

2024

VBio

Verband | Biologie, Biowissenschaften
& Biomedizin in Deutschland

BIOLOGIE

IN UNSERER ZEIT

Early View

Die Entdeckung durch Karl von Frisch, die Bestätigung und die weitergehende Bedeutung 100 Jahre Schwänzeltanz

RANDOLF MENZEL

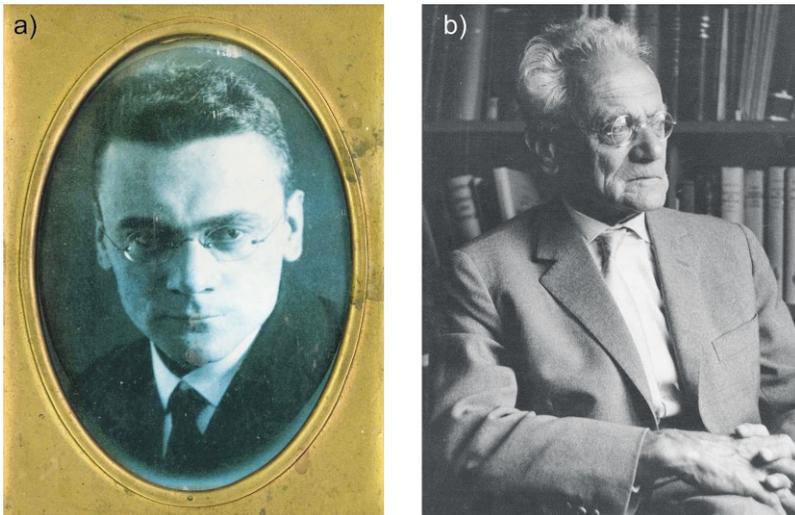


ABB. 1 Karl von Frisch, zu der Zeit, als er zum ersten Mal den Schwänzeltanz der Biene untersuchte (links), und als er den Nobelpreis erhielt (rechts).

Fotos: Archiv Karl Daumer.

Der Schwänzeltanz ist eine der wichtigsten Entdeckungen der Verhaltensbiologie im vorigen Jahrhundert. Von Anfang an gab es um seine Bedeutung viel wissenschaftlichen Streit, und auch heute noch sind skeptische Berichte nicht verstummt. Mit neuen Methoden konnte in den letzten 20 Jahren die

Vor 100 Jahren publizierte ein junger Wissenschaftler, Karl von Frisch (Abbildung 1), eine Beobachtung, von der er später sagte: „... die wohl folgenreichste Beobachtung meines Lebens“ und „...ich traute meinen Augen nicht. Was sich hier ereignete, war zu reizvoll und fesselnd als dass man es in trockenen Worten schildern könnte“ ([1], S. 61). Viele Jahrzehnte haben er und seine Schüler an der Aufklärung dieser Beobachtung gearbeitet. Vor nunmehr 50 Jahren, im Jahr 1973, erhielt Karl von Frisch – gemeinsam mit Konrad Lorenz und Nico Tinbergen – den Nobelpreis für seine Entdeckung des Schwänzeltanzes der Bienen. Wie wohl bei allen ganz großen Entdeckungen der experimentellen Wissenschaften blieb sie nicht unwidersprochen. Es waren vor allem drei Kon-

Interpretation des Tanzes durch seinen Entdecker Karl von Frisch weitgehend bestätigt werden: Tänzerinnen teilen ihren nachlaufenden Bienen die Richtung und Entfernung – den ► Flugvektor – vom Stock zu einer Futterstelle, aber auch anderen Zielen wie Wasser, Harz oder einer neuen Niststelle mit. Die nachlaufenden Bienen suchen dann sehr gezielt, ohne dabei von Duft gelenkt oder dorthin geleitet zu werden. Neuste Ergebnisse zeigen nun, dass die Botschaft für die nachlaufenden Bienen viel bedeutsamer ist als zuvor gedacht. Diese ordnen nämlich die Vektorinformation in ihr ► kartenartiges Landschaftsgedächtnis so ein, dass sie von allen Orten und nicht nur vom Stock an die angezeigte Stelle fliegen können. Dies bedeutet, dass Bienen in der von ihnen erkundeten Landschaft gezielt zwischen mehreren Orten navigieren können – auch solchen, die sie über eine ► symbolische Kommunikation angezeigt bekamen.

troversen, die noch heute immer wieder erwähnt werden und Zweifel sähen: (1) Die dem Tanz folgenden Bienen würden nach dem Duft zur Futterstelle der Tänzerin finden. (2) Die Tänze wären so ungenau, dass sie keine wirkliche Information über den Flug zur Futterstelle vermitteln. (3) Die tanzfolgenden Bienen würden der Tänzerin im Flug folgen und so zur Futterstelle geführt werden. In der Tat hatte von Frisch ein großes Problem: Er konnte den Flug der Bienen nicht verfolgen, weder den der Tänzerin, noch den der tanzfolgenden Bienen. Seit 20 Jahren steht nun eine Methode zur Verfügung, um dieses Problem zu lösen: das harmonische Radar [2]. Systematische Experimente mit dieser Methode haben nicht nur gezeigt, dass von Frisch mit seinen Interpretationen Recht hatte,

Die mit einem grünen Pfeil markierten Begriffe werden im Glossar auf Seite 11 erklärt.

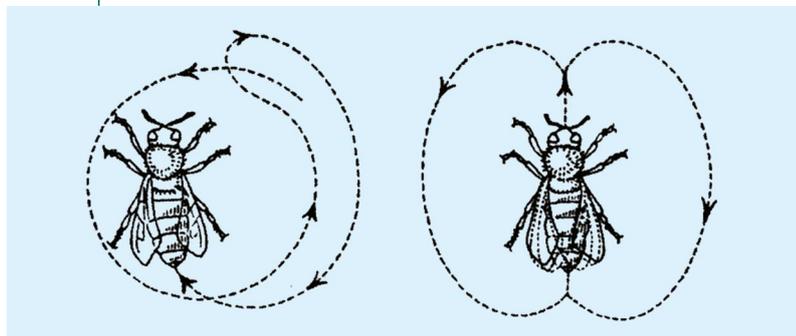
sondern dass der Kommunikationsprozess noch viel reichhaltiger ist, als von Frisch dachte.

Der Schwänzeltanz

Der Schwänzeltanz tritt in zwei Formen auf, dem Rundtanz und dem eigentlichen Schwänzeltanz mit seinen geraden Strecken, während denen die Tänzerin das Abdomen hin und her bewegt, also schwänzelt (Abbildung 2). Lassen wir von Frisch noch einmal selbst zu Wort kommen. Seine erste Beschreibung des Schwänzeltanzes [3] bezieht sich auf den Rundtanz: „Der Tanz besteht darin, dass sie mit großer Schnelligkeit im Kreis herum trippelt, dabei aber häufig um 180° schwenkt, so dass die Richtung ständig wechselt. Die Kreise sind eng, im Innern liegt meistens eine Zelle, an den angrenzenden 6 Zellen läuft die Biene herum, beschreibt ein bis zwei Kreise einer Richtung, oft auch nur einen halben oder dreiviertel Kreisbogen, um dann plötzlich kehrt zu machen, und sich im entgegengesetzten Sinne weiter zu drehen.“ In dieser Arbeit beschreibt er den Schwänzeltanz, den er anfänglich Pollen eintragenden Bienen zuschreibt. „Eine Biene, die mit Höschen ankommt, kriecht auf den Waben aufwärts und beginnt dann inmitten der anderen Bienen sich zu drehen; aber sie beschreibt keine vollen Kreise, wie es beim Rundtanz geschieht, sondern zunächst einen Halbkreis. Läuft dann geradlinig über 2–3 Zellen zum Ausgangspunkt zurück, wendet sich nun nach der anderen Seite und läuft einen zweiten Halbkreis, der den früheren zu einem vollen Kreis schließt.“ Später erkannte er, dass der Schwänzeltanz weiter entfernte Futterstellen anzeigt, während der Rundtanz nahe Futterstellen angibt. Das charakteristische Schwänzeln während der geraden Strecke, das den Code für die Richtung und Entfernung des Fluges zu der Futterstelle enthält, erwähnt er an dieser Stelle nicht. Erst als er nach dem 2. Weltkrieg seine Arbeiten über die Tanzkommunikation wieder aufnahm, untersuchte er mit vielfältigen und eleganten Experimenten den Schwänzeltanz und seine kodierenden Eigenschaften für die Richtungs- und Entfernungsangabe [4].

