichsam wie der Schlüssel das Schloß aufschließen. Jenes zentralnervöse Filtersystem, das entscheidet, ob der Schlüssel in das Schloß paßt, heißt Auslösemechanismus. Auslösemechanismen können angeboren sein (AAA) und durch Erfahrung modifiziert werden (EAAM) oder allein auf Erfahrung beruhen (EAM). Am Beispiel des visuell gesteuerten Beutefangverhaltens der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) läßt sich zeigen, daß der zugrundeliegende AAM bei der Zuordnung von Bewegungsreizen zu den Bedeutungsklassen Beute, Nichtbeute und Feind zwischen einfachen figuralen Merkmalen unterscheidet (zusammenfassende Übersichten s. EWERT [1], [2], [3]; EWERT und EWERT [4]; EWERT et al. [6]).

Versuchsanordnungen

Das Beutefangverhalten der Erdkröte wird normalerweise durch visuelle bewegte Reize ausgelöst. Als Beuteattrappe dient im Labor ein kleines Stück Karton, das in einer kreisrunden Versuchsarena maschinell um das Versuchstier herumgeführt werden kann. Die Beutefangsequenz gliedert sich in (Abb. 1A):

- orientierende Wendebewegungen in Richtung Beute,
- Annäherung an die Beute,
- binokulares Fixieren und Zuschnappen,
- Schlucken und Maulputzen.

Wenn man die Kröte in ein zylindrisches Glasgefäß setzt und eine Beuteattrappe (z. B. einen $2,5 \times 40 \text{ mm}^2$ großen waagerechten Streifen) um sie herumführt, dann lassen sich – infolge des konstanten Abstands zwischen Kröte und Beute – haupt-

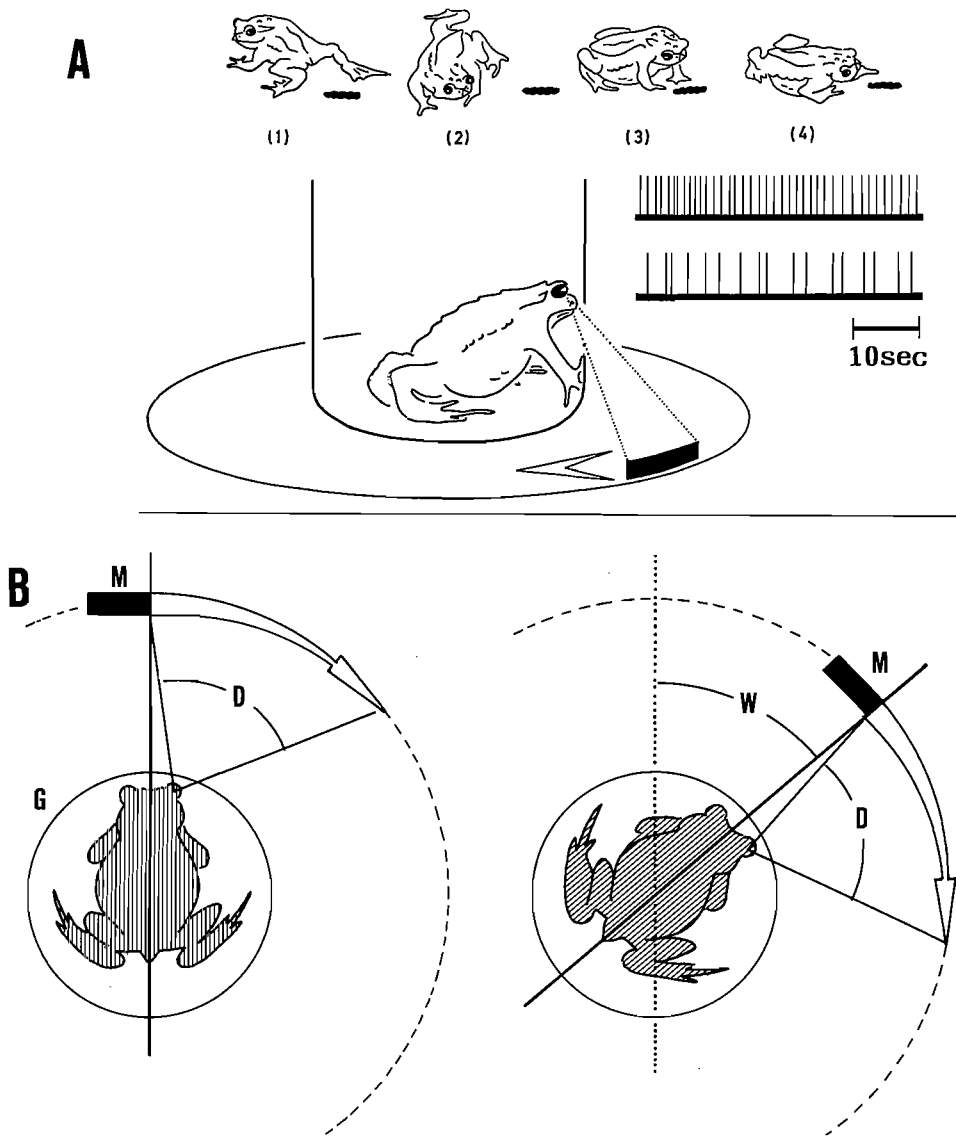


Abb. 1A und B. Oben: Beutefangsequenz der Erdkröte: Wendereaktion (1), Anschleichen (2), binokulares Fixieren (3), Zuspappen (4). A) Versuchsanordnung zur Auslösung und Messung der Beutefangwendeaktivität der Erdkröte mit Hilfe von zweidimensionalen Attrappen. Rechts: Zeitliche Folge der Wendereaktionen (senkrechte Striche) für eine optimale Beuteattrappe (rechts oben) und für eine Attrappe von relativ geringer Reizwirksamkeit (rechts unten). B) Aufsicht auf die Versuchsanordnung mit rotierender Beuteattrappe (M) zur Erläuterung der Begriffe Wendewinkel (W) und effektive Dislokation (D); G = Glasgefäß. Nach EWERT, J.-P. (1969) Pflügers Arch. Ges. Physiol. Menschen und Tiere 308: 225–243

sächlich Beutefangwendereaktionen auslösen. Die Wendeaktivität läßt sich messen, indem man die Anzahl aufeinanderfolgender Wendebewegungen \bar{R} pro Zeitintervall (z. B. 1 min) ermittelt. Die von verschiedenen Erdkröten für unterschiedliche Attrappen ermittelten Werte \bar{R} kennzeichnen die Reizwirksamkeit der Beuteattrappen. Jeder dieser Werte bildet ein Maß für die Wahrscheinlichkeit, mit der das Objekt der Bedeutungsklasse „Beute“ zugeordnet wird. Dieser Messung liegt folgender Zusammenhang zugrunde (Abb. 1B): Bei konstanter Winkelgeschwindigkeit v_c einer Beuteattrappe ist das Produkt aus der Wendeaktivität R [Wendereaktionen pro min] und dem mittleren Wendewinkel \bar{W} [grad] der Kröte konstant, vorausgesetzt, daß die Kröte der Beute ständig zu folgen vermag:

$$R \times \bar{W} = c \text{ [grad/min]}$$

hierin ist die Konstante $c = v_c$, d. h. die auf das Zentrum der Versuchsanordnung bezogene Bahnwinkelgeschwindigkeit. Je größer die Reizwirksamkeit einer Attrappe für den Beutefang ist, einen desto kürzeren Weg D muß sie im Sehraum zurücklegen, um eine Beutefangwendereaktion auszulösen, und desto höher ist die Beutefangaktivität. Gemessen wird hierbei also die Abhängigkeit der effektiven Dislokation D [grad Sehwinkel] von den Reizparametern einer Beuteattrappe.

$$R \times \bar{D} = c^* \text{ [grad Sehwinkel/min]}$$

$$\bar{D} = \frac{c^*}{R} \text{ [grad Sehwinkel]}$$

worin $D = k \cdot W$ und c^* die Sehwinkelgeschwindigkeit der Attrappe ist; der Wert k hängt vom Abstand zwischen Attrappe und Krötenauge ab.

