

SINNESPHYSIOLOGIE
UND »SPRACHE«
DER BIENEN

VON

K. v. FRISCH

MIT 3 ABBILDUNGEN



BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1924

VORTRAG, GEHALTEN AUF DER 88. VERSAMM-
LUNG DEUTSCHER NATURFORSCHER UND
ÄRZTE ZU INNSBRUCK AM 23. SEPTEMBER 1924

ISBN-13: 978-3-642-98663-5
DOI: 10.1007/978-3-642-99478-4

e-ISBN-13: 978-3-642-99478-4

SONDERAUSGABE AUS DER ZEITSCHRIFT
DIE NATURWISSENSCHAFTEN
ZWÖLFTER JAHRGANG

ALLE RECHTE, INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG
IN FREMDE SPRACHEN, VORBEHALTEN

MEINER LIEBEN MÜTTER
ZU IHREM 80. GEBURTSTAGE
AM 9. DEZEMBER 1924

Seit CHRISTIAN KONRAD SPRENGELS¹⁾ Zeiten ist den Blütenbiologen der auffällige Gegensatz zwischen windblütigen und insektenblütigen Pflanzen geläufig: Die Windblüter (Gräser, Nadelhölzer usw.) besitzen im allgemeinen kleine, unscheinbare, duftlose Blüten, die keinen Nektar absondern, der Blütenstaub wird durch den Wind nach den Gesetzen des Zufalls vertragen und muß in ungeheuren Mengen produziert werden, damit einige Pollenkörner ihr Ziel erreichen und die Befruchtung bewirken; bei den Insektenblütern übertragen die Blütengäste den Pollen auf kurzem und relativ sicherem Wege. Sie sammeln in den Blumen Nektar oder einen Teil des Blütenstaubes als Nahrung, die ihnen die Pflanze als Gegenleistung für ihren „Liebesdienst“ bietet. Als sinnfällige Kennzeichen der Insektenblütigkeit finden wir lebhaft gefärbte, oft absonderlich geformte Blütenblätter, bei anderen Pflanzen einen auffallenden Blütenduft, bei wieder anderen bunte Farben und lieblichen Duft vereint und wir deuten diese Merkmale als Wegweiser für die Insekten, um diesen das Auffinden der Nahrung und hiermit den Blüten ihre Bestäubung zu sichern.

Daß der Blütenduft als Lockmittel für die Insekten diene, hat seit SPRENGEL niemand bezweifelt und eben deshalb blieb wohl unser Wissen um die biologische Bedeutung des Blütenduftes bis in die Gegenwart auf einem Zustande, der nur als kümmerlich bezeichnet werden kann.

¹⁾ CHR. K. SPRENGEL, Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin 1793.

Über die Bedeutung der Blumenfarben ist durch Dezzennien viel experimentiert und viel gestritten worden.

Ich habe mich nun nach dieser Richtung 12 Jahre lang mit der Honigbiene beschäftigt — unserer wichtigsten Blütenbestäuberin. Wenn ich es unternehmen soll, Ihnen in knapper Zeit einen Überblick über die Resultate zu geben, so muß ich mich auf das Wesentlichste beschränken und manches wird apodiktisch erscheinen, was in Wahrheit das Ergebnis langwieriger Experimente ist und durch mannigfache Kontrollversuche gesichert wurde. Die Zweifler seien also von vornherein auf meine ausführlichen Darstellungen¹⁾ verwiesen.

Den Anstoß zu den Versuchen gab die aufsehenerregende Mitteilung von C. v. Hess²⁾, daß die Bienen sowie alle anderen wirbellosen Tiere (und unter den Wirbeltieren die Fische) total farbenblind seien, und daß daher auch die Blumenfarben nicht die ihnen zugeschriebene biologische Bedeutung haben könnten. Auf seine Argumente brauchen wir hier nicht einzugehen; denn wir wissen heute, daß seine These auf einem mit Leidenschaft verfochtenen Trugschluß beruhte. Sein bleibendes Verdienst um die Farbensinnfrage liegt darin, daß er auf die Unzulänglich-

¹⁾ K. v. FRISCH, Der Farbensinn und Formensinn der Biene. Zoolog. Jahrb., physiol. Abt. 35, 1—188. 1915 (auch als Sonderausgabe: G. Fischer, Jena 1914). — Über den Geruchsinn der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung. Zoolog. Jahrb., physiol. Abt. 37, 1—238. 1919 (als Sonderausgabe: Jena 1919). — Über den Sitz des Geruchsinnens bei Insekten. Zoolog. Jahrb., physiol. Abt. 38, 1—68. 1921 (als Sonderausgabe: Jena 1921). — Über die „Sprache“ der Bienen. Zoolog. Jahrb., physiol. Abt. 40, 1—186. 1923 (als Sonderausgabe: Jena 1923).

²⁾ Seine Arbeiten sowie die übrige einschlägige Literatur findet man zitiert in meinem Aufsatz: Das Problem des tierischen Farbensinnes. Die Naturwissenschaften Jg. 1923, H. 24.

keit der älteren „Beweise“ für einen Farbensinn bei Tieren aufmerksam gemacht hat. Wenn sich beispielsweise eine Biene, der man auf blauem Papier Honig geboten hat, nun für andere blaue Papiere der Umgebung interessiert, dazwischen liegende rote Papiere aber nicht beachtet, so darf daraus noch nicht auf Farbensinn geschlossen werden. Auch ein total farbenblindes Menschaugenauge kann Rot und Blau unterscheiden, indem es Rot sehr dunkel, fast schwarz, Blau aber wie ein helles Grau sieht. Jede Farbe erscheint dem total farbenblinden Auge als ein Grau von bestimmter Helligkeit. In welcher Helligkeit etwa ein gewisses Blau einem total farbenblinden Bienenauge erscheinen würde, kann ich a priori nicht wissen. Zum Nachweise eines Farbensinnes muß gezeigt werden, daß dieses Blau für das Bienenauge von Schwarz, Weiß und allen zwischen beiden gelegenen Grauabstufungen verschieden ist. Hiermit ist auch die Versuchsanordnung gegeben.

