478

Sprechende Tänze im Bienenvolk

FESTREDE
gehalten in der öffentlichen Sitzung
der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
in München am 11. Dezember 1954

VON

KARL v. FRISCH
o. Mitglied
der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse

München 1955
Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
In Kommission bei der C. H. Beck'schen Verlagsbuchhandlung München

Sprechende Tänze im Bienenvolk

FESTREDE
gehalten in der öffentlichen Sitzung
der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
in München am 11. Dezember 1954

VON

KARL v. FRISCH
o. Mitglied
der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse

München 1955
Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
In Kommission bei der C. H. Beck'schen Verlagsbuchhandlung München

Copyright 1955 by C. H. Beck'sche Verlagsbuchhandlung (Oscar Beck) München
Druck der C. H. Beck'schen Buchdruckerei in Nördlingen
Printed in Germany

Hohe Festversammlung!

Insekten haben für viele Menschen etwas Verächtliches an sich – vielleicht, weil die meisten bei diesem Wort eher an Flöhe und Wanzen denken, als etwa an die farbenfrohe Welt der Käfer und Schmetterlinge und weil sie nicht wissen, wie wunderbar selbst ein Floh organisiert ist. Der Floh kann 50mal höher springen als ein Mensch, wenn wir dem Vergleich die Körpergröße zugrunde legen – und das ist durchaus nicht der einzige Punkt, in dem es Insekten weiter gebracht haben als wir.

So ist der Bienenstaat bekannt und berühmt ob seiner inneren Harmonie. Die selbstlose Hingabe seiner Mitglieder für das Wohl der Gemeinschaft ist oft der Menschheit als Vorbild hingestellt worden. Bei Menschen gibt es immer Differenzen – ob es nun am Stammtisch um Politik geht, im Stadtrat um die Verkehrsregelung oder am Familientisch um den Sonntagsausflug. Das kommt daher, daß die Menschen vernünftig handeln – und was vernünftig sei, darüber ist man selten einer Meinung. Dem Bienenvolk ist seine Einigkeit von der Natur vorgeschrieben. Es handelt „instinktiv", sein Tun und Lassen folgt strengen, erblich festgelegten Richtlinien. Wie verwickelt dabei die Tätigkeiten ineinandergreifen, wie anpassungsfähig sie den Wechselfällen der Außenwelt zu folgen vermögen, das möchte ich Ihnen heute am Beispiel der Bienensprache vor Augen führen.

Die „Sprache" der Bienen ist keine Lautsprache, sie richtet sich an den Tast- und Geruchsinn. Ihre „Worte" sind rhythmische Bewegungen und Düfte. Sie ist auch wegen der völlig verschiedenen geistigen Grundlagen etwas anderes als die Sprache des Menschen. Aber sie ist auch etwas anderes als die wechselseitige Verständigung bei den übrigen Tieren. Die Warnrufe eines Vogels, seine Locktöne oder sein Balzgesang bringen Stimmungen zum Ausdruck und können sie auf Artgenossen übertragen. Die „Sprache" der Bienen vermittelt dagegen die Kenntnis inhaltsreicher Tatbestände.

„Es geschieht nichts Neues unter der Sonne.“ Die Tänze der Bienen hat schon der alte Aristoteles beschrieben. Sie sind seither wiederholt beobachtet worden. Ihre Deutung beschränkte sich allerdings auf vage Vermutungen, und meistens war sie falsch.

Bienen sammeln an Blumen den süßen, zuckerreichen Nektar als Nahrung für das Volk und seine Brut. Stellen wir in der Nähe eines Bienenstockes der Einfachheit halber ein Schälchen mit Zuckerwasser auf, sozusagen als künstliche Blume, so kann es Stunden oder Tage dauern, bis es von einer Biene gefunden wird. Dann aber kommen sie, bald nach der ersten Entdeckerin, im Handumdrehen zu Dutzenden. Sie stammen meist alle aus demselben Stock wie die erste, die offenkundig zu Hause etwas erzählt hat. Um zu erkennen, was da vorgeht, muß man einen Beobachtungsstock mit Glasfenstern haben. Es ist ferner notwendig, die Versuchsbienen individuell zu zeichnen, damit man im Gewühle der Stockgenossen jede persönlich wiedererkennt. Wir benützen ein System verschiedenfarbiger Tupfen, die man nach kurzer Übung so sicher wie geschriebene Ziffern abliest.

Auf solche Weise gekennzeichnete Bienen, die von einem nahe vom Stock gelegenen Futterschälchen heimkehren, sieht man auf den Waben Rundtänze machen (s. Abb. 1). Sie laufen in engen Kreisen, abwechselnd rechts herum und links herum, wodurch ihre Nachbarschaft in helle Aufregung versetzt wird. Beschäftigungslos umhersitzende Kameraden folgen ihren Rundläufen, lösen sich dann von der Tänzerin los, verlassen den Stock und suchen seine Umgebung rundum nach der Futterquelle ab, deren Vorhandensein der Tanz angezeigt hat.

Sie haben von der Tänzerin nicht nur erfahren, daß es draußen Futter gibt, sondern auch – unter natürlichen Bedingungen – die Blumensorte, an der es zu holen ist. Jede Art von Blumen hat einen nur ihr eigenen Duft. Er ist noch am Haarkleid der heimgekehrten Sammlerin bemerkbar, er haftet auch dem Nektar an, der von der Blüte abgesondert wurde und der nun in Tanzpausen tropfenweise ausgewürgt und in kleinen Kostproben an die umgebenden Bienen verfüttert wird, um sie über Geschmack und Geruch des Sammelgutes zu informieren. Es läßt sich leicht be-

weisen, daß die verständigten Kameraden, die nun als Neulinge nach der Futterquelle ausfliegen, von vornherein darüber unterrichtet sind, wie es dort riechen soll, und zielsicher nach diesem Duft suchen. Ein Beispiel: Wir füttern einige numerierte Bienen an Phloxblüten, auf die wir kleine Tröpfchen Zuckerwasser gesetzt haben. Der Nektar in den tiefen Blütenröhren des Phlox ist

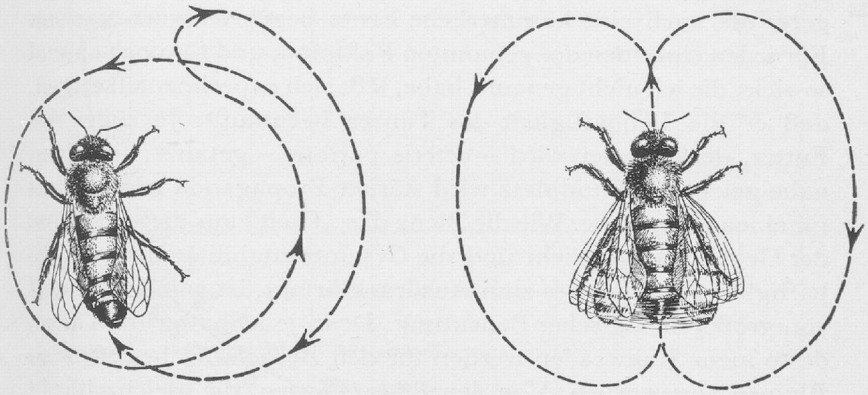


Abb. 1: Die Laufkurve der Biene beim Rundtanz (links) und Schwänzeltanz (rechts).

nur für die langrüsseligen Schmetterlinge erreichbar. Darum sieht man unter normalen Umständen niemals Bienen am Phlox. Aber bald nach Beginn unseres Experimentes werden alle umliegenden Phloxbeete eifrig, wenn auch vergeblich von Bienen abgesucht. Schnell ist im Stock bekanntgeworden, daß heute bei Phloxduft etwas Köstliches ausgeschenkt wird. Es ist eine der wichtigsten biologischen Aufgaben des Blumenduftes, diese Vermittlerrolle zu spielen.

