ORDEN POUR LE MÉRITE
FÜR WISSENSCHAFTEN UND KÜNSTE

REDEN UND GEDENKWORTE

ZWEITER BAND
1956/1957

VERLAG LAMBERT SCHNEIDER · HEIDELBERG

VORTRAG VON

KARL RITTER VON FRISCH

KARL RITTER VON FRISCH

DIE BIENEN UND IHR HIMMELSKOMPASS

—

Wenn wir nachts in einer fremden Gegend angekommen sind und am Morgen zum erstenmal ausgehen, schauen wir uns gut um, damit wir wieder heimfinden. Wir suchen uns das Bild des Hauses einzuprägen, in dem wir Unterkunft gefunden haben, vielleicht auch eine Baumkrone in seiner Nachbarschaft, einen Kirchturm oder andere Wegmarken. Bienen machen es ebenso, wenn sie ihre Wohnung zum erstenmal verlassen. Sie merken sich zu ihrer Orientierung das Aussehen des Bienenstockes und auffällige Landmarken in seiner Umgebung.

Bei längerem Marsch in einer unbekannten Landschaft benützen wir den Kompaß, um die gerade Richtung einzuhalten. Insekten auch! Sie gebrauchen den Kompaß der alten Seefahrer und Naturvölker: sie steuern nach der Sonne. Daß es bei Ameisen so etwas gibt, weiß man schon seit fast 50 Jahren. Wenn eine Ameise ihr Nest verläßt, um einen Erkundungsspaziergang zu machen, so kann sie sich in einem unübersichtlichen, oder an Wegmarken armen Gelände die geradlinige

Fortbewegung sichern, indem sie auf die Stellung der Sonne achtet und den gleichen Winkel zu ihr beibehält. Ein eklatanter Beweis für diese Tatsache wurde durch folgendes Experiment geliefert: man schirmte den wandernden Ameisen die Sonne ab und zeigte sie ihnen von der entgegengesetzten Seite im Spiegel. Da machten sie sofort kehrt und setzten ihren Weg in spiegelbildlich falscher Richtung fort (24)*. Läßt man sie ungestört, so stellen sie sich, sobald sie weit genug gelaufen sind, von sich aus auf den spiegelbildlichen Sonnenstand um und finden so zum Nest zurück. Für Bienen ist das gleiche Verhalten nachgewiesen. Man hat einen Stock in einer weiten ebenen Wiese ohne auffällige Landmarken aufgestellt und z. B. 150 m entfernt in nördlicher Richtung einen Futterplatz angelegt. Einige Bienen, die hier gerade beschäftigt waren, wurden samt dem Futterschälchen rasch an ihren Stock zurückgebracht. Als sie vollgesogen waren, flogen sie nach Süden davon, also in der Richtung, die sie vom gewohnten Futterplatz heimgeführt hätte; nun aber flogen sie von ihrer Wohnung fort und nach einer Strecke von 150 m suchten sie herum in der Meinung, daß sie nun zu Hause sein müßten (29). Solche Art der Navigation funktioniert recht gut, solange die Bienen oder Ameisen nicht von Zoologen belästigt werden, deren Eingreifen von der Natur nicht vorgesehen ist.

Bienen haben den Gebrauch des Himmelskompasses zu einer Vollkommenheit entwickelt, von der wir noch vor wenigen Jahren keine Ahnung hatten. Da ist zunächst die Schwierigkeit, daß ja die Sonne nicht, wie die Magnetnadel, stets nach derselben Richtung zeigt. Sie ändert ihre Stellung mit dem Tageslauf. Sie kann also entweder nur für kurze Ausflüge als

* Die Zahlen beziehen sich auf die Nummern des Literaturnachweises auf S. 159.

Kompaß dienen, für eine Zeitspanne, in der sie praktisch an derselben Stelle bleibt, oder man muß die Tageszeit kennen und mit dem Standort der Sonne zu jeder Stunde des Tages vertraut sein; dann freilich wird sie zum vollendeten Kompaß. Daß Bienen die Tageszeit kennen, wissen wir schon lange. Man kann eine Gruppe von Sammlerinnen an einen künstlichen Futterplatz mit Zuckerwasser gewöhnen. Durch regelmäßige Fütterung z. B. nur von 10—12 Uhr lassen sie sich in wenigen Tagen dahin erziehen, daß sie um diese Zeit zu Tisch kommen und den übrigen Tag im Stock bleiben. Sie suchen auch hartnäckig nur zur Dressurzeit am gewohnten Platz, wenn eines Tages überhaupt kein Futter geboten wird. Die Vermutung liegt nahe, daß sie sich nach dem Sonnenstand über die Tageszeit orientieren. Aber so ist es nicht. Der Versuch gelingt auch, wenn sich die Bienen und ihr Futterplatz in einem geschlossenen Raum befinden, in einer großen Dunkelkammer, die mit künstlichem Licht Tag und Nacht gleichmäßig erhellt ist. Sie scheinen ihre Uhr in sich zu haben (2, 28). Oder nehmen sie etwa den Sonnenstand auch in der Dunkelkammer wahr, mit einem uns unbekannten Sinn für eine durchdringende Strahlung? Um diese Frage zu entscheiden, plante ich vor 20 Jahren den Versuch, Bienen in Hamburg auf eine bestimmte Stunde zu dressieren und dann auf einem Ozeandampfer zu prüfen, ob sie nach Hamburger Zeit oder nach der jeweiligen Ortszeit kommen (4). Das Experiment war damals vorbereitet und eine Stipendiatin sollte es auf ihrer Überfahrt nach Amerika durchführen. Es scheiterte daran, daß sie seekrank wurde. Erst 1955 konnte mein Mitarbeiter Dr. M. Renner den alten Plan verwirklichen, wobei er sich die technischen Fortschritte des Verkehrswesens zunutze machte: er dressierte seine Bienen in Paris in einer künstlich beleuchteten Dunkelkammer; dann flog er

mit ihnen nach New York, wo ein genau entsprechender Dunkelraum vorbereitet war und ihr Verhalten schon am Tag nach der letzten Pariser Fütterung geprüft werden konnte. Sie kamen nach Pariser Zeit zu Tisch und nicht 5 Stunden später nach New Yorker Ortszeit. Sie haben also wirklich eine »innere Uhr« (23, 23a).

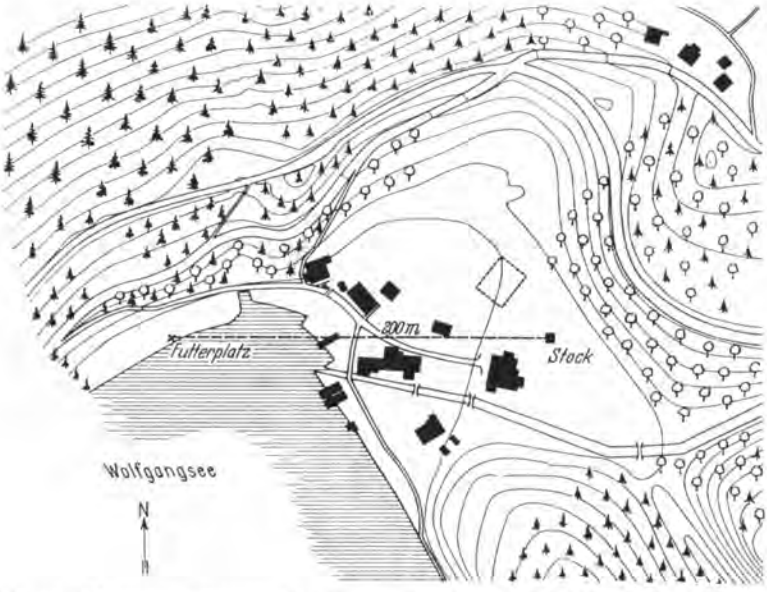


Abb. 1a. Versetzungsversuch, Brunnwinkl am Wolfgangsee. Wiesenfläche mit Häusern (schwarz), von steilen Waldhängen umgeben. ------ Fluglinie vom Bienenstock zum Futterplatz 200 m West.