Soll die Beuteattrappe in verschiedenen Richtungen das frontale Gesichtsfeld der Kröte durchqueren, so kann ihre Beutefangaktivität in einer anderen Versuchsanordnung gemessen werden (Abb. 2). Auch hier sitzt die Kröte wieder in einem Glasgefäß in einer abgeschirmten Arena. Vor ihr wird eine auf einem senkrechten Laufband befestigte Beuteattrappe aus Karton hin und her bewegt. Die Anzahl der Beutefangbewegungen zur Attrappe hin, während 30 sec andauernder Hin- und Herbewegungen der Attrappe, kann als Maß für die Beutefangaktivität verwendet werden. In beiden oben beschriebenen Versuchsanordnungen läßt sich durch Verkürzung des Abstands zwischen Kröte und Attrappe das Verhältnis von Schnappreaktionen zu Wendereaktionen erhöhen.

Bewegungswahrnehmung

Obwohl der Grundaufbau des Linsenauges bei den Wirbeltieren gleich ist, gibt es bei Kröten – z. B. gegenüber dem Menschen – einige Besonderheiten (EWERT und EWERT [4]):

- (1) Kröten führen keine ständigen, unwillkürlichen Augenbewegungen durch, mit deren Hilfe sie der retinalen Lokaladaptation entgegenwirken könnten; folglich reagieren sie hauptsächlich auf optische Bewegungsreize.
- (2) Kröten besitzen keine strenge Arbeitsteilung der Retina in einen „Identifikationsbereich“ (Fovea centralis) und „Aufmerksamkeitsbereich“ (Netzhautperi-

pherie). Kröten vermögen daher visuelle Reize in jedem Bereich ihres großen Gesichtsfelds zu identifizieren.

(3) Kröten führen mit ihren Augen keine aktiven Blickwendungen durch. Sie müssen sich jedoch einem Objekt nicht erst zuwenden, um es zu erkennen. Die Identifika-

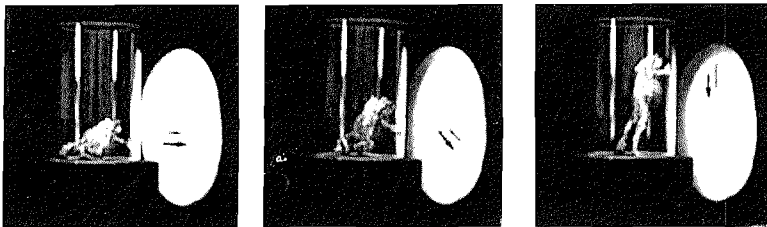
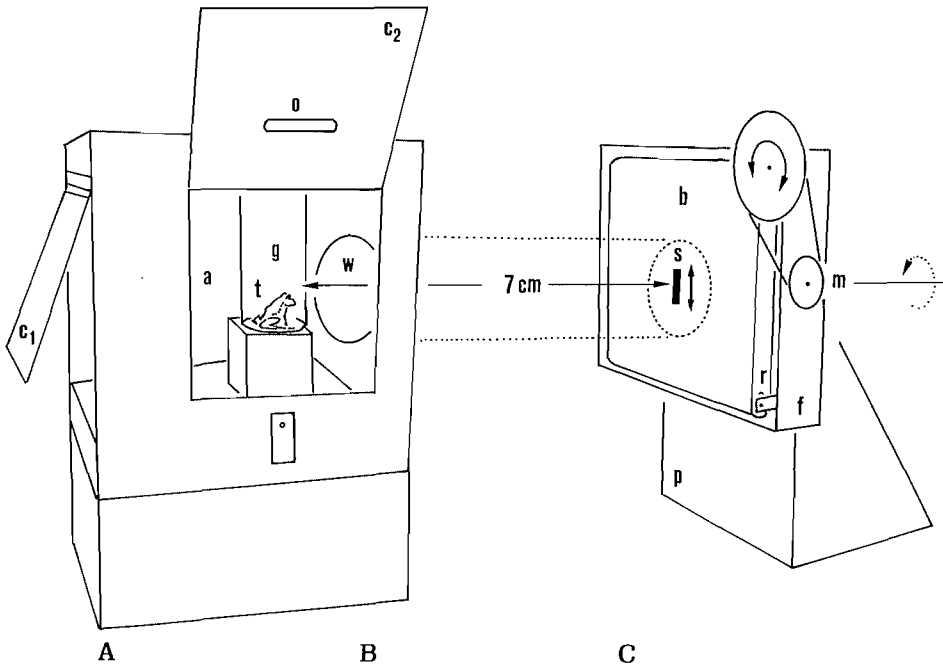


Abb. 2A-C. Auslösung und Messung der Beutefangaktivität (oben) auf Attrappen, die in verschiedenen Richtungen das Gesichtsfeld der Kröte durchqueren. (A-C). a = Arena, b = Laufband, c₁, c₂ = Fenster, die während des Experiments geschlossen sind, f = drehbarer Rahmen für das Laufband, g = Glasgefäß, m = Elektromotor, o = Beobachtungsfenster, p = Träger für das Laufband; er wird während des Experiments dicht vor die Arena gesetzt, so daß der Abstand zwischen Krötenauge und Beuteattrappe etwa 7 cm beträgt; s = Beuteattrappe; w = Fenster in der vorderen Arenawand. Nach EWERT, J.-P., AREND, B., BECKER, V., BORCHERS, H.-W. (1979) *Brain, Behav. Evol.* 16: 38-51

tion erfolgt vor der Verhaltensreaktion. Wenn sich die Kröte einer Beuteattrappe zuwendet, hat ihr AAM die Entscheidung „Beute“ bereits getroffen.

Kröten reagieren entsprechend (1) hauptsächlich auf Bewegungsreize. Versuche mit stroboskopisch belichteten bewegten Beuteattrappen haben gezeigt, daß Positionswechsel der Abbilder auf der Retina als Bewegung wahrgenommen werden. Das Abbild einer Beuteattrappe braucht also nicht kontinuierlich über die Retina verschoben zu werden, um einen Bewegungseindruck auszulösen; diskontinuierliche Versetzung des Abbilds in kurzen Sprüngen genügt. Auslösende Reize für den Beutefang sind hauptsächlich Hell/Dunkelwechsel. Dies läßt sich in einem einfachen Experiment nachweisen. Wenn man als Beuteattrappe einen schwarzen waagerech-

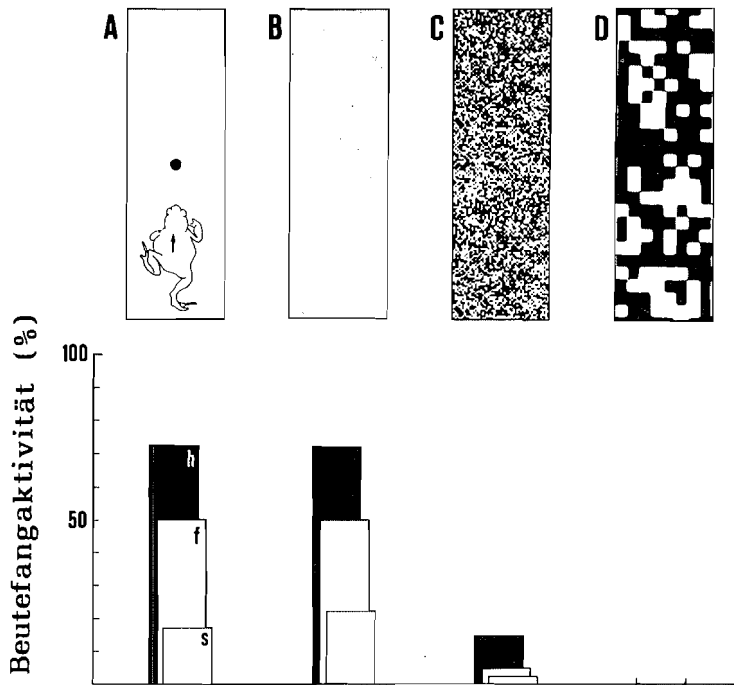


Abb. 3A–D. Beutefangaktivität von Kröten, die sich gegenüber einer ruhenden schwarzen Plastikugel von 5 mm \varnothing in einer Laufrinne bewegen. Der Untergrund der Laufrinne ist entweder homogen weiß (A), 50% grau (B), strukturiert mit minimaler Strukturbreite von 0,5 mm (C) oder 4 mm (D). Die durchschnittliche Leuchtdichte war in (B)–(D) gleich. Es bedeuten h = Anhalten vor der Kugel, f = Fixieren, s = Schnappen. Normierte Antworten von 40 verschiedenen Tieren. Nach Burghagen, H., EWERT, J.-P. (1982)

ten Streifen (von etwa $3 \times 60 \text{ mm}^2$ Größe) vor weißem Hintergrund bewegt, dann wendet sich die Kröte meistens der in die Bewegungsrichtung weisenden Streifen-
spitze, bei umgekehrtem Kontrast (weißer Streifen vor schwarzem Hintergrund) da-
gegen hauptsächlich dem Streifenende zu. Diese Zuordnung kann allerdings durch
verschiedene andere Merkmale der Wurmattrappe z. T. modifiziert werden. Enthält
ein schwarzer Streifen z. B. Punktstrukturen, so verlängert sich die Schnapp-Latenz-

zeit, und die Kröte zielt dann auch bei schwarzen streifenförmigen Attrappen oft nach dem Streifenende. Kröten mit geringer Beutefangmotivation zeigen solches Verhalten auch gegenüber einem homogenen schwarzen Streifen.

