

Was Bienen im Tanz mitteilen

Bienen tanzen wirklich. Sie drehen Runden, wackeln mit dem Hinterleib und wiederholen diese Figuren viele Male. Im nachfolgenden Beitrag gehen wir darauf ein, wie ihre Stockgenossinnen mit dieser Tanzkommunikation umgehen und was sie daraus schliessen.

RANDOLF MENZEL, FREIE UNIVERSITÄT BERLIN

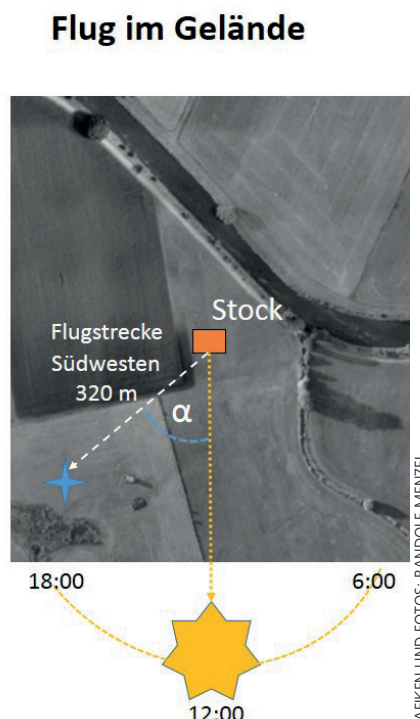
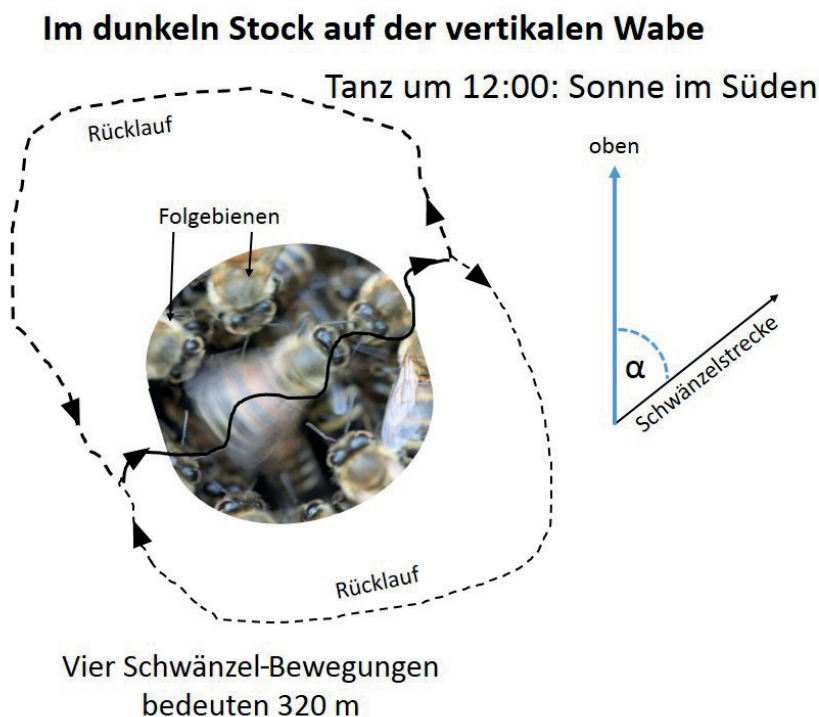
Im Jahr 1828 schrieb der deutsche Imker Nikolaus Unhoch: «Es wird manchem lächerlich, ja wohl gar unglaublich erscheinen, wenn ich behaupte, dass auch die Bienen (...) gewisse Lustbarkeiten und Freuden unter sich haben, dass sie sogar auch nach ihrer Art zuweilen einen gewissen Tanz anstellen. (...) Was eigentlich dieser Tanz bedeuten soll, kann ich noch nicht erklären, ob es vielleicht eine muthige Freude und Aufmunterung ist ... das muss die Zukunft klären.»¹ Vor Karl von Frisch haben sicher viele Bienenfreunde diesen Tanz beobachtet und sich gewundert. Von Frisch hat ihn wissenschaftlich untersucht und herausgefunden, dass der Tanz Botschaften enthält. Das Geheimnis dieser Entdeckung liegt vor allem in der Anwendung einer Dressurmethode von einzeln markierten Bienen, die von Frisch schon seit 1910 bei seinen Farb- und Duftdressuren verwendete. So konnte er

zeigen, dass die Richtung und die Dauer der Schwänzelsbewegung im Tanz davon abhing, wo und wann die Tänzerinnen an ihren Dressurstellen Futter sammelten. Er erkannte, dass die Richtung des Schwänzellaufs relativ zur Schwerkraft auf der vertikalen Wabenoberfläche im dunklen Stock die Richtung des Hinflugs zur Futterstelle relativ zum Sonnenazimut zum Zeitpunkt des Tanzes angab. Ausserdem fand er einen Zusammenhang zwischen der Länge und Dauer des Schwänzellaufs wie auch der Dauer des ganzen Rundlaufes mit der Entfernung (Abbildung 1).² Solche Zusammenhänge könnten bedeuten, dass die Tänzerin den Vektor (Richtung und Entfernung) ihres Hinflugs zu der von Karl von Frisch eingerichteten Futterstelle in eine verschlüsselte Botschaft der Körperbewegung umsetzt.