Der Tanz sagt aber noch mehr. Er verkündet durch den Grad seiner Lebhaftigkeit auch die Rentabilität der entdeckten Nahrungsquelle. Wenn Bienen tanzen, so gibt es alle Abstufungen von einem matten, kaum erkennbaren Ansatz zu einer Runde bis zu den stürmischen, minutenlang fortgesetzten Tänzen einer Sammlerin, die etwas Ausgezeichnetes gefunden hat. Worin

besteht dieses „ausgezeichnet“? Es hängt von vielen Umständen ab, ob es sich lohnt, eine gegebene Futterquelle auszubeuten: der Nektar kann viel oder wenig Zucker enthalten; er kann üppig fließen oder spärlich, so daß er nur mühsam zu gewinnen ist; der Fundplatz kann in der Nähe liegen oder so weit weg, daß das Sammeln mit großem Zeitverlust verbunden ist; es ist auch wichtig, ob Schönwetter herrscht oder ein Gewitter droht, wobei die Luftreise gefährlich werden kann; ob fette Zeiten sind oder magere, die auch eine kümmerliche Ernte begehrenswert machen. Für jeden einzelnen der genannten Faktoren, und für noch einmal so viele, die ich nicht genannt habe, läßt sich experimentell zeigen, daß er die Lebhaftigkeit des Tanzes beeinflußt: Je süßer das Futter, desto besser wird – ceteris paribus – getanzt; für einen nahe gelegenen Fundplatz wird stärker Propaganda gemacht als für einen fernen usw. Wie die Biene das „Facit“ aus dieser Summe der Gegebenheiten zieht und die Gesamtrentabilität in der Lebhaftigkeit ihres Tanzes zum Ausdruck bringt, ist wunderbar und von großer biologischer Bedeutung. Denn je lebhafter die Tänze, desto mehr Kameraden werden für den Besuch der betreffenden Blumen angeworben. Von den Pflanzenarten, die gleichzeitig in Blüte stehen, werden daher jene am stärksten beflogen, die zur Zeit für das Bienenvolk am einträglichsten sind. Doch schließlich nimmt auch in honigreichen Blumen der Überfluß ein Ende, wenn sie von mehr und mehr Bienen geplündert werden – so wie beim Pilzesuchen ein Gelände, das zu viele Liebhaber gefunden hat, dem einzelnen nur mehr wenig liefert. Bei spärlichem Ertrag sammeln die Bienen weiter, aber sie hören auf zu tanzen, sie werben also keine neuen Hilfskräfte an, und die Nachfrage bleibt so in einem angemessenen Verhältnis zum Angebot.

Das Sammelgebiet der Bienen kann mehrere Kilometer von ihrem Heimatstock entfernt liegen. Dann ist eine Nachricht, wie sie der Rundtanz bringt, zu dürftig. Tatsächlich ändert sich die Ausdrucksweise einer erfolgreichen Sammlerin schon, wenn man den Abstand der Futterquelle vom Stock auf 50–100 m erhöht. Von da ab tritt an die Stelle des Rundtanzes der Schwänzeltanz (Abb. 1): die Biene läuft einen Halbkreis, dann geradlinig und lebhaft mit dem Hinterleibe schwänzelnd zum Ausgangspunkt zurück, einen Halbkreis nach der anderen Seite, wieder

geradlinig zurück usf. Genau wie der Rundtanz, verkündet auch der Schwänzeltanz das Bestehen einer lohnenden Futterquelle, ihren spezifischen Duft und den Grad ihrer Rentabilität. Er sagt aber darüber hinaus noch an, in welcher Entfernung und in welcher Himmelsrichtung sich das Ziel befindet.

Die Entfernung wird durch das Tanztempo angezeigt. Je näher am Stock die Futterstelle gelegen ist, desto rascher folgen

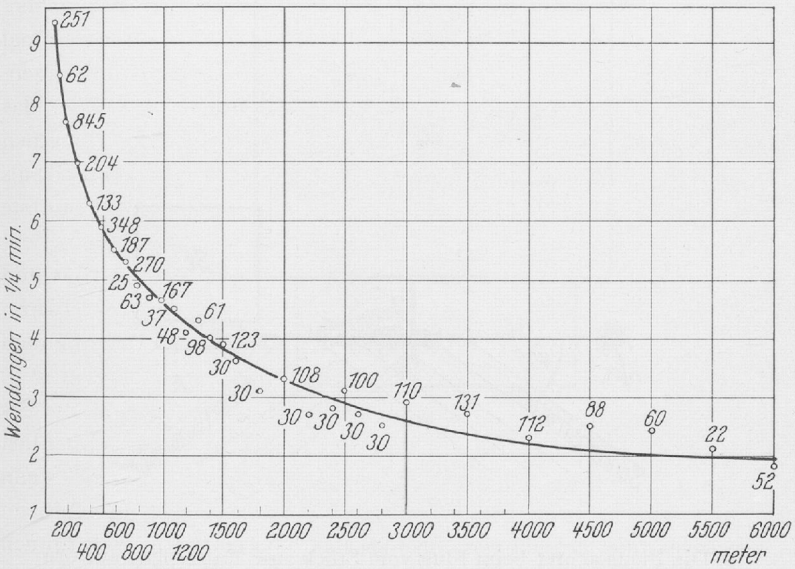
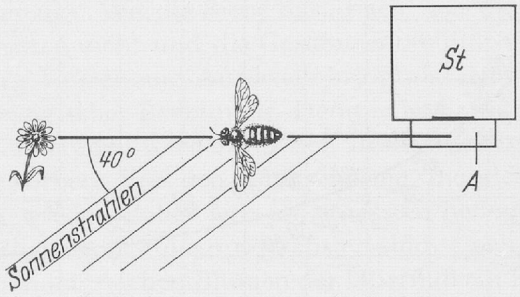


Abb. 2: Die Entfernungsweisung der Bienen. Bei abgestuften Entfernungen des Futterplatzes (von 100 m bis zu 6000 m) wurden 3885 Schwänzeltänze beobachtet. In der Kurvendarstellung ist auf der Abscisse (unten) die Entfernung des Futterplatzes, auf der Ordinate (links) die Anzahl der Schwänzelläufe je $^1/_4$ Minute abzulesen. Die Kurvenpunkte bedeuten Durchschnittswerte. Die beigefügten Zahlen geben an, wie viele Tänze jedem Durchschnittswert zugrunde liegen.

einander die geradlinigen Läufe des Schwänzeltanzes – nach einem bestimmten Schlüssel, der, von geringfügigen Eigenheiten mancher Rassen abgesehen, in der Bienensprache internationale Geltung hat (Abb. 2). Wir wüßten gern, wonach die Biene „be-

urteilt", ob sie nun vom Stock zum Futterplatz z. B. 200, 300 oder 500 Meter geflogen ist. Maßgebend ist bestimmt nicht der nach Metern abgemessene tatsächliche Abstand. Denn wenn sie auf ihrem Weg ans Ziel Gegenwind hat oder einen Steilhang hinaufliegen muß, gibt sie eine größere Entfernung an als für die gleiche Strecke in der Ebene, und bei Rückenwind oder nach einem Flug



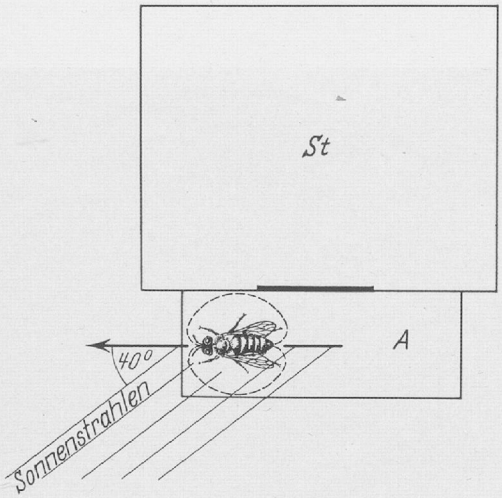
a) Die Biene achtet beim Flug vom Stock zum Futterplatz auf den Winkel zwischen Sonnenstand und Ziel.

Abb. 3 (a und b): Schematische Darstellung der Richtungsweisung beim Tanz auf horizontalem Boden.

hangabwärts eine kleinere. Wahrscheinlich ist der Kraftaufwand der ausschlaggebende Faktor, vielleicht spielt auch die benötigte Zeit eine Rolle. Wir hoffen das noch herauszubekommen.

