

Über die Wahrnehmung polarisierten Lichtes durch das Bienenauge*

Von K. v. FRISCH, M. LINDAUER und K. DAUMER**

I. Nachweis und Verbreitung einer Orientierung nach polarisiertem Licht. – II. Das Facettenauge als Analysator für polarisiertes Licht. – III. Widersprechende Ansichten. – IV. Neue Versuche zur Wahrnehmung der Schwingungsrichtung polarisierten Lichtes durch das Bienenauge.

I. Nachweis und Verbreitung einer Orientierung nach polarisiertem Licht

Im Schwänzeltanz zeigen die Bienen ihren Kameraden durch die geradlinige Laufstrecke der Tanzfigur (durch den «Schwänzellauf») die Richtung nach einer Futterquelle oder nach einer Niststätte. Als Bezugspunkt für diese Richtungsangabe dient die Sonne. Auf der vertikalen Wabenfläche im Inneren des Bienenstockes wird der Sonnenwinkel (= Winkel zwischen Azimut der Sonne und Azimut des Zieles) den Stockgenossen als Winkel zur Lotlinie demonstriert. Das Transponieren auf das Sinnesgebiet der Schwereempfindung ermöglicht die Verständigung im Finsternen. Am Licht und auf waagrechtem Boden, zum Beispiel vor dem Flugloch oder, wie bei den folgenden Versuchen, auf der Wabenfläche eines horizontal gelegten Beobachtungsstockes, hält die Biene beim Schwänzellauf den gleichen Winkel zur Sonne ein wie zuvor beim Flug vom Stock zum Futterplatz und weist so direkt nach dem Ziel.

Wenn man die horizontale Wabe so abschirmt, dass die Bienen keinen Himmel sehen, so tanzen sie desorientiert; die Schwänzelläufe zeigen wechselnd nach allen möglichen Richtungen. Gibt man den Blick nach der Sonne frei, so tanzen sie sofort richtig. Sie zeigen aber auch dann genau nach dem Ziel, wenn man ihnen nur ein kleines Fleckchen blauen Himmels sichtbar macht (Abb. 1). Daraus war zu schliessen, dass sie sich nach der Schwingungsrichtung des linear polarisierten blauen Himmelslichtes orientieren können, die ja vom Sonnenstand abhängig ist¹.

Diese Vermutung liess sich durch weitere Versuche beweisen: Die Anordnung war entsprechend Abbildung 1, doch wurde den Bienen ein erweitertes Blickfeld zu blauem Himmel freigegeben, mit einem Sehwinkel von etwa 40° in der Breite und 30° in der Höhe.

Über den Tänzerinnen befand sich eine drehbare Polarisationsfolie. Wurde diese so eingestellt, dass die Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes am sichtbaren Himmelsbereich unverändert blieb, so zeigten die Tänze richtig nach dem Ziel. Durch Drehung der Folie nach rechts oder links wurden sie nach rechts bzw. links um einen entsprechenden Winkel abgelenkt. Wurde den Bienen am sichtbaren Himmelsfleck durch die Folie eine Schwingungsrichtung vorgetäuscht, die zur Zeit an einer anderen Himmelsstelle verwirklicht war, so zeigten sie mit Präzision nach einer falschen Richtung, denn sie hielten genau den Tanzwinkel ein, der für jene andere Himmelsstelle richtig gewesen wäre. Wurde

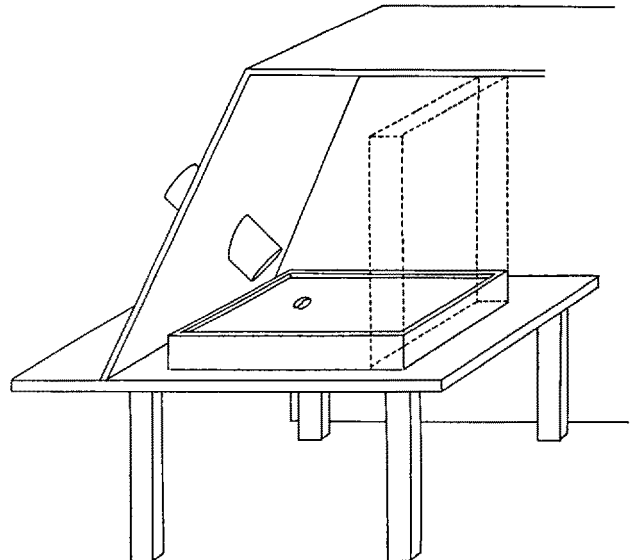


Abb. 1. Beobachtungs-Bienenstock, horizontal gelegt (normale Stellung punktiert eingetragen). Der Stock ist nach allen Seiten abgeschirmt. Wenn die Biene von ihrem Tanzplatz (im Bilde angedeutet) durch das eingesetzte Rohr blauen Himmel sieht, tanzt sie richtig

* Mit Unterstützung der Rockefeller Foundation.

** Zoologisches Institut der Universität München.

¹ K. v. FRISCH, *Naturwissenschaften* 35, 12, 38 (1948).

durch die Folienstellung eine Schwingungsrichtung gezeigt, die zur Zeit am Himmel nirgends verwirklicht war, so tanzten die Bienen desorientiert. Wurde den Tänzerinnen ein Polarisationsmuster gezeigt, das an zwei einander gegenüberliegenden Stellen des Himmels gegeben war, so wiesen sie abwechselnd nach zwei spiegelbildlichen Richtungen, zwischen denen sie – ohne die Hilfe von Landmarken – keine Unterscheidung treffen konnten^{2,3}.

Auch beim freien Flug steuern die Bienen nach der Sonne und dem polarisierten Himmelslicht. Sie tun es nicht nur kurzfristig, um geradlinig zu fliegen, sondern sie können zu jeder Stunde eine bestimmte, gedächtnismässig bekannte Kompassrichtung einschlagen, indem sie die Tageszeit berücksichtigen und den Lauf der Sonne einrechnen. Wie bei den Tänzen kann die Sonne durch den Anblick des blauen Himmels ersetzt werden. Bei einer Richtungsdressur im Schatten eines Bergrückens war für die sammelnden Bienen *nur* blauer Himmel sichtbar. Trotzdem gaben sie nach der Heimkehr bei ihren Tänzen auf der vertikalen Wabe die Richtung nach dem Ziel an. Als der Stock am folgenden Tag in einer weit entfernten fremden Landschaft aufgestellt wurde, flogen sie in der andressierten Kompassrichtung⁴.

Seit für Bienen der Nachweis für eine Orientierung nach polarisiertem Licht erbracht war², wurde eine solche auch bei zahlreichen anderen Arthropoden festgestellt⁵. Das gilt für folgende Formen:

1. *Spinnetiere*: Trichterspinnne, *Agelena*⁶; Uferspinne, *Arctosa*⁷⁻⁹; Wassermilben, *Hydracarina*¹⁰.

2. *Krebse*: Phyllopoda: *Daphnia*¹¹, *Daphnia*, *Sida*, *Simocephalus*, *Leptodora* u. a. Cladoceren^{10,12}. – Anostraca: *Artemia* (STOCKHAMMER¹³, S. 32). – Mysidacea: *Mysidium*^{14,12}. – Isopoda: *Tylos*^{15,16}. – Amphipoda: *Talitrus*¹⁷⁻²⁰.

3. *Insekten*: Rhynchota: *Velia*²¹. – Hymenoptera: Neben der Honigbiene andere *Apis*-arten²², die stachellose Biene *Trigona*²³, die solitären Bienen *Andrena* und *Halictus*²³, ferner *Bombus* und *Vespa*²³, Ameisenarten der Gattung *Lasius*^{24,25}, *Myrmica*^{26,27}, *Formica*, *Tetramorium*, *Tapinoma*²⁸, *Camponotus*²³, *Neodiprion*-Larven²⁹. – Coleoptera: Scarabaeidae: *Geotrupus*³⁰ und *Melolontha*³¹⁻³³. Carabidae: *Dyschirius*³⁴. Tenebrionidae: *Phaleria*³⁵. – Trichoptera: *Neureclipsis*-Larven (STOCKHAMMER¹³, S. 33). – Lepidoptera: verschiedene Schmetterlingsraupen^{29,36}. – Diptera: *Drosophila*^{37,38}; *Sarcophaga*³⁹.

Diese Fälle sind untereinander nicht gleichwertig. Die Orientierung kann von zweierlei Art sein:

1. Ähnliche Leistungen wie bei Bienen wurden von PARDI und PAPI^{17,18} für das Krebschen *Talitrus* nachgewiesen. Es lebt in der Gezeitenzone des Meeres. Wenn es landeinwärts oder auf das Wasser hinaus vertragen wird, schlägt es die Kompassrichtung zur Küste ein, wobei es sich nach dem Sonnenstand oder, bei verdeckter Sonne, nach dem polarisierten Licht orientiert.

Die Fähigkeit, mittels einer inneren Uhr und unter Einrechnung des Sonnenlaufes eine biologisch bedeutsame Kompassrichtung nach dem polarisierten Himmelslicht zu steuern, ist auch erwiesen für die Landassel *Tylos latreillii*^{15,16}, für die Wolfsspinnne *Arctosa perita*⁷⁻⁹, für verschiedene Käfer (*Dyschirius*³⁴, *Phaleria*³⁵), für die Waldameise *Formica*²⁸. Bei anderen Ameisen, beim Mistkäfer und bei der Trichterspinnne ist ein Einkalkulieren der Tageszeit bisher nicht erwiesen, wohl aber das Einhalten einer geraden Richtung oder das Finden des Rückweges kurz nach dem Hinweg mit Hilfe des polarisierten Lichtes: *Lasius*^{24,25}, *Geotrupes*³⁰, *Agelena*⁶. Gemeinsam ist allen diesen Fäl-

² K. v. FRISCH, Exper. 5, 142 (1949).

³ K. v. FRISCH, Exper. 6, 210 (1950).

⁴ K. v. FRISCH und M. LINDAUER, Naturwissenschaften 41, 245 (1954).

⁵ VERKHOVSKAYA fand schon 1940 (Bull. Soc. Natural. Moscou, S. Biol. [N. S.] 49, 101), dass *Daphnia* und *Drosophila* in positiv phototaktischer Stimmung ein Strahlenbündel von polarisiertem Licht merklich stärker aufsuchen als ein solches von nicht polarisiertem Licht und gleicher Intensität. Eine Fähigkeit, die Schwingungsrichtung polarisierten Lichtes zu analysieren, war durch diese Versuche nicht erwiesen und auch von der Verfasserin nicht behauptet worden.

⁶ P. GÖRNER, Z. vergl. Physiol. 41, 111 (1958).

⁷ F. PAPI, Z. vergl. Physiol. 37, 230 (1955).

⁸ F. PAPI, Z. vergl. Physiol. 41, 481 (1959).

⁹ F. PAPI, L. SERETTI und S. PARRINI, Z. vergl. Physiol. 39, 531 (1957).

¹⁰ E. R. BAYLOR und F. SMITH, Amer. Naturalist 87, 97 (1953).

¹¹ B. ECKERT, Československa Biol. 2, 76 (1953).

