

## Die Sonne als Kompaß im Leben der Bienen<sup>1</sup>

Von K. v. FRISCH, Graz<sup>2, 3</sup>

### 1. Zur Einführung: Die Tänze der Bienen bei vertikaler und horizontaler Wabenstellung

Versuche der letzten Jahre haben gelehrt, daß Bienen nach der Heimkehr von einer guten Trachtquelle durch ihre Tänze auf der Wabe den Stockgenossen erstaunlich genaue Angaben über die Art und die Lage des Futterplatzes übermitteln. Der spezifische Duft des eingetragenen Nektars und der am Körper haftende Blütenduft verraten die beflogene *Bliitensorte*. Rundtänze weisen auf nahe gelegene Futterquellen hin; Schwänzeltänze finden statt, wenn der Fundplatz der Nahrung 100 m vom Heimatstock oder weiter entfernt liegt. In diesem Falle wird durch das Tempo des Schwänzeltanzes die *Entfernung* der Trachtquelle und durch die Richtung des geradlinigen Schwänzellaufes die *Richtung* zu ihr angezeigt, wobei der Sonnenstand als Bezugspunkt dient. In der Regel wird im dunklen Inneren des Bienenstocks auf der vertikalen Wabefläche getanzt. Die Sonne ist also nicht sichtbar. Die Tänzerin überträgt dann die Richtung zur Sonne auf die Richtung zur Schwerkraft und läuft den Schwänzellauf auf der Wabe nach oben, wenn der Weg zum Futterplatz in der Richtung zur Sonne liegt, oder 50° nach rechts von der Richtung nach oben, wenn die Linie vom Stock zum Futterplatz um 50° nach rechts von der Richtung zur Sonne führt usw. Hierüber wurde in früheren Jahrgängen dieser Zeitschrift berichtet<sup>4</sup> und es ist zum Verständnis des folgenden nicht notwendig, an die Einzelheiten zu erinnern.

Gelegentlich sind tanzende Bienen auf dem *horizontalen Anflugbrettchen* vor dem Flugloch zu sehen, also unter freiem Himmel. Man kann solche Tänze auf horizontaler Fläche auch unter den Glasfenstern eines Beobachtungsstocks auslösen, wenn man diesen so umkippt, daß die Wabenflächen horizontal liegen. Auf der waagrechten Fläche fällt die Schwerkraft als Orientierungsfaktor aus. Die Bienen weisen nun durch den geradlinigen Schwänzellauf unmittelbar die Richtung zum Ziel (Abb. 1a).

Wie das möglich ist, kann man leicht verstehen, wenn die Sonne für die Tänzerin sichtbar ist. Sie braucht dann beim Schwänzellauf nur denselben Winkel zum Sonnenstand einzuhalten, wie zuvor beim

Flug vom Stock zum Futterplatz, um die Richtung dorthin zu weisen (Abb. 1b, c)<sup>1</sup>. Man kann sich auch vorstellen, wie die Stockgenossen von dieser Weisung Gebrauch machen. Sie verfolgen ja die Tänzerin bei allen Wendungen und trappeln beim Schwänzellauf hinter ihr her; wenn sie sich hierbei den Winkel zum Sonnenstand einprägen und hernach beim Ausflug denselben Winkel zur Sonne einhalten, haben sie die Richtung zum Futterplatz.

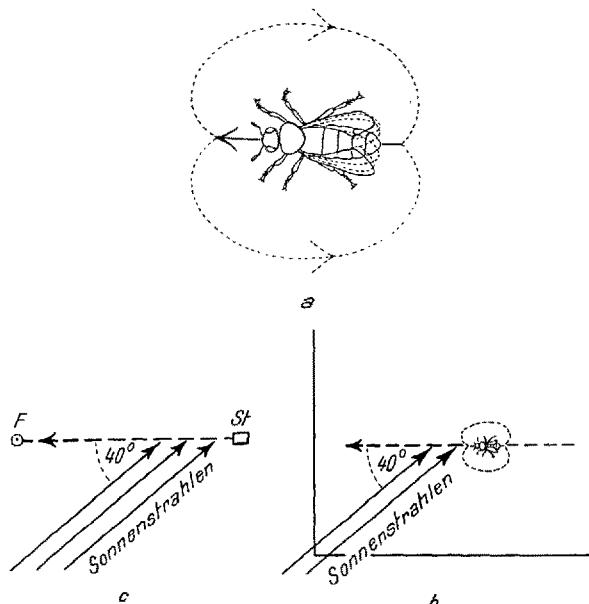


Abb. 1. a) Schwänzeltanz auf horizontaler Wabe bei westlich gelegenem Futterplatz; der geradlinige Schwänzellauf weist nach Westen. b) Die Biene hält beim Schwänzellauf auf der horizontalen Wabe denselben Winkel zur Sonne ein wie (c) beim Flug vom Stock (St) zum Futterplatz (F).

Zu dieser Deutung stimmt die Tatsache, daß die Bienen unter einem lichtdichten Zelt bei roter, für sie nicht wahrnehmbarer Beleuchtung beim Tanz auf waagrechter Fläche die Richtung zum Futterplatz *nicht* angeben können. Auch bei diffusem Licht, z. B. unter einem Leinenzelt, sind ihre Tänze desorientiert. Sie weisen aber sofort die Richtung zum Futterplatz, sobald man ihnen ein Stück *blauen Himmels* sichtbar macht. Der Anblick der Sonne ist nicht nötig.

### 2. Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor

Es genügt schon ein kleines Stück klaren Himmels, um den Bienen die Orientierung nach dem Sonnen-

<sup>1</sup> Vorgetragen im Verein für Naturkunde, München, am 7. November 1949.

<sup>2</sup> Zoologisches Institut der Universität Graz; jetzt: Zoologisches Institut der Universität München.

<sup>3</sup> Die Arbeit wurde mit Unterstützung der Rockefeller Foundation gemacht.

<sup>4</sup> K. v. FRISCH, Exper. 2, 397 (1946) und 5, 142 (1949). Daselbst auch weitere Literatur.

<sup>1</sup> Daß Ameisen und Bienen, die sich in einförmigem Gelände ohne auffällige optische Orientierungsmarken bewegen, die Sonne als Kompaß benützen, ist durch die schönen Versuche von SANTSCHI, BRUN und WOLF schon lange bekannt.

stande zu ermöglichen. Sie tanzten richtig, wenn ich ihnen im allseits geschlossenen Zelt durch ein schräg eingesetztes Ofenrohr einen kreisrunden blauen Fleck im Ausmaße von etwa 10 Winkelgraden sichtbar machte. Wurde vor dem nach Norden gerichteten Rohr ein Spiegel angebracht, so daß die Bienen im Norden Himmelslicht aus Süden sahen, so wiesen sie die Richtung zum Futterplatz spiegelbildlich falsch. Daraus war zu schließen, daß sie am Himmel eine nach der Sonne ausgerichtete Erscheinung wahrnehmen, nach der sie sich orientieren können – vermutlich die lineare *Polarisation* des Himmelslichtes, deren Intensität und Schwingungsebene vom Sonnenstande abhängig ist (Abb. 2). Diese Annahme war auch dadurch begründet, daß Wolken vor dem blauen Himmel das Licht depolarisieren und gleichzeitig die Tänze der

gang durch die Folie unverändert bleibt. Dreht man die Folie aus dieser Stellung heraus, so ändert sich die Tanzrichtung der Bienen im gleichen Sinne. Wurde die Folie um mehr als  $55^\circ$  aus jener Ausgangslage herausgedreht, so waren die Tänze desorientiert. Die Bedeutung des polarisierten Himmelslichtes als orientierender Faktor war hiermit erwiesen. Aber die quantitativen Beziehungen zwischen der Winkeldrehung der Folie und der Änderung der Tanzrichtung waren mir unverständlich und, besonders in sonnennaher Himmelsgegend, von verwirrender Verschiedenheit.

### 3. Der Bau des Bienenanges und AUTRUMS Hypothese

Die beiden Facettenaugen sind seitlich am Kopf starr eingefügt und erfassen mit ihren je 4–5000 Einzelaugen (vgl. Abb. 3) ein allseits geschlossenes Ge-

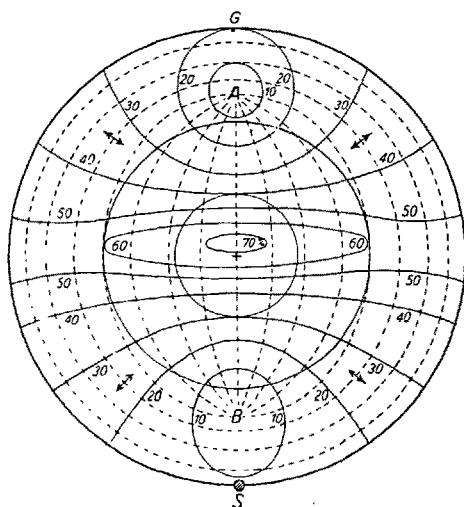


Abb. 2. Die Verteilung der Polarisation am Himmel für Horizontstand der Sonne (schematisch). Die über dem Horizont befindliche Himmelshälbkugel ist in der äußeren Zenitprojektion abgebildet. Außer dem Horizont sind noch die Höhenparallelen  $30^\circ$  und  $60^\circ$  gezeichnet. Die ausgezogenen Kurven sind Linien gleicher Polarisationsstärke (die Zahlen bedeuten den Prozentsatz polarisierten Lichtes). Die gestrichelten Kurven geben die Lage der «Polarisationsebenen» an, die senkrecht zu den Schwingungen der Ätherwellen steht. Die Schwingungsrichtung ist an 4 Stellen mit kleinen Strichen und Pfeilen angezeichnet. Ohne auf die verwickelten Einzelheiten einzugehen, vermittelt die Skizze doch ein Bild der herrschenden Ordnung. B Babinetischer Punkt (neutraler Punkt, ohne Polarisation, über der Sonne S); A Aragoscher Punkt (neutraler Punkt über dem Gegenpunkt der Sonne G). – Mit aufsteigender Sonne verschiebt sich das Bild, indem Intensität und Schwingungsrichtung des polarisierten Himmelslichtes ihre Lagebeziehung zum Sonnenstand im wesentlichen beibehalten.