Die Richtung zum Futterplatz wird durch die Richtung der geradlinigen Laufstrecke beim Schwänzeltanz angegeben. Das ist am leichtesten zu begreifen, wenn wir einer Biene zusehen,

die ihren Schwänzeltanz unter freiem Himmel auf dem horizontalen Anflugbrettchen vor dem Flugloch ausführt – wie es bei warmem Wetter manchmal vorkommt. Sie weist dann mit jedem Schwänzellauf genau nach dem Ziel (Abb. 3 b). Wie ist das möglich ? Wir müssen wissen, daß viele Insekten bei ihrem Lauf oder Flug einen bestimmten (an sich beliebigen) Winkel zum

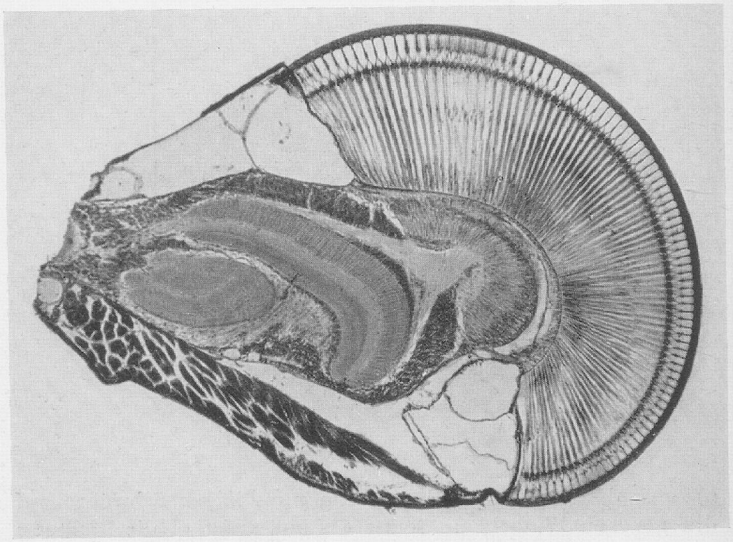


b) Nach der Rückkehr hält sie beim geradlinigen Schwänzellauf den gleichen Winkel zur Sonne ein und weist so die Richtung nach dem Ziel. St = Bienenstock, von oben gesehen. A = Anflugbrettchen vor dem Flugspalt.

Abb. 3 (a und b): Schematische Darstellung der Richtungsweisung beim Tanz auf horizontalem Boden.

Sonnenstand einhalten. Sie sichern sich dadurch eine geradlinige Fortbewegung. Auch die Biene hat auf ihrem Flug zum Futterplatz den Sonnenstand beachtet. Sie hat den Winkel zwischen ihrem Ziel und der Sonne genau wahrgenommen (Abb. 3 a). Das Facettenauge ist für eine solche Aufgabe hervorragend geeignet. Denn es ist starr am Kopf befestigt und aus tausenden von

Einzelaugen aufgebaut, die in strenger Ordnung, ein wenig divergierend, nach allen Richtungen blicken (Abb. 4, a, b). Indem die heimgekehrte Biene beim Schwänzellauf denselben Winkel zur Sonne einhält, wie beim Flug, weist sie die Richtung zum Ziel. Die Kameraden, die der Tänzerin in engem Kontakt nachlaufen, achten auf die Stellung der Sonne; wenn sie dann beim Ausfliegen den gleichen Winkel zu ihr einhalten, haben sie die gewiesene Richtung.

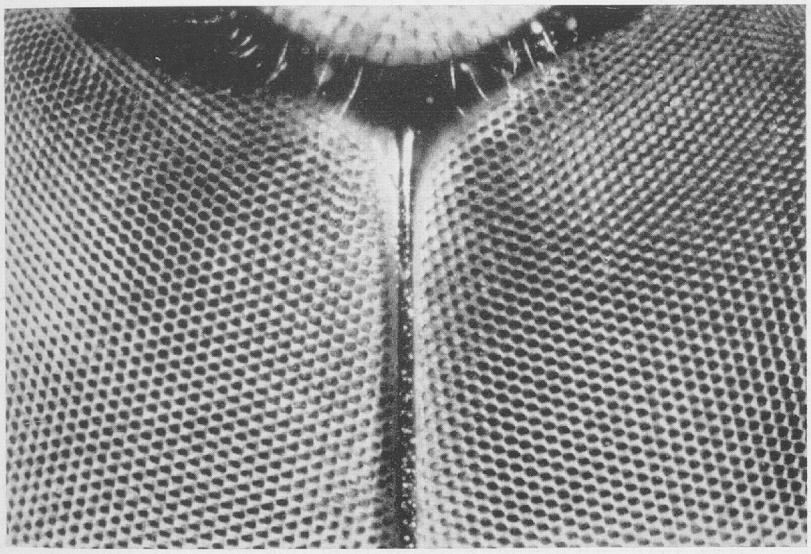


a) Schnitt durch ein Facettenauge (Libelle), hergestellt von DEL PORTILLO, phot. AGNES LANGWALD
35fach vergrößert.

Abb. 4 (a und b) Das Facettenauge

Diese beiden Bilder vermitteln einen Eindruck von der großen Zahl und regelmäßigen Anordnung der Einzelaugen („Augenkeile") im Facettenauge von In-

In der Regel wird aber nicht im Freien getanzt, sondern im finsteren Bienenstock, auf der vertikalen Wabenfläche. Da übersetzen nun die Bienen, was sie über die Sonne in der Sprache des Lichtes zu sagen haben, in eine andere Ausdrucksweise, in die Sprache der Schwerkraft. Sie haben ein ungemein feines Empfinden für die Richtung „nach unten" und machen davon in folgender Weise Gebrauch: Sind sie auf dem Weg zum Futterplatz genau von der Sonne weggeflogen, so rennen sie jetzt im



b) Facettenauge einer Libelle, Teilaufsicht von vorne, noch stärker vergrößert. In der Mitte die Trennungslinie zwischen linkem und rechtem Auge, darüber die Stirn. Phot. Hans Bamberger.

Abb. 4 (a und b) Das Facettenauge

---

sekten. Das Bienenauge sieht im wesentlichen ebenso aus, ist aber für die photographische Wiedergabe aus hier nebensächlichen Gründen weniger geeignet.

dunklen Stock auf der Wabe beim Schwänzellauf genau nach unten. Führt der Weg zum Futterplatz in der Richtung zur Sonne, so legen sie den Schwänzellauf genau nach oben. Liegt die Richtung zum Ziel 60° nach links vom Sonnenstand, so tanzen sie um 60° nach links von der Richtung nach oben usw. (Abb. 5).

Sie werden wissen wollen, wie genau das stimmt. Ich greife als Beispiel Beobachtungen vom 29. 8. 1953 heraus. Wir haben in 2 Stunden des Vormittages 30 Tänze gemessen. Die Sonne stand zu Beginn der Beobachtungszeit 6°, am Ende 45° rechts vom Ziel. Die von den Bienen gewiesene Richtung war durchschnittlich um 2°, und höchstens um 7° falsch. Bedenkt man, daß in diesen Abweichungen nicht nur die Fehler der Tänzerinnen, sondern auch die Ungenauigkeiten des Beobachters enthalten sind, so erscheint die Exaktheit ihrer Nachrichtenübermittlung erstaunlich. Haben sie doch als Meßinstrumente allein ihre Sinneswerkzeuge, und

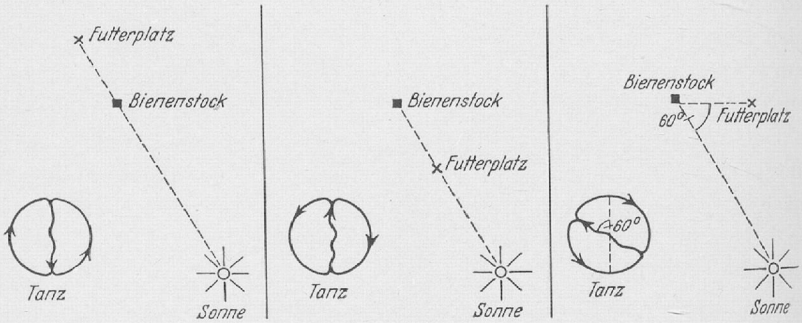


Abb. 5: Die Richtungsweisung beim Tanz auf der vertikalen Wabenfläche im Bienenstock.