¹² T. H. WATERMAN, Z. vergl. Physiol. 43, 149 (1960).

¹³ K. STOCKHAMMER, Ergebn. Biol. 21, 23 (1959).

¹⁴ R. BAINBRIDGE und T. H. WATERMAN, J. exp. Biol. 34, 342 (1957).

¹⁵ L. PARDI, Boll. Istit. Museo zool. Univ. Torino 4, No. 11 (1953/54).

¹⁶ L. PARDI, Z. Tierpsych. 11, 175 (1954).

¹⁷ L. PARDI und F. PAPI, Naturwissenschaften 39, 262 (1952).

¹⁸ L. PARDI und F. PAPI, Z. vergl. Physiol. 35, 459 (1953).

¹⁹ F. PAPI und L. PARDI, Z. vergl. Physiol. 35, 490 (1953).

²⁰ L. PARDI und M. GRASSI, Exper. 11, 202 (1955).

²¹ G. BIRUKOW, Z. Tierpsychol. 13, 463 (1956).

²² M. LINDAUER, Z. vergl. Physiol. 38, 521 (1956).

²³ UNA F. JACOBS-JESSEN, Z. vergl. Physiol. 41, 597 (1959).

²⁴ ILSE SCHIFFERER in v. FRISCH³, S. 220.

²⁵ J. D. CATHY, Behaviour 3, 275, 304 (1951).

²⁶ D. M. VOWLES, Nature 166, 282 (1950).

²⁷ D. M. VOWLES, J. exp. Biol. 31, 341 (1954).

²⁸ R. JANDER, Z. vergl. Physiol. 40, 162 (1957).

²⁹ W. G. WELLINGTON, C. R. SULLIVAN und G. W. GREEN, Canad. J. Zool. 29, 330 (1951).

³⁰ G. BIRUKOW, Naturwissenschaften 40, 611 (1953).

³¹ A. COUTURIER und P. ROBERT, C. R. Acad. Sci., Paris 242, 3121 (1956).

³² A. COUTURIER und P. ROBERT, Bull. Soc. Hist. nat., Colmar 47, [4^e sér.] 4, 27 (1956).

³³ A. COUTURIER und P. ROBERT, C. R. Acad. Sci., Paris 245, 2399 (1957).

³⁴ F. PAPI, Atti Soc. toscana Sci. nat. Pisa Mem. 62 B, 83 (1955).

³⁵ L. PARDI, Boll. Istit. Museo zool. Univ. Torino 5, Nr. 1 (1955/56).

³⁶ W. G. WELLINGTON, C. R. SULLIVAN und W. R. HENSON, Canad. Ent. 86, 529 (1954).

³⁷ G. C. STEPHENS, M. FINGERMAN und F. A. BROWN, Anat. Rec. 113, 559 (1952).

³⁸ G. C. STEPHENS, M. FINGERMAN und F. A. BROWN, Ann. ent. Soc. Amer. 46, 75 (1953).

³⁹ W. G. WELLINGTON, Nature 172, 1177 (1953).

len das Vermögen, sich auf Grund von Erfahrung und Gedächtnis auf einen beliebigen Winkel zur Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes auf wenige Grade genau einzustellen (menotaktische Orientierung nach polarisiertem Licht).

2. Auf einer primitiveren Stufe steht das Verhalten von *Daphnia*¹¹ und anderen Cladoceren¹⁰, *Mysidium*¹⁴, Wassermilben¹⁰, *Drosophila*^{37,38}, manchen Hymenopteren²³. Diese Tiere stellen sich in einem konstanten Winkel zur Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes ein, meist senkrecht zu ihr, manchmal auch parallel zu ihr oder diagonal unter 45°. Solche Orientierungsweise entspricht der einfachen phototaktischen Einstellung zu einer Lichtquelle (*Tropotaxis*).

Die beiden Orientierungsweisen schliessen sich nicht gegenseitig aus. BIRUKOW²⁰ erwähnt beim Mistkäfer alle beide. JACOBS-JESSEN²³ konnte nachweisen, dass bei der Honigbiene und bei der Waldameise statt der schon lange bekannten menotaktischen Orientierung unter gewissen Bedingungen eine Einstellung in konstantem Winkel zur Schwingungsrichtung vorkommt, wobei letztere auch ohne jede vorangegangene Erfahrung auftritt, also angeboren ist.

II. Das Facettenauge als Analysator für polarisiertes Licht

AUTRUM sprach als erster die Hypothese aus, dass die Analyse des polarisierten Lichtes in den Sinneszellen des Facettenauges erfolgt. Auf dem Querschnitt durch ein Einzelauge sind sie sternförmig um seine Längsachse angeordnet (vgl. Abb. 2). Wenn sie das durchtretende Licht polarisieren, und zwar – ihrer Stellung entsprechend – mit verschiedener Schwingungsrichtung, sollten sie als Radiäranalysator wirken. Die Annahme wurde durch *elektrophysiologische Versuche* an Fliegen- und Bienenäugen gestützt⁴⁰:

Die Höhe der durch Lichtblitze ausgelösten Potentiale ist von der Lichtintensität abhängig. Drehung eines vorgeschalteten Polarisationsfilters hatte keinen Einfluss auf die Höhe der Belichtungspotentiale. Daraus folgt, dass den Sinneszellen eines Ommatidiums kein gemeinsamer Polarisator (Cornea, Kristallkegel) vorgeschaltet ist. Doch liess sich zeigen, dass polarisiertes Licht einen stärkeren Effekt hat als unpolarisiertes Licht von gleicher Intensität. Diese Erscheinung wird verständlich, wenn die Sinneszellen das Licht, das sie in ihrer Längsrichtung durchsetzen, polarisieren (Abb. 2). Wenn dann die Schwingungsrichtung von einfallendem polarisiertem Licht in einer Sinneszelle mit deren eigener Schwingungsrichtung übereinstimmt, muss ein grösserer Helligkeitseffekt entstehen als durch unpolarisiertes Licht gleicher Intensität. Dass dafür die anders orientierten Sinneszellen geringere Potentiale ergeben, ist belanglos, weil für den Gesamteffekt jeweils das grösste Potential massgebend ist.

Nach dieser Theorie entsteht durch polarisiertes Licht in jedem Ommatidium ein Helligkeitsmuster, dessen Verteilung auf die Sinneszellen von der Schwin-

gungsrichtung und dessen Kontrastreichtum vom Polarisationsgrad abhängt. Da die Sinneszellen durch getrennte Nervenfasern abgeleitet werden, ist die Voraussetzung für eine zentrale Auswertung gegeben.

BAYLOR und KENNEDY⁴¹ haben – ohne nähere Angaben über ihre Methode – widersprechende Befunde mitgeteilt. AUTRUM vermutet, dass sie gewisse Fehlerquellen nicht beachtet haben (mündliche Mitteilung). Er wird an anderer Stelle darauf eingehen. LÜDTKE⁴² konnte die Angaben von AUTRUM und STUMPF mit kritischer Methode für das Bienenauge bestätigen. Bei *Notonecta* fand er Abweichungen, die offensichtlich mit der anderen Stellung der Sinneszellen in den Ommatidien dieser Augen zusammenhängen.

Auf einem anderen Wege kam auch STOCKHAMMER^{43,13} zu der Überzeugung, dass der Analysator für polarisiertes Licht in den Sinneszellen lokalisiert ist. Seine *polarisationsoptischen Untersuchungen* beweisen, dass im dioptrischen Apparat (Cornea und Kristallkegel) der Facettenaugen von Insekten kein Analysator vorhanden ist⁴⁴. Die Sehtäbchen der Sinneszellen fand er in der natürlichen Durchgangsrichtung des Lichtes stets doppelbrechend (vgl. auch S. 293). Messungen der Schwingungsrichtungen an zahlreichen Fliegenäugen ergaben in bester Übereinstimmung mit AUTRUMS Theorie eine Abhängigkeit von der Stellung der Sinneszellen, wie sie in Abbildung 2 für die Strahlen mit kleinerer Brechzahl schematisch dargestellt ist.

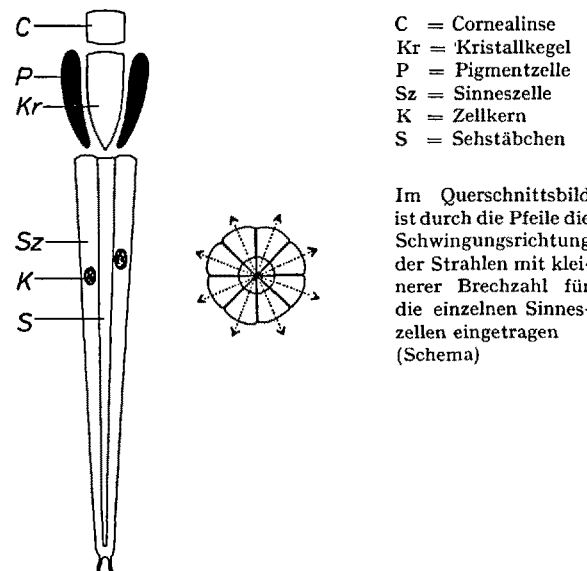


Abb. 2. Facettenauge; Links Längsschnitt durch ein Einzelauge, rechts Querschnitt durch die Gruppe seiner Sinneszellen

⁴⁰ H. AUTRUM und H. STUMPF, Z. Naturf. 5b, 116 (1950).

⁴¹ E. R. BAYLOR und D. KENNEDY, Anat. Rec. 132, 411 (1958).

⁴² H. LÜDTKE, Z. vergl. Physiol. 40, 329 (1957).

⁴³ K. STOCKHAMMER, Z. vergl. Physiol. 38, 30 (1956).

⁴⁴ Zu dem gleichen Ergebnis kam VOWLES²⁷ (Teil II, S. 371) bei seinen Untersuchungen an Ameisen.

Damit die Doppelbrechung in den Sehstäben zu einer Analyse des polarisierten Lichtes führt, muss entweder einer der beiden Strahlen (durch Brechung oder Reflexion) eliminiert werden (Nikol-Prinzip) oder einer der beiden Strahlen vom Sehstoff stärker absorbiert werden als der andere (dichroitische Absorption). Was in den Sinneszellen der Facettenaugen geschieht, konnte bisher nicht einwandfrei beobachtet werden. MENZER und STOCKHAMMER⁴⁵ entwickelten eine Theorie, nach welcher jedes Sehstäbchen ähnlich wie ein Nikolsches Prisma wirken würde. Auf Grund eingehender Untersuchungen ist aber STOCKHAMMER⁴³ von dieser Annahme wieder abgekommen⁴⁶. Wahrscheinlicher ist, dass die Analyse der Schwingungsrichtung durch den in den Sehstäbchen eingelagerten *Sehstoff* infolge *dichroitischer Absorption* erfolgt^{47, 48}. Wenn eine solche bisher nicht deutlich nachzuweisen war⁴⁷, so könnte doch nach DE VRIES und KUIPER⁴⁸ schon ein sehr geringfügiger Effekt, der mit den bisher angewandten Mitteln nicht nachweisbar ist, physiologisch wirksam sein. Überdies ist zu bedenken, dass sich die Untersuchungen bisher auf den Bereich des sichtbaren Lichtes beschränkt haben; Bienen sind aber für Ultraviolett sehr empfindlich⁴⁹, und sie richten sich bei der Orientierung am blauen Himmel nur nach den kurzwelligen Strahlen⁵⁰.