Nun war Karl von Frisch nicht der erste, der die wunderbaren Tänze der Bienen beobachtete. Im Jahr 1828 schrieb der deutsche Imker Nikolaus Unhoch ([5], S. 81): „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.“ Von Frisch erwähnt in seinem epochalen Buch über „Tanzsprache und Orientierung der Bienen“ [6], S. 6), dass bereits Aristoteles so etwas wie einen Tanz der Bienen beschreibt: „...Sobald sie in den Stock kommt, schüttelt sie ihre Last ab, und einer jeden folgen drei oder vier andere. Was diese in Empfang nehmen, ist schwer zu sehen, auch ist noch nicht ihre Arbeits-

ABB. 2 | RUND- UND SCHWÄNZELTANZ



Zeichnung aus [4].

weise beobachtet worden...“. Maeterlinck [7] hatte die Idee, dass Sammelbienen bei ihrer Rückkehr in den Stock den anderen Bienen etwas mitteilen, konnte aber nicht herausfinden, was das war. Wie kam es, dass von Frisch das beste Rüstzeug hatte, um seine Entdeckung zu machen?

Die aufregende Beobachtung machte von Frisch als er die Bienen auf Düfte dressierte. Dabei verwandte er eine Methode, die es ihm erlaubte, Bienen als Individuen zu erkennen (siehe Kasten „Markierung von Bienen“). Auf dem Thorax wurden vier Farbpunkte bestehend aus fünf verschiedenen Farben gesetzt. Daraus konnte ein Nummerncode abgeleitet werden. Er wusste also, welche Biene zu welchem Zeitpunkt an seiner Dressurstelle war und was sie anschließend im Stock tat, denn er verwendete zudem ab 1917 eine Beute mit einem Glasfenster. Heute ist es üblich, den Bienen Nummernschildchen oder einen QR-Code für eine Erkennung über eine Videokamera anzubringen. Videoanalysen des Tanzverhaltens sind heute Standard und erlauben es, die für den Tanzcode wichtigen Parameter – also die Richtung der Schwänzelstrecke zur Schwerkraft, die Zahl der Schwänzelbewegungen, die Dauer und Länge des Schwänzellaufs – genau zu vermessen.

Die mit dem Nobelpreis gewürdigte Entdeckung von Karl von Frisch bestand darin, dass er den Code für die

IN KÜRZE

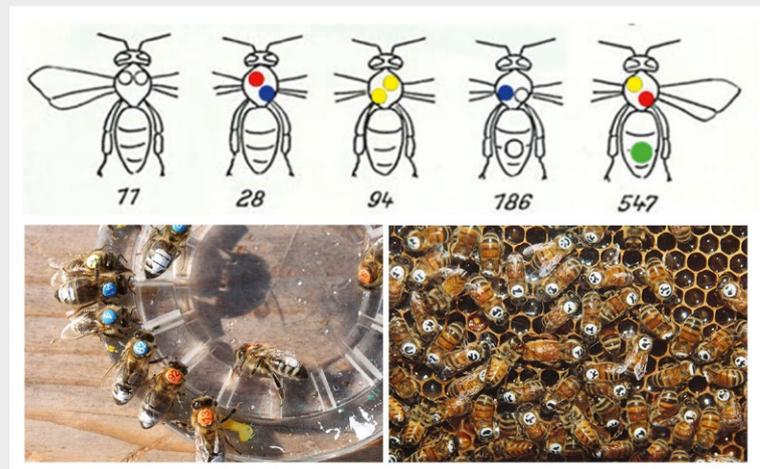
- Die Interpretation eines symbolischen Informationstransfers im Schwänzeltanz der Honigbienen wurde immer wieder angezweifelt.
- Das Gehirn eines Insekts erschien als zu klein, um eine solche anspruchsvolle kognitive Leistung zu vollbringen.
- Mit neuer Methodik (**harmonisches Radar**) konnten diese Zweifel ausgeräumt werden.
- Darüber hinaus zeigte sich, dass Bienen die symbolische Information über den Flugvektor zum Ziel auch dazu verwenden, um **einen Ort in ihrem kartenartigen Landschaftsgedächtnis** zu bestimmen.
- Die kognitiven Leistungen der Bienen gehen also über die symbolische Enkodierung einer Flugstrecke hinaus und schließen **die Zielfindung von jedem Ort** des von ihnen erkundeten Landschaftsbereichs mit ein.

MARKIERUNG VON BIENEN

Bienen-Arbeiterinnen sehen alle gleich aus. Die Zuordnung von Verhaltensweisen zu einzelnen, individuellen Bienen verlangt eine eindeutige Markierung. Von Frisch entwickelte ein System von Farbpunkten, die aus 5 verschiedenen Farben und 4 verschiedenen Orten auf dem Thorax bestand. Farbpunkte vorne rechts markieren die Einerreihen: weiß 1, rot 2, blau 3, gelb 4, grün 5. Farbpunkte vorne links markieren die entsprechenden Zehnerreihen. Jeweils unten werden die fehlenden Zahlen dargestellt, rechts die Einer und links die Zehner: weiß 6, rot 7, blau 8, gelb 9, grün 0. Farbpunkte auf dem Abdomen markieren die Hunderterreihen von 100 bis 500. Damit konnte von Frisch 599 Bienen individuell markieren.

Arbeiterinnen können auch mit den Nummern auf dem Abdomen ausgestattet werden, die im Imkerhandel für die Markierung von Königinnen vorgesehen sind. Wir haben die Zahl der so markierten Bienen dadurch erhöht, dass wir 4 verschiedene Richtungen der Zahlen relativ zu der Achse „vorne-hinten“ der Bienen verwenden, um die Hunderterreihen zu kodieren. Damit lassen sich $4 \times 490 = 1960$ (6 und 9 sind spiegelbild-

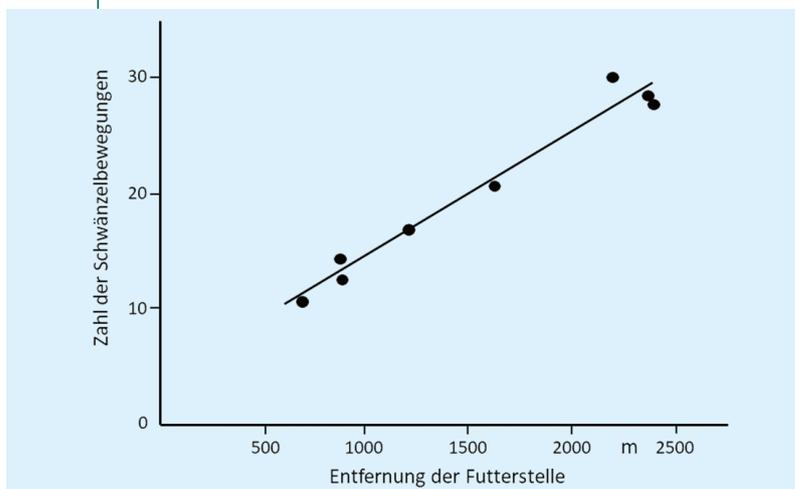
lich nicht zu trennen) Bienen markieren. Mit 5 verschiedenen Farben auf dem Abdomen lassen sich fast 10.000 Bienen individuell markieren. Eine viel größere Zahl an individuellen Markierungen kann man mit einem runden Mustercode erreichen, der dann für einen Computer, aber nicht direkt für den Experimentator, lesbar ist. Abb. aus [14].



Richtung und Entfernung des Flugs zu der von der Tänzerin angezeigten Futterstelle entschlüsselte. Die Zahl der Schwänzelaufbewegungen – und damit zusammenhängend die Dauer des Schwänzellaufs, die Länge und die Dauer der Läufe zurück zum Ausgangspunkt – nimmt mit der Entfernung weitgehend linear zu (Abbildung 3). Dieser Zusammenhang war für ihn und jeden, der die Bienen dressierte, recht leicht zu erkennen, weil verschiedene Entfernungen zur Futterstelle getestet wurden. Dabei zeigt

te sich auch, dass für Entfernungen unter etwa 100 m der Rundtanz verwendet wird. Von Frisch und die vielen nachfolgenden Forscher haben verschiedene Messgrößen für die Entfernungskodierung während des Schwänzellaufs ausgewertet. Am genauesten ist die Zahl der Schwänzelaufbewegungen (Abbildung 3). Inzwischen wissen wir, dass im Schwänzeltanz jede Schwänzelaufbewegung 65–75 m Flug zur Futterstelle kodiert. Das Geheimnis der Richtungskodierung war schon schwieriger zu lüften. Im Tagesverlauf änderte sich die Richtung des Schwänzellaufs relativ zur Schwerkraft. Es lag also nahe, dass die Sonne eine Rolle spielt, und in der Tat verwenden die Bienen einen ► Sonnenkompass. Hier gilt, dass der Schwänzellauf nach oben gerichtet ist, wenn zu diesem Zeitpunkt die Bienen zum ► Sonnenazimut, also der Projektion der Sonne auf den Horizont, fliegen. Dabei muss die Biene nicht unbedingt die Sonne sehen, auch das Muster des polarisierten blauen Himmelslichts reicht aus, da dieses Muster mit der Sonne wandert. Eine spezielle Augenregion am oberen Rand des Komplexauges ist für diese Wahrnehmung zuständig. Zudem verfügt die Biene über eine innere Uhr. Damit erlernt sie auch die für den Standort des Stockes geltende Zeitabhängigkeit der Sonnenwanderung. All dies waren weitere Entdeckungen von Karl von Frisch und seinen Schülern, die nachfolgend vielfältig bestätigt wurden. Nach all diesen Entdeckungen konnte von Frisch aus dem Schwänzellauf den Flugvektor zu der Futterstelle herauslesen. Aber können das auch die tanzfolgenden Bienen? Das war die große Streitfrage.