Wir locken durch Honigduft eine Schar von Bienen auf einen Tisch und füttern sie weiterhin mit duftlosem Zuckerwasser aus einem Uhrschildchen. Die Bienen saugen sich voll, fliegen ab, entledigen sich im Heimatstocke der Bürde und kommen sogleich an die Futterstelle zurück. Es sind also, von einzelnen Neulingen abgesehen, dieselben Tiere, die in Intervallen von etwa 5 zu 5 Minuten immer wiederkehren. Diesen Umstand benutzen wir zu dem Versuch, sie auf eine Farbe, etwa Blau, zu dressieren. Wir setzen das Futterschildchen auf ein blaues Papier und legen ringsum, zu einer schachbrettartigen Anordnung vereint, Graupapiere von gleicher Form und Größe in den verschiedensten Helligkeitsabstufungen auf die Tischplatte. Ist die Dressur durch einige Stunden oder Tage fortgesetzt, wobei der Platz des Blaupapiers mit dem Futterschildchen

innerhalb der Gesamtanordnung häufig gewechselt wird, so können wir den entscheidenden Versuch machen: Alle bisher benutzten Papiere, die teilweise mit Zuckerwasser beschmutzt sind, werden entfernt. Auf der Tischplatte legen wir eine Serie reiner grauer Papiere, die in 15 Abstufungen von Weiß zu Schwarz führt, in beliebiger Helligkeitsfolge zu einem Schachbrettmuster zusammen und fügen an beliebiger (aber vom Orte der letzten Fütterung abweichender) Stelle ein reines blaues Papier ein. Um jede etwa von den Papieren ausgehende Duftwirkung auszuschalten, decken wir über die gesamte Anordnung eine Glasplatte. Über jedes der 16 Papiere wird ein reines, leeres Glasschälchen gesetzt. Die Bienen sammeln sich sofort über dem blauen Papier und suchen daselbst das leere Schälchen hartnäckig nach dem gewohnten Futter ab (vgl. Fig. 1). Sie zeigen uns hiermit, daß sie das Blau von allen Grauabstufungen mit Sicherheit unterscheiden können¹⁾. Sie haben also Farbensinn.

Die Dressur auf Orangerot, Gelb, Grün, Violett und Purpurrot gelingt ebensogut wie die Dressur auf Blau. Dagegen verhalten sich Bienen, die auf Scharlachrot dressiert sind, genau so wie Bienen, die durch längere Zeit auf einem schwarzen Papier gefüttert wurden: In beiden Fällen befliegen sie unterschiedslos rote, schwarze und dunkelgraue Papiere. Scharlachrot wirkt auf die Bienen nicht anders wie Schwarz. Neuerdings wurde dasselbe auch bei anderen blütenbesuchenden Insekten erwiesen. Man wird nicht fehl gehen, wenn man die Armut unserer

¹⁾ Die 15stufige Grauserie genügt; denn die Dressur auf eine bestimmte Helligkeitsstufe dieser Grauserie gelingt nicht im entferntesten. Übrigens habe ich in anderen Versuchsreihen auch bedeutend feiner abgestufte Grauserien mit genau demselben Erfolg verwendet.

Flora an scharlachroten Blumen, die den Blütenbiologen schon lange bekannt, bisher aber nicht verständlich war, mit der Rotblindheit der blütenbesuchenden Insekten in Zusammenhang bringt. Auch in anderen Weltteilen scheinen unter den insektenblütigen Pflanzen scharlachrote Blumen so selten zu sein wie bei uns. In schroffem Gegensatze

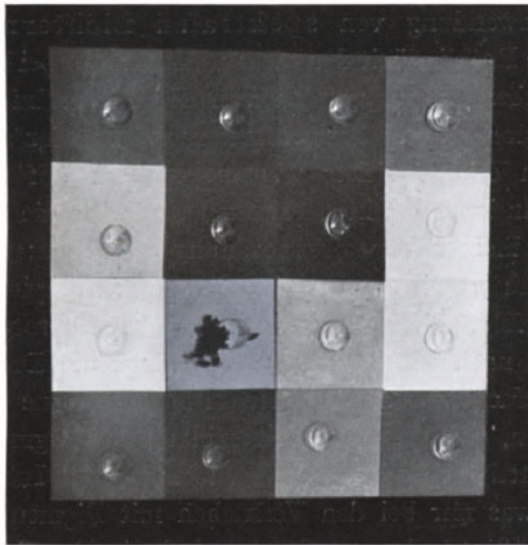


Fig. 1. Nachweis des Farbensinnes. Ein blaues Blatt in der Grauerie; alle Papiere sind mit einer großen Glasplatte überdeckt; auf der Glasplatte stehen reine leere Uhrschildchen. Die auf Blau dressierten Bienen versammeln sich über dem blauen Papier, obwohl auch dieses Schälchen kein Futter enthält.

hierzu steht die weite Verbreitung scharlachroter Blüten und die Seltenheit blauer Farben bei den „Vogelblumen“, die in Amerika durch Kolibri, in Afrika und Australien durch die Honigvögel bestäubt werden. Das Vogelauge ist für rotes Licht hochgradig empfindlich, für Blau dagegen

stark unterempfindlich. Aus dem Gesagten geht hervor, daß es sich nicht um ein Unvermögen der Pflanzen handelt, diese oder jene Farbe hervorzubringen, sondern um eine offenkundige Anpassung an den Farbensinn der Blüten-gäste.

Neuerdings hat KÜHN, zum Teil in gemeinsamer Arbeit mit dem Physiker POHL¹⁾, die Farbdressur von Bienen unter Anwendung von spektralen Lichtern wiederholt. Die Rotblindheit der Bienen hat sich hierbei bestätigt: Wellen über $650 \mu\mu$ wurden von den Bienen nicht mehr wahrgenommen. Im übrigen gelang die Dressur auf Spektralfarben ebenso sicher wie die Dressur auf Pigmentfarben. In zwei Punkten erwiesen sich aber die Spektralversuche meiner Versuchsanordnung überlegen: ich hatte mit einem gewissen blaugrünen Pigmentpapier keinen Dressurerfolg erzielt und die Bienen daher für rotgrünblind gehalten; nach KÜHN und POHL gelingt die Dressur auf ein entsprechendes spektrales Blaugrün ohne weiteres; sie meinen, daß das betreffende blaugüne Pigmentpapier zu ungesättigt gewesen sei. Von allergrößtem Interesse ist aber — was mir bei den Versuchen mit Pigmentpapieren naturgemäß entgehen mußte —, daß die Empfindlichkeit des Bienenauges weit ins Ultraviolett reicht und daß das Ultraviolett (etwa von $400 \mu\mu$ bis $300 \mu\mu$) als eigene, nicht nur von allen Grauabstufungen, sondern auch von Blau qualitativ verschiedene Farbe gesehen wird. Wieder drängt sich die Frage nach den Beziehungen zu den Blumenfarben auf. Sie ist hier nicht so leicht beantwortet, denn