(Nach MÜLLER-POUILLET, Lehrbuch der Physik, 1928, S. 234.)  
11. Aufl. V/1.

Bienen desorientieren. Sie wurde zur Gewißheit, als es 1948 gelang, die Tänze der Bienen durch polarisiertes Licht abzulenken<sup>1</sup>. Zu diesem Zweck wurde eine Polarisationsfolie über die horizontale Wabenfläche mit den tanzenden Bienen gelegt. Es hat sich dabei herausgestellt, daß die Richtungsweisung auch unter der Folie zutreffend ist, wenn die Schwingungsebene des polarisierten Himmelslichtes beim Durch-

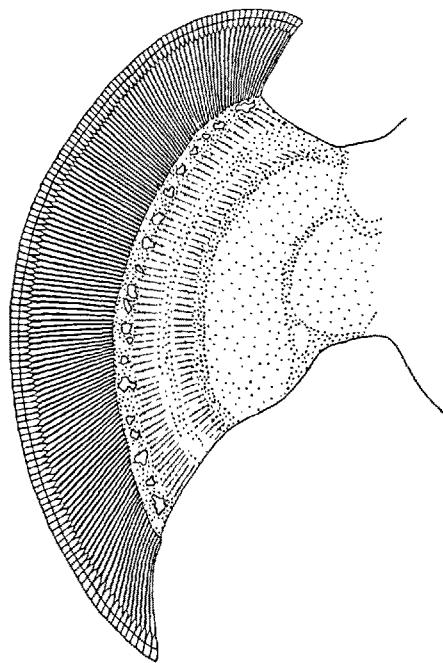


Abb. 3. Dorsoventraler Längsschnitt durch das zusammengesetzte Auge der Biene (Arbeiterin). Zeichnung nach einem von DEL PORTE hergestellten mikroskopischen Präparat.

sichtsfeld<sup>1</sup>. Es sei daran erinnert, daß in jedem Einzelauge die aus Chitin bestehende Hornhautfacette (Abb. 4 C) und der Kristallkegel (K) den dioptrischen Teil bilden, an den sich der langgestreckte nervöse Teil (R) anschließt. Der Bau dieses letzteren wird am besten aus Querschnittsbildern verständlich. Jedem Kristallkegel sind im Bienenauge 8 Retinulazellen zugeordnet, die ein Sehstäbchen (Rhabdom) zentral umschließen. Dieses ist als kutikulare Abscheidung der Retinulazellen aufzufassen und daher aus 8 Teilstücken (Rhabdomeren) zusammengesetzt, die manchmal deutlich voneinander getrennt bleiben. Abb. 5 zeigt dies an einem Fliegenauge (mit nur 7 Retinula-

<sup>1</sup> K. v. FRISCH, Exper. 5, 142 (1949).

<sup>1</sup> H. BAUMGÄRTNER, Z. vergl. Physiol. 7, 56, 120 (1928).

zellen)<sup>1</sup>. In der Richtung der Augenachse einfallendes Licht wird durch den Kristallkegel den Rhabdomeren zugeführt und, in Nervenerregung umgesetzt, von den 8 Sehzellen getrennt durch Nervenfasern abgeleitet.

Eine Verwertung des polarisierten Himmelslichtes für die Orientierung kann man sich so vorstellen, daß das Auge polarisierende Bestandteile in bestimmter Anordnung enthält. Auf der Suche nach diesen geforderten «Nicols» hatte ich zunächst die Kristallkegel in Verdacht. Doch fand mein Schüler STOCKHAMMER bei mikroskopischer Untersuchung diese Erwartung nicht bestätigt.

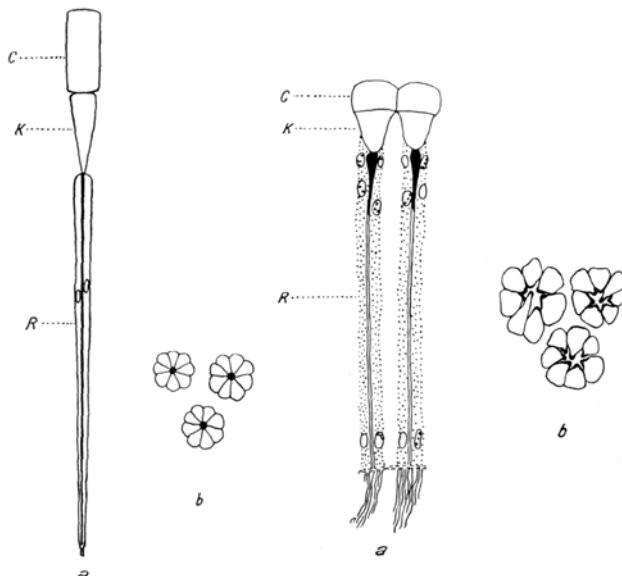


Abb. 4.

Abb. 5.

Abb. 4. a Ein Ommatidium (Einzelauge) aus dem zusammengesetzten Auge der Biene im Längsschnitt. Die umhüllenden Pigmentzellen sind nicht dargestellt. Der dioptrische Teil wird von der Cornea C und dem Kristallkegel K gebildet, der nervöse Teil von der Retinula R; schwarz das Rhabdom. b Querschnitt durch drei Ommatidien im nervösen Bereich, stärker vergrößert. Je 8 Retinulazellen stehen radiär um das Rhabdom (schwarz); schematisch.

Abb. 5. Längs- und Querschnittsbilder entsprechend Abb. 4, vom Auge einer Fliege (*Tabanus*). Deutlich gesonderte Rhabdomeren (schwarz). Nach MACHATSCHKA.

In einem Briefwechsel mit meinem Fachkollegen H. AUTRUM (Göttingen) äußerte dieser den Gedanken, daß die radiär angeordneten Rhabdomeren jedes Einzelauges, ihrer Stellung entsprechend, das Licht in verschiedener Richtung polarisieren könnten. Die Hypothese war bestechend. Sie veranlaßte mich, die angenommenen Verhältnisse in einem Modell zu verwirklichen, dessen Anwendung sich bei den Versuchen des Sommers 1949 als sehr nützlich erwies.

E. H. LAND, Präsident der Polaroid Corporation in Cambridge, Mass., hat durch großzügige Überlassung eines reichen Materials von Polarisationsfolien meine Experimente wesentlich unterstützt, wofür ihm auch an dieser Stelle herzlich gedankt sei.

<sup>1</sup> JOHANN W. MACHATSCHKA, Mém. Soc. Zool. tschécoslovaque de Prague 4, 90 (1936).

#### 4. Das künstliche Bienenauge

Das erwähnte Modell wurde auf folgende Weise hergestellt: Ich schnitt aus einer Polarisationsfolie 8 gleichschenkelige Dreiecke aus, und zwar derart, daß die Schwingungsrichtung des Lichtes nach seinem Durchgang stets der Basis des Dreiecks parallel war (Abb. 6 a). Diese Dreiecke wurden auf einer Glasplatte in der Stellung der Retinulazellen radiär angeordnet und befestigt (Abb. 6 b). Das Bild entspricht dem Querschnitt durch den nervösen Teil eines Einzelauges (vgl. Abb. 4, 5) und verwirklicht die von AUTRUM angenommenen polarierspezifischen Eigen-

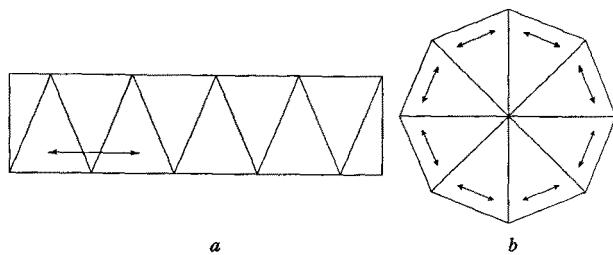


Abb. 6. a Polarisationsfolie mit Schnittmuster zur Herstellung der Sternfolie. b Sternfolie. - Die Doppelpfeile geben die Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes an.

schaften seiner 8 Bauelemente. Dieses Modell sei kurz als *Sternfolie* bezeichnet. Betrachtet man durch sie den blauen Himmel, so zeigt sich ein Helligkeitsmuster, wie ein solches beispielsweise in Abb. 7 nach einer photographischen Aufnahme wiedergegeben ist. Sein Zustandekommen ist leicht zu verstehen. Die Schwin-

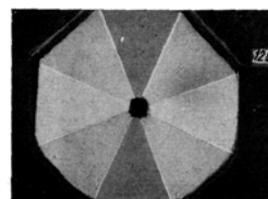


Abb. 7. Blick durch die Sternfolie gegen blauen Himmel. Photographische Aufnahme.

gungsebene des polarisierten Himmelslichtes stand an der betrachteten Himmelsstelle vertikal, also entsprechend den Schwingungsebenen der beiden liegenden Dreiecksfolien. Diese lassen daher das polarisierte Licht durchgehen und erscheinen hell. Die senkrecht zu ihnen angeordneten Dreiecke verhindern seinen Durchgang und erscheinen dunkel, wobei der Helligkeitskontrast um so größer sein wird, je stärker das Licht an der betreffenden Himmelsstelle polarisiert ist. Die schräggestellten Dreiecke zeigen eine mittlere Helligkeit, weil bei der gegebenen Lage der Schwingungsebenen nur eine Komponente des polarisierten Lichtes von ihnen durchgelassen wird.