ABB. 3 | ENTFERNUNGSKODIERUNG IM SCHWÄNZELTANZ



Die Zahl der Schwänzelaufbewegungen während des Schwänzellaufs gibt die Entfernung der Futterstelle besonders genau an.

Das harmonische Radar

Bevor wir uns den drei wichtigsten Kontroversen rund um den Schwänzeltanz widmen, möchte ich darstellen, warum diese heute weitgehend gelöst sind. Das liegt an einem methodischen Durchbruch. Die Schwierigkeit für von Frisch bestand ja darin, dass er die tanzfolgenden Bienen nicht in ihrem Flug registrieren konnte. Wenn man Bienen im Flug beobachtet, dann gelingt das unter den günstigsten Bedingungen über eine Strecke von höchstens 30 m. Mit einem speziellen Radargerät ist es aber möglich, sie über einen Radius von bis knapp einem Kilometer (unter günstigen Bedingungen auch bis 1,5 km) zu verfolgen. Wie Abbildung 4a zeigt, hat das Radargerät zwei Antennen, die größere für den abgestrahlten Radarpuls, die kleinere für das Signal, das von einem Transponder zurückkommt, den die Biene trägt (Abbildung 4b). Dieser Transponder nimmt den Radarpuls auf und strahlt die erste harmonische Radarfrequenz zurück. Zwar ist dieses harmonische Signal sehr schwach, kann aber gut gefiltert, verstärkt und so registriert werden. Für jeden Radarpuls

(alle 3 Sekunden) bekommt man ein Standortsignal der Biene. Allerdings darf der Radarstrahl nicht durch Bäume, Häuser oder andere Objekte abgeschirmt werden. Außerdem muss die Gegend flach und horizontal sein. Wenn dies alles erfüllt ist, erhält man die Flugspur der fliegenden Biene zwischen 70 cm und 9 m Höhe über dem Boden (Abbildung 4c). Nun darf man sich nicht vorstellen, dass der Einsatz dieser Methode so einfach wäre. Die Radarschirme müssen sehr genau ausgerichtet sein, und bei Windgeschwindigkeiten über 30 km/h muss das Radar abgeschaltet werden. Wir haben einige tausend Flüge aufgenommen und konnten dabei nicht nur die Interpretationen von Karl von Frisch in jeder Hinsicht bestätigen, sondern noch erstaunliche ► Navigationsleistungen der Bienen entdecken.

Kontroverse 1: Die tanzfolgenden Bienen werden vom Duft der Futterstelle angelockt

Von den vielfältigen Experimenten, mit denen die Bedeutung der Tänze für die nachfolgenden Bienen durch von

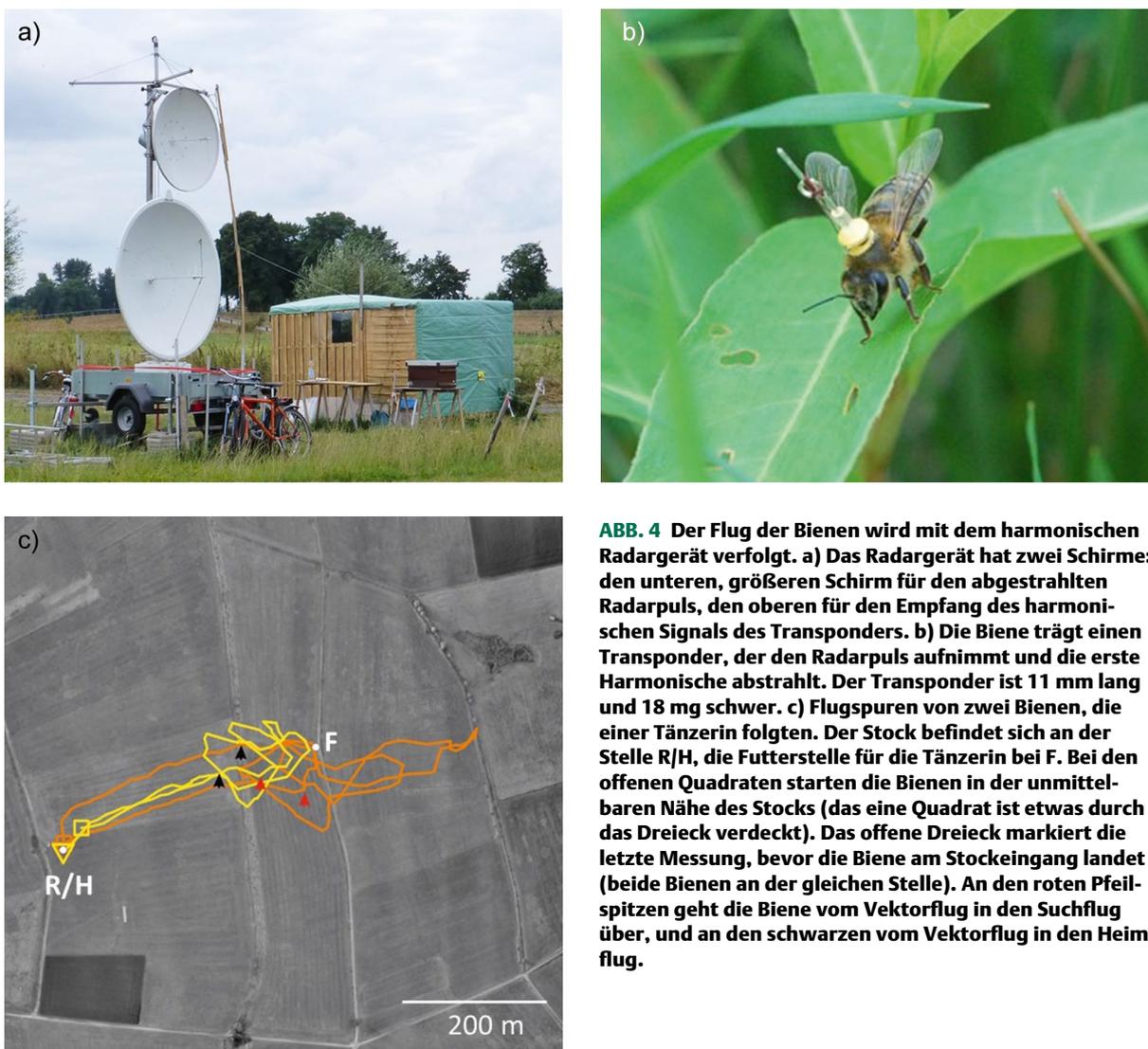
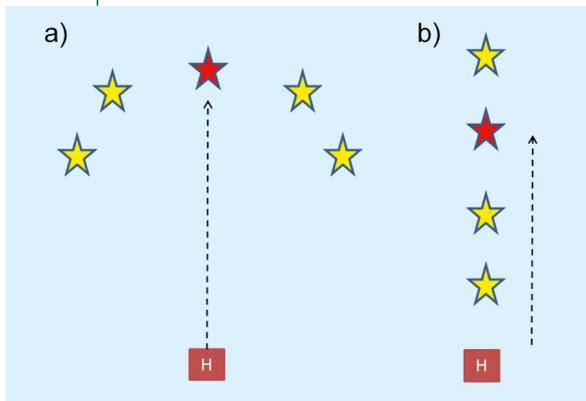