Wie schon erwähnt, antworten Kröten auf bewegte Objekte (von Beutegröße) mit Beutefang. Retinale Bewegungsreize können jedoch in verschiedenen Reizsituationen entstehen:

- (a) Die Kröte sitzt still, und ein Beuteobjekt bewegt sich in ihrem Gesichtsfeld.
 - (b) Das Beuteobjekt ruht, und die Kröte bewegt sich an ihm vorbei.
 - (c) Das Beuteobjekt ruht, und die stillsitzende Kröte wird passiv vor ihm bewegt.
- Interessanterweise reagiert die Kröte in allen drei Reizsituationen mit Beutefang, vorausgesetzt, daß der Hintergrund homogen ist und gegenüber der Beute genügend Kontrast bietet. Bei strukturiertem Hintergrund ist der Beutefang in (b) und (c) gehemmt, während er in (a) normal abläuft. Hintergrundstruktur spielt also bei der Zuordnung von Bewegungsreizen eine wichtige Rolle (Abb. 3).

Gestaltwahrnehmung

Das wesentliche einer Gestalt (= Konfiguration) ergibt sich nicht aus der Summe ihrer Bestandteile, sondern aus der Art, wie diese einander zugeordnet sind. Eine

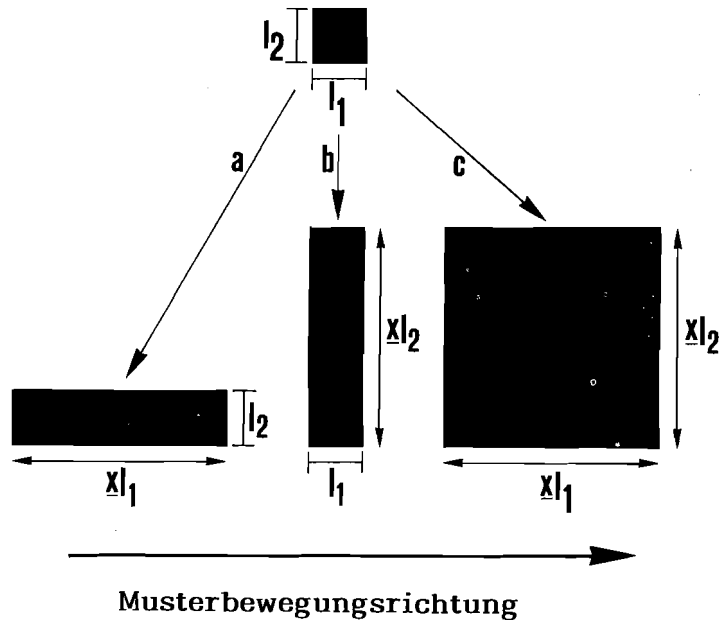


Abb. 4. Möglichkeiten zur schrittweisen Veränderung figuraler Parameter eines bewegten Reizmusters nach EWERT (1969; zitiert in Abb. 1)

Gestalt setzt Merkmale voraus, die z.B. in einem räumlichen Zusammenhang (= Raumgestalt) oder einem zeitlichen Zusammenhang (= Bewegungsgestalt) zueinander stehen. Bei der Gestaltwahrnehmung wird ein Objekt am Beziehungscharak-

ter seiner Merkmale erkannt. Wir wollen unter Erkennen (= identifizieren, = wahrnehmen) die Zuordnung von Reizen aus der Umwelt zu angeborenen oder erlernten Bedeutungsklassen verstehen (Näheres s. EWERT und EWERT [4]).

Da Erdkröten auf bewegte Beuteobjekte mit Beutefang reagieren, ist es sinnvoll, bei der Analyse figuraler Parameter einer bewegten Beuteattrappe solche Flächenkomponenten zu verändern, die in Bezug zur Bewegungsrichtung stehen. Dies läßt sich mit Hilfe von zweidimensionalen, rechtwinkligen Reizmustern folgendermaßen durchführen (Abb. 4). Wir nennen die Kante, die in die Bewegungsrichtung zeigt, l_1 und jene, die quer zur Bewegungsrichtung orientiert ist, l_2 . Beide Kanten können durch Multiplikation mit einem Faktor x ($= 1, 2, 4, 8, 16$) vergrößert werden.

(a) Wenn man in aufeinanderfolgenden Versuchen (Abb. 5C) von einem $l_1 \times l_2 = 2,5 \times 2,5 \text{ mm}^2$ großen Quadrat ausgehend ($l_1 = l_2 = 2,5 \text{ mm}$) die Kante parallel zur Bewegungsrichtung ($\underline{x}l_1$) vergrößert und gleichzeitig $l_2 (= 2,5 \text{ mm})$ konstant hält, dann steigt die Beutefangaktivität \bar{R} an. Optimale Beuteattrappe ist ein $2,5 \times 30 \text{ mm}^2$ großer horizontaler Streifen. Die meisten Beutetiere der Kröte passen in diese Wurm-Konfiguration, denn sie bewegen sich in Richtung ihrer Körperlängsachse. Dies gilt für den Regenwurm genauso wie für einen Käfer; das Verhältnis $\underline{x}l_1 : \underline{x}l_2$ ist jedoch verschieden.

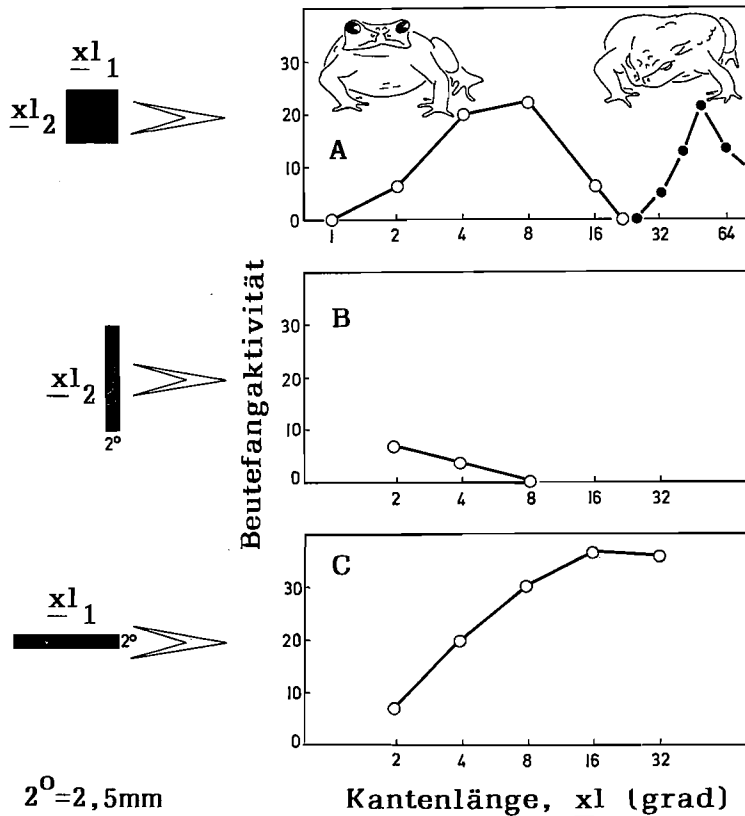
(b) Wenn man in aufeinanderfolgenden Versuchen (Abb. 5B), von dem $l_1 \times l_2 = 2,5 \times 2,5 \text{ mm}^2$ großen Quadrat ausgehend, die Kante quer zur Bewegungsrichtung ($\underline{x}l_2$) vergrößert und hierbei $l_1 (= 2,5 \text{ mm})$ konstant hält, dann sinkt die Beutefangaktivität \bar{R} mit zunehmenden Werten von $\underline{x}l_2$ ständig ab. Diese vertikalen Streifen haben „Antiwurm-Konfiguration“¹; Würmer, die auf dem Kopf gehen, gibt es im Biotop der Kröte nicht; sie sind nicht in ihr Beuteschema eingeplant.