¹⁾ A. KÜHN und R. POHL, Dressurfähigkeit der Bienen auf Spektrallinien. Die Naturwissenschaften Jg. 1921, H. 37. — A. KÜHN, Versuche über das Unterscheidungsvermögen der Bienen und Fische für Spektrallichter. Nachr. d. Kgl. Ges. d. Wiss., Göttingen, Math.-physik. Klasse 1923.

unser Auge läßt uns im Stich und es bedarf besonderer Untersuchungsmethoden. Nach einer soeben in Amerika erschienenen Abhandlung¹⁾ ist starke Ultraviolett-Reflexion an Blumenblättern sehr verbreitet. Für die Blütenbiologen ergibt sich eine Fülle neuer Fragen.

Die Unempfindlichkeit des Bienenauges für Rot wird also durch seine Ultraviolett empfindung wett gemacht. Aber in anderer Hinsicht steht der Farbensinn der Bienen hinter den Leistungen des menschlichen Auges erheblich zurück: es fehlt ihm jedes feinere Unterscheidungsvermögen für Farbennuancen. Bienen, die auf ein gelbes Pigmentpapier dressiert sind, befliegen unterschiedslos orangerote, gelbe und grasgrüne Papiere, solche die auf Blau dressiert sind, wenden sich allen blauen, violetten und purpurroten Farben zu, in welch letzteren ja die rote Komponente für sie nicht vorhanden ist. KÜHN ist bei seinen Spektralversuchen zu ganz entsprechenden Resultaten gekommen: Innerhalb des Bereiches von 650—530 $\mu\mu$, der bei uns das kurzwellige Rot, Gelb und Grün umfaßt, wurden von den Bienen verschiedene Reizqualitäten nicht unterschieden; ebensowenig innerhalb des blaugrünen Bezirks von etwa 510—480 $\mu\mu$, der für sie eine zweite Reizqualität darstellt, oder innerhalb des blauen und violetten Bezirks von 470 bis 400 $\mu\mu$ oder schließlich innerhalb ihrer vierten Reizqualität von 400—300 $\mu\mu$ (Ultraviolett).

Um die biologische Bedeutung dieser Erscheinung ins rechte Licht zu setzen, müssen wir uns das Verhalten der Bienen bei ihren Sammelflügen vergegenwärtigen. Sie

¹⁾ F. E. LUTZ, Apparently non-selective characters and combinations of characters, including a study of ultraviolet in relation to the flower-visiting habits of insects. Ann. of the New York acad. sc. 29, 181—283. 1924.

sind blumenstete Insekten, d. h. ein bestimmtes Individuum befliegt Stunden und Tage hindurch nur Blüten ein und derselben Pflanzenart. Für die Biene ist dies vorteilhaft, weil sie überall auf dieselbe Blüteneinrichtung trifft, mit der sie vertraut ist; für die Blüten ist die Stetigkeit der Besucherin zur Herbeiführung einer regelrechten Kreuzbefruchtung von größter Wichtigkeit. Eine Blumenstetigkeit ist aber nur möglich, wenn die Biene die gesuchten Blumen von den anderen Blüten mit Sicherheit zu unterscheiden vermag. Nun ist jener Reichtum an Farbenabstufungen, der unser Auge in einer blumenreichen Wiese erfreut, für das Bienenauge nicht vorhanden. So können den Bienen die Farben der Blüten nur in beschränktem Maße zu ihrer Unterscheidung dienen. Es müssen ihnen daneben andere Merkzeichen zu Gebote stehen. Die Form der Blumenblätter, die Farbkombinationen in mehrfarbigen Blüten, die „Saftmale“ spielen hier nachweislich eine Rolle — aber auch sie reichen nicht aus, die Zielsicherheit der sammelnden Bienen zu erklären.

Solche Überlegungen haben mich zu Untersuchungen über den Geruchssinn der Bienen geführt. Tatsächlich ist der Blütenduft für die sammelnde Biene das wichtigste Merkzeichen zur sicheren Unterscheidung der Blüten. Auch hier geben uns Dressurversuche den gewünschten Aufschluß. Füttert man Bienen in einem mit Flugloch versehenen Kästchen, dem man einen bestimmten Blütenduft beigibt, so lernen sie in wenigen Stunden, sich durch diesen Duft zum Futter leiten zu lassen. Sie schlüpfen dann auch in futterlose Kästchen hinein, wenn ihnen der „Dressurduft“ entströmt, während sie anders duftende oder duftlose Kästchen meiden. Die zahllosen Varianten

der bestehenden Blumendüfte werden von den Bienen mit ähnlicher Sicherheit unterschieden wie von uns. Überlegen sind uns die Bienen durch ein erstaunlich gutes Gedächtnis für Düfte, das auch ihr Gedächtnis für Dressurfarben bei weitem übertrifft. Auf die Bedeutung dieser Tatsache komme ich später zurück¹⁾. Die Dressurmethode gestattet auch eine näherungsweise Bestimmung der Riechscharfe der Bienen. Bietet man den Dressurduft in immer geringerer Konzentration, so kommt man schließlich an eine Grenze, wo die Bienen das Duftkästchen unter duftlosen Kästchen nicht mehr herausfinden. Solche Versuchsreihen habe ich mit einem natürlichen Blütenduft (Tuberosenblütenöl) und mit zwei chemisch reinen Riechstoffen (Methylheptenon und Bromstyrol) durchgeführt. Das übereinstimmende Ergebnis war, daß diese Riechstoffe von den Bienen bei angenähert derselben Verdünnung nicht mehr erkannt werden, bei der auch ein normales menschliches Geruchsorgan das Duftkästchen von duftlosen Kästchen nicht mehr zu unterscheiden vermag. Die in Imkerkreisen viel gerühmte fabelhafte Riechscharfe der Bienen ließ sich also nicht bestätigen. Hiermit steht in Einklang, daß der Anflug auf die Dressurfarbe aus einer Entfernung von mehreren Metern geradlinig stattfindet, daß dagegen eine Orientierung durch den Duft erst aus einem Abstand von wenigen Zentimetern zu erfolgen pflegt. Dies gilt für die Kästchenversuche ebenso wie für das natürliche Verhalten beim Blumenbesuch, sofern nicht ungewöhnlich intensive und auch für die menschliche Nase weithin wahrnehmbare Düfte entwickelt werden. Blüten, die für uns völlig duftlos sind (wilder Wein, Johannisbeeren, Heidelbeeren), sind nachweislich