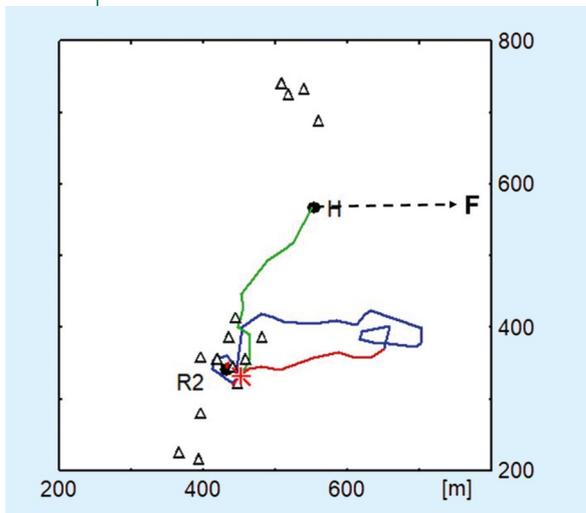
ABB. 4 Der Flug der Bienen wird mit dem harmonischen Radargerät verfolgt. a) Das Radargerät hat zwei Schirme: den unteren, größeren Schirm für den abgestrahlten Radarpuls, den oberen für den Empfang des harmonischen Signals des Transponders. b) Die Biene trägt einen Transponder, der den Radarpuls aufnimmt und die erste Harmonische abstrahlt. Der Transponder ist 11 mm lang und 18 mg schwer. c) Flugspuren von zwei Bienen, die einer Tänzerin folgten. Der Stock befindet sich an der Stelle R/H, die Futterstelle für die Tänzerin bei F. Bei den offenen Quadraten starten die Bienen in der unmittelbaren Nähe des Stocks (das eine Quadrat ist etwas durch das Dreieck verdeckt). Das offene Dreieck markiert die letzte Messung, bevor die Biene am Stockeingang landet (beide Bienen an der gleichen Stelle). An den roten Pfeilspitzen geht die Biene vom Vektorflug in den Suchflug über, und an den schwarzen vom Vektorflug in den Heimflug.

ABB. 5 | EXPERIMENTE ZUR RICHTUNGSKODIERUNG



Um die Richtungskodierung und die Entfernungskodierung zu überprüfen, führte von Frisch mit seinen Mitarbeitern viele Experimente dieser Art durch. Die Tänzerinnen wurden an einem mit Duft markierten Ort (hier mit rotem Stern markiert) dressiert. Im Test wurde kein Futter angeboten. An jedem der mit einem gelben Stern markierten Orte sowie an der geschlossenen Futterstelle saß ein Beobachtender, der jede ankommende Biene notiert hat. Auch diese Stellen waren mit dem Duft der Futterstelle markiert. Abb. nach [6].

ABB. 6 | ERGEBNIS EINES VERSETZUNGSVERSUCHS



Flugspur einer Biene, die einer Tänzerin für F (Futterstelle der Tänzerin) gefolgt und dann an der Stelle R2 mit einem Transponder gestartet war. R2 liegt 250 m südlich des Stocks H. Sie fliegt erst 200 m nach Osten (rote Spur, folgt also der Vektroinformation des Tanzes) und dann wieder zur Auflassstelle zurück (blaue Spur). Dort entscheidet sie sich, zum Stock zurückzufiegen (grüne Spur, direkter Heimflug). Das sternförmige Symbol gibt die erste Messung mit dem Radargerät an, der schwarze Punkt markiert die Auflassstelle. Der Rahmen gibt die Entfernungen an. Das Experiment wurde auf einer großen gemähten Wiese durchgeführt.

Frisch und seine Mitarbeiter untersucht wurde, möchte ich zwei erwähnen (Abbildung 5). Eine Gruppe von Bienen wurde an eine mit Duft markierte Futterstelle in ein

paar hundert Meter Entfernung vom Stock dressiert. Teststellen, die mit dem gleichen Duft markiert waren, wurden entweder in gleicher Entfernung, aber unterschiedlichen Winkeln zum Stock (Abbildung 5a) oder in gleicher Richtung, aber unterschiedlichen Entfernungen (Abbildung 5b) aufgestellt. An jeder Teststelle und auch an der Futterstelle saß ein Beobachter. Dieser registrierte jede ankommende Biene und überführte sie in ein Kästchen. Die Markierung mit Duft war nötig, weil die suchenden Bienen sonst nicht landen und nur um die Teststellen herumfliegen. Die überwältigend größte Zahl von Bienen wurde an der Futterstelle für die Tänzerin weggefangen. An den nächstgelegenen Futterstellen fanden sich weniger Bienen ein, aber immerhin noch mehr als an den ferner gelegenen. Auf die erste Kritik, die nachfolgenden Bienen könnten von dem Duft angelockt worden sein [8], vielleicht auch von dem Duft der an der Futterstelle verkehrenden Bienen, führte ein Schüler von von Frisch, Martin Lindauer, eine Wiederholung des Versuchs bei verschiedenen Windbedingungen durch. Die Ergebnisse waren dieselben. Tatsächlich leitet der Duft die Bienen zur Futterstelle nur über kurze Entfernungen und dann auch nur in die Richtung, aus der der Wind kommt, wie mit den Flugspuren von dressierten Bienen mit dem harmonischen Radar gezeigt wurde [9]. Der Duft ist ein Nahsignal und spielt ganz sicher bei Entfernungen von mehr als 50 m keine Rolle, selbst wenn es sich um einen sehr starken Duft handelt und die Biene gegen den Wind zur Futterstelle fliegt.

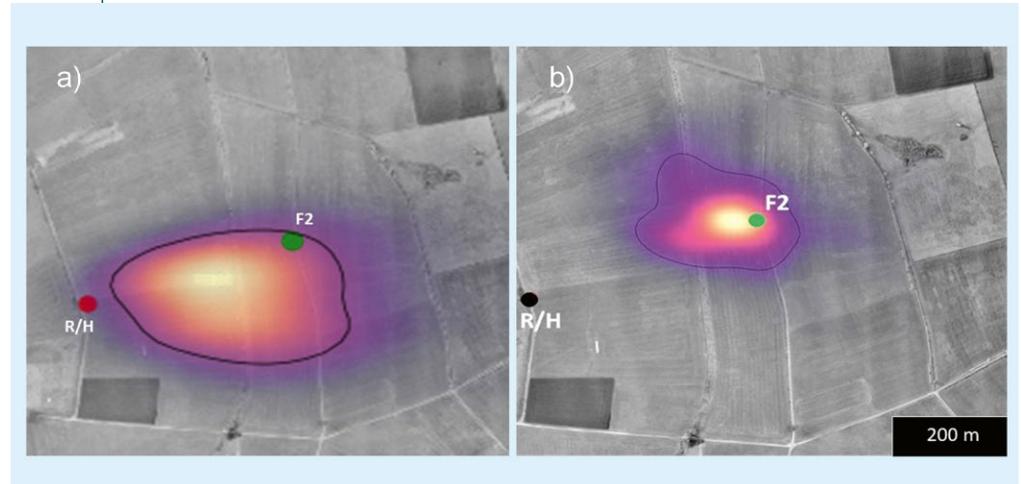
Ganz sicher kann man einen Einfluss des Duftes ausschließen, wenn man die tanzfolgenden Bienen nicht am Eingang des Stockes starten lässt, sondern an eine andere Stelle versetzt und deren Flug dann mit dem Radar verfolgt. Die so versetzten Bienen hatten die Umgebung des Stockes erkundet. Die Gegenden, in die die Bienen versetzt wurden, boten während des gesamten Experiments keine Nahrung an, weil die Wiesen von den Bauern regelmäßig gemäht wurden. Die Bienen kannten diese Orte also nur von ihren exploratorischen Orientierungsflügen. So ein Experiment zeigt Abbildung 6. Hier wurde eine Biene, die einer Tänzerin für die Futterstelle F (200 m im Osten) gefolgt war, an die Stelle R2 250 m südlich des Stockes versetzt und dort mit einem Transponder freigesetzt. Sie fliegt genau 200 m nach Osten (roter Teil der Flugspur), sucht kurz herum und fliegt zuerst zur Auflassstelle zurück (blaue Spur), um dann nach systematischem Suchen direkt zum Stock zurückzufiegen. An der Auflassstelle befinden sich natürlich keine Bienen und an der virtuellen Stelle, die dem im Tanz kodierten Vektorendpunkt entspricht, auch nicht. Von der Stelle, die sie anfliegt, geht kein Duft aus, denn das ganze Experiment wurde auf einer abgemähten Wiese durchgeführt. Auch optische Marken spielten keine Rolle [2]. Um auch die Nahwirkung des Duftes an der Futterstelle mit Sicherheit auszuschließen, wurden alle Experimente mit dem Radargerät, die ich im weiteren Verlauf besprechen werde, ohne Duft durchgeführt.