Aber entschlüsseln die den Tanz verfolgenden Bienen diese Botschaft? Da hatten von Frisch und seine Mitarbeiter ein grosses Problem. Wie sollten

sie den Ausflug der Folgebienen über Hunderte von Metern verfolgen? Die Lösung bestand darin, die Tänzerin eine beduftete Zuckerlösung aufnehmen zu lassen und dann mehrere Testschälchen mit demselben Duft in der Umgebung aufzustellen. Studenten sassen dort und vermerkten, wie viele Bienen sich an den jeweiligen Testschälchen niedersetzten. So wertvoll die Ergebnisse dieser Experimente waren, so schwierig war, eindeutig zu zeigen, dass die Botschaft im Tanz und nicht der Duft die Folgebienen dorthin gelenkt hatte. Es könnte ja sein, dass die Folgebienen den Duft der Zuckerlösung erlernen, weil sie den Duft der Tänzerin riechen. Dies wurde in der Tat später nachgewiesen. Die Folgebienen lernen tatsächlich den Duft während der sozialen Interaktionen mit der Tänzerin und nutzen dies, um die Futterstelle zu finden.³ Dies bedeutet aber nicht, dass die Interpretationen von Karl von Frisch nicht zutreffen würden. Er konnte sie nur noch nicht völlig zweifelsfrei belegen.

Abb. 1: Die Bienen zeigen mit ihrem Schwänzeltanz auf der vertikalen Wabe im dunklen Stock (links) ihren Stockgenossinnen die Richtung (α) zur Sonne zum Zeitpunkt des Tanzes relativ zur Senkrechten und die Entfernung zu einer Futterquelle mit der Dauer des Rundlaufes an. Die Futter-sucherinnen übersetzen die Information in die Richtung relativ zur Sonne zum Zeitpunkt des Ausfluges (α) und der Entfernung der Futterquelle (rechts).



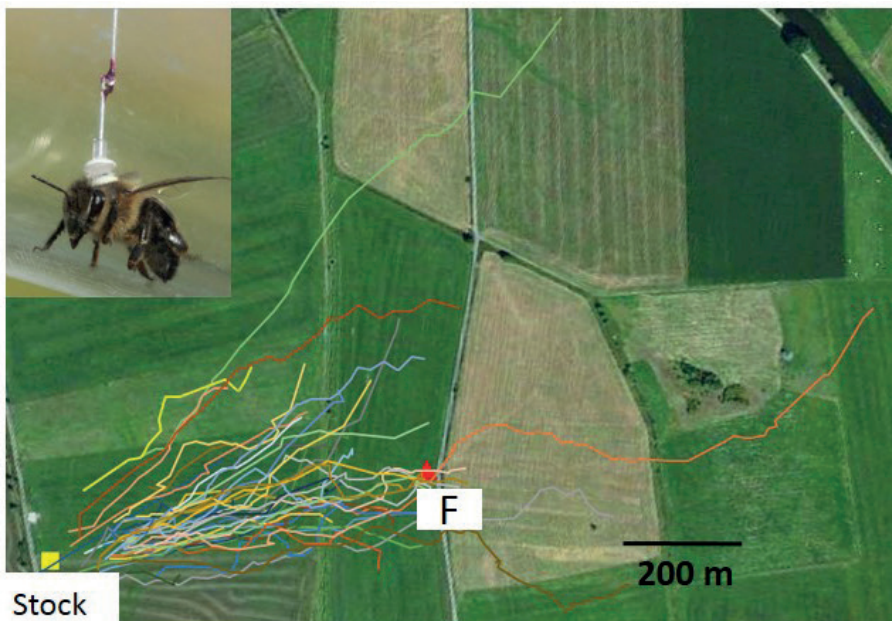


Abb. 2: Der obere Teil der Abbildung 2 zeigt als farbige Linien die Flüge vom Stock (gelbes Quadrat) zur Futterstelle (F = rotes Dreieck) von mit Miniantennen ausgerüsteten Tanzfolgebienen (Einschaltbild), die mit einem speziellen Radar verfolgt wurden. Der geradlinige Teil der Flugstrecke der Tanzfolgebienen vom Stock zur Futterstelle ist meist etwas kürzer als die im Tanz angegebene Distanz zur Futterstelle (dargestellt im unteren Teil der Abbildung 2; die den Linien zugeordnete Futterstelle befindet sich in 2500 m Entfernung vom Stock ausserhalb des dargestellten Geländes). Nach dem geradlinigen Teil des Anfluges wird die Futterstelle unter Einbezug von zusätzlichen Informationen in kurvigen Flügen gesucht. Diese kurvigen Suchflüge sind hier nicht dargestellt. (R gelbe Kreise = Radarstandorte; F rote Dreiecke = weitere, im dargestellten Versuch nicht aktive Futterstellen im Versuchsgelände).

