

Die Tänze der Bienen.

Von

K. v. Frisch.

Universität Graz.

Mit 16. Abbildungen.

Inhaltsübersicht

	Seite
<i>Einleitung</i>	1
I. <i>Wie sich die Bienen die Entfernung einer Trachtquelle mitteilen.</i>	4
1. Gibt es eine Verständigung über die Entfernung der Futterstelle vom Heimatstock?	5
2. Die Tanzform als Verständigungsmittel	10
3. Der Rhythmus des Schwänzeltanzes als Entfernungsweiser	17
4. Vergleichende Beobachtungen an Zuckerwasser- und Pollensammlern	24
II. <i>Wie sich die Bienen die Richtung zur Trachtquelle mitteilen</i>	26
5. Nachweis einer Verständigung über die Richtung zur Futterquelle	26
6. Auf falscher Fährte	31
7. Der Schwänzeltanz als Richtungsweiser	32
8. Richtungsweisung auf horizontaler Unterlage	41
<i>Zusammenfassung</i>	47
<i>Literatur</i>	48

Einleitung.

Bei Studien über die „Sprache“ der Bienen (1923) war ich zu folgenden Ergebnissen gekommen: Wenn eine Biene eine Nektarquelle (oder Honig oder Zuckerwasser) entdeckt, so benachrichtigt sie ihre Stockgenossen von dem Fund, indem sie nach der Heimkehr auf der Wabe einen *Rundtanz* (Abb. 5, S. 11) durchführt. Nächste sitzende Bienen trippeln ihr nach, geraten in Erregung und fliegen dann aus, um nach der verkündeten Trachtquelle zu suchen. Sie streifen nach allen Richtungen erst die nähere Umgebung ihres Heimatstockes ab, bei anhaltenden Tänzen aber einen immer weiteren Bereich und schließlich den ganzen Flugkreis. Hierbei gibt ihnen unter natürlichen Bedingungen der Blütenduft, der dem Körper der Tänzerin nach der Heimkehr noch erkennbar

anhaftet, einen Hinweis, wonach sie zu suchen haben. Indem sie draußen jenem Duft nachspüren, gelangen sie an die gleiche Blumensorte, an der die Finderin der Futterquelle erfolgreich gesammelt hatte. Nach der Heimkehr tanzen auch sie. Dadurch werden immer mehr Bienen angeworben, bis ihre Zahl so groß ist, daß sie den abgesonderten Blütennektar bewältigen und die Tracht daher spärlich wird. Bei spärlicher Tracht tanzen sie nicht, das Anwerben weiterer Sammlerinnen unterbleibt. So regelt sich in einfacher Weise das Verhältnis von Angebot und Nachfrage. Bei reicher Tracht stülpen die Besucherinnen von Blüten, wie auch von Zuckerschälchen, am Ziel ihr Duftorgan aus, eine drüsenreiche Hauttasche nahe der Hinterleibspitze, und können so Neulinge, die in der Nähe herumsuchen, durch einen intensiven körpereigenen Lockduft an den richtigen Ort leiten.

Auch die *Pollensammler* tanzen, wenn sie reiche Tracht gefunden haben. Als für sie charakteristisch beschrieb ich den *Schwänzeltanz* (Abb. 6, S. 11). In einer späteren Arbeit mit Rösch (1926) befaßten wir uns mit der Frage, ob Rundtanz und Schwänzeltanz zwei verschiedene „Worte“ der Bienensprache seien, von denen das eine eine Aufforderung zum Nektarsammeln, das andere eine Aufforderung zum Pollensammeln bedeute und von den Stockgenossen in diesem Sinne verstanden würde. Wir kamen zu einer verneinenden Antwort. Denn der *Rundtanz* einer Zuckerwassersammlerin, an deren Hinterbeinen wir Höschen von Rosenpollen befestigt hatten oder die mit Blütenstaub von Rosen bedudert war, wurde im Stock als Aufforderung zum *Rosen-Pollen-Sammeln* verstanden. Maßgebend war nicht die Tanzform, sondern der spezifische Duft des Blütenstaubes. Die Bedeutung des Schwänzeln der Pollensammler sahen wir darin, die Pollenhöschen den nachtrippelnden Stockgenossen gegen die Fühler, ihre Riechwerkzeuge, zu schleudern und ihren Duft möglichst zu verbreiten.

Später hat sich Henkel (1938) mit den Tänzen der Bienen beschäftigt. Er kam zu einer Bestätigung meiner Beobachtungen, nur fand er, daß die *Nektarträgerinnen* beim Sammeln im Freien, unter natürlichen Bedingungen, auf den Waben *Schwänzeltänze* aufführen, die sich von jenen der Pollensammlerinnen in der Form nicht unterscheiden. Die von mir beobachteten *Rundtänze* seien nur, auf eine unnatürliche Reichhaltigkeit der künstlichen Futter-

quellen zurückzuführen. Bei einer Nachprüfung (1942) sah ich aber auch an Bienen, die im Freien unter natürlichen Bedingungen Nektar sammelten, nur Rundtänze, an Pollensammlern nur Schwänzeltänze, und fand so meine alte Auffassung bewahrheitet.

Den Anstoß zu neuerlicher Beschäftigung mit der Verständigung im Bienenvolk gab ein Gespräch mit meiner langjährigen Mitarbeiterin Prof. R. Beutler. Sie wünschte zu bestimmtem Zwecke eine Bienenschar an einem weit vom Stock entfernten Futterplatze. Zur Vermeidung der zeitraubenden Wanderung mit dem Futterschälchen hatte ich ihr geraten, in der Nähe des Stockes eine Futterstelle zu errichten, die suchenden Neulinge würden sich dann bald auch am fernen Futterplatz einstellen. Die Methode blieb aber erfolglos. Dieser Umstand und andere Erfahrungen ließen den Verdacht aufkommen, daß sich die Bienen doch irgendwie über die Entfernung einer Trachtquelle verständigen. Heute, nach zwei Versuchsjahren, bin ich zu der Einsicht gekommen, daß sich jene wunderbaren Wesen bei ihren Tänzen so genaue Angaben über die Fundstelle machen, wie es selbst ein Phantast kaum hätte erwarten können. Es sind nun meine früheren Ergebnisse in wesentlichen Punkten zu ergänzen und zu erweitern. Zugleich aber entdeckte ich einen schweren Irrtum in meiner alten Deutung der Beobachtungen. Um es gleich zu bekennen: Der Rundtanz ist *nicht* für die Zuckerwasser- und Nektarsammler typisch, der Schwänzeltanz ist *nicht* der Tanz der Pollensammler. Die beiden Tanzformen weisen vielmehr auf Trachtquellen in verschiedener Entfernung hin. Mein Fehler war, daß ich Zuckerwasser und Nektar stets in der Nähe des Stockes geboten hatte, um die Bienen am Futterplatz und zugleich im Beobachtungsstock verfolgen zu können, während ich die Tänze der an ihren Höschen leicht kenntlichen Pollensammler meist an Bienen beobachtet hatte, die ihre Last von natürlichen, weiter entfernten Trachtquellen eintrugen. So kam ich zu der Überzeugung, daß die Zuckerwasser- und Nektarsammler stets Rundtänze, die Pollensammler stets Schwänzeltänze ausführen und dachte nicht daran, die Ursache für die unterschiedliche Tanzform in einer verschiedenen Entfernung der Weideplätze zu suchen.

Bei der Behandlung der Frage, wie die alarmierten Bienen die von der Tänzerin verkündete Trachtquelle auffinden, sagte ich

in einem Vortrage auf der Innsbrucker Naturforscherversammlung (1924): „Das Rätsel ließ die abenteuerlichsten Hypothesen auftauchen. So dachte ich, daß vielleicht die Tänzerin durch ein geheimnisvolles Zeichen die Himmelsrichtung und die Entfernung angebe, in der das Futter zu suchen sei. So falsch die Annahme war, sie führte doch weiter...“ Jene abenteuerliche Hypothese war richtig! Ich hielt sie damals für falsch, weil ich die Bienen nur in der Nähe des Stockes gefüttert hatte, eine Richtungsweisung aber erst bei größerer Entfernung der Futterstelle deutlich wird. Die Beobachtungen waren zutreffend. Aber die Bedingungen waren zu wenig variiert, und so konnten die Bienen ihre „geheimnisvollen Zeichen“ noch 20 Jahre für sich behalten.

Henkel hatte ganz recht, wenn er bei Nektarsammlern Schwänzeltänze schilderte. Ich hatte ebenso recht, als ich bei ihnen Rundtänze sah. Ich war im Irrtum, wenn ich die Rundtänze auf die Nektartracht, und er, wenn er sie auf die Üppigkeit des Futters zurückführen wollte.

Daß mich mein wissenschaftlicher Leitstern noch selbst den Fehler finden ließ, erscheint mir als glückliche Fügung. Dem jugendlichen Forscher aber, der heute, nach langen Hemmungen, mit erhöhter Ungeduld auf die Veröffentlichung von Ergebnissen bedacht sein wird, sei solch ein Irrweg eine Mahnung, doppelt und dreifach zu prüfen, bevor er eine Deutung für sicher hält. Denn die Natur hat oft noch einen anderen Weg, wo man keinen mehr sieht.

Die im folgenden geschilderten Versuche wären ohne ausreichende Hilfskräfte nicht durchführbar gewesen. Für ihre ausdauernde und wertvolle Mitwirkung bin ich besonders der Imkerin *Frl. Konegen*, *Frl. Langwald*, Frau *Pirner*, *Frl. Steinhoff*, *Frl. Terhalle*, meiner Nichte *Galathea v. Frisch* und meinen Töchtern *Leni* und *Maria* zu Dank verpflichtet.

I. Wie sich die Bienen die Entfernung einer Trachtquelle mitteilen.

Was in dieser Arbeit zu berichten ist, erscheint so merkwürdig, daß ich erst nach oftmals wiederholten und variierten Versuchen an die Richtigkeit des Gesehenen glauben konnte. Auch der kritische Leser mag nur durch die Vorlage des gesamten Beobachtungsmateriales zu überzeugen sein. Doch will ich diese Mitteilung nicht damit belasten. Viele Punkte verlangen ja auch nach

weiterer Klärung und neuen Experimenten, die für das nächste Jahr geplant sind. Darum beschränke ich mich hier auf eine Schilderung der wesentlichsten Ergebnisse und bringe nur eine Auswahl von Versuchen, um den Weg zu zeigen, auf dem jene gewonnen wurden.

1. Gibt es eine Verständigung über die Entfernung der Futterstelle vom Heimatstock?

In der ebenen Wiesenfläche des Brunnwinkler Talkessels¹⁾ stand im Sommer 1944 unter einem kleinen Schutzdach ein Bienenvolk der Krainer Rasse in einer Zander-Beute. Am 10. 8. wurde auf einem Tischchen, 10 m vom Bienenstock entfernt, ein künstlicher Futterplatz eingerichtet. Dasselbst verkehrten zehn numerierte Bienen²⁾; ihre Herkunft aus dem genannten Stock hatten wir festgestellt. Alle hinzukommenden Neulinge wurden getötet. Um ihre Zahl gering zu halten und keinen Massenmord zu veranlassen, reichten wir außerhalb der Versuchszeit eine so wenig süße Zuckerlösung, daß ein Anwerben neuer Bienen fast ganz unterblieb³⁾. Das Futterschälchen stand auf einer, mit Filtrierpapier bekleideten Unterlage, die durch einige Tropfen Lavendelöl duftend gemacht war. Von 9 Uhr 30 bis 10 Uhr 15⁴⁾ wurde statt der bisher $\frac{1}{2}$ molaren eine 1molare Zuckerlösung gefüttert, um 10 Uhr 15 das Futter entfernt. Infolge der süßeren Lösung tanzten unsere zehn nummerierten Bienen im Stock und sandten Neulinge aus, die den Lavendelgeruch am Körper der Tänzerinnen wahrgenommen hatten und nach diesem Duft suchten. Ein Teil der Neulinge (es waren 46) gesellte sich am Futterschälchen zu den Sammlerinnen und wurde sofort umgebracht. Diese Bienen sind für unseren Versuch von untergeordnetem Interesse. Das Auffinden des Futterschälchens war nicht nur

¹⁾ Alle Versuche dieser Arbeit sind auf unserem Landsitz Brunnwinkl bei St. Gilgen (Salzburg) durchgeführt.

²⁾ Für die Methode des Numerierens und andere technische Einzelheiten vgl. v. Frisch, 1923 und 1922.

³⁾ Nicht nur bei spärlicher Fütterung, auch bei geringem Zuckergehalt der Lösung werden die Tänze matt oder sie unterbleiben ganz (v. Frisch 1934, S. 100—103). Wir fütterten $\frac{1}{2}$ molare Rohrzuckerlösung. Die für diesen Zweck richtige Konzentration wechselt aber mit der Jahreszeit und nach den Trachtverhältnissen.

⁴⁾ Alle Zeitangaben in Normalzeit.

durch den Lavendelduft, sondern auch durch den Anblick der sammelnden Bienen und durch den Geruch ihres Duftorgans begünstigt, andererseits durch die erhöhte Lage auf dem Tischchen erschwert.

In anderer Richtung vom Bienenstock, aber gleichfalls 10 m von ihm entfernt, bei a in Abb. 1, und ebenso bei b, 150 m vom Bienenstock, legten wir je eine mit Filtrierpapier überzogene und mit Lavendelduft versehene Platte (15×15 cm), ohne Futter,



Abb. 1. V. 172, 10. 8. 1944. Fütterung gezeichneter Bienen in der Nähe des Stockes auf duftender Unterlage. Die ausschwärmenden Neulinge suchen hauptsächlich in der Nähe des Stockes.

B = Bienenstock, F = Futterplatz. a und b Beobachtungsplätze mit Duftplatten, in Klammern beigefügt die Anzahl der in der Beobachtungszeit angefliegenen Bienen.

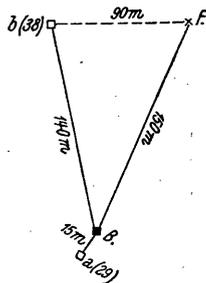


Abb. 2. V. 174, 12. 8. 1944. Fütterung gezeichneter Bienen 150 m vom Stock. Es suchen mehr Neulinge in entsprechender Entfernung, als in Stocknähe.

ins Gras. Bei jeder Platte saß ein Beobachter und verzeichnete die anschwärmenden Bienen. An der Duftplatte a, die — wie der Futterplatz — 10 m vom Stock entfernt war, kam schon 4 Minuten nach Beginn der Fütterung mit süßer Lösung der erste Neuling angefliegen und bald herrschte hier das regste Leben. In der $\frac{3}{4}$ stündigen Futterzeit und in den anschließenden 30 Minuten, in denen der Betrieb abflaute, wurden insgesamt 340 anschwärmende Bienen gezählt, von denen sich die Mehrzahl auf die Duftplatte selbst oder unmittelbar daneben ins Gras setzte und nach der verkündeten Nahrung suchte — aber nichts fand. Bei b, 150 m vom Stock, stellte sich nach 9 Minuten die erste Biene ein und insgesamt flogen nur 8 an.

Eine Wiederholung des Versuches am folgenden Tage mit unwesentlichen Änderungen der Richtung und Entfernung führte zu einem sehr ähnlichen Ergebnis: am Futterplatz, 15 m abseits vom Stock, 49 Neulinge, an einem Beobachtungsplatz in derselben Entfernung 267 Besuche, an einem 140 m abliegenden Beobachtungsplatze deren 8.

Daß näher am Stock gelegene Stellen früher und zahlreicher von ausschwärmenden Neulingen befliegen werden als weiter entfernte Plätze, entsprach meinen alten Erfahrungen. Eine abnehmende Besucherzahl mit zunehmendem Abstände war ja auch schon deshalb zu erwarten, weil bei einem Suchen nach allen Seiten — wie ich es damals annahm — das Gebiet, das zu bestreichen ist, mit wachsendem Aktionsradius viel größer wird. Die Überraschung kam am dritten Tag, als ich — zum ersten Mal in all meinen bisherigen Bienenversuchen — den Futterplatz der Zuckerwassersammler in die größere Entfernung von 150 m verlegte. Es geschah dies schon am Nachmittage des 11. 8. durch allmähliche Wanderung mit dem Futtertischchen. Neulinge, die sich bei der $\frac{1}{2}$ molaren Zuckerlösung nur in geringer Zahl einstellten, wurden abgetötet.