Kontroverse 2: Die Tänze sind so ungenau, dass sie keine wirkliche Information über den Standort der Futterstelle anzeigen

Auch diese These lässt sich mit den Radarspuren widerlegen. Bereits die Flugspuren in Abbildung 4c und Abbildung 6 zeigen, wie genau die Bienen suchen. Weitere Beispiele zeigt Abbildung 7a. Diese gibt die Dichte der Suchflüge von 32 Bienen wieder, die einer Tänzerin für eine Futterstelle F2 (391 m in Richtung Nord-Ost-Ost vom Stock) gefolgt waren. Nur sehr wenige Tänzerinnen verkehrten an F2, so dass eine Duftlenkung durch die dort sammelnden Bienen auch ausgeschlossen werden kann. Die Stärke der Farbe von Violett über Rot nach Weiß gibt die Dichte der Radarpunkte während der Suchflüge an. Die Bienen suchen recht konzentrisch um die im Tanz angegebene Stelle herum. Nur zwei dieser tanzfolgenden Bienen landeten, was am Fehlen einer Duftmarke und an der künstlichen Anordnung an der Futterstelle lag (ein Plastikgefäß auf einem Tisch ohne Farbmarkierung).

Wie die beiden Abbildungen 7a und b zeigen, suchen die Bienen genauer als es von der Streuung des im Tanz angegebenen Vektors zu erwarten ist. Wir haben die Tänze von vielen Bienen für sieben verschiedene Entfernungen bis zu einer maximalen Entfernung von 2400 m gemessen und dann mit den Suchflügen der tanzfolgenden Bienen verglichen. Werden Entfernungen über einen Kilometer getestet, werden die Tänzerinnen in den Abtastbereich des Radars aus größeren Entfernungen dressiert. Misst man die Streuung der im Tanz angezeigten Richtung und Entfernung für diese Futterstellen, dann findet man, dass das Entfernungsmaß (Dauer des Schwänzellaufs, Zahl der Schwänzel) ungenauer ist als das Richtungsmaß. Auf die Fläche projiziert liegen vom Stock aus gesehen 50 Prozent der Entfernungsangaben im Bereich von $\pm 20^\circ$, während das Richtungsmaß nur um $\pm 9^\circ$ streut. Schaut man sich dann an, wie die tanzfolgenden Bienen nach der Futterstelle suchen, dann findet man, dass sie in der Tat genauer suchen als der Tanz angibt und zwar um den Faktor 3 bzw. 9 genauer, wobei die erste Zahl für die Entfernung gilt und die zweite für die Richtung. Wahrscheinlich mitteilen die tanzfolgenden Bienen mehrere Schwänzellaufe. Dies schließen wir aus Modellrechnungen, in denen unterschiedlich viele Schwänzellaufe gemittelt wurden und dann die Verteilung der entsprechenden Vektorendpunkte ausgewertet wurde. Wir fanden, dass nach zehn gemittelten Schwänzellaufen die Dichteverteilung mit der der Suchflüge am besten übereinstimmt.

ABB. 7 DICHTEN VON GETANZTEN VEKTORENDPUNKTEN UND RADARMESSUNGEN WÄHREND DER SUCHFLÜGE



Gezeigt ist eine Visualisierung in Falschfarben. a) Dichte der Tanzvektor-Endpunkte von Tänzerinnen für die Futterstelle F2. b) Dichte der Suchflüge von 32 tanzfolgenden Bienen für die Futterstelle F2. Die Dichte der beiden Messgrößen wird durch die Übergänge von violett (<10%), rot (10–50%) und weiß (>50%) ausgedrückt.

Kontroverse 3: Die tanzfolgenden Bienen werden von der Tänzerin zur Futterstelle geleitet

Diese Vermutung hängt mit der Beobachtung zusammen, dass manchmal tanzfolgende Bienen in Gruppen mit den Tänzerinnen an der Futterstelle landen. Das ist aber kein Hinweis darauf, dass sie über längere Strecken einander gefolgt sind und schon gar nicht, dass sie einer oder mehreren Tänzerinnen gefolgt sind. Vielmehr fliegen die suchenden tanzfolgenden Bienen in der näheren und weiteren Umgebung um die Futterstelle herum, wenn sie an dieser noch nicht gelandet sind und belohnt wurden. Wenn aber eine Biene ankommt, die sich auskennt, dann macht sich diese durch einen schnellen und gezielten Anflug bemerkbar, und die unsicheren Bienen folgen ihr – ein Verhalten, das wir vom Schwarm kennen. In den hunderterten von Flügen, die wir bei unseren mit Transpondern ausgestatteten Bienen aufgenommen haben, gab es keinen einzigen Flug, bei dem ein Zusammenhang mit einer anderen Biene geschweige denn einer Tänzerin erkennbar war. Die meisten unserer Flugdaten kommen auch von Bienen, die in Gegenden fliegen, wo keine Tänzerin zu erwarten ist oder wo sicher ausgeschlossen werden kann, dass eine Tänzerin unterwegs ist.

Heutiger Stand der Forschung zum Schwänzeltanz

Die Fülle der Daten, die mit dem harmonischen Radar gewonnen wurden, belegt eindeutig, dass Karl von Frisch seine Daten korrekt interpretiert hat: Die tanzfolgenden Bienen lernen von der Tänzerin den Flugvektor (Richtung und Entfernung) zu einer Stelle (Futterstelle, Stelle für Wasser oder Harz, eine neue Niststelle für den Schwarm).

Vergegenwärtigen wir uns nochmals, welche erstaunliche Leistung dies ist. Die Entfernungsangabe (Zahl der Schwänzellaufbewegungen im Schwänzellauf und die damit zusammenhängenden Maße: Dauer des Schwänzellaufs, seine Länge und die Dauer des ganzen Rundlaufs inklusive des Schwänzellaufs) haben keinen direkten Bezug zu der Flugstrecke. Die Länge der Flugstrecke wird auf komplexe Weise bestimmt, wobei der ► optische Fluss, also die mit den Augen wahrgenommene Bewegung der Landschaftsstrukturen während des Flugs, aber auch die Abstände zwischen Landmarken und deren Zahl eine Rolle spielen. Die Richtungsangabe ist ebenfalls symbolisch, weil der Winkel relativ zum augenblicklichen Sonnenazimut während des Hinflugs in den Winkel relativ zur Schwerkraft auf der vertikalen Wabe im dunklen Stock übertragen wird. Diese Übertragung bedarf keiner kurzfristig zuvor wahrgenommenen Messung des Sonnenstands; sie kann auch über das Muster des polarisierten Lichtes erfolgen oder über die Landschaftsmerkmale. Zudem geben Bienen auch in der Nacht die richtige Richtung an, wenn man sie zum Tanzen stimuliert.

Kommunikation mit Symbolen hat eine gewisse Ähnlichkeit mit der menschlichen Sprache. Tatsächlich hat von Frisch diese Metapher auch verwendet; sie darf aber nicht wörtlich genommen werden und wurde von ihm auch nicht so verstanden. Selbst die einfachste menschliche Sprache hat eine Fülle von Symbolen, die in freier Kombination zu jeweils unterschiedlichen Bedeutungen zusammengesetzt werden können – also Wörter bilden können. Diese wiederum können nach den Regeln der Grammatik neue Inhalte vermitteln. Der Anteil an erlerntem Verhalten in diesem Zusammenhang ist außerordentlich groß, und nur wenige Grundstrukturen sind genetisch verankert. Das ist in der symbolischen Tanzkommunikation ganz anders. Es gibt nur ganz wenige Symbole und die Kombination von diesen ist außerordentlich beschränkt. Man kann auch nicht von einer Grammatik reden; allerdings haben verschiedene Kontexte unterschiedliche Bedeutungen für dasselbe Kodierungssystem. Eine Späherbiene im Schwarm verwendet den gleichen Code für

Richtung und Entfernung einer potenziellen Niststelle, und die Ausdauer sowie die Lebendigkeit des Tanzes kodieren wie im Tanz für eine Futterstelle die Wichtigkeit der Mitteilung. Die Schwarmbienen deuten die Botschaft eindeutig als Hinweis für eine Niststelle. Diese Kontextabhängigkeit könnte man als eine sehr einfache Form von „Grammatik“ verstehen. All diese Einschränkungen bedeuten aber nicht, dass die Tanzsymbole eine Bedeutung bei den tanzfolgenden Bienen haben können, die über die reine Vektorinformation des Hinflugs – also eine Fluganweisung – hinausgeht. Darauf werde ich gleich eingehen. Zuvor will ich fragen, welche Sinnesreize bei der Tanzkommunikation bedeutsam sind.

Welche Signale werden von der Tänzerin ausgesandt?