Daß sie überdies mit dem täglichen Gang der Sonne vertraut sind, geht aus einem Versuch hervor, den wir erstmals 1949 ausgeführt haben — ich muß sagen, mehr aus einem dunklen Drange als in der Überzeugung, daß dabei etwas herauskommen würde. Mein Beobachtungsstock stand an einer Bucht des Wolfgangsees. Eine Gruppe von numerierten Bienen war seit einer Reihe von Tagen an einen Futterplatz 200 m westlich

vom Stock gewöhnt (Abb. 1 a). Eines Morgens versetzten wir das Volk in eine viele Kilometer weit entfernte, den Bienen unbekannte, ganz andersartige Landschaft. Nach allen vier Himmelsrichtungen waren, je in einer Entfernung von 200 m,

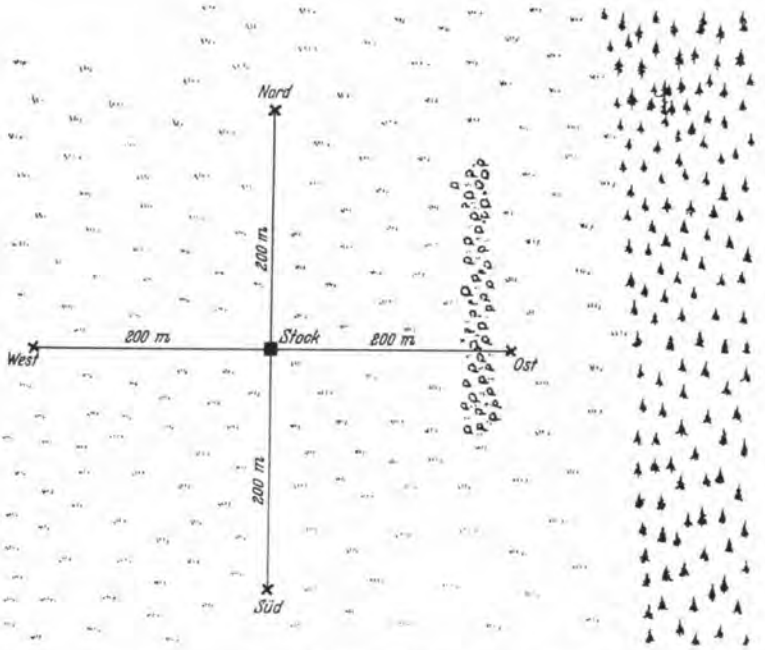


Abb. 1b. Der Bienenstock nach seiner Versetzung in eine andersartige, den Bienen unbekannte Landschaft. Futtertischchen stehen in allen 4 Himmelsrichtungen. Als einziger Anhaltspunkt für ihre Orientierung haben die Bienen die Sonne. Sie suchen auch hier das Futter im Westen.

Futtertischchen aufgestellt, wo Beobachter alle ankommenden Bienen abzufangen und nach ihrer Nummer zu verzeichnen hatten (Abb. 1 b). Die vorher nach Westen dressierten Bienen fanden keinerlei vertraute Landmarken, nach denen sie sich hätten orientieren können. Die Sonne blieb ihr einziger

Anhaltspunkt, um die Himmelsrichtung wiederzufinden, die sich an den vorangegangenen Tagen als lohnend erwiesen hatte. Aber sie stand nun im Südosten, während sie sich bei den letzten Flügen des Vortages dem westlichen Horizont genähert hatte. Trotzdem suchten unsere Sammlerinnen das Futter am westlichen Futtertischchen. Sie haben also den Tagesgang der Sonne berücksichtigt (8). — Wir haben den Versuch seit damals oft wiederholt. Er gelingt auch dann, wenn man die Bienen in einer ihnen unbekannten Gegend nur einige Nachmittagsstunden fliegen läßt und in eine bestimmte Himmelsrichtung dressiert. Am nächsten Morgen in eine fremde Gegend versetzt, suchen sie sofort, zu früher Tageszeit, in derselben Kompaßrichtung, die sie am Nachmittag vorher gelernt haben und stellen sich hierbei in einem Winkel zur Sonne ein, den sie vorher beim Beflug ihrer Futterstelle noch nicht eingehalten hatten.

Das klingt unwahrscheinlich. Vielleicht sind Sie skeptisch. Wir waren es auch. Man wünscht sich eine Probe aufs Exempel. Man sollte für die dressierten Bienen die Sonne am Himmel versetzen und sehen, ob sie dann eine falsche Richtung einschlagen. Mein Mitarbeiter Dr. M. LINDAUER benützte einen Tropenaufenthalt auf Ceylon, um das zu machen. Er dressierte seine Bienen bei Peradeniya (Ceylon) mehrere Tage um die Mittagszeit auf einen nördlich gelegenen Futterplatz und brachte sie in der Nacht vom 23. auf den 24. April mit dem Flugzeug nach Poona in Indien. An diesem Tage ging die Sonne mitwegs zwischen beiden Orten durch den Zenit. Sie stand um 12 Uhr mittags für Peradeniya 5° 35′ im Norden, von Poona gesehen 5° 35′ im Süden. Die in Ceylon nach Norden dressierten Bienen suchten nun in Poona mittags ihren Futterplatz im Süden. Sie haben sich also wirklich nach der

Sonne orientiert und nach der Versetzung ohne Bedenken die falsche Himmelsrichtung eingeschlagen (17).

Man kann sie aber auch in Verlegenheit bringen, so daß sie nicht wissen, wo sie hin sollen. Bei seiner Rückkehr von Ceylon nahm LINDAUER Bienen mit nach München. Das bedeutete für sie nicht nur eine Versetzung in eine andere geographische Breite, sondern auch einen Transport um 69 Längengrade nach Westen und da sie nicht, wie RENNERS Bienen, in einer abgeschlossenen Kammer, sondern unter freiem Himmel flogen, so ging nun ihre innere Uhr für München um $4^1/_2$ Stunden voraus und paßte nicht zum örtlichen Sonnenstand. Auf einen bestimmten Futterplatz dressiert und dann in fremdes Gelände verbracht, fanden sie die gewohnte Richtung nicht und suchten desorientiert nach verschiedenen Seiten.

