

Lern- und Vergessensprozesse bei der Honigbiene* — aufgezeigt anhand von Duftdressuren

RAINER KOLTERMANN

Zoologisches Institut der Universität Frankfurt a. M.

Eingegangen am 18. April 1969

New Data on Processes of Learning and Forgetting, Gained from Scent Training of Honey-Bees

Summary. 1. It is already by one single reward (= one complete feeding act) that bees learn how to distinguish scentless sources from sources marked with flower scents and those from different ones in more than 90% of the trials.

2. In learning more than one scent successively the bees choose the first information preferably. The first scent becomes the determining factor. This is why bees keep to one sort of flower with great steadiness.

3. It is not only the position in the sequence of learning, but also the quality of the scents that effects the results of the tests.

4. The bees accept a scent after having been used to a source without a scent or with a different one without great difficulty. After 10 feeding acts at the second source and only one at the first the bees choose the second information in 95 resp. 86% of the test cases.

5. After receiving one reward with the first information and five with the second, the bees choose the first scent at 18% of the trials. The first information, however, is not forgotten but repressed. This can be shown by letting them choose between the first scent and an unknown third one. In this case the first information is chosen at 98.33% of the trials.

6. Social communication in the hive is sufficient for a new-comer to choose the communicated signal at the feeding place in 99.41% of the cases.

7. In learning only from their own experience (without any preceeding communication) one feeding act is sufficient for the bees to follow the learned scent signal in 96.74% of the cases.

8. A diagram of the efficiency in remembering scents taken over a prolonged period shows a drop but not a continuous one like an asymptote but with a periodical peak every 24 hours. The drop is not a function of the mere lapse of time but much more of the number of new and different bits of information that are stored in the memory during the interval between training and testing (thus explaining the difference between the results of Las Palmas and Frankfurt).

9. If the input of such additional information is stopped by locking the bees in the hive immediately after training, a grow in the efficiency of remembering can statistically be proved.

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Zusammenfassung. 1. Bienen lernen mit einer einzigen Belohnung (Saugakt) duftlose Futterquellen von Blütendüften und diese untereinander mit über 90%iger Sicherheit zu unterscheiden.

2. Beim sukzessiven Lernen mehrerer Duftsignale wählen die Bienen im Test die 1. Information bevorzugt. Der erste Duft erscheint als Richtwert; die Blütenstetigkeit der Bienen hat hier ihre physiologische Ursache.

3. Außer von der Reihenfolge der Einspeicherung hängt der Lernerfolg auch von der Qualität der Düfte ab.

4. Ein Umlernen gelingt sowohl von duftloser auf duftmarkierte Futterquelle als auch von einem Duftsignal auf ein zweites. Nach 10 Lernakten für die 2. Information und einem vorausgehenden für die erste wird das 2. Signal zu 95 bzw. 86% gewählt.

5. Nach einem Lernakt für das 1. Signal und fünf Belohnungen für das zweite entscheiden sich die Bienen nur noch zu 18% für die 1. Information. Das 1. Signal ist aber nicht vergessen, sondern nur überlagert. Denn nach gleicher Dressur wählen die Bienen zu 98,33% die 1. Information, wenn als Kontrolle ein fremder Duft gegeben wird.

6. Schon die soziale Mitteilung im Stock reicht aus, daß ein Neuling sofort beim Ankommen am Futterplatz das mitgeteilte Duftsignal gegenüber einem fremden mit 99,41% Sicherheit wählt.

7. Auch beim Lernen nur durch Eigenerfahrung (ohne vorausgegangene Mitteilung) reicht ein einziger Saugakt aus, damit die Bienen sich zu 96,74% für das gelernte Signal gegenüber einem Kontrollduft entscheiden.

8. Der Abfall in der Erinnerungsleistung erfolgt nicht in gleichmäßig asymptotischer Annäherung an den Nullpunkt, sondern in einer periodischen Schwingung von jeweils 24 Std. Dabei ist der Abfall nicht so sehr bedingt durch den absoluten Zeitverlauf, sondern primär durch die Anzahl der Fremdinformationen, die zwischen Dressur- und Versuchstag gespeichert werden (Unterschied Las Palmas-Frankfurt).

9. Wird nämlich die Einspeicherung von Fremdinformationen durch Einsperren im Stock ausgeschaltet, so ist die Erinnerungsleistung statistisch gesichert besser.