Wie wir die Schlussfolgerungen Karls von Frisch beweisen

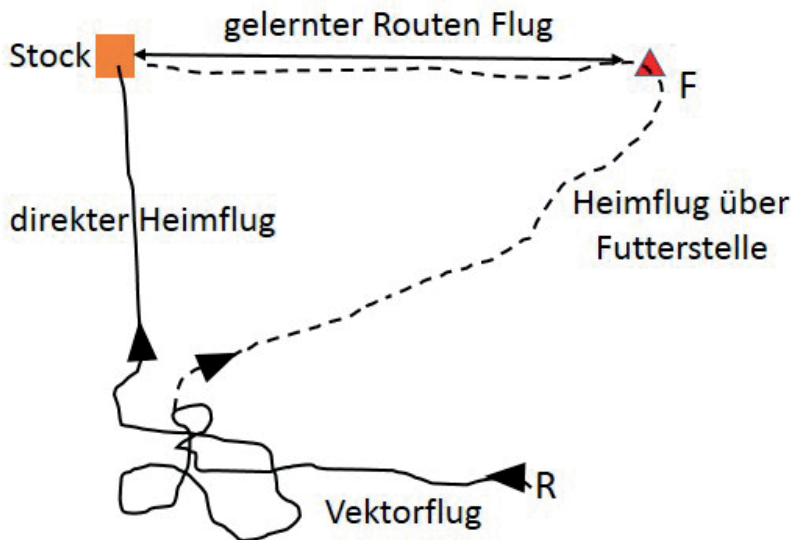
Heute sind wir in der glücklichen Lage, Bienen mit einem speziellen Radargerät im Flug über gut 2 km zu verfolgen. Mit dieser Methode haben wir die Schlussfolgerungen von Karl von Frisch bewiesen (Abbildung 2). In unseren Experimenten wird kein Duft verwendet. Ausserdem fliegen nur wenige Bienen zur Futterstelle, die dann später tanzen, manchmal nur eine einzelne Biene. Da Bienen nicht hintereinander herfliegen (was wir auch gezeigt haben) müssen sie also die Tanzbotschaft verstanden haben, wenn sie auf gerader Strecke dort hinfliegen und in der Gegend der Futterstelle der Tänzerin suchen. Genau das machen die Folgebienen.⁴

Interessanterweise ist ihre recht gerade Ausflugstrecke etwas kürzer als die Strecke zur Futterstelle. Erst danach suchen sie in kurvigen Flügen, wobei die Suchgegend recht gut mit dem Ort der ihnen im Tanz angegebenen Stelle übereinstimmt. Spannend ist, nun zu verfolgen, dass die Suchbienen genauer suchen als es aus der Streuung der im Tanz verschlüsselten Botschaft (Richtung und Entfernung, also Vektorinformation) zu erwarten wäre. Das kann man zum Beispiel daran sehen, dass sie nach einer Abweichung während ihres geraden Ausflugs den Fehler bei den ersten Suchbewegungen korrigieren. Ausserdem suchen sie nach Ende des geraden Flugs näher an der im Tanz angegebenen Stelle, was darauf hindeutet, dass sie nicht nur

die Vektorinformation als Fluganweisung verwenden. (Abbildung 2, untere Teilgrafik). Eine höhere Genauigkeit beim Suchen als beim Tanzen kann auch dadurch zustande kommen, dass die Folgebienen mehrere Tanzrunden der Tänzerin zusammenfassen und damit den Fehler reduzieren. In der Tat konnten wir den Gewinn an Suchgenauigkeit mit einer Mittelwertbildung von ca. 10 Tanzrunden erklären.

Beobachtet man Folgebienen, dann sieht man, dass die Zahl der gefolgten Tanzrunden sehr unterschiedlich ist. Manche rennen schon nach 2–3 Tanzrunden zum Ausgang, manche nach mehr als 15 Runden und manche gar nach mehr als 30 Runden. Das passt gut zu der Beobachtung, dass Folgebienen, die zuvor eine

Abb. 3:
Versuche zum
Landschafts- und
Routengedächtnis der Bienen.
Die Details und
Schlussfolgerungen zu den Ver-
suchen sind im
Textteil beschrie-
ben (oranges
Quadrat = Stock;
rotes Dreieck =
Futterstelle; R =
Versetzungsort
der Testbienen).