(c) Wenn man in aufeinanderfolgenden Versuchen (Abb. 5A), von dem $l_1 \times l_2 = 2,5 \times 2,5 \text{ mm}^2$ großen Quadrat ausgehend, jetzt beide Kanten $\underline{x}l_1$ und $\underline{x}l_2$ um jeweils gleichgroße Beträge vergrößert, so überlagern sich in der Beutefangaktivität die von $\underline{x}l_1$ ausgehenden beutefangfördernden und die von $\underline{x}l_2$ ausgehenden beutefanghemmenden Effekte. Dann ist \bar{R} für $\underline{x}l_{1,2} \approx 10 \text{ mm}$ optimal; größere und kleinere quadratische Objekte lösen schwächer oder gar keinen Beutefang aus. Große bewegte Quadrate wirken als Feindattrappen.

Erdkröten vermögen demnach Beutetiere an ihrer Konfiguration zu erkennen. Wichtige Merkmale sind Form und Bewegungsrichtung. Die Gestalt ergibt sich aus dem Beziehungscharakter zwischen diesen beiden Merkmalen. So löst z. B. ein $2,5 \times 40 \text{ mm}^2$ Streifen Beutefang aus, wenn seine Längsachse in Bezug zur Bewegungsrichtung parallel orientiert ist (Wurm-Konfiguration); derselbe Streifen bleibt von der Kröte unbeantwortet, wenn seine Längsachse in Bezug zur Bewegungsrichtung quer orientiert ist (Antiwurm-Konfiguration). Dieses figurale Unterscheidungsvermögen trifft man auch bei anderen Anuren- und Urodelenarten an. Es kann jedoch im Zusammenhang mit Biotop und Lebensweise der einzelnen Arten unterschiedlich stark ausgebildet sein. Bei der Erdkröte konnte nachgewiesen werden,

¹ Man könnte auch von einem „Nicht-Wurm“ sprechen. Diese Bedeutungsklasse würde jedoch alle Objekte außer wurm-ähnlichen umfassen. Mit dem Präfix „Anti“ (ant-, gr. = entgegen, gegenüber) soll der Gegensatz zur Wurm-Konfiguration hervorgehoben werden.

daß die Wurm-Antiwurm (W/A)-Unterscheidung nach der Metamorphose mit dem Übergang zum Landleben bereits ausgebildet ist, obwohl sich die Kaulquappen vorher vegetarisch ernährt haben. Diese Befunde legen den Schluß nahe, daß die W/A-



$2^0 = 2,5\text{mm}$
Kantenlänge, $x1$ (grad)
 Abb. 5A-C. Einfluß der Kantenlänge von verschiedenen zweidimensionalen rechtwinkligen schwarzen, vor weißem Hintergrund bewegten Beuteattrappen auf die Beutefangwendeaktivität (Anzahl der Wendereaktionen pro min) der Erdkröte. Versuchsanordnung s. Abb. 1; die Winkelgeschwindigkeit betrug $v_c = 20$ grad/sec. A: Quadrate, B: Antiwurmförmig bewegte 2,5 mm breite Streifen, C: Wurmförmig bewegte 2,5 mm breite Streifen. Mittelwerte von Versuchen mit 20 verschiedenen Erdkröten. Nach EWERT, J.-P. (1968) Z. vergl. Physiol. 61: 41-70; Ders.: Naturwiss. Rdsch. (1972) 25: 1-11

Unterscheidung der Kröte angeboren ist. Die Schärfe der Unterscheidung ist unmittelbar nach der Metamorphose noch nicht so stark ausgeprägt, wie beim adulten Tier. Es ist möglich, daß sich die Unterscheidungsschärfe durch Reifung der neuronalen Erkennungssysteme, aber auch durch individuelle Beute-Erfahrung im Laufe der Ontogenese verbessert (Einzelheiten s. EWERT [2]).

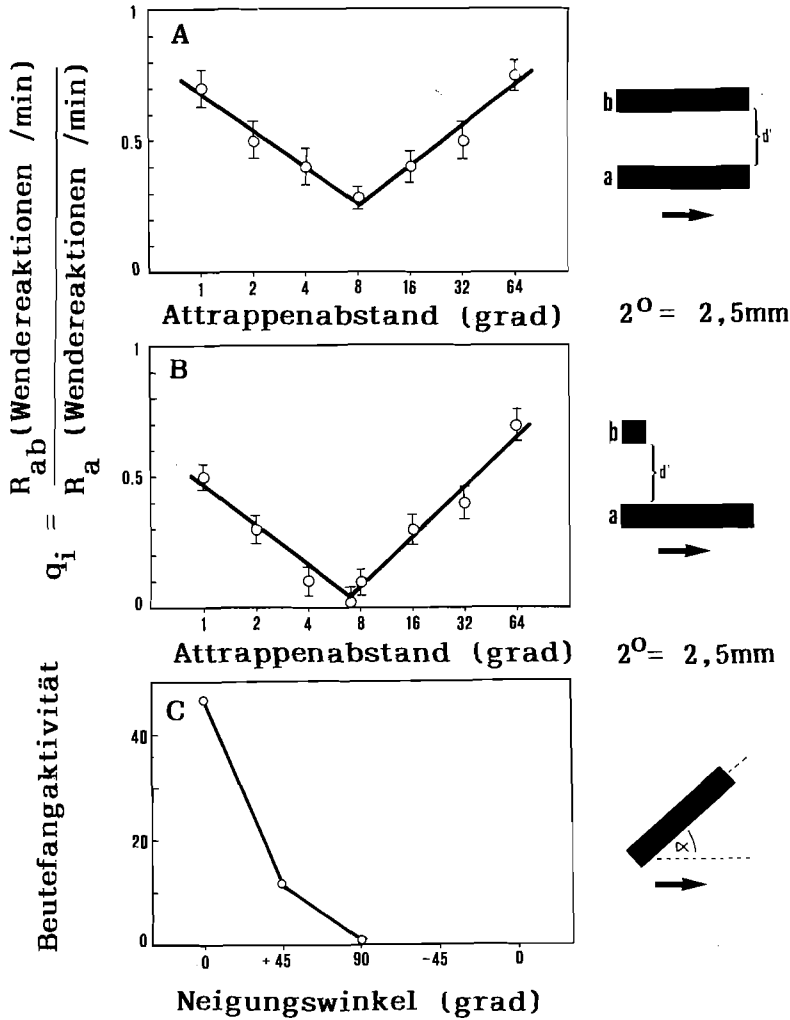


Abb. 6A-C. A: Abhängigkeit der Beutefangaktivität \bar{R} der Erdkröte vom Abstand d zweier übereinander angeordneter $2,5 \times 20 \text{ mm}^2$ großer, schwarzer mit gleicher Geschwindigkeit $v_c = 23 \text{ grad/sec}$ vor weißem Hintergrund bewegter Wurmattrappen, gemessen am Quotienten der Aktivität \bar{R}_{ab} auf die Doppelattrappe und der Aktivität \bar{R}_a auf die einzeln bewegte Attrappe. B: Wiederholung des Versuchs mit einem $2,5 \times 2,5 \text{ mm}^2$ großen Quadrat als Attrappe b. C: Abhängigkeit der Beutefangaktivität vom Neigungswinkel einer streifenförmigen Beutattrappe. Mittelwerte von Versuchen mit 20 verschiedenen Erdkröten. R (Anzahl der Wendereaktionen pro min). Versuchsanordnung s. Abb. 1. Nach EWERT, J.-P., SPECKHARDT, I., AMELANG, W. (1970) Z. vergl. Physiol. 68: 84-110; EWERT, J.-P. (1976) In: The amphibian visual system. A multidisciplinary approach. (K. V. FITE) Academic Press, New York

Aufgrund dieser Versuchsergebnisse kann man schließen, daß Ausdehnung eines Objekts in Bewegungsrichtung – in Grenzen – die Beutefangaktivität der Kröte steigert und, daß Objektausdehnung quer zur Bewegungsrichtung ihre Beutefangaktivität senkt. Dieses Resultat wird durch andere Experimente unterstützt (Abb. 6). Wenn man zwei übereinander angeordnete Beuteattrappen a und b mit gleicher Geschwindigkeit um die Kröte bewegt, dann ist $\bar{R}_{ab} < \bar{R}_a$. Hierbei ist der Quotient $q_i = \bar{R}_{ab} / \bar{R}_a$ vom vertikalen Abstand der beiden Attrappen abhängig; a = in Bodenhöhe bewegte $2,5 \times 40 \text{ mm}^2$ große Wurmattrappe, b = Wurmattrappe derselben Dimension (Abb. 6A) oder ein kleines $2,5 \times 2,5 \text{ mm}^2$ Quadrat (Abb. 6B). Dementsprechend sinkt auch die Beutefangaktivität, wenn man in Erweiterung dieses Versuchsprogramms den Neigungsgrad einer wurmförmig bewegten Streifenattrappe gegenüber dem Horizont vergrößert (Abb. 6C).