Um die Sternfolie bequem handhaben zu können, wurde sie in ein achteckig ausgeschnittenes Fenster einer Sperrholzplatte eingesetzt und diese auf einem

Gestell drehbar und mit veränderlichem Neigungswinkel montiert (Abb. 8). Zwei Teilkreise und entsprechend angebrachte Zeiger gestatten, den Neigungswinkel und das Azimut, also die Höhe über dem Horizont und die Himmelsrichtung, nach der das künstliche Auge gerichtet ist, abzulesen.

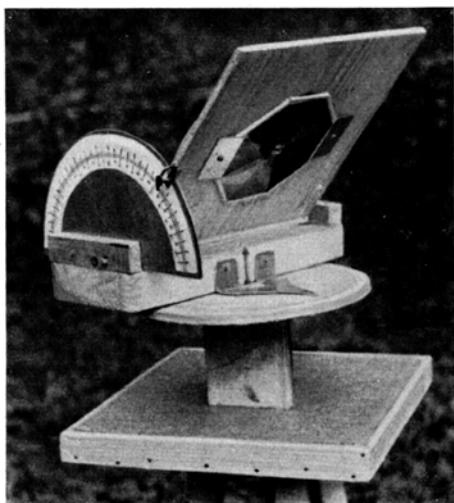


Abb. 8. Sternfolie, montiert.

Das Helligkeitsmuster der Sternfolie ändert sich mit dem Blick nach verschiedenen Himmelsrichtungen. Davon gibt Abb. 9 ein anschauliches Bild. Alle 8 Aufnahmen sind am 25. September 1949 um 10 Uhr (zwischen 9.56 und 10.06 Uhr MEZ.) bei wolkenlosem Himmel hergestellt. Die Himmelsrichtungen sind aus der Abbildung ersichtlich, die Höhe über dem Horizont war stets 45°. Man sieht, daß in einem ziemlich ausgedehnten Bereich um die Sonne (im Osten, Südost und Süden) die Polarisation fehlt oder sehr schwach ist und daß im übrigen jede Himmelsrichtung ihr typisches Muster hat, das – zu dieser Stunde – an

keiner anderen Stelle wiederkehrt. Die Muster ändern sich aber natürlich, da sie vom Sonnenstand abhängig sind, mit der Tageszeit. Abb. 10 zeigt jeweils unter dem Muster, welches am 25. September um 10 Uhr im Norden, Nordost und Osten zu sehen war, die Aufnahmen derselben Himmelsstellen am gleichen Tage um 11 Uhr 30.

Wenn wir annehmen, daß die Biene das Helligkeitsmuster, das wir in unserem künstlichen Auge sehen und dessen Entstehung wir auch im wirklichen Bienenauge voraussetzen, in irgendeiner Weise wahrnimmt,<sup>1</sup> so kann sie sich tatsächlich auch ohne Sicht der Sonne am blauen Himmel nach dem Sonnenstande orientieren. Beim Flug zum Futterplatz ist jeder Augenteil nach einem bestimmten Bezirk des Himmels gerichtet und sieht dort das für diese Stelle bezeichnende Muster. Beim Tanz im Stock auf horizontaler Fläche braucht sich die Biene nur so einzustellen, daß das Muster des für sie sichtbaren blauen Himmelsfleckes dem Gedächtnismuster des beteiligten Augenbezirkes entspricht, um die Richtung eindeutig zu finden und sie auch den Stockgenossen zu übermitteln, die ihrem Schwänzellauf folgen. Es wird auch verständlich, daß schon ein kleines Stückchen blauen Himmels für die Orientierung genügt, denn es gibt nur eine Stellung der Biene<sup>2</sup>, in welcher für die Einzelaugen, die gegen den blauen Fleck gerichtet sind, das erblickte Muster zum Erinnerungsmuster paßt.

Es ist nun die Frage, ob diese Vorstellung richtig ist. Wir prüfen, ob sie unsere Versuchsergebnisse im einzelnen verständlich macht.

##### 5. Parallelversuche mit tanzenden Bienen und mit dem künstlichen Bienenauge

Über die Versuchstechnik sei folgendes gesagt: Zur Beobachtung der Tänze unter der Polarisationsfolie wurde der Beobachtungsstock horizontal gelegt und sein nach oben gerichtetes Glasfenster mit einer Sperrholzplatte bedeckt,

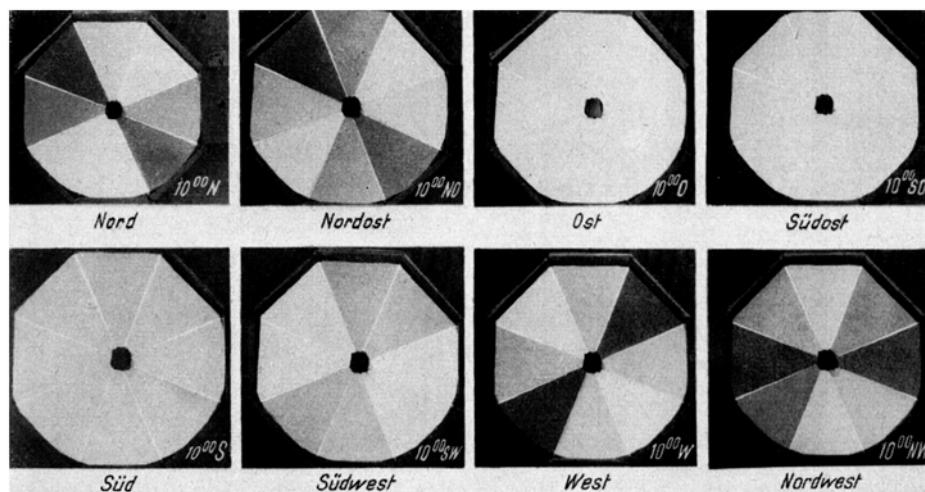


Abb. 9. Blick durch die Sternfolie nach 8 Himmelsrichtungen, Höhe über dem Horizont 45°. Photographische Aufnahme vom 25. September 1949, 10 Uhr. Die Wiedergabe des dritten Bildes (Ost) ist zu kontrastarm ausgefallen. Richtig wiedergegeben ist dasselbe Muster als letztes Bild rechts in der oberen Reihe von Fig. 10.

<sup>1</sup> Man braucht nicht anzunehmen, daß sie einige tausend Sternchen sieht. In unserer Netzhaut entsteht ein Punktmuster durch Tausende von Sinneszellen mit getrennter nervöser Ableitung. Unserer Wahrnehmung ist weder das Punktmuster, noch die durch zwei Augen bedingte Doppelnatur der Bilder erkennbar. Die zahlreichen Einzelerregungen werden zentral zu einem Raumbild verarbeitet. Ähnlich könnten die Muster im Bienenauge zu einem verhältnismäßig einfachen, aber von der Orientierung der Muster abhängigen Gesamteindruck verarbeitet werden – von dessen Beschaffenheit wir uns natürlich keine Vorstellung machen können.

<sup>2</sup> Von einer Ausnahme wird unten noch die Rede sein.

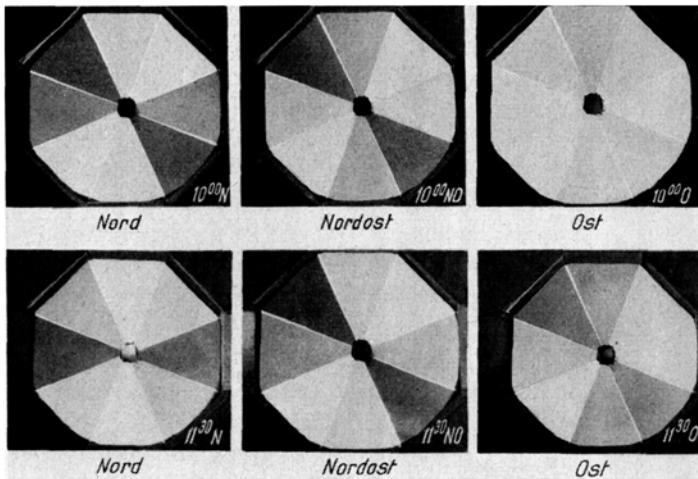


Abb. 10. In den 3 Bildern der oberen Reihe sind die ersten 3 Bilder der Abb. 9 nochmals wiedergegeben. Die Bilder der unteren Reihe sind Aufnahmen derselben Himmelsstellen am gleichen Tag, 1½ Stunden später.

in welcher über dem «Tanzboden» der Bienen<sup>1</sup> ein quadratisches Fenster von 20 cm Seitenlänge ausgeschnitten war. Über diesem Fenster war in einem kreisrunden, drehbaren Holzrahmen die Polarisationsfolie eingespannt (Abb. 11). Die Schwingungs-

durch die Polarisationsfolie einen Fleck blauen Himmels sehen, dessen Zentrum etwa 45° über dem Horizont lag und der eine Ausdehnung von angenähert 40° in der Breite und 30° in der Höhe hatte. Um bei den Tänzen auf der waagrechten Wabe die Richtung des Schwanzelauflaufes abzulesen, war über der Glasscheibe ein Netz aus weißen Zirrnsäden in Nord-Süd- und Ost-West-Richtung und dazwischen in Winkelabständen von 30° ausgespannt.