¹⁾ Vgl. Anm. auf S. 20.

auch für die Bienen geruchlos. Andererseits können schon sehr schwache Blumendüfte für die Biene dadurch zur Geltung kommen, daß sie ihre Geruchsorgane, die auf den Fühlern frei exponiert sind, beim Anflug förmlich in den Blütenkelch hineintaucht.

Daß die Geruchsorgane der Bienen auf den Fühlern liegen, ist freilich bis in die neueste Zeit umstritten gewesen. Zwar weiß man schon lange, daß sie nach Amputation der Fühler auf Düfte nicht mehr reagieren. Doch McINDOO suchte dies auf eine allgemeine schwere Schädigung zurückzuführen, die mit dem Abschneiden dieser nervenreichen Organe notwendig verbunden sei. Durch die Dressurmethode lassen sich diese Bedenken zerstreuen. Auf einen Duft dressierte Bienen sind nach Amputation der Fühler absolut nicht mehr imstande, den Dressurduft unter anderen Düften herauszufinden, obwohl sie in gewohnter Weise suchen. Auf eine Farbe dressierte Bienen fliegen auch nach Amputation der Fühler ausschließlich die Dressurfarbe an, mit unverminderter Zielsicherheit. Das Versagen der duftdressierten Tiere kann also nicht auf eine mit der Entfernung der Fühler verbundene allgemeine Schädigung, sondern nur auf den Ausfall der Geruchsorgane bezogen werden.

Bisher sah man im Blütenduft nur ein Lockmittel für die Insekten, das ihnen das erstmalige Auffinden der Blüten erleichtern soll. Dies trifft auch für jene Bienen, die auf Entdeckung neuer Nahrungsquellen ausgehen, die sog. Sucher, gewiß zu. Daneben sehen wir im Blütenduft ein Merkzeichen, das jenen Bienen, die bei ihren Flügen bereits eine bestimmte Blumensorte zum Ziel haben — den Sammlern — das Erkennen dieser Blumen und ihre Unterscheidung von anderen Blüten erleichtern

soll. Doch ist die Bedeutung des Blütenduftes hiermit noch nicht erschöpft. Um eine dritte, und vielleicht seine wichtigste Aufgabe klarzustellen, muß ich etwas weiter ausgreifen.

Wenn wir mit Versuchen beginnen und zu diesem Zwecke Bienen an den Versuchstisch locken wollen, legen wir zunächst ein mit Honig bestrichenenes Papier aus. Stundenlang, tagelang müssen wir oft warten, bis eine Biene den Honig entdeckt. Hat aber eine ihn gefunden, so sind in kürzester Zeit Dutzende, dann Hunderte zur Stelle, die zunächst fast ausnahmslos dem gleichen Bienenstock entstammen wie die Entdeckerin. Offensichtlich liegt eine Verständigung vor. Wie sie vor sich geht, war bisher in Dunkel gehüllt. Man dachte wohl, die Stockgenossen bemerkten die reiche Beute der Heimkehrerin und würden ihr beim nächsten Flug zur Futterstelle folgen.

Wollte man das Dunkel lichten, so waren zwei Vorbedingungen zu erfüllen. Erstens war ein Bienenstock notwendig, der gestattet, die Vorgänge in seinem Innern, auf sämtlichen Waben, frei zu überblicken. Ich habe deshalb Beobachtungsstöcke gebaut, bei welchen die Waben, statt wie sonst hintereinander, sämtlich nebeneinander stehen, so daß sie gleichsam eine riesige Wabenfläche bilden, die durch Glasscheiben hindurch in ganzer Ausdehnung überblickt werden kann. An das einfallende Licht gewöhnen sich die Tiere sehr rasch und lassen sich in ihrem normalen Treiben nicht stören. Zweitens mußte jedes Versuchstier — und bisweilen waren es mehrere Dutzend bei einem Versuch — in dem Gewühle von 30 000 oder 50 000 Stockbienen auf den ersten Blick persönlich erkennbar sein. Dies erreichte ich durch ein einfaches Verfahren, die Bienen mittels unverwischbarer Farbflecke zu numerieren. Bei

Anwendung von 5 verschiedenen Farben kann ich sie von 1—599 fortlaufend numerieren, was mehr als genügend war, und die Nummern sind so klar, daß sie sich sogar im Fluge ablesen lassen.

Verfolgen wir nun eine Biene, die unsern Honigbogen oder das Zuckerwasserschälchen entdeckt und ihr Ränzlein gefüllt hat, bei ihrer Heimkehr in den Beobachtungsstock, so bemerken wir ein höchst auffälliges Benehmen. Nachdem sie die süße Beute an Stockgenossen abgegeben hat, welche die weitere Verteilung unter den hungrigen Schwestern oder die Aufspeicherung in Honigzellen übernehmen¹⁾, beginnt sie auf den Waben eine Art „Rundtanz“, indem sie mit raschen, trippelnden Schritten im Kreise herumrennt, dann plötzlich kehrt macht und sich in der entgegengesetzten Richtung weiter dreht, wieder herum-schwenkt und im früheren Sinne ihre Kreise läuft usw., 3, 10, 20 Wendungen können an derselben Stelle ausgeführt werden, ein paar Sekunden, eine halbe, eine volle Minute kann der tolle Tanz währen²⁾. Oft wird er an verschiedenen Stellen der Wabe wiederholt. So überraschend der Tanz begonnen hat, so plötzlich wird er abgebrochen, die Biene stürzt in Hast zum Flugloch hinaus und sucht den Futterplatz wieder auf.