andere Futterstelle besucht hatten, zu dieser fliegen, wenn sie nur wenigen Tanzrunden gefolgt sind, aber die Anweisung der Tänzerin befolgen, wenn sie mehreren oder vielen Tanzrunden gefolgt sind.⁵ Die Tanzkommunikation hat also verschiedene Aufgaben. Folgebienen werden motiviert, das Futtersammeln wieder aufzunehmen und dabei ihre frühere Erfahrung zu nutzen (die motivierende Komponente des Tanzes). Eine andere Aufgabe besteht darin, die Instruktion über Richtung und Entfernung zu vermitteln (die instruierende Komponente). Da Bienen auch nachts tanzen, kann man vermuten, dass sie die Sammelbienen auf die anstehenden Aufgaben am nächsten Tag vorbereiten. Es ist also nicht ungewöhnlich, dass eine Folgebene die verschiedenen Botschaften des Tanzes verwendet, also beispielsweise erst so ausfliegt, wie es der Instruktion durch die Tänzerin entspricht und sich dann entschliesst, zu einer Futterstelle zu fliegen, die sie selbst vorher besucht hatte. Solche Verhaltensweisen sieht man auch in der Abbildung 2 auf der vorangehenden Seite (obere Teilgrafik). Drei Flugspuren gehen an der im Tanz angegebenen Stelle vorbei, die grüne nördliche Spur und die rote und braune südliche Spur. Ganz offensichtlich fliegen die Bienen zu einer anderen (natürlichen) Futterstelle, die sie früher besucht hatten. Das können wir für die in der Abbildung gezeigten Flugspuren nur vermuten. In Experi-

menten, die ich auf der nächsten Seite beschreibe, haben wir genau das bewiesen (Abbildung 5).

Wie Bienen navigieren

Wenn Bienen nach dem Innendienst zum ersten Mal den Stock verlassen, machen sie Orientierungsflüge. Dabei erlernen sie die Eigenschaften des Sonnenkompasses (wann die Sonne in welcher Richtung steht), sie kalibrieren ihre Entfernungsmessung, die sie mit den Augen durchführen, und vor allem erlernen sie die Landschaftsmerkmale (auffällige Marken in der Nähe des Stockes, das Horizontprofil, weiter entfernte Landmarken) in Bezug auf den Standort ihres Stockes. Dabei gehen sie ganz systematisch vor, indem sie in aufeinander folgenden Orientierungsflügen wachsende Entfernungen zurücklegen und unterschiedliche Richtungen erkunden.^{6,7} Nach 4–6 solcher Orientierungsflüge kennen sie die Gegend um den Stock in einem Radius von ca. 500 m. Jetzt folgen sie Tänzen oder suchen nach Futterstellen. Wir haben mit solchen erfahrenen Bienen die Frage untersucht, welche Sorte von Gedächtnis sie von der Landschaft haben. Wie die Abbildung 3 zeigt, dressieren wir einzelne Bienen auf eine einige Hundert Meter entfernte Futterstelle F. Dabei legen die dressierten Bienen viele Male den Weg zwischen Stock und Futterstelle zurück (gelernter Routenflug). Neben dem Landschaftsgedächtnis, das sie während der Orientierungsflüge

gebildet haben, verfügen sie nun auch über ein spezielles Routengedächtnis. Unser Test besteht nun darin, eine Biene abzufangen, wenn sie nach der Futteraufnahme an der Futterstelle abfliegt, um sie an einen anderen Ort R innerhalb ihres explorierten Bereichs zu versetzen. Wenn sie jetzt mit einem Transponder ausgestattet abfliegt, verhält sie sich erst so, als ob sie nicht versetzt worden wäre. Sie führt einen Vektorflug durch, dessen Richtung und Entfernung sie an ihren Stock zurückgebracht hätte, wäre sie nicht versetzt worden. Das ist ja auch nicht verwunderlich, denn sie wurde, eingesperrt in einer dunklen Kammer, an eine unerwartete Stelle transportiert. Danach führt sie Suchflüge durch, um dann auf geradem Flug über mehrere Hundert Meter entweder direkt zum Stock zurück oder erst zu ihrer Futterstelle und dann zum Stock zu fliegen (Abbildung 3). Dabei kann sie weder den Stock noch die Futterstelle von dem Ort aus sehen, an dem sie den geraden Heimflug einleitet. Auch ein Leiten durch den Geruch ist nicht möglich. Erstaunlich ist nicht nur, dass sie zielstrebig nach Hause zurückfliegt, sondern auch, dass sie entscheidet, ob sie das mit einem direkten Flug oder über den Umweg über die Futterstelle macht.⁸

Wir haben aus Ergebnissen solcher Experimente geschlossen, dass Bienen über ein Landschaftsgedächtnis verfügen, das wie eine Karte viele Landschaftsmerkmale in ihren geometrischen Bezügen speichert. Da dieses Gedächtnis in ihrem Gehirn gespeichert ist, nennen wir es eine kognitive Karte. Diese Schlussfolgerung wurde kritisiert, weil es auch andere Erklärungen geben kann, beispielsweise, dass die Bienen bei ihren Orientierungsflügen bestimmte Landmarken mit einem direkten Heimflug verknüpft haben könnten. Wenn sie dann an solchen Marken bei ihren Suchflügen vorbeikommen, könnte dieses Gedächtnis sie schnurstracks nach Hause führen, denn die Marken wurden ja mit der aus dem Sonnenkompass abgelesenen Richtung zum Stock gespeichert. Auch der Umweg über die Futterstelle liesse sich so erklären, wobei die Biene ein kleiner Rechenmeister sein müsste,

der eine Triangulation durchführt, also aus zwei Richtungen (direkt zum Stock zurück und vom Stock zur Futterstelle) eine neue Richtung (zur Futterstelle) berechnet. Wenn sie über eine kognitive Karte verfügen würde, bräuchte sie nicht zu rechnen. Vor allem wäre sie vom Sonnenkompass unabhängig, weil sie aus der Anordnung der Landmarken ihren Standort und das Ziel erschliessen könnte, während die Triangulation alle Richtungen aus dem Sonnenkompass erschliessen muss. Aus diesen Überlegungen haben wir ein Experiment abgeleitet, das uns erlaubt, die kognitive Karte zu beweisen.