Die Vorstellung, dass die Rosette der Sehstäbchen im Ommatidium eine radiär ausgerichtete Polarisation des Lichtes bewirkt und so zum Analysator für die Schwingungsrichtung von einfallendem polarisiertem Licht wird, erhielt in den letzten Jahren eine weitere kräftige Stütze durch *elektronenmikroskopische Untersuchungen*. Es liessen sich in den Sehstäbchen der Facettenaugen streng geordnete Feinstrukturen nachweisen, deren Orientierung in den einzelnen Sinneszellen jeweils ihrer radiären Stellung entspricht. Die Annahme liegt sehr nahe, dass sie die morphologische Grundlage bilden für eine geordnete Einlagerung der Sehstoffmoleküle und hiermit für eine dichroitische Absorption (¹³, S. 51, ⁵¹⁻⁵⁵).

III. Widersprechende Ansichten

Obwohl die elektrophysiologischen, polarisationsoptischen und zytologischen Ergebnisse in bester Harmonie darauf hinweisen, dass der gesuchte Analysator für polarisiertes Licht in den Sehstäbchen der Ommatidien liegt, wird dies von verschiedenen Seiten bezweifelt. Die widersprechenden Meinungen sind im wesentlichen von zweierlei Art.

1. Der Analysator sei nicht in den Sinneszellen, sondern im *dioptrischen Apparat* gegeben. WATERMAN⁵⁶ fand solches bei *Limulus*, aber nur für schräg einfallendes Licht. Die Erklärung ist vermutlich in den monströsen Fortsätzen der Corneafacetten dieser sonderbaren

Augen zu suchen (vgl. STOCKHAMMER¹³, S. 48). Da bei *Limulus* keine Reaktionen auf polarisiertes Licht bekannt sind, kann der Fall hier ausser Betracht bleiben. STEPHENS, FINGERMAN und BROWN^{37, 38}, BERGER und SEGAL⁵⁷ und BAYLOR und SMITH¹⁰ vermuten auf Grund theoretischer Überlegungen, dass die spontane Einstellung zur Schwingungsrichtung polarisierten Lichtes bei Krebschen und bei *Drosophila* (vgl. S. 291) durch das dioptrische System zustande komme. Nach STOCKHAMMER (¹³, S. 45, 48) ist diese Annahme bei Insekten, deren Augenoptik eingehend untersucht ist, unzutreffend und auch bei anderen Arthropoden, wie Wassermilben und Cladoceren, unwahrscheinlich und durch nichts begründet.

2. Die Reaktionen auf polarisiertes Licht seien nicht auf eine Analyse der Schwingungsrichtung durch das Auge, sondern auf ein *Helligkeitsmuster der Umgebung* zurückzuführen, das seinerseits durch das polarisierte Licht hervorgerufen wird. Die Tiere würden sich zu diesem Helligkeitsmuster phototaktisch einstellen.

Die Ansicht wurde durch BAINBRIDGE und WATERMAN⁵⁸ für einen Wasserbewohner, das Krebschen *Mysidium*, durch die Beobachtung begründet, dass eine spontane Einstellung in bestimmtem Winkel zur Schwingungsrichtung nur in *trübem* Wasser mit Sicherheit festzustellen sei, wobei durch Streuung des von oben einfallenden polarisierten Lichtes ein Helligkeitsmuster entstehe. Nachdem WATERMAN¹² mit verbesserter Methodik zeigen konnte, dass sich Mysiden und besonders gut Daphnien auch in *klarem* Wasser gerichtet einstellen, wirkt diese Auffassung als alleinige Erklärung der Reaktion nicht mehr überzeugend.

BAYLOR und SMITH⁵⁹ und BAYLOR⁶⁰ sind der Meinung, dass man auch für Bienen auf die Annahme eines

⁴⁵ G. MENZER und K. STOCKHAMMER, Naturwissenschaften **38**, 190 (1951).

⁴⁶ Nach DE VRIES und KUIPER⁴⁸ (S. 199) soll STOCKHAMMER in seiner späteren Arbeit⁴³ diese Theorie nicht mehr erwähnt haben. Das ist nicht richtig. Man findet bei ihm S. 67 klar ausgesprochen, dass und warum die frühere Ansicht von ihm nicht aufrecht erhalten wird.

⁴⁷ HL. DE VRIES, A. SPOOR und R. JIELOF, Physica, Amsterdam **19**, 419 (1953).

⁴⁸ HL. DE VRIES und J. W. KUIPER, Ann. N. Y. Acad. Sci. **74**, 196 (1958).

⁴⁹ K. DAUMER, Z. vergl. Physiol. **38**, 413 (1956).

⁵⁰ K. v. FRISCH, Sitz.-Ber. Bayer. Ak. Wiss. math. nat. Kl. f. 1953, p. 197, München (1954).

⁵¹ H. FERNANDEZ-MORAN, Nature **177**, 742 (1956).

⁵² H. FERNANDEZ-MORAN, Exp. Cell. Res., Suppl. **5**, 586 (1958).

⁵³ T. H. GOLDSMITH und D. E. PHILPOTT, J. biophys. biochem. Cytol. **3**, 429 (1957).

⁵⁴ J. J. WOLKEN, J. CAPENOS und A. TURANO, J. biophys. biochem. Cytol. **3**, 441 (1957).

⁵⁵ R. DANNEEL und B. ZEUTZSCHEL, Z. Naturf. **12b**, 580 (1957).

⁵⁶ T. H. WATERMAN, Proc. nat. Acad. Sci., Wash. **40**, 258 (1954).

⁵⁷ P. BERGER und M. J. SEGAL, C. R. Acad. Sci., Paris **234**, 1308 (1952).

⁵⁸ R. BAINBRIDGE und T. H. WATERMAN, J. exp. Biol. **35**, 487 (1958).

⁵⁹ E. R. BAYLOR und F. E. SMITH, Anat. Rec. **132**, 411 (1958).

⁶⁰ E. R. BAYLOR, J. exp. Biol. **36**, 369 (1959).

Analysators im Auge verzichten könne und dass ihre Orientierung nach der Schwingungsrichtung polarisierten Lichtes auf ein durch dieses bewirktes Helligkeitsmuster des Untergrundes zurückgeführt werden könnte; DE VRIES und KUIPER⁴⁸ schlossen sich dieser Auffassung an; KALMUS⁶¹ vertritt für die orientierten Tänze bei unseren Versuchen unter blauem Himmel die gleiche Meinung. Sie stützt sich auf folgende Versuche:

KALMUS⁶¹ setzte ein Insekt (z. B. *Drosophila*) in ein Uhrschildchen mit schwarzem Boden und beleuchtete es von oben durch eine Folie mit polarisiertem Licht. Die Anordnung war durch einen schwarzen Zylinder seitlich abgeschirmt. Die Tiere beantworteten eine Drehung des Polaroids mit entsprechenden optomotorischen Reaktionen. Auf hellem Untergrund waren die Reaktionen schwach oder sie blieben ganz aus. Für das menschliche Auge ist unter solchen Bedingungen bei Betrachtung schräg von seitlich oben auf dem schwarzen Grund – aber *nicht auf hellem Untergrund* – ein Reflexionsmuster deutlich erkennbar: in der Ebene, die durch die Einfallsrichtung des Lichtes und durch die Beobachtungsrichtung bestimmt ist, zeigt die Reflexion ein Minimum, wenn die Schwingungsrichtung des einfallenden Lichtes in der gleichen Ebene liegt und ein Maximum senkrecht dazu. Eine Drehung des Polaroids bedeutet daher die Drehung eines Lichtbandes auf dunklem Grunde, und der optomotorische Effekt ist eine Reaktion auf die Bewegung des Lichtbandes.

BAYLOR und SMITH suchten mit einer ähnlichen Anordnung ihre theoretische Auffassung⁵⁹ durch Versuche an Bienen zu stützen (zitiert nach KALMUS⁶²): sie liessen die Tiere in eine mit Glas bedeckte flache Kammer laufen, die nur durch linear polarisiertes Licht von oben beleuchtet war. Bienen, welche durch die Kammer liefen, stellten sich dabei bevorzugt rechtwinklig zur Schwingungsrichtung ein, wenn der Boden der Kammer mit schwarzem, reflektierendem Papier bedeckt war, während sie über weissem Papier keine bestimmte Richtung bevorzugten.

KALMUS und BAYLOR und SMITH haben hiermit gezeigt, dass Insekten auf polarisiertes Licht indirekt, über ein Reflexionsmuster, ansprechen können. Aber es geschieht dies unter Bedingungen, die KALMUS⁶² selbst als «experimentellen Artefakt» bezeichnet. Das Tier reagiert auf ein Helligkeitsmuster, das nur bei der unnatürlichen Versuchsanordnung so auffällig in Erscheinung tritt. In seiner späteren Arbeit sagt KALMUS⁶² selbst, es sei schwierig, die Orientierung der Bienen nach dem blauen Himmel in gleicher Weise zu erklären. Übrigens haben schon STEPHENS, FINGERMAN und BROWN³⁸ bei ihrem Versuch, die Spontan-Einstellung von *Drosophila* durch Vorgänge am dioptrischen Apparat zu verstehen, darauf hingewiesen, dass die Reaktionen der Honigbiene für eine solche Deutung zu komplex seien.

Wenn BAYLOR und SMITH⁵⁹ trotzdem glauben, bei Bienen auf die Annahme eines intraokularen Analysators verzichten zu können, so übersehen sie die völlig andersartigen Bedingungen bei der Orientierung der tanzenden Bienen gegenüber ihrer eigenen Versuchsanordnung. Sie beobachteten die Vorgänge in total polarisiertem Licht, den Tänzerinnen genügt schon ein geringer Grad der Polarisation und als Quelle derselben irgendwo ein kleines Fleckchen blauen Himmels; sie benützten als Untergrund eine spiegelnde schwarze Fläche, auf der Tanzwabe befinden sich aber dicht gedrängt und in ständiger Bewegung Bienen, an deren Körpern sich ein Polarisationsmuster des Himmels unmöglich so klar spiegeln kann, dass sich die Tänzerinnen präzise danach ausrichten könnten; und sollte wirklich ein erkennbares Helligkeitsmuster entstehen, so *könnte es von der Tänzerin gar nicht wahrgenommen werden*, da sie ja nicht auf einem Postament über den anderen Bienen tanzt, sondern mitten im Gewühl der Kameraden, durch die ihr der Ausblick nach seitlich und schräg nach unten genommen ist.

Und wie sollten die frei fliegenden Bienen an der Landschaft unter sich ein Helligkeitsmuster sehen, das die Polarisation am Himmelsgewölbe getreu spiegelt?