Einleitung und Problemstellung

Wie alle Insekten ist auch die Honigbiene mit einem umfangreichen Repertoire starrer, angeborener Verhaltensmechanismen ausgestattet. Seit den klassischen Duftdressuren von v. FRISCH (1919) sind die Bienen aber auch durch ihre erstaunlichen Lernleistungen bekannt geworden. Zunächst hatte man dieses Lernvermögen für sinnesphysiologische Fragestellungen genutzt (ausführliche Literaturbesprechung bei v. FRISCH, 1965). In jüngster Zeit finden sich erste Ansätze, die Gedächtnisleistung und den Lernmechanismus an sich zu analysieren (MENZEL, 1967, 1968; WEHNER, 1966, 1967). Meine Untersuchungen stehen im Rahmen dieses Gesamtprogramms und sollen unsere Kenntnisse über den Lernprozeß der Biene auf vergleichender Basis erweitern. Während MENZEL Farbsignale und WEHNER Formmerkmale als Lerninhalte bot, sollen in dieser Arbeit Duftsignale als Futterzeichen geboten und von der Biene erlernt werden. Wir wollen erfahren, wie schnell wird gelernt,

umgelernt und vergessen. Ein Vergleich mit den Ergebnissen der genannten Autoren soll außerdem Hinweise über eine Hierarchie der Lerninhalte geben; ein unerwartetes Nebenergebnis wird über zeitgebundene Prozesse beim Lernen Auskunft erteilen.

A. Methode

Eine Schar von etwa fünf Bienen wird an einen Futterplatz ca. 100 m vom Stock entfernt dressiert. Neben dem Schälchen mit zweimolarem Zuckerwasser befindet sich ein Papierstreifen mit einem Tropfen Duftöl (Geraniol, Thymian, Fenchel u. a., bezogen von Schmoller & Bompard, Grasse). Ein im Stock alarmierter Neuling findet den Futterplatz mit dem Duft, saugt den Honigmagen voll, fliegt in den Stock zurück und wird bei der ersten bzw. einer späteren Rückkehr (s. u.) am leeren Futterplatz getestet. Die Versuchsanordnung zeigt Abb. 1 (vgl. FISCHER, 1957).

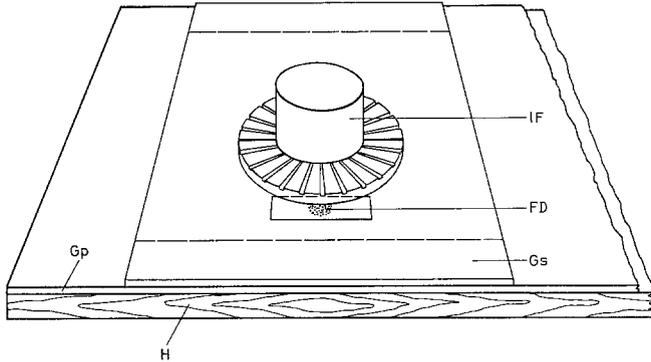


Abb. 1. Ansicht eines Wahlortes. *H* Holzplatte des Tisches; *FD* Filterpapierstreifen mit Dufttropfen; *Gp* Glasplatte des Tisches; *Gs* Glasscheibe eines Wahlortes; *IF* leeres Futterschälchen. Zwischen *Gp* und *Gs* ist ein Blatt weißes Filterpapier gelegt, um jeden Wahlort optisch von dem grünen Tisch besser abzuheben. (Nach FISCHER, 1957, verändert.) Beim Test stehen 4 optisch gleichartige Wahlorte abwechselnd nebeneinander: 2 mit Dressurduft, 2 mit Kontrollduft

Für unsere Fragestellung war wesentlich, die *spontane* Lockwirkung der verwendeten Düfte und deren Ranggleichheit beim Lernprozeß zu vergleichen. Das geschah in Vorversuchen wie folgt:

a) Neulinge werden auf eine duftlose Futterquelle alarmiert; nach einigen Saugakten haben sie zwischen beiden zu prüfenden Düften zu wählen. Bei prozentual gleicher Wahl liegt gleiche Attraktivität vor. Nach dieser Methode wurden die Paare Geraniol/Thymian ($N=431$), Geraniol/Fenchel ($N=313$) und Geraniol/Lavendel ($N=283$) geprüft. Es fand sich kein statistisch zu sichernder Unterschied.

b) Man läßt die zwei zu prüfenden Düfte nacheinander lernen. Aus den Versuchen ergibt sich ein prozentuales Wahlverhältnis für Duft A und Duft B. In einer 2. Versuchsreihe wird die Reihenfolge der Einspeicherung umgekehrt und das neue Verhältnis der Entscheidungen mit dem vorhergehenden verglichen. Liegt kein statistisch zu sichernder Unterschied vor, dann stehen beide Duftsignale

in gleichem Rang (vgl. S. 316). Beim Duftpaar Geraniol/Thymian, das allein nach beiden Methoden geprüft wurde, ist das Ergebnis in beiden Fällen gleich.