Diese Methoden haben sich bewährt und bedeuten eine Verbesserung gegenüber den mehr improvisierten Anordnungen des Vorjahres.

Um anschaulich zu machen, welche Wirkung nach unseren Vorstellungen die über den Stock gelegte Polarisationsfolie (kurz: *Deckfolie*) auf das Bienenauge hat, wurde eine entsprechende Folie in einem kreisrunden, drehbaren Holzrahmen in gleicher Stellung vor das künstliche Auge gesetzt. Dieser Apparat war unweit vom Bienenstock frei in der Wiese aufgestellt. Der Futterplatz, an dem unsere gezeichneten Tanzerrinnen verkehrten, lag bei den meisten Versuchen 200 m entfernt, genau westlich vom Stock.

Bei der Schilderung der Versuche will ich diese zur besseren Übersicht in vier Kategorien teilen.

#### A. Die Schwingungsrichtung des polarisierten Himmelslichtes wird durch die Deckfolie nicht verändert. Die Bienen weisen die Richtung zum Futterplatz

*Beispiel:* Wir richten die Sternfolie, zunächst ohne Deckfolie, um 14 Uhr (7. September 1949) gegen den blauen Himmel im Osten. Es zeigt sich das in Abb. 12 oben festgehaltene Muster.

Setzen wir die Deckfolie vor, so ist alles Licht, welches die Sternfolie trifft, in bestimmter Richtung polarisiert. Das Muster erscheint dann in der Regel

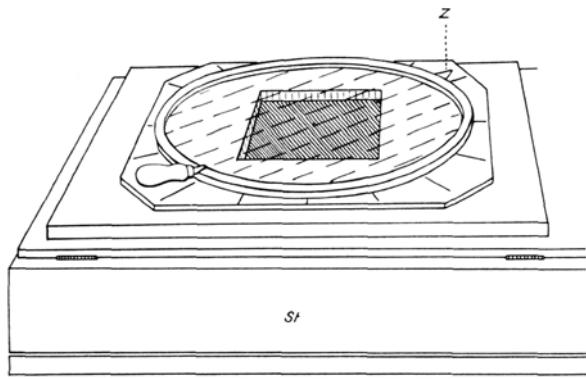


Abb. 11. Beobachtungsstock (*St*) in horizontaler Lage, über seinem Glasfenster eine Holzplatte mit quadratischem Ausschnitt, darüber die Polarisationsfolie in kreisrundem, drehbarem Holzrahmen. Die Richtung der unterbrochenen Striche entspricht der Schwingungs-ebene des durchgelassenen Lichtes, deren Einstellung im Raum an der Zeigerstellung (*Z*) abgelesen werden kann.

ebene des durchgelassenen Lichtes war bekannt, ihre Lage im Raum durch den Zeiger *Z* an einem Teilkreis abzulesen<sup>2</sup>. Um die runde Folie wurde ein dreiteiliger Schirm gestellt, so daß die Bienen nur nach einer Himmelsrichtung, nach Nord, Ost, Süd oder West, Ausblick hatten. Sie konnten in dieser Richtung

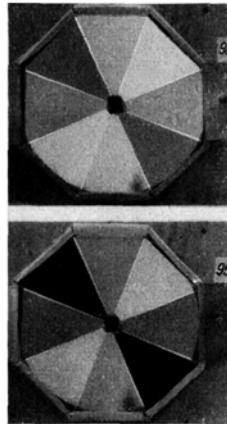


Abb. 12. Versuch am 7. September 1949, 14 Uhr. Oben: Osthimmel, durch die Sternfolie gesehen. Unten: Dasselbe, mit vorgesetzter Deckfolie, deren Schwingungsrichtung übereinstimmend mit der Schwingungsrichtung des polarisierten Himmelslichtes. Der dunkle Fleck im untersten Dreieck ist ein Baumwipfel. Photographische Aufnahme

<sup>1</sup> So nenne ich den Wabenbereich, wo sich die Tänze abspielen und die unbeschäftigte Bienen zur Arbeit angeworben werden.

<sup>2</sup> Herrn Ing. R. WOKSCH, der mir bei diesen und anderen Versuchseinrichtungen mit technischen Einfällen und mit seiner gut eingerichteten Brunnwinkler Werkstätte, trotz spärlicher Freizeit, stets hilfsbereit zur Seite stand, sei auch hier aufrichtig gedankt.

verändert und wechselt kaleidoskopartig bei Drehung der Deckfolie. Es läßt sich aber leicht eine Stellung derselben finden, bei der das gleiche Muster – nur kontrastreicher<sup>1</sup> – erscheint, wie ohne die Deckfolie (Abb. 12 unten). Man erhält dieses übereinstimmende Muster dann, wenn die Schwingungsebene des von der Deckfolie durchgelassenen Lichtes mit der Schwingungsebene des polarisierten Himmelslichtes übereinstimmt. Es ist dies zugleich ein Verfahren, um rasch und einfach die Schwingungsebene des polarisierten Lichtes für eine bestimmte Himmelsrichtung mit einer für unsere Zwecke ausreichenden Genauigkeit festzulegen.

Wir lesen die Stellung der Deckfolie vor dem künstlichen Auge ab und stellen die Deckfolie über dem Bienenstock ebenso ein. Der Schirm gibt den Blick nach Osten frei. Nun wurde nacheinander bei 10 Tänzen, wie sie der Reihe nach zur Beobachtung kamen (also ohne Auswahl), die Richtung des Schwänzellaufes beobachtet. Der Futterplatz lag im Westen. Als Durchschnitt aus den 10 Tanzbeobachtungen ergab sich eine Richtungsweisung nach  $6^\circ$  südlich von West. Bei der Beurteilung dieses Fehlers ist zu beachten, daß er nicht den Bienen allein zur Last gelegt werden darf, sondern sich darin auch die Ungenauigkeiten meiner Tanzbeobachtungen und meiner Folieneinstellungen geltend machen.

Nach unserer Theorie ist folgende Sachlage gegeben: Beim Flug zum westlichen Futterplatz haben die Bienen das Muster des Osthimmels (Abb. 12) genau im Rücken. Beim Tanz im Stock stellen sie sich so ein, daß sie beim geradlinigen Schwänzellauf dieses Muster gleichfalls hinter sich haben – dann weisen sie die Richtung nach Westen. Bei der gegebenen Schirm- und Folienstellung sahen sie am Osthimmel das für diesen bezeichnende Muster und tanzten daher richtig.

Diese Überlegung gilt auch für jede andere Himmelsstelle. Wenn die Schwingungsrichtung des polarisierten Himmelslichtes durch die Deckfolie nicht verändert wird, behält das Muster seinen Charakter bei und die Richtungsweisung ist ungestört.

In 14 derartigen Versuchen (6 mit Nordhimmel, 5 mit Osthimmel, 1 mit Süd- und 2 mit Westhimmel) haben die Tänzerinnen stets die wirkliche Richtung zum Futterplatz angezeigt, mit einem durchschnittlichen Fehler von  $5,8^\circ$ .

Das gleiche Ergebnis hatte sich schon in 7 einschlägigen Versuchen des Sommers 1948 mit aller Deutlichkeit herausgestellt. Die Abweichungen der Richtungsweisung von der Richtung zum Futterplatz betrugen damals – gewiß infolge der ungenauerer Methodik – im Durchschnitt  $15^\circ$ .

<sup>1</sup> Kontrastreicher deshalb, weil das Licht unter der Deckfolie vollständig, das vom blauen Himmel kommende Licht aber nur teilweise polarisiert ist.