Wie beim Menschen bleibt auch bei Bienen die innere Uhr stehen, wenn sie narkotisiert werden.⁹ Damit haben wir eine Möglichkeit, die Rolle des Sonnenkompasses beim Heimflug zu testen und in Konkurrenz zu den Landmarken zu setzen. Wir haben Bienen, die wie oben beschrieben auf eine Futterstelle F dressiert worden waren, sechs Stunden lang narkotisiert, und dann an einem anderen Ort R freigelassen (Abbildung 4). Die Kontrollbienen fliegen wie erwartet erst ihren Vektorflug und dann zum Stock zurück (manche auch über die Futterstelle). Die narkotisierten Bienen dagegen fliegen einen Vektorflug, der 90 Grad nach Osten versetzt ist, richten sich also während des Vektorflugs nach der Sonne, denn die Sonne wandert etwa 15 Grad pro Stunde von Osten nach Westen. Wenn sie sich nun weiter nach der Sonne richten würden, müssten sie sich nach Südosten wenden, und weil der Stock nicht in dieser Richtung liegt, müssten sie sehr viel länger brauchen, um nach Hause zurückzufinden. Vielleicht wären sie auch ganz verloren. All das geschieht nicht. Nach dem («falschen») Vektorflug fliegen sie genau so rasch und zielstrebig zum Stock zurück wie die Kontrollbienen. Sie schalten also von einem anfänglich verwendeten Sonnenkompass Kurs auf Landmarkenorientierung. Damit ist die kognitive Karte bei Bienen bewiesen.¹⁰

Navigationsgedächtnis und Tanzgedächtnis

Nun stellt sich die Frage, ob die Tanzinformation von den Folgebienen in



Abb. 4: Rolle des Sonnenkompasses in Konkurrenz zu den Landmarken beim Heimflug (grüner Würfel = Stock; F = Futterstelle; R = Versetzungsort der freigelassenen Testbienen).

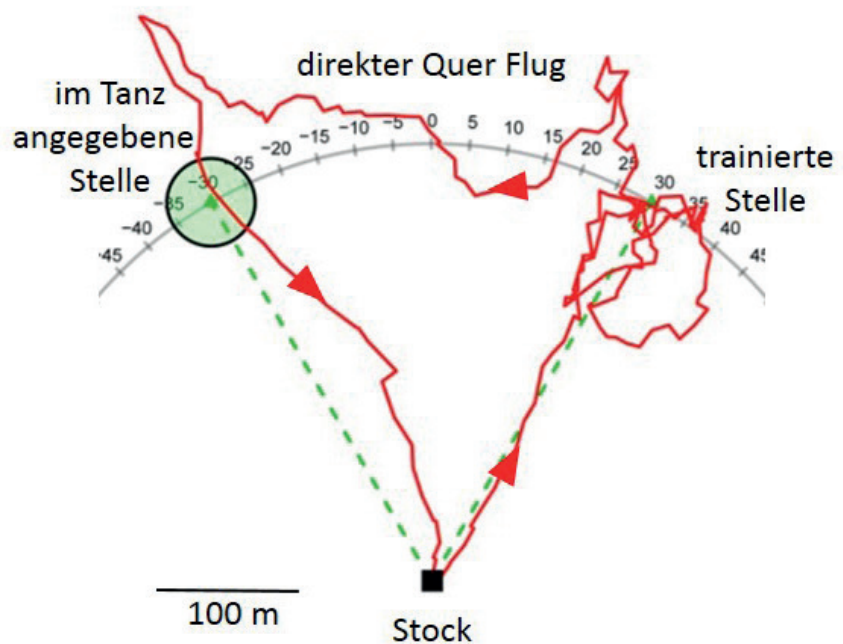


Abb. 5: Versuche zur Integration von gelernter Navigation zu früher vorhandener Futterstelle und erinnerter Tanzinformation in eine postulierte kognitive Karte (schwarzes Quadrat = Stock; rote Linie = Flugroute der Testbienen, grüne gestrichelte Linie = direkter Weg zur früheren Futterstelle, resp. im Tanz angegebenen Futterquelle).