Als Lernakt wird im folgenden immer ein voller Saugakt bezeichnet; ein solcher dauert 1—1,5 min. Die Angabe in Lernakten ermöglicht ein genaueres Maß der Lernprozesse als die Dressurzeit von 0,5 bis 2 Std (v. FRISCH, 1919; OFFINGER, 1949; FISCHER, 1957; MARTIN, 1964). Denn innerhalb der genannten Zeit kommen einige Bienen häufiger als andere, was eine unterschiedliche Anzahl von Lernakten bedeutet. Die Angabe von Lernakten anstatt von Dressurzeit erweist sich auch dann als vorteilhaft, wenn untersucht werden soll, wie lange ein mit einer bestimmten Zahl von Lernakten im Gedächtnis eingespeichertes Duftsignal behalten wird.

Als Maß dafür, ob eine Biene eine Duftinformation gelernt hat bzw. sich noch an diese erinnert, gilt der prozentuale Anteil der positiven an den Gesamtentscheidungen. Als solche wird jedes *Setzen* der Versuchsbiene an einem der 4 zur Wahl stehenden leeren Futterplätze gewertet. Ein Test dauert etwa 5 min. Ein Versuch wird grundsätzlich immer nur mit einer einzigen Biene, nicht mit einer Schar gleichzeitig unternommen. Das ist zwar sehr zeitraubend, hat aber den Vorteil, daß eine Biene sich nicht deshalb an einen der Wahlplätze setzt, weil dort schon andere Bienen sitzen. V. FRISCH (1919) erwähnt nämlich mehrmals, daß bei schwierigen Tests Bienen einer Versuchsschar deshalb in ein Versuchskästchen hineinschlüpfen, weil eine der Bienen es ihnen vorausgetan hatte. Zudem wird jede Versuchsbiene nur für einen einzigen Test verwendet, um eine eventuelle Adressur durch mehrere, aufeinanderfolgende Tests auszuschließen (vgl. FISCHER, 1957). Jede Versuchsserie wird mit 12—20 jeweils unerfahrenen Bienen durchgeführt. — Es wurde mit *Apis mellifica carnica* L. sowohl in Frankfurt als auch auf den Kanarischen Inseln gearbeitet.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. M. LINDAUER, danke ich für das Thema und wertvolle Diskussionen.

B. Ergebnisse

I. Lernen von Duftsignalen

1. Lernen eines einzelnen Duftsignals

a) *Thymian zu duftlos*. Eine Biene hat den Duft Thymian an den tanzenden Bienen im Stock wahrgenommen (STEINHOFF, 1948), erscheint am Futterplatz, der mit Thymian beduftet ist, saugt sich voll und wird dabei individuell markiert (v. FRISCH, 1965). Bei der Rückkehr (=2. Anflug) hat sie im Test die Wahl zwischen Plätzen mit Thymian und solchen ohne Duft. Die Biene orientiert sich zuerst infolge der veränderten optischen Situation (4 Plätze statt vorher einem), nimmt den Duft wahr, setzt sich an einen der bedufteten Plätze, versucht Zuckerwasser zu saugen, fliegt nach einigen Sekunden wieder auf, umkreist den nächsten Platz, setzt sich dort ebenfalls, wenn er entsprechend beduftet ist, wenn nicht, streicht sie nur vorbei usw. Nach etwa 5 min Setzen, Auffliegen, Kreisen, Setzen, fliegt sie in den Stock zurück. Beim nächsten Kommen wird die Biene in Alkohol getötet, die eingesperrte Sammelschar wieder freigelassen und der nächste Versuch mit einem anderen Neuling gemacht.