Da dieser Rundtanz stets im dichten Gewühle der anderen Bienen ausgeführt wird, kommt die Tänzerin bei ihren Drehungen mit den Tieren der Nachbarschaft in lebhaftere Berührung; diese geraten in große Erregung, wenden ihr den Kopf zu, suchen die Fühler an ihren Hinterleib zu

¹⁾ Nur äußerst selten füllen die Sammlerinnen selbst den eingetragenen Nektar in die Honigzellen.

²⁾ Beim Vortrage kinematographische Demonstration der Bientänze.

halten und trippeln hinter ihr drein, so daß die tanzende Biene einen Schwanz von anderen mit sich zieht, die die Kreistänze mit allen Wendungen mitmachen. Ab und zu löst sich eine aus dem Gefolge, begibt sich zum Flugloch und verläßt den Stock. Bald darauf erscheinen die ersten Neulinge am Futterplatz. Auch sie tanzen, wenn sie reich beladen heimkehren, und je mehr der Tänzerinnen werden, desto mehr Neulinge drängen sich an den Futterplatz. Kein Zweifel: Die Tänze geben im Stock Kunde von der reichen Tracht.

Aber wie verständigen sie sich über den Ort des Fundplatzes? Die nächstliegende Annahme, daß die Neulinge der Tänzerin bei deren Rückkehr zur Futterstelle direkt nachfliegen, erwies sich als sicher falsch. Denn im Stock lösen sich die alarmierten Bienen teils schon während des Tanzes von der Tänzerin los, teils verlieren sie den Kontakt mit ihr unmittelbar nach seiner Beendigung. Sie eilen unabhängig von ihr zum Flugloch. Es blieb noch die Möglichkeit, daß sie am Flugloch lauern, daß sie die Biene, die zur reichen Trachtquelle geht, beim Abflug vielleicht an einem besonderen Zeichen erkennen und hinter ihr herfliegen. Ich habe mich daher in vielen und zeitraubenden Versuchen bemüht, dieses erwartete Hinterdreinfliegen zu beobachten — mit dem Endergebnis, daß es nicht vorkommt. Stets fliegt die Tänzerin allein zum Futterplatz, und unvermutet, wie aus einer Versenkung hervorgezaubert, gesellen sich dort die Neulinge zu ihr.

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. Um sie

zu prüfen, stellte ich westlich vom Beobachtungsstock, 15 m von ihm entfernt, ein Honigschälchen auf, an welchem einige numerierte Bienen gefüttert wurden. Andere Honigschälchen setzte ich teils in derselben, teils in größerer oder geringerer Entfernung nach allen Himmelsrichtungen ins Gras. Das überraschende Ergebnis war, daß nicht nur jenes Futterschälchen, sondern alle Schälchen der Umgebung in kürzester Zeit von nicht nummerierten Bienen (Neulingen) aus dem Beobachtungsstock befliegen wurden, sobald die gefütterten Tiere im Stock ihre Tänze aufführten. Wurde an jenem Futterplatze nicht gefüttert, und fanden dementsprechend im Stock keine Tänze statt, so blieben all die Honigschälchen durch Stunden und Tage hindurch unentdeckt.

Es geht daraus hervor, daß die Tänze die Stockgenossen veranlassen, unabhängig von der Tänzerin nach allen Seiten auszuschwärmen und zu suchen. Sofort erhebt sich die Frage, in welchem Umkreise dieses Absuchen der Umgebung stattfindet.

Das Futterschälchen der nummerierten Bienen blieb an seinem Platze, die anderen Honigschälchen versetzte ich in aufeinander folgenden Versuchen in immer größere Entfernung vom Stock, stets überzeugt, daß die Entfernung schon zu groß gewählt sei, und stets von neuem überrascht, wenn zwar nach längerer Wartezeit, aber mit unfehlbarer Sicherheit die Bienen kamen. Zuletzt standen die Beobachtungsschälchen inmitten einer ausgedehnten Wiesenfläche, einen vollen Kilometer vom Futterplatz und Beobachtungsstock entfernt, durch Hügel und Wälder von ihm getrennt; 4 Stunden war die Wartezeit, aber dann kamen sie auch da. Sobald sich die Bienen ans Schälchen gesetzt hatten, wurden sie mit Farbe gezeichnet, ihr Abflug vom

Schälchen wurde durch eine vorbereitete Postenkette an den Heimatstock signalisiert, und wenige Minuten später wußten wir, daß es keine Fremdlinge aus den umliegenden Bienenständen, sondern Tiere aus unserem Beobachtungsstocke waren. So dürfen wir annehmen, daß auf die Tänze hin zunächst die Umgebung des Stockes, allmählich die weiter entlegenen Triften und schließlich der ganze Flugkreis abgesucht wird.

Hiermit schien die Frage nach der Verständigung über den Ort der Trachtquelle in ebenso einfacher wie befriedigender Weise geklärt. Doch entspricht die Fütterung aus Glasschälchen nicht ganz dem Bienenbrauch. Ein Versuch, die Bedingungen etwas natürlicher zu gestalten, gibt sofort ein neues Rätsel auf.

Wir entfernen das Glasschälchen vom Futterplatz und bieten nun unseren nummerierten Bienen daselbst z. B. einen kleinen Strauß von Cyclamen, deren Blütengrund wir reichlich mit Zuckerwasser versehen. Sie sammeln, sie tanzen im Stock. Neue Scharen ziehen aus und begeben sich nach allen Seiten auf die Suche. Aber sie suchen mit bestimmtem Ziel. Denn wenn wir irgendwo in der Umgebung einen Cyclamenstrauß und daneben etwa einen Strauß Phloxblüten in die Wiese stellen (beide ohne Zuckerwasser), so bleiben die Phloxblüten völlig unbeachtet, aber Dutzende von Bienen durchstöbern den Cyclamenstrauß mit einer Hartnäckigkeit, die zu seinen spärlichen Nektarmengen in keinem Verhältnis steht. Wenn wir aber am Futterplatz den Cyclamenstrauß entfernen und durch einen Zuckerwasser-gefüllten Phloxstrauß ersetzen, ändert sich auch am Beobachtungsplatz das Bild, das Interesse für die Cyclamen erlahmt in kurzer Zeit, und in steigendem Maße wenden sich die herankommenden Neu-