Linkes Bild: Der Weg vom Bienenstock zum Futterplatz führt von der Sonne weg; die Biene rennt beim Schwänzellauf nach unten.

Mittleres Bild: Der Weg zum Futterplatz führt in der Richtung zur Sonne; die Biene rennt beim Schwänzellauf nach oben.

Rechtes Bild: Der Futterplatz liegt 60° nach links von der Richtung zur Sonne; der Schwänzellauf zeigt um 60° nach links von der Richtung nach oben.

dabei haben sie noch beim Tanz auf der Wabe den gesehenen Sonnenwinkel aus dem Gedächtnis auf den Winkel zur Schwerkraft übertragen!

Ich könnte Ihnen allerdings auch andere Beispiele bringen, wo die Tänzerinnen durchschnittlich nicht um 2°, sondern etwa um 10° falsch gezeigt haben. Solches kommt sogar sehr oft vor. Aber dabei fällt auf, daß sie zu gegebener Zeit alle nach derselben Richtung danebenzeigen, und um überraschend ähnliche Beträge. Es liegt System in diesen „Fehlern", und offenbar sind es – mit den Sinnen der Bienen betrachtet – keine wirklichen Mißweisungen. Was dahintersteckt, ist erst teilweise geklärt. Doch ich denke, wir lassen das und bleiben beim ABC der Bienensprache.

Schon dieses ist merkwürdig genug. Wie unwahrscheinlich klingt doch diese Zeremonie der Richtungs- und Entfernungsweisung durch den Tanz. Ich wollte selbst lange nicht daran glauben. Auch meine Mitarbeiter hatten Zweifel. Sie haben mich auf die Probe gestellt. Als ich eines Tages von einer Bergtour heimkam, sagten meine Töchter (sie gehören zu meinen besten Mitarbeitern), sie hätten einen neuen Futterplatz angelegt, würden aber nicht verraten, wo. Ich sollte meine Bienen fragen. Als ich mir vortanzen ließ und dann auf den Futterplatz zuging, der 350 m entfernt an versteckter Stelle lag, war ihr Vertrauen gestärkt.

Daß wir diese Tanzsprache verstehen, dafür noch ein anderes Beispiel: Wenn Bienen schwärmen, dann sammeln sie sich zunächst als Schwarmtraube um ihre Königin, meist an einem Ast in der Nähe des Muttervolkes. Kundschafter („Spurbienen") sind unterwegs, um eine passende Wohnung zu suchen. Die einen finden vielleicht einen hohlen Baum, andere ein Erdloch oder eine Mauerhöhle. Jede wirbt nach ihrer Rückkehr auf der Schwarmtraube für ihre Entdeckung durch Rund- oder Schwänzeltänze, die sich von den Tänzen der Nahrungssammlerinnen in nichts unterscheiden. Mein Mitarbeiter Dr. LINDAUER hat in den letzten Jahren diese Vorgänge studiert. Wenn die Quartiermacher auf der Traube durch ihre Tänze zunächst verschiedene, meist weit auseinander liegende Fundplätze anzeigen und die einen etwa auf eine Wohnung 300 m nördlich hinweisen, andere auf eine solche 900 m südöstlich oder 1600 m südwestlich, so kommt es doch – wenn nicht der Imker mit rauher Hand eingreift – im Verlaufe von Stunden oder Tagen zu einer Einigung auf die beste Wohnung. Das geht so vor sich, daß die Bienen – in vollkommener Parallele zu den Nahrungstänzen – auch über eine angeborene Bewertungsskala

für die Güte der Wohnung verfügen und diese in der Lebhaftigkeit ihrer Tänze zum Ausdruck bringen. Dabei spielt eine Rolle, ob das Quartier windgeschützt liegt oder zugig, ob es dort gut riecht oder ob es stinkt, ob die Größenverhältnisse des Raumes den Bedürfnissen entsprechen und noch manches mehr. Je besser die Wohnung in ihrer Gesamtheit benotet wird, desto lebhafter wird getanzt, desto mehr Kameraden fliegen hin, um sie zu besichtigen, und treten dann selbst durch Werbetänze für sie ein. Die Entdeckerinnen einer weniger guten Unterkunft bemerken das energischere Tanzen der anderen und „verstummen", oder sie lassen sich informieren, sehen sich die Konkurrenzwohnung an und werden für diese umgestimmt. Nach erfolgter Einigung zieht der Schwarm in die auserkorene Wohnung ein.

Dr. LINDAUER konnte nun mehrmals allein auf Grund der beobachteten Tänze die neue Niststätte auffinden, obwohl sie von 300 m bis zu 1600 m vom Bienenheim und von der Schwarmtraube entfernt lag. Dreimal entdeckte er sie sogar noch vor dem Einzug des Schwarmes, so daß er schon dort stand, als die Bienen geflogen kamen und die Wohnung in Besitz nahmen. Überzeugender kann man nicht zeigen, daß der Tanz wirklich die Lage des Zieles angibt.

Den Biologen interessiert aber nicht so sehr, wie gut wir die Bienensprache verstehen. Für ihn ist wichtiger, ob die Bienen selbst die Bedeutung der Tänze erfassen und wie genau sie sich an die empfangene Weisung halten. Darüber geben zwei Versuchsanordnungen Aufschluß, die wir als Stufenversuch und Fächerversuch bezeichnen.

Beim Stufenversuch füttern wir eine kleine Schar von numerierten Bienen in bestimmter Entfernung vom Stock an einem künstlichen Futterplatz. Dieser soll auch duften, wie natürliche Blumen; darum geben wir ihm etwa einige Tropfen Lavendelöl bei. Die Sammlerinnen tanzen im Stock, die ausschwärmenden Neulinge sind durch die Tänzerinnen über den Geruch der Futterquelle unterrichtet und suchen nach diesem spezifischen Duft. Um zu erfahren, in welcher Entfernung sie suchen, legen wir in der Richtung zum Futterplatz in abgestuften Abständen, und noch weit über das Ziel hinaus, „Duftplatten" auf, die mit etwas Lavendelduft, aber nicht mit Futter versehen sind. Bei jeder Duft-

platte sitzt ein Beobachter und verzeichnet alle anfliegenden Bienen. Abb. 6 bringt zwei Beispiele für das Ergebnis solcher Stufenversuche. Der Futterplatz lag 750 m (obere Kurve), bzw.

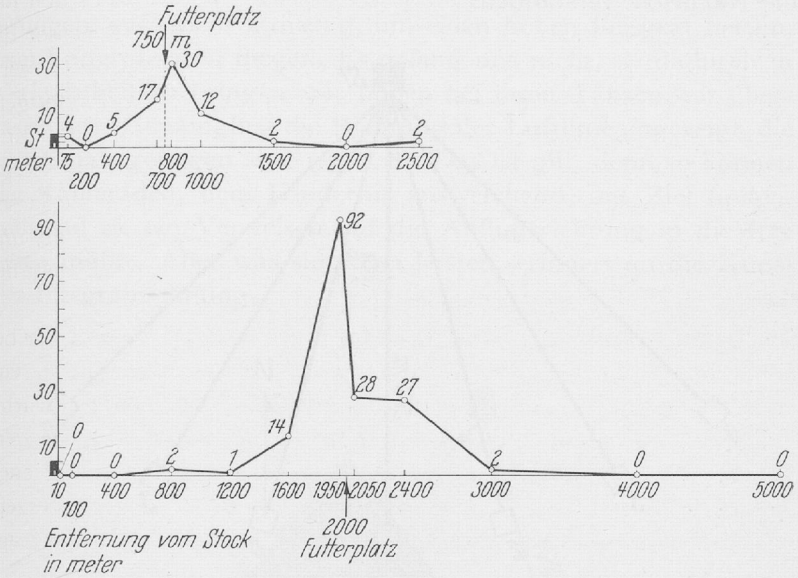


Abb. 6: Ergebnis zweier Stufenversuche

Oben: Versuch vom 27. 6. 1949. Bei einem Futterplatz 750 m vom Stock wurden einige numerierte Bienen mit Duftbeigabe gefüttert. In gleicher Richtung waren in abgestuften Abständen (75 m, 200 m, 400 m, 700 m, 800 m, 1000 m, 1500 m, 2000 m und 2500 m vom Stock) Duftplatten mit dem gleichen Duft, aber ohne Futter ausgelegt. Die Zahlen bei den Kurvenpunkten geben an, wie viele ungezeichnete Bienen (Neulinge) während der Beobachtungszeit von $1^1/_2$ Stunden angeflogen sind.