Am 12. 8. fütterten wir nun elf numerierte Bienen 150 m vom Stock von 9 Uhr 25 bis 10 Uhr 25 auf lavendelduftender Unterlage mit 1mol. Zuckerlösung ¹⁾. Ein Beobachtungsplatz mit einer Duftplatte befand sich wieder in Stocknähe (15 m). Trotz der geringen Entfernung, und obwohl eine leichte Luftströmung den Lavendelduft zum Stock trug, kam es hier während der einstündigen Futterzeit und in der folgenden halben Stunde nur zu 29 Anflügen, während gleichzeitig eine Duftplatte in 140 m Entfernung und 90 m seitlichem Abstand vom Futterplatz 38 Anflüge zu verzeichnen hatte (Abb. 2).

Am folgenden Tage, dem 13. 8., wanderten wir mit dem Futterplatz weiter, in ein höher gelegenes Wiesental, an einen 300 m vom Stock entfernten Punkt, der mittags erreicht war. Bei einstündiger Fütterung von elf numerierten Bienen mit 1molarer Zuckerlösung ²⁾ kamen in dieser Zeit und der folgenden halben Stunde insgesamt nur 8 Bienen an eine Lavendelplatte in 15 m Abstand vom Stock, während eine ebensolche Duftplatte, die 300 m

¹⁾ Es kamen während dieser Zeit 29 Neulinge und wurden umgebracht.

²⁾ Wobei 22 Neulinge am Futterplatze erschienen.

vom Stock entfernt und 100 m seitlich vom Futterplatz im Grase lag, von 61 *Bienen* besucht wurde (Abb. 3). Am 14. 8. vormittags wiederholten wir den Versuch und boten am gleichen Futterplatz durch $\frac{5}{4}$ Stunden noch stärkere (2molare) Zuckerlösung¹⁾. Das Ergebnis war fast dasselbe: 5 *Neulinge* kamen am 15 m-Platz, 57 *Neulinge* am 300 m-Platz angeschwärmt. Als ich aber am Nachmittage an der alten, nur 10 m vom Stock entfernten Futterstelle

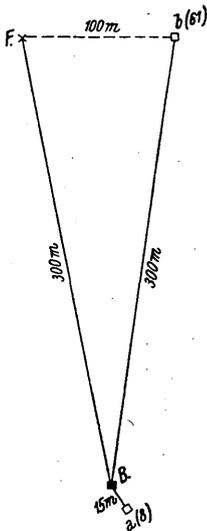


Abb. 3. V. 175, 13. 8. 1944. Fütterung gezeichneter *Bienen* 300 m vom Stock. Bevorzugtes Suchen in entsprechender Entfernung.

B = Bienenstock, F = Futterplatz. a und b Beobachtungsplätze mit Duftplatten, in Klammern beigefügt die Anzahl der angeflogenen *Bienen*.

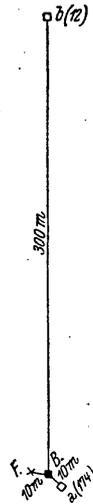


Abb. 4. V. 177, 14. 8. 1944. Fütterung gezeichneter *Bienen* in der Nähe des Stockes. Bevorzugtes Suchen in Stocknähe.

erneut Zuckerwasser bot und, nachdem sich einige Besucher eingestellt hatten, von 14 Uhr 11 bis 15 Uhr 11 sieben *Bienen* daselbst mit 2molarer Lösung bei Lavendelduft fütterte²⁾, während die fern gelegene Futterstelle außer Betrieb war, stellten sich in dieser Stunde und den folgenden 30 Minuten bei einer Duftplatte 10 m vom Stock 174 *Bienen* ein, während am Beobachtungsplatz 300 m vom Stock deren 12 zu verzeichnen waren (Abb. 4).

¹⁾ 87 *Neulinge* mußten diesmal am Futterplatze getötet werden.

²⁾ Es flogen hier 30 *Neulinge* zu.

Die Freude über die Entdeckung, daß sich die Bienen anscheinend wirklich eine Mitteilung über die Entfernung ihrer Weideplätze machen können, wurde durch kritische Überlegungen und Kontrollversuche rasch gedämpft. Konnte nicht das Duftorgan der sammelnden Bienen die alleinige Ursache sein, daß bei jenem Beobachtungsplatz, der in der Nähe der Futterstelle lag, eine Überzahl von Neulingen erschien? Zwar hätten, wenn das Duftorgan ausschlaggebend war, am Futterplatz selbst die meisten Neulinge kommen sollen, was in der Regel nicht zutraf¹⁾. Doch wurde schon darauf hingewiesen, daß das Auffinden des Schälchens durch seine erhöhte Lage auf dem Tischchen erschwert war. Durch den regen Verkehr der sammelnden Bienen konnte vielleicht die ganze Umgebung etwas von dem lockenden Geruch des Duftorganes abbekommen haben, der sich so auch an dem benachbarten Beobachtungsplatze geltend machte.

Um dies zu prüfen, legte ich bei weiteren Versuchen mit Fütterung an entfernten Futterstellen Beobachtungsplätze auch in *gleicher Entfernung*, aber ganz *anderer Richtung* an, also weit außerhalb des Duftbereiches der sammelnden Bienen. Dort stellten sich nun tatsächlich keine, oder nur verhältnismäßig wenig Neulinge ein. So dachte ich, es wäre ein schöner Traum gewesen, daß sich Bienen die Entfernung sagen können — ohne damals zu wissen, daß sie sich auch die Richtung weisen und *deshalb* den in anderer Richtung gelegenen Plätzen so wenig Beachtung schenken. Davon wird im II. Teil der Arbeit die Rede sein.

Hier stellen wir fest, daß das Ergebnis der geschilderten Versuche, für das ich noch viele weitere Belege bringen könnte, ohne die Annahme einer Entfernungsmitteilung schwer verständlich ist. Das nächstliegende war nun, an Stelle des gewöhnlichen Bienenkastens einen Beobachtungsstock zu benützen, und nachzuschauen, ob sich Bienen, die von einer fernen Futterstelle kommen, in irgend welcher Hinsicht merklich anders verhalten als beim Eintragen von nahe gelegenen Plätzen.

1) Ein genauer Vergleich mit den Anflügen an der Futterstelle ist allerdings nicht möglich, weil an den Beobachtungsplätzen die anfliegenden Bienen nicht abgefangen wurden. Es können also dieselben Individuen auch mehrmals angefliegen und daher mehrmals gezählt worden sein. Für den Vergleich der Beobachtungsplätze untereinander ist das unwesentlich, weil überall in derselben Weise verfahren wurde.

2. Die Tanzform als Verständigungsmittel.

Ein Völkchen der Krainer Bienenrasse wurde in einen kleinen Beobachtungskasten¹⁾ gesetzt, in dem alle Waben durch Glasfenster zu überblicken sind, und von ihm ausgehend am 26. 9. 1944 mit der Anlage zweier Futterplätze begonnen, deren einer *in 12 m Abstand* vom Stock blieb, während wir mit dem anderen auf dem Talboden von Brunnwinkl bis auf eine *Entfernung von 280 m* wanderten. Das nahm infolge von Regen und Kälte 10 Tage in Anspruch. Trotzdem bezwang ich meine Wißbegier und schaute nicht in den Stock, bis am 6. 10., bei endlich wieder wärmerem Wetter, das Ziel erreicht war. Nun sammelte also eine kleine Schar von nummerierten Bienen 12 m vom Stock, eine andere 280 m vom Stock. Bei dieser Entfernungsdifferenz war zu erwarten, daß eine Verschiedenheit des Verhaltens deutlich würde, wenn eine solche überhaupt bestand. Um keinen Zweifeln Raum zu geben, welcher der beiden Gruppen eine Tänzerin angehörte, trugen alle Bienen des *nahen* Futterplatzes, außer der Nummer auf dem Rücken, einen *blauen* Fleck auf dem Hinterleib, während alle Sammlerinnen vom *fernen* Futterplatz durch einen *roten* Fleck gekennzeichnet waren.

Um die Tänze lebhaft zu gestalten, füllten wir vor Beginn der Beobachtung beide Schälchen mit sehr süßer (2molarer) Zuckerlösung. Dann öffnete ich den Stock — in der stillen Hoffnung, daß ein dem menschlichen Auge erkennbarer Unterschied zwischen den Tänzen der Nah- und Fern-Bienen bestehen möchte. Der Unterschied zeigte sich auf den ersten Blick mit unerwarteter Deutlichkeit. Zu meinem grenzenlosen Erstaunen führten alle roten Bienen typische Schwänzeltänze auf, während alle blauen ebenso typische Rundtänze machten. Nachdem ich dies bei den ersteren 37mal und bei den letzteren 38mal ohne eine Ausnahme gesehen hatte, mußte ich es glauben.

Ich veränderte die Konzentration der Zuckerlösung in weitestem Umfange. Ob nun eine $\frac{1}{4}$ molare Lösung geboten wurde und hiermit eine so weitgehende Verdünnung, daß nur wenige kurze und matte Tänze stattfanden, ob $\frac{3}{8}$ -, $\frac{1}{2}$ - oder 1molare Lösungen gereicht wurden, ob bei 2molarer, also nahezu gesättigter Zucker-

¹⁾ Beschreibung und Abbildung bei *v. Frisch*, 1922, S. 172, 173, und 1923, S. 16—19.

lösung andauernd und mit der größten Lebhaftigkeit getanzt wurde. stets blieben es einwandfreie Rundtänze bei den Bienen, die aus 12 m Abstand heimkehrten, und ebenso einwandfreie Schwänzeltänze — nicht anders als bei gleichzeitig tanzenden Pollensammellern — bei jenen, die ihr Zuckerwasser vom 280 m entfernten Schälchen eintrugen. Am 6. und 7. 10. sah ich so 104 Rundtänze der einen und 98 Schwänzeltänze der anderen Gruppe, ohne eine

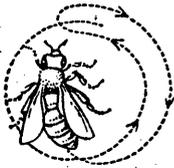


Abb. 5. Der Rundtanz. Beim *Rundtanz* läuft die Biene in *Kreisen*, wobei sie sich manchmal schon nach einem halben Kreisbogen, meist erst nach ein bis zwei vollen Kreisen nach der entgegengesetzten Richtung wendet und so in stetigem raschen Wechsel rechts herum und links herum tanzt.

Beim *Schwänzeltanz* beschreibt sie einen *Halbkreis* nach einer Seite, rennt dann geradlinig zum Ausgangspunkt zurück, läuft einen Halbkreis nach der anderen Seite, wieder geradlinig zurück und so fort. Während des Geradelaufes erfolgt jedesmal das für diese Tanzform typische Schwänzeln mit dem Hinterleibe.

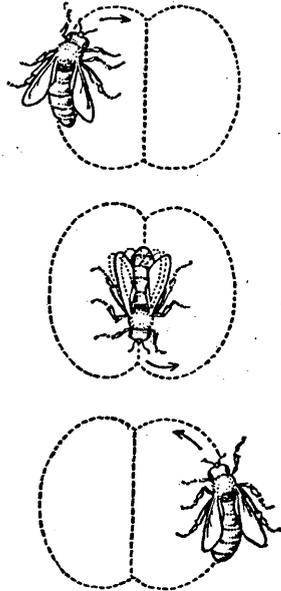


Abb. 6. Der Schwänzeltanz in drei aufeinanderfolgenden Phasen.

Ausnahme zu finden, und bis heute ist mir unter vielen hundert entsprechenden Beobachtungen keine solche begegnet.

Um zu erfahren, bei welcher Entfernung vom Stock und auf welche Weise die eine Tanzform in die andere übergeht, verlegten wir vom 7. bis 14. 10. den Futterplatz der blauen Schar von 12 m in immer größeren Abstand, während wir gleichzeitig den Futterplatz der roten Schar allmählich an den Stock heranführten.

Abb. 5 und 6 mögen zunächst den Unterschied zwischen Rund- und Schwänzeltanz in Erinnerung bringen: Beim *Rundtanz* läuft die Biene in *Kreisen*, abwechselnd rechts herum und links herum,

wobei sie sich oft erst nach ein oder zwei vollen Kreisbogen, oft auch schon nach $\frac{1}{2}$ oder $\frac{3}{4}$ Kreisbogen nach der anderen Richtung wendet. Bei großer Lebhaftigkeit der Tänze können Schwänzelsbewegungen mit dem Hinterleib vorkommen, aber im *Rundlauf*. Beim *Schwänzeltanz* läuft die Biene einen Halbkreis, dann lebhaft schwänzels zum Ausgangspunkt zurück, einen Halbkreis nach der anderen Seite, wieder im geradlinigen Schwänzellauf zurück und so fort.

Bei der stufenweisen Wanderung blieb es bei den Rundtänzen, als die Entfernung von 12 auf 24 m vergrößert wurde. Bei 50 m gab es öfters Schwänzelsbewegungen, sie erfolgten aber im Rundlauf. Die Tänze waren auch dadurch noch als Rundtänze charakterisiert, daß oft ein voller Kreisbogen, und mehr, nach einer Richtung ausgelaufen wurde. Bei 100 m war der Übergang vom Rundtanz zum Schwänzeltanz vollzogen. Bei allen Tänzerinnen war ein kurzes Schwänzeln zu bemerken und der Lauf nahm die Form des Schwänzeltanzes an, wenn auch volle Kreise und mehrere Runden nach einer Seite noch manchmal vorkamen. Eine abermalige Probe lehrte, daß auch an diesem Umschlagspunkt die Tanzform von der Konzentration der Zuckerlösung unabhängig ist. Bei 150 m traten Anklänge an die Form des Rundtanzes seltener auf, bei 200 m waren es reine Schwänzeltänze und sie blieben es auch bei 300 und 400 m.

In Übereinstimmung hiermit führten die Bienen vom ursprünglich 280 m entfernten Futterplatz bei der Annäherung auf 200 m noch reine Schwänzeltänze aus, bei 150 m Abstand traten zum erstenmal Anklänge an den Rundtanz auf, indem gelegentlich statt Halbkreisen ein voller Kreis ausgetrippelt und der gerade Schwänzellauf manchmal durch ein Schwänzeln im Rundlauf abgelöst wurde. Bei 100 m war das Schwänzeln noch allgemein, doch finden sich unter 23 Beobachtungen zwei Rundtänze verzeichnet. Bei 50 m war die Tanzform der Rundtanz, noch mit häufigem Schwänzeln im Rundlauf, und bei Annäherung auf 25 und 12 m waren nur mehr typische Rundtänze zu sehen. Nun waren es die Roten, die sich im Kreise drehten, während die Blauen aus Leibeskräften ihre Schwänzelläufe machten.

Mit dieser Feststellung tritt neuerlich die Frage auf, ob Rundtanz und Schwänzeltanz als zwei verschiedene „Worte“ der Bienensprache zu werten sind. Wir verstehen jetzt, warum die Ant-

wort bei unseren früheren Versuchen (vgl. S. 2) verneinend ausfallen mußte. Ich hatte dem Schwänzeltanz eine Bedeutung unterlegt, die ihm nicht zukam. Er ist ja nicht der Tanz der Pollensammler, wie ich damals dachte, und so kann er auch nicht von den Bienen als Aufforderung zum Pollensammeln verstanden werden. Wird er von ihnen als Hinweis auf eine gewisse Entfernung der Trachtquelle aufgefaßt?