linge den Phloxblüten zu und wühlen in ihnen herum, obwohl ihnen deren tief geborgener Nektar ganz unzugänglich ist. Die Tänzerinnen haben also ihre Stockgenossen nicht nur von dem Bestehen einer reichen Tracht benachrichtigt, sie haben auch die Blumensorte verkündet, die die Spenderin war. Es ist nicht schwer zu erraten, daß keine ausgedehnten botanischen Kenntnisse der Bienen, daß keine gelehrten Pflanzennamen, sondern daß der Blütenduft das Verständigungsmittel ist. Der Duft jener Blüten, aus denen die Bienen den süßen Saft gesogen haben, haftet ihrem Körper noch an, wenn sie im Stock ihre Tänze vollführen; diesen Duft bemerken die Stockgenossen, und prägen ihn ihrem Gedächtnis ein¹⁾, während sie auf der Wabe der Tänzerin nachtrippeln und deren Hinterleib so beflissen mit ihren Riechwerkzeugen, den Fühlern, untersuchen. Wenn sie dann ausschwärmen, kennen sie bereits den Duft der Blumen, aus denen ihre Kameradin erfolgreich gesammelt hat und suchen nach eben diesem Duft, wenn sie die Gegend abstreifen.

Ich will Sie nicht mit einer langen Beweisführung ermüden, daß hier wirklich der anhaftende Blütenduft das Verständigungsmittel ist. Es genüge die Bemerkung, daß ich denselben Versuch, wie ich ihn vorhin für Cyclamen und Phlox geschildert habe, noch mit vielen anderen Blumen durchgeführt habe, stets mit positivem Erfolg, wenn den Blüten auch nur ein schwacher Duft eigen war; mit völlig duftlosen Blüten aber gelang der Versuch nicht. Auch wenn ich am Futterplatz meinen gezeichneten Bienen aus duftlosen, lebhaft gefärbten Kunstblumen Futter bot, wurden entsprechende, auf den umliegenden Wiesen aufgestellte

¹⁾ Ich erinnere an ihr früher erwähntes, vorzügliches Gedächtnis für Düfte.

Kunstblumen von den suchenden Neulingen nicht befliegen; gab ich aber den betreffenden künstlichen Futterblumen einen Tropfen eines ätherischen Öles bei, etwa Pfefferminzöl, so zeigten die ausschwärmenden Neulinge für jeden Gegenstand der näheren und weiteren Umgebung, wie immer er beschaffen war, das lebhafteste Interesse, sobald er nach Pfefferminz roch.

Hierin liegt also jene dritte Aufgabe des Blütenduftes, die ich vorhin angedeutet habe. Der Nutzen für die Bienen wie für die Pflanzen liegt auf der Hand. Denn wenn in einer Gegend eine neue Pflanzenart in Blüte kommt, so genügt die Entdeckung der duftenden Blumen durch eine Biene, und bald streifen deren Kameradinnen nach allen Richtungen auf der Suche nach jenem Duft über die Fluren. Dann fließt der erste Honigsegen dem Volk der Entdeckerin zu, die Blüten aber haben den Vorteil der baldigen und sicheren Bestäubung.

Bei aller Einfachheit leistet aber diese Verständigungsweise noch mehr. Würden die sammelnden Bienen immer fortfahren, zu tanzen, so würden sie immer neue Scharen zu den entdeckten Blüten rufen, und schließlich vielleicht mehr, als zur Bewältigung des Honigsegens nötig sind. Die Erfahrung lehrt, daß dies nicht geschieht, sondern daß in der Regel die Zahl der sammelnden Bienen zu der Menge der gebotenen Nahrung in einem angemessenen Verhältnis steht. Es ist, als würde auch über die Größe des benötigten Aufgebotes eine Verständigung stattfinden. Ein neuer Versuch bringt uns Aufschluß: Wir imitieren am Futterplatz reiche Tracht, indem wir ein gefülltes Zuckerschwämmchen aufstellen und sorgen, daß es nicht leer wird. Die sammelnden Bienen tanzen im Stock, immer neue Scharen ziehen aus, immer weitere Neulinge finden

auch den Futterplatz und gesellen sich zu den Sammlerinnen. Nun imitieren wir spärliche Tracht: wir ersetzen das Schälchen durch ein anderes, das nur mit Zuckerwasser durchfeuchtetes Fließpapier enthält. Mit unvermindertem Eifer setzen die Bienen ihre Sammeltätigkeit fort. Aber mühsam müssen sie saugen, um endlich nach harter Arbeit mit halbgefüllter Honigblase heimzukehren. Nun tanzen sie nicht mehr, und von da ab erhält auch ihre Schar keinen neuen Zuzug. Das gleiche gilt beim Sammeln an Blüten: sind diese reich an Nektar, so daß die Sammlerinnen in kurzem und mühelos ihren Honigmagen prall füllen können, so tanzen sie im Stock und werben dadurch neue Helferinnen an; sobald ihrer so viele sind, daß sie die Tracht bewältigen können, dann nimmt naturgemäß der Honigreichtum der einzelnen Blüten ab, die Tänze hören auf und die Zahl der Bienen bleibt auf ihrem Stande, der für die sich bietende Tracht ausreichend ist.

So schien die Verständigung der Bienen über reiche Honigtracht restlos aufgeklärt — bis mich die Ausführung eines naheliegenden Kontrollversuches eines anderen belehrte.

Ich errichtete zwei Futterplätze, die vom Bienenstock gleich weit entfernt, aber in entgegengesetzter Richtung lagen. An jedem Platze numerierte ich eine Anzahl Bienen und fütterte die eine Schar reichlich aus einem gefüllten Zuckerwasserschälchen, die andere spärlich, indem ich sie an Fließpapier saugen ließ. Die reich gefütterte Schar tanzt auf den Waben, die spärlich gefütterte Schar tanzt nicht. An beiden Plätzen wird das Futter auf duftloser Unterlage geboten. Die reich gefütterten Bienen können also bei ihren Tänzen den Stockgenossen keinen Duft übermitteln, der als Kennzeichen ihres Futterplatzes dienlich

wäre. Daher ist zu erwarten, daß beide Scharen gleichen Zuwachs erhalten. Denn obwohl nur die eine Schar tanzt, werden doch die Neulinge, die nach allen Seiten ausschwärmen, sich beiden Plätzen etwa in gleicher Zahl nähern und dann durch den Anblick der sammelnden Tiere angelockt werden. Tatsächlich gesellen sich aber zu der reich gefütterten Schar stets etwa zehnmal so viel Neulinge wie zu der spärlich gefütterten Gruppe. Genaueres Zusehen ließ bald das eine „Wort“ erkennen, das uns zum Verständnis der