Unten: Versuch vom 20. 7. 1952. Der Futterplatz mit numerierten Bienen lag 2000 m vom Stock. Duftplatten in gleicher Richtung waren 10 m, 100 m, 400 m, 800 m, 1200 m, 1600 m, 1950 m, 2050 m, 2400 m, 3000 m, 4000 m und 5000 m vom Stock ausgelegt. Die Zahlen bei den Kurvenpunkten bedeuten die Anzahl der ungezeichneten Bienen (Neulinge), die sich während der 3stündigen Beobachtungszeit an die Duftplatten gesetzt haben.

2000 m (untere Kurve) vom Stock. Unter der Abscisse ist angegeben, in welchen Abständen vom Stock die einzelnen Duftplatten ausgelegt waren. Über jedem Kurvenpunkt steht die An-

zahl der alarmierten Neulinge, die während der Beobachtungszeit daselbst angeflogen sind. Man sieht, daß überwiegend in der richtigen Entfernung gesucht wird. Die Kameraden haben also die Nachricht verstanden.

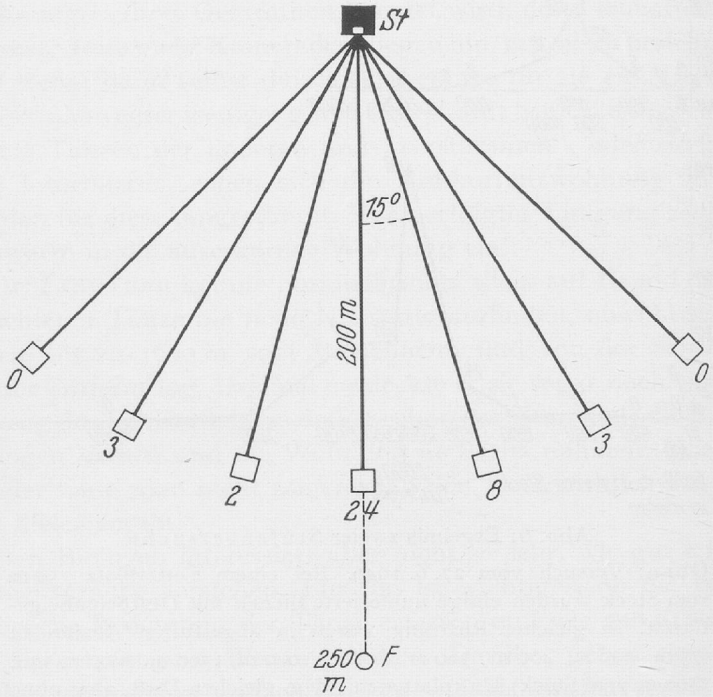


Abb. 7: Ergebnis eines Fächerversuches (27. 9. 1949). Einige gezeichnete Bienen wurden 250 m vom Stock (St) beim Futterplatz F gefüttert; 200 m vom Stock waren in Winkelabständen von 15° sieben Duftplatten ohne Futter fächerförmig ausgelegt. Die beigefügten Zahlen geben an, wie viele ungezeichnete Bienen (Neulinge) während der $1^1/_2$stündigen Beobachtungszeit bei ihnen angeflogen sind.

Beim Fächerversuch legen wir die Duftplatten alle in gleicher Entfernung vom Stock, aber fächerförmig verteilt nach verschiedenen Richtungen auf. Abb. 7 zeigt als Beispiel für ein solches Experiment, daß auch die gewiesene Richtung von den

Neulingen recht genau eingehalten wird. Nur wenige weichen um mehr als 15° seitwärts ab.

Wir haben versucht, den Bienen auch Aufgaben zu stellen, die sie nicht mehr meistern könnten. Wir haben sie im Gebirge gezwungen, auf einem Umweg, um einen hohen Felsgrat herum, zum Futterplatz zu fliegen. Es gelang uns nicht, sie dadurch in Verlegenheit zu bringen. Sie haben bei ihren Tänzen mit überraschender Genauigkeit die Richtung der Luftlinie angezeigt, die sie niemals geflogen sind (Abb. 8). Das ist gut, denn so können die Kameraden, dem Hindernis ausweichend, ans Ziel finden, während sie ein Verweisen auf die Abflugsrichtung in die Irre leiten müßte. Aber was sie dabei leisten, erinnert an die Kunst der Integralrechnung.

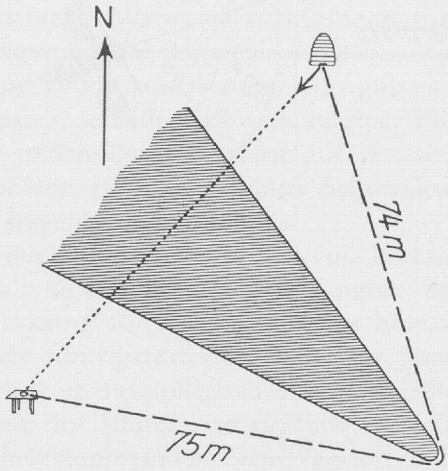


Abb. 8: Umwegversuch. Der Bienenkorb gibt die Lage des Beobachtungsstockes, das Tischchen die Lage des Futterplatzes an. Ein hoher Felsgrat, dessen Grundriß dunkel angelegt ist, verwehrte den Bienen den direkten Weg, sie flogen einen Umweg (gestrichelte Linie). Nach der Heimkehr wiesen sie beim Tanz die Richtung der Luftlinie (punktierte Linie).

Ähnliche Fähigkeiten beweisen sie unter anderen Umständen, die sicher viel häufiger verwirklicht sind: Wir haben – in gemeinsamer Arbeit mit Dr. LINDAUER – die Frage geprüft, wie die

Richtungsweisung aussieht, wenn die Bienen beim Flug zum Futterplatz Seitenwind haben. Unmittelbare Beobachtung lehrt, daß sie in solchem Falle die Abtrift ausgleichen. Sie machen es wie ein Fährmann, der sein Boot über einen Fluß steuert: sie stellen sich schräg gegen die Strömung. Bei einem Seitenwind von 3 m/sec beträgt z. B. die Schrägstellung rund 20°.[1] Um diesen Betrag sieht die Biene bei der in Abb. 9 dargestellten Lage den

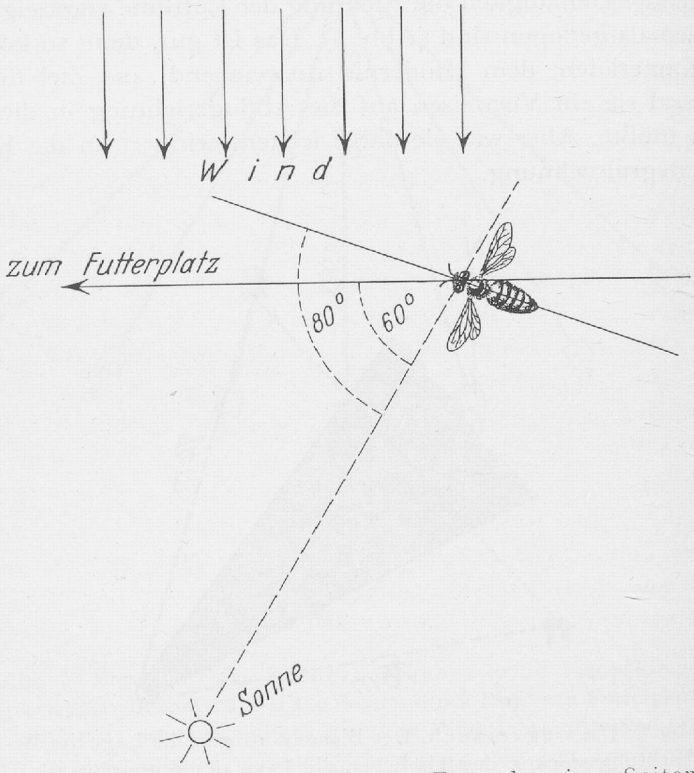


Abb. 9: Die Biene ist auf dem Weg zum Futterplatz einem Seitenwind ausgesetzt und stellt sich zum Ausgleich der Abtrift schräg gegen den Wind. Der Winkel zwischen Futterplatz und Sonnenstand betrug im vorliegenden Falle 60°, die Biene sah ihn infolge ihrer Schrägstellung um 20° vergrößert. Sie gab trotzdem beim Tanz den richtigen Winkel an.