Diesmal ist eine positive Antwort zu erwarten, ja sie war eigentlich schon gegeben. Denn der Umstand, daß bei fern gelegenen Futterplatz so auffallend wenig Neulinge in Stocknähe suchen, und umgekehrt, hatte ja eine entsprechende Nachrichtenübermittlung wahrscheinlich gemacht und die Beobachtung im Stock brachte dann mit unerhoffter Klarheit die Bestätigung, daß sich die Fern- und Nahsammler auf der Wabe verschieden benehmen. Eine Überprüfung schien denn auch nicht in der Weise ratsam, daß wir das Verhalten der ausschwärmenden Neulinge verfolgten. Wir hätten kaum anderes erfahren, als wir schon wußten. Doch gibt es einen besseren Weg für eine kritische Probe:

Wenn eine Trachtquelle nach vorübergehendem Versiegen wieder Nahrung bietet und von Kundschaftern der alten Sammlerschaar erneut ausgebeutet wird, dann sprechen auf die Tänze der beladen heimkehrenden Bienen zunächst jene Stockgenossen an, die früher schon dieselbe Trachtquelle beflogen haben; sie machen sich auf und halten Nachschau an ihrem gewohnten Weideplatz¹⁾. Daraus ergibt sich folgender Versuchsplan:

Wir haben unsere rot gezeichnete Bienenschar, die in der Nähe des Stockes, 12 m von ihm entfernt, gefüttert wird. Und wir haben die Blauen, deren Futterstelle 400 m vom Heimatstock entfernt ist²⁾. An beiden Plätzen werden wir gleichzeitig Zuckerwasser bieten und dann an beiden Plätzen das Futter entfernen, bis die Bienen, die zunächst das leere Schälchen eifrig absuchen und in der Nähe herumschwärmen, daheim sitzen und nur einzelne Kundschafter ab und zu Nachschau halten. Dann füllen wir an *einem* der beiden Plätze, z. B. in 400 m Abstand, das Futter schälchen mit Zuckerwasser. Die Bienen, die zuerst hinkommen, machen nach der Heimkehr Schwänzeltänze. Wir beobachten im

¹⁾ v. Frisch, 1923, S. 24 ff.

²⁾ Beide sammelten bei diesen Versuchen auf duftloser Unterlage.

Stock, mit welchen nummerierten Bienen der einen, wie der anderen Schar die Tänzerinnen in Berührung kommen und ob die Individuen, die mit einer tanzenden Biene Kontakt hatten, daraufhin ihren Futterplatz aufsuchen. Wenn Rundtanz und Schwänzeltanz ohne Unterschied nur als Aufforderung zum Ausfliegen aufgefaßt werden, dann müssen Fern- und Nah-Sammler auf den Schwänzeltanz gleich gut ansprechen. Wenn aber die verschiedene Form des Tanzes als Hinweis auf die ungleiche Entfernung verstanden wird, dann sollten unsere Roten erkennen, daß die blauen Schwänzeltänzerinnen ihre Beute von einem weiter abgelegenen Futterplatz bringen, daß sie die Sache also eigentlich nichts angeht, und ruhig zu Hause bleiben — es sei denn, daß sie sich durch die günstige Wendung am fremden Platze zu einer Nachschau bewogen sehen, ob es jetzt nicht auch bei ihnen wieder etwas gibt, wenn wir es menschlich ausdrücken wollen. Dann könnte aber wenigstens dem Grade nach eine verschiedene Wirkung der Tanzweise erwartet werden, je nachdem sie der Entfernung des gewohnten Futterplatzes angemessen ist oder nicht. Und das erwies sich als zutreffend.

Ein erster Versuch am 15. 10. 1944 litt noch unter technischen Mängeln. Doch wurde sein Ergebnis durch eine Wiederholung am 16. 10., unter besseren Voraussetzungen, bestätigt. Ich beschränke mich hier auf die Schilderung des zweiten Tages:

Nach Fütterung an beiden Plätzen wurde von 11 Uhr 15 bis 12 Uhr pausiert und dann *am fernen Futterplatz der Blauen* (in 400 m Abstand) *imolare Zuckerlösung geboten*, während am nahen Platz der Roten (in 12 m Abstand) das Schälchen leer blieb. An jedem Platze wurde durch eine Beobachterin jede ankommende Biene nach ihrer Nummer verzeichnet und genau die Zeit ihres Eintreffens vermerkt. Ich selbst beobachtete am Stock und diktierte einer Helferin jeden Kontakt einer tanzenden mit einer anderen nummerierten Biene. Wenn eine solche binnen 5 Minuten nach ihrer Berührung mit der Tänzerin an ihrem Futterplatz erscheint, so kann auf Grund früherer Erfahrungen angenommen werden, daß sie durch den Tanz dazu veranlaßt wurde. In der Regel ist sie schon nach 1—3 Minuten draußen, doch kann sie mit den Vorbereitungen zum Ausflug auch mehr Zeit verlieren¹⁾.

1) Vgl. v. Frisch, 1923, S. 36—38.

In Tab. 1 sind alle Bienen nach ihren Nummern verzeichnet, links die Blauen vom fernen Futterplatz, rechts die Roten vom nahen, die von 12 Uhr bis 12 Uhr 30 mit einer blauen Schwänzeltänzerin vom 400 m-Platz in Berührung kamen. Daß die Begegnungen mit den Roten vom nahen Futterplatz zahlreicher waren als die mit den Blauen, von der eigenen Futterstelle, erklärt sich daraus, daß die letzteren ja beim Ausfliegen ihr Schälchen gefüllt fanden und selbst zu sammeln anfangen, womit weitere Begegnun-

Tab. 1. Mit einer Schwänzeltänzerin vom fernen Futterplatz hatten Kontakt:

Von der Schar des fernen Futterplatzes (400 m)					Von der Schar des nahen Futterplatzes (12 m)				
Biene Blau Nr.	mit Tänze- rin Blau Nr.	um	Erfolg	erschien am Futterplatz nach	Biene Rot Nr.	mit Tänze- rin Blau Nr.	um	Erfolg.	erschien am Futterplatz nach
12	28	12 ⁰⁶	—		88	28	12 ⁰⁶	—	
35	33	12 ¹⁰	+	4 Min.	81	30	12 ⁰⁹	—	
26	28	12 ¹³	+	2 Min.	81	30	12 ¹⁴	—	
36	28	12 ¹⁵	+	1 Min.	84	28	12 ¹³	—	
31	33	12 ¹⁶	+	3 Min.	95	28	12 ¹³	—	
32	35	12 ¹⁷	+	5 Min.	95	11	12 ²³	—	
					4	28	12 ¹⁴	—	
					26	35	12 ¹⁸	—	
					82	36	12 ²⁰	—	
					82	30	12 ²⁴	—	
					82	23	12 ²⁵	+	5 Min.
					91	28	12 ²²	—	
					91	35	12 ²⁴	—	
					22	11	12 ²⁴	+	5 Min
					34	30	12 ²⁴	—	

gen mit Tänzerinnen auf der Wabe ausblieben oder, wenn sie zufällig zustande kamen, für uns ohne Interesse sind. In der Tabelle findet man bei erfolgreicher Alarmierung auch angegeben, wie lange nach dem Kontakt mit der Tänzerin die verständigte Biene an ihrem Futterplatz erschienen ist.

Man sieht, daß von 6 gruppenzugehörigen Bienen, die mit einer Schwänzeltänzerin in Berührung kamen, fünf binnen 5 Minuten an ihrem, 400 m entfernten Futterplatz waren, während von 15 Berührungen mit gruppenfremden Bienen vom 12 m-Platz, für

die ein Rundtanz angemessen gewesen wäre, nur zwei Erfolg hatten.

Nach Fütterung an beiden Plätzen und neuerlicher Futterpause von 12 Uhr 50 bis 14 Uhr 5 schritten wir zum Gegenversuch und füllten nur das Schälchen der nahen Futterstelle mit 1molarer Zuckerlösung. Tab. 2 zeigt das Ergebnis:

Tab. 2. Mit einer Rundtänzerin vom nahen Futterplatz hatten Kontakt:

Von der Schar des <i>fernen</i> Futterplatzes (400 m)					Von der Schar des <i>nahen</i> Futterplatzes (12 m)				
Biene Blau Nr.	mit Tänze- rin Rot Nr.	um	Erfolg	erschien am Futterplatz nach	Biene Rot Nr.	mit Tänze- rin Rot Nr.	um	Erfolg	erschien am Futterplatz nach
32	91	14 ⁰⁹	+	5 Min.	4	81	14 ¹⁰	+	4 Min.
32	95	14 ³⁴	+	1 Min.	94	78	14 ¹²	+	1 Min.
31	81	14 ¹⁰	+	2 Min.	82	26	14 ¹³	+	1 Min.
31	88	14 ³⁹	—		95	26	14 ¹⁶	+	1 Min.
31	89	14 ⁵⁰	+	2 Min.	89	91	14 ¹⁸	+	1 Min.
33	26	14 ¹³	—						
33	26	14 ⁵⁰	—						
23	91	14 ¹⁸	+	1 Min.					
23	94	14 ²³	+	3 Min.					
5	85	14 ²⁰	+	4 Min.					
5	91	14 ³⁴	+	4 Min.					
26	88	14 ²³	—						
30	89	14 ²⁵	—						
30	95	14 ²⁵	+	2 Min.					
35	4	14 ³⁶	+	5 Min.					
12	26	14 ²⁶	—						
26	91	14 ³³	—						

Von den 5 Begegnungen einer Rundtänzerin mit gruppenzugehörigen Bienen vom nahen Futterplatz waren *alle* erfolgreich. Von den 17 Begegnungen mit gruppenfremden Bienen vom fernen Platze waren diesmal 10 von Erfolg ¹⁾.

¹⁾ Es sieht nach diesem Versuch so aus, als würden bei nicht adäquaten Tänzen die Fernsammler auf Rundtänze besser ansprechen als Nahsammler auf Schwänzeltänze. Doch hatte der Versuch vom Vortage in dieser Hinsicht ein entgegengesetztes Resultat: bei 10 Begegnungen von Nahsammlern mit einer Schwänzeltänzerin waren 6 erfolgreich, bei den 10 Begegnungen von Fernsammlern mit einer Rundtänzerin aber nur 3.

Ziehen wir Versuch und Gegenversuch zusammen, so finden wir, daß von den 12 gruppenzugehörigen Bienen 11 auf den adäquaten Tanz angesprochen haben, während in den 32 beobachteten Fällen des Zusammentreffens mit einer gruppenfremden Biene der inadäquate Tanz nur 12mal Erfolg hatte. Die Alarmierung war das einermal in 92%, das anderemal in 37,5% der Begegnungen wirksam. Wir sehen hiermit unsere Erwartung bestätigt, daß *Rundtanz und Schwänzeltanz im Bienenvolk zwei wohlverstandene Ausdrücke sind, die auf eine verschiedene Entfernung der Weideplätze hinweisen.*

Diese Folgerung ist durch das Zahlenmaterial der Tabellen noch schärfer belegt, als es den Anschein hat. Denn in einer umfangreichen Statistik (die sich auf die Begegnungen mit Tänzerinnen von der gleichen Futterstelle bezieht) fand ich (1923, S. 38) den Kontakt in 89% aller beobachteten Fälle wirksam. Es ergab sich aber weiter, daß *auch ohne Tanz* durch die Berührung mit einer heimkehrenden Sammlerin eine Verständigung erfolgen kann. 39% solcher Begegnungen gaben Anlaß zum Aufsuchen des Futterplatzes. Ich habe daraus geschlossen, „daß für die Verständigung von der neuerlichen Anwesenheit des Futters der Rundtanz nicht unbedingt nötig, aber äußerst förderlich ist“ (1923, S. 40). Die damals gefundenen 89% und 39% stimmen überraschend genau zu den 92% und 37,5% unseres Versuches. Man könnte daraus ableiten, daß der Schwänzeltanz auf die Nahsammler und der Rundtanz auf die Fernsammler überhaupt keine Wirkung hatte, denn der Erfolg war durchschnittlich nicht größer, als bei einer tanzlosen Begegnung. Doch scheint mir das Zahlenmaterial für solche Vergleiche noch zu gering. Die Versuche verlangen nach einer Wiederholung.

3. Der Rhythmus des Schwänzeltanzes als Entfernungsweiser.

Aus den bisher geschilderten Beobachtungen geht hervor, daß bei einer Entfernung der Futterstelle von 50—100 m der Rundtanz in den Schwänzeltanz übergeht. Auch bei einem Abstand von 400 m, dem fernsten Futterplatz im Jahre 1944, sahen wir den Schwänzeltanz. Die Sammelflüge der Bienen können sich auf Strecken von 2—3 km ausdehnen. Dem Biologen scheint es nicht sehr sinnvoll, wenn sich ein Mitteilungsvermögen über die Entfer-

nung der Trachtquellen auf die Angaben „näher“ oder „weiter als 100 m“ beschränkt.

Aus dieser Überlegung heraus nahm ich die Versuche im Jahre 1945 erneut auf in der Absicht, mit dem Futterplatz noch weiter weg zu wandern und zu sehen, ob sich die Form des Tanzes nicht noch einmal ändert. Es standen zwei Krainer Völkchen in kleinen Beobachtungsstöcken zur Verfügung. Diese wurden nach den jeweiligen Erfordernissen in Brunnwinkl oder in seiner weiteren Umgebung aufgestellt.

Da jede Wanderung beim Stock beginnen mußte, war auch reichlich Gelegenheit, die Tänze bei geringer Entfernung der Futterstelle immer wieder zu verfolgen. Und immer wieder hat sich bewahrheitet, daß es bei Entfernungen von 10 und von 25 m Rundtänze sind, daß bei einem Abstand von 50 m Schwänzeltbewegungen während des Rundlaufes häufiger auftreten, wobei die Bienen nicht selten statt Kreisen am selben Fleck Doppelkreise in Form einer 8 beschreiben, sodaß sich die Laufform schon jener des Schwänzeltanzes nähern kann. War der Futterplatz 100 m entfernt, so wurden — in Übereinstimmung mit den vorjährigen Beobachtungen — in 7 verschiedenen Versuchen an beiden Völkern die Rundtänze stets durch Schwänzeltänze abgelöst, wobei aber hier, wie bei 150 m, gelegentlich Anklänge an den Rundtanz noch vorkamen. Davon war S. 12 schon die Rede. Von 200 m ab waren es reine Schwänzeltänze. Auch das ist uns nichts Neues.

Aber schon beim 100 m-Platz fiel mir an unseren gezeichneten Bienen der rasche Rhythmus der Wendungen auf gegenüber anderen Tänzerinnen, die gleichzeitig von unbekanntem Sammelplätzen heimkamen. Das war der Anlaß, in ausgedehnten Versuchsreihen den Rhythmus des Schwänzeltanzes bei verschieden weit entfernten Futterstellen mit der Stoppuhr festzuhalten — und damit hatte ich den Schlüssel zum Geheimnis!

Technisch bin ich so vorgegangen, daß ich, bei Fütterung numerierter Bienen in bestimmter Entfernung, am Beobachtungsstock wahllos eine Tänzerin nach der anderen ins Auge faßte und zählte, wieviel Wendungen (Halbkreise) — oder, was auf dasselbe hinauskommt, wieviel Schwänzellaufe (vgl. Abb. 6, S. 11) — sie in 15 Sekunden beschrieb. Jede Beobachtung erstreckte sich meist auf 15—30 Tänze, aus welchen der Durchschnittswert für die Zahl der Schwänzellaufe berechnet wurde.

Bei der ersten Versuchsreihe wanderten wir mit dem Futterplatz von unmittelbarer Stocknähe bis zu einer Entfernung von $1\frac{1}{2}$ km und stellten von 100 zu 100 m, zunächst noch mit einer Zwischenstation, den Rhythmus fest. Das Ergebnis ist aus Tab. 3 zu ersehen.

Schon nach den ersten Entfernungsstufen wurde deutlich, daß die Zahl der Wendungen mit zunehmendem Abstand kleiner wird. Ein geplanter Versuch über eine noch weitere Strecke kam in die-

Tabelle 3.