DE VRIES und KUIPER⁴⁸ haben sich der Meinung von BAYLOR und SMITH ohne Kritik angeschlossen. Sie selbst bringen gegen eine Analyse des polarisierten Lichtes durch das Facettenauge zwei Argumente vor:

1. (S. 199⁴⁸). Bei Wiederholung der Versuche STOCKHAMMERS an frischem Augenmaterial hätten sie niemals die von ihm beobachtete Doppelbrechung in den Sechstäbchen nachweisen können. STOCKHAMMER sandte mir dazu folgende Stellungnahme: «Der Gegensatz dürfte sich durch die Anwendung verschiedener Methodik erklären. Die holländischen Autoren untersuchten Gefrierschnitte von unfixiertem Material, ich hingegen sowohl Gefrierschnitte von fixierten Sehorganen als auch Präparate von frischen Augen, die weder fixiert noch gefroren waren. Da die Sechstab-Doppelbrechung in Frischpräparaten von mehr als 100 verschiedenen Insektenarten beliebig oft reproduzierbar gefunden wurde, besteht kein Grund zur Annahme, dass die Doppelbrechung ein Artefakt sei. Wahrscheinlich beruht der Misserfolg der holländischen Autoren auf Dislokationen der submikroskopischen Elemente, die in unfixierten und ungefrorenen Augen nicht eintreten und in den Gefrierschnitten von fixierten Augen durch Koagulation oder ähnliche Vorgänge während der Fixierung vermieden werden. Elektronenoptische Beobachtungen von SJOESTRAND (1956 in G. OSTER und A. W. POLLISTER, *Physical Techniques in Biological Research* 3, 241, New York, Acad. Press) an Vertebratensehstäben weisen auf diese Möglichkeit hin.»

⁶¹ H. KALMUS, *Nature* 182, 1526 (1958).

⁶² H. KALMUS, *Nature* 184, 228 (1959).

2. (S. 202⁴⁸). Setzt man ein Insekt in das Zentrum einer Kreisscheibe, die an der Peripherie von einem vertikalen schwarz-weißen Streifenmuster umgeben ist, so beantwortet es bekanntlich eine Drehung des Streifenmusters mit optomotorischen Reaktionen. Die Autoren ersetzten die schwarz-weißen Streifen durch Polaroidstreifen mit abwechselnd horizontaler und vertikaler Schwingungsrichtung, die für unser Auge gleiches Aussehen hatten, aber bei Betrachtung durch eine Polarisationsfolie natürlich abwechselnd schwarz und hell erschienen. Die Insekten zeigten bei Drehung keine optomotorische Reaktion.

DE VRIES und KUIPER haben leider übersehen, dass ja dem Insektenauge kein Polaroid vorgelagert ist. Nur in diesem Falle wäre zu erwarten, dass die Drehung der Folienstreifen wie die Drehung eines Schwarz-Weiss-Zaunes wirkt (Abb. 3a). Wie oben auseinander-gesetzt wurde, ist anzunehmen, dass die Sinneszellen eines jeden Ommatidiums das Licht in verschiedener Richtung polarisieren (Abb. 2). Was dann beim Einfall polarisierten Lichtes geschieht, kann man anschaulich machen, indem man Dreiecke aus Polarisationsfolien in einer Anordnung, wie sie den Sinneszellen im Ommatidium entspricht, zu einer »Sternfolie« zusammensetzt (v. FRISCH³). Dabei ist für unseren Fall noch zu beachten, dass die Ommen mikroskopisch klein und die Streifen jedenfalls viel grösser waren (es werden keine Masse angegeben). Bei der Drehung des Streifenmusters muss beim Übergang von einem Streifen zum nächsten das Helligkeitsmuster der Sternfolie plötzlich um 90° umspringen und beim nächsten Wechsel um

90° zurückspringen (Abb. 3b). Es ist klar, dass hierbei eine Bewegungsrichtung nicht erkennbar wird. Der negative Ausfall der Versuche von DE VRIES und KUIPER spricht also nicht gegen unsere Theorie, sondern war vielmehr zu erwarten.

Ob eine Orientierung nach polarisiertem Licht durch Reflexionsmuster *unter natürlichen Bedingungen* überhaupt vorkommt, hat unseres Wissens noch niemand geprüft. Keinesfalls kann die Orientierung der Bienen bei ihren Tänzen und bei ihren Trachtflügen auf solche Weise erklärt werden. Da aber diese Meinung auf Grund der Angaben von KALMUS und von BAYLOR und SMITH Anhänger gefunden hat, haben wir sie durch neue Versuche überprüft.

IV. Neue Versuche zur Wahrnehmung der Schwingungsrichtung polarisierten Lichtes durch das Bienenauge

1. Partielle Ausschaltung des Facettenauges⁶³

Wir wollen wissen, ob Bienen die Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes am blauen Himmel *über sich* oder an einem Reflexionsmuster *unter sich* ablesen. Theoretisch kann man das leicht entscheiden, indem man einmal die oberen Hälften und einmal die unteren Hälften beider Facettenaugen durch Bedecken mit schwarzen Kappen ausschaltet und dann prüft, ob die Tänze auf der horizontalen Wabe angesichts von blauem Himmel richtig orientiert sind oder nicht. Praktisch scheitert das Experiment daran, dass so behandelte Bienen nicht mehr nach Hause finden oder, wenn es ihnen gelingt, sich bald darauf rettungslos verirren. Immerhin hatten schon diese Versuche ein bemerkenswertes Resultat.

Technik. Am Futterplatz, 200 m westlich vom Beobachtungsstock, verkehrt eine Anzahl von nummerierten Bienen, die mit der Lage des Platzes seit mehreren Tagen vertraut sind. Versuche werden natürlich nur bei blauem Himmel gemacht. Eine am Zuckerwasser saugende Biene wird mit einer Pinzette vorsichtig abgefangen und in einem Gläschen mit CO₂ betäubt. Zum Bedecken der Augenteile wird eine Mischung von alkoholischer Schellacklösung und feinstem Kienruss mit einem Pinselchen aufgetragen⁶⁴. Das Haften der Kappe wird durch die Behaarung der Augen begünstigt. Da aber die Bienen gleich nach dem Erwachen energische Säuberungsversuche machen, muss man entweder ihre Beine durch einen Faden fesseln oder die Narkose verlängern bis die Schellackkappe nach etwa 5 Minuten erhärtet ist. Manchmal findet man trotzdem später eine Kratzspur. Nachherige Kontrolle ist unerlässlich.

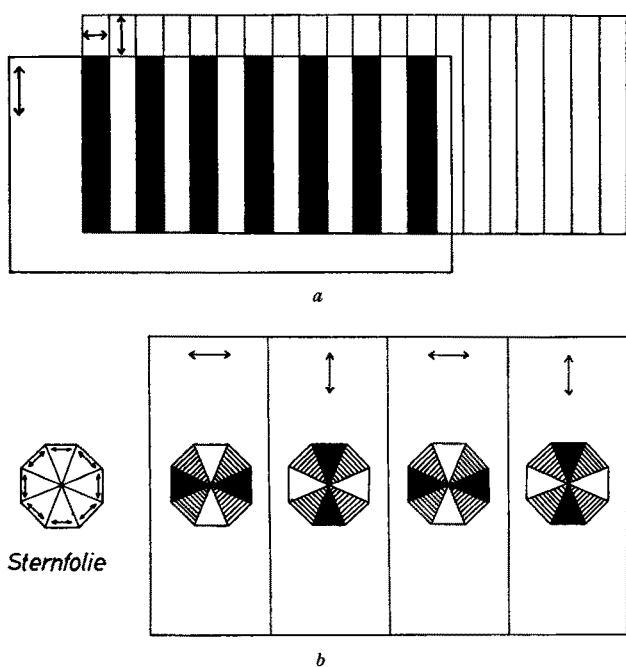


Abb. 3. Streifenmuster aus verschieden orientierten Polarisationsfolien, betrachtet *a* durch eine Folie, *b* durch eine Sternfolie. Die Doppelpfeile geben die Schwingungsrichtung an

⁶³ Diese Versuche wurden durch v. FRISCH in Brunnwinkl, die auf S. 297 beschriebenen Versuche durch LINDAUER und DAUMER bei München durchgeführt.

⁶⁴ Man täuscht sich leicht über die Dichtigkeit eines solchen Überzuges. Durch Betrachtung von aussen lässt sie sich nicht beurteilen. Es empfiehlt sich, eine Probe der Mischung auf Glas aufzutragen und gegen den hellen Himmel zu prüfen.

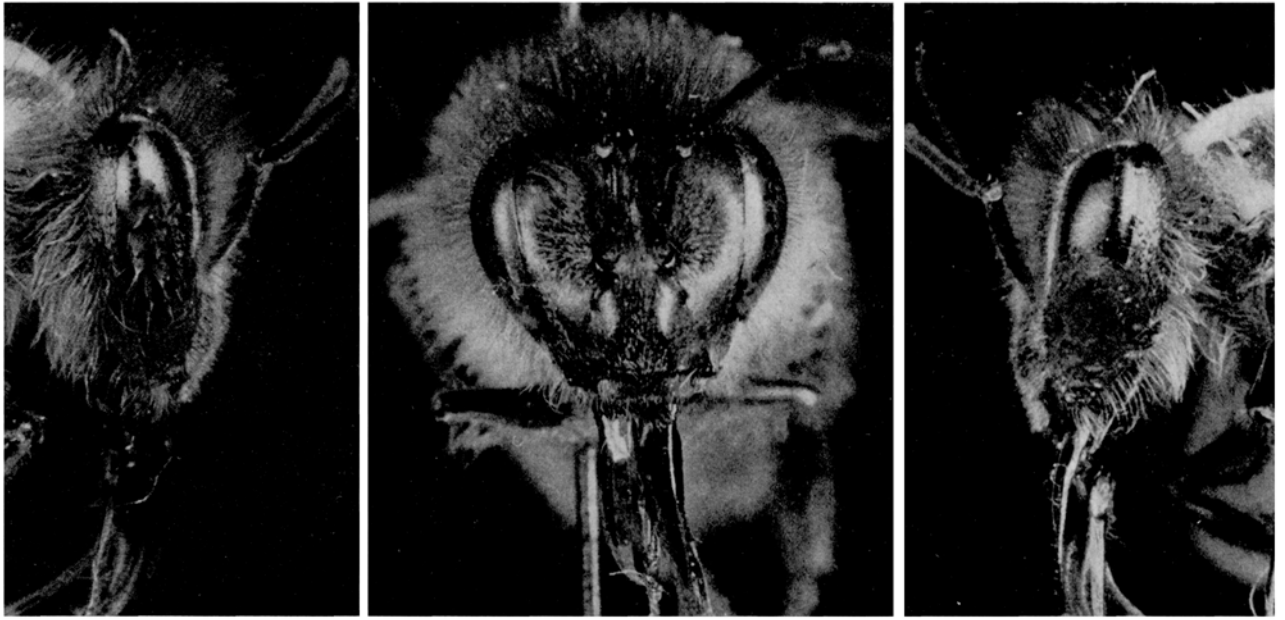


Abb. 4. Biene Nr. 4 vom 25.8.59. Rechtes und linkes Auge unten verklebt. Sie tanzte genau richtig. In der Mitte eine normale Biene zum Vergleich

Auf den Futterplatz zurückgebracht, pflegt die Biene nach wiederholten Putzversuchen ihre Saugtätigkeit – zunächst mit Unterbrechungen – fortzusetzen. Oft schliesst sich ein längeres Fächeln mit den Flügeln an. Manchmal fliegt sie schon nach wenigen Minuten, manchmal erst nach $\frac{1}{2}$ Stunde, meist nach etwa $\frac{1}{4}$ Stunde ab, wobei sie oft himmelwärts nach oben oder seitlich nach einer falschen Richtung entwindet.