Bleibt das nun so? Oder können sie sich den veränderten Verhältnissen anpassen und umlernen? Nach einigen Wochen hatte eine Wiederholung des gleichen Versuches ein positives Ergebnis. Sie waren in der Zwischenzeit mit dem Münchner Himmel bekanntgeworden. Es ist noch ungewiß, ob die alten Bienen umgelernt haben, oder ob es die frisch geschlüpfte Jugend war, die das Problem gelöst hat. Arbeitsbienen werden ja im Sommer nur wenige Wochen alt. Täglich sterben sie zu vielen Hunderten in einem Bienenvolk und finden Ersatz aus dem reichen Brutnest. Obwohl Insekten ausgeprägte Instinkttiere sind, denen wunderbare Fähigkeiten fix und fertig in die Wiege gelegt werden, haben sie in ihren jungen Tagen einiges zu lernen — darunter auch den Tageslauf der Sonne in jener Gegend, in die sie hineingeboren sind. Das zeigt sich, wenn man sie von ihrer Geburt an in einem künstlich beleuchteten Kellerraum aufzieht, wo sie weder Sonne noch Himmel sehen können. In die Freiheit gebracht, versagen sie im

Versetzungsversuch und erst, nachdem sie einige Tage die Sonne beobachten konnten, meistern sie den Himmelskompaß (17). Da sich die Bienen sowohl nach der Sonne, wie auch nach irdischen Landmarken richten, waren wir neugierig, welche

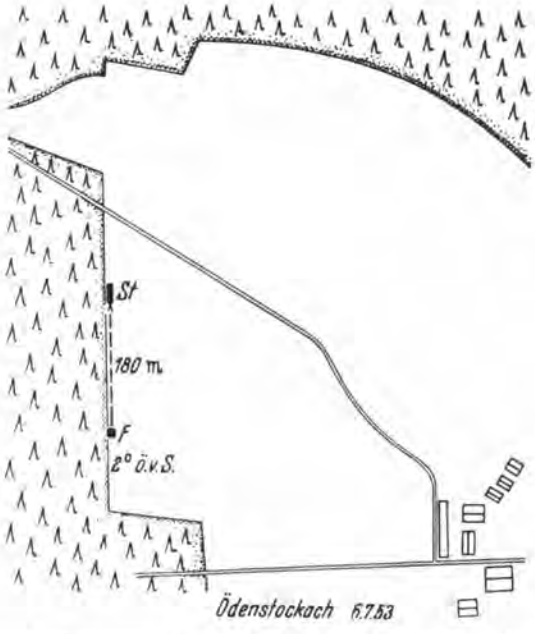


Abb. 2a. Versetzungsversuch zur Klärung der relativen Bedeutung von Landmarken und Sonnenstand für die Orientierung. Von einem Bienenstock (*St*) wird eine Gruppe von Bienen entlang eines nordsüdlich verlaufenden Waldrandes an einen 180 m südlich gelegenen Futterplatz (*F*) dressiert.

von beiden Orientierungsweisen für sie größere Bedeutung hat. Das kann man erfahren, wenn man Himmel und Erde miteinander in Konkurrenz setzt. Wir haben z. B. ein Bienenvolk an einem Waldrand aufgestellt, der an eine große freie Wiesenfläche grenzt und eine numerierte Gruppe von Bienen am

Nachmittag entlang dem Waldrand auf eine südlich gelegene, 180 m entfernte Futterstelle dressiert (Abb. 2a). Am nächsten Morgen versetzten wir das Volk nach einer ihm unbekannten Gegend, wo ein sehr ähnlicher Waldrand in west-östlicher Richtung verläuft. Würden die Bienen nun, dem Himmelskompaß folgend, ins freie Feld hinaus nach Süden fliegen, oder

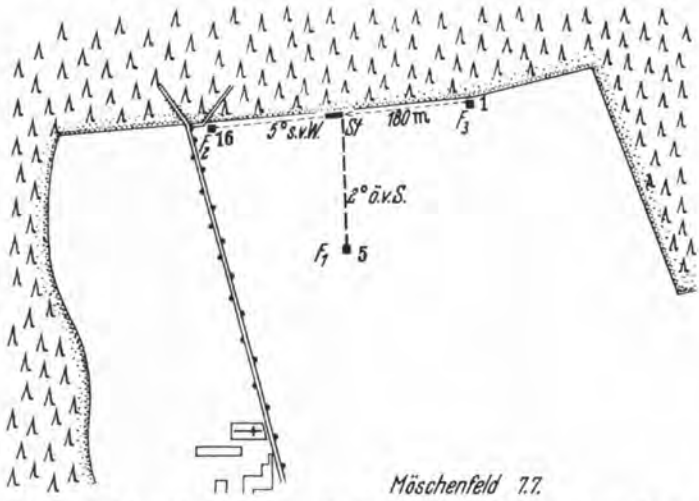


Abb. 2b. Am folgenden Tag wurde das Bienenvolk in einer ihm unbekannten Landschaft an einen west-östlich verlaufenden Waldrand gebracht. In 3 Himmelsrichtungen waren Futtertischchen (F_1—F_3) aufgestellt. Die meisten Bienen (16) folgten dem Waldrand, nur wenige (5) richteten sich nach dem Himmelskompaß und flogen ins freie Feld hinaus nach Süden.

den Waldrand als Leitlinie benützen, den sie tags zuvor bei ihren Flügen nach dem Futterplatz stets zur rechten Seite gehabt hatten, und im Westen suchen? Die überwiegende Mehrheit folgte dem Waldrand (Abb. 2b). Sie verhielten sich ebenso in einem anderen Versuch, als die Fluglinie in einem Abstand von 60 m parallel zum Waldrand nach dem Futterplatz führte.

Aber wenn der Wald 200 m entfernt lag, war er als Landmarke schon zu unscheinbar. Er wurde in der Konkurrenz vom Himmelskompaß ausgestochen. Die Bienen flogen im Versetzungsversuch ins freie Feld hinaus nach Süden. So kann man verschiedenartige Landmarken mit dem Sonnenstand in Konflikt bringen und ihr Gewicht daran messen, ob die irdische oder die himmlische Orientierungsweise den Sieg davonträgt (12).

In seiner vollen Bedeutung für die Bienen wird der Himmelskompaß erst klar, wenn man ihn im Zusammenhang mit ihrer sozialen Gemeinschaft betrachtet. Als einzige unter den staatenbildenden Insekten benützen sie diesen Kompaß nicht nur für die eigene Orientierung, sondern auch zur Benachrichtigung ihrer Kameraden über die Himmelsrichtung, in der sie ein lohnendes Ziel finden. Zugleich teilen sie ihnen mit, wie weit es vom Stock entfernt ist. Mit dieser Leistung stehen sie im gesamten Tierreich einzig da. Nur der Mensch kann einem anderen die Lage eines Zieles beschreiben. Die Biene bedient sich freilich keiner artikulierten Wortsprache. Aber sie hat eine vollendete Ausdrucksweise entwickelt, von einer Form, die ihrer Organisation angemessen ist.

Sammlerinnen, die eine lohnende Futterquelle gefunden haben, alarmieren ihre Stockgenossen durch Tänze auf den Waben. Liegt die Futterquelle in unmittelbarer Nähe des Heimatstockes, so machen sie Rundtänze. Sie trippeln in engen Kreisen abwechselnd rechts herum und links herum (Abb. 3, links). Der Rundtanz ist für müßige Kameraden die symbolische Aufforderung, auszufliegen und um den Stock herum zu suchen, wobei ihnen unter natürlichen Bedingungen durch den der Tänzerin anhaftenden Blütenduft zugleich die Blumensorte bekanntgegeben wird, nach der sie suchen sollen. Liegt

der Fundort weiter als 50—100 m vom Heimatstock entfernt, so tritt an die Stelle des Rundtanzes der Schwänzeltanz. Die Biene läuft einen Halbkreis, dann geradlinig und lebhaft schwänzelnd zum Ausgangspunkt zurück, einen Halbkreis nach der anderen Seite, wieder im Schwänzellauf zurück usw. (Abb. 3, rechts). Der Rhythmus des Schwänzeltanzes wird mit dem zunehmenden Abstand des Zieles in gesetzmäßiger Weise verlangsamt und gibt so durch das Tanztempo den anderen

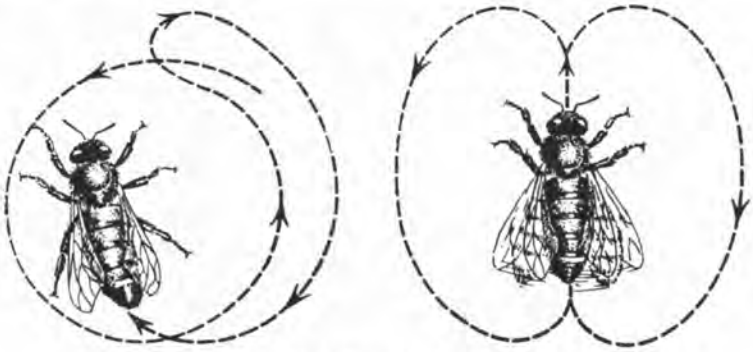


Abb. 3. Rundtanz (links) und Schwänzeltanz (rechts).