Versuch Nr.	Datum	Entfernung des Futterplatzes vom Stock	Durchschnittliche Zahl der Schwänzelläufe je 15 Sekunden	Zahl der Einzelbeobachtungen, die dem Wert zugrunde liegen
7	8. 6. 45	100 m	10,9	9
8 u. 9	11. u. 12. 6.	150 m	8,7	12
10	12. 6.	200 m	8,3	16
11	14. 6.	300 m	7,6	29
13	15. 6.	400 m	6,6	24
16	16. 6.	500 m	6,2	31
17, 18	16. 6.	600 m	5,9	33
19, 20	17. u. 18. 6.	700 m	5,0	23
21	18. 6.	850 m ¹⁾	4,8	34
23	18. 6.	900 m	4,7	33
24	19. 6.	1000 m	4,5	30
26	19. 6.	1100 m	4,5	37
28	21. 6.	1200 m	4,2	15
31	21. 6.	1300 m	4,3	54
34	22. 6.	1400 m	4,1	68
37	23. 6.	1500 m	4,0	31

sem Jahre nicht mehr zur Durchführung. Doch konnte ich bei Prof. R. *Beutler*, die für unser Beobachtungsvolk W zu anderen Zwecken eine Futterstelle sehr weit weg verlegte, an Bienen, welche von ihrem $2\frac{1}{2}$ bis $2\frac{3}{4}$ km entfernten Schälchen heimkehrten, etwa 2,5 Schwänzelläufe je $\frac{1}{4}$ Minute feststellen. Somit erfolgt wohl eine weitere Abnahme der Frequenz bis an die Grenze des Flugkreises.

Die Verlangsamung im Rhythmus der Wendungen geht einher mit einer Verlängerung der geradlinigen Laufstrecke und mit

1) Statt 800 m, weil dort ein Sumpf lag.

einer Vermehrung der Schwänzelsbewegungen, sodaß der langsamere Tanz nicht an Lebhaftigkeit verliert, ja für das menschliche Empfinden eher an Nachdruck gewinnt. Bei 100 m machen die Tänze mit ihren raschen Wendungen und kurz hingeworfenen Schwänzelsbewegungen einen ausgesprochen hastigen Eindruck. Mit der Mäßigung des Tempos bei zunehmender Entfernung ist es der Schwänzellauf, der immer stärker das Bild beherrscht. Dabei ist die Verlängerung der geradlinigen Laufstrecke nicht bedeutend. Während sie bei Entfernungen von 100 bis 200 m über etwa 1—2 Zellendurchmesser geht, erstreckt sie sich bei 400 m über etwa 2—3 und bei 1000 m über etwa 3—4 Zellen. Doch werden diese Abstände nicht streng eingehalten. Regelmäßiger scheint mir die Zahl der Schwänzelsbewegungen bei jedem Geradelauf mit zunehmender Entfernung anzuwachsen. Nur kann man sie bei der Schnelligkeit des Vorganges nicht zuverlässig zählen. Man müßte sie in Zeitlupenaufnahmen festhalten. Ich finde in meinen Protokollen folgende Schätzungswerte für die Zahl der Schwänzelsbewegungen (Doppelausschläge) bei jedem Schwänzellauf:

Bei 100 m Abstand	2—3 Schwänzler
„ 200 m „	etwa 4 „
„ 300 m „	5—6 „
„ 400 m „	6—8 „
„ 500 m „	8—9 „
„ 600 m „	8—10 „
„ 700 m „	10—11 „

Ob es für die Wahrnehmung der Bienen mehr auf die Verlangsamung der Wendungen oder auf die Vermehrung der Schwänzelsbewegungen ankommt, weiß ich nicht. Für uns ist ohne besondere Hilfsmittel nur die erstere zuverlässig zu erkennen, und über sie muß noch einiges gesagt werden.

Da ich auch bei anderen Versuchen immer wieder auf die Zahl der Wendungen geachtet habe, liegt besonders für manche Entfernungen, die aus bestimmten Gründen längere Zeit beibehalten wurden, ein großes Material vor. So habe ich für den Abstand von 200 m 776 Einzelbeobachtungen über den Rhythmus des Tanzes. Die Durchschnittswerte sämtlicher Beobachtungen bei verschiedener Entfernung der Futterplätze sind in Abb. 7 kurvenmäßig wiedergegeben, und zwar getrennt für die beiden von mir benützten Beobachtungsvölker. Bei jedem Kurvenpunkt ist die

Zahl der Einzelbeobachtungen angegeben, aus welchen der Durchschnittswert errechnet ist. Man sieht, daß sich die beiden Kurven nicht ganz decken. Das eine Volk hat meist ein wenig langsamer

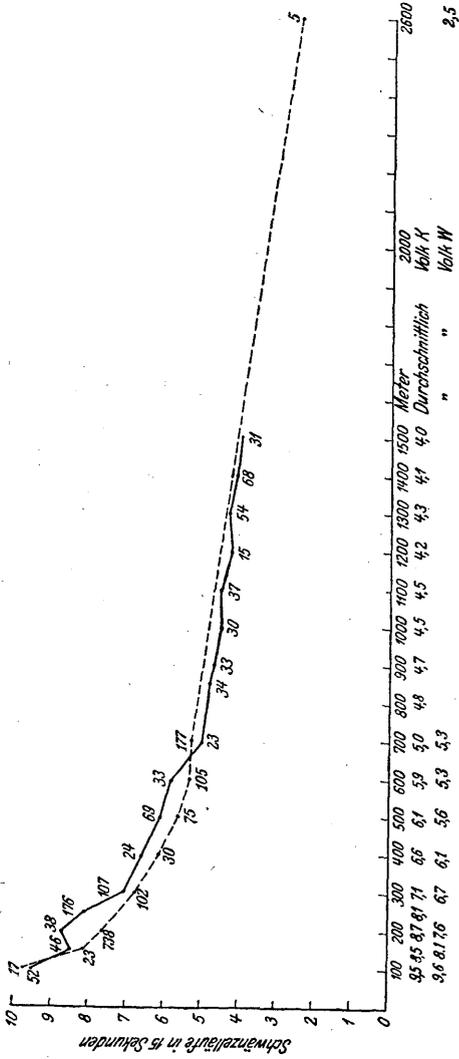


Abb. 7. Der Rhythmus des Schwänzeltanzes als Anzeiger für die Entfernung des Futterplatzes. Auf der Abszisse ist die Entfernung der Futterstelle vom Stock, auf der Ordinate die Zahl der Schwänzelläufe je $\frac{1}{4}$ Minute aufgetragen. Die Zahlen bei den Kurvenpunkten geben an, wiewiele Einzelbeobachtungen dem betreffenden Durchschnittswert zugrunde liegen. Ausgezogene Kurve: Volk K. Gestrichelte Kurve: Volk W.

getanzt als das andere. Ob solche persönliche Noten der einzelnen Völker sich bestätigen und welches Ausmaß sie haben können, bleibt noch zu ergründen.

Bei ein und demselben Volk erweist sich der Rhythmus als recht beständig und weitgehend unabhängig von äußeren Einflüssen.

Um zunächst ein Bild von den Schwankungen zu geben, die bei Tänzerinnen desselben Volkes gleichzeitig vorkommen, ist in Tab. 4 für jede Entfernung an je einem wahllos herausgegriffenen Versuch neben dem Durchschnittswert *die kleinste und größte beobachtete Zahl der Schwänzelläufe* angegeben, wieder getrennt für beide Völker:

Tab. 4. Der Rhythmus des Schwänzeltanzes. Überblick über die *individuellen Schwankungen*.

Entfernung des Futter- platzes	Versuch Nr.	Zahl der Einzelbeob- achtungen	Zahl der Schwänzelläufe je $\frac{1}{4}$ Min.	
			Durchschnitts- wert	Zahl der Läufe (Schwankungsbreite)
Volk K				
100 m	247	21	9,7	8 — 11 (3)
200 m	52	16	9,1	8 — 10 (2)
300 m	146	30	6,8	6 — 8 (2)
400 m	13	24	6,6	5 — 7,5 (2,5)
500 m	57	38	6,1	5 — 7 (2)
600 m	17/18	33	5,9	5 — 7 (2)
700 m	20	14	5,0	4,5 — 5,5 (1)
850 m	21	34	4,8	4 — 6 (2)
900 m	23	33	4,7	4 — 5 (1)
1000 m	24	30	4,5	4 — 5 (1)
1100 m	26	37	4,5	4 — 5 (1)
1200 m	28	15	4,2	4 — 5 (1)
1300 m	31	54	4,3	3,5 — 5 (1,5)
1400 m	34	68	4,1	3,5 — 5 (1,5)
1500 m	37	31	4,0	4 — 4 (0)
Volk W				
100 m	122	17	9,6	8,5 — 10,5 (2)
200 m	167	30	7,9	7 — 9,5 (2,5)
300 m	178	30	6,1	5,5 — 7 (1,5)
400 m	180	30	6,1	5 — 7 (2)
500 m	181	30	5,5	4,5 — 6 (1,5)
600 m	187	32	5,5	5 — 6,5 (1,5)
700 m	202	30	5,4	5 — 6 (1)

Die Differenzen zwischen den *Durchschnittswerten* der zu verschiedenen Zeiten und unter ganz ungleichen äußeren Bedingungen durchgeführten Beobachtungsreihen sind noch geringer.

Sie sind in Tab. 5 für alle Entfernungen, für die mehr als ein Versuch vorliegt, zusammengestellt. Die Übereinstimmung zwischen den Mittelwerten ist bemerkenswert, wenn man bedenkt, daß sie zum Teil in Abständen von vielen Monaten gewonnen wurden.

Bei der Entfernung von 100 m sind die Schwankungen noch verhältnismäßig groß. Das hängt wohl damit zusammen, daß hier noch Anklänge an den Rundtanz nicht selten sind, und beim Rundtanz die Zahl der Wendungen schon deshalb stark wechselt,

Tab. 5. Der Rhythmus des Schwänzeltanzes. Überblick über die *Schwankungen der Durchschnittswerte* der verschiedenen Versuchsreihen.

Entfernung des Futter- platzes	Zahl der Versuche	Zahl der Einzelbeob- achtungen	Zahl der Schwänzelläufe je $\frac{1}{4}$ Min.	
			Durchschnitts- wert	Zahl der Läufe (Schwankungsbreite)
Volk K				
100 m	5	52	9,5	8,1—10,9 (2,8)
150 m	5	46	8,5	7,9—9,3 (1,4)
200 m	3	38	8,7	8,3—9,1 (0,8)
250 m	4	176	8,1	7,9—8,4 (0,5)
300 m	4	107	7,1	6,8—7,6 (0,8)
500 m	2	69	6,1	6,1—6,2 (0,1)
700 m	2	23	5,0	5,0—5,0 (0,0)
Volk W				
200 m	30	738	7,6	6,9—8,0 (1,1)
300 m	4	102	6,7	6,1—6,9 (0,8)
500 m	3	75	5,6	5,4—6,0 (0,6)
600 m	4	105	5,3	5,0—5,5 (0,5)
700 m	7	177	5,3	5,0—5,5 (0,5)

weil manchmal mehrere volle Kreise nach derselben Richtung ausgelaufen werden, und manchmal schon nach $\frac{1}{2}$ oder $\frac{3}{4}$ Bogen die Wendung erfolgt. Erst mit der Form des reinen Schwänzeltanzes wird auch die Zahl der Wendungen verhältnismäßig beständig.

Die Konzentration des Zuckerwassers, die Außentemperatur, Wetter und Jahreszeit blieben ohne merklichen Einfluß auf den Rhythmus der Tänze. Umso besser scheint er daher geeignet, den Stockgenossen die Entfernung der Trachtquelle mit bemerkenswerter Sicherheit zu übermitteln. Wie genau sie diese Hinweise verstehen und beachten, hoffe ich künftig noch weiter klären zu können.

4. Vergleichende Beobachtungen an Zuckerwasser- und Pollensammlern.

Mit der Entdeckung, daß die Zuckerwassersammler auch Schwänzeltänze machen, und daß die Form des Tanzes einen Hinweis auf die Entfernung der Trachtquelle bedeutet, wurde die Frage brennend, ob die *Pollensammler* bei entsprechend nahe gelegener Sammelstelle *Rundtänze* ausführen, ob also zwischen saugenden und höselnden Bienen ein Unterschied der Tanzform überhaupt nicht besteht. Um dies zu entscheiden, wurde nach Abschluß der ersten Versuchsreihe, bei der wir mit dem Futterplatz 1½ km vom Stock weggewandert waren, am 1. 7. 1945 neuerlich in unmittelbarer Stocknähe eine Futterstelle angelegt und binnen zehn Tagen stufenweise bis zu 500 m gewandert. In sieben verschiedenen Abständen war je ein längerer Aufenthalt eingeschaltet, um das Benehmen von Zuckerwasser- und Pollensammlern vergleichend zu beobachten.

Die technische Schwierigkeit, Bienen an einem künstlichen Futterplatz im Freien zum Pollensammeln zu bewegen, veranlaßte mich seinerzeit, einen Beobachtungsstock in einem allseits geschlossenen Glashaus des Münchner botanischen Gartens aufzustellen. Prof. R. Beutler hat aber inzwischen ein Verfahren ausgearbeitet, nach dem man Bienen auch im Freien an einer gewünschten Stelle Stunden und Tage lang höseln lassen kann. Die Hauptsorge ist die Beschaffung von genügenden Mengen eines geeigneten Blütenstaubes. Es gelingt dies durch Anwendung von „Pollenfallen“, wie solche schon von anderen, deutschen und amerikanischen Bienenforschern zur Pollengewinnung benützt wurden; es handelt sich um einen Apparat, der, vor einen Bienenstock gesetzt, die heimkehrenden Sammlerinnen zwingt, durch enge Öffnungen zu kriechen¹⁾; dabei werden ihnen die Höschen abgestreift; sie sammeln sich in einem untergestellten Behälter. Solche Höschen, in einer Porzellanschale fein zerrieben, im Brutschrank getrocknet und nochmals zerrieben, geben einen Blütenstaub, der gern und in natürlicher Weise gehösel wird. Um unsere nummerierten Bienen zur gewünschten Zeit dazu zu veranlassen, stellt man ihr Zuckerwasserschälchen in eine flache Glasschale (Petrischale), deren Boden mit Blütenstaub bedeckt ist (Abb. 8). Läßt

¹⁾ Wir verwandten *Böttchers* Pollenfallen und ein amerikanisches Modell erfolgreich.

man nun das Zuckerwasser ausgehen, so beginnt meistens die eine und andere nach einiger Zeit mit Pollen sammeln. Es empfiehlt sich, vorher durch Fütterung mit starker Zuckerlösung einige Neulinge anzulocken, da diese oft leichter zum Höseln übergehen als die schon länger auf das Zuckerwasser eingestellten Kameraden. Das Numerieren höselnder Bienen geschieht am einfachsten mit einer Fangschere (1923, S. 23). Wenn der Eifer der Sammlerinnen nachließ, hatte es fast immer seinen Grund darin, daß der Blütenstaub durch Anziehen von Feuchtigkeit zum Höseln weniger geeignet geworden war. Sein Ersatz durch frischen, trockenen Pollen konnte Wunder wirken.

Die individuellen Unterschiede der Bienen, aus vielfachen Erfahrungen bekannt, treten beim Höseln besonders stark in Er-



Abb. 8. Um die Bienen zum Pollensammeln zu veranlassen, stellt man das Zuckerwasser-Futtergeschälchen (*Sch*) in eine größere Glasschale (*P*) mit Blütenstaub (*Bl*) und läßt das Zuckerwasser ausgehen.

scheinung. Während die eine immer wieder nach kürzester Frist prächtige Pollenballen an den Beinen hat, braucht eine andere die fünffache Zeit dazu, und eine dritte arbeitet ebenso lange am gleichen Gefäß und hat am Ende doch nur kümmerliche Klümpchen von Blütenstaub — ganz so, wie der eine Mensch flink ist und der andere, ewig geschäftig, doch nichts Rechtes fertig bringt.