B. Die Schwingungsrichtung des polarisierten Himmelslichtes wird durch die Deckfolie verändert. Die Bienen tanzen nach einer falschen Richtung

Beispiel I: Am 5. September 1949 richtete ich das künstliche Auge gegen den blauen Himmel im Westen (bei den hier besprochenen Versuchen stets  $45^\circ$  über dem Horizont). Es zeigte sich das in Abb. 13 oben festgehaltene Muster. Bei vorgesetzter Deckfolie erschien das gleiche Muster, wenn die Schwingungsebene der Deckfolie auf  $35^\circ$  östlich von Nord eingestellt war. Nun drehte ich die Folie aus dieser Stellung um  $30^\circ$  heraus (auf das Azimut  $5^\circ$ ). Es zeigte sich nun das im mittleren Bild wiedergegebene, veränderte Muster. Auf

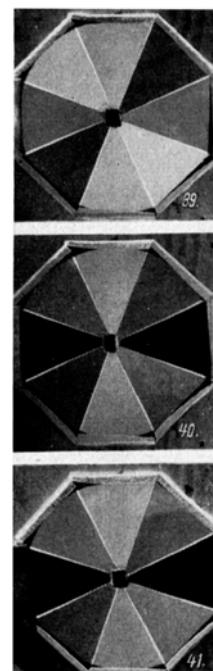


Abb. 13. Versuch am 5. September, 9.40–10.01 Uhr. Oben: Westhimmel, durch die Sternfolie gesehen. Mitte: Dasselbe mit vorgesetzter Deckfolie; Muster verändert. Unten: Das gleiche Muster zeigt sich ohne Deckfolie bei Einstellung der Sternfolie auf  $34^\circ$  nördlich von West. Photographische Aufnahme.

das gleiche Azimut wurde die Deckfolie über dem Bienenstock eingestellt und der Westhimmel sichtbar gemacht. Die nun beobachteten 10 Tänze der Bienen unter der Folie waren sehr bestimmt nach Südwest gerichtet und wiesen im Durchschnitt  $35^\circ$  südlich von West. Nach Entfernung der Deckfolie vom künstlichen Auge war im Westen natürlich wieder das alte Muster zu sehen (Abb. 13 oben), doch erschien bei Drehung der Sternfolie (ohne die Deckfolie) am Himmel  $34^\circ$  nördlich von West das gleiche Muster, nur etwas weniger kontrastreich (Abb. 13 unten), wie es am Westhimmel mit der Deckfolie zu sehen war<sup>1</sup>. An keiner anderen Himmelsstelle kehrte dieses Muster wieder.

<sup>1</sup> Das bedeutet, daß das polarisierte Himmelslicht an dieser Stelle,  $34^\circ$  nördlich von West, die Schwingungsebene hatte, die ich dem Licht vorher bei der nach Westen gerichteten Sternfolie durch die vorgesetzte Deckfolie künstlich gegeben hatte.

Somit war nach unseren Vorstellungen folgende Lage gegeben: Die Bienen sahen beim Flug nach dem Futterplatz das Muster der Abb. 13 oben im Westen genau vor sich, das Muster der Abb. 13 unten um  $34^\circ$  rechts vor sich. Im Versuch wurde ihnen dieses letztere Muster gezeigt, und zwar im Westen. Ich hatte sozusagen das Muster für sie am Himmel  $34^\circ$  westlich verlagert. Im Freien hatten sie sich auf dem Wege zum Futterplatz  $34^\circ$  nach links von diesem Muster zu halten. Beim Tanz wiesen sie die Richtung  $35^\circ$  links vom Muster, die Abweichung betrug also  $1^\circ$  (vgl. Abb. 14).

Es sei betont, daß mir bei fast allen derartigen Versuchen während der Beobachtung der Tänze die theoretisch zu erwartende Richtung derselben nicht bekannt war. Die gute Übereinstimmung der beobachteten Tanzrichtungen mit der Theorie festigte in mir die Überzeugung, auf dem rechten Wege zu sein.

Diese Übereinstimmung bestätigte sich auch, wenn das Ausmaß der Foliendrehung ein anderes war, und auch dann, wenn das Ausmaß der Musterverlagerung relativ zur Foliendrehung ganz anders war. Hierfür noch ein Beispiel:

*Beispiel II:* Am gleichen Tage, am 5. September, 14.40 Uhr, zeigte ich den tanzenden Bienen am Westhimmel durch Drehung der Deckfolie um etwa  $60^\circ$  aus der Ausgangsstellung ein Muster, das zur Zeit bei Betrachtung des Himmels durch die Sternfolie (ohne Deckfolie)  $47^\circ$  östlich von Nord in Erscheinung trat. Die Bienen wiesen unter der entsprechend eingestellten Folie die Richtung  $32^\circ$  südlich von Ost, was mit einer Abweichung von  $11^\circ$  der Erwartung entspricht (Abb. 15).

In 48 derartigen Versuchen wurden alle 4 Himmelsrichtungen sowohl vormittags wie nachmittags herangezogen und der Winkelbetrag sowie die Richtung der Foliendrehung systematisch variiert. Die Abwei-

chung der beobachteten Tanzrichtung von der theoretisch erwarteten betrug im Durchschnitt bei diesen 48 Versuchen  $8,3^\circ$ , im Höchstfalle  $20^\circ$ . Ein großer Teil

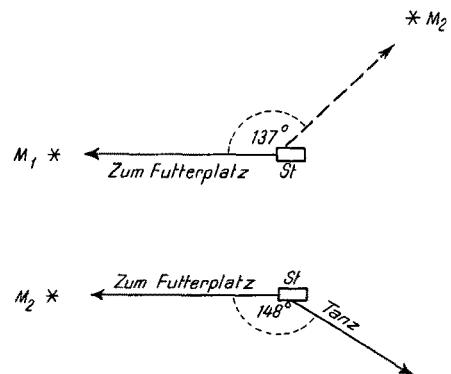


Abb. 15. Versuch vom 5. September 1949, 14.40–14.52 Uhr. Erklärung entsprechend Abb. 14.  $M_1$  Muster des Westhimmels in der Sternfolie.  $M_2$  im unteren Bild: durch Vorsetzen der Deckfolie verändertes Sternfolienmuster; im oberen Bild: dasselbe Sternfolienmuster, ohne Deckfolie am nordöstlichen Himmel.

der Versuche ist durch photographische Aufnahmen belegt. Doch will ich hier nicht mehr Bilder bringen, als notwendig sind, um Methode und Ergebnisse verständlich zu machen.

#### C. Die Schwingungsrichtung des polarisierten Himmelslichtes wird durch die Deckfolie verändert. Die Bienen-tänze sind desorientiert

*Beispiel:* In der schon mehrfach herangezogenen Versuchsreihe vom 5. September 1949 erschien um 11 Uhr in der nach Westen gerichteten Sternfolie ein Muster, welches durch die vorgesetzte Deckfolie abgeändert wurde. Ich brachte die Polarisationsfolie über dem Bienenstock in dieselbe Stellung wie die Deckfolie vor dem künstlichen Auge und gab den Blick nach Westen frei. Die Bienen tanzten *völlig desorientiert*. Sie wechselten die Richtung des Schwänzellaufes während des Tanzes in regelloser Weise. Beim Absuchen des Himmels mit der Sternfolie stellte sich heraus, daß das Muster, das ich durch Vorschalten der Deckfolie erzeugt hatte, zur Zeit *an keiner Stelle des Himmels zu finden war*.

Unter insgesamt 83 Versuchen waren die Tänze der Bienen in 16 Versuchen desorientiert. Fünfmal war das mit der Deckfolie hergestellte Muster an keiner Stelle des Himmels zu erkennen, in 10 Fällen ließ sich ein entsprechendes Muster finden, aber *außerordentlich blaß* und stets noch kontrastärmer als das in Abb. 16 unten wiedergegebene Bild. Daß die Bienen das kontrastreiche mit dem blassen, für unser Auge kaum erkennbaren Muster nicht identifiziert haben, ist verständlich.

In Abb. 16 gebe ich die photographischen Belege für einen Versuch wieder, bei dem die Richtungsweisung eben noch möglich war. Die Bienen

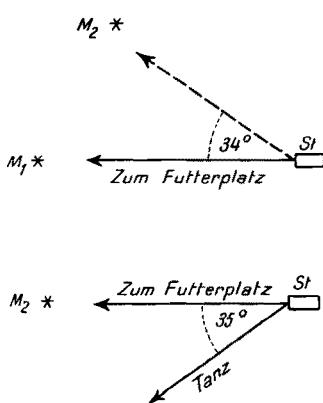


Abb. 14. Derselbe Versuch wie Abb. 13. Oberes Bild: Die Bienen sahen (nach unserer Theorie) beim Flug vom Stock (St) zum westlich gelegenen Futterplatz vor sich das Muster  $M_1$  (vgl. Abb. 13, oben),  $34^\circ$  rechts vor sich das Muster  $M_2$  (Abb. 13 unten). Unteres Bild: Als ihnen das Muster  $M_2$  im Westen gezeigt wurde, wiesen sie die Richtung zum Futterplatz  $35^\circ$  südlich von West.

hatten durch die Polarisationsfolie Ausblick nach Süden. Das obere Bild zeigt, wie die nach Süden gerichtete Sternfolie erschien, wenn die Deckfolie in gleicher Orientierung wie über dem Bienenstock vorgeschaltet war. Ohne Deckfolie war das gleiche Muster,

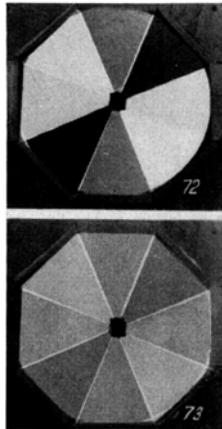


Abb. 16. Versuch vom 6. September, 13.27–13.36 Uhr. *Oberes Bild:* Südimmel durch die Sternfolie gesehen, mit vorgesetzter Deckfolie. *Unteres Bild:* Das gleiche Muster, kontrastarm, zeigt sich ohne Deckfolie 30° nördlich von West. Richtungsweisung der Bienen bei Einstellung der Deckfolie wie im oberen Bild 45,5° östlich von Süd, zögernd und unsicher. Abweichung von der theoretisch zu erwarteten Weisung 15,5°. Photographische Aufnahme.

aber kontrastarm, 60° westlich von Nord am Himmel erkennbar (unteres Bild), sonst nirgends. Die Bienen tanzten statt nach West nach Südost mit einer Abweichung von 15,5° von der theoretisch erwarteten Richtung. Ihre Unsicherheit war nicht nur aus dem verhältnismäßig großen Fehler zu ersehen; es fiel ihnen auch sichtlich schwer, sich für eine Tanzrichtung zu entscheiden; sie drehten sich, entgegen dem sonstigen Brauch, oft mehrmals suchend im Kreise, bevor sie wie mit plötzlichem «Entschluß» eine bestimmte Laufrichtung einschlugen. Überdies entfielen auf die 10 beobachteten richtungsweisenden Tänze 4 desorientierte Tänze. Ein entsprechendes Verhalten habe ich in insgesamt 14 Versuchen beobachtet<sup>1</sup>, und *stets bei kontrastarmen Himmelsmustern*. Die deutliche Beziehung zwischen der Klarheit des Musters und der Klarheit der Richtungsweisung war mir besonders eindrucksvoll.