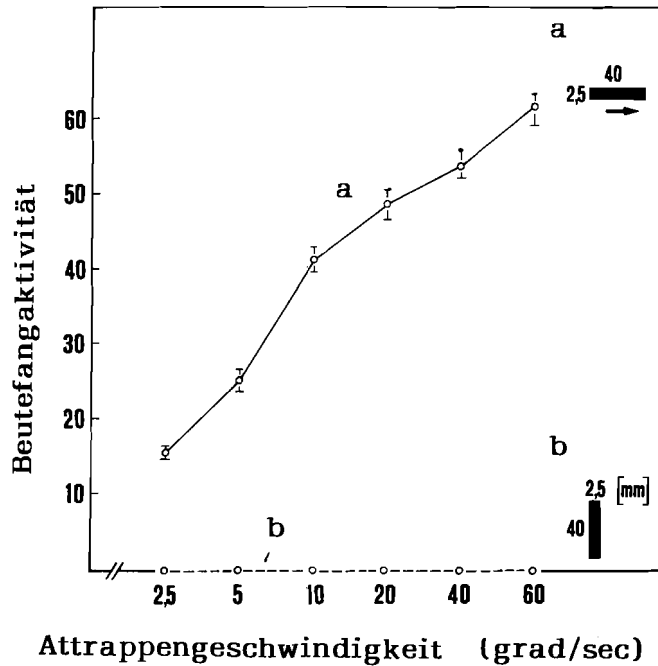
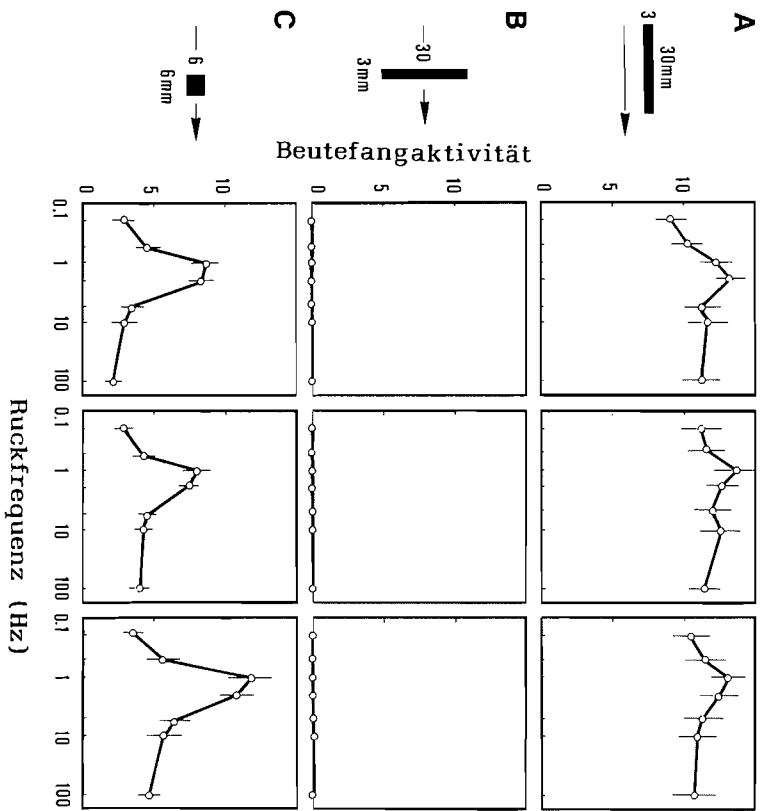
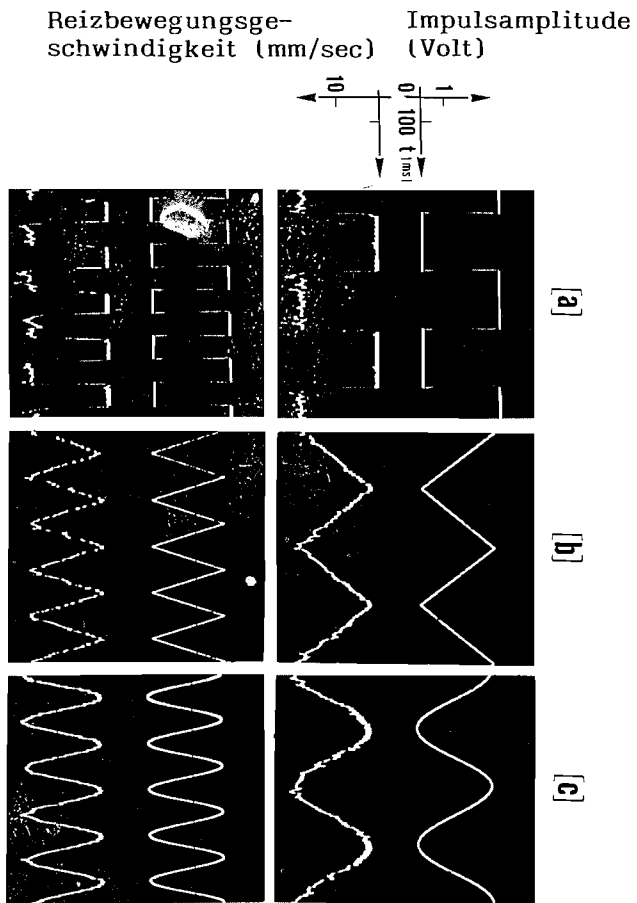


Abb. 7. Invarianz der Wurm/Antiwurm-Unterscheidung bezüglich der Bewegungsgeschwindigkeit v_c ; Versuchsanordnung s. Abb. 1. Attrappen: $2,5 \times 40 \text{ mm}^2$ große schwarze vor weißem Hintergrund bewegte Streifen; a: Wurm-, b: Antiwurm-Konfiguration (Beutefangaktivität: Wendereaktionen pro min). Mittelwerte von 20 verschiedenen Erdkröten. Versuchsanordnung s. Abb. 1. Nach BURGHAGEN in EWERT, J.-P. (1981). In: Brain mechanisms of behaviour in lower vertebrates (P. R. Laming, ed.) Cambridge Univ. Press: Cambridge

Die Reizwirksamkeit einer Beuteattrappe hängt noch von zahlreichen anderen Reizparametern ab, die hier nicht berücksichtigt worden sind, wie z. B. der Winkelge-



