

BAYERISCHE AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

SITZUNGSBERICHTE

JAHRGANG

1955

MÜNCHEN 1956

VERLAG DER BAYERISCHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN

In Kommission bei der C. H. Beck'schen Verlagsbuchhandlung München

Beobachtungen und Versuche M. Lindauers an indischen Bienen

Von Karl v. Frisch in München

Vorgetragen am 1. Juli 1955

In Europa ist die Gattung *Apis* nur durch eine Art, durch unsere Honigbiene (*Apis mellifica* L.) vertreten. Sie kommt in mehreren Rassen vor, die sich voneinander im Aussehen und im Verhalten ein wenig unterscheiden. Auch ihre „Sprache“ weist rassenmäßige Besonderheiten auf. Italiener-Bienen (*Apis mellifica ligustica* Spin.) machen bei Futterplätzen in unmittelbarer Stocknähe ungerichtete Rundtänze, geben aber schon bei etwa 7 m Abstand ihren Kameraden die Richtung zum Futterplatz an, wobei die besondere Form der Sicheltänze auftritt; bei größerer Entfernung gehen sie in Schwänzeltänze über. Krainer Bienen (*Apis mellifica carnica* Pollm.) machen bis zu einem Abstand von etwa 50 m Rundtänze und erst bei weiterem Abstand richtungsweisende Schwänzeltänze. Ein anderer Unterschied liegt darin, daß die Italienerinnen ein etwas langsames Tanztempo haben. Aber das sind unwesentliche Differenzen. Alle Rassen unserer Honigbiene haben die gleiche, erstaunliche Gabe, den Artgenossen die Lage eines Zieles so genau anzugeben, daß sie selbst einen viele Kilometer weit entfernten blühenden Strauch oder eine Erdhöhle (als Nistgelegenheit) in kürzester Zeit auffinden können. Das ist möglich, weil sie einander sehr genau mitteilen können, wie weit und in welcher Richtung sie fliegen müssen.

Für das Folgende ist es wichtig, sich die Grundzüge dieser Nachrichtenübermittlung zu vergegenwärtigen.

Der Rhythmus des Schwänzeltanzes wird mit zunehmender Entfernung des Zieles in gesetzmäßiger Weise verlangsamt, so daß aus dem Tanztempo die Flugweite zu entnehmen ist. Die Richtung wird mit Bezug auf den Sonnenstand mitgeteilt, wobei zwei Möglichkeiten zu beachten sind: beim Tanz auf horizontaler Unterlage, der nur unter besonderen Umständen vorkommt, zeigt

die Tänzerin durch ihren Schwänzellauf direkt die Flugrichtung an, indem sie den gleichen Winkel zur Sonne einhält, wie vorher beim Flug nach dem Ziel. Beim üblichen Tanz auf der vertikalen Wabenfläche im finsternen Stock transponiert sie den Winkel zum Sonnenstand auf den Winkel zur Schwerkraft, sie wählt also eine Ausdrucksweise, die der lotrechten Tanzfläche sinnvoll angepaßt ist und auch im Dunklen verstanden wird. Hinzu kommt noch, daß die Stockgenossen durch den an der Tänzerin haftenden Blumenduft erfahren, nach welcher Blütensorte sie am angegebenen Ort zu suchen haben.¹

Es war zu vermuten, daß der Tanz auf horizontaler Fläche mit seiner Richtungsweisung direkt nach dem Ziel die ursprünglichere Verständigungsweise ist.² Da aber vergleichbare Vorgänge bei verwandten sozialen Insekten nicht bekannt waren, fehlten tatsächliche Anhaltspunkte für die phylogenetische Entwicklung der „Bienensprache“. Nach solchen zu suchen, war ein lange gehegter Wunsch. Am ehesten waren sie bei anderen Arten der Gattung *Apis* zu erwarten. Solche gibt es aber nur in der Urheimat unserer Bienen, im südlichen Asien und auf den vorgelagerten Inseln. Ich habe deshalb meinen Mitarbeiter Dr. Martin Lindauer zu einer Studienreise nach Ceylon veranlaßt. Die *Rockefeller Foundation* hat das Unternehmen finanziell ermöglicht.