Visuelle Signale fallen im dunklen Stock aus, allerdings kann die tanzende Biene den Vektor auch richtig kodieren, wenn die Wabe waagrecht angeordnet ist und sie Sicht auf den Himmel hat. Diese Anordnung hat von Frisch verwendet, um die Rolle des polarisierten Himmelslichtes zu untersuchen. Andere Honigbienenarten wie die kleine asiatische Zwerghonigbiene (*Apis florea*) und die große asiatische Riesenhonigbiene (*Apis dorsata*), die ihre Waben im Freien an Ästen und Zweigen anbringen, tanzen häufig auf der waagerechten Oberseite und richten sich dabei nach den Himmelsmarken, möglicherweise auch den nahen Landmarken. Hier könnte eine visuelle Kommunikation zwischen Tänzerin und Nachläuferin eine Rolle spielen. Als Signale im dunklen Stock wurden sogenannte *jet streams* – Luftstöße, die von den Flügeln am Körperende ausgehen – als mögliche Signale angenommen. Dagegen spricht, dass die nachlaufenden Bienen meist ringsherum um die tanzende Biene stehen, so dass die *jet streams* für die meisten unwirksam sind (Abbildung 8). Weiterhin wurde spekuliert, dass die Vibrationen der Wachswabe von den nachfolgenden Bienen gespürt werden könnten. Das ist sehr unwahrscheinlich, weil die vielen auf der Wabe herumlaufenden Bienen so viele Störungen der Vibrationen erzeugen, dass solche Signale verloren gehen müssen. Zu-



ABB. 8 Tanzfolgende Bienen ordnen sich rings um die Tänzerin und nicht nur am Hinterende ihres Abdomens an. Sie folgen ihr auch nicht im strengen Sinne. Insofern ist der Begriff tanzfolgende Bienen oder Nachtänzerin in einem weiteren Sinne zu verstehen. Abb. rechts aus [6], S. 61.

dem tanzt die Biene auf vielen verschiedenen Untergründen, etwa auf dem Holzbrett vor und in der Beute (dem Bienenstock) oder auf den Körpern anderer Bienen im Schwarm. Zudem wurden keine Anzeichen gefunden, dass die Vibrationen des Untergrunds tatsächlich eine Rolle für die Kommunikation spielen. Da sich mit einem Mikrophon akustische Signale registrieren lassen, die von der Tänzerin ausgehen, wurde vermutet, dass diese auch für die Kommunikation zwischen den Bienen eine Rolle spielen. Allerdings arbeiten Mikrophone nicht in dem Frequenzbereich, der für die Tanzkommunikation der Bienen vor allem bedeutsam ist (ab 5–25 Hz entsprechend der Schwänzelfrequenz). Tanzende Bienen lassen sich auch selbst durch starke Töne nicht stören.

Ferner fanden wir, dass sich Bienen im Flug durch Reibung an geladenen Teilchen elektrostatisch aufladen (► Reibungselektrizität, siehe auch Kasten „Wahrnehmung von elektrostatischer Ladung“) und mit Körperladungen bis zu 400 V zum Stock zurückkehren. Zudem laden sie sich durch Reibung im Stock auch aneinander auf [10]. Wenn ein geladener Körper bewegt wird, gehen von ihm elektrostatische Felder aus (Abbildung 9) und wirken auf andere geladene Körper über ► Coulombsche Kräfte. Diese Kräfte bewegen die mechanosensitiven Haare und die Antenne, die mit einem komplexen Bewegungssensor (Johnston’sches Organ) ausgestattet ist. Diese Bewegungen entsprechen im Zeitmuster und im Frequenzgehalt

WAHRNEHMUNG VON ELEKTROSTATISCHER LADUNG

Da der Bienenkörper mit Wachs überzogen ist, das einen sehr hohen elektrischen Widerstand hat, können die durch Reibung entstandenen Ladungen nicht abfließen, selbst wenn die Biene auf einer feuchten Oberfläche läuft. Der Bienenkörper ist also elektrostatisch aufgeladen. Wenn die Ladungsträger bewegt werden, ändert sich das elektrostatische Feld in seiner Stärke entsprechend der Bewegungen des Ladungsträgers. Das elektrostatische Feld enthält daher Information über die Bewegung

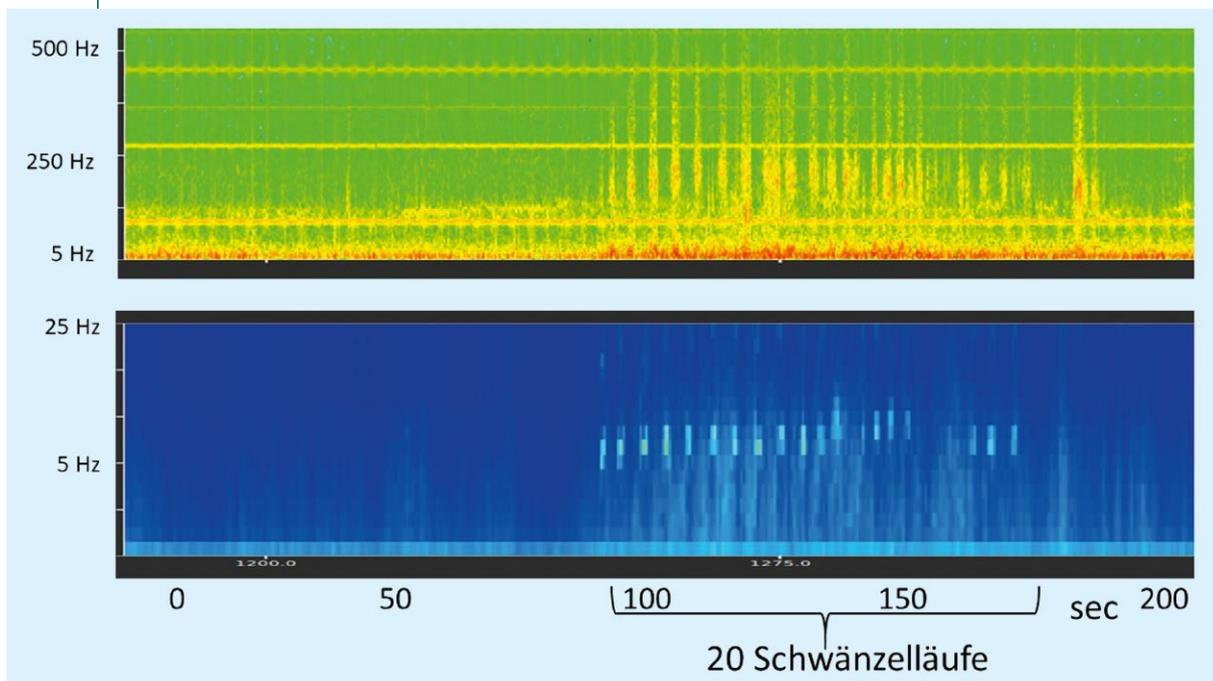
des geladenen Körpers (Frequenz, zeitliche Struktur). Bienen besitzen keine elektrischen Sinnesorgane, es fließt auch kein elektrischer Strom, um elektrostatische Ladung und deren Änderung wahrzunehmen. Vielmehr treffen die elektrostatischen Felder auf die geladenen Haare der Mechanorezeptoren und die geladene Antenne. Dies führt über Coulombsche Kräfte zu Bewegungen der Mechanorezeptoren. Elektrostatische Felder werden also von den Bienen gefühlt.

genau den elektrostatischen Kräften. Die Bienen nehmen diese Felder wahr und zwar über eine Entfernung von ungefähr einer Bienenlänge. Sie fühlen also die zeitlichen Muster und die Frequenzspektren dieser durch Bewegung ausgelösten Felder, können diese erlernen und anhand ihres Zeitmusters und Frequenzgehaltes unterscheiden.

Das Landschaftsgedächtnis und die Tanzinformation

Bevor Bienen beginnen Nektar und Pollen einzutragen, erkunden sie die Gegend um ihren Stock herum. Sie ler-

ABB. 9 | SPEKTROGRAMME DER ELEKTROSTATISCHEN FELDER EINER TANZENDEN BIENE



Gezeigt sind die Spektrogramme für die hochfrequenten (oben) und die niederfrequenten (unten) Anteile des elektrostatischen Felds. Ein Spektrogramm zeigt entlang der Zeitachse an, wann bestimmte Frequenzen stärker auftreten. Die horizontale Achse gibt daher die Zeit in Sekunden an, die vertikale Achse die Frequenz. Die Stärke des Signals wird in Falschfarben dargestellt, wobei im oberen Diagramm starke Signale gelb bis rot angezeigt werden, im unteren Diagramm mit weißer Markierung.

nen dabei Landschaftsmerkmale erst in der näheren und dann in der weiteren Gegend (etwa 500 m Umkreis), verwenden dies zum Erlernen der standortabhängigen Sonnenazimut-Zeitfunktion und zum Kalibrieren ihrer Entfernungsmessung. Dabei führen sie systematische Erkundungsflüge durch, die sie immer weiter vom Stock weg und in verschiedene Richtungen führen [11]. Welcher Art ist dieses Landschaftsgedächtnis? Die grüne Flugspur des Heimflugs in Abbildung 6 zeigt, dass Bienen auch dann auf direktem Flug zurück zum Stock fliegen können, wenn sie in einem dunklen Kästchen an einen Standort innerhalb des erkundeten Bereichs versetzt wurden, ohne dass sie das Ziel – den Stock – sehen können und ohne dass sie ferne Landmarken wie das Horizontprofil nutzen können, denn ein solches gab es bei diesen Experimenten nicht. Viele Experimente dieser und abgewandelter Art haben nachgewiesen, dass das Landschaftsgedächtnis in einer Art Karte gespeichert ist [12].