dem Gedächtnis der kognitiven Karte gespeichert wird. Dazu haben wir Experimente durchgeführt, bei denen eine Gruppe von Bienen auf eine Futterstelle in 600 m oder 300 m dressiert wurden (Abbildung 5, trainierte Stelle). Nach ein paar Tagen haben wir die Futterstelle entfernt. Die Bienen lernen dann, dass es jetzt dort nichts mehr zu sammeln gibt und

bleiben nach einigen Erkundungsflügen im Stock. Da diese Experimente im Herbst durchgeführt wurden, als es kaum natürliche Futterstellen in der Gegend gab, werden sie zu keinen anderen Stellen geleitet. Eine andere Gruppe mit wenigen Bienen dressierten wir zu einer anderen Stelle, die auch 600 m oder 300 m entfernt war, aber unter einem Winkel

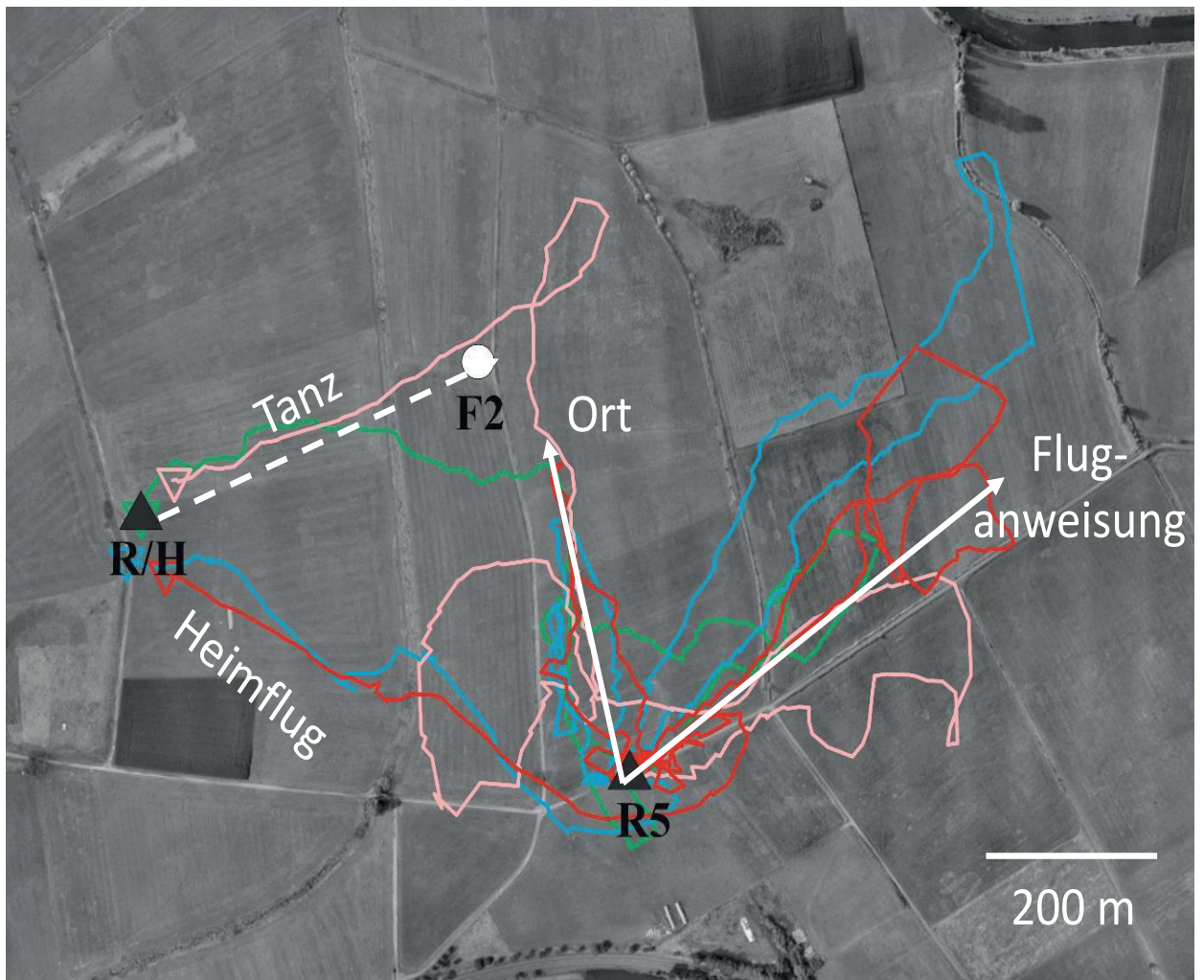


Abb. 6: Fluganweisung der Tänzerin in Konkurrenz zur Ortsfindung mit der gelernten kognitiven Karte der Versuchsbiene. Die vier farbigen Linien zeigen die Flugrouten der vier mit dem Radar verfolgten Testbienen. Diese Bienen waren Tänzerinnen gefolgt, die im Stock R/H die Futterstelle F2 angegeben haben (weisse unterbrochene Linie: Tanz). Alle vier Testbienen suchten sowohl in Richtung der Fluganweisung (weisser Pfeil zu fiktivem Ort) als auch in Richtung auf die Futterstelle F2 (weisser Pfeil zu wahrem Ort). Anschliessend flogen sie zurück zum Stock R/H. Zwei der Bienen von der Auflassstelle R5 aus (rote und blaue Linie), zwei von der Gegend F2 aus (grüne und rosa Linie). Schwarze Dreiecke: Stock R/H und Auflassstelle R5. Die Fluganweisung der Tänzerin führt die Testbienen in die Richtung einer fiktiven Futterstelle, die Information der gelernten kognitiven Karte führt sie direkt zur Futterstelle F2.