Bienen die Entfernung an, in der sie suchen sollen. Die Richtung des Zieles wird durch die Richtung des geradlinigen Schwänzellaufes angezeigt und auf den Sonnenstand bezogen. Nun wird aber in der Regel im finsteren Bienenstock getanzt, auf der vertikal stehenden Wabenfläche. Eine unmittelbare Bezugnahme auf die Stellung der Sonne ist nicht möglich. Da gebraucht die Tänzerin eine originelle Methode, um ihre Kameraden wissen zu lassen, welchen Winkel zur Sonne sie beim Ausflug einschlagen sollen: sie transponiert den Winkel zur Sonne auf den Winkel zur Schwerkraftrichtung, die sie ja auf der vertikalen Wabenfläche auch im Finsteren sehr gut wahrnehmen kann und bedient sich dabei des folgenden

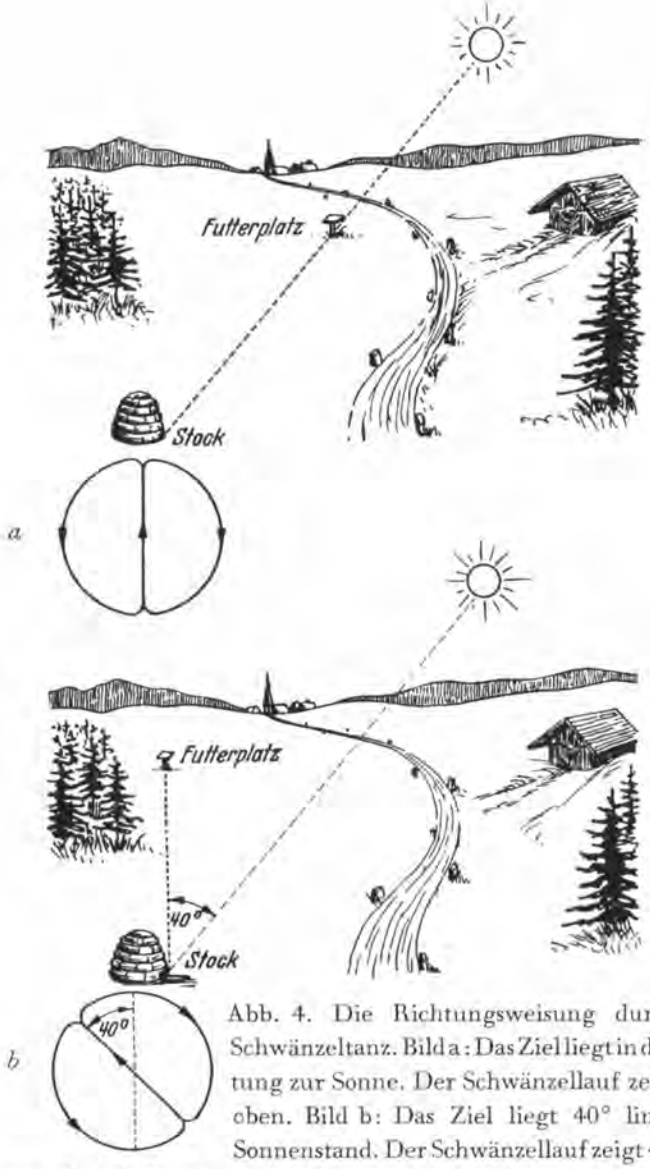


Abb. 4. Die Richtungsweisung durch den Schwänzeltanz. Bild a: Das Ziel liegt in der Richtung zur Sonne. Der Schwänzellauf zeigt nach oben. Bild b: Das Ziel liegt 40° links vom Sonnenstand. Der Schwänzellauf zeigt 40° nach links von der Richtung nach oben. — Unter dem Bienenkorb ist in größerem Maßstab die Laufkurve des Schwänzeltanzes dargestellt.

Schlüssels: ein Schwänzellauf *nach oben* bedeutet die Richtung *zur Sonne*. Jede andere Himmelsrichtung wird darauf bezogen. Muß sich die Biene beim Flug zur Futterquelle um 40° nach links von der Richtung des Sonnenstandes halten, so tanzt sie den Schwänzellauf um 40° nach links von der Richtung nach oben usw. (Abb. 4). Es läßt sich durch Versuche zeigen, daß die Stockgenossen diese Entfernungs- und Richtungsweisung verstehen und befolgen (5, 9, 11).

Die Tänzerin weist also ihren Kameraden die Himmelsrichtung nach dem Sonnenstand. Wir haben uns gefragt, wie wohl die Bienen in den Tropen tanzen, wenn die Sonne im Zenit steht. Sie haben für das Problem eine überraschend einfache Lösung gefunden. Wenn sich die Sonne dem Zenitstand nähert, bleiben sie mittags zu Hause. LINDAUER hat sich bei seinem Tropenaufenthalt mit diesem Befund nicht zufrieden gegeben. Es ist ihm durch einen Kunstgriff gelungen, seine Sammelbienen doch auch mittags zum Besuch des Futterplatzes zu bewegen. Nun tanzten sie nach der Heimkehr desorientiert. Das war zu erwarten und ist eine neue Bestätigung ihrer Sonnenorientierung. Unerwartet kam, daß ein Winkelabstand vom Zenit um 2—3° den Bienen bereits genügt, um die Richtung des Sonnenstandes zu erkennen und korrekt zu tanzen. Die Facettenaugen der Insekten, starr in der Kopfkapsel befestigt und ein weites Gesichtsfeld umfassend, aus Tausenden leicht divergierender Einzelaugen aufgebaut (Abb. 7 a, S. 153), sind als Winkelmesser hervorragend geeignet (17).

Wenn im Frühjahr ein Bienenvolk schwärmt, suchen schon vorher Kundschafterinnen nach einer Baumhöhle oder anderen Nistgelegenheiten in der Umgebung. Die Lage von aufgefundenen Niststätten wird den anderen Bienen durch Tänze mitgeteilt, die genau wie bei Nahrungsquellen die Entfernung

und Richtung des Zieles angeben. Aber es besteht ein Unterschied im Verhalten der Tänzerinnen: Beim Einsammeln des Futters fliegen sie nach kurzem Tanz immer wieder aus, um neue Nahrung zu holen. Quartiermacher, die eine geeignete Wohnung gefunden haben, brauchen nicht in kurzen Abständen nachzusehen, ob sie noch da ist. Sie bleiben oft stundenlang im Stock. In dieser Zeit weisen sie die Kameraden immer wieder auf die Lage der entdeckten Wohnung hin. Sie werden zu Dauertänzerinnen. Hierbei ändern sie kontinuierlich den Tanzwinkel, den sie zur Richtung der Schwerkraft einhalten, um den gleichen Betrag, um den in dieser Zeit die Sonne am Himmel weitergeht. Sie weisen also, ohne neuen Ausflug, nach dem fortschreitenden Sonnenstand doch ständig dieselbe Kompaßrichtung. Sie tun es auch dann, wenn man den Beobachtungsstock in einen Keller stellt, wo die Änderung des Sonnenstandes für sie nicht wahrzunehmen ist. Ihre innere Uhr und ihre Kenntnis des Sonnenlaufes könnten sie uns nicht deutlicher vor Augen führen (15).