Es gibt 3 indische *Apis*-Arten: *Apis indica* F. steht unserer *Apis mellifica* am nächsten und unterscheidet sich von dieser kaum in ihrer Bau- und Lebensweise. Sie vertritt in jenen Ländern als „Haustier“ unsere Honigbiene. Wie diese nistet sie, wild lebend, in hohlen Bäumen, die ihnen der Imker zur eigenen Bequemlichkeit durch Holzkästen oder Strohkörbe ersetzt. In solchen natürlichen oder künstlichen Höhlen errichten sie ihren Bau aus mehreren parallel angeordneten Wachswaben. *Apis*

¹ K. v. Frisch, Sprechende Tänze im Bienenvolk, Verlag d. Bayer. Akad. d. Wissensch., München 1955.

² K. v. Frisch, Orientierungsvermögen und Sprache der Bienen, Die Naturwissensch. 38, 1951, 105-112 (S. 106). — Die wechselseitigen Beziehungen und die Harmonie im Bienenstaat, Vortrag beim Colloquium „Structure et Physiologie des Sociétés animales“, Paris 1950, Coll. intern. d. Centre Nat. de la Recherche Scient. 34, Paris 1952, 271-292 (S. 285, 286).

dorsata F., die Riesenhonigbiene, und *Apis florea* F., die Zwerg-honigbiene, bauen dagegen nur eine einzige, gleichfalls vertikal hängende Wabe, die stets frei, ohne Hülle, meist an Zweigen oder (bei *A. dorsata*) auch an überhängenden Felsen errichtet wird.

Alle drei indischen Bienenarten haben, wie Lindauer fand, im Grunde die gleiche „Tanzsprache“ wie unsere Bienen. Sie zeigen nahe gelegene Ziele durch einen Rundtanz, ferne durch einen richtungsweisenden Schwänzeltanz an. Hierbei ist aber „nahe“ gegen „fern“ in verschiedener Weise abgegrenzt. Wir fanden ja in dieser Hinsicht schon bei den Rassen unserer Honigbiene Differenzen: Krainer-Bienen geben erst bei einer Entfernung von etwa 50 m, Italienerinnen schon bei etwa 7 m eine Richtungsweisung. Die indischen Bienen übertreffen noch unsere Italienerinnen, indem die kleine *Apis florea* schon bei einem Zielabstand von etwa 5 m, die Riesenhonigbiene, *A. dorsata*, bei etwa 3 m und *Apis indica* sogar schon bei 2 m Entfernung gerichtete Schwänzeltänze macht. Rundtänze bleiben der allernächsten Nestumgebung vorbehalten.

Die Entfernung des Zieles wird auch bei den indischen Bienen durch den Tanzrhythmus angezeigt, wobei aber jede Art ihre eigenen Schlüsselwerte hat. Auch solches kennen wir ja schon als Rassenmerkmal bei *A. mellifica*. Die Italienerinnen tanzen bei gleicher Entfernung ein wenig langsamer als die Krainer-Bienen. *Apis dorsata* ist noch etwas gemächlicher, bedeutend langsamer tanzt *Apis indica* und am langsamsten die Zwerg-honigbiene. Vielleicht steht dieser Gegensatz mit der geringeren Flugweite der tropischen Bienen in Zusammenhang. Unsere Honigbienen haben einen normalen Aktionsradius von 2 bis 3 km um ihren Heimatstock und fliegen unter besonderen Umständen sogar nach 10 km entfernten Futterquellen. Sie müssen für nahe Ziele ein rascheres Tanztempo anschlagen, um bei großen Entfernungen nicht allzu langsam zu werden. *A. indica* ließ sich dagegen in Lindauers Versuchen nicht weiter als 700 bis 800 m vom Stock weglocken. Auch Tänzerinnen, die von natürlicher Tracht kamen, zeigten durchwegs Flugziele näher als 700 m an. Bei *Apis florea*, die am langsamsten tanzt, blieb die Flugweite unter 400 m.