[1] Wir haben bei diesen Versuchen die Windstärke und Windrichtung an zwei Punkten der 210 m langen Flugbahn zur Zeit des Passierens jeder Versuchsbiene durch Windmesser kontrolliert.

Winkel zwischen Futterplatz und Sonnenstand größer, als er wirklich ist. Wird sie nach der Heimkehr bei ihrem Tanz diesen größeren Winkel anzeigen? Das tut sie nicht, sondern sie reduziert den Tanzwinkel auf jenen Wert, der bei Windstille gültig ist und dann geraden Weges zum Ziel führt. Ein durchaus sinnvolles Verhalten! Denn der Wind ist wechselhaft und sie könnte ihre Stockgenossen leicht auf Abwege bringen, wenn sie ihrer Richtungsweisung die Verhältnisse in der kurzen Zeitspanne ihres Fluges zugrunde legen würde. So aber erfahren die Kameraden die wahre Richtung, nach der sie fliegen sollen, und haben nur die Abtrift auszugleichen, die sie nun ihrerseits erleiden.

Bei diesen Versuchen mußten wir auch die Fluggeschwindigkeit der Bienen messen. Dabei stellte sich heraus, daß sie um so schneller zum Futterplatz fliegen, je besser das Zuckerwasser ist, das man ihnen bietet. Wenn sie z. B. eine 4prozentige Zuckerlösung einzutragen hatten, flogen sie mit einer Stundengeschwindigkeit von rund 23 km zum Futterplatz; gab es aber 70prozentiges Zuckerwasser, so rafften sie sich zu einer Fluggeschwindigkeit von rund 30 Stundenkilometern auf. Es sind das Konzentrationsunterschiede, die im normalen Schwankungsbereich des Blütennektars liegen.

Wir wissen durch Untersuchungen von Ruth Beutler, daß im Käfig gehaltene Bienen, die man längere Zeit mit konzentrierter Zuckerlösung füttert, einen etwas höheren Blutzuckergehalt haben als dünn gefütterte Tiere. Man könnte die größere Fluggeschwindigkeit physiologisch deuten und auf den höheren Brennstoffgehalt des Blutes zurückführen. Doch liegt der Fall bei den in Freiheit sammelnden Bienen anders. Sie entleeren nach jeder Heimkehr ihren Honigmagen und lassen sich unmittelbar vor dem neuen Ausflug von anderen Bienen den benötigten Reiseproviant reichen, und zwar – wie gleichfalls Frau Beutler gezeigt hat – in einer der jeweiligen Entfernung des Zieles angemessenen Menge. Der Zuckergehalt ihrer Wegzehrung ist also nicht dem Zuckergehalt des gesammelten Futters gleichzusetzen. Wir halten darum eine psychologische Deutung für richtig: die größere Eile zur besseren Gaststätte.

Einmal ist es uns doch gelungen, die Bienen vor ein unlösbares Problem zu stellen. Die Bayerische Landpolizei gab uns die Mög-

lichkeit, an einem ihrer Funktürme einen Futterplatz einzurichten, der 50 m hoch genau über dem Flugloch unseres Beobachtungsstockes gelegen war (Abb. 10). Obwohl wir eine Bienenrasse verwendeten, die in der Ebene bei 50 m Abstand schon einwandfrei die Richtung angibt, wußten die Tänzerinnen lotrecht hinauf – begreiflicherweise – keine Himmelsrichtung anzuzeigen. Sie machten Rundtänze und die Stockgenossen suchten dementsprechend rund um den Funkturm die Wiesen ab. Ein Ausdruck „nach oben" ist im Lexikon der Bienensprache nicht vorgesehen. Wir wollen es der Natur nicht ankreiden. Sie hält sich immer an das Naturgemäße und nicht an die Launen verrückter Zoologen.

Es ist für Bienen viel wichtiger als für uns, jederzeit zu erkennen, wo die Sonne steht. Sie brauchen diese Kenntnis für ihre Orientierung und für die wechselseitige Verständigung. Und sie sind für diese Notwendigkeit gerüstet.

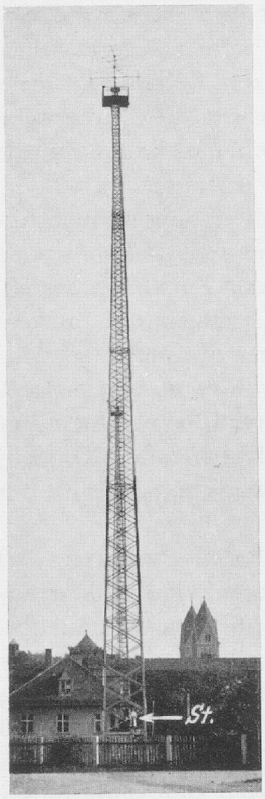


Abb. 10: Ein Beobachtungsstock (St) wurde im Innern des Gitterwerkes eines Funkturmes aufgestellt. Der Futterplatz befand sich auf der Plattform des Turmes, genau über dem Flugloch des Stockes. Die tanzenden Bienen wußten keine Richtung anzugeben.

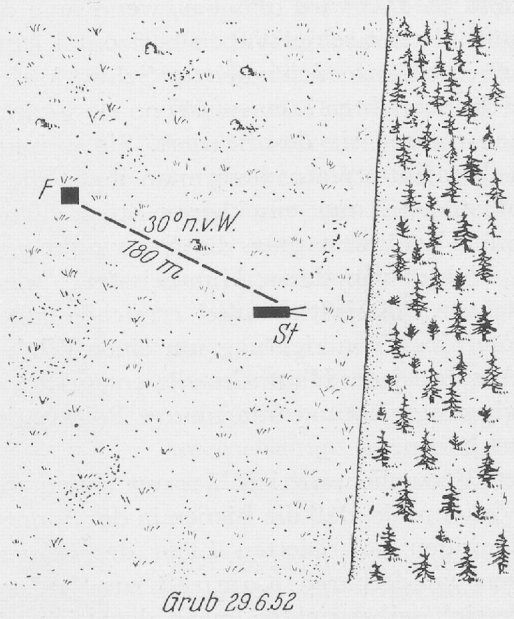
Wenn die Sonne für uns hinter Gewölk verschwindet, bleibt sie für das Bienenauge sichtbar. Dieses hat die merkwürdige Fähigkeit, auch hinter einer Wolkendecke die Sonne wahrzunehmen. Und steht sie hinter einem Wald, hinter einem Berg, ist sie durch ein Gebäude verdeckt oder schon unter den Horizont gesunken, so ist das für die Orientierung und für das Nachrichtenwesen der Bienen belanglos, wenn nur der Himmel klar oder wenigstens ein Flecken blauen Himmels sichtbar ist. Denn das Licht, das vom blauen Him-

mel kommt, ist zum großen Teil polarisiertes Licht, das heißt: die Schwingungsrichtung der Lichtstrahlen ist in bestimmter Weise ausgerichtet, verschieden an verschiedenen Himmelsstellen, und in gesetzmäßiger Abhängigkeit vom Sonnenstande. Wir wissen davon vielleicht aus der Schule, aber nicht aus unmittelbarer Anschauung, weil unser Auge nicht dafür geschaffen ist, die Schwingungsrichtung polarisierten Lichtes wahrzunehmen. Das Bienenauge aber kann es. Das wird offenbar, wenn man den Beobachtungsstock und hiermit seine Waben horizontal legt, so daß die Sammlerinnen ihre Tänze nicht nach der Schwerkraft, sondern nur nach dem Licht ausrichten können. Wenn sie weder Sonne noch Himmel sehen, tanzen sie desorientiert. Sie weisen aber sofort richtig nach dem Futterplatz, wenn man ihnen die Sonne, oder wenn man ihnen auch nur ein kleines Stück blauen Himmels sichtbar macht. Verändert man die Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes von dieser Himmelsstelle, was sich durch Vorschalten einer „Polarisationsfolie" erreichen läßt, so wechseln die Bienen sofort ihre Tanzrichtung um einen Winkelbetrag, der genau dem Abstand jener Himmelsstelle entspricht, von welcher wir die Schwingungsrichtung mit unserer Polarisationsfolie herübergezaubert haben.