Das Ergebnis der Versuchsreihe ist schnell gesagt: *ob die Bienen Zuckerwasser oder Pollen sammelten, die Tanzform war genau dieselbe, und nur abhängig von der Entfernung des Futterplatzes.* In Abständen von 10 m und 25 m beschrieben die höselnden Bienen dieselben Rundtänze, wie beim Eintragen von Zuckerwasser. Bei 50 m war nur ein gelegentliches Schwänzeln im Rundlauf zu bemerken, bei der einen, wie bei der anderen Tätigkeit. Bei 100 m erfolgte in beiden Fällen der Übergang zum Schwänzeltanz, und hier, wie auch bei 200, 300 und 500 m unterschieden sich die Schwänzeltänze der Pollensammler in nichts von jenen der Zuckerwassersammler. Die Zahl der Wendungen, die ab 200 m gezählt wurden, also der Rhythmus des Tanzes, war mit befriedigender Genauigkeit übereinstimmend (Tab. 6).

Nun wird auch eine Tatsache verständlich, die mir schon 1923 (S. 81) und später bei den Versuchen mit *Rösch* Kopfbrechern machte: „Als wir die Bienen in das Glashaus gebracht hatten, waren typische Schwänzeltänze der Pollensammler gar nicht mehr zu sehen, sondern nur mit Schwänzeln vermengte Rundtänze, wie dies auch schon vor mehreren Jahren bei der ersten Aufstellung eines Volkes in der Winterhalle vorübergehend zu beobachten war.“ (v. Frisch und Rösch 1926, S. 16). Das benützte Glashaus maß in seiner längsten Ausdehnung 27,5 m. Also waren bei der Begrenzung der Sammelflüge auf diesen Raum nur Rundtänze zu erwarten. Nicht verständlich ist mir heute, daß ich 1923 nach mehrtägigem Aufenthalt der Bienen im Glashaus und 1926

Tabelle 6.

Entfernung des Futter- platzes	Zuckerwassersammler		Pollensammler	
	Durchschnitt- liche Zahl der Schwänzelläufe je $\frac{1}{4}$ Minute	Zahl der be- obachteten Tänze	Durchschnitt- liche Zahl der Schwänzelläufe je $\frac{1}{4}$ Minute	Zahl der be- obachteten Tänze
200 m	9,1	16	8,7	13
300 m	7,4	22	7,4	25
500 m	6,1	38	6,0	24

an einigen Pollensammlern, die im Freien von nahen Plätzen kamen, Schwänzeltänze sah. Ob sich jene Völker wirklich anders verhielten oder ob ich mich durch ein lebhaftes Schwänzeln im Rundlauf täuschen ließ und auf die Laufkurve nicht genügend geachtet habe, wird kaum mehr zu entscheiden sein. Das letztere ist wahrscheinlicher.

II. Wie sich die Bienen die Richtung zur Trachtquelle mitteilen.

5. Nachweis einer Verständigung über die Richtung zur Futterquelle.

Als die Frage auftauchte, ob die durch Tänze alarmierten Neulinge wirklich die Entfernung des Futterplatzes erfahren oder ob sie nur durch das Duftorgan in die Nähe der Sammelstelle geleitet werden, sollte dies durch Versuche entschieden werden

(vgl. S. 9), die nun zu besprechen sind. Beobachtungsstellen in gleicher Entfernung, aber ganz anderer Richtung als der Futterplatz mußten zeigen — so dachte ich — ob die Bienen wußten, in welcher Entfernung sie zu suchen hätten, oder ob sie nur ihrer Nase nachgingen.

Für dieses Vorhaben war, wie sich bald herausstellte, in Brunwinkl das Gelände ungeeignet. Denn der nahe See und dicht bewaldete Hänge schufen nach den verschiedenen Himmelsrichtungen allzu ungleiche Bedingungen, deren Einfluß auf einen ungleichen Besuch der Beobachtungsstellen schwer zu beurteilen war. Ich verlegte darum den Schauplatz in die ausgedehnte ebene Wiesenfläche um das benachbarte Gut Aich.

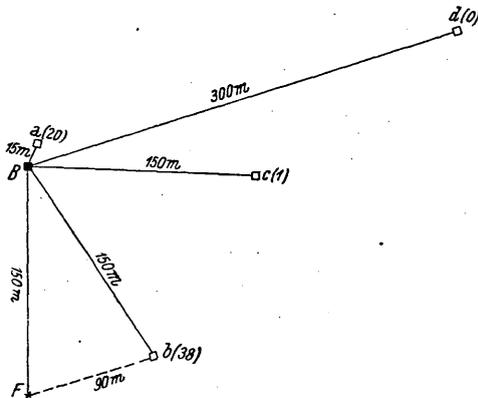


Abb. 9 V. 180, 16. 8. 1944. Fütterung gezeichneter Bienen bei F , 150 m vom Bienenstock (B) entfernt. a , b , c , d = vier Beobachtungsplätze mit Duftplatten, in Klammer beigefügt die Anzahl der angeflogenen Bienen. Die angenähert in der Richtung des Futterplatzes gelegene Duftplatte b wurde weit stärker besucht als die gleich weit entfernte, aber in anderer Richtung gelegene Duftplatte c .

Die Anlage der Versuche blieb dieselbe wie früher (vgl. S. 5 ff.), nur kamen weitere Beobachtungsstellen hinzu. Am 16. 8. 1944 sammelte eine Schar von sieben nummerierten Bienen aus einem bei B stehenden Krainer Volk (in Zanderbeute) am Futterplatz F in 150 m Entfernung. Die Unterlage des Schälchens war mit einigen Tropfen Pfefferminzöl beschickt. An vier Beobachtungsstellen, deren Lage und Entfernung aus Abb. 9 ersichtlich ist, lag je eine Pfefferminz-Duftplatte im Grase auf. Während einstündiger Füt-

terung der nummerierten Bienen mit 2molarer Zuckerlösung stellten sich am Futterplatze selbst 106 Neulinge ein und wurden getötet. In derselben Zeit und in der anschließenden halben Stunde waren an dem Beobachtungsort in Stocknähe (15 m) 20 Anflüge, am Beobachtungsort b, in gleichem Abstand wie die Futterstelle und angenähert in ihrer Richtung gelegen, deren 38, bei c, in derselben Entfernung und anderer Richtung, nur 1 und bei d, in doppeltem Abstand und noch etwas stärker abweichender Richtung, 0 Anflüge von Neulingen zu verzeichnen. Es zeigt sich also mit großer Schärfe, daß in der Nähe des Futterplatzes stark gesucht wird, während dies an abseits gelegener Stelle trotz gleicher Entfernung vom Stock nicht der Fall ist.

In Abb. 10 und 11 ist das Ergebnis zweier weiterer, an den beiden folgenden Tagen durchgeführter Versuche dargestellt. Der Futterplatz, diesmal mit Sternanisöl auf der Unterlage, und mit neun nummerierten Sammlerinnen, blieb zunächst an derselben Stelle, wie beim ersten Versuch. Während einstündiger Fütterung mit 2molarer Zuckerlösung wurden daselbst 115 Neulinge getötet. Die Zahl der Anflüge an den Beobachtungsorten, wo diesmal natürlich Sternanis-Duftplatten auflagen, ist aus Abb. 10 ersichtlich. Besonders auffallend sind die zahlreichen Anflüge bei der genau in der Richtung des Futterplatzes gelegenen, 100 m weiter entfernten Stelle. Es verdichtet sich der Verdacht, daß die Richtung der Trachtquelle im Stock verkündet wird. Denn der Beobachtungsort b, vom Stock *gleich* weit entfernt wie die Futterstelle, wurde viel weniger besucht als der Platz c genau in der Richtung des Futterplatzes. — Am dritten Tag verlegten wir die Futterstelle nach der *entgegengesetzten* Seite in 300 m Entfernung vom Stock. Die Unterlage wurde mit Thymianöl beschickt. Zu den Sammlerinnen gesellten sich während einstündiger Fütterung mit 2molarer Lösung 64 Neulinge. Die gestern völlig unbeachteten Duftplatten nach dieser Richtung wurden nun beide von mehr als 100 Bienen angeschwärmt, während nach der andern Seite hin, wo am Tage zuvor so reger Betrieb geherrscht hatte, alles still blieb (Abb. 11).

Es war somit klar, daß nicht rund um den Stock eine bestimmte Entfernung abgesucht, sondern daß die Richtung zur Sammelstelle bevorzugt wird. Unbefriedigend war die Unsicherheit darüber, in welchem Umkreis um den Futterplatz sich der

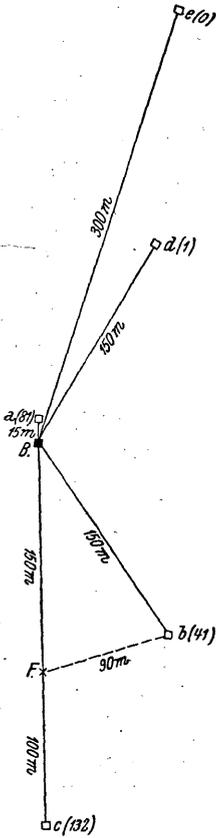


Abb. 10.

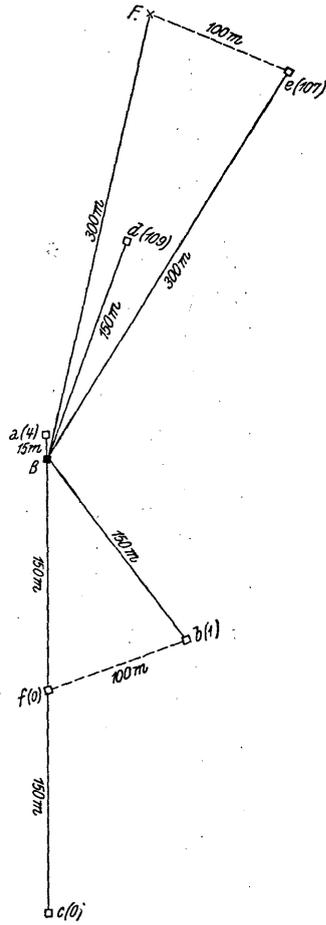


Abb. 11.

Abb. 10. V. 181, 17. 8. 1944. Fütterung gezeichneter Bienen bei F, 150 m vom Bienenstock (B) entfernt. a, b, c, d, e = fünf Beobachtungsplätze mit Duftplatten, in Klammer beigefügt die Anzahl der angeflogenen Bienen. Den stärksten Zuspruch erhielt Platz c, genau in der Richtung des Futterplatzes gelegen; b, angenähert in derselben Richtung, wird sehr viel stärker besucht als der Beobachtungsplatz d, in derselben Entfernung, aber entgegengesetzter Richtung. Man vergleiche hiermit Abb. 11.

Abb. 11. V. 182, 18. 8. 1944. Fütterung gezeichneter Bienen bei F, 300 m vom Bienenstock (B) entfernt. a, b, c, d, e, f = sechs Beobachtungsplätze mit Duftplatten, in Klammer beigefügt die Anzahl der angeflogenen Bienen. Man vergleiche Abb. 10; nach der Verlegung des Futterplatzes auf die entgegengesetzte Seite wird dort gesucht und die frühere Richtung vernachlässigt.

Geruch des Duftorganes der dort sammelnden Bienen anlockend bemerkbar machen konnte. Um diesen Faktor nach Möglichkeit auszuschließen, legte ich, ausgehend von einem Bienenvolk in Brunnwinkel (*Zander-Beute*), zwei Futterplätze in entgegengesetzter Richtung an, und zwar so, daß für den einen von ihnen eine Stelle gewählt wurde, in deren Umgebung herumsuchende Bienen nicht in größerer Zahl zu erwarten waren. Er lag 250 m vom Stock entfernt an einem schmalen Fußweg, der auf lange Strecke hin einerseits vom See, anderseits von Felswänden begleitet war, die oben an Hochwald grenzten. Am 17. 9. 1944 wurde zunächst am anderen, gegen den Stock hin offen im „Wiesental“ gelegenen Futterplatz, in 300 m Abstand, eine Stunde lang auf lavendelduftender Unterlage 2molare Zuckerlösung geboten. Ein Beobachtungsplatz in Stocknähe (15 m) erhielt in dieser Stunde und den anschließenden 30 Minuten nur 3 Besuche. An jenem abgelegenen Platz am Seeufer stellten sich gleichfalls 3 Bienen ein. Sie mochten bei der Wanderung dahin mitgekommen sein und das Futterschälchen vorher nicht gefunden haben. Am Futterplatz aber wurden 178 Neulinge getötet und 257 schwärmten bei einer 30 m von ihm entfernten, in der Flugrichtung gegen Brunnwinkel gelegenen Beobachtungsstelle an. — Am folgenden Tage (18. 9.) gingen wir mit großer Spannung an den Gegenversuch. Die numerierte Schar am Uferweg wurde eine Stunde lang bei Thymianduft mit 2molarer Zuckerlösung gefüttert. Es war ziemlich windstill, und wenn ein leichter Lufthauch einsetzte, ging er meist auf den See hinaus oder die Felsen hinauf gegen den Wald. Die Bedingungen waren also für unseren Plan günstig; die Duftwolken vom Futterplatz wurden nicht in eine Richtung getragen, wo alarmierte, suchende Bienen in größerer Zahl anzunehmen waren. *Trotzdem kamen sie schon nach zehn Minuten in hellen Scharen und in einer noch kaum erlebten Fülle.* 362 Neulinge mußten in jener Stunde am Futterplatz getötet werden, 39 flogen an der 25 m von ihm entfernten Duftplatte an, während bei einer Duftplatte 15 m vom Stock nur 1 Besuch, und an der gestern so stark umschwärmten Stelle in der entgegengesetzten Richtung deren 4 zu verzeichnen waren.

Da mir damals eine Verständigung im Stock über die Himmelsrichtung in höchstem Grade unwahrscheinlich vorkam, und da anderseits die ausfliegenden Neulinge doch offenkundig einen

Anhaltspunkt dafür hatten, welchen Weg sie einschlagen sollten, so vermutete ich, daß die zum Futterplatz fliegenden Sammlerinnen schon während des Fluges dahin ihr Duftorgan ausstülpten und so eine *Duftstraße* legten, die als Wegweiser dienen mochte. Es blieb freilich unverständlich, wie eine solche Duftspur bei bewegter Luft von Nutzen sein könnte. Doch in Ermanglung einer anderen Erklärung mußte die Hypothese geprüft werden.

6. Auf falscher Fährte.

Wenn das Duftorgan der Wegweiser war, dann mußte durch seine Ausschaltung eine Verständigung über die Richtung zur Futterquelle unmöglich werden.

Die Ausschaltung des Duftorganes bietet keine technischen Schwierigkeiten und wurde von mir schon 1923 (S. 163, 164) beschrieben. Bestreicht man bei einer am Futterschälchen sitzenden Biene mit Hilfe eines feinen Pinselchens die Stelle des Organs mit alkoholischer Schellacklösung, so leimt dieser rasch trocknende Überzug das 5. und 6. Rückensegment aneinander und verhindert das Ausstülpen der Dufttasche.

Ich habe nun die beiden, im vorigen Abschnitt zuletzt beschriebenen Versuche (vom 17. und 18. 9.) am 19. und 20. 9. mit Bienen wiederholt, deren Duftorgane verklebt waren. Am Vormittage des 19. 9. geschah dies bei der Sammlerschar im Wiesental, am 300 m entfernten Futterplatz. Sie wurde dann daselbst von 10—11 Uhr bei Sternanisduft mit 2molarer Zuckerlösung gefüttert. Der Duft des ätherischen Öles wurde zur Zeit des Versuches vom Wind in der Richtung vom Stock weg vertragen. Trotzdem kamen während der Futterstunde 190 Neulinge ans Schälchen, wo sie getötet wurden, und 228 Bienen schwärmten in derselben Zeit und der anschließenden halben Stunde an der 30 m abseits liegenden Duftplatte an. Eine Duftplatte in Stocknähe (15 m) erhielt 5 Anflüge, und eine solche in entgegengesetzter Richtung am Uferweg (225 m) nur einen. Die Erwartung hat sich also nicht im mindesten bestätigt. Doch waren zwei Fehlerquellen im Spiel. Sechsmal während der Futterzeit gelang es einer Biene, die Verschlußkappe zum Platzen zu bringen ¹⁾. Sie wurde natürlich jedes-

¹⁾ Es ist ein drolliger Anblick, wie sich die Bienen mit verklebten Duftorganen vergeblich bemühen, dasselbe zu betätigen. Wenn der Verschluß nicht

mal sofort erneuert. Und zweitens bemerkte ich, daß die Neulinge am Futterschälchen, die mit der Pinzette abgefangen und getötet wurden, nicht selten hierbei ihre Dufttasche ausstülpten, sodaß also die Ausschaltung dieses Lockduftes doch nicht vollständig geglückt war.