Diese artspezifischen Unterschiede in der Tanzweise sind von quantitativer Art und nicht überraschend. Viel interessanter war eine andere Entdeckung: Die Zwerghonigbiene ist *nicht* imstande, beim Tanz auf der vertikalen Wabenfläche den Winkel zur Sonne auf den Winkel zur Lotrechten zu transponieren. Unter normalen Umständen tanzt sie auch gar nicht auf der Wabenfläche, sondern oben auf dem First der Wabe, wo bei reger Sammeltätigkeit die anderen Bienen eine horizontale Plattform bilden. Auf dieser horizontalen Tanzfläche zeigt *Apis florea* die Richtung zum Futterplatz an, indem sie beim Schwänzellauf direkt nach dem Ziel weist. Neigt man die Wabe nach der Seite, oder dreht man sie um ihre Querachse, so laufen alle Tänzerinnen nach der *jetzt* am höchsten liegenden Stelle, wo durch eine Bienenansammlung rasch eine neue Plattform gebildet wird. Setzt man einen gläsernen Dachreiter auf den First der Wabe und zwingt so die Bienen auf die vertikale Wabenfläche, so sind ihre Tänze stark gehemmt und nicht nach der Schwerkraft ausgerichtet, sondern auch jetzt nach dem Licht, was zu Mißweisungen führt. Deckt man über den gläsernen Dachreiter ein weißes Tuch und nimmt den Bienen so die Sicht nach der Sonne und dem blauen Himmel, so machen sie auf der vertikalen Wabenfläche völlig desorientierte Schwänzeltänze.

In der Tatsache, daß diese primitivere Biene nur eine Richtungsweisung auf horizontaler Fläche kennt, sehen wir eine Bestätigung unserer Vermutung, daß diese Form des Tanzes die phylogenetisch ältere ist. Nur *Apis florea* beschränkt sich auf das unmittelbare Hinzeigen nach dem Ziel. *Apis indica* und *Apis dorsata* pflegen auf der vertikalen Wabenfläche zu tanzen und transponieren den Winkel zur Sonne nach dem gleichen Schlüssel wie unsere Bienen auf die Richtung der Schwerkraft. – Nun ist auch verständlich, warum die Zwerghonigbiene ihre Nester stets unter freiem Himmel, in lichtem Gebüsch anlegt. Sie muß von ihrem Bau aus nach dem Himmel sehen können, wobei auch das polarisierte Licht von einer blauen Stelle für das Erkennen des Sonnenstandes genügt.

Die *Apis*-Arten sind nicht die einzigen sozial lebenden Bienen. Bei uns gibt es noch die Hummeln. Ihre staatliche Organisation reicht nicht entfernt an jene der Honigbienen heran. Alles Su-

chen nach einer Vorstufe der „Bienensprache“ war bei ihnen bisher vergeblich. Eine andere, sehr artenreiche Familie ist die der „stachellosen Bienen“, der *Meliponiden*. Sie kommen in weltweiter Verbreitung vor, aber nur in tropischen und subtropischen Gebieten. Im Gegensatz zu unseren Bienen bauen sie horizontale Waben, zum Teil auch nur unregelmäßige Zellhaufen. Die Brutpflege ist primitiver als bei Honigbienen. Ihre Nester legen sie meist im Dunklen an, in hohlen Bäumen, Felslöchern oder unter der Erde.