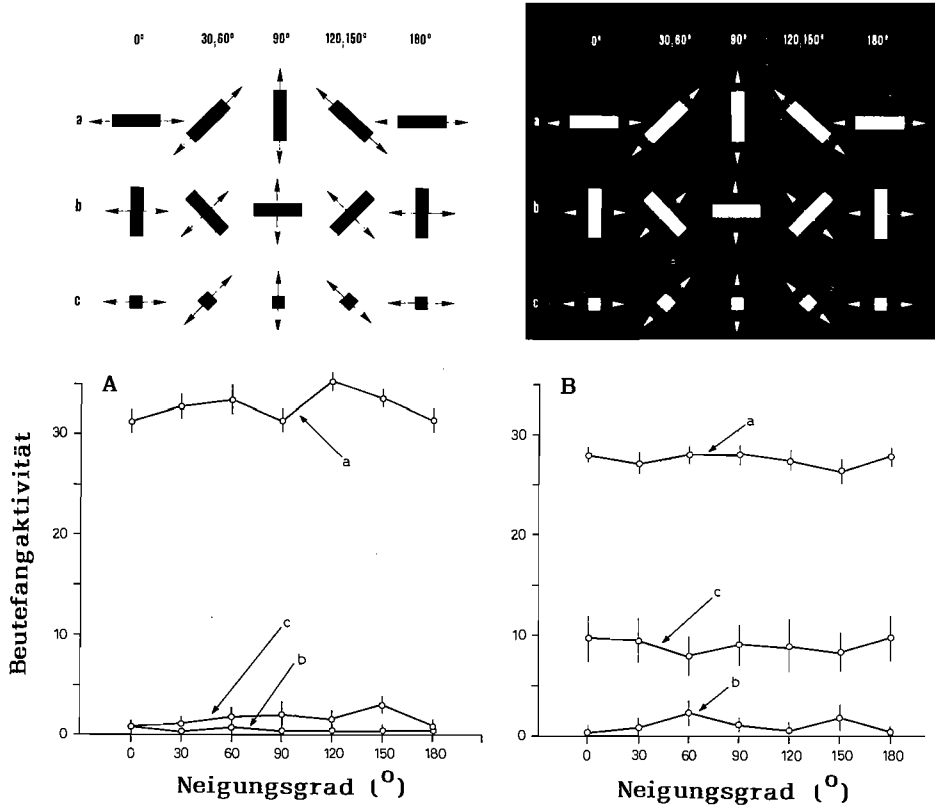


Abb. 9. Invarianz der Wurm/Antiwurm-Unterscheidung bezüglich der Bewegungsrichtung und dem Vorzeichen des Reiz-Hintergrund-Kontrasts (schwarze Attrappe vor weißem Hintergrund und vice versa). Attrappen: $2,5 \times 2,5 \text{ mm}^2$ großes Quadrat, $2,5 \times 30 \text{ mm}^2$ Wurm, $2,5 \times 30 \text{ mm}^2$ Antiwurm. Versuchsanordnung s. Abb. 2. Mittelwerte von 10 verschiedenen Erdkröten. (Beutefangaktivität: Reaktionen pro 30 sec. Nach EWERT, J.-P., AREND, B., BECKER, V., BORCHERS, H.-W. (1979) Brain, Behav. Evol. 16: 38-51

Abb. 8A-C. Invarianz der Wurm/Antiwurm-Unterscheidung bezüglich der Bewegungsform. Attrappen: $2,5 \times 30 \text{ mm}^2$ große schwarze vor weißem Hintergrund bewegte Streifen in Wurm- (A) oder in Antiwurmkonfiguration (B) bzw. ein $6 \times 6 \text{ mm}^2$ großes Quadrat (C). Die Dislokation des Reizmusters betrug in allen Versuchen 9 mm/sec. Variiert wurde die Ruckfrequenz und die zeitliche Verlaufsform der Rucke nach einer Rechteckfunktion (a), Dreiecksfunktion (b) oder einer Sinusfunktion (c). Versuchsanordnung s. Abb. 2. Mittelwerte von 20 verschiedenen Erdkröten. (Beutefangaktivität: Reaktionen pro 20 sec). Nach BORCHERS, H.-W., BURGHAGEN, H., EWERT, J.-P. (1978) J. Comp. Physiol. 128: 189-192

schwindigkeit, dem Reiz-Hintergrund-Kontrast und der Leuchtdichte (EWERT [3]). Kröten sind nachtaktiv. Sie nehmen auch dann noch Beuteobjekte visuell wahr, wenn die Helligkeit in Bereichen liegt, in denen der Mensch nichts mehr sieht.

Invarianz

Eine Gestalt bewahrt ihre wesentlichen Eigenschaften, d. h. sie wird auch dann noch erkannt und ihrer Bedeutungsklasse zugeordnet, wenn bestimmte Reizparameter variiert werden. Die Fähigkeit der Erdkröte, ein kleines in Wurm-Konfiguration bewegtes Objekt demselben in Antiwurm-Konfiguration gebotenen zu bevorzugen, ist invariant gegenüber zahlreichen Transformationen, wie z. B.

- (a) der Bewegungsgeschwindigkeit (Abb. 7),
- (b) der Bewegungsweise (Abb. 8),
- (c) der Farbe
- (d) dem Hintergrund (strukturiert),
- (e) dem Vorzeichen des Reiz-Hintergrund-Kontrasts (Abb. 9A und B) (die Unterscheidungsschärfe ist jedoch für dunkle vor hellem Hintergrund bewegte Attrappen wesentlich stärker als für Attrappen mit umgekehrtem Kontrast. So wird die Wurm- und Antiwurmkonfiguration von $2,5 \times 5 \text{ mm}^2$ großen schwarzen, vor weißem Hintergrund bewegten Streifen zwar deutlich voneinander unterschieden, von weißen, vor schwarzem Hintergrund bewegten Streifen dagegen verwechselt. Die Schärfe der W/A-Unterscheidung steigt mit zunehmender Streifenlänge an).
- (f) der Bewegungsrichtung (Abb. 9) (ein horizontal orientierter, in vertikaler Richtung bewegter Streifen hat Antiwurm-Konfiguration, und ein vertikal orientierter, in vertikaler Richtung bewegter Streifen hat Wurm-Konfiguration).

Zusammenfassung

Die Reizwirksamkeit eines Beuteobjekts hängt bei der Kröte von verschiedenen Parametern ab, wie z. B. Flächengröße, Bewegung, Kontrast u. a. Die figurale Zuordnung zur Bedeutungsklasse ist jedoch von solchen Parametern – in Grenzen – unabhängig. Die Befunde legen daher den Schluß nahe, daß Erdkröten beim Beuteerkennen die Fähigkeit zur Gestaltwahrnehmung besitzen. Sie wird durch die System-eigenschaften eines Angeborenen Auslösemechanismus vermittelt.

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars

1. Der Beutefang der Erdkröte wird durch bewegte Beute oder durch bewegte Teile eines Beuteobjekts ausgelöst. Natürliche Beutetiere sind z. B. Käfer, Nacktschnecken, Raupen, oder, wie in diesem Fall, ein Regenwurm.

Das Beutefangverhalten der Erdkröte setzt sich aus einer Sequenz von Teilhandlungen zusammen.

2. Die Handlungskette besteht aus Zuwenden, Anschleichen, Fixieren, Schnappen, Schlucken und Putzen.

3. Im Labor lassen sich in unstrukturierter Umgebung ebenfalls Beutefangreaktionen auslösen; hier dient eine Mehlkäferlarve als Beute, die im Biotop der Kröte nicht vorkommt.

4. Mit Attrappen läßt sich der Beuteschlüsselreiz analysieren. Als Beuteattrappe dient z. B. ein kleiner schwarzer Pappstreifen, der sich vom Hintergrund gut abhebt. Die Kröte wendet sich nur dann dem Streifen zu und schnappt nach ihm, wenn er vor dem Hintergrund bewegt wird. Voraussetzung für die Auslösung des Beutefangs ist also ein Bewegungsreiz. Im Gegensatz zum Menschen haben Kröten keine unwillkürlichen Augenbewegungen und führen auch keine Blickwendungen aus. Beim Beutefang sind ihre Augen praktisch starr.

5. Bewegungsreize entstehen jedoch auf der Netzhaut auch, wenn die Kröte vor einem ruhenden Objekt passiv bewegt wird, z. B. auf einem gleichförmig oder ruckweise bewegten Teller. In dieser Situation reagiert die Kröte ebenfalls mit Beutefang; sie wendet sich dem Objekt zu und schnappt. Solche Situationen treten in der Natur kaum auf. Vielleicht sind deshalb auch keine Mechanismen ausgebildet, die die Information über die passive Bewegung mit dem Bewegungsreiz verrechnen.

6. Auch in anderen Situationen können auf der Netzhaut Bewegungsreize entstehen, wie bei diesem Tier, das sich einem ruhenden Objekt von Beutegröße nähert. Umgebung und Reizhintergrund sind in dieser Lauftrinne unstrukturiert. Der Bewegungsreiz auf der Retina der Kröte, der hier durch die aktive Bewegung des Tieres entsteht, löst Beutefang aus.

Solche Verhältnisse kommen in der Natur selten vor. Folglich macht das Krötengehirn auch in diesem Fall keinen Gebrauch vom Reafferenzprinzip, das der Kröte sonst ermöglichen würde, zwischen bewegten und scheinbewegten Objekten zu unterscheiden. Sie behandelt das ruhende Plastilinkügelchen wie eine bewegte Beute.

7. Normalerweise befindet sich die Beute in strukturierter Umgebung. Wir belegen nun den Boden der Lauftrinne mit einem schwarz-weißen Muster. Jetzt bleibt das ruhende Objekt von der sich nähernden Kröte unbeachtet; es wird durch die Hintergrundstruktur maskiert. Um wahrgenommen zu werden, müßte es sich bewegen.