Bei Nacht fliegen Bienen nicht aus. Aber durch künstliche Beleuchtung kann man die Quartiermacher manchmal veranlassen, auch nachts zu tanzen. Vielleicht träumen sie von ihrer Nisthöhle, das weiß ich nicht. Wunderbarerweise geben sie die Himmelsrichtung auch nun zutreffend an, nach dem nächtlichen Sonnenstand tief unter dem Horizont, den sie niemals durch Erfahrung kennengelernt haben. LINDAUER, der die Dauertänze studiert hat, konnte dieses Rätsel unserem Verständnis etwas näher bringen. Es wurde schon erwähnt, daß Jungbienen den Tageslauf der Sonne erlernen müssen. In einem Versuch wurden im Keller (ohne Himmels-Sicht) erbrütete Jungbienen 35 Tage lang immer nur für den Nachmittag ins Freie gebracht. Von 12.30 Uhr bis abends durften

sie ausfliegen, die Nächte und Vormittage verbrachten sie im abgedunkelten Keller. Sie kannten aus Erfahrung nur den nachmittägigen Sonnenlauf. Dann wurden sie in einer fremden Gegend am Nachmittag auf eine Kompaßrichtung dressiert und am nächsten Morgen abermals in einer anderen Landschaft geprüft. Sie fanden die andressierte Himmelsrichtung. Sie hatten allein aus dem nachmittägigen Sonnengang den vollen Tageslauf der Sonne erfaßt. So mögen sie auch den täglichen Halbkreis der Sonnenbahn zum vollen Kreis ergänzen — mit jenem Sinn für Harmonie, der in ihrem Leben so vielfachen Ausdruck findet (17).

Vor 12 Jahren, als mir die Richtungsweisung der Bienen noch neu war, hatte ich einmal das Verlangen nachzusehen, ob auch in einem normalen Volk getanzt wird, oder ob sich nur die gelehrten Bienen meines Beobachtungsstockes so benehmen. Ich öffnete einen gewöhnlichen Bienenkasten, hob eine Wabe heraus und sah die erwarteten Tänze. Neugierig, was geschehen würde, drehte ich die herausgehobene Wabe so um, daß die Tanzfläche horizontal lag. Jetzt konnten die Bienen den Sonnenwinkel nicht mehr mit Bezug auf die Schwerkraft anzeigen. Aber sie tanzten weiter und zeigten nun zu meinem Erstaunen durch die Richtung ihres geradlinigen Schwänzellaufes direkt nach dem Futterplatz. Wenn man die Wabe nach Art einer Schallplatte drehte, dann spielten sie sich immer wieder auf ihre Richtung ein, wie eine Kompaßnadel. Die Erscheinung erklärt sich ganz einfach (vgl. Abb. 5). Von ihrem Flug zum Futterplatz kennt die Tänzerin den Winkel zwischen Flugrichtung und Sonnenstand. Auf der horizontalen Tanzfläche, unter freiem Himmel, kann sie und braucht sie diesen Winkel nicht auf die Richtung der Schwerkraft zu transponieren. Sie stellt sich beim Schwänzellauf im gleichen Winkel zur Sonne

ein, wie vorher bei ihrem Flug zum Futterplatz, und weist so direkt nach dem Ziel (6).

Das ist, im Vergleich mit den Tänzen im finsteren Stock auf der vertikalen Wabenfläche, das *einfachere* Verfahren. Es ist wohl auch, phylogenetisch betrachtet, die *ursprünglichere* Form der Richtungsweisung. Diese Vermutung fand eine Bestätigung in »vergleichenden Sprachstudien« LINDAUERS an

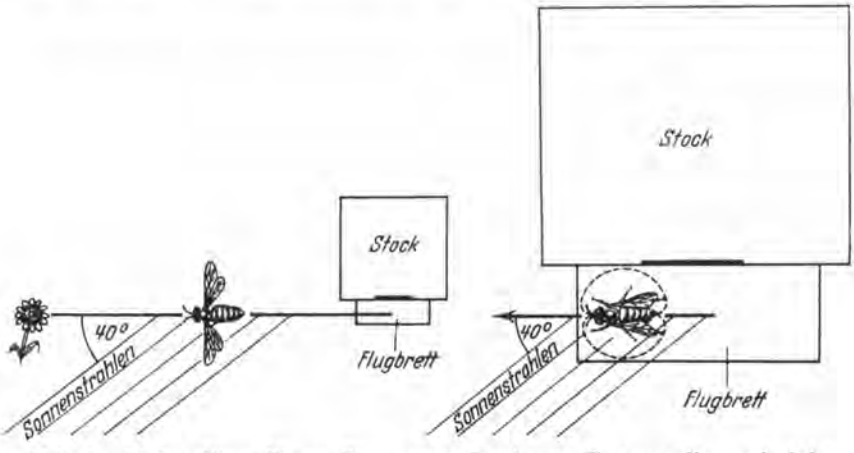


Abb. 5. *Links:* Eine Biene fliegt vom Stock zur Futterstelle und sieht hierbei die Sonne 40° links vor sich. *Rechts:* Nach der Heimkehr tanzt sie auf horizontaler Fläche unter freiem Himmel (hier: auf dem Anflugbrettchen vor dem Bienenstock) und weist durch die Richtung des Schwänzellaufes direkt nach dem Ziel, indem sie sich im gleichen Winkel zur Sonne einstellt wie beim Flug nach dem Futterplatz.

indischen Bienen. Nur in Indien leben heute noch mehrere Arten der Gattung *Apis*, der unsere Honigbiene angehört. Die Zwerghonigbiene (*Apis florea*), die sich in mehrfacher Hinsicht als primitiv erweist, baut nur eine einzige hängende Wabe an einen Zweig unter freiem Himmel. Sie hat im Grunde die gleiche Verständigungsweise wie unsere Bienen,

aber sie tanzt nur auf horizontaler Fläche angesichts des Himmels. Ihre Wabe ist oben verbreitert und wird zu einem flachen Tanzboden ausgestaltet. Hier landen die heimkehrenden Sammlerinnen und hier führen sie ihre Tänze auf. Wenn man ihnen diese Möglichkeit nimmt und sie auf die vertikale Wabenfläche zwingt, sind sie hilflos (16). Sie haben das Transponieren auf die Richtung der Schwerkraft noch nicht erfunden und werden es kaum noch nachholen — denn das Insektenreich scheint wie erstarrt in der Blüte seiner Entfaltung, die in längst vergangenen Epochen der Erdgeschichte hinter ihm liegt.

Als ich die Tänze unserer Bienen auf der horizontal gelegten Wabenfläche zum erstenmal sah, wollte ich sie in Ruhe studieren. Deshalb legte ich einen Beobachtungsstock flach, so daß die Sammlerinnen im Inneren nur eine horizontale Wabenfläche vorfanden. Durch ein Glasfenster über der Wabe hatten sie Ausblick nach dem Himmel. Ich wollte wissen, ob sie sich bei diesem unmittelbaren Hinweisen auf das Ziel wirklich nach der Sonne orientieren und baute eine Art Kartenhaus aus großen Dämmplatten um den Stock, so daß sie weder Sonne noch Himmel sehen konnten. Dann war es vorbei mit der Richtungsweisung, aber nicht mit den Tänzen, die nun ein Bild völliger Konfusion boten und in raschem Wechsel nach allen Richtungen zielten. Zeigte man aber den Tänzerinnen durch ein schräg eingesetztes Ofenrohr im Kartenhaus einen kleinen Fleck blauen Himmel, so waren sie sofort richtig orientiert und wiesen nach dem Futterplatz. Sie mußten am blauen Himmel den Sonnenstand abgelesen haben (6).