Aus solchen Versuchen, die ich hier nur andeuten konnte, ergibt sich die Erkenntnis, daß die Bienen in der Sonne und in dem von ihr abhängigen polarisierten Licht des blauen Himmelsgewölbes einen wunderbaren Kompaß zur Verfügung haben, nach dem sie sich selbst richten, nach dem sie aber auch den Kameraden die Richtung weisen – auf ganz ähnliche Art, wie wir das mit einem magnetischen Kompaß machen.

Aber die Sonne hat als Kompaß eine Ungezogenheit: sie steht zu jeder Stunde des Tages wo anders. Das stört nicht, wenn es sich um kurzfristige Vorgänge handelt. Für Sammlerinnen, die 100 m vom Stock ein Zuckerschälchen ausbeuten und nach wenigen Minuten wieder zu Hause sind, spielt die kleine Änderung des Sonnenstandes in der Zwischenzeit keine Rolle. Bei ihren natürlichen Sammelflügen an Blumen sind sie aber wesentlich länger, nicht selten mehr als eine Stunde unterwegs, weil sie zahlreiche Blüten befliegen müssen. Oder wenn ein künstlicher Futterplatz an dem sie ihre Honigblase sehr rasch füllen können, etwa 6 Kilo-

meter vom Stock entfernt liegt, steht die Sonne zur Zeit des Tanzes auch schon deutlich anders als zur Zeit des vorangegangenen Hinfluges.[1] Die Sammlerinnen geben dann, wie einer meiner Schüler (Boch) kürzlich zeigen konnte, den Sonnenwinkel an, der zur Zeit des Tanzes richtig ist, und nicht den Winkel, den sie beim Hinflug gesehen haben. Sie berücksichtigen also die Ortsveränderung der Sonne.



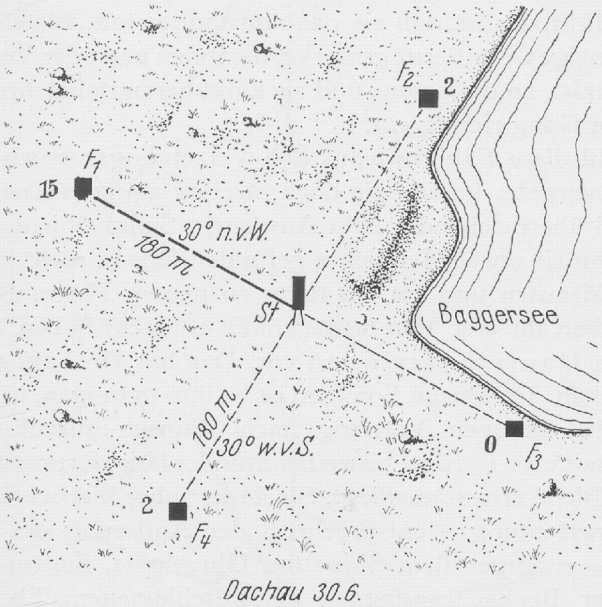
a) Ein Beobachtungsvolk (St) wurde in einer ihm unbekannten Gegend aufgestellt und mittags das Flugloch geöffnet. Am Nachmittage wurden einige numerierte Bienen beim Futterplatz F, 180 m nordwestlich vom Stock, gefüttert.

Abb. 11 (a und b) Versetzungsversuch

Wie sehr sie tatsächlich mit dieser vertraut sind, das hat sich schon vor mehreren Jahren bei unseren „Versetzungsversuchen" gezeigt. Wir haben z. B. ein Bienenvolk in eine ihm fremde

[1] Die Tanznachricht bezieht sich auf die Eindrücke, welche die Sammlerin beim Hinflug (nicht beim Rückflug) empfangen hat. Vgl. z. B. die Richtungsweisung auf horizontaler Fläche (S. 8, 9), oder die Entfernungsweisung bei Mit- und Gegenwind (S. 8).

Gegend gebracht und eine Gruppe von numerierten Bienen während einiger Nachmittagsstunden auf einem Tischchen nordwestlich vom Stock in 180 m Entfernung gefüttert (Abb. 11, a). Am nächsten Morgen fand sich das Volk abermals in eine ihm völlig



b) Am folgenden Morgen fanden sich die Bienen in eine andere, ihnen fremde Landschaft versetzt. Der Stock war in anderer Orientierung aufgestellt. Nach 4 Himmelsrichtungen waren in je 180 m Abstand vom Stock Futtertischchen (F_1–F_4) aufgestellt. Von den am Nachmittag des 29. 6. nordwestlich vom Stock gefütterten, numerierten Bienen kamen am Vormittag des 30. 6. (die meisten schon morgens zwischen 7 und 8 Uhr) 15 an den nordwestlichen Futterplatz, je zwei an den südwestlichen und nordöstlichen, keine an den südöstlichen.

Abb. 11 (a und b) Versetzungsversuche

unbekannte und ganz anders gestaltete Landschaft versetzt. Keinerlei vertraute Landmarken standen für die Orientierung zur Verfügung, und die Sonne zeigte sich im Osten, während sie am Vortag zur Zeit der Fütterung aus Südwest und West geschienen hatte. Trotzdem suchten unsere numerierten Bienen

180 m nordwestlich vom Stock nach ihrem Futter. Die anderen Himmelsrichtungen blieben nahezu oder völlig unbeachtet (Abb. 11b). Wir wollen uns nicht darüber den Kopf zerbrechen, warum die Bienen so töricht sind, auch in der anderen Gegend das Zuckerwasser in der gleichen Himmelsrichtung zu suchen. Was uns verblüfft, das ist, daß sie dazu imstande sind. Sie halten sich an die einzige Orientierungsmarke, die ihnen nach der Versetzung geblieben ist, an die Sonne, und sie kalkulieren dabei ihren tageszeitlichen Gang richtig ein.

Obwohl diese Fähigkeit aus den Versetzungsversuchen zwingend hervorgeht, kommt sie doch in einer anderen Erscheinung noch viel überraschender zum Ausdruck. Sammelbienen tanzen, auch wenn sie etwas Herrliches gefunden haben, nicht länger als wenige Minuten und starten dann zu neuem Fluge. Bei Spurbienen aber, die eine Wohngelegenheit entdeckt haben, kommen bisweilen Dauertänzerinnen vor. Das hat Dr. LINDAUER zuerst gesehen. Im letzten Sommer ist es ihm gelungen, diesen bisher höchst seltenen Vorgang nach Wunsch auszulösen. Die Schwänzeltänze werden bisweilen stundenlang fortgesetzt, ohne daß die Biene erneut ausfliegt. Sie ändert aber hierbei allmählich ihre Tanzrichtung – entsprechend der Änderung des Sonnenstandes – entgegen dem Sinne des Uhrzeigers. Sie tut es auch, wenn der Beobachtungsstock bei geschlossenem Flugloch in einem nach außen abgeschirmten Raum steht, wo weder Sonne noch Himmel zu sehen sind. Es kommt auch vor, daß die Bienen am nächsten Tag – ohne daß sie inzwischen den Kopf vor die Türe gesteckt hätten – von neuem zu tanzen beginnen (Abb. 12). Zwanzig Dauertänzerinnen, die so am nächsten Morgen aus dem Gedächtnis den derzeit gültigen Winkel zwischen dem aufgefundenen Quartier und dem Sonnenstand anzeigten, haben sich im Durchschnitt nur um 8° geirrt. Sie könnten uns nicht eindrucksvoller demonstrieren, daß sie über die Stellung der Sonne zu jeder Stunde des Tages im Bilde sind.