Beim Gegenversuch am 20. 9. wurde der ersten Fehlerquelle durch besonders sorgfältiges Anlegen der Verschluskkappen begegnet. Tatsächlich hat sich während der einstündigen Fütterung nur ein einziges Mal eine solche gelöst. Die betreffende Biene wurde sofort getötet. Den zweiten Mißstand vermied ich, indem ich die Neulinge, ohne sie zu quetschen, in ein Gläschen mit Alkohol steckte. Die Schar mit verklebten Duftorganen sammelte diesmal am Uferweg, zwischen See und Steilhang, 250 m vom Stock, auf einer mit Pfefferminzöl beschickten Unterlage. Obwohl die Bildung einer auch nur rudimentären „Duftstraße“ diesmal zuverlässig verhindert war, stellten sich während der Futterstunde 80 Neulinge am Schälchen ein, und 30 flogen in dieser Zeit und der anschließenden halben Stunde an einer 25 m abseits liegenden Duftplatte an. Bei der Duftplatte in Stocknähe (15 m) kam es zu 4, bei der in entgegengesetzter Richtung, 270 m entfernten Duftplatte zu 2 Besuchen.

Wenn auch eine anlockende Wirkung des Duftorganes zweifellos besteht¹⁾ und durch weitere Versuche, auf die ich hier nicht eingehen will, neuerlich bestätigt wurde, so ist doch klar geworden, daß für die Richtungsweisung auf größere Entfernung hin ein *anderer* Faktor verantwortlich sein mußte. Wir brauchten nicht mehr zu grübeln, ob eine Duftstraße genügend dauerhaft wäre — aber wir standen nun vor einem völligen Rätsel.

7. Der Schwänzeltanz als Richtungsweiser.

Als ich 1945 die Versuche wieder aufnahm und in *Beobachtungsstöcken* den Bienen zusah, deren Futterplatz in größerer Entfernung lag, fielen mir bald sehr sonderbare Dinge auf.

Am 15. 6. nach 13 Uhr sammelte eine numerierte Schar an einer 400 m entfernten, nordöstlich vom Stock gelegenen Stelle.

sehr gut sitzt, können sie mit diesen wiederholten Versuchen schließlich Erfolg haben. Sie müssen daraufhin dauernd überwacht werden.

¹⁾ Vgl. v. Frisch, 1923, S. 158 ff.

Alle Heimkehrer liefen bei ihren Tänzen den geradlinigen Schwänzellauf ausnahmslos kopfunten, wie es in Abb. 6, S. 11 dargestellt ist. Das war überraschend, denn ich wußte aus zahllosen früheren Beobachtungen, daß der Schwänzellauf zwar bei ein und demselben Tanz seine Linie beibehält, bei verschiedenen Tänzen aber nach allen möglichen Seiten gerichtet sein kann. Tatsächlich waren auch neben unseren nummerierten Bienen Pollensammler zu sehen, die ihre Schätze von unbekanntem Fundplätzen brachten und gleichzeitig in anderen Richtungen tanzten. In über 100 weiteren Beobachtungsreihen hat sich aber ohne Ausnahme bestätigt, daß Bienen, die zur selben Zeit von derselben Futterstelle heimkehren, ihre Schwänzeltänze in derselben Richtung ausführen.

Eine zweite Überraschung folgte auf dem Fuße. Obwohl der Ort der Fütterung derselbe blieb, änderten unsere nummerierten Biene \ddot{u} im Laufe des Tages ihre Tanzrichtung. Genauere Aufzeichnungen ließen bald erkennen, daß sich die Richtung des Schwänzellaufes in einigen Stunden um angenähert denselben Winkel änderte, um den die Sonne inzwischen am Himmel weiter gewandert war. Nur geschah dieses im Sinne des Uhrzeigers, während sich die Tanzrichtung im entgegengesetzten Sinne wandelte.

Nun legten wir, vom gleichen Beobachtungsstock ausgehend, einen zweiten Futterplatz an und wanderten mit diesem nach der anderen Seite vom Stock bis zu einer Entfernung, bei welcher die Schwänzeltänze in Erscheinung treten. Am neuen und am alten Platze wurde gleichzeitig gefüttert. Wenn nun die eine Schar kopfunten tanzte, lief die andere Schar zur selben Zeit, auf derselben Wabe, bei ihren Schwänzelläufen kopfoben. Die Richtungen vom Stock zu beiden Futterplätzen waren nicht genau entgegengesetzt, sondern bildeten miteinander einen sehr stumpfen Winkel. Recht genau um denselben Winkel war die Richtung des Schwänzellaufes bei den beiden Sammlerscharen verschieden.

Es wird aus diesen Beobachtungen klar, daß der Schwänzellauf des Tanzes die Richtung zur Futterquelle weist, aber nicht unmittelbar — was ja auf der senkrecht stehenden Wabe gar nicht möglich wäre — sondern in irgend welcher Beziehung zum Sonnenstand. Das letztere mutet nicht ganz fremd an. Denn *Brun* beschrieb schon 1914 hübsche Versuche an Ameisen, aus denen eine

Orientierung nach dem Sonnenstande hervorgeht. Verhinderte er z. B. eine wandernde Ameise durch Überstülpen eines schwarzen Deckels am Weitemarsch, so schlug sie nach ihrer Befreiung einen Weg ein, der von der bisherigen Spur um den gleichen Winkel abwich, den die Sonne inzwischen durchmessen hatte. An einem Bienenvolk, das in einem an Orientierungsmarken ungewöhnlich armen Gelände aufgestellt war, konnte *Wolf* (1927) dasselbe zeigen. Eine Stunde lang an ihrem Futterplatz festgehalten, flogen die Sammlerinnen in einem, dem veränderten Sonnenstand entsprechenden Winkel zur Flugrichtung ab und wenn sie die gewohnte Entfernung durchflogen hatten, ohne auf ihren Stock zu treffen, beschrieben sie Suchbogen, bis sie nach Hause fanden. Eine solche „Lichtkompaßbewegung“ ist leicht begreiflich. Die Tiere halten auf ihrem Wege dauernd den gleichen Winkel zur Sonne ein und sichern sich dadurch die gerade Linie, wie wir mit Hilfe eines Kompasses. Aber wie können sie diese Richtung auf der Wabe den anderen mitteilen, und welcher Art ist hierbei der Bezug auf den Sonnenstand?

Um von möglichst klaren Voraussetzungen auszugehen, wurde ein kleiner Beobachtungsstock in der schon erwähnten, ausgedehnten ebenen Wiesenfläche in der Nähe des Gutes Aich aufgestellt, das Flugloch nach Osten gerichtet¹⁾. Vom 23. 8. bis 20. 9. 1945 waren an 200 m entfernten Stellen Futterplätze eingerichtet, die der Reihe nach genau südlich, östlich, nördlich und westlich²⁾ vom Stock gelegt wurden. Bevor ich erzähle, was dabei herausgekommen ist, muß kurz auf einige technische Dinge eingegangen werden.

Um die Richtung des Schwänzellaufes besser beurteilen zu können, trug ich auf der Glasscheibe vor der Wabe ein System von Linien auf, die horizontal, vertikal und unter Winkeln von 30° und 60° verliefen. Die Tanzrichtung der Bienen ließ sich durch Vergleich mit diesen vorgeschalteten Linien gut abschätzen. Eine Beobachtung erstreckte sich meist über 20—30 Minuten. Dabei

1) Die Stellung des Bienenstockes hat sich aber als belanglos erwiesen. Die Tanzrichtung ist unter sonst gleichen Bedingungen bei Stöcken, deren Flugloch nach den verschiedensten Seiten gerichtet ist, dieselbe.

2) Die Größe der magnetischen Deklination, die 1945 für St. Gilgen 39° westlich betrug, war mir damals nicht genau bekannt und wurde bei den Versuchen außer Betracht gelassen. Sie ist aber bei den unten folgenden Angaben über die Genauigkeit der Richtungsweisung berücksichtigt.

wurden etwa 15—30 heimkehrende Bienen wahllos der Reihe nach ins Auge gefaßt und der Tanzwinkel vermerkt. Hierzu ist noch zu sagen, daß die Richtung des Schwänzellaufes bei einem Tanz *eine* ganz bestimmte sein *kann*, daß aber meistens die Halbkreise nicht voll ausgelaufen werden, sodaß die Sehne, die den linken Halbkreis schließt, mit der Sehne des rechten Halbkreises einen Winkel von etwa 30° (selten größer, oft kleiner) bildet (Abb. 12). In diesen Fällen wurde die Richtung der den Winkel halbierenden Linie als maßgebend angenommen und vermerkt. Aus diesen Einzelbeobachtungen, die untereinander meist gut übereinstimmten, wurde der Durchschnittswert berechnet und mit dem *Sonnenwinkel* verglichen. Darunter verstehe ich den Winkel zwischen der

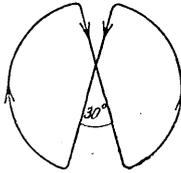


Abb. 12. Schwänzeltanz mit divergierender Richtung des Schwänzellaufes, schematisch. Vgl. hierzu Abb. 6, S. 11.

Richtung zum Futterplatz und der Richtung zur Sonne während der Beobachtungszeit¹⁾. Es sei bemerkt, daß ich zunächst keine Ahnung hatte, was zu erwarten war und daß ich mich auch später über den Sonnenwinkel absichtlich nie vor dem Versuch unterrichtet habe, sodaß die gefundenen Beziehungen unbeeinflußt und erst nachträglich festgestellt wurden.

Und nun das Ergebnis: Um 12 Uhr mittags war der Schwänzeltanz bei südlichem Futterplatz nach oben, bei nördlichem nach unten gerichtet, bei östlichem Futterplatz nach links und bei westlichem nach rechts. Zu anderen Tagesstunden war bei südlichem Futterplatz die Richtung des Schwänzellaufes um angenähert denselben Winkel nach rechts oder links von der Richtung nach oben abweichend, um den die Sonne nach links, bzw. rechts von der Richtung zum Futterplatz stand. Diese Beziehung war bei süd-

¹⁾ Genauer ausgedrückt, den Winkel, den die Richtung vom Bienenstock zum Futterplatz mit der Projektion der Richtung Bienenstock—Sonne auf die Erde zur mittleren Beobachtungszeit einschließt oder astronomisch ausgedrückt, die *Differenz der Azimute* von Futterplatz und Sonne.

licher Flugrichtung besonders in die Augen springend, sie hat aber allgemeine Gültigkeit. Auf welche Art die Biene die Tanzrichtung versteht, das weiß ich nicht. Aber für den menschlichen Betrachter läßt sich die gefundene Gesetzmäßigkeit, für jede Tageszeit zutreffend, in folgende Worte kleiden: Tanzrichtung genau nach *oben* bedeutet: Du mußt *in der Richtung des Sonnenstandes* fliegen, um zur Trachtquelle zu kommen. Schwänzellauf *kopfunten* heißt, genau *von der Sonne fort* führt der Weg zur Futterstelle. Ein nach der rechten Seite gerichteter Geradelauf gibt an, Du mußt Dich beim Flug zum Futterplatz *nach rechts von der Sonne halten, und zwar um den Winkel, um welchen die Laufrichtung von der Richtung nach oben abweicht*. Und bei einem nach *links* gerichteten Tanz mußt Du Dich entsprechend *links von der Sonne* halten.

Einige Protokollbeispiele mögen das Gesagte erläutern und zugleich eine Vorstellung vom Grade der Genauigkeit geben, mit der die Richtung gewiesen wird. In Abb. 13 ist das Resultat von je zwei Versuchen für jede der vier Himmelsrichtungen graphisch dargestellt. Der ausgezogene Pfeil gibt die Richtung des Schwänzellaufes an, wie sie sich bei der *Durchschnittsberechnung* aus den rund 20 Einzelbeobachtungen (die genaue Zahl steht bei jedem der einzelnen Bilder) herausgestellt hat. Dabei bedeutet die Richtung nach oben im Bilde einen nach oben gerichteten Schwänzellauf auf der senkrechten Wabe. Die gestrichelte Linie zeigt, wie die Bienen hätten laufen müssen, um den Winkel zwischen der Richtung zum Futterplatz und der Richtung zur Sonne nach dem oben gegebenen Schlüssel zutreffend anzuzeigen. Die Abweichung zwischen der beobachteten und der zu erwartenden Tanzrichtung ist als „Differenz“ unter jeder Skizze in Winkelgraden angegeben¹⁾. Man sieht, daß die Richtungs-

¹⁾ Für den genauen Wert der Abweichung sind die unter den Skizzen angegebene Winkelgrade, und nicht die Skizzen selbst maßgebend. Ich hatte nämlich bei den Versuchen den Sonnenstand zu den verschiedenen Tagesstunden mit einfachen Hilfsmitteln etwa alle 14 Tage selbst gemessen. Die Skizzen sind auf Grund dieser eigenen Messungen gezeichnet, die naturgemäß für astronomische Begriffe nicht sehr genau waren. Die Bilder waren bereits reproduziert, als ich durch Herrn Prof. Schütte (München) die von ihm berechneten Sonnenazimute für St. Gilgen (für alle Versuchstage und alle Versuchsstunden) erhielt. Nach seinen Werten ist die Abweichung zwischen der beobachteten und der zu erwartenden Tanzrichtung bei den rechts stehenden Abbildungen etwas kleiner, als ich sie gezeichnet habe, u. zw. bei Abb. 13 b

weisung in der Mittagsstunde von einer erstaunlichen Schärfe war. Das traf in allen acht Fällen dieser Versuchsreihe zu. Die größten Abweichungen pflegten am frühen Vormittag und späteren Nachmittag (8—9, 15—17 Uhr) aufzutreten. Die Differenz zwischen Tanzwinkel und Sonnenwinkel konnte dann bis etwa zum Doppelten der größten Abweichung in Abb. 13, ja noch etwas darüber hinaus gehen. Doch schien mir ein System in diesen „Fehlern“ zu liegen, das ich bei Volk W in den 53 vorliegenden Beobachtungsreihen immer wieder bestätigt fand. Ich will hier nicht näher darauf eingehen, weil ich die Erscheinung vorläufig nicht zu deuten weiß, und weil sie überdies bei dem anderen Volk K, von welchem zum Vergleich 36 Versuche vorliegen, nicht zu bemerken war. In diesem andern Beobachtungsvolk ergaben sich in den Morgen- und Abendstunden keine größeren Abweichungen zwischen Tanzrichtung und Sonnenwinkel, als zu Mittag, und es wurde die stärkste in Abb. 13 erkennbare Differenz in jenen 36 Fällen nur zweimal nennenswert überschritten.

Um auch ein Bild zu geben, wie weit *die einzelnen Schwänzeltänze einer Beobachtungsreihe* in der Richtung übereinzustimmen pflegten, bringe ich als beliebig herausgegriffenes Beispiel, das als typisch gelten kann, den Protokollauszug eines Versuches (V. 222, Abb. 13 h):

20. 9. 1945, 13⁵⁰—14¹⁰, meist sonnig. Futterplatz 200 m westlich vom Stock. Fütterung mit 2molarer Zuckerlösung. — Die Schwänzelläufe sind nach rechts oben gerichtet und schließen mit der Vertikallinie die folgenden Winkel ein:

Biene Nr.		Biene Nr.	
11	60°	87	53°
39	60°	16	60°
16	60°	6	60°
31	60°	6	60°
16	65°	86	67°
88	75°	22	60°
8	60°	87	53°
32	60°	10	60°
86	60°	34	55°
10	75°	8	60°
31	60°	31	60°
31	60°	1	60°

um 4°, bei d um 1°, bei f um 1° und bei h um 3°. Bei den links stehenden Abbildungen stimmen die Skizzen fast genau. — Herrn Prof. Schütte danke ich herzlich für die geleistete zeitraubende Arbeit.