Wir stellten uns die Frage, ob dieses kartenartige Gedächtnis auch bei der Tanzkommunikation eingesetzt wird. In einem solchen Falle würde die tanzfolgende Biene die Vektorinformation nicht nur als eine Fluganweisung verwenden, nämlich vom Stock zu der Futterstelle der Tänzerin zu fliegen, sondern auch dazu nutzen, um einen Ort in ihrem Landschaftsgedächtnis zu bestimmen. Das Flugverhalten der Biene in Abbildung 6 legt eine solche Möglichkeit nicht nahe. Untersucht man aber dressierte Bienen mit solchen Versetzungsexperimenten, findet man, dass ein Drittel der Bienen tatsächlich nicht direkt zum Stock zurückfliegt, sondern zuerst zur Futterstelle und dann zum Stock. Es liegt daher nahe anzunehmen, dass die Vektorinformation des Tanzes zu zwei Botschaften für die tanzfolgenden Bienen führt: eine Fluganweisung (fliege entsprechend Vektorinformation unabhängig vom Startort wie in Abbildung 6) und eine Ortsbestimmung über deren Landschaftsgedächtnis. Die zweite Möglichkeit bedeutet nicht, dass die Tänzerin irgendwelche anderen Informationen als die Vektorinformation überträgt, sondern dass die tanzfolgende Biene die Vektorinformation in ihr Landschaftsgedächtnis einbettet. Der Endpunkt des Vektors charakterisiert dann einen Ort.

Um diese Frage zu prüfen, haben wir die tanzfolgenden Bienen nicht nur am Stock, sondern auch an fünf verschiedenen Stellen frei gelassen und ihren Flug mit dem Radar verfolgt. Abbildung 10 zeigt ein Beispiel für die Stelle R5. Die Biene fliegt ein kurzes Stück entsprechend der Fluganweisung (gerade grüne Strecke in Richtung auf vF, die virtuelle Futterstelle der Tänzerin), beginnt dann aber bereits mit dem Suchflug (hellblaue Spur), der sie in die Nähe der Auflassstelle zurückführt, und dann über die reale Futterstelle für die Tänzerin F zurück zum Stock (gelbe Spur). Viele solche Experimente zeigten:

1. Der anfängliche Vektorflug ist umso kürzer, je mehr die Gegend, die die Biene überfliegt, von der abweicht, die auf direktem Flug vom Stock zu der Futterstelle der

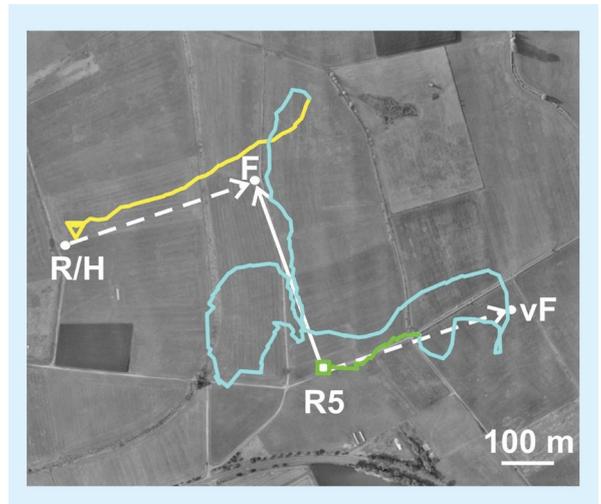


ABB. 10 Exemplarischer Flug einer tanzfolgenden Biene, die einer Tänzerin für die Futterstelle F (in Ost-Nord-Ost Richtung vom Stock) gefolgt war und dann an die Auflassstelle R5 transportiert wurde. Ihr Flug wird in drei Segmente aufgeteilt. Grüne Strecke: anfänglicher Vektorflug (bis zur ersten Wendung über 60°), blaue Strecke: Suchflug, gelbe Strecke: gerader Heimflug (zurückverfolgt bis zur letzten Wendung $>60^\circ$). Abb. aus [13].

Tänzerin geführt hätte (über eine abgemähte Wiese in Richtung Ost-Nord-Ost).

2. Die Suchflüge verlaufen entweder über die Auflassstelle R zu der realen Futterstelle F der Tänzerin oder direkt vom abgebrochenen Vektorflug zu F. Ein solches Verhalten ist nur möglich, wenn die Biene über ein kartenartiges Landschaftsgedächtnis verfügt, denn die Stelle F kennt sie nur über die Tanzkommunikation [13].

Schlussfolgerung

Von Frischs Interpretation der Kodierungseigenschaften des Schwänzeltanzes wurde durch die Radarverfolgung der Flüge der dem Tanz folgenden Bienen bestätigt. Die Geruchsführung spielt nur in der unmittelbaren Umgebung des durch den Tanz angezeigten Ortes eine Rolle. Eine Orientierung durch die Tänzerinnen oder andere informierte Bienen an der Futterstelle kann ausgeschlossen werden. Die Präzision des Dekodierungsprozesses auf Seiten der tanzenden Biene wird nach unserer Interpretation durch die Mittelung mehrerer Schwänzellaufe verbessert, was zu beeindruckend fokussierten Suchmustern führt. Wahrscheinlich sind mehrere sensorische Signale an der Übermittlung der Tanzinformation, also des Vektors (Entfernung und Richtung) des Abfluges beteiligt. Elektrostatische Felder, die von den geladenen Körpern sowohl der Tänzerin als auch der Tanzverfolger ausgehen, führen zu mechanosensorischen Reizen, die möglicherweise eine entscheidende Rolle im Kommunikationsprozess spielen. Die tanzfolgenden Bienen verankern die Vektorinformationen in ihrem kartenartigen räumlichen Ge-

GLOSSAR

Coulombsche Kräfte: Das Coulombsche Gesetz beschreibt die Kräfte, die elektrische Ladungen aufeinander ausüben. Unterschiedliche Ladungen (+ -) ziehen einander an, gleiche Ladungen stoßen einander ab (+ +, - -). Die elektrischen Kräfte wirken über Entfernungen, die exponentiell mit dem Abstand abnehmen. Man spricht von einem elektrischen (Kraft)feld.

Exploratorisch: Exploratorisches Lernen erfolgt anders als assoziatives Lernen (klassische oder instrumentelle Konditionierung) ohne eine offensichtliche Belohnung. Die Tätigkeit selbst aus „Neugier“ ist die Belohnung.

Flugvektor: Besteht aus der Entfernung und der Richtung, die geflogen wird oder im Schwänzeltanz angezeigt wird.

Kartenartiges Landschaftsgedächtnis (► kognitive Karte): Ein solches Gedächtnis der erkundeten Landschaft wird dann angenommen, wenn neue und kürzeste Wege zwischen Orten zurückgelegt werden können und dieses Verhalten nicht durch einfachere Gedächtnisphänomene erklärt werden kann. Solche einfacheren Gedächtnisphänomene können sein: ► Wegintegration, Ansteuern eines Ziels, das aus der Ferne wahrgenommen werden kann (Zielorientierung), zunehmende Passung des Erinnerungsbildes, das am Zielort gelernt wurde.

Kognition: Dieser Begriff wird in verschiedenen Zusammenhängen sehr unterschiedlich verwendet. Im Kontext der Verhaltensbiologie der Tiere bezeichnet man mit Kognition eine reichhaltige sensorische Welt, vielfältige Lernvorgänge und erfahrungsabhängige und komplexe Verhaltensweisen.

Navigation: Dieser Begriff wird hier für eine mittlere Entfernung verwendet, also über räumliche Bereiche, die das Tier erkundet hat.