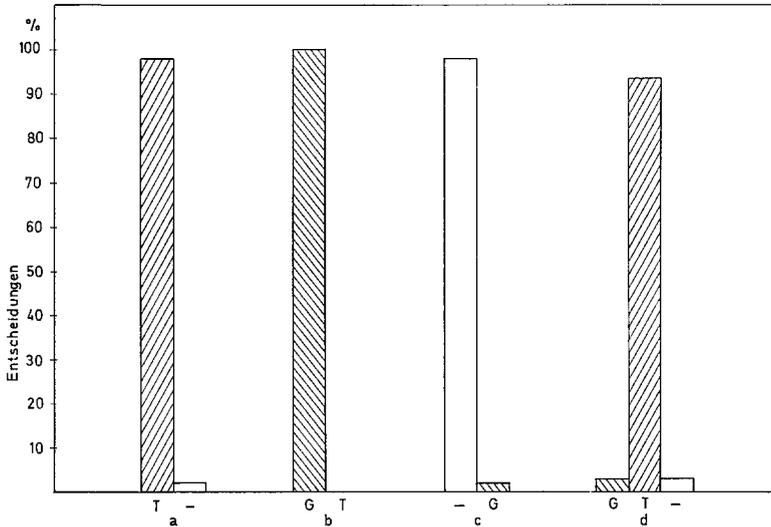


Abb. 2. Lernen eines einzelnen Duftsignals. Nach einem einzigen Saugakt beim zu erlernenden Signal wählen die Bienen im Test zwischen Plätzen mit dem Dressurduft und solchen ohne bzw. mit einem Kontrollduft. Große Säulen = Entscheidungen in % für Dressurinformation, kleine Säulen für Kontrolle; *G* Geraniol; *T* Thymian; — duftlose Plätze. In allen 4 Versuchsreihen $p \ll 0,001$

Den 110 richtigen Entscheidungen dieser Serie stehen nur 2 falsche gegenüber (98,2% : 1,8%), vgl. Abb. 2 a.

Die statistische Sicherung erfolgt nach dem χ^2 -Test (CROXTON, 1959) und ergibt $p \ll 0,001$.

Bienen lernen also schon nach einer einzigen Belohnung, einen Duft von duftlosen Plätzen zu unterscheiden. Aus dieser Versuchsreihe folgt allerdings noch nicht, ob Thymian als solcher erlernt ist. Es könnte sein, daß nur allgemein Duft von duftlos unterschieden wird. Die folgende Versuchsserie soll prüfen, ob und wie gut nach einer Belohnung auch schon die Duftspezifität gelernt wird.

b) Thymian zu Geraniol zu duftlos. Die Dressur verläuft genauso wie unter 1 a. Doch wird im Test die Wahl gegeben zwischen dem erlernten Duft (Thymian), einem fremden, gleich attraktiven Duft (Geraniol) und duftlosen Plätzen. Auch in diesem Fall sind 93,6% aller Entscheidungen für den erlernten Duft gegenüber nur 3,2% für den unbekanntem und ebenfalls 3,2% für duftlos ($N=94$); $p \ll 0,001$; vgl. Abb. 2 d.

c) Geraniol zu Thymian. Um nachzuprüfen, ob nicht einer der beiden Düfte für die Bienen attraktiver ist, wird mit einer Belohnung die Information „Geraniol“ eingespeichert. Im Test besteht die Auswahl

zwischen Plätzen mit Geraniol und solchen mit dem unbekanntem Thymian. Die Bienen entscheiden sich zu 100% richtig ($N=152$); vgl. Abb. 2b.

Vergleicht man das Ergebnis dieser Reihe (152:0 Entscheidungen), in der Geraniol gelernt und Thymian als unbekannter Kontrollduft gegeben wurde, mit dem Ergebnis von 1 b, wo Thymian gelernt und Geraniol der Kontrollduft war (88:3 Entscheidungen), so ist der Unterschied statistisch nicht zu sichern ($p=0,025$, errechnet nach der Vierfelderregel des χ^2 -Testes, CROXTON, 1959, S. 273). Keiner der beiden Düfte ist also in sich für die Bienen im Rang bevorzugt.

d) *Duftlos zu Geraniol.* Wenn gesagt wurde, der spezifische Duft wird schon mit einem einzigen Lernakt gelernt, so ist dies nicht ganz korrekt: das Duftsignal wird ja dem Neuling bereits im Stock mitgeteilt. Es ergibt sich somit die wichtige Frage, *inwieweit individuell gemachte Erfahrung und solche, die vom Sozialpartner mitgeteilt wird, in den Lernvorgang eingehen.* Wir werden diese Frage in allen Einzelheiten verfolgen (S. 322). Hier zunächst ein Vorversuch: Wir nehmen den Neulingen die Möglichkeit, sich von der Tänzerin über den Duft des Futters informieren zu lassen. Es wird Zuckerwasser ohne Duft geboten. — Auch jetzt merken sich die Bienen ganz eindeutig schon nach einem Lernakt die Information „ohne Duft“, was im Tanz nur als fehlender Duft mitgeteilt werden konnte. Die am Futterplatz ankommenden Neulinge brauchen zwar länger, um das nicht duftmarkierte Futterschälchen zu finden. Im Test beim 2. Anflug entscheiden sich die Bienen, wenn zur Auswahl 2 duftlose Plätze und 2 Plätze mit einem fremden Duft (Geraniol) vorhanden sind, zu 97% für die duftlosen Plätze ($N=130$), was einem $p \ll 0,001$ entspricht; vgl. Abb. 2c.