Wenn sie heimfindet und nach einiger Zeit den Verkehr zum Futterplatz wieder aufnimmt, pflegt sie doch nach den ersten Flügen nicht zu tanzen. Sie kehrt schneller zu normalem Verhalten zurück, wenn man die Wabe etwa $\frac{1}{2}$ Stunde oder länger verdunkelt lässt.

Bei der Beobachtung der Tänze wird ihr ein etwa 40° breites und etwa 30° hohes Blickfeld zu blauem Himmel im Norden, im Mittel etwa 45° über dem Horizont, freigegeben. Zwischen den Beobachtungen wird das Glasfenster des (horizontal liegenden) Beobachtungsstockes mit einem schwarzen Tuch bedeckt, damit das Volk nicht unruhig wird.

An insgesamt 9 Versuchstagen, Ende Juli, Ende August und in der ersten Septemberhälfte 1959 wurden bei 16 Bienen *beide Augen oben verklebt*. Obwohl in der Hälfte der Fälle die Kappen nur je das obere Drittel der Augen bedeckten, haben von diesen 16 Bienen nur 2 nach Hause gefunden. Sie tanzten beide zunächst desorientiert, später teilweise richtig; es waren aber bei diesen beiden Tieren die Kappen defekt, so dass sie zweifellos Teile des Himmels sehen konnten.

Bei insgesamt 22 Bienen wurden *beide Augen unten verklebt*. Obwohl in 18 Fällen die Augen bis zur Hälfte oder noch darüber hinaus bedeckt waren, haben 11 Tiere nach Hause und 6 auch wieder zurück an den Futterplatz gefunden. Sie hatten Schwierigkeiten beim Anflug, suchten lange herum und stiessen im Flug gegen das Futtergefäß. Nur eine (Nr. 4 vom 25. 8.) verkehrte so lange, dass Tänze beobachtet werden konn-

ten. Einmal machte sie 11 Schwänzelläufe, alle genau richtig nach Westen, nach der nächsten Wiederkehr 6 ebenso genau ausgerichtete, worauf sie zur Kontrolle der Augen am Futterplatz abgefangen und getötet wurde. Die Kappen waren dicht, reichten aber nicht überall bis zur Mitte des Auges hinauf (Abb. 4).

Zusammenfassend stellen wir fest, dass die *oberen Augenpartien für die Orientierung im Gelände wichtiger sind als die unteren*. Denn keine Biene mit gut schliessenden oberen Augenkappen fand den Heimweg, während die Hälfte der Bienen mit unteren, sogar ausgedehnteren Augenkappen nach Hause und zum Teil auch wieder zurück an den Futterplatz kam. Die *Orientierung nach dem polarisierten Himmelslicht* bei den wenigen Tänzen war bei zwei Bienen mit kleinen und defekten oberen Augenkappen deutlich gestört, bei einer Biene mit grösseren und dichten unteren Kappen einwandfrei richtig.

Da Bienen mit beiderseits gut schliessenden oberen Augenkappen schon auf dem Heimweg verloren gingen, wurde in weiteren Versuchsreihen *nur das rechte Auge* entweder oben oder unten verklebt, auf Grund folgender Überlegung: Bei der gegebenen Anordnung (Futterplatz im Westen, blauer Himmelsfleck im Norden) sieht die Tänzerin beim Schwänzellauf mit dem rechten Auge den Himmel. Bei unmittelbarer Orientierung nach dem polarisierten Licht sollte also *nach Ausschalten der rechten oberen Augenhälfte* das Einhalten der Richtung nach Westen während des Schwänzellaufes erschwert sein, wenn auch nicht unmöglich, da die Biene in den Wendungen des Tanzes mit dem *linken Auge* ihre *falschen* Einstellungen zum überwiegenden Teil erkennen kann. *Nach Ausschaltung der rechten unteren Augenhälfte* ist keine Störung zu erwarten. – Bei

Orientierung nach einem Reflexionsmuster ist gerade umgekehrt von einer Augenkappe rechts oben keine Beeinträchtigung der Tänze zu erwarten, da ja beide unteren Augenhälften frei sind, während eine Kappe rechts unten eine Störung bewirken sollte.

Die Technik blieb dieselbe. Auch über das Verhalten der Bienen nach der Behandlung ist nichts Neues zu berichten; nur erfolgte der Abflug nach dem einseitigen Eingriff meist schon nach 5–6 min mit Schwankungen von 1–15 min; die Behinderung war offensichtlich geringer.

Von insgesamt 12 Bienen mit *Augenkappe rechts oben* fanden 6 nicht in den Stock zurück, die 6 anderen verkehrten weiter und tanzten. Von insgesamt 9 Bienen mit *Augenkappe rechts unten* fanden alle nach Hause und wieder zum Futterplatz, doch gingen 2 bei den folgenden Flügen verloren, bevor Tänze beobachtet werden konnten. Es bestätigt sich also, dass *der Himmelskompass für die Orientierung im Gelände wichtiger ist als die Bodensicht*⁶⁵.

Wir betrachten nun das Verhalten der 6 Heimkehrerinnen mit *Kappe rechts oben*. Keine von ihnen tanzte korrekt. Wir bringen zunächst als typische Beispiele zwei Protokolle im Auszug:

Biene Nr. 41. Am 8. 9. 10⁶⁸ rechts oben verklebt. Erste Rückkehr zum Futterplatz 11³⁶. Zunächst unsicher beim An- und Abflug, fällt oft auf den Rücken. 11⁴⁷ erster Tanzversuch, dreht sich aber nur wie suchend im Kreise. – 11⁵³ nach neuem Besuch des Futterplatzes verlässt sie den Stock ohne Tanz. – 12⁰⁵ nur suchendes Herumdrehen. – Stock vorübergehend verdunkelt. – 12⁴⁵ suchendes Drehen im Kreise, einige Schwänzellaufe desorientiert nach verschiedenen Richtungen, einige stark streuend nach Westen, nochmals im Kreise drehen. – 12⁵¹ ab ohne Tanz. – 12⁵⁷ nach suchendem Herumdrehen 1 Schwänzellauf nach Süd, 4 nach Südwest, 1 WSW, 10 W⁶⁶. – 13⁰⁵ suchendes Drehen mit Schwänzeln im Kreislauf, dann Schwänzellaufe: 1 O, 1 SO, 1 S, 5 W, unterbrochen von weiteren Suchkreisen. – 13¹⁶ ab ohne Tanz. – 13²⁰ nur suchendes Herumdrehen. – 13²⁵ Kreisläufe, dann Schw.: 1 N, 1 S, 3 SW, 3 W. – 13³¹ Schw.: 1 O, 1 S, 1 SSW, 3 SW, 6 W, immer wieder unterbrochen von Suchdrehen und Schwänzeln im Kreislauf. – 13³⁶ nach Kreisdrehen Schw.: 1 SW, 1 WSW, 3 W, 1 NW. – 13⁴² Suchkreise, dann Schw.: 1 O, 1 N. – 13⁴⁷ suchendes Herumdrehen, zwischendrin 1 Schw. W. – 13⁵² Suchdrehen, Schw.: 1 O, 1 S, 1 SW, 1 WSW, 3 W, 2 WNW, 1 NW. – 13⁵⁸ nur suchendes Kreisdrehen. – Bei der nächsten Wiederkehr getötet. Die Kappe bedeckt das obere Drittel des Auges, lässt aber an dessen Vorderrand einen schmalen Saum fast bis oben frei (Abb. 5 links).

Biene Nr. 64. 12. 9. 10¹⁵ rechts oben verklebt. Erste Rückkehr zum Futterplatz 10³⁷. Erster Tanz 10⁵³: Dreht sich wiederholt im Kreise, macht 4 Schwänzellaufe desorientiert nach verschiedenen Richtungen, dann noch langes suchendes Drehen im Kreise. – 11⁰¹ langes Kreisdrehen, dazwischen 1 Schw. nach W. – 11⁰⁶ nur Drehen im Kreise. – 11¹⁰ nur Kreisdrehen. – 11¹⁴ Rundtanz mit starkem Tanzgefolge. – 11¹⁹ langer Rundtanz, dann Schw.: 1 O, 1 SO, nochmals Drehen, Schw. 1 SW, 2 W, wieder Kreisdrehen. – 11²⁴ Rundläufe nach beiden Seiten, dazwischen 1 Schw. SW. – 11²⁸ suchendes Drehen links herum und rechts herum, Schw.: 1 unscharf W, 1 im Rundlauf. – 11³² nach längerem Drehen nach beiden Seiten Schw.: 1 im Rundlauf, 1 S, 1 W. – 11³⁶ langer

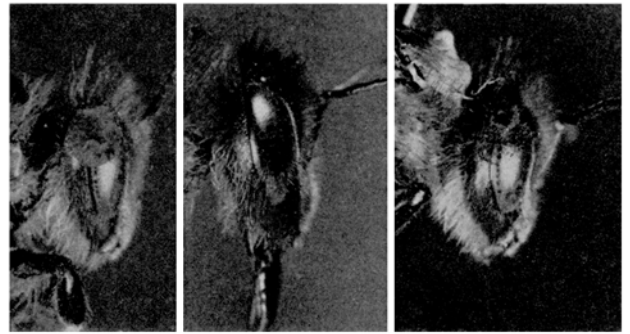


Abb. 5. Rechtes Auge oben verklebt: Links Biene Nr. 41 vom 8. 9., rechts Biene Nr. 64 vom 12. 9. 59. Die Tänze waren weitgehend desorientiert. In der Mitte eine normale Biene zum Vergleich

Rundtanz, zwischendurch 1 Schw. W. Bei der nächsten Wiederkehr abgefangen und getötet. Die Kappe bedeckt knapp das obere Drittel des rechten Auges (Abb. 5 rechts).

Von den 12 Bienen mit *Augenkappe rechts oben* haben also 6 weiter verkehrt. Es ist wohl kein Zufall, dass gerade bei diesen 6 Bienen die Kappe verhältnismässig klein war⁶⁵, und bei 3 von ihnen hatte sie überdies oben einen Defekt. Obwohl also die Sicht nach oben nicht im vorgesehenen Ausmasse verhindert war, war *unter 46 beobachteten Tänzen kein einziger normaler Schwänzeltanz*. Das Auffälligste am Verhalten der Tänzerinnen war, dass sie sich immer wieder nach beiden Seiten *im Kreise herumdrehen*. Es wird verständlich unter der Voraussetzung, dass die Polarisation direkt am Himmel abgelesen wird. Denn mit der Augenkappe rechts oben verliert ja die Biene immer gerade dann die Sicht nach dem Himmel, wenn sie sich in die Stellung hineindreht, in der sie zum Schwänzellauf ansetzen soll. In 12 Fällen kam die Tänzerin über das Suchdrehen nicht hinaus. Von den 123 verzeichneten Schwänzellaufen wiesen 55 nach einer falschen Richtung. Siebenmal kam es zu regelrechten *Rundtänzen*. Solche sind sonst bezeichnend für Futterplätze in Stocknähe. Bei einer Entfernung von 200 m treten sie unter normalen Umständen niemals auf. Sie sind gleichsam eine Verlegenheitslösung, wenn die Richtung nicht angegeben werden kann⁶⁷.