Bei zwei Tänzen wurde der Winkel von 60° dauernd eingehalten, in den anderen Fällen wurden alternierend die Schenkel eines Winkels gelaufen

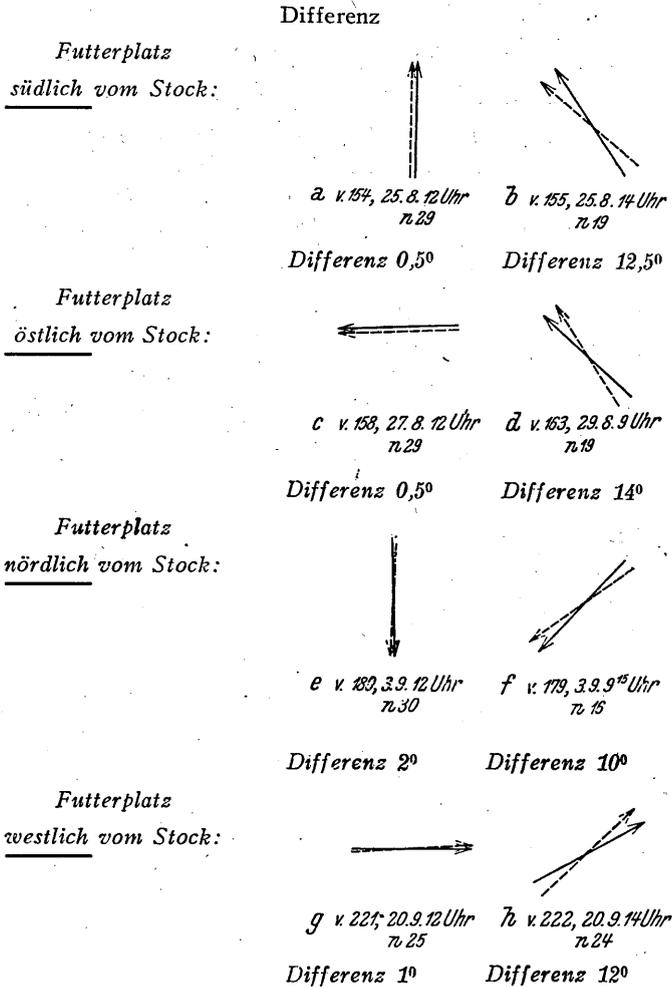


Abb. 13. Die Genauigkeit der Richtungsweisung, an einigen Beispielen anschaulich dargestellt. Der ausgezogene Pfeil zeigt die beobachtete Richtung des Schwänzellaufes (Durchschnitt aus den Einzelbeobachtungen, deren Anzahl unter n angegeben ist). Der gestrichelte Pfeil zeigt, wie die Bienen bei genauer Richtungsweisung hätten tanzen müssen. Die Größe der Abweichung ist unter jedem Bild in Winkelgraden angegeben.

(vgl. Abb. 12, S. 35), dessen Halbierende der Eintragung zugrunde gelegt ist. Der von den Schenkeln eingeschlossene Winkel war nach den Protokoll-

aufzeichnungen nur einmal größer als etwa 30° , mehrmals aber kleiner. Ein Winkel von „ 53° “ soll nicht den Anschein erwecken, als wäre eine Ablesung auf 1° genau möglich; er ist das Mittel aus 45° und 60° , entsprechend der Schätzung für die abwechselnden Laufrichtungen der Biene in diesem Falle.

Der Beobachtungsstock ist so gebaut, daß alle heimkehrenden Bienen zunächst auf die rechte¹⁾ Wabenfläche laufen müssen (vgl. v. Frisch 1923, S. 16). In der Regel bleiben sie da, sodaß dem Beobachter kaum ein Tanz entgeht, wenn er sich dauernd auf dieser Seite aufhält. Manchmal aber, besonders wenn die Wabe unten nicht an das Rähmchen anschließt, wechseln die Heimkehrer auch auf die andere Seite hinüber. Sie tanzen dort natürlich auch nach oben, wenn der Weg zur Futterstelle in der Richtung zur Sonne führt, und nach unten, wenn er entgegengesetzt gelegen ist. Sie tanzen — was nicht von vornherein selbstverständlich schien — auch horizontal nach rechts, wenn die Richtung zum Futter um 90° nach rechts von der Richtung zur Sonne liegt. Der Schwänzellauf ist dann auf der einen Seite der Wabe, absolut im Raume betrachtet, entgegengesetzt gerichtet als auf der anderen Seite. Wenn die Tänzerinnen auf der einen Seite schräg nach rechts oben, oder nach links unten laufen, so tun sie jeweils dasselbe auf der anderen Seite. Maßgebend ist also die Senkrechte und die Abweichung von ihr nach rechts und links um einen bestimmten Winkel²⁾.

Als der Futterplatz nördlich vom Bienenstocke lag, wurde diese Flugrichtung zum Zwecke anderer Versuche zwei Wochen beibehalten. Eine Verbesserung der Richtungsweisung als Folge des langen Einfliegens war nicht zu bemerken. Die kleinen Abweichungen zeigten sich am Ende im gleichen Maße, wie in den ersten Stunden nach Flugbeginn in einer neuen Richtung.

Doch ein anderer Umstand schien mir bisweilen eine stärkere Streuung der Einzelwerte zu bewirken: eine *dicke Bewölkung*.

1) Für den vor dem Flugloch stehenden, zum Stock blickenden Beschauer.

2) In diesem Zusammenhang sind Versuche von Kalmus (1937) über die Orientierung der Biene im Stock von Interesse. Er ließ die Bienen einen Labyrinthweg lernen. Sie fanden diesen Weg auch bei veränderter Lage des Labyrinthes ohne nennenswerte Störung wieder, solange die *oben-unten* und *rechts-links*-Beziehungen erhalten blieben. Dagegen waren sie völlig verwirrt, wenn ein senkrecht gelernter Labyrinthweg horizontal gelegt, oder seine Ebene auch nur geneigt wurde; desgleichen, wenn man die Wegstrecken spiegelbildlich vertauschte. Daraus geht — in bestem Einklang mit unseren Beobachtungen — hervor, daß die Bienen in ihrem Heim oben und unten, rechts und links genau beachten.

Hiermit kommen wir auf die heikle Frage, wie sich die Bienen nach der Sonne orientieren, wenn sie nicht sichtbar ist. Daß sie auch bei bedecktem Himmel die Richtung nach dem Sonnenstand weisen und zu jeder Stunde dem geänderten Sonnenwinkel Rechnung tragen, steht durch eine große Zahl von Beobachtungen außer Zweifel. Ich sehe zwei Erklärungsmöglichkeiten: entweder die Bienen orientieren sich nach einem vom Sonnenstande abhängigen Faktor, der durch eine Wolkendecke nicht ausgeschaltet wird¹⁾, oder sie besitzen, nachdem sie sich in einer bisher unbekanntem Gegend bei Sonnenschein eingeflogen haben, ein Kenntnis der Himmelsrichtungen und des jeweiligen Sonnenstandes auch ohne augenblicklichen Anblick des Gestirns. Vielleicht wird ein geplanter Versuch in dieser Frage weiterführen.

Daß eine Richtungsweisung, die ja an den *Schwänzeltanz* gebunden ist, erst bei Entfernungen von 50—100 m²⁾ auftritt, ist biologisch durchaus verständlich. Näher am Stock gelegene Trachtquellen können auch von rundum ausschwärmenden Bienen schnell genug gefunden werden. Freilich, daß sie *dazu* durch den *Rundtanz* aufgefordert werden, daß dieses Rennen im Kreis herum tatsächlich die Anweisung bedeutet, rund um den Stock zu suchen, während der Schwänzellauf nach bestimmter Richtung in die Ferne weist, und durch seinen Rhythmus zugleich noch ansagt, wie weit — das sind Dinge, die man wohl eher in einem Märchenbuch, als in einer kritischen Arbeit erwartet hätte.

¹⁾ Man könnte, worauf mich Prof. *Schmauß* aufmerksam machte, an die Wärmestrahlung denken. — Auch *Wolf* (1927, S. 237) wirft bei seiner Untersuchung der Lichtkompaßbewegung bei Bienen die Frage auf, wie bei trübem Wetter die Orientierung nach dem Licht erfolgt. Eine Gegend, die an Richtpunkten so arm sei wie sein Versuchsgelände, sei sehr außergewöhnlich, in der Regel daher eine Einstellung nach der Sonne allein gar nicht nötig. „Ferner läßt sich aber noch zeigen, daß bei Messungen der Helligkeitsdifferenzen zwischen Nord- und Südseite am bedeckten Himmel die gegen Süden gemessene Helligkeit die gegen Norden um 40—60% übersteigt.“ Dieser Befund genügt nicht zur Erklärung des Tatbestandes. Es müßte in der Richtung zur Sonne ein scharfer umschriebenes Helligkeitsmaximum bestehen.

²⁾ Manchmal habe ich schon bei einem Abstand der Futterquelle von 50 m, während die Laufform des Tanzes die Gestalt einer 8 hatte, ein kurzes, richtungsweisendes Schwänzeln gesehen. Wenn bei Entfernungen unter 50 m Schwänzelmovements vorkamen, dann geschah es stets im Rundlauf und somit ohne Richtungsweisung. — Zusatz bei der Korrektur: Inzwischen habe ich auch schon bei 25 m den Beginn einer Richtungsweisung beobachtet.

8. Richtungsweisung auf horizontaler Unterlage.

Vor vielen Jahren sah ich an meinem großen Beobachtungsstock, dessen Bewohner sich damals bei starker Wärme zu Dutzenden vor dem Flugloch in der „Galerie“¹⁾ aufhielten, heimkehrende Sammlerinnen des öfteren auf dem horizontalen Holzboden dieses Vorbaues tanzen. Jetzt ließ mir die Frage keine Ruhe, ob sie wohl auch die Richtung angegeben hätten. Wenn auf der senkrechten Wabenfläche der Schwänzellauf nach oben die Anweisung gibt, der Sonne zu zu fliegen, welche Laufrichtung sollte dann auf horizontaler Tanzfläche dieses Signal ersetzen?

Die erste Gelegenheit zu Beobachtungen darüber ergab sich bei Versuchen an einem normalen Bienenkasten (*Zanderbeute*), die aus anderem Anlasse unternommen wurden. Ich wollte mich davon überzeugen, ob hier die Tänze nach denselben Regeln ablaufen wie im Beobachtungsstock. Die Beute ist für Oberbehandlung eingerichtet und enthält 9 Waben in „Kaltbau“-Stellung (die Waben parallel den Seitenwänden des Stockes). Die numerierte Schar, die an einem entfernten Futterplatz sammelte, war im Stock auf den drei mittleren Waben zu finden. Bei abgenommenem Deckel ließen sich an sorgsam herausgehobenen, in ihrer Stellung unveränderten Waben die Tänze verfolgen und zeigten klar dieselben Gesetzmäßigkeiten der Richtungsweisung, wie im Beobachtungsstock. Für eingehendere Untersuchungen waren die Bedingungen zu ungünstig. Die Tanzlust war bei geöffnetem Stock stark gehemmt, man mußte den Deckel immer wieder schließen und verlor viel Zeit. Aber etwas Neues lehrten die Versuche doch:

Wenn auf einer herausgehobenen Wabe eine Biene eben tanzte, oder Futter abgab, sodaß der Beginn ihres Tanzes zu erwarten war, so lag die Versuchung nahe, *die Stellung der Wabe zu ändern* — ob sich die Biene in ihrer Richtungsweisung dadurch würde stören lassen?

Dreht man die Wabe um eine horizontale, senkrecht auf ihrer Fläche stehende Achse um 90° , sodaß ihre Seitenkanten zu ihrer oberen und unteren Begrenzung werden (Abb. 14 a), so wird diese Stellungsänderung von der Tänzerin sofort ausgeglichen. Wenn sie vorher beim Schwänzellauf kopfaufwärts lief, so tut sie es auch jetzt. Sie orientiert sich also bei der Richtungsweisung nicht

¹⁾ Vgl. v. Frisch, 1923, S. 12 und Abb. 1 auf Taf. 1.

relativ zur Wabe, sondern nach der Schwerkraft, was ja zu erwarten war¹⁾. Drehte man die Wabe um die vertikale Achse um 90° (Abb. 14 *b*), aus Kaltbau- in Warmbaustellung, aus der Längsrichtung des Stockes in die Querrichtung, so wurde manchmal der Tanz fortgesetzt, ohne daß die Laufspur' auf der Wabe verändert war, in der Mehrzahl der Fälle aber fühlte sich die Biene offensichtlich gestört und brach den Tanz sofort ab. Dreht man sie um die horizontale Längsachse (Abb. 14 *c*), so, daß die Wabenfläche mit der Tänzerin horizontal und oben liegt, so bedeutet auch das

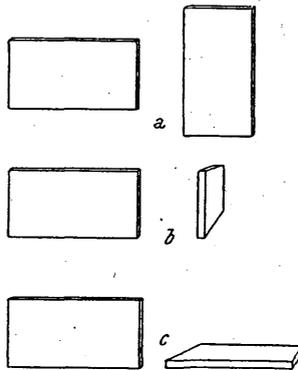


Abb. 14. Die herausgehobene Wabe, *links* in ihrer normalen Stellung, *rechts* nach der Drehung *a* um die horizontale Querachse, *b* um die vertikale Achse, *c* um die horizontale Längsachse.

manchmal eine Störung. Immerhin sah ich die Biene mehrmals den Tanz fortsetzen. Die Art der Richtungsweisung blieb hierbei infolge eines ungünstigen Nebenumstandes unklar. Aber etwas war verblüffend: wenn man die nun flachliegende Wabe um ihre vertikale Achse drehte, wie die Drehscheibe der Eisenbahn, so wurde die Änderung von der Biene ausgeglichen und die Richtungsweisung im Raume blieb unverändert; sie ließ sich den Tanzboden unter den Füßen wegdrehen, als wenn sie einen Kompaß im Leibe hätte. Die Schwerkraft kam hier als Leitseil nicht in Frage.

Es schien der Mühe wert, diesen Dingen weiter nachzugehen. Doch wurde bei herbstlicher Kühle das Experimentieren an

¹⁾ Vgl. die schon erwähnte Arbeit von *Kalmus*.

der Zanderbeute immer schwieriger. Da verfiel ich auf den einfachen Ausweg, den kleinen Beobachtungsstock vorübergehend umzulegen, sodaß seine Wabenfläche horizontal war ¹⁾. Dabei konnte das Flugloch an seinem Ort bleiben, der unveränderte Vorsatztrichter erleichterte den Bienen die Orientierung und der Flug ging ungestört weiter. So ließen sich durch die nun oben liegenden Glasfenster die Tänze auf horizontaler Wabe in aller Ruhe $\frac{1}{4}$ oder $\frac{1}{2}$ Stunde lang beobachten und ihre Richtung mit dem Linienraster feststellen; dann konnte man den Stock wieder aufrichten und die Tänze auf senkrechter Wabe zum Vergleich heranziehen. Man konnte aber auch das Flugloch für einige Minuten verschließen und den Stock horizontal, aber gleichzeitig um 90° oder 180° gedreht hinlegen. Dabei haben sich drei wesentliche Dinge ergeben:

1. Wie auf den herausgehobenen Waben der Zanderbeute blieb auch hier der Tanz nach derselben Himmelsrichtung eingestellt, wenn der horizontal gelegte Stock in dieser Ebene um 90° oder 180° gedreht wurde. Manchmal kam es zu einer anfänglichen Verwirrung der Tänzerin, wobei nach einigen Runden das Einspielen auf die alte Richtung besonders eindrucksvoll war. *Der horizontale Tanz* war also nicht relativ zum Stock, sondern *absolut im Raume orientiert*.

2. Während sich bei normaler, senkrechter Wabenstellung im Laufe des Tages die Tanzrichtung entsprechend dem Sonnenstand ändert, ist *auf der horizontalen Wabenfläche die Richtung des Schwänzellaufes von früh bis abends dieselbe*, sofern die Lage des Futterplatzes unverändert bleibt.