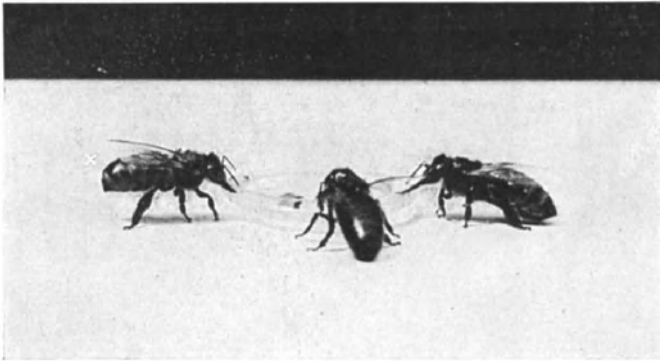


Fig. 2. Drei Bienen am Futterschälchen; das links sitzende Tier stülpt das Duftorgan aus, welches als schmaler, glänzender Wulst knapp vor der Hinterleibsspitze (unter dem weißen X) erkennbar ist. Die rechts sitzende Biene hat das Duftorgan eingezogen.

Bienensprache noch fehlte. Die reich gefütterten Bienen stülpen, während sie beim Schälchen anfliegen und auch noch während sie sitzen und trinken ihr Duftorgan aus, eine drüsenreiche Hauttasche am Hinterleib nahe dem After (vgl. Fig. 2), die einen auch für die menschliche Nase wahrnehmbaren, fruchtätherartigen Duft ausströmt. Dieser Duft ist, wie ich durch besondere Versuche zeigen konnte, für die Biene ungeheuer intensiv und auf große

Entfernung wirksam. Die Tiere, die zur spärlichen Trachtquelle fliegen, stülpen das Organ niemals aus. Der Geruch dieses Duftorgans ist es, der die suchenden Neulinge aus beträchtlichem Umkreis an den Ort zieht, wo es zu schaffen gibt, und ihnen sagt: hier ist der reiche Segen! Man kann die Bienen leicht am Ausstülpen des Duftorgans verhindern, indem man die Dufttasche mit Schellack überzieht. Wenn wir nun an beiden Futterplätzen reichlich füttern, und der einen Gruppe die Dufttaschen verkleben, dann tanzen beide Scharen im Stock, aber die Gruppe mit den verschlossenen Duftorganen erhält nur $\frac{1}{10}$ vom Zuwachs der anderen.

Wenn nun Witterungseinflüsse eine ergiebige Tracht vorübergehend versiegen lassen, oder wenn wir an unserem künstlichen Futterplatz mit der Fütterung pausieren, dann sieht man an der Trachtquelle nur einzelne Kundschafter der früheren Schar gelegentlich Nachschau halten. Ändern sich die Bedingungen, beginnt die Futterquelle wieder zu fließen, dann stellt sich, sobald die ersten Kundschafter mit gefülltem Magen heimkehren, die ganze Schar ihrer Kameraden mit überraschender Schnelligkeit am Schauplatz ihrer früheren Tätigkeit ein. Der gleiche Rundtanz, der die Neulinge in Bewegung setzt, ruft die beschäftigungslosen Gruppengenossen wieder auf den Plan. Auch hierbei spielt unter natürlichen Verhältnissen der Blütenduft eine wichtige Rolle. Hat aus dem gleichen Volk eine Schar von Bienen an Linden, eine andere an Robinien gesammelt, und beginnen nach einer Regenperiode die Linden wieder zu honigen, so alarmieren die erfolgreichen Kundschafter durch ihre Tänze nur die Gruppengenossen und sie eilen hinaus zu der altbekannten Weide. Die Robinienschar aber verhält sich gegenüber

den lindenduftenden Tänzerinnen gänzlich kühl und wartet in stoischer Ruhe auf eine Tänzerin, die den Robinienduft ins Haus trägt.

Nektar ist aber nicht die einzige Nahrung, deren die Bienen bedürfen. Bekanntlich tragen sie auch Blütenstaub in Form von „Höschen“ an ihren Hinterbeinen in großen Mengen ein. Bei der weitgehenden Arbeitsteilung sind es fast stets andere Individuen, die Nektar, und andere, die Pollen sammeln. Auch die Pollensammler tanzen, wenn sie reiche Tracht gefunden haben. Ihr Tanz verläuft aber anders und ist auf den ersten Blick vom Rundtanz der Nektarsammler zu unterscheiden. Besonders charakteristisch für ihn ist eine schwänzelnde Bewegung der Tänzerin, wobei sie die Höschen, sofern sie dieselben noch nicht abgestreift hat, den interessiert nachtrippelnden Stockgenossen förmlich ans Gesicht schlägt und an die vorgestreckten Fühler, die Geruchsorgane. Der Pollen jeder Blüte hat seinen charakteristischen, vom Geruch der Blumenblätter meist abweichenden Duft. Und dieser Duft des mitgebrachten Blütenstaubes muß den Duft der Blumenblätter, mit denen die Biene nur in flüchtiger Berührung war, bei weitem überwiegen. Er ist es, der hier die Verständigung vermittelt.

Der Beweis hierfür ergibt sich aus einem einfachen Versuch, den ich zum Schlusse noch erwähnen will.