Es bleibt noch ein Versuch mit desorientierten Tänzen zu besprechen, bei dem die Verhältnisse etwas anders lagen. Die Sternfolie war nach Norden gerichtet und zeigte das Muster der Abb. 17, oben. Die Deckfolie wurde so vorgeschaltet, daß die Schwingungsebene des durchgegangenen Lichtes zur Schwingungsebene des polarisierten Himmelslichtes senkrecht stand. Dadurch wurde das Muster sehr dunkel und kontrastarm (mittleres Bild). Obwohl nach Entfernung der Deckfolie an einer anderen Himmelsstelle

das gleiche Muster ziemlich deutlich in Erscheinung trat (unteres Bild), waren die Bienen desorientiert – vermutlich deshalb, weil für ihre Augen das erzeugte Muster zu dunkel und kontrastarm war.

Im Sommer 1948 hatte ich bei allen Versuchen, in welchen die Schwingungsrichtung des polarisierten Himmelslichtes durch die Folie um einen Betrag von 55° oder mehr gedreht war, desorientierte Tänze erhalten. Dieses Ergebnis hat sich bei den Versuchen des Sommers 1949 nicht allgemein bestätigt. Der Grund dürfte hauptsächlich darin zu suchen sein, daß ich 1948 eine dunklere Polarisationsfolie verwendet habe, wodurch es bei Änderung der Schwingungsebene schon früher zu einer so weitgehenden Verdunkelung des Musters kam, wie im zuletzt besprochenen Versuch.

*D. Die Schwingungsrichtung des polarisierten Himmelslichtes wird durch die Folie verändert oder nicht verändert. Die Tänze weisen nach zwei verschiedenen Richtungen.*

Als Beispiel bringe ich einen Versuch vom 7. September 1949, den einzigen dieser Art, den ich photographisch belegen kann. Abb. 18 zeigt links oben den Nordhimmel, durch die Sternfolie betrachtet, um 17 Uhr. Die Deckfolie wurde vorgeschaltet und so eingestellt, daß das Muster der Abb. 18, links unten, entstand. Die Deckfolie über dem Beobachtungsstock wurde ebenso orientiert und der Blick nach Norden freigegeben. Die Bienen tanzten teils nach Westen, wo der Futterplatz lag, und teils nach Osten. Manche änderten die Richtung des Schwänzellaufes in regelmäßiger Wechsel zwischen West und Ost beim selben

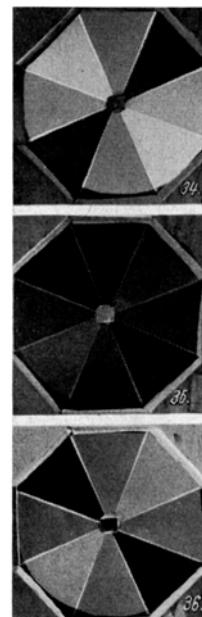


Abb. 17. Versuch vom 3. September, 15.38–15.47 Uhr. *Oberes Bild:* Nordhimmel durch die Sternfolie gesehen. *Mittleres Bild:* Dasselbe mit vorgesetzter Deckfolie, Muster verändert und stark verdunkelt und kontrastarm. *Unteres Bild:* Dasselbe Muster, aber kontrastreich, erscheint in der Sternfolie (ohne Deckfolie) 22° südlich von Ost. Unter der Deckfolie in der Stellung wie beim mittleren Bild tanzten die Bienen desorientiert. Photographische Aufnahme.

<sup>1</sup> Sie sind, da eine Richtungsweisung vorlag, im Abschnitt B mit einbezogen.

Tanz. Mit der Sternfolie war, nach Entfernung der Deckfolie, das Muster der Abb. 18, links unten, an zwei Stellen des Himmels zu erkennen: 20° westlich von Nord (Abb. 18, rechts oben) und 16° westlich von Süd (Abb. 18, rechts unten). Die Bienen sahen, nach unserer Annahme, auf dem Flug zum Futterplatz daselbe Muster rechts vor sich am Nordhimmel, und links am Südhimmel. Bei unserer Versuchsanordnung konnten sie vom Stock aus nicht erkennen, welches von beiden sichtbar war. Es schien ebenso richtig, nach links vom Muster zu weisen wie nach rechts – und sie haben beides getan.

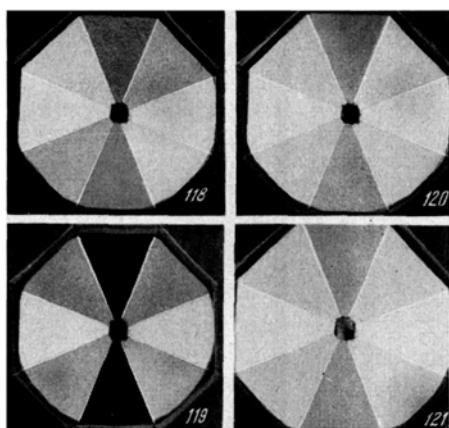


Abb. 18. Versuch vom 7. September, 17.12–17.21 Uhr. Links oben: Nordhimmel, durch die Sternfolie betrachtet. Links unten: Dasselbe mit vorgesetzter Deckfolie. Rechts oben: Dasselbe Muster zeigte sich in der Sternfolie, ohne Deckfolie, 20° westlich von Nord und (rechts unten): 16° westlich von Süd. Spiegelbildliche Richtungsweisung nach West und Ost. Photographische Aufnahme.

Unter den 83 Versuchen mit der Sternfolie waren 5, bei welchen die Bienen zwei verschiedene Richtungen angaben – in 4 Fällen waren es diametral entgegengesetzte Richtungen. Die Prüfung des Himmels mit der Sternfolie zeigte, daß in allen 5 Versuchen das gegebene Muster an *zwei* Himmelsstellen in Erscheinung trat. In den 4 Fällen mit spiegelbildlicher Weisung waren es einander angenähert gegenüberliegende Orte am Himmel. Ob hierbei die Schwingungsrichtung des polarisierten Himmelslichtes durch die Deckfolie verändert wird oder nicht, ist nebensächlich. Das wesentliche ist, daß hier die Richtung zum Futterplatz durch das gezeigte Muster nicht einsinnig, sondern doppelsinnig bestimmt ist und daß die Tänzerinnen in der gegebenen Lage keine Orientierungsmarken haben, um zwischen beiden Möglichkeiten richtig zu entscheiden. Ich erhielt die gleichen spiegelbildlichen Tänze auch ohne Polarisationsfolie, als ich den Tänzerinnen auf der waagrechten Wabe um die Zeit vor Sonnenuntergang den blauen Himmel im Norden sichtbar machte.

Es war naheliegend, nach Abschluß dieser Versuchsreihen auch die Ergebnisse über die Änderung der Tanzrichtung unter der Polarisationsfolie, die ich im

vorangegangenen Sommer erhalten hatte, mit der Sternfolie zu überprüfen. Doch war dies wegen der vorgeschrittenen Jahreszeit nur mehr für 16 Versuche des Sommers 1948 möglich. Bei diesen hat sich herausgestellt, daß die 1948 verzeichnete Tanzrichtung so war, wie sie – nach Beobachtung des Himmels durch die Sternfolie zur entsprechenden Jahres- und Tageszeit 1949 – nach unserer Theorie zu erwarten war.

Durch diese Befunde glaube ich bewiesen zu haben, daß für die Ausrichtung des Tanzes unter den gegebenen Bedingungen *die Schwingungsebene des polarisierten Himmelslichtes bestimmend ist und daß also die Biene die Fähigkeit hat, die Polarisation des Himmelslichtes zu analysieren.*

Ob hierbei wirklich die radiär angeordneten Netzhautzellen innerhalb eines Ommatidiums, wie die Dreiecksfolien in unserem Modell, diese Aufgabe erfüllen, oder ob zur Analyse der Schwingungsebene mehrere Einzelaugen zusammenwirken müssen, kann aus den oben besprochenen Versuchen nicht entschieden werden. Sie sind auf beiderlei Weise erklärbar. Doch erscheint die zweite Annahme, daß die Ommatidien untereinander polarisationsoptisch verschieden sind und in Gruppen zusammenwirken müssen, willkürlich und durch keine morphologischen Befunde begründet. Dagegen kann sich die erste Annahme, wonach die Analyse innerhalb der Einzelaugen erfolgt, auf die radiäre Anordnung der Sehzellen stützen. Eine innere Feinstruktur dieser Zellen, die eine Polarisation des Lichtes in verschiedenen, ihrer Stellung entsprechenden Ebenen bewirkt, ist einleuchtend und stünde mit bekannten Tatsachen in Einklang.