Lindauer konnte bei seinem halbjährigen Tropenaufenthalt den Meliponiden nicht sehr viel Zeit widmen. Aber mit einer der beiden auf Ceylon heimischen Arten – *Trigona iridipennis* F. Smith – waren einige Versuche möglich. Er fand, wie wir gehofft hatten, eine noch wesentlich einfachere Form wechselseitiger Verständigung. Ein richtiger Tanz war bei *Trigona* nicht zu beobachten. Aber die Sammlerinnen liefen nach der Heimkehr im Nest aufgeregt herum, und wenn sie zum Flugloch eilten, kehrten sie öfters um und suchten unter schüttelnden Bewegungen Kontakt mit Nestgenossen. Dabei sagen sie ihnen nichts über die Entfernung der entdeckten Futterquelle und nichts über die Richtung, in der sie zu suchen ist. Und doch bringen sie eine vielsagende Botschaft mit: den spezifischen Duft der beflogenen Blüten, der ihrem Körper anhaftet. Das geht klar aus folgenden Versuchen Lindauers hervor:

Wenn er einer Schar gezeichneter Bienen an einem Futterplatz, dem etwas Pfefferminzduft beigegeben war, z. B. 50 m vom Nest Zuckerwasser bot, so wurden die Nestgenossen alarmiert und zum Ausfliegen veranlaßt. Kontrollschälchen mit Pfefferminzduft, die in gleicher Entfernung, aber in anderer Richtung aufgestellt waren, wurden angenähert ebenso zahlreich von den ausschwärmenden Neulingen angefliegen wie der Futterplatz selbst. War ein Kontrollschälchen in der Richtung des Futterplatzes, aber erheblich näher am Nest aufgestellt, so kamen hier – ganz anders als bei der Honigbiene – viel mehr Neulinge als am Futterplatz. Kontrollschälchen mit Lavendelduft blieben dagegen nach jeder Richtung unbeachtet.

Die Verständigung über die aufgefundene Blütensorte durch den am Körper haftenden spezifischen Blütenduft spielt auch bei

der Honigbiene eine wichtige Rolle. Es ist zweifellos das Element der Bienensprache, das die geringsten geistigen Anforderungen stellt. Und eben dieses tritt uns hier bei einer primitiven Meliponidenart als Wurzel der „Bienensprache“ entgegen. Es wird sich lohnen, die „vergleichenden Sprachstudien“ bei dieser artenreichen Familie weiter auszudehnen.

Neben diesen Untersuchungen hatte die Tropenreise noch andere Ziele.

Bei der Richtungsweisung verkünden die Tänzerinnen ihren Kameraden den Winkel zwischen der Flugrichtung und der Himmelsrichtung, in der zur Zeit die Sonne steht. Wir waren neugierig, wie sie sich aus der Affäre ziehen würden, wenn die Sonne im Zenit steht. Sie haben für dieses Problem eine ebenso einfache wie wirksame Lösung gefunden: sie bleiben über Mittag zu Hause. Die Mittagspause in der Flugtätigkeit war nur in den zwei Wochen des höchsten Sonnenstandes zu bemerken.

Lindauer gab sich mit dieser Beobachtung nicht zufrieden. Indem er einem Volk von *Apis indica* auf einem Futtertischchen mehrmals am Tage nur kurze Kostproben, mittags aber eine ausgiebige Mahlzeit bot, konnte er sie auf die Mittagszeit dressieren und auch zum Ausflug bewegen, als die Sonne im Zenit stand. Sie machten nach der Heimkehr völlig desorientierte Schwänzeltänze auf der vertikalen Wabenfläche. Das war ja nach unseren Vorstellungen zu erwarten. Aber man ist doch immer froh, wenn man seine Überzeugung von einer neuen Seite her bestätigt findet.

Die Versuche brachten noch ein interessantes Nebenergebnis. Die Tänzerinnen waren desorientiert, wenn die Sonne im Zenit stand. Aber bereits eine Differenz um 2° bis $2\frac{1}{2}^\circ$ von ihrem höchsten Stand war ausreichend für eine treffende Richtungsweisung. Dieser Winkel entspricht recht genau der Divergenz der optischen Achsen benachbarter Einzelaugen. Das menschliche Auge ist nicht fähig, unter solchen Umständen bereits zu erkennen, in welcher Richtung die Sonne steht. Die Eignung des Facettenauges zur astronomischen Winkelmessung wird hier besonders offenkundig.