In klarem Gegensatz hierzu verhielten sich die 7 Tänzerinnen, deren *rechtes Auge unten zur Hälfte verklebt war, durchaus normal*.

Wir bringen wieder zunächst zwei Protokollauszüge:

⁶⁵ Es sei noch erwähnt, dass bei den 6 verschollenen Bienen der ersten Gruppe in 5 Fällen die ganze obere Hälfte des rechten Auges verklebt worden war und einmal nur $\frac{1}{3}$, bei den 6 wiedergekehrten aber immer nur das obere Drittel oder noch weniger von der Kappe bedeckt war. Bei den 9 Bienen der zweiten Gruppe, die alle wiederkamen, bedeckte die Kappe immer die untere Hälfte, zweimal sogar $\frac{2}{3}$ des Auges.

⁶⁶ Nicht in der genannten Reihenfolge, die Zahl für jede Richtung wurde nachher zusammengezählt.

⁶⁷ Auch Bienen, deren Futterplatz auf einem Funkturm direkt über dem Flugloch lag, so dass eine Himmelsrichtung zum Futterplatz nicht angegeben werden konnte, machten Rundtänze [v. FRISCH, HERAN und LINDAUER, Z. vergl. Physiol. 35, 219 (1953)].

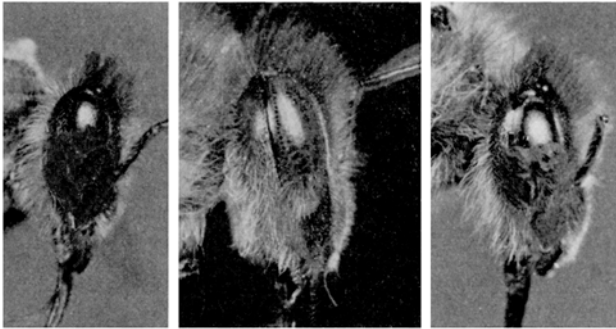


Abb. 6. Rechtes Auge unten verklebt: Links Biene Nr. 37, rechts Biene Nr. 39, beide vom 8. 9. 59. Die Tänze waren korrekt. In der Mitte eine normale Biene zum Vergleich

Biene Nr. 37. 8. 9. 9¹⁶ rechts unten verklebt. 10¹⁹ erste Rückkehr zum Futterplatz. 10⁵² Tanz: Mehrere Schwänzellaufe richtig nach West. – 11⁰³ ab ohne Tanz. – 11¹² korrekter Tanz, 11 Schw. nach W. – 11¹⁷ längerer Tanz, 20 Schw. richtig W. – 11²³ 10 Schw. W. – Bei der nächsten Wiederkehr abgefangen und getötet. Untere Hälfte des rechten Auges gut verklebt (Abb. 6 links).

Biene Nr. 39. 8. 9. 9²⁶ rechts unten verklebt. 9⁴⁴ erste Rückkehr zum Futterplatz. 10²⁷ erster Tanz. 10 Schw. W, gibt Futter ab, noch 6 Schw. W, gibt nochmals Futter ab, noch 6 Schw. W. – 10³⁴ 5 Schw. W. – 10³⁹ Kurzer Tanz, 2 Schw. W. – 10⁴⁴ 13 Schw. W. – 10⁴⁸ 6 Schw. W. – Bei der nächsten Wiederkehr abgefangen und getötet. Untere Hälfte des rechten Auges gut verklebt (Abb. 6 rechts).

Bei diesen Bienen war kein suchendes Herumdrehen zu bemerken. In 37 beobachteten Tänzen wiesen 225 Schwänzellaufe genau nach Westen, nur 4 nach anderen Richtungen.

Die Versuche waren zum Teil unwissentlich. Aus dem Verhalten der Tänzerinnen war für den Beobachter klar zu erkennen, ob das Auge oben oder unten verklebt war, auch wenn er es vorher nicht wusste. Als Ergebnis kann festgestellt werden, dass die Bienen die Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes mit den nach oben gerichteten Augenteilen, also unmittelbar am blauen Himmel ablesen.

2. Versuche auf verschieden reflektierendem Untergrund

Wenn Bienen die Schwingungsrichtung des polarisierten Himmelslichtes nur indirekt an einem Reflexionsmuster des Untergrundes erkennen können, dann ist die Sichtbarkeit eines solchen die Voraussetzung für ihre Orientierung nach polarisiertem Licht. Dementsprechend haben BAYLOR und SMITH (zitiert nach KALMUS⁶²) bei ihren Bienenversuchen im Laboratorium eine Einstellung senkrecht zur Schwingungsrichtung nur auf schwarzem, spiegelndem Grunde beobachtet, während auf weissem Grunde keine Richtung bevorzugt wurde. Auch KALMUS⁶¹ berichtet, dass die optomotorischen Reaktionen seiner Insekten nur über dunklem Untergrund mit starkem Reflexionsmuster deutlich waren, während sie auf hellem Grunde nur schwach oder überhaupt nicht auftraten.

Wir haben nun die Bienen auf einen Fussmarsch mit bestimmter Kompassrichtung dressiert und dann ihre Orientierung nach dem polarisierten Himmelslicht auf schwarzem Untergrund mit starkem Reflexionsmuster und auf weissem Untergrund mit äusserst schwachem Reflexionsmuster vergleichend geprüft. Dabei ergab sich auch die Gelegenheit, Schwänzeltänze auf weissem Untergrund zu beobachten.

Zur Auswahl der Papiere für den Untergrund wurden solche in der Dunkelkammer auf einer Tischfläche von oben mit linear polarisiertem Licht bestrahlt und von schräg-seitlich unter verschiedenen Winkeln beobachtet. Ein schwarzes Glanzpapier zeigte bei Drehung der Polarisationsfolie F (Abb. 7) sehr auffällig ein Maximum der Reflexion bei Betrachtung senkrecht zur Schwingungsrichtung und ein Minimum nach Drehung der Folie um 90°. Man konnte nach der Helligkeit die Stellung der Folie richtig angeben. Bei einem weissen Glanzpapier und bei einem weissen Mattkarton⁶⁸ war mit blossem Auge eine Änderung der Helligkeit bei Drehung der Folie nicht mit Sicherheit zu erkennen.

Um diese Unterschiede objektiv festzuhalten, wurde die Reflexion bei verschiedener Folienstellung mit folgender Anordnung gemessen (Abb. 7):

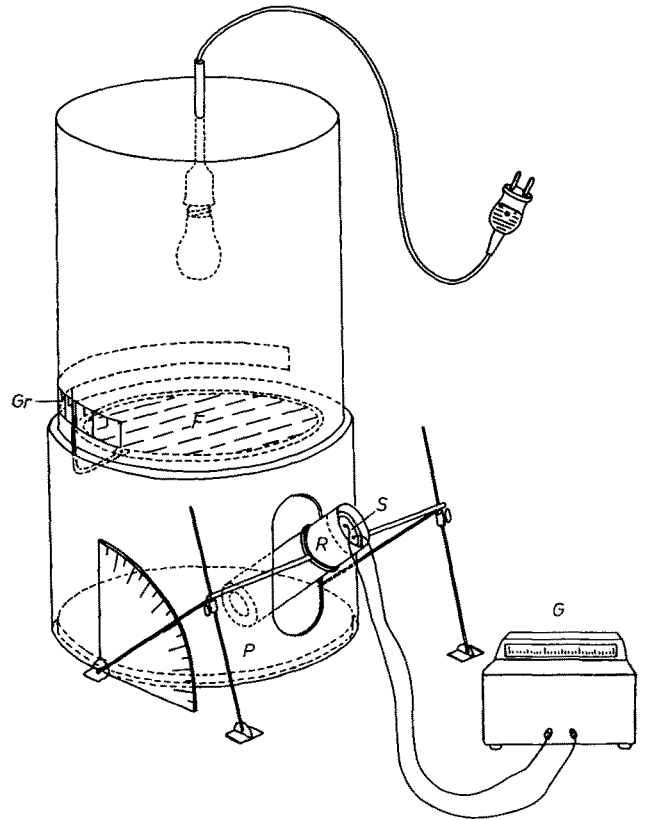


Abb. 7. Anordnung zur Messung des Reflexionsmusters der verwendeten Papiere. P = Papierfläche, F = drehbare Polarisationsfolie, Gr = Gradeinteilung für Folienstellung, R = Rohr mit S = Selenzelle, G = Galvanometer

⁶⁸ Alle 3 Papiere bezogen von der Firma Feucht, München.

Die Papierbogen P (Schwarzglanz, Weissglanz, Weissmatt) wurden auf Sperrholzplatten straff und knitterfrei aufgezogen und am Boden eines Zylinders, der mit schwarzem Samt ausgekleidet war, aufgelegt. Sie wurden von oben aus einem dem Zylinder aufgesetzten Lampenkasten mit einer Osramlampe (100 Watt) angestrahlt, wobei das Licht eine Polarisationsfolie F passieren musste. Unter verschiedenem Blickwinkel (50°, 30°, 15°) wurde unter Drehung der Folie die Intensität des vom Papier reflektierten Lichtes mit Hilfe einer Selenzelle (SAF, Nürnberg) gemessen. Um Streulicht abzuhalten, wurde die Selenzelle in ein mit schwarzem Samt ausgeschlagenes Rohr eingebaut, dessen vordere Öffnung einen Durchmesser von 4,5 cm hatte («schwarzer Körper»). Dem Photoelement war ein hochempfindliches Galvanometer (Kipp-Delft/Holland) angeschlossen; 40 Teilstriche entsprachen etwa – umgerechnet auf Tageslicht – 1 Lux. Der Lichtquelle war ein Spannungskonstanthalter vorgeschaltet.

Die Tabelle bringt die Ergebnisse dieser Messungen. Während bei Schwarzglanzpapier in Abhängigkeit von der Folienstellung Helligkeitsunterschiede bis nahe an

50% auftreten, sind diese bei Weissglanz und Weissmatt verschwindend klein. Somit sollte erst recht unter freiem Himmel eine Orientierung über den weissen Papieren unmöglich sein, wenn wirklich das Reflexionsmuster der entscheidende Faktor ist.