Eine experimentelle Entscheidung zugunsten dieser Annahme scheint AUTRUM, der von ganz anderer Seite an das Problem heranging, gelungen zu sein. Mit seiner freundlichen Erlaubnis kann ich aus brieflichen Mitteilungen vom 18. und 29. November 1949 folgendes von seinen Ergebnissen mitteilen: 1. Bei Verwendung polarisierten Lichtes ergeben sich bei Ableitung von Einzelommatiden aus einer Änderung der Schwingungsrichtung keine Änderungen des Aktionspotentials. Daraus ist zu schließen, daß die verschiedenen polarisierenden Teile in einem Ommatidium vereinigt sind. 2. Polarisiertes Licht ruft im Einzelauge einen größeren Effekt hervor als nichtpolarisiertes Licht gleicher Intensität. Um mit letzterem einen gleich hohen Aktionsstrom zu bekommen wie mit polarisiertem Licht, muß man seine Intensität um etwa 40% höher machen. AUTRUMS Erklärung: Bei polarisiertem Licht bekommen die Zellen, die auf die Schwingungsrichtung ansprechen, die volle Intensität, und geben daher ein höheres Potential als bei nichtpolarisiertem Licht, wo ein Teil der Lichtenergie nicht zur Wirkung kommt. Daß bei Anwendung polarisierten Lichtes ein Teil der radiär gestellten Zellen nichts liefert, «macht sich im Gesamtaktionsstrom

nicht bemerkbar, da sie elektrisch alle parallel liegen und stets der maximale Aktionsstrom abgegriffen wird. In jedem Falle zeigt dieser Versuch, daß polarisiertes und nicht polarisiertes Licht auf das Einzelommatidium verschieden wirkt».

Es sei schließlich darauf hingewiesen, daß die Analyse des polarisierten Lichtes innerhalb des Einzelauges auch auf etwas andere Weise denkbar ist als durch Erzielung von Intensitätsstufen, wie in unserem Augenmodell. Ein Beispiel solch anderer Möglichkeit bietet unser eigenes Sehorgan, das ja auch in bescheidenem Maße die Fähigkeit hat, die Schwingungsebene linear polarisierten Lichtes zu erkennen. Betrachtet man ein hell beleuchtetes weißes Papier durch ein Polarisationsfilter, so erscheint an der fixierten Stelle ein sehr blasses Farbkreuz, das HAIDINGERSCHE Büschel, bestehend aus einer gelben Doppelgarbe und, zu Seiten ihrer Einschnürung, zwei bläulichen Flecken (Abb. 19). Bei Drehung der Polarisationsfolie dreht sich auch die Büschelfigur, und zwar so, daß eine senkrecht zur Garbenachse durch die blauen Flecken gelegte Linie stets der Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes entspricht. Da das blaue Himmelslicht nur teilweise polarisiert ist, ist das HAIDINGERSCHE Büschel bei Betrachtung des blauen Himmels so lichtschwach, daß es nur von besonders empfindlichen Personen gesehen wird. Solche sind imstande, an der Stellung des Farbkreuzes die Schwingungsebene des polarisierten Himmelslichtes zu erkennen, allerdings – da die Erscheinung auf die Fovea centralis beschränkt ist – nur an der jeweils fixierten Stelle und nicht, wie die Bienen, gleichzeitig über das ganze Himmelsgewölbe<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Erst nach der Niederschrift dieser Arbeit wurde ich mit einer Mitteilung von O. CORDS bekannt (Optik Bd. 2, 1947, 423), dem es gelungen ist, die Erscheinung des Haidingerschen Büschels durch ein Modell künstlich zu entwerfen. Das Gerät besteht erstens aus einer Polarisationsfolie zur Erzeugung des polarisierten Lichtes; zweitens aus einem «Sternanalysator», der meiner Sternfolie gleicht, nur daß die Foliendreiecke durch Abstände getrennt sind und sich nur mit den Spitzen berühren (die Sternfolie war also, zu einem verwandten Zweck, bereits erfunden); und drittens einem «Sternkompensator» aus einem doppelbrechenden Medium, z. B. Glimmerplättchen, das bei «Diagonalstellung» zwischen parallelen Polarisatoren einen gelben Farbtönen entstehen läßt. Der Sternkompensator wird zwischen den beiden anderen Teilen so angeordnet, daß sich vor jedem Sektor des Analysators ein Sektor des doppelbrechenden Mediums in «Diagonalstellung» befindet. Mit solchem Gerät läßt sich das Bild des Haidingerschen Büschels in typischer Färbung und Gestalt erzeugen und die Abhängigkeit seiner Orientierung von der Schwingungsebene des einfallenden polarisierten Lichtes demonstrieren. Wo das geforderte doppelbrechende Medium im menschlichen Auge wirksam ist, bleibt offen. Den «Sternanalysator» vermutet CORDS in der lichtempfindlichen Zone der Netzhautzapfen.

Auch zwei Arbeiten von G. BOEHM (Acta Ophthalmologica 18, 2. 109 und 143 [1940]) sind in diesem Zusammenhange bemerkenswert. In der ersten beschreibt er eine Apparatur mit der die Haidingerschen Büschel für jeden leicht sichtbar zu machen sind und liefert einen Beitrag zum Verständnis der Erscheinung. In der zweiten beschreibt er als neuartiges, entoptisches Phänomen Polarisationsbüschel im Gebiet der Netzhautperipherie, die durch eine Streuung des Lichtes in der Retina zustande kommen und nur unter gewissen, künstlich hergestellten Bedingungen sichtbar werden.

## 6. Versuche bei geschlossener Wolkendecke

In früheren Versuchen über die Richtungsweisung hat sich ergeben, daß die Bienen auch bei geschlossener Wolkendecke den Sonnenstand erkennen<sup>1</sup>. Dies scheint aber nur dann möglich zu sein, wenn sie nach der Himmelsrichtung, wo die Sonne hinter den Wolken steht, freien Ausblick haben. Auf welche Weise sie dazu imstande sind, darüber bestehen Vermutungen, deren Diskussion verfrüht wäre.

Die Polarisation des Himmelslichtes kann hierbei nichts helfen. Denn Wolken depolarisieren das Licht. Ich habe mich auch in vielen Versuchen immer wieder überzeugt, daß die Bienen desorientiert tanzen, wenn man ihnen nach einer Richtung, wo die Sonne nicht hinter den Wolken steht, den Blick auf bewölkten Himmel frei gibt.

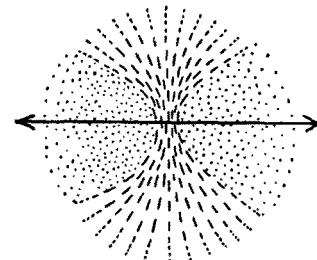


Abb. 19. Das Haidingersche Büschel. Die Doppelgarbe erscheint gelblich, die beiden punktiert dargestellten Flecken zu Seiten ihrer Einschnürung bläulich. Die Figur hat eine bestimmte Orientierung zur Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes, die durch den Doppelpfeil angegeben ist (Skizze nach der farbigen Abbildung von E. HOLM, Arch. Ophthalmol. 108 [1922], dort S. 28).

Um so mehr war ich überrascht, zu sehen, daß sie sofort eine sehr bestimmte Richtung weisen, wenn man ihnen bei vollständig geschlossener Wolkendecke einen Teil der Wolken, z. B. am Nordhimmel, durch die Polarisationsfolie sichtbar macht. So zeigten sie bei einem Versuch am 21. September 1949 um 15 Uhr in 10 beobachteten Tänzen durchschnittlich die Richtung 50° südlich von West. Der Futterplatz lag im Westen. Die gegen den bewölkten Himmel gerichtete Sternfolie ließ kein Muster erkennen. Wenn ich aber die Deckfolie in derselben Orientierung, wie über dem Bienenstock, vor der Sternfolie anbrachte, erschien ein Muster, das – nach Feststellungen an vorangegangenen klaren Tagen – um 15 Uhr bei blauem Himmel etwa 45° östlich von Nord mit der Sternfolie zu sehen sein mußte. Wenn sich die Bienen gedächtnismäßig danach richteten, mußten sie 135° nach links von diesem, im Norden sichtbar gemachten Muster weisen, also 45° südlich von West. Die Abweichung betrug 5°.

Ich konnte im Laufe des Septembers 12 solche Versuche durchführen. In 9 Fällen wiesen die Bienen eine bestimmte Richtung, die im Durchschnitt angenähert um 10° von der Richtung abwich, die bei blauem Himmel zu erwarten gewesen wäre. In 3 Fällen tanz-

<sup>1</sup> K. v. FRISCH, Naturwissenschaften 35, 18 (1948).

ten sie desorientiert. Zu diesen Zeiten wäre das erzeugte Muster bei blauem Himmel mit der Sternfolie nirgends zu sehen gewesen.

Es wird mich nicht wundern, wenn diese Mitteilung mit Zweifel aufgenommen wird. Denn sie besagt, daß die den Himmelsstellen zugeordneten Muster nicht nur kurzfristig, vom Ausflug bis zur Heimkehr, sondern über Tage im Gedächtnis behalten werden, und daß die Bienen hierbei – wenn ich so sagen darf – die Tageszeit einkalkulieren. Denn das Muster, das um 10 Uhr für den Nordhimmel bezeichnend ist, ist es um 12 Uhr keineswegs. Doch darf ich daran erinnern, daß die Bienen ein vorzüglich entwickeltes Zeitgedächtnis haben, dessen biologische Bedeutung sich hier von einer neuen Seite zeigt.