Wir bilden zwei Gruppen von numerierten Pollensammlern, von welchen die eine am Futterplatz *A* an Rosenblüten, die andere am Futterplatz *B* an großen Glockenblumen (*Campanula medium*) Blütenstaub sammelt. Nun pausieren wir mit der Fütterung, so daß nach einer Weile nur vereinzelt Kundschafter an beiden Plätzen Nachschau halten. Dann stellen wir am Platz der Glockenblumen

Glockenblüten auf, deren Staubgefäße wir entfernt und durch die Staubgefäße aus Rosenblüten ersetzt haben, indem wir in jeder Glocke den Blütenboden einer Rosen-

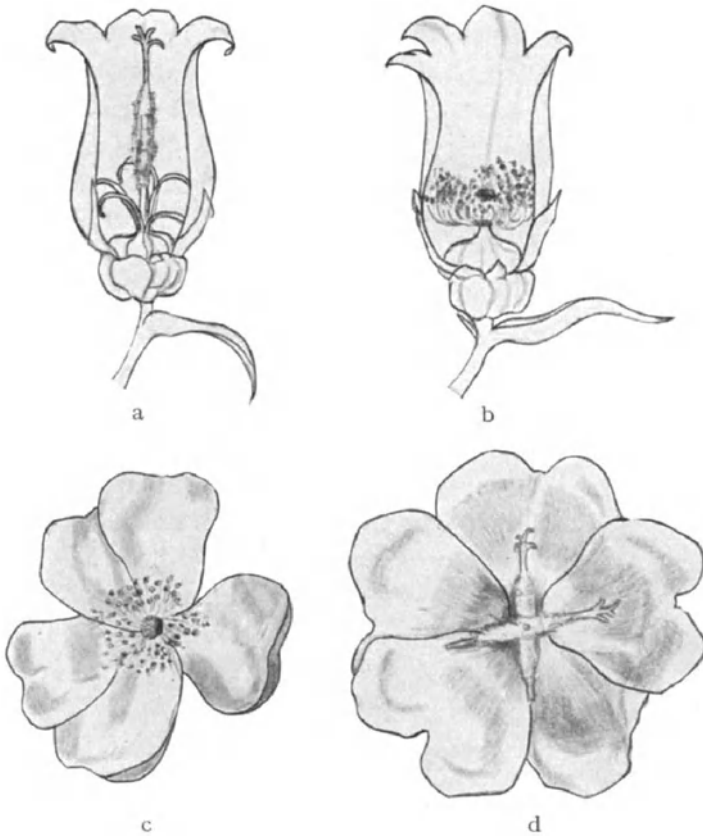


Fig. 3. a) Blüte einer Glockenblume (*Campanula Medium*), ein Teil der Blumenkrone entfernt, um das Innere zu zeigen; der Blütenstaub von den zurückgekrümmten Staubgefäßen bleibt größtenteils am Griffel haften. b) Blüte der Glockenblume mit Staubgefäßen einer Rose (*Rosa moschata*). c) Rosenblüte. d) Rosenblüte, nach Entfernung der eigenen Staubgefäße mit zwei Griffeln samt anhaftendem Blütenstaub aus Glockenblumen versehen.

blüte samt den von ihm entspringenden Staubblättern mit einer Insektennadel befestigten (vgl. Fig. 3b). Nach einer Weile kommt ein Kundschafter der Glockengruppe und beginnt ohne langes Zaudern von der reichen Tracht einzuheimsen. Eine Biene der Glockenblumengruppe sammelt also am Glockenblumenplatz in Glockenblumen Blütenstaub von Rosen. Nach der Heimkehr beginnt sie zu tanzen. Sie kommt hierbei mit manchen Gruppengenossen von der Glockenschar in lebhaftere Berührung, aber keine kümmert sich um sie oder läßt sich aus ihrer Ruhe stören. Die Rosensammler aber, denen sie sich nähert, stürzen auf sie zu, trippeln kurz hinter der Tanzenden her und fort sind sie hinaus — an den Rosenplatz, wo nichts zu holen ist und wo sie in ein paar hingelegten Blumenblättern von Rosen mit Ausdauer herumstöbern. Der Gegenversuch (vgl. Fig. 3c, d) hatte ein völlig entsprechendes Resultat. Nur der Duft der Höschen kann die Bienen so getäuscht haben. Und da in der freien Natur keine frivole Hand die Pollenblätter vertauscht, ist er ihnen ein zuverlässiger Führer.

So hat uns die Sinnesphysiologie der Bienen weitab auf tierpsychologisches Gebiet geführt. Eine Zeichensprache hat sich uns erschlossen, die in ihrer Einfachheit auf jeden Beschauer Eindruck macht. Ein paar Bewegungen, ein bißchen Duft, den die Biene von den Blüten in den Stock hineinträgt, ein bißchen Duft, den sie draußen am Schauplatz ihrer Entdeckung selbst in die Luft entströmen läßt, vermitteln eine Verständigung, die kaum besser funktionieren und nicht einfacher gedacht werden könnte.

Umwelt und Innenwelt der Tiere. Von Dr. med. h. c. I. von Uexküll. Zweite, vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 16 Textabbildungen. (230 S.) 1921.
9 Goldmark; gebunden 12 Goldmark

Einführung in die Experimentalzoologie. Von Professor Dr. Bernhard Dürken, Zoologisch-zootomisches Institut der Universität Göttingen. Mit 224 Textabbildungen. (455 S.) 1919.
17 Goldmark

Die angewandte Zoologie als wirtschaftlicher, medizinisch-hygienischer und kultureller Faktor. Von Prof. Dr. J. Wilhelmi, wissenschaftlichem Mitglied der Landesanstalt für Wasserhygiene in Berlin-Dahlem. (96 S.) 1919.
2.50 Goldmark

Formen und Kräfte in der lebendigen Natur. Beitrag VII zur synthetischen Morphologie. Von Prof. Dr. Martin Heidenhain, Vorstand des Anatomischen Instituts zu Tübingen. Mit 22 Abbildungen. (Roux, „Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen“, Heft XXXII.) (142 S.) 1923.
5.60 Goldmark

Pflanzenatmung. Von Dr. S. Kostytschew, ord. Mitglied der Russischen Akademie der Wissenschaften, Professor der Universität St. Petersburg. Mit 10 Abbildungen. („Chronographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere“, Bd. 8). (158 S.) 1924.
6.60 Goldmark; gebunden 7.50 Goldmark

Die Reizbewegungen der Pflanzen. Von Dr. Ernst G. Pringsheim, Privatdozent an der Universität Halle a. d. S. Mit 96 Abbildungen. (332 S.) 1912.
12 Goldmark

Synthese der Zellbausteine in Pflanze und Tier. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Wechselbeziehungen der gesamten Organismenwelt. Von Emil Abderhalden, o. ö. Professor und Direktor des Physiologischen Institutes der Universität Halle a. S. Zweite, vollständig neu verfaßte Auflage. (66 S.) 1924.
2.40 Goldmark