Das Tanzverhalten der Bienen weicht natürlich, wenn die Sonne durch den Zenit geht, sehr auffällig von dem Benehmen

ab, das wir in unseren Breiten zu sehen gewohnt sind. Hier ändert sich die Richtung des Schwänzellaufes vom Morgen bis zum Abend allmählich entgegen dem Drehsinn des Uhrzeigers um die Winkelbeträge, um die sich gleichzeitig der Sonnenazimut ändert. Unter der Tropensonne behalten die Bienen am Tage des Zenitdurchganges – und praktisch etwa eine Woche zuvor und danach – den ganzen Vormittag dieselbe Tanzrichtung bei, da ja die Sonne dauernd im Osten steht; dann kommt – wenn man sie zum Ausfliegen bringt – beim Zenitstand der Sonne eine kurze, etwa 20 Minuten währende Zeit desorientierter Tänze, worauf die Richtung des Schwänzellaufes für den ganzen Nachmittag nach der Gegenseite umschlägt.

Der Tag des Zenitdurchganges war in Peradeniya, wo Lindauer seine Versuche durchführte, der 9. April. Vorher steht dort die Sonne zu Mittag im Süden, nachher im Norden. Das gibt die Möglichkeit, mit Hilfe des Flugzeuges die Sonne am Himmel von einem Tag zum anderen aus Nord nach Süd zu versetzen und so unsere Vorstellungen von der Orientierungsweise der Bienen zu überprüfen.

Lindauer fütterte in Peradeniya gezeichnete Bienen einige Tage um die Mittagszeit auf einem Tischchen *nördlich vom Stock*. Dann begab er sich mit dem Bienenvolk am 23. April per Flugzeug von Ceylon nach Poona in Indien. Am 24. April stand die Sonne mittags am Versuchsort in Ceylon $5^{\circ} 35'$ nördlich, in Poona $5^{\circ} 35'$ südlich vom Zenit. Der Meridiandurchgang war in Poona um 12 Uhr 30 nach indischer Zeit. Um 11 Uhr 45 war der Stock aufgestellt und das Flugloch wurde geöffnet. Nach allen vier Himmelsrichtungen waren in der gewohnten Entfernung Futtertischchen aufgestellt. Von 11 Uhr 45 bis 12 Uhr 02 erschienen 3 von den gezeichneten Bienen am *nördlichen* Futterplatz. Um diese Zeit war die Sonne für die Bienen noch deutlich in östlicher Richtung zu sehen und sie suchten das Futter – wie in Peradeniya um diese Zeit – etwa 90° links von der Sonne. Von 12 Uhr 13 bis 12 Uhr 24, als die Sonne südlich stand, kamen 3 weitere gezeichnete Bienen, und nun an den *Südplatz*.

Leider haben von allen übrigen in Ceylon dressierten Bienen in der Versuchszeit nur noch 2 den Stock verlassen. Eine von diesen erschien um 12 Uhr 19 am Nordplatz, war aber schon um

11 Uhr 45 (bei östlichem Sonnenstand) ausgeflogen und nicht mehr zum Stock zurückgekommen, die andere ist verschollen. Vermutlich war die große, vom Standort in Ceylon nicht gewohnte Hitze (42° im Schatten) der Grund für die kümmerliche Fluchtätigkeit. Aber auch die wenigen Bienen, die zur Zeit des höchsten Sonnenstandes den Norden Ceylons mit dem Süden Indiens verwechselt haben, stützen den Schluß, den wir aus unseren bisherigen Versetzungsversuchen gezogen haben: daß sich die Bienen beim Fehlen brauchbarer Landmarken allein nach der Sonne richten.