### 7. Die Sonne als Kompaß in unbekannter Landschaft

Die eben besprochenen Erfahrungen veranlaßten mich zur Durchführung eines Versuchs, den ich schon lange geplant aber immer hinausgeschoben hatte, weil ich an sein Gelingen doch nicht recht glaubte.

Die numerierten Bienen des Beobachtungsstocks in Brunnwinkl waren seit einer Reihe von Tagen auf einem Tischchen 200 m westlich vom Stock gefüttert worden. Ein wenig Anisöl auf der Unterlage des Futtertischchens gab der Stelle eine geruchliche Note. Am Morgen des 24. September 1949 wurde der Beobachtungsstock vor Flugbeginn von seinem bisherigen Platz an einen 5 km entfernten Platz gebracht, der durch den See vom früheren Flugbereich getrennt und den Bienen unbekannt war. Das Landschaftsbild war damit völlig verändert.

In den ausgedehnten Wiesenflächen um den neuen Aufstellungsort wurden 4 gleiche Futtertischchen aufgestellt, jedes 200 m vom Stock entfernt nach West, Ost, Nord und Süd. Auf jedes Tischchen setzten wir ein Zuckerwasserschälchen auf einer Unterlage mit zwei Tropfen Anisöl. Um 8.25 Uhr wurde der Stock geöffnet und die Bienen begannen vorzuspielen. In den folgenden 3 Stunden war bei jedem Tischchen ein Beobachter, der alle Bienen, die sich an das Schälchen setzten, sofort abfing. Eine Alarmierung weiterer Bienen war dadurch ausgeschlossen, alle Ankommende kamen aus eigenem Antrieb.

Von den 4 Plätzen war der südwärts gelegene dadurch begünstigt, daß ein mäßiger Südwind den Duft von dort in der Richtung zum Stock trug. Hier setzten sich in den 3 Beobachtungsstunden 5 von den nummerierten Bienen ans Schälchen, am Nord- und Osttischchen je eine, im Westen aber 20. Von den insgesamt 29 gezeichneten Bienen, die am vorangegangenen Nachmittag am Brunnwinkler Futterplatz im Westen des Stocks verkehrt hatten, waren 27 in der fremden Gegend wieder an einem Schälchen erschienen, davon 20 am Westplatz.

Nur die Sonne konnte ihnen hierbei als Kompaß gedient haben. Aber sie stand im Südosten, während sie sich bei den letzten Flügen zum Futterplatz am Tage zuvor dem westlichen Horizont genähert hatte. So lehrt auch dieser Versuch, daß die Bienen bei der Orientierung nach dem Sonnenstand die Tageszeit berücksichtigen.

### 8. Orientierung nach polarisiertem Licht bei Ameisen

SANTSCHI hat zuerst erkannt und überzeugend bewiesen, daß Ameisen die Stellung der Sonne oder des Mondes benutzen können, um sich zu orientieren und bei ihren Wanderungen eine bestimmten Richtung einzuhalten. Er entdeckte aber auch<sup>1</sup>, daß sie die gewählte Richtung selbst dann beibehalten können, wenn sie nur ein Stück blauen Himmels über sich sehen. Er glaubte, daß sie am hellen Tag die Sterne wahrnehmen könnten und sich nach ihnen richten. Ich sprach die Vermutung aus<sup>2</sup>, daß ein Versuch mit der Polarisationsfolie zu einer anderen Erklärung führen würde.

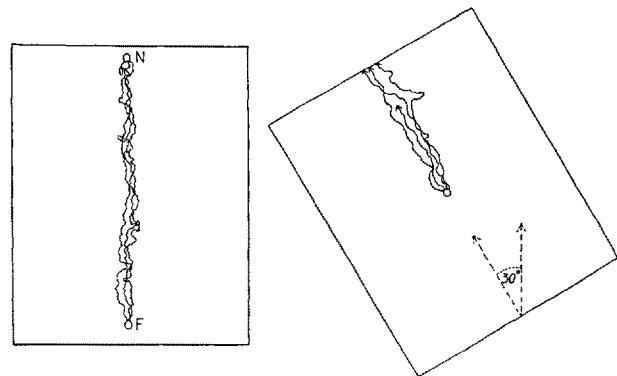


Abb. 20. Linkes Bild: Laufspuren dreier Ameisen unter der Polarisationsfolie, bei blauem Himmel, vom Nest N zum Futterschälchen F. Eine vierte Ameise nahm denselben, nicht verzeichneten Weg. Rechtes Bild: Rückweg der 4 Ameisen nach Versetzung des Schälchens und Drehung der Folie um 30°. Versuch von I. SCHIFFERER.

Solche Experimente sind inzwischen von meiner Schülerin ILSE SCHIFFERER an *Lasius niger* durchgeführt worden. In Abb. 20 sind die Laufspuren dreier Ameisen verzeichnet, die unter blauem Himmel, aber von einer Polarisationsfolie überdeckt, von ihrem Nest N zum Futtertischchen F marschierten. Eine vierte verfolgte denselben Weg, ohne daß die Spur nachgezeichnet werden konnte. Sodann wurde das Futtertischchen mit den 4 Ameisen seitlich versetzt; auf dem gefegten Sandboden fanden sie keine Geruchsspuren. Die Polarisationsfolie wurde, um 30° gedreht, zentral über das Schälchen gesetzt. Die Ameisen nahmen bei der Rückkehr die eingetragenen Wege.

Über Einzelheiten ihrer zahlreichen Versuche wird ILSE SCHIFFERER später selbst berichten. Das Beispiel

<sup>1</sup> F. SANTSCHI, Mém. Soc. vaudoise des Sci. nat. 137 (1923).

<sup>2</sup> K. v. FRISCH, Exper. 5, 142 (1949).

sollte nur zeigen, daß es sich bei der Orientierung nach polarisiertem Licht nicht um eine Spezialität der Bienen, sondern um eine weiter verbreitete Erscheinung handelt.

### Summary

(1) Bees returning home from a good source of honey inform their hive mates by means of tail-wagging dances as to the direction in which the feeding-place lies. When dancing on a horizontal surface they point directly thereto by a tail-wagging run in the given direction. They are able to orientate themselves by the position of the sun and can do this when they see only a piece of blue sky.

(2) The blue light of the sky is partially polarized, and its plane of vibration depends on the sun's position. When the plane of vibration is altered artificially, then the direction of the bees' dance is altered too.

(3) According to a hypothesis suggested by AUTRUM, the eight radially arranged sensory cells in each single eye (ommatidium) of the bee's compound eye might enable the analysis of polarized light.

(4) A model was constructed of radially arranged polaroid sheets (radial model) corresponding to the theoretically postulated situation. Upon regarding the blue sky through this artificial single bee's eye a characteristic pattern was observed for every part of the sky, which is dependent on the position of the sun and therefore changes with the time of day. If the bee is able to perceive the differences in pattern, it can orientate itself upon a piece of blue sky unambiguously in space according to the position of the sun.

(5) In parallel experiments with dancing bees and with the artificial bee's eye the latter, and likewise the beehive, was covered with likewise orientated polaroid sheets (covering sheets). The bees had a view through the sheet of a region of the sky toward which the artificial eye also was directed. The following was observed under these circumstances:—

(a) If the covering sheet is so directed that it does not alter the plane of vibration of the polarized light from the sky, then the bees under the sheet still point correctly to the direction of the feeding place. In the arti-

ficial eye the pattern is unchanged in this position of the covering sheet, exhibiting only a more marked contrast.

(b) When the pattern in the artificial eye is altered through the covering sheet, one usually finds this artificially produced pattern, once the covering sheet is removed, in some other part of the sky. Under a correspondingly orientated folio the bees point in a false direction. This is understandable on the supposition that under the covering sheet in their eye the same alteration of pattern occurs as in the artificial eye. In their dance they make the same angle to the direction where the altered pattern is shown as they have to take to the natural locus of the pattern in their flight to the feeding ground (cf. Fig. 14, 15).

(c) If the pattern produced with the covering sheet is not realized in any part of the sky without the covering folio, the bees dance disorientatedly.

(d) If the pattern is realized in two opposite parts of the sky, the bees point in two converse directions.

These experiments prove that, under the given circumstances, the plane of vibration of the polarized light of the sky determines the direction of the dances, and that the bee is able to analyse the polarization of the sky's light.

(6) Light from the clouds is not polarized. If one directs the artificial eye against a cloud surface, a pattern only appears when the covering sheet is in place. Under these conditions the bees only point in a certain direction when a cloud is made visible to them through a polarizing sheet. They then take the angle to the pattern presented that they would have to take to the locus of this pattern at the given time under a blue sky. This means that they retain the pattern in memory for days and take account of the alteration of its position with the time of day. In cases where the pattern shown would have been nowhere present under a blue sky at the given time of day, the bees danced disorientatedly.

(7) When transferred to an entirely different landscape, the bees sought their usual feeding ground for the most part in the correct direction. From this, too, it is evident that they utilize the sun's position as a compass and also take account of the time factor.

(8) Ants (*Lasius niger*) also possess the ability to orientate themselves according to the polarization of the light of the blue sky.