Diese neue Überraschung fand ihre Erklärung in einer Fähigkeit des Bienenauges, in der es unserem Auge überlegen ist. Es vermag die Schwingungsrichtung polarisierten Lichtes zu analysieren. Natürliches Licht, wie es von der Sonne kommt,

kann als ein Schwingungsvorgang aufgefaßt werden, bei dem die Schwingungsebene der transversalen Lichtwellen rasch und in ungeordneter Weise wechselt. Bei polarisiertem Licht liegt die Schwingungsrichtung in *einer* Ebene (Abb. 6). Polarisiertes Licht entsteht nicht selten in der Natur, z. B. bei der Spiegelung von Sonnenstrahlen an einer Wasserfläche. Auch das Licht, das vom blauen Himmel kommt, ist zum großen Teil polarisiert. Seine Schwingungsrichtung steht in bestimmter Beziehung zum Sonnenstand. Unser Auge sieht keinen Unterschied zwischen natürlichem und polarisiertem Licht, aber das Bienenauge trägt Analysatoren in sich, mit deren Hilfe es die Schwingungsrichtung erkennt und zur Orientierung nach der Sonne benützt. Der Beweis liegt in folgendem Experiment: Zeigt man den Tänzerinnen in unserem Kartenhaus einen Fleck blauen Himmels durch eine Polarisationsfolie, durch die man die Schwingungsrichtung des Lichts willkürlich ändern kann, so weisen sie bei Drehung der Folie nach einer falschen Richtung, genau entsprechend dem Sinn der Drehung und ihrem Ausmaß (7, 8).

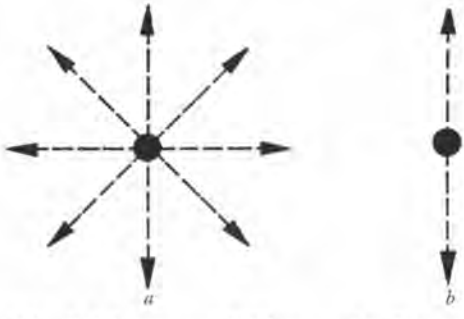


Abb. 6. Schema zur Erklärung des Unterschiedes zwischen a) natürlichem Licht und b) polarisiertem Licht. Der Punkt deutet einen auf den Beschauer zukommenden Lichtstrahl an, die Doppelpfeile stellen die Schwingungsrichtungen der transversalen Wellen dar.

Schwierig ist die Frage zu klären, wie diese Analysatoren im Bienenauge arbeiten. Wir wissen, daß sie in den Sinneszellen

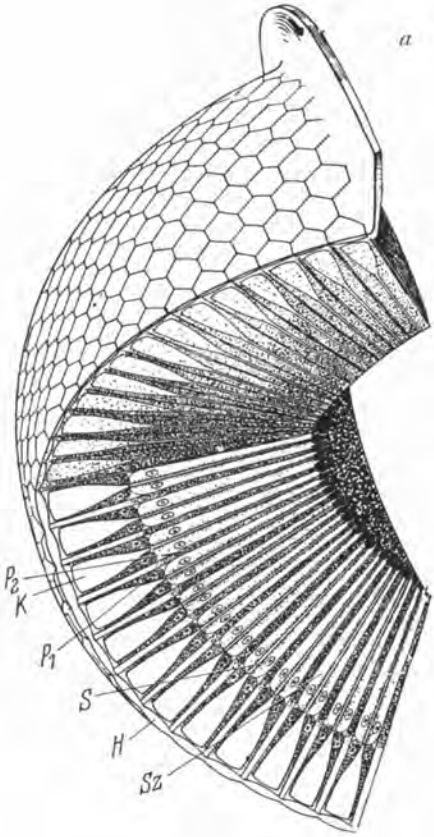
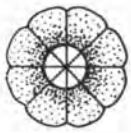
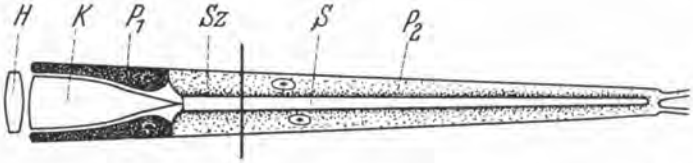


Abb. 7. a) Schema des Facettenauges. b) Ein Einzelauge desselben, stärker vergrößert. c) Dasselbe im Querschnitt, auf der Höhe der Querlinie in Bild b. *H* Hornhaut, *K* Kristallkegel, *Sz* Sinneszellen, *S* Sehstäbchen, P_1 Pigmentzellen um die Kristallkegel, P_2 Pigment um die Sehstäbchen.





sitzen. Wir glauben, daß die radiär angeordneten 8 Sinneszellen in jedem mikroskopisch kleinen Einzelauge (Abb. 7b u. 7c) wie ein Radiärnikol wirken, indem sie selbst das Licht in bestimmter, ihrer Stellung entsprechender Richtung

polarisieren (1, 8, 27). Man kann sich diesen Effekt anschaulich machen, wenn man eine Polarisationsfolie, wie solche zur Erzeugung von polarisiertem Licht heute vielfach verwendet werden, gegen eine helle Fläche hält und Streifen einer zweiten Polarisationsfolie in verschiedenen Stellungen vorschaltet (Abb. 8). Die Deckungsflächen erscheinen hell, wenn die Schwingungsrichtung des durchgelassenen Lichtes

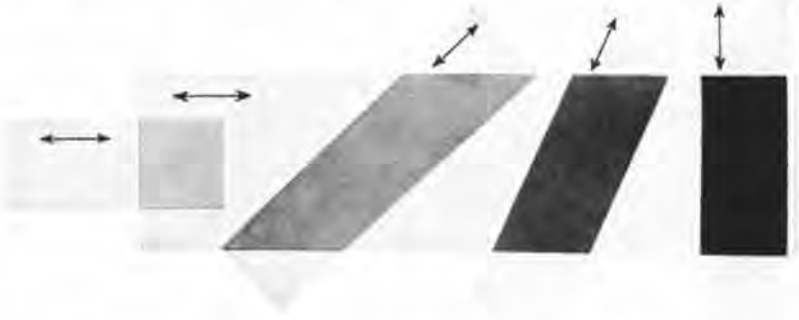


Abb. 8. Polarisationsfolien, an welchen die Schwingungsrichtung des durchgelassenen Lichtes durch die Doppelpfeile angegeben ist, werden in verschiedener Stellung zur Deckung gebracht. Zunehmende Auslöschung des Lichtes.