8. Es soll jetzt untersucht werden, welche Art des Reizwechsels auf der Netzhaut der Kröte Wenden und gerichtetes Schnappen auslöst. Kröten zielen bei einer schwarzen vor hellem Hintergrund bewegten Wurmattrappe stets nach der in Bewegungsrichtung weisenden Kante. Sie zeigen hier also Kopfpräferenz. Dabei ist der Kopf durch das in Bewegungsrichtung weisende Ende des Streifens festgelegt.

9. Kehrt man jedoch den Reiz-Hintergrund-Kontrast um, und bewegt eine weiße Wurmattrappe vor schwarzem Hintergrund, dann zielt die Kröte nach dem Schwanzende des Streifens. Häufig schnappt sie sogar ins Leere. Zielobjekt ist also immer ein Hell/Dunkel-Wechsel in Bewegungsrichtung. Dieser entsteht bei schwarzen vor weißem Hintergrund bewegten Streifen am Kopfende und bei weißen vor schwarzem Hintergrund bewegten Streifen am Schwanzende. In der Evolution der Räuber/Beutebeziehungen sind einerseits im Sehsystem des Jägers Filter entstanden, die es ihm ermöglichen, die Beute schnell zu erkennen. Andererseits haben sich bei Beutetieren Schutztrachten herausgebildet. Weiße Würmer, die sich vor schwarzem Hintergrund bewegen, hätten bei Angriffen der Kröte eine Überlebenschance.

10. Hier kann die Kröte zwischen zwei identischen Streifen wählen, deren Achsen zur Bewegungsrichtung horizontal oder vertikal angeordnet sind.

Welche Rolle spielt nun die unterschiedliche Lage des Streifens als Schlüsselreiz für den Beutefang?

Die Kröte wendet sich dem Horizontalstreifen zu und läßt den Vertikalstreifen unbeantwortet. Wir nennen die auslösende Streifengestalt „Wurmkonfiguration“ und die gemiedene Gestalt „Antiwurmkonfiguration“.

11. Zur quantitativen Untersuchung des Wurm/Antiwurm Phänomens wird eine andere Versuchsanordnung gewählt. Unter einer runden Arena rotieren motorbetriebene Arme, mit denen verschiedene Attrappen in die Arenaebene geschwenkt werden können.

12. Ein Wechselmechanismus erlaubt es, die Wurmkonfiguration eines bewegten Streifens in eine Antiwurmkonfiguration zu überführen, ohne daß die Kröte durch den Experimentator gestört wird.

13. Kröten reagieren auf den Wurm sofort mit Zuwenden und Schnappen.

14. Sobald die Antiwurmkonfiguration erscheint, erstarrt die Kröte in ihrer Bewegung. Der Wurm löst jedoch sofort wieder Beutefang aus.

15. Das figurale Unterscheidungsvermögen der Kröte ist angeboren, wie Versuche mit Tieren, die aus Kaulquappen aufgezogen wurden, ergaben. Tatsächlich trifft die Kröte in der Natur nur Beutetiere an, die sich in Richtung ihrer langen Körperachse bewegen, wie z. B. Raupen, Würmer oder Käfer. Auf dem Kopf gehende Würmer gibt es nicht.

16. Können Kröten die Unterscheidung „Beute oder Nichtbeute“ bereits fallen bevor sie sich dem Reizobjekt zuwenden? Um dies zu untersuchen wird der Reizabstand durch Einsetzen eines Tieres in ein Glasgefäß vergrößert. Die Kröte reagiert auch dann auf die Beuteattrappe mit Wendebewegungen. Die Wurm/Antiwurm-Unterscheidung zeigt sich durch Zuwenden oder Erstarren. Die Kröte fällt also die Entscheidung Genießbares, Ungenießbares, bevor sie sich zuwendet. Im Gegensatz zum Menschen können Kröten in allen Teilen ihres großen Gesichtsfeldes figurale Muster unterscheiden.

Antiwurm im seitlichen Gesichtsfeld: keine Reaktion.

Wurm im seitlichen Gesichtsfeld: sofort Reaktion.

17. Nun zur Frage, ob Neigungsgrad und Position eines bewegten Streifenmusters den Beutefang der Kröte beeinflussen. Schon ein schräg orientierter Streifen verliert seinen Auslösewert, genauso wie der Senkrechte. Dagegen löst eine gewissermaßen „fliegende“ wurmförmige Attrappe sofort wieder Beutefangreaktionen aus, wenn auch mit deutlich geringerer Aktivität als beim „kriechenden“ Wurm. Eine Kombination aus Wurm und Antiwurm wird jedoch nicht beantwortet. Danach sofort wieder intensives Beutefangverhalten auf die Wurmattrappe.

18. Welches sind nun die Merkmale des Beuteschemas? Ein kleines Quadrat ist ein schwacher Auslöser für den Beutefang; zwei Quadrate in Bewegungsrichtung angeordnet wirken schon etwas stärker. Hinzufügen weiterer Quadrate erhöhen die Auslösewirkung; dagegen reduzieren ein oder mehrere Quadrate oberhalb der

Wurmkonfiguration den Signalwert „Beute“. Zur Kontrolle wieder die Reaktion auf die Wurmattrappe.

19. Auch die Veränderung anderer Parameter hat Einfluß auf das Beutefangverhalten der Erdkröte.

So sinkt bei langsamer Bewegung der Attrappe die Beutefangaktivität der Kröte, die Wurm-Antiwurmunterscheidung bleibt aber erhalten. Bei sehr schneller Bewegungsweise ist die Beutefangaktivität auf den Wurm gering; der Antiwurm würde unbeantwortet bleiben. Durch langsames Senken der Attrapengeschwindigkeit wird der optimale Geschwindigkeitsbereich eingegrenzt. Die Wurm-Antiwurm-Unterscheidung ist jedoch von der Bewegungsgeschwindigkeit der Reizmuster unabhängig.

20. Hier eine ruckartig bewegte Wurmattrappe. Als Beute ist sie zwar attraktiver, als eine gleichmäßig bewegte, der ruckartig bewegte Antiwurm löst aber ebenfalls keine Beutereaktion aus.

21. Auch Farbe hat keinen Einfluß auf die Wurm/Antiwurm-Unterscheidung. Ein roter Streifen in Wurmkonfiguration vor grünem Hintergrund löst Beutefangreaktion aus. Der gelbe Wurm ist für die Kröte ebenfalls attraktiv – der Antiwurm wird aber in keinem Fall beachtet.

22. Die Kröte unterscheidet und erkennt auch Objekte, die sich vor strukturiertem Hintergrund bewegen, hier vor dem Foto eines Stück Waldbodens. Die Wurmkonfiguration löst Sich-Wenden und Schnappen aus; vor demselben Streifen in Antiwurmkonfiguration duckt sie sich sogar; zur Kontrolle wieder die Reaktion auf den Wurm.

23. Entsprechendes gilt auch für eine statistische Hintergrundstruktur, z. B. für visuelles Rauschen. Nach dem Wurm wird geschnappt, der Antiwurm bleibt unbeantwortet.

24. Wir wollen noch prüfen, ob die Wurm-Antiwurmunterscheidung auch invariant gegenüber der Bewegungsrichtung des Reizmusters ist. Dazu wird eine Apparatur verwendet, in der eine Attrappe auf weißem Band in verschiedenen Richtungen durch Gesichtsfeldausschnitte der Kröte bewegt werden kann.

25. Die Ergebnisse sprechen für sich.

In horizontaler Richtung bewegt, löst die Wurmkonfiguration Beutefang aus. Vor dem Antiwurm wendet sich die Kröte sogar ab. Wird jedoch der vertikal orientierte Streifen längs seiner Achse in vertikaler Richtung bewegt, dann löst er sofort wieder Beutefang aus. Dies würde in der Natur z. B. einer Raupe entsprechen, die an einem Halm kriecht. Ein horizontaler Streifen in vertikaler Richtung bewegt, wirkt jetzt auf das Tier als Antiwurm. Diese Versuche beweisen, daß Kröten figurale Merkmale unterscheiden können. Sie erkennen ihre Beute an deren Geometrie zur Bewegungsrichtung. Die Gestalterkennung ist von der Bewegungsrichtung unabhängig. Wir sprechen von Richtungsinvarianz entsprechend der Geschwindigkeits-, Farb- und Kontrastinvarianz. Das figurale Unterscheidungsvermögen ist Kröten angeboren.

English Version of the Spoken Commentary

1. Prey-catching in the common toad is released by moving prey or moving parts of a prey object. Natural prey animals are, for example, beetles, slugs, caterpillars, or, as in this case, an earthworm.