(vom Stock aus gesehen) von 30 Grad oder 60 Grad zu der trainierten Stelle lag. Diese Stelle wird nun von den dorthin dressierten Bienen im Tanz angegeben. Unsere Versuchsbiene folgen dann diesen Tänzen und fliegen aus, entweder zu ihrer trainierten Stelle (wenn sie wenigen Tanzrunden gefolgt sind) oder zu der im Tanz angegebenen Stelle (wenn sie mehr als 15 Tanzrunden folgten). An der im Tanz angegebenen Stelle finden sie aber die Futterstelle nicht, weil sie nicht mit Duft markiert und im Gras versteckt ist. An der trainierten Stelle gibt es ja auch kein Futter mehr. Das Aufregende ist nun, dass sie im direkten Flug von der einen der beiden Stellen zur anderen fliegen, je nachdem wo sie zuerst ankamen. Danach

fliegen sie zum Stock zurück. Dieser direkte Flug beweist, dass die im Tanz angegebene Stelle in einem geometrischen Bezug zu der gelernten Stelle gespeichert ist.⁵ Aus solchen Ergebnissen haben wir geschlossen, dass die Folgebene die Tanzinformation (Richtung und Entfernung) möglicherweise in ihre kognitive Karte einträgt und so auch über eine Ortsinformation verfügt. Es könnte aber auch sein, dass die drei Orte (Stock, trainierte Stelle, im Tanz angegebene Stelle) nur über Vektoren verknüpft sind, also wieder eine Triangulation durchgeführt wird, um einen direkten Flug durchzuführen. Diese letztere Interpretation ist aber eher unwahrscheinlich, weil wir ja gezeigt hatten, dass die Bienen von einem Sonnenkompass

abhängigen anfänglichen Vektorflug zu einem landmarkenabhängigen Heimflug umschalten können.

Fluganweisung und Ortsbestimmung

Um die Frage zu klären, ob Bienen aus der Tanzkommunikation neben einer Fluganweisung über einen Vektorflug auch eine Ortsbestimmung erschliessen können, wurde eine grosse Zahl von Versuchen mit Bienen durchgeführt, die zuvor einem Tanz gefolgt waren. Wenn sie am Stockeingang mit ihrem Transponder losflogen, dann kann man, wie oben dargestellt wurde, sehr schön die Genauigkeit ihrer Flüge studieren und findet, dass sie genauer fliegen als man das aufgrund der Streuung



der Tanzinformation (Richtung und Entfernung) schliessen würde. Wenn man sie aber an einen anderen Ort innerhalb ihres explodierten Bereiches versetzt, dann zeigt sich, dass sie nicht nur der Fluganweisung (Richtung und Entfernung) folgen, sondern auch in Richtung auf die tatsächliche Futterstelle der Tänzerin fliegen, also zu einem Ort hin (Abbildung 6). Sie verwenden also zwei Informationen, die Fluganweisung und die Ortsangabe. Diese Ortsangabe kann die Folgeebene nur erschliessen, wenn sie die Vektorinformation des Tanzes (Richtung und Entfernung) in ihre kognitive Karte einfügt, denn die Tänzerin teilt ja nur diesen Vektor (Fluganweisung) mit. In weiteren Experimenten fanden wir darüber hinaus, dass die Folgeebenen bestimmte auffällige Strukturen erwarten, die sie auf dem Weg zur Futterstelle erlebt haben. So eine auffällige Struktur war in unseren Experimenten ein Schotterweg, dem die Tänzerin zur Futterstelle entlang geflogen war. Natürlich hat die Tänzerin keine Möglichkeit, einen Schotterweg im Tanz zu codieren. Vielmehr hat die Folgeebene aus der Vektorangabe auf eine Eigenart der Landschaft geschlossen, wenn sie die Vektorinformation in ihr Landschaftsgedächtnis einfügt. Aus diesen Beobachtungen und einer Reihe weiterer schliessen wir, dass Eigenschaften der Landschaft in der kognitiven Karte gespeichert sind, und die Folgeebene solche Eigenschaften erwartet, wenn sie ausfliegt.