übereinstimmt, und um so dunkler, je stärker man sie gegeneinander dreht, bis schließlich bei senkrechter Stellung das von der einen Folie durchgelassene Licht von der anderen völlig zurückgehalten wird. Wenn die 8 Sinneszellen im Einzelauge (Abb. 7c) das Licht in verschiedener Richtung polarisieren, so kann man sie in einem Modell durch verschieden orientierte Polarisationsfolien ersetzen (Abb. 9). Richtet man ein solches Modell um die gleiche Tagesstunde gegen verschiedene Stellen des blauen Himmels, so entstehen je nach der örtlichen Intensität und Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes ver-

schieden kontrastreiche und verschieden orientierte Helligkeitsmuster (Abb. 10). Diese bezeichnenden Muster können von den Bienen wahrgenommen werden, da die einzelnen Sinneszellen in jedem Einzelauge durch getrennte Nervenfasern abgeleitet werden. Wir haben Anlaß anzunehmen, daß die Erfassung des Sonnenstandes und seine Einprägung im Gedächtnis sehr wirksam unterstützt wird, wenn gleichzeitig Tausende von Einzelaugen am weiten blauen Himmelszelt die Schwingungsrichtung und Stärke der Polarisation erkennen, die der Stellung der Sonne harmonisch zugeordnet ist. Ist die Sonne verdeckt oder schon untergegangen, so braucht nur ein kleiner blauer Fleck sichtbar zu sein, damit der Himmelskompaß seinen Dienst nicht versagt. Ist der Himmel ganz von Wolken überzogen, dann gibt es keine Möglichkeit, sich nach polarisiertem Licht zu orientieren. Aber die Biene sieht die Sonne auch durch die Wolken und kann selbst bei bedecktem Himmel nach ihr steuern, solange sie in ihrem Blickfeld steht (6, 10).

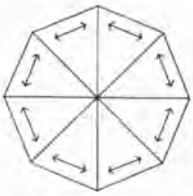


Abb. 9. Modell eines Einzelauges (vgl. Abb. 7c), in welchem die 8 Sinneszellen durch verschieden orientierte Polarisationsfolien dargestellt sind. Die Doppelpfeile geben die Schwingungsrichtung des durch die Folien erzeugten polarisierten Lichtes an.

Vielleicht haben diese Mitteilungen ihren Respekt vor den Bienen ins Grenzenlose gesteigert. Da muß ich, so leid es mir tut, einen Abstrich anbringen. Ja, in ihrer Tanzsprache sind die Bienen die souveränen Meister. Aber die Fähigkeit, sich nach der Sonne und nach dem polarisierten Licht zu orientieren, indem sie ihren Tageslauf und die Tageszeit berücksichtigen, teilen sie mit andern Insekten und mit Spinnen und Krebsen, und keineswegs nur mit den höchststehenden

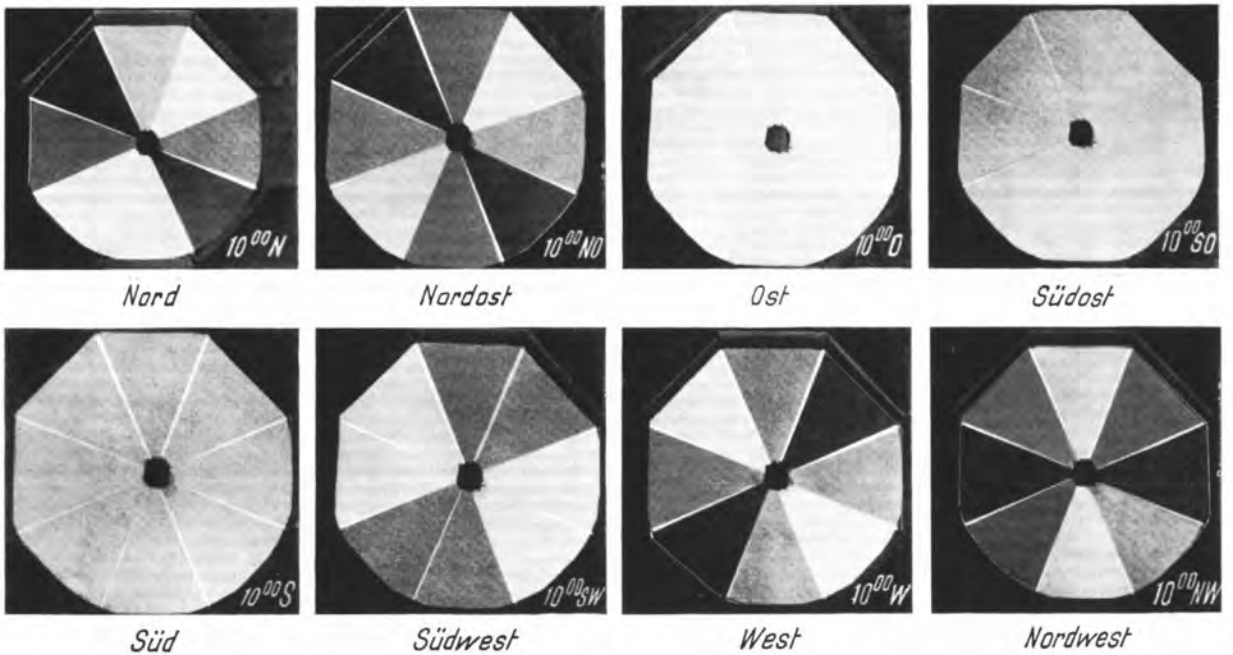


Abb. 10. Der blaue Himmel, zur gleichen Zeit nach 8 verschiedenen Himmelsrichtungen durch eine Sternfolie (wie in Abb. 9) photographiert. Je nach der örtlichen Intensität und Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes entstehen verschieden kontrastreiche und verschieden orientierte Helligkeitsmuster.

Vertretern dieser artenreichen Gesellschaft. Von Jahr zu Jahr mehren sich die Beispiele.

Am Meeresstrand in der Nähe von Pisa lebt in der Zone des feuchten Sandes ein kleiner Krebs (*Talitrus*). Wird er durch einen Sturmwind — oder durch einen Zoologen — vom Wasser fort auf den trockenen Sand getragen, so springt er zu jeder Tagesstunde in der Richtung nach dem Meere eilig davon. Er verhält sich genau so, wenn man ihn viele Kilometer weit ins Innere des Landes bringt; er schlägt auch da die Richtung nach der Küste ein, sobald er die Sonne sieht, oder auch nur polarisiertes Licht vom blauen Himmel. Wird er quer durch Italien von seiner Westküste an die Ostküste gebracht, dann springt er, aufs Trockene gesetzt, mit dem gleichen Eifer landeinwärts statt zur Küste, in sein Verderben. Er hat ja nicht Geographie studiert und verhält sich sinnvoll nur in der Landschaft des ihm vertrauten Lebensbereiches (22). — Auch für Asseln, Spinnen und für eine ganze Reihe von Käferarten, die den Meeresstrand oder die Uferzone von Binnengewässern bewohnen, ist die gleiche Art der Orientierung nachgewiesen (18, 19, 20, 21). — Wasserläufer — muntere Vertreter des Wanzengeschlechtes — benützen dieselbe Fähigkeit, um etwas scheinbar Sinnloses zu tun, wenn man sie von der gewohnten Wasserfläche auf festen Boden bringt: sie marschieren, wo immer man sie aufgreift und zu jeder Tageszeit, mit Präzision nach Süden (2a).

Maulwurfsgrillen, die ihre Erdlöcher verlassen haben, bedienen sich des Himmelskompasses (21). Maikäfer benützen ihn bei den abendlichen Flügen zu ihren Weideplätzen und wenn sie von dort zur Eiablage auf die Felder zurückkehren (3). Ich bin überzeugt, daß auch die Schmetterlinge bei ihren berühmten weiten Wanderzügen, die sie von Afrika bis in den hohen Norden führen können, auf gleiche Weise navigieren. Es scheint

sich um eine elementare Fähigkeit der Gliederfüßer zu handeln, deren Bedeutung für ihre Orientierung im Raume noch kaum zu übersehen ist.