Das ist nur denkbar, wenn sie die Zeit richtig einzuschätzen vermögen. Auch das können sie. Wir haben schon vor 25 Jahren Bienen durch zeitgebundene Fütterung auf bestimmte Stunden dressiert. Sie kamen dann auch an Tagen, an denen überhaupt kein Futter gereicht wurde, so zu Tisch, als wenn sie eine

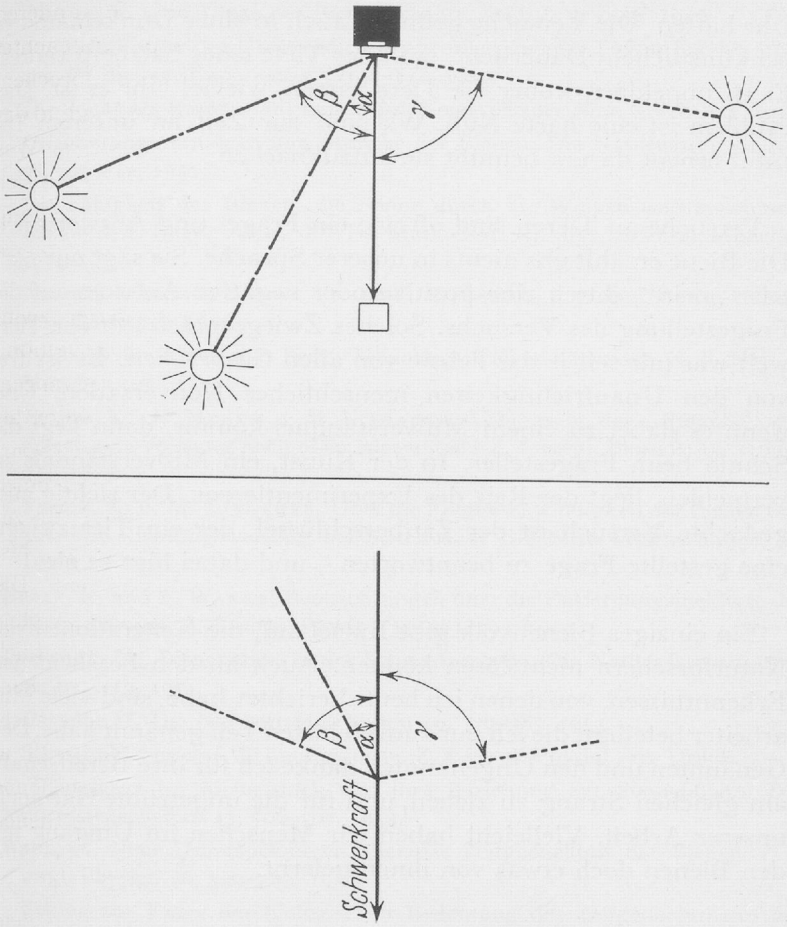


Abb. 12: Schematische Darstellung der Richtungweisung einer Dauertänzerin, die im Stock eingeschlossen war und keinen Ausblick nach dem Himmel hatte.

Unteres Bild: Tanzrichtung am frühen Nachmittag (α), am späteren Nachmittag (β) und am folgenden Morgen (γ).

Oberes Bild. Schwarz: der Bienenstock. Weißes Quadrat: Lage der von der Tänzerin angezeigten Wohnung. α, β, γ: Winkel zwischen Ziel und Sonnenstand zur Zeit der im unteren Bild dargestellten Tänze.

Uhr hätten. Die Versuche gelingen auch in einer Dunkelkammer bei künstlichem Dauerlicht, ja in der Tiefe eines Salzbergwerkes. Es ist ungeklärt, woher die Tiere wissen, wieviel Uhr es ist. Das Problem ist eine harte Nuß. Wir sind zur Zeit an unserem Institut erneut darum bemüht sie aufzuknacken.

Versuche an Tieren sind oft wie ein Frage- und Antwortspiel. Die Biene erzählt uns nichts in unserer Sprache. Sie sagt nur „ja" oder „nein", durch eine positive oder negative Antwort auf die Fragestellung des Versuchs. Solches Zwiegespräch mit der Tierwelt war mir seit je das liebste von allen Gesprächen. Es ist frei von den Unaufrichtigkeiten menschlicher Konversation. Und wenn es dabei zu einem Mißverständnis kommt, dann liegt die Schuld beim Fragesteller. In der Kunst, ein Mißverständnis zu vermeiden, liegt der Reiz des Experimentierens. Der richtig ausgedachte Versuch ist der Zauberschlüssel, der ein Tier zwingt, eine gestellte Frage zu beantworten – und dabei lügt es nie.

Ein einziges Bienenvolk gibt Rätsel auf, die Generationen von Naturforschern nicht lösen können. Auch an den bescheidenen Erkenntnissen, von denen ich heute berichtet habe, sind viele Mitarbeiter beteiligt, die ich nur zum kleinsten Teil genannt habe. Den Genannten und den Ungenannten danke ich für ihre Bereitschaft, am gleichen Strang zu ziehen, und für die ungetrübte Harmonie unserer Arbeit. Vielleicht haben wir Menschen im Umgang mit den Bienen doch etwas von ihnen gelernt.

Näheres über die hier angeschnittenen Fragen findet man u. a. in folgenden Arbeiten:

BELING, INGEBORG, Über das Zeitgedächtnis der Bienen. Z. f. vergl. Physiol. 9, 259–338, 1929.

BEUTLER, RUTH, Über den Blutzucker der Bienen. Z. f. vergl. Physiol. 24, 71–115, 1937.

– Zeit und Raum im Leben der Sammelbiene. Die Naturwissenschaften 37, 102–105, 1950.

v. Frisch, K., Die Tänze der Bienen. Österr. Zool. Z. 1, 1–48, 1946.

– Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen. Experientia 5, 142–148, 1949.

– Die Sonne als Kompaß im Leben der Bienen. Experientia 6, 210–221, 1950.

– Orientierungsvermögen und Sprache der Bienen. Die Naturwissenschaften 38, 105–112, 1951.

– Die Fähigkeit der Bienen, die Sonne durch die Wolken wahrzunehmen. Sitzungsber. Bayer. Akad. d. Wiss. Math.-Nat. Kl. 1953, 197–199, München 1954.

– Aus dem Leben der Bienen. Verständl. Wissensch. 1, 5. Aufl. Berlin-Heidelberg-Göttingen 1953.

– Symbolik im Reich der Tiere. Münchner Universitätsreden N. F. Heft 7, München 1954.

v. Frisch, K., H. Heran u. M. Lindauer, Gibt es in der „Sprache" der Bienen eine Weisung nach oben oder unten? Z. f. vergl. Physiol. 35, 219 bis 245, 1953.

v. Frisch, K. u. M. Lindauer, Über die Fluggeschwindigkeit der Bienen und über ihre Richtungsweisung bei Seitenwind. Die Naturwissenschaften, im Druck.

Heran, H. und L. Wanke, Beobachtungen über die Entfernungsmeldung der Sammelbienen. Z. f. vergl. Physiol. 34, 383–393, 1952.

Lindauer, M., Bienentänze in der Schwarmtraube. Die Naturwissenschaften 38, 509–513, 1951.

– Dasselbe II. Die Naturwissenschaften 40, 379–385, 1953.

– Schwarmbienen auf Wohnungssuche. Z. f. vergl. Physiol., im Druck.

– Dauertänze im Bienenstock und ihre Beziehung zur Sonnenbahn. Die Naturwissenschaften 41, 506–507, 1954.

Wahl, O., Neue Untersuchungen über das Zeitgedächtnis der Bienen. Z. f. vergl. Physiol. 16, 529–589, 1932.

– Beitrag zur Frage der biologischen Bedeutung des Zeitgedächtnisses der Bienen. Z. f. vergl. Physiol. 18, 709–717, 1933.