The prey catching behaviour of the toad comprises a sequence of discrete responses.

2. The response chain consists of: turning towards the prey, stalking, fixating, snapping, swallowing, and cleaning.

3. In the laboratory, prey-catching responses can also be released in unstructured surroundings. In this case, a meal beetle larva, which does not occur in the toad's biotope, serves as prey.

4. The prey key stimulus can be analysed with the aid of dummies. Prey dummy is, for example, a small stripe of black card board moving against a bright background. The toad only turns toward the object and snaps at it when the object is moved across the background. Thus, movement is an important feature of the key stimulus prey.

Comparable to man, toads have neither involuntary saccadic eye movements, nor do they have tracking eye movements. In prey-catching they hold their eyes in a fixed position.

5. Moving images occur on the retina also when the toad itself is moved passively in front of a stationary object, for instance, on a smoothly or jerkily rotating plate. In such situations, the toad likewise shows a prey-catching response; it turns towards the object and snaps. This sort of situation hardly ever occurs in nature. So maybe no mechanisms have been evolved to counterbalance the information on retinal stimuli caused by passive movements of the animal.

6. Moving retinal images may occur in other situations, too, as in the case of this animal approaching a stationary object of prey dimensions. The surroundings and the stimulus background are unstructured in this runway. The moving image on the toad's retina caused by the animal's own locomotion, elicits prey capture. Conditions like these seldom occur in nature. Obviously, in this case the toad's brain does not make use of the "reafference-principle" which would enable it to distinguish between moving and apparent-moving objects. The moving toad snaps at the motionless clay bead as if it were a moving prey object.

7. Normally, the prey is perceived against a structured background. We place a black and white pattern on the floor of the runway. The motionless object is now disregarded by the approaching toad because it is masked by the background structure. To be perceived in this situation, it would have to be in motion.

8. The aim is now to investigate what sort of stimulus changes on the toad's retina release turning towards the prey and snapping responses. Toads always aim at the leading edge of a black worm dummy moved against a bright background. In other words, they show head preference. Thus, the head is defined by the leading edge of the stripe.

9. If the stimulus background contrast is reversed and a white worm is moved against a black background, the toad snaps at the trailing edge of the worm dummy. Often it completely misses it. Hence, the stimulus change from white to black is the

target of prey fixation and snapping. This occurs at the leading edge of black stripes moved against a white background and at the trailing edge of white stripes moved against a black background. As the prey/predator relationship evolved, on the one hand it led to filters being built into the visual system of the predator to enable it to quickly recognize prey objects of predictable shape; on the other hand, in the prey camouflage have emerged leading to protective adaptation. White worms moving against a dark background would have a chance of surviving the toad's attack.

10. In this experimental set-up, the toad has a choice between two identical stripes oriented either horizontally or perpendicularly to the direction of movement.

How important is the orientation of the object's major axis in releasing prey capture? The toad turns towards the horizontal stripe and ignores the vertical one. We will call the releasing stripe pattern "worm configuration" and the disregarded one "antiworm configuration".

11. For quantitative analysis of the worm/antiworm phenomenon a different experimental set-up is chosen. Beneath a cylindrical arena arms are mechanically rotated to adjust various dummies in the plane of the arena.

12. An interchange mechanism enables the worm configuration of the moving stripe to change to antiworm without the experimenter having to interfere with the toad.

13. Toads react to the worm with immediate orienting and snapping responses.

14. As soon as the anti-worm configuration comes up, the toad's movements freeze. But the worm configuration immediately releases prey-catching responses again.

15. This configurational discrimination ability of toads is innate as experiments with animals raised from tadpoles have proven. In its natural biotope, the toad only in fact encounters prey moving in the direction of their longitudinal axis, such as caterpillars, worms or beetles. There are no such things as worms walking on their heads!

16. Do toads differentiate between "prey and non-prey" before they start to turn towards the stimulus object? To investigate this aspect, the stimulus distance is increased by placing the animal inside a glass vessel. The toad still reacts by turning towards the prey dummy. Worm/antiworm discrimination is respectively documented by orienting movements or freezing. It is evident that the sensory decision "prey/non-prey" precedes the motor response.

In contrast to man toads can distinguish configurational stimuli throughout their wide visual field:

Antiworm in the peripheral visual field – no response.

Worm in the peripheral visual field – immediate response.

17. Now the question: does the angle of tilt of a moving stripe influence the toad's prey-catching response? A diagonal stripe already loses its releasing value, just like a vertical one. On the other hand, so to speak an "airborne" worm immediately releases prey-catching activity albeit at a lower level of intensity than would a "creeping" worm. A combination of worm and antiworm elicits no response. This is followed immediately by intensive prey-catching to the worm dummy.

18. What are the characteristics of the prey schema?

A small square is a poor releasing cue for prey-catching; two squares aligned to the

direction of movement have a more definite effect. Addition of further squares raises responsiveness; whereas one or more squares placed above the worm configuration reduce the signal "prey". For comparison the response to the worm dummy.

19. Changing other parameters may influence prey-catching activity in the toad. If the worm dummy is moved slowly, the toad's prey-catching activity decreases, however, worm/antiworm discrimination is maintained. With very fast motion, predation activity is low, too; again, the antiworm would be ignored completely. By gradually reducing the dummie's velocity the optimal speed range can be approximated. Worm/antiworm discrimination is independent of the velocity of the visual stimulus.

20. This worm dummy is moved jerkily. It is a more attractive prey than a smoothly drawn one, but the jerkily moved antiworm is ignored.

21. Neither does colour have any influence on worm/antiworm discrimination. A red stripe in worm-like configuration against a green background releases prey-catching responses. The yellow worm also attracts the toad – whereas the antiworm is ignored.

22. The toad is also able to distinguish and recognize objects moving against a structured background, such as this photo of a section of woodland floor. The worm configuration releases orienting and snapping; the anti-worm against the same background actually elicits an avoidance reaction. In contrast, the response to the worm-like object.

23. The same also applies to a statistical background structure, for example, visual noise.

The worm releases snapping; the antiworm is ignored.

24. Now we want to ascertain whether worm/antiworm discrimination is independent of the direction of motion of the stimulus. To this end, an apparatus is used in which a dummy on a white belt can be moved in different directions through sections of the toad's visual field.

25. The results speak for themselves. Moved in a horizontal direction, the worm configuration signals "prey". Faced with the antiworm, the toad even turns away. But as soon as the vertical stripe is moved along its longitudinal axis in a vertical direction, it becomes a worm and immediately elicits prey capture. This corresponds to the natural event of say a caterpillar climbing up a stalk of grass. A horizontal stripe moved in a vertical direction becomes an antiworm and is ignored.

These experiments prove that toads can differentiate configurational characteristics of a stimulus. They recognize their prey by its geometrical orientation to the direction of movement. Gestalt recognition is independent of the direction of movement. We can speak of direction invariance corresponding to velocity, colour, and contrast invariance. This kind of Gestalt perception is innate to toads.

Literatur

- [1] EWERT, J.-P.: The neural basis of visually guided behavior. In: "Recent progress in perception", (R. HELD, ed.) pp. 96–104, Readings in Scientific American, San Francisco 1974.

- [2] EWERT, J.-P.: *Neuro-Ethologie. Einführung in die neurophysiologischen Grundlagen des Verhaltens*. Heidelberger Taschenbücher 181, Springer: Berlin, Heidelberg, New York 1976. – English Edition, Springer: Berlin, Heidelberg, New York 1980. – Japanese Edition, Baifukan: Tokyo 1982.
- [3] EWERT, J.-P.: Neural mechanisms underlying prey-catching and avoidance behavior in toads. In: "Neurology of the optic tectum" (H. VANEGAS, ed.), Plenum Press: New York, London 1983.
- [4] EWERT, J.-P., und S. B. EWERT: *Wahrnehmung*. Biologische Arbeitsbücher 35, Quelle- & Meyer: Heidelberg 1981.
- [5] EWERT, J.-P., R. R. CAPRANICA, and D. J. INGLE (eds.): *Advances in vertebrate neuroethology*. Plenum Press: London, New York 1982.
- [6] EWERT, J.-P., H. BURGHAGEN, and E. SCHÜRG-PFEIFFER: Neuroethological analysis of the innate releasing mechanism for prey-catching behavior in toads. In: "Advances in vertebrate neuroethology" (J.-P. EWERT, R. R. CAPRANICA, and D. J. INGLE, eds.), Plenum Press: London, New York 1982.