Ganz fremd ist dieser Himmelskompaß auch den Wirbeltieren nicht. Vögel machen von ihm Gebrauch. Das alte Rätsel, wie die Zugvögel ihren Weg finden, hat sich in den letzten Jahren etwas aufgehellt; KRAMER und andere Untersucher konnten zeigen, daß auch diese Tiere imstande sind, nach der Sonne zu steuern, indem sie deren täglichen Gang und die Tageszeit in Rechnung stellen (13, 14). Es gibt auch Vögel, die nur während der Nachtstunden ziehen, z. B. unsere Grasmücken. Wie machen sie ihre weite Reise von Nordeuropa bis nach Afrika ohne die Sonne? Mit ihren scharfen Augen haben sie eine Möglichkeit, die den Insekten bei ihrer weit geringeren Sehschärfe nicht gegeben ist: Die Beachtung der Sterne. F. SAUER konnte zeigen, daß Grasmücken zur Zeit ihres Herbstzuges auch unter dem künstlichen Sternenhimmel eines Planetariums ihre natürliche Zugrichtung nach dem Süden einschlagen. Als er für eine Grasmücke den Sternenhimmel des Planetariums gegenüber der Ortszeit so verstellte, wie es einer weiter östlich gelegenen Gegend entsprochen hätte, schaute der Vogel erregt hin und her und strebte dann mit Vehemenz nach Westen. Wurde der künstliche Himmel allmählich so verändert, wie es dem Wanderweg der Grasmücken entspricht, dann zogen sie weiter, ihrem natürlichen Zug entsprechend nach Süden, bis die Sternbilder ihrer afrikanischen Winterheimat im Planetarium von Bremen erschienen. Da legte sich ihr stürmischer Drang davonzuziehen, als glaubten sie sich am Ziel (25, 26).

Das sind bezaubernde Leistungen. Es fällt einem schwer zu sagen, wem der Preis gebührt in der Beherrschung des Himmelskompasses, der Grasmücke oder der Biene. Ich gebe meine

Stimme der Biene. Nur sie zeigt nach dem Kompaß auch den anderen den Weg; sie verliert nicht die Richtung, wie die Grasmücke, wenn der Himmel bedeckt ist, weil sie die Sonne durch die Wolken sieht; und zusammen mit ihren Genossen aus dem Reich der Gliederfüßer versteht sie es, auch nach dem polarisierten Licht des blauen Himmels zu steuern. Das können Wirbeltiere nicht. Den Anblick des Himmelszeltes in dieser Weise auszuwerten, blieb den Gliederfüßern vorbehalten. Wenn man bedenkt, daß diese das Meer und alle Länder in einer unermeßlichen Zahl von Arten und Individuen bevölkern, die um ein Vielfaches größer ist als die Zahl der Wirbeltiere samt uns Menschen, so erscheint unter den mit Augen bedachten Wesen auf der Erde *ihre* Leistung als die Regel, und *wir* sind die ausnehmend Unbegabten. Wir wollen ihre Überlegenheit mit Andacht zur Kenntnis nehmen.

LITERATUR-VERZEICHNIS

1. *Autrum, H., u. H. Stumpf*, Das Bienenauge als Analysator für polarisiertes Licht, Z. f. Naturforschg. 5b, 116—122, 1950
2. *Beling, I.*, Über das Zeitgedächtnis der Bienen, Z. vergl. Physiol. 9, 259—338, 1929

2a. *Birukow, G.*, Lichtkompaßorientierung beim Masserläufer Velia currens F. am Tage und zur Nachtzeit, Z. f. Tierpsychol. 13, 463 bis 484, 1956.

3. *Couturier, A., u. P. Robert*, Orientation « astronomique » et déterminisme de la direction des grands vols chez Melolontha melolontha L. C. R. Acad. Sc. Paris, 242, 3121—3124, 1956
4. *v. Frisch, K.*, Psychologie der Bienen, Z. f. Tierpsychologie 1, 9—21, 1937
5. —, Die Tänze der Bienen, Österr. Zool. Z. 1, 1—48, 1946
6. —, Gelöste und ungelöste Rätsel der Bienensprache, Die Naturw. 35, 12—23 u. 38—43, 1948

7. *v. Frisch, K.*, Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen, Experientia 5, 142—148, 1949
8. —, Die Sonne als Kompaß im Leben der Bienen, Experientia 6, 210—221, 1950
9. —, Symbolik im Reich der Tiere, Münchner Univ. Reden, Neue Folge H. 7, Verl. Hueber München 1954
10. —, Die Fähigkeit der Bienen, die Sonne durch die Wolken wahrzunehmen, Sitz.Ber. f. .1953 d. Bayr. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl. 197—199, München 1954
11. —, Sprechende Tänze im Bienenvolk, Festrede in d. Bayr. Akad. d. Wiss. München 1955
12. *v. Frisch, K., u. M. Lindauer*, Himmel und Erde in Konkurrenz bei der Orientierung der Bienen, Die Naturwissensch. 41, 245—253, 1954
13. *Kramer, G.*, Orientierte Zugaktivität gekäfigter Singvögel, Die Naturw. 37, 188, 1950
14. —, Die Sonnenorientierung der Vögel, Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. in Freiburg 1952, Leipzig 1953
15. *Lindauer, M.*, Dauertänze im Bienenstock und ihre Beziehung zur Sonnenbahn, Naturw. 41, 506—507, 1954
16. —, Über die Verständigung bei indischen Bienen, Z. vergl. Phys. 38, 521—557, 1956
17. —, Sonnenorientierung der Bienen unter der Äquatorsonne und zur Nachtzeit, Die Naturw. 44, 1—6, 1957
18. *Papi, F.*, Astronomische Orientierung bei der Wolfsspinne Arctosa perita, Z. vergl. Phys. 37, 230—233, 1955
19. —, Orientamento astronomico in alcuni Carabidi, Atti della Societa Toscana, Sc. Nat. Pisa Mem. 62, Ser. B, 85—97, 1955
20. *Pardi, L.*, Über die Orientierung von Tylos latreillii, Z. Tierpsych. 11, 175—181, 1954
21. —, Orientamento solare in uno Tenebrionide alofilo: Phaleria provincialis, Boll. Istit. e Museo di Zool. dell'Univers. Torino 5, Nr. 1, 1955/56
22. *Pardi, L., u. F. Papi*, Die Sonne als Kompaß bei Talitrus saltator, Die Naturw. 39, 262/3, 1952
23. *Renner, M.*, Ein Transozeanversuch zum Zeitsinn der Honigbiene, Die Naturw. 42, 540—541, 1955

23a. *Renner, M.*, Neue Versuche über den Zeitsinn des Honigbiene, Z. vergl. Phs. 40, 85— 118, 1957.

24. *Santschi, F.*, Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les fourmis. Revue suisse de Zool. 19, 303 bis 338, 1911

25. *Sauer, F.*, Astronavigatorische Orientierung einer unter künstlichen Sternenhimmel verfrachteten Klappergrasmücke, Sylvia c. curruca, Die Naturw. 44, 71, 1957

26. —, Die Sternenorientierung nächtlich ziehender Grasmücken, Z. Tierpsychol. 14, 29—70, 1957

27. *Stockhammer, K.*, Zur Wahrnehmung der Schwingungsrichtung linear polarisierten Lichtes bei Insekten, Z. vergl. Physiol. 38, 30—83, 1956

28. *Wahl, O.*, Neue Untersuchungen über das Zeitgedächtnis der Bienen, Z. vergl. Physiol. 16, 529—289, 1932

29. *Wolf, E.*, Über das Heimkehrvermögen der Bienen II, Z. vergl. Physiol. 6, 221—254, 1927