3. Die Richtung des geraden Schwänzellaufes *weist beim horizontalen Tanz unmittelbar die Richtung zum Futterplatz*.

Diese Tatsachen traten in drei Versuchsreihen übereinstimmend, und besonders dadurch mit überzeugender Deutlichkeit in Erscheinung, daß der Stock beliebig oft umgelegt und aufgestellt und so das Verhalten auf horizontaler und senkrechter Wabe in raschem Wechsel verglichen werden konnte. An Abb. 15 a—c ist das Ergebnis von 3 Versuchen zu verschiedener Tageszeit bei normaler Wabenstellung und nördlich gelegenem Futterplatz graphisch wiedergegeben. Der ausgezogene Pfeil gibt, wie in Abb. 13, die Tanzrichtung an, der gestrichelte Pfeil jene Tanzrichtung,

¹⁾ Die richtige Lage wurde mit einer Wasserwaage geprüft.

die nach dem Sonnenstande zu erwarten gewesen wäre¹⁾. Wir finden die uns schon bekannte Änderung des Tanzwinkels mit dem Sonnenstande bestätigt. Abb. 15 d—f zeigt das Ergebnis von drei, um dieselbe Zeit durchgeführten Beobachtungs-

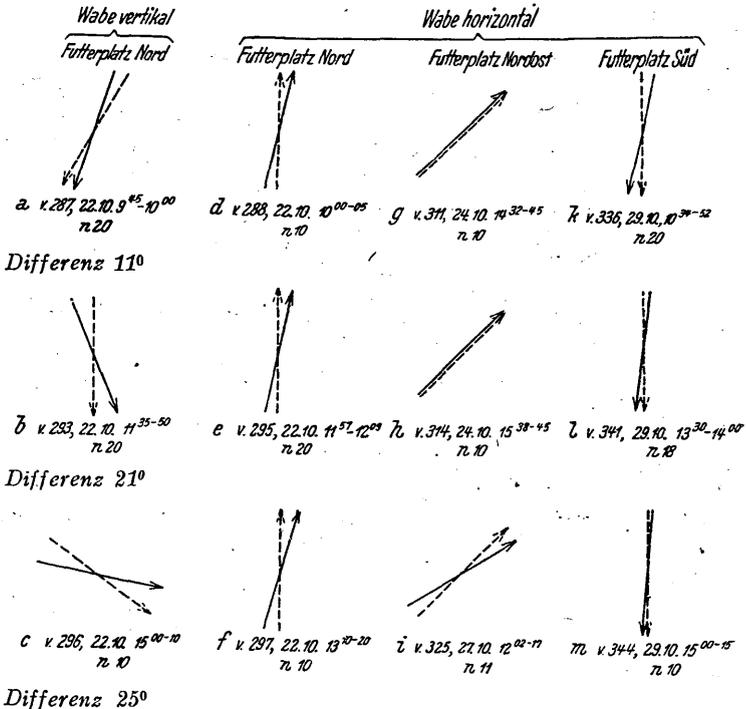


Abb. 15. a—c: Richtungsweisung zu verschiedenen Tageszeiten bei normaler Wabenstellung und nördlich gelegenen Futterplatz; der ausgezogene Pfeil zeigt die beobachtete Richtung des Schwänzellaufes (Durchschnitt aus Einzelbeobachtungen, deren Anzahl unter n angegeben ist); der gestrichelte Pfeil zeigt, wie die Bienen bei genauer Richtungsweisung hätten laufen müssen. d—m: dasselbe bei horizontaler Wabenstellung, d—f bei nördlich, g—i bei nordöstlich, k—m bei südlich gelegenen Futterplatz; der ausgezogene Pfeil zeigt die beobachtete Himmelsrichtung des Schwänzellaufes, der punktierte Pfeil die wahre Himmelsrichtung nach dem Futterplatze.

¹⁾ Zu diesen Versuchen diente Volk K. Die Abweichungen von dem zu erwartenden Winkel waren etwas größer als sonst, wahrscheinlich deshalb, weil die Stellung des Stockes (Flugrichtung) einige Tage vorher, aus hier nebensächlichen Gründen, durch allmähliche Drehung um 90° geändert worden war. Vielleicht hat auch das häufige Umlegen die Sicherheit der Richtungsweisung gestört. Es war auch die Streuung bei der Richtungsweisung größer als sonst, sowohl bei horizontaler, wie bei vertikaler Wabenstellung. Wegen der abnormen Bedingungen sind diese Versuche bei den Angaben S. 37 nicht

reihen am horizontal gelegten Stock. Der ausgezogene Pfeil weist die von der Tänzerin bei ihrem Schwänzellauf eingehaltene Himmelsrichtung, der punktierte Pfeil die Richtung zum Futterplatz. Nun wurde die 135 m entfernte nördliche Futterstelle nach einem Punkt *nordöstlich* vom Stock, also um 45° verlegt. Mit erstaunlicher Genauigkeit änderten auch die Bienen auf horizontaler Wabe ihren Tanzwinkel um diesen Betrag (Abb. 15 g—i). Die zwischengeschalteten Beobachtungen bei vertikaler Wabenstellung brachten hier, wie auch in der folgenden Versuchsreihe nichts Neues, sodaß ich auf ihre Wiedergabe verzichte. Zuletzt legten wir einen anderen Futterplatz 100 m *südlich* vom Stock an. Nun machten die Tänzerinnen auf horizontaler Wabe ihren Schwänzellauf nach Süden, und abermals am Vormittage, zur Mittagsstunde und nachmittags im gleichen Sinne (Abb. 15 k—m).

Die Tänze auf horizontaler Fläche können nicht als unnatürlich betrachtet werden. Ich erwähnte schon, daß ich solche im Flugrichter eines Beobachtungsstockes mehrfach gesehen habe. Dasselbe mag sich auf den Anflugbrettchen vorlagernder Völker nicht selten abspielen. Aber es kommt auch im Inneren des Bienenstockes vor. Am 10. 10. sah ich bei der früher erwähnten *Zanderbeute* an einer herausgehobenen Wabe, die das Rähmchen nach unten nicht vollständig ausfüllte, auf der horizontalen Innenfläche der unteren Rahmenleiste den Schwänzeltanz einer nummerierten Biene, der — wie im Beobachtungsstock — unmittelbar die Richtung zur Futterstelle wies¹⁾.

Diese unmittelbare Angabe der einzuschlagenden Flugrichtung ist besser verständlich und vielleicht ursprünglicher als die verwickelte Anweisung, die von der Tänzerin auf senkrechter Wabe mit Bezug auf den Sonnenwinkel gegeben wird. Sie setzt allerdings bei der Biene die Fähigkeit voraus, daß sie ein genaues Bild von den Himmelsrichtungen hat, auch im Inneren des Stockes und, wie die Tatsachen lehren, sogar bei veränderter Lage desselben.

Diese Fähigkeit wurde auch bei folgender Gelegenheit deut-
berücksichtigt. — Ein Vergleich mit den von Herrn Prof. Schütte berechneten Sonnenazimuten (vgl. Anm. S. 36) ergibt, daß die in den Skizzen gezeichneten Winkel fast genau richtig sind (größte Ungenauigkeit 1°).

¹⁾ Das war mit wenigen Ausnahmen auch für die Tänze auf der herausgehobenen und horizontal gelegten Wabe der *Zander-Beute* zutreffend; doch erkannte ich den Zusammenhang damals nicht, weil die Laufspur auf der horizontalen Wabe bei jenen Beobachtungen zufällig nicht viel anders war als auf der vertikalen Wabe.

lich: Ich legte den Beobachtungsstock bei geschlossenem Flugloch horizontal und drehte ihn um 180° . Wenn nun Bienen, wie es vorkam, in großer Zahl nach dem Ausgang strebten, entstand ein lebhaftes und anhaltendes Gedränge bei der in Abb. 16 durch den Pfeil angegebenen Stelle. Sie suchten den Ausgang auch jetzt am normalen *Boden*, aber an der *Rückseite* des Bienenstockes; also nicht da, wo sich jetzt das Flugloch befand, sondern in der Richtung, in der es sonst war¹⁾.

Die Bienen sind gewiß reich an staunenswerten Fähigkeiten. Es scheint mir aber eine ganz besondere Leistung zu sein, daß sie

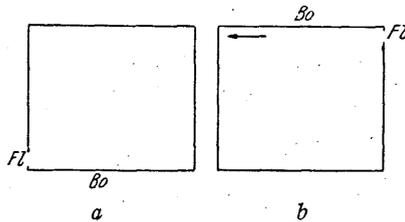


Abb. 16. a) Der Beobachtungsstock ist durch Kippen um 90° horizontal gelegt. Das Flugloch *Fl* ist an seiner Stelle geblieben und wird ohne Störung weiter benützt. b) Der Stock ist horizontal gelegt und überdies um 180° gedreht; die hinaus-strebenden Bienen suchen das Flugloch auch jetzt am normalen Boden (*Bo*) des Stockes, aber nicht da, wo es sich nach der Drehung befindet, sondern in der gewohnten Richtung.

beim Schwänzeltanz auf wagrechter und senkrechter Fläche auf grundverschiedene Weise die Richtung zur Futterquelle mitteilen — in jedem Falle auf eine den Umständen angemessene Art, die in der anderen Lage nicht anwendbar wäre — und daß sie, wie es der Augenblick erfordert, von der einen Methode zur anderen ohne Hemmung übergehen können.

Ich habe auch versucht, ob sich das Bienenvolk auf längere Dauer eine horizontale Wabenlage gefallen läßt. Im Spätherbst, bei erloschenem Bautrieb, als nicht mehr zu befürchten war, daß die Bienen neue Zellen in normaler Lage errichten und dadurch die Glasscheiben verbauen würden, legten wir den Beobachtungs-

¹⁾ Für die absolute Raumorientierung der Bienen sprechen auch die Versuche von *E. Wiechert* (1938). Nach Dressur auf eine horizontal liegende Schablone mit verschiedenfarbiger rechter und linker Hälfte, trafen die Bienen bei veränderter Anflugsrichtung ihre Wahl nicht, wie man hätte erwarten können, nach der Lage der beiden Farbhälften zur Anflugsrichtung, sondern nach ihrer dressurgemäß richtigen absoluten Lage im Raum.

stock mit Volk W derart auf die Kanten zweier benachbart aufgestellter Tische, daß er horizontal lag, und bei abgenommenen Schutzdeckeln die Wabenflächen von oben wie auch — von einem zwischen den Tischen auf dem Boden liegenden Beobachter — von unten zu übersehen waren. Dabei blieb es vom 18. bis 29. Oktober, ohne daß sich die Bienen in ihren Sammelflügen merklich stören ließen. Die Anlage eines künstlichen Futterplatzes bereitete keine Schwierigkeiten. Alle nummerierten Sammlerinnen liefen auf die *untere* Wabenfläche, oben waren verhältnismäßig wenig Tiere, und niemals Tänzerinnen zu sehen. Das war nun abermals eine neue Gegebenheit, und diesmal eine Enttäuschung. Zwar machten die Bienen bei der Heimkehr von entfernter Futterstelle ihre Schwänzeltänze in gewohnter Zahl und Lebhaftigkeit, wobei sie, den Rücken nach unten gewandt, auf der Wabenfläche liefen, aber eine Richtungsweisung war nicht erkennbar oder so unbeständig und unklar, daß kein eindeutiges Ergebnis zu erzielen war: Sie schienen völlig desorientiert und schwänzelten nach den verschiedensten Richtungen. Dasselbe war der Fall, wenn ich den anderen, normal stehenden Beobachtungskasten mit Volk K vorübergehend, für einige Minuten, so umlegte, daß die Tänze auf der *unteren* horizontalen Wabenfläche abliefen.

Horizontale Tänze mit Rücken unten und dem Bauch nach oben dürften im Bienenvolk ohne künstlichen Eingriff nicht vorkommen. Eine solche Lage fällt aus dem Rahmen der natürlichen Vorgänge und wo kein biologischer Sinn dahinter steckt, ist selbst die Biene am Ende ihrer „Weisheit“.

Zusammenfassung.

1. Rundtanz und Schwänzeltanz der Bienen weisen auf Trachtquellen in verschiedener Entfernung hin und werden in diesem Sinne von den Stockgenossen verstanden. Der Übergang von der einen Tanzform zur anderen erfolgt bei 50—100 m. Näher am Stock gelegene Trachtquellen werden durch Rundtänze, weiter entfernte durch Schwänzeltänze angezeigt. Zuckerwasser- und Pollensammler verhalten sich in dieser Hinsicht gleich. Daß für die Zuckerwasser- und Nektarsammler der Rundtanz, für die Pollensammler der Schwänzeltanz typisch sei, war ein Irrtum, dadurch bedingt, daß ich Zuckerwasser und Nektar stets in der Nähe des

Stockes fütterte, während die von mir beobachteten Pollensammler meist von natürlicher Tracht aus größerer Entfernung kamen.

2. Mit weiter zunehmender Entfernung der Trachtquelle ändert sich der Rhythmus des Schwänzeltanzes. Die Zahl der Wendungen und hiermit die Zahl der Schwänzelläufe in der Zeiteinheit nimmt mit wachsender Entfernung ab (Abb. 7, S. 21). Die Zahl der Schwänzelmovements im Geradelauf nimmt zu, sodaß der Tanz nicht an Lebhaftigkeit verliert, sondern eher an Nachdruck gewinnt. Man kann mit Hilfe der Uhr aus der Zahl der Wendungen recht genau ablesen, wie weit die Trachtquelle entfernt liegt, von der die Tänzerin ihre Bürde bringt.

3. Beim Schwänzeltanz weist die Biene überdies die *Richtung* zur Trachtquelle. Beim Tanz auf der senkrechten Wabe dient als Bezugspunkt der Sonnenstand. Ein Schwänzellauf nach *oben* bedeutet, daß die Futterquelle in der Richtung *zur Sonne* liegt. Ein Schwänzellauf nach *unten* weist auf einen Futterplatz in der entgegengesetzten Richtung. Ein Schwänzellauf *nach rechts* heißt, daß die Futterquelle rechts von der Sonne zu suchen ist, und zwar um jenen Winkel nach rechts, um den der Schwänzellauf von der Richtung nach oben abweicht. Ein Schwänzellauf *nach links* weist auf einen um den entsprechenden Winkel nach links vom Sonnenstand gelegenen Futterplatz hin.

4. Auf horizontaler Unterlage weisen die tanzenden Bienen durch die Richtung ihres Schwänzellaufes unmittelbar die Richtung zum Futterplatz.

Literatur.

- Brun (1914): Die Raumorientierung der Ameisen, Jena. — Frisch, K. v. (1922): Methoden sinnesphysiologischer und psychologischer Untersuchungen an Bienen, Handb. d. Biolog. Arbeitsmethoden Abt. VI, Teil D, 121—178. — (1923): Über die „Sprache“ der Bienen, Zool. Jahrb. Phys. Abt. 40, 1—186. Als Buch: Jena 1923. — (1924): Sinnesphysiologie und „Sprache“ der Bienen. Die Naturwissensch. 12. — (1934): Über den Geschmackssinn der Biene. Z. f. vergl. Physiol. 21, 1—156. — (1942): Die Werbetänze der Bienen und ihre Auslösung. Die Naturwissensch. 30, 269—277. — Frisch, K. v. und G. A. Rösch (1926): Neue Versuche über die Bedeutung von Duftorgan und Pollenduft für die Verständigung im Bienenvolk. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 4, 1—21. — Henkel, Chr. (1938): Unterscheiden die Bienen Tänze? Bonn, Dissert. — Kalmus, H. (1937): Vorversuche über die Orientierung der Biene im Stock. Zeitschr. f. vergl. Phys. 24, 166—187. — Wiechert, Elsbeth (1938): Zur Frage der Koordinaten im subjektiven Schraume der Bienen. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 25, 455—493. — Wolf, E. (1927): Über das Heimkehrvermögen der Bienen II. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 6, 221—254.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Zoologische Zeitschrift](#)

Jahr/Year: 1948

Band/Volume: [01](#)

Autor(en)/Author(s): Frisch Karl von

Artikel/Article: [Die Tänze der Bienen. 1-48](#)