Die für die Messungen verwendete Osramlampe hatte ihre maximale spektrale Strahlstärke im Gelbbereich. Bienen nehmen auch *Ultraviolett* wahr (400–300 mμ), ja dieser Lichtbereich hat für sie die grösste Reizwirksamkeit⁶⁹. Wir machten deshalb Kontrollmessungen mit einer HQV-Lampe (Osram, 125 Watt). Maxima der spektralen Strahlstärke liegen hier bei 312, 334, 365 und 405 mμ; die Selenzelle ist bis 325 mμ empfindlich. Wir verwendeten UV-durchlässige Polarisationsfolien⁶⁹. Die prozentualen Helligkeitsunterschiede bei verschiedener Folienstellung entsprachen weitgehend jenen der Tabelle, so dass wir von einer Wiedergabe der Werte absehen können.

a) *Dressur auf einen Fussmarsch mit bestimmter Kompassrichtung.* Wir benützten eine Versuchsanlage, wie sie JACOBS-JESSEN²³ im Anschluss an JANDER²⁸ zur Prüfung der Orientierung von Hummeln ausgearbeitet hatte. Die Bienen, ein Krainer-Italiener-Bastardvolk, können ihren Stock (St, Abb. 8) nur durch eine vertikale Holzröhre verlassen und gelangen so in das Zentrum einer waagerechten, drehbaren Kreisplatte von 70 cm Durchmesser, wo sie mit Ausnahme des Himmels über sich keine Orientierungsmöglichkeit haben. Die Anlage ist nämlich auf einem weiten ebenen Feld aufgestellt und die Sicht nach dem Horizont durch ein doppelt gefaltetes engmaschiges Drahtgitter (G) genommen. Eine Glasscheibe (Gl) in 1 cm Abstand vom Boden der Arena hindert die Bienen, aufzufliegen. Sie können den Raum nur durch ein am Südrand gelegenes Flugloch F verlassen und bei A abfliegen.

Eine numerierte Schar trägt von einem Futterplatz 65 m südlich Zuckerwasser ein. Um auf dem Fussmarsch durch die Arena die Orientierung nach einer Duftspur zu verhindern, wird die Platte alle 10 min in eine andere Stellung gedreht. Am Rande sind insgesamt 8 Fluglöcher angebracht, die in systematischem Wechsel nach Süden zu liegen kommen und dann offen sind, während die 7 anderen verschlossen gehalten werden. Natürlich wird die Scheibe auch vor jedem *Versuch* gedreht. Da Duftspuren nach allen 8 Löchern führen, verhelfen sie nicht zur Orientierung. Überdies wird die Arena vor jedem Versuch mit einem frischen duftlosen Karton ausgelegt. Die Richtung zum Ausflug, bzw. bei heimkehrenden Bienen die Richtung zur zentralen Stocköffnung muss nach der Sonne, oder bei abgedeckter Sonne nach dem polarisierten Himmelslicht gesteuert werden. Wenn das polarisierte Licht durch ein Reflexionsmuster des Untergrundes wahrgenommen wird, sollte die Fähigkeit zur Orientierung auf weissem Untergrund versagen. Die aus dem Stock kommenden Bienen *strebten aber auch auf Weiss bei abgedeckter Sonne deutlich nach Süden.*

⁶⁹ Für deren Herstellung und Überlassung danken wir der Firma Erwin Käsemann, optische Werkstätten, Oberaudorf am Inn.

Helligkeitsunterschiede des Reflexionsmusters bei Drehung der Folie um 90°

Reflektierende Unterlage	Aufblickwinkel	Stellung der Folie	Galvanometerausschlag	% (90° Stellung = 100%)
Schwarzglanz	50°	0°	7,23	54,24
		30°	8,83	66,24
		60°	12,33	92,50
		90°	13,33	100
Weissglanz	50°	0°	84,67	96,77
		30°	85,5	97,71
		60°	86,5	98,86
		90°	87,5	100
Weissmatt	50°	0°	90,0	95,74
		30°	90,83	96,63
		60°	92,33	98,22
		90°	94	100
Schwarzglanz	30°	0°	1,13	59,47
		30°	1,27	66,84
		60°	1,7	89,47
		90°	1,9	100
Weissglanz	30°	0°	60,33	97,31
		30°	61,67	99,47
		60°	61,83	99,73
		90°	62	100
Weissmatt	30°	0°	67,83	96,21
		30°	68,5	97,16
		60°	69,67	98,82
		90°	70,5	100
Schwarzglanz	15°	0°	1,17	61,58
		30°	1,37	72,11
		60°	1,77	93,16
		90°	1,9	100
Weissglanz	15°	0°	31,17	94,94
		30°	31,83	96,95
		60°	32,33	98,48
		90°	32,83	100
Weissmatt	15°	0°	23,07	96,13
		30°	23,43	97,63
		60°	23,73	98,88
		90°	24	100

Jeder Wert (Galvanometerausschlag) ist das Mittel aus 3 Ablesungen. Die Unterschiede zwischen diesen waren minimal

Da die auslaufenden Tiere durch den behinderten Abflug stark gestört waren und immer wieder gegen die Glasplatte stiessen, war die Streuung der Laufrichtungen sehr gross. Wir wählten daher für die Registrierung der Läufe die ruhigeren *heimkehrenden* Bienen. Sobald sie durch die südliche Öffnung einpassiert waren, suchten sie meist in einigen engen Schleifen nach Futterabnehmerinnen, die sie manchmal schon in der Arena erwarteten. Wenn keine zur Stelle waren, schlugen sie die Richtung nach Norden ein, wobei Abweichungen nach links oder rechts immer wieder korrigiert wurden, so dass sie in einer Schlangenlinie liefen. Protokolliert wurde auf der Deckplatte der Punkt, wo der Weg der

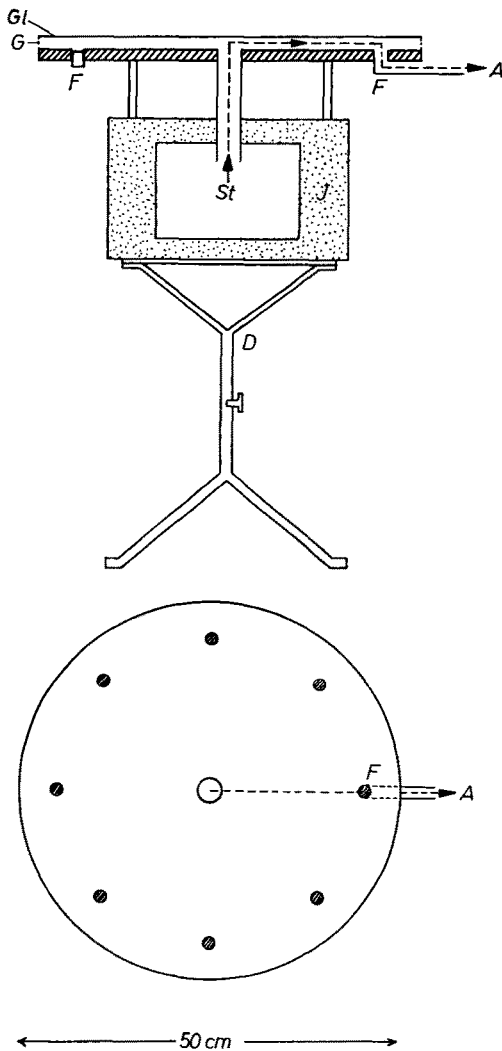
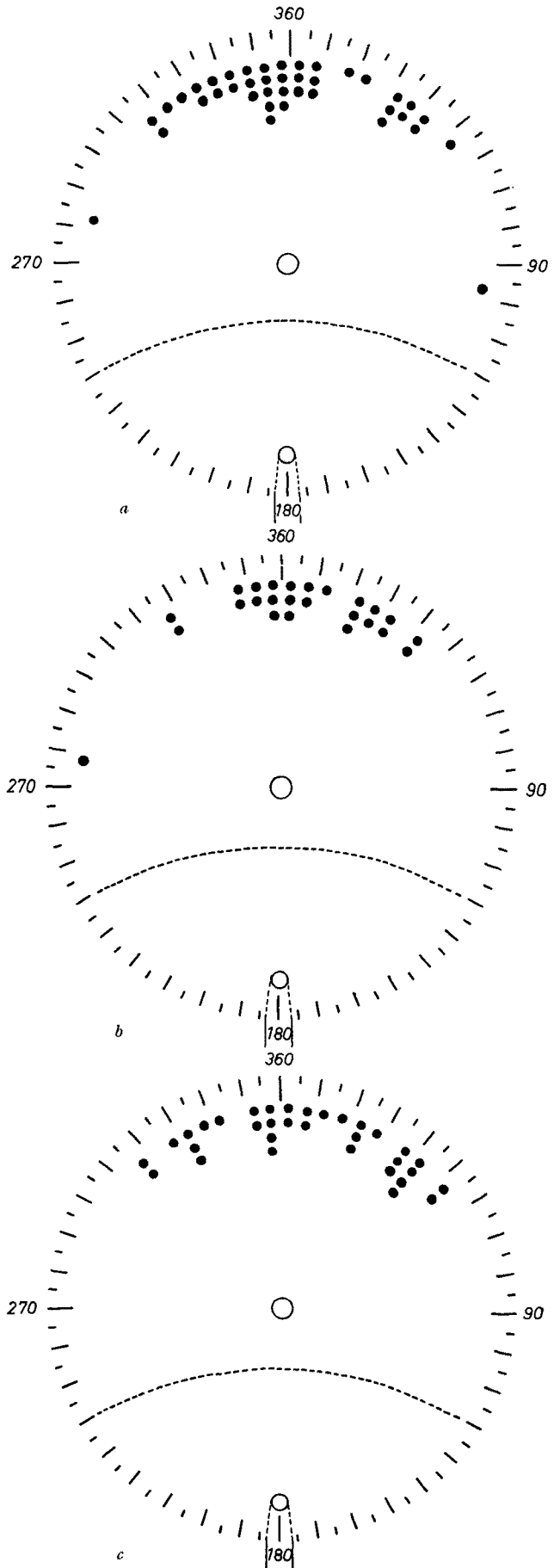


Abb. 8. Anordnung zur Dressur auf einen Fussmarsch der Bienen mit bestimmter Kompassrichtung. Oben: St = Bienenstock, F = Flugloch, A = Abflug ins Freie, G = Gitter, Gl = Glasplatte, J = Isoliermasse zur Warmhaltung des Bienenstockes. Unten: Die Drehplatte von oben gesehen

Abb. 9. Die Richtungsorientierung von heimkehrenden, nach Norden strebenden Bienen in der Arena: *a* auf mattweissem Papier, *b* auf weissem Glanzpapier, *c* auf schwarzem Glanzpapier. Jeder Punkt gibt die Laufrichtung eines Tieres an. Nähere Erklärung im Text



Biene eine Bogenlinie noch vor dem Zentrum der Arena kreuzte (Abb. 9a–c). In den Abbildungen sind die Punkte nach der Peripherie projiziert (durch Verlängerung der Verbindungslinie von der Eintrittsöffnung zum Kreuzungspunkt mit der Bogenlinie). Jeder Punkt gibt die Laufrichtung eines Tieres an. Die Richtungen wurden an der Peripherie für je 5° zusammengefasst.