Optischer Fluss: Die Bewegung des Auges in einer strukturierten Umwelt führt zu einem Wechsel von helleren und dunkleren Flächen auf der Retina. Diese Wechsel von Hell und Dunkel an vielen Stellen der Retina stehen im direkten Zusammenhang mit der Entfernung zu der strukturierten Umwelt. Nahe Objekte erzeugen so einen hohen optischen Fluss, ferne Objekte einen geringeren optischen Fluss (die Bäume am Wegrand, die Sterne am Himmel). Hält die Biene eine bestimmte Flughöhe ein, kann sie aus dem optischen Fluss die zurückgelegte Flugstrecke

erschließen. Da die Struktur der Umwelt wie auch die Flughöhe variiert, kalibriert sie ihre optische Entfernungsmessung über auffällige Landschaftsmerkmale, die sie mehrfach und unter unterschiedlichen Bedingungen erfährt.

Reibungselektrizität: Elektrische Ladungen können auf einen Körper übergehen, wenn sich zwei geeignete Körper reiben. Typisch ist die Reibung eines Tierfells oder eines Nylonstoffes auf trockener Haut. Im Fall der Biene entsteht Reibungselektrizität im Flug, weil die UV-Strahlung in der Luft geladene Teilchen erzeugt. Zudem entsteht diese elektrische Aufladung auch bei der Reibung der Körperteile (Flügel gegen Körper) und der Tiere untereinander.

Sonnenazimut: Darunter versteht man die Richtung zu der Projektion der Sonne auf den Horizont. Im Tagesverlauf ändert sich die Richtung in unseren Breiten von östlich auf südlich und dann westlich.

Sonnenkompass: Der Zeitverlauf der scheinbaren Sonnenbewegung hängt vom Standort (Länge und Breite) ab. Da Bienen an sehr vielen Standorten auf der Welt vorkommen können, müssen sie diesen Zeitverlauf erlernen, um die Sonne als Kompass verwenden zu können. Sie müssen auch eine recht genau gehende innere Uhr haben und den Sonnenazimut bestimmen können, um eine stationäre Futterstelle anfliegen und im Tanz mitteilen zu können.

Symbolische Kommunikation (auch symbolischer Code): Eine Nachricht wird dann symbolisch kodiert, wenn das Signal keinen Bezug zu seiner Bedeutung hat. Der Schwänzeltanz kodiert den Flugvektor vom Stock zu einer Futterstelle symbolisch, weil die beiden Größen, die den Flugvektor bestimmen – die Entfernung und die Richtung – innerhalb des Stockes in Körperbewegungen verschlüsselt übermittelt werden. Diese Verschlüsselung hat keine offensichtliche Beziehung zu dem Flug im Freien.

Wegintegration: Die Fähigkeit von Tieren, einen direkten Rückweg aus dem gewundenen Hinweg dadurch zu erschließen, dass segmentweise Vektoren (also die Richtung und die Entfernung) des Hinweges verrechnet werden und 180° addiert wird.

dächtnis, was zu zwei Formen der Orientierung führt: dem Vektor, wie er von der Tänzerin kodiert wurde, und der Abkürzung zum Ort der Futterstelle der Tänzerin. Die Kommunikation bei Schwänzeltänzen ist also reichhaltiger als bisher angenommen. Dies betrifft die Kodierung durch ein zusätzliches sensorisches Signal (elektrostatische Feldabtastung), die Mittelwertbildung von mehreren Schwänzellaufen und die Einordnung dieses so gewonnenen präziseren Vektorendpunkts in ein kartenartiges Landschaftsgedächtnis.

Zusammenfassung 100 Jahre Schwänzeltanz

Der Schwänzeltanz der Honigbienen wurde vor 100 Jahren von Karl von Frisch entdeckt. Damit gelang ihm eine der wichtigsten Beiträge zur Verhaltensbiologie des letzten Jahrhunderts. Tanzende Bienen kodieren die Entfernung

und die Richtung des Fluges zu einer Futterstelle im dunklen Stock auf der vertikalen Wabe in symbolischer Weise. Neue Untersuchungen mit Hilfe eines Radargeräts haben diese Entdeckung nicht nur voll bestätigt, sondern auch gezeigt, dass dieser Flugvektor von den dem Tanz folgenden Bienen in ihr kartenartiges Landschaftsgedächtnis eingebettet wird. Dadurch ist es den Bienen möglich, von jedem Ort des von ihnen erkundeten Bereichs zu der im Tanz angegebenen Stelle zu fliegen.

Summary 100 years of waggle dancing

100 years ago, Karl von Frisch discovered the waggle dance of the honeybee. Thus, he succeeded in making one of the most important contributions to the behavioural biology of the last century. Dancing bees encode the distance and the direction of the flight to a food source in the dark beehive

on the vertical honeycomb in a symbolic way. Recent studies with a special radar equipment have not only confirmed this discovery, but have also shown that bees following the dance decode this vector information in two ways, as a flight instruction (distance and direction) and as a location by embedding the vector information into their cognitive map of the explored environment. In this way, it is possible for the bees to fly from any location in an area which they have explored to that point indicated by the dance.

Schlagworte

soziales Verhalten, individuelle Markierung, Dressur, symbolische Kommunikation, Kodierung des Flugvektors, elektrostatische Signale, Sonnenkompass, Entfernungsmessung, kartenartiges Gedächtnis, kognitive Karte

Literatur

- [1] K. von Frisch (1957). *Erinnerungen eines Biologen*. Springer, Berlin Heidelberg New York.
- [2] J. R. Riley et al. (2005). The flight paths of honeybees recruited by the waggle dance. *Nature* 435, 205–207.
- [3] K. von Frisch (1920). Ueber die „Sprache“ der Bienen. *Muench. med. Wochenschrift* 20, 566–569.
- [4] K. v. Frisch (1950). Bees: their vision, chemical senses and language.
- [5] N. Unhoch (1828). Anleitung zur wahren Kenntniß und zweckmäßigsten Behandlung der Bienen: ein Auszug aus dem größern Bienenbuch mit mehreren neuen Anmerkungen und Verbesserungen besonders den Landschullehrern und Landleuten gewidmet. Lindauer. *Schweizer Bienenfreund* 2.
- [6] K. von Frisch (1965). *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*. Springer, Heidelberg.
- [7] M. Maeterlinck (1901). *The life of the bee*. Dodd, Mead.
- [8] D. L. Johnson, A. M. Wenner (1970). Recruitment efficiency in honey bees: studies on the role of olfaction. *Journal of Apicultural Research* 9, 13–18.
- [9] R. Menzel, U. Greggers (2013). Guidance by odors in honeybee navigation. *J Comp Physiol A Neuroethol. Sens. Neural Behav Physiol* 199, 867–873.
- [10] U. Greggers et al. (2013). Reception and learning of electric fields in bees. *Proc. Biol Sci* 280, 20130528.
- [11] J. Degen et al. (2016). Honeybees Learn Landscape Features during Exploratory Orientation Flights. *Current Biology* 26, 2800–2804.
- [12] R. Menzel (2023). Navigation and dance communication in honeybees: a cognitive perspective. *Journal of Comparative Physiology A*, 1–13.
- [13] Z. Wang et al. (2023). Honey bees infer source location from the dances of returning foragers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 120, e2213068120.
- [14] F. Boenisch et al. (2018). Tracking all members of a honey bee colony over their lifetime using learned models of correspondence. *Frontiers in Robotics and AI* 5, 35.

Verfasst von:



Randolf Menzel, Jahrgang 1940, Promotion 1967 und Habilitation 1972. Forschungsaufenthalte in Australien, USA, Brasilien, Neuseeland, Norwegen, China. Leiter des Instituts für Neurobiologie an der Freien Universität Berlin von 1976 bis 2008. Seitdem emeritierter Professor. Leibniz-Preis 1991, Körber-Preis der Europäischen Wissenschaft 2000, Karl-Ritter-von-Frisch-Preis 2004, Mitglied mehrerer Akademien (Leopoldina, Berlin-Brandenburgische Akademie, Mainzer Akademie der Wissenschaften, Königlich-Norwegische Akademie), Ehrenpromotion der Universität Toulouse 2007.

Korrespondenz:

Randolf Menzel
Institut für Biologie
Freie Universität Berlin
Königin-Luise-Str. 1–3
14195 Berlin
menzel@neurobiologie.fu-berlin.de



Verband | Biologie, Biowissenschaften
& Biomedizin in Deutschland

**GEMEINSAM
FÜR DIE**

BIEWISSENSCHAFTEN

Gute Gründe, dem VBIO beizutreten:

- Werden Sie Teil des größten Netzwerks von Biowissenschaftlern in Deutschland.
- Unterstützen Sie uns, die Interessen der Biowissenschaften zu vertreten.
- Nutzen Sie Vorteile im Beruf.
- Bleiben Sie auf dem Laufenden – mit dem VBIO-Newsletter und dem Verbandsjournal „Biologie in unserer Zeit“.
- Treten Sie ein für die Zukunft der Biologie.



www.vbio.de

Jetzt beitreten!