Der Bienen Tanz, keine Sprache aber eine reiche symbolische Kommunikation

Die Tanzkommunikation der Bienen wird mitunter als Sprache bezeichnet. Auch Karl von Frisch hat diesen Begriff verwendet, wobei er ihn im übertragenen Sinn, also als Metapher verstand. Metaphern können aber gefährlich sein, wenn man nicht ständig mitbedenkt, dass dem Begriff nur eine übertragene Bedeutung zukommt. Über Sprache im eigentlichen Sinne verfügt nur der Mensch. Kein Tier kommuniziert so, dass alle Eigenschaften der menschlichen Sprache eingeschlossen sind, wie die schier

unbegrenzte Kombination ihrer Elemente, die Verknüpfung zu sinngebenden Strukturen und eine Grammatik als ein Regelwerk, das denselben Strukturen verschiedene Inhalte geben kann. Wenn wir verstehen wollen, auf welcher Komplexitätsebene die Tanzkommunikation der Bienen steht, sollte man den Begriff Sprache vermeiden, denn er trifft nicht zu. Das wird deutlich, wenn wir uns fragen, ob die Tanzkommunikation eher vergleichbar ist mit der Gebärdensprache des Menschen oder dem Bewegungsritual im Ballett. Sicher nicht mit der Gebärdensprache, denn mit ihr können nahezu dieselben Inhalte vermittelt werden wie mit der gesprochenen Sprache. Zudem sind die gleichen Gehirnareale des Menschen für das Verständnis zuständig. Das Ballett verwendet wie der Schwänzeltanz eine begrenzte Zahl von symbolischen Elementen, die als solche verstanden werden, und die nur in begrenzter Weise kombinierbar sind. Auch das Ballett verfügt nicht über eine Semantik und eine Grammatik. Der Schwänzeltanz ist also eine symbolische Form der Kommunikation, die eine ganz erstaunliche kognitive Komplexität erreicht, nicht so sehr auf der Ebene der Codierung der Botschaft (Richtung und Entfernung) durch die Tänzerin, sondern in der Decodierung durch die Folgeebenen. Dabei wird deutlich, dass Symbole so übertragen werden können, dass sie mit der eigenen Erfahrung verschmelzen. Folgeebenen erwarten also bestimmte Eigenschaften der Welt ausserhalb des dunklen Stockes, die den Weg und das Ziel charakterisieren. Ob auch die Tänzerin alle diese Eigenschaften aus ihrem Gedächtnis aufruft, wenn sie tanzt, wissen wir nicht. Jedenfalls gibt es keinen Hinweis, dass solche Eigenschaften im Tanz codiert werden. Aber warum sollte die Tänzerin nicht über die gleichen kognitiven Fähigkeiten verfügen wie die Folgeebene, schliesslich kann sie zwischen diesen beiden Verhaltensweisen schnell hin und her schalten. ◻

Literatur

1. Der schweizerische Bienenvater, Auflage 17, Band 2, Seite 81.

2. von Frisch, K. (1965). Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Heidelberg, Springer Verlag.
3. Farina, W. M.; Grüter, C.; Acosta, L.; Mc Cabe, S. (2006). Honeybees learn floral odors while receiving nectar from foragers within the hive. *Naturwissenschaften* 94: 55–60.
4. Riley, J. R.; Greggers, U.; Smith, A. D.; Reynolds, D. R.; Menzel, R. (2005). The flight paths of honeybees recruited by the waggle dance. *Nature* 435: 205–207.
5. Menzel, R.; Kirbach, A.; Haass, W.-D.; Fischer, B.; Fuchs, J.; Koblöfsky, M.; Lehmann, K.; Reiter, L.; Meyer, H.; Nguyen, H. et al. (2011). A common frame of reference for learned and communicated vectors in honeybee navigation. *Current Biology* 21: 645–650.
6. Degen, J.; Kirbach, A.; Reiter, L.; Lehmann, K.; Norton, P.; Storms, M.; Koblöfsky, M.; Winter, S.; Georgieva, P. B.; Nguyen, H. et al. (2015). Exploratory behaviour of honeybees during orientation flights. *Animal Behaviour* 102: 45–57.
7. Degen, J.; Kirbach, A.; Reiter, L.; Lehmann, K.; Norton, P.; Storms, M.; Koblöfsky, M.; Winter, S.; Georgieva, P. B.; Nguyen, H. et al. (2016). Honeybees Learn Landscape Features during Exploratory Orientation Flights. *Current Biology* 26: 2800–2804.
8. Menzel, R.; Greggers, U.; Smith, A.; Berger, S.; Brandt, R.; Brunke, S.; Bundrock, G.; Hulse, S.; Plumpe, T.; Schaupp, F. et al. (2005). Honey bees navigate according to a map-like spatial memory. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A* 102: 3040–3045.
9. Cheeseman, J. F.; Winnebeck, E. C.; Millar, C. D.; Kirkland, L. S.; Sleight, J.; Goodwin, M.; Pawley, M. D.; Bloch, G.; Lehmann, K.; Menzel, R. et al. (2012). General anesthesia alters time perception by phase shifting the circadian clock. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A* 109: 7061–7066.
10. Cheeseman, J. F.; Millar, C. D.; Greggers, U.; Lehmann, K.; Pawley, M. D.; Gallistel, C. R.; Warman, G. R.; Menzel, R. (2014). Way-finding in displaced clock-shifted bees proves bees use a cognitive map. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A* 111: 8949–8954.