Man bemerkt eine gewisse Streuung, wie sie bei gleicher Anordnung – selbst bei frei sichtbarer Sonne – auch in den Versuchen von JACOBS-JESSEN mit Bienen, Hummeln und Wespen auftrat (²³, S. 604, Abb. 5). Es ist aber klar ersichtlich, dass die Heimkehrer auch auf weissem Untergrund nach Norden strebten (Abb. 9a, b) und dass ihre Orientierung nicht verbessert wurde, wenn der Bodenbelag der Arena aus schwarzem Glanzpapier bestand (Abb. 9c). *Die Bienen haben sich also unmittelbar nach dem polarisierten Himmelslicht orientiert.*

Der Beobachter war für die Bienen teilweise sichtbar. Er wechselte seine Stellung bei jedem Versuch, ohne dass das Verhalten der Tiere dadurch beeinflusst wurde. Sie richteten sich also nicht nach ihm.

Man könnte aber einwenden, dass sie den zentralen Eingang geruchlich angesteuert hätten. Die Ergebnisse änderten sich jedoch nicht, wenn die zentrale Stocköffnung dicht verschlossen war⁷⁰. Auch wurden Bienen, die bei offenem Loch wenige Zentimeter seitlich von der Öffnung in der Richtung nach Norden vorbeikamen, nicht abgelenkt.

Man könnte schliesslich daran denken, die Bienen hätten das Zentrum angesteuert, indem sie von der beiderseitigen Begrenzung der Arena gleichen Abstand einhielten. Das kann nach anderweitigen Erfahrungen über die Verwertung optischer Marken nicht angenommen werden. Vom Zentrum aus erschien das Gitter unter einem Schinkel von nur etwa $1\frac{1}{2}^\circ$ (vgl. v. FRISCH und LINDAUER⁴). Völlig widerlegt wird die Annahme dadurch, dass Bienen, die bei ihren Suchschleifen nach dem Betreten der Arena einige cm seitwärts abgekommen sind, von da aus auch die Richtung nach Norden und nicht nach dem Zentrum einschlugen.

b) *Schwänzeltänze auf weissem Grunde.* Die warme Witterung an den Versuchstagen hatte zur Folge, dass sich manchmal einige Stockbienen vor dem Stockeingang auf der Fläche der Drehscheibe aufhielten und schon da den heimkehrenden Sammlerinnen das Futter abnahmen. Dadurch wurden diese zu Tänzen auf der horizontalen Fläche veranlasst, wie es unter normalen Verhältnissen an heissen Tagen auf dem horizontalen Anflugbrettchen eines Bienenstockes vorkommt. Zu ihrer Orientierung stand den Bienen nur der blaue Himmel oder ein Reflexionsmuster auf dem Tanzboden – wenn ein solches vorhanden war – zur Verfügung. Die Sonne war bei allen Beobachtungen so abgeschirmt, dass die ganze Drehscheibe im Schatten lag. Die Tänzerinnen konnten die Bodenfläche sehen, was unter normalen Umständen auf einer vollbesetzten Wabe nicht zutrifft; denn in der Arena befanden sich stets nur wenige Stockbienen, und während einige der Tänzerin nachliefen, war vor ihr und in seitlicher Richtung das Blickfeld frei.

Es konnten auf dem mattweissen Untergrund 9 Tänze mit rund 100 Schwänzelläufen und auf dem weissen Glanzpapier 4 Tänze mit 22 Schwänzelläufen, die *ausnahmslos richtig orientiert waren* und genau nach Süden wiesen, beobachtet werden. Versuche auf dem schwarzen Glanzpapier waren wegen der vorgeschrittenen Jahreszeit und eintretender Kälte nicht mehr möglich. Sie waren auch unnötig, denn sie hätten ja nur zeigen sollen, ob die Orientierung auf schwarzem Glanzpapier verbessert wird. Die Tänze waren aber auf dem weissen Grund so exakt, dass eine Verbesserung gar nicht möglich gewesen wäre.

Wir haben bei den Versuchen unter freiem Himmel die Papiere verwendet, deren Reflexionsmuster wir in der Dunkelkammer unter günstigsten Bedingungen geprüft hatten. Es fragt sich, ob *unter den Verhältnissen des Freilandversuches* Reflexionsmuster überhaupt erkennbar sind und ob sie zur Schwingungsrichtung des polarisierten Himmelslichtes in klarer Beziehung stehen. Um dies zu erfahren, stellten wir im März 1960, als die Sonnenhöhe ähnlich war wie bei den herbstlichen Versuchen, den Drehtisch nochmals auf dem Versuchsfeld auf und prüften die Helligkeitsverteilung auf der Arena mit der Selenzelle. Dabei stellte sich heraus, dass durch die Abschattung des direkten Sonnenlichtes, wie sie stets dann vorgenommen wurde, wenn die Läufe oder Tänze der Bienen zu beobachten waren, ferner durch die oftmals geänderte Stellung des Beobachters neben der Arena und durch das gelegentliche Auftreten und Wandern einzelner Haufwolken eine ständig *wechselnde Helligkeitsverteilung auf der Arena bewirkt wurde, welche* – auch auf dem schwarzen Glanzpapier – *ein vom polarisierten Himmelslicht abhängiges Reflexionsmuster in ungeordneter Weise bei weitem übertraf.* Würden die Bienen die Schwingungsrichtung des polarisierten Himmelslichtes an einem Helligkeitsmuster des Untergrundes ablesen, so hätten bei unseren Versuchen vielfache Störungen in ihrer Orientierung auftreten müssen. Das war nicht der Fall. Somit ist es *völlig ausgeschlossen, dass sie bei ihren gezielten Fussmärschen und bei ihren exakten Tänzen die Himmelsrichtung an einem Reflexionsmuster erkannt hätten.*

Wir sind der Meinung, dass die Fähigkeit zur Analyse des polarisierten Lichtes kein Privileg der Bienenaugen ist, sondern auch den Augen anderer Arthropoden in weitester Verbreitung zukommt. Dafür spricht, dass eine menotaktische Orientierung nach dem polarisierten Himmelslicht unter natürlichen Freilandbedingungen bei verschiedenen, im System weit voneinander entfernten Vertretern der Gliederfüsser erwiesen ist.

⁷⁰ Bei 6 Versuchen mit 50 registrierten Läufen war der zentrale Zugang zum Stock offen, bei 6 anderen Versuchen mit 48 registrierten Läufen verschlossen.

Summary

I. Dancing bees indicate to their hive-mates the direction towards a goal by tail-wagging dances. In dancing, they orient themselves according to the position of the sun in the sky or, when the sun is covered, according to the polarized light visible in the sky. A small spot of blue sky suffices for the bee to be able to indicate the direction correctly. Experiments with polaroid have proved that it is the direction of vibration of the polarized light which is the determining factor in this case. Polarized light can also be used as a substitute for the missing sun during their free flight through the landscape.

Orientation by means of polarized light has also been found to exist in many other Arthropods. Certain species of insects, crustaceans and even spiders are able, with the help of their memories, to maintain *any* angle with the direction of vibration of polarized light, just as bees are (Menotaxis), while others again, from the outset, will orient themselves so as to form a definite fairly constant angle—usually a right angle—with the plane of vibration (Tropotaxis).

II. Electrophysiological, polarization-optical, and electron-microscopical studies have indicated unanimously that polarized light is analyzed within the compound eyes of insects, in the rhabdomeres of the visual cells (radial analyzers Fig. 2).

III. Several views contradictory to this have been put forward:

1. The analyzer is situated within the dioptric apparatus. — This assumption has been proved wrong for insects, their optical system having been more closely investigated. It appears to be improbable for other Arthropods as well — having no foundation whatsoever.

2. The reactions of bees are not based on direct analysis of the plane of polarisation, but on their recognition of the pattern of brightness produced by it in the surroundings or on the substratum, as a secondary effect. — Such an assumption, however, cannot explain the orientation of

bees according to the polarization of the sky's light, for under natural conditions, the prerequisites for the production of clear reflection patterns are not met. And even if such a reflection pattern should once be produced, the dancing bees would be unable to recognize it, since dancing in the throng of their companions they can have no view of the background.

IV. Since the assumption of an indirect recognition of the plane of polarization has nevertheless found some acceptance, we have checked it by performing some new experiments.

1. It is clear that for a direct analysis of the polarized sky's light during the dance on a horizontal comb, the *upper parts* of the eyes would be needed, while, on the other hand, the *lower parts* of the eyes would be essential for the recognition of a reflection pattern. Now, whenever a sector of the upper eye has been masked, the orientation of the dances was heavily impaired (Fig. 5), whereas even extensive masking of the lower part of the eye did not impair orientation at all (Fig. 6).

2. When bees are forced to walk, they can be trained to walk in a certain direction of the compass. Although their only means of orientation was polarized sky's light, their orientation was just as good on a white substratum (which even under the most favourable conditions does not give a clear reflection pattern) as on a black, glossy substratum (which gives a very obvious reflection pattern under favourable conditions), Fig. 9. On a white substratum, many dances could be observed: all, without exception, were correctly oriented.

3. Under the natural conditions prevailing in the experiments performed in the open, the reflection pattern of the polarized sky's light was obliterated or altered by secondary influences exerted by the surroundings (shading, position of the observer, cloud formation), without the orientation of the bees being in the least impaired.

Thus it has been proved that, in our experiments, the bees oriented themselves through a direct analysis of the blue sky's light, and not according to a reflection pattern.

Brèves communications - Kurze Mitteilungen Brevi comunicazioni - Brief Reports

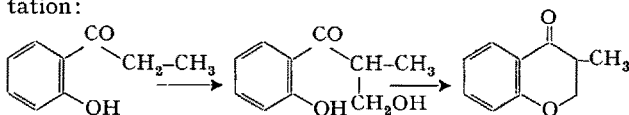
Les auteurs sont seuls responsables des opinions exprimées dans ces communications. — Für die kurzen Mitteilungen ist ausschliesslich der Autor verantwortlich. — Per le brevi comunicazioni è responsabile solo l'autore. — The editors do not hold themselves responsible for the opinions expressed by their correspondents

A New Synthesis of 3-Substituted Chromanones

In the course of our researches into the chromone group, we have examined some possibilities of synthesis offered by the fundamental intermediates of this class of compounds, i.e. the *o*-hydroxyarylalkylketones.

We showed recently¹ that the Marasse modification of the Kolbe-Schmitt synthesis², when applied to *o*-hydroxyarylalkylketones, gives rise to the corresponding benzo-tetronic acids. We have now found that from the reaction between formaldehyde and an *o*-hydroxyarylalkylketone it is possible to obtain a 3-substituted chromanone. For instance, the sodium salt of *o*-hydroxypropionophenone, in aqueous medium, at 50°C, reacts with an equivalent quantity of formaldehyde with separation, after some time, of an oleous layer, consisting of the 3-methylchromanone.

The reaction probably runs through a β -ketoalcohol formed by the electrophilic attack of formaldehyde on the α -carbon of the carbonyl group, followed by cyclodehydration:



This course recalls that postulated by REICHEL and MÜLLER³ for the synthesis of the flavanone, starting from

¹ P. DA RE and E. SANDRI, Ber. deutsch. chem. Ges. 93 (1960), in press.

² A. S. LINDSEY and H. JESKEY, Chem. Rev. 57, 583 (1957).

³ L. REICHEL and K. MÜLLER, Ber. deutsch. chem. Ges. 74, 1741 (1941).