Ein einziger Lernakt reicht also für die Honigbiene aus, um bei der Rückkehr die Duftsituation eindeutig wiederzuerkennen, ganz gleichgültig, ob es darum geht, eine duftlose Quelle aus solchen mit Duft herauszufinden oder umgekehrt oder einen bestimmten Duft aus anderen Düften.

2. Sukzessives Lernen zweier Duftsignale

Die Lernaufgabe wird nunmehr erschwert: mit je einem Lernakt werden zwei Duftinformationen hintereinander eingespeichert. Beim 1. Anflug findet die Biene das Duftsignal am Futterplatz vor, das sie im Haarpelz der Tänzerinnen im Stock wahrgenommen hat. Die Samselschar wird nun eingesperrt. Beim 2. Anflug ist der 1. Duft entfernt und ein zweiter, unbekannter, aber gleich attraktiver Duft auf den Papierstreifen neben einem neuen Futterschälchen mit Zuckerwasser gegeben worden. Die Versuchsbiene fliegt denselben Mittelplatz auf dem Tisch an, wo vorher das Zuckerwasser stand, nimmt den fremden Duft

wahr, dreht kurz vor dem Sichsetzen ab, fliegt einen größeren Bogen, setzt wieder zur Landung an, biegt jedoch beim Näherkommen in das Duftfeld wieder ab. Ein Drittel der Versuchsbienen fliegt wieder in den Stock zurück, nachdem sie in der eben beschriebenen Art 6—9 min um das Futterschälchen gekreist sind. Die Prägung durch den 1. Duft ist offensichtlich bei vielen Individuen schon nach einem Lernakt so stark, daß ein Umlernen oder Dazulernen auf einen neuen Duft nicht gelingt. So steht schon der negative Ausgang dieser Versuche im Einklang mit der Blütenstetigkeit der Honigbienen und zeigt die wichtige Rolle, die dabei der Duft spielt.

Zwei Drittel der Versuchsbienen haben sich jedoch bei der 1. Belohnung so stark an die Futterquelle gebunden, daß sie — allerdings erst nach 3—5 min Kreisen — auch bei fremder Duftmarkierung Zuckerwasser saugen.

a) *Thymian und Geraniol*. Die zuletzt genannten Versuchsbienen haben also mit je einem Lernakt beim ersten Duft (Thymian) und beim 2. Duft (Geraniol) Zuckerwasser gesaugt. Beim dritten Anflug wird nun zwischen diesen beiden Düften und duftlosen Plätzen getestet. Man könnte erwarten, daß die Bienen sich prozentual gleichmäßig bei dem 1. und dem 2. Duft setzen, da ja beide mit je einem Lernakt gespeichert wurden. Das ist aber nicht der Fall. Die Bienen entscheiden sich zu 80,44% für den ersten Duft, nur zu 15,94% für das 2. Signal und zu 3,62% für den duftlosen Platz ($N=138$); vgl. Abb. 3a¹. Statistische Sicherung aller Werte: $p \ll 0,001$.

Auch dieses Ergebnis bestätigt die Blütenkonstanz der Bienen oder, wie MARTIN (1965) es formulierte, es wird „die erste Information als ein alles überragender Richtwert im ZNS vermerkt“. Man könnte einwenden, die erste Information habe deshalb einen höheren Stellenwert, weil das Duftsignal schon im Stock von den Tänzerinnen mitgeteilt wurde, die 2. Information dagegen nur durch persönliche Erfahrung erlernt wird. Auf diese Frage wird später noch gesondert eingegangen (S. 322).

b) *Geraniol und Thymian*. Die bevorzugte Wahl des zuerst erlernten Duftes kann nicht an der Qualität „Thymian“ liegen. Die gleich starke Attraktivität wurde schon oben (S. 312) bewiesen. Doch zur nochmaligen Überprüfung wird die Reihenfolge des Erlernens der beiden Düfte umgekehrt. Geraniol wird diesmal zuerst geboten, als zweiter Duft Thymian. Die Bienen entscheiden sich im Test zu 76,9% für den 1. Duft (Geraniol), zu 14,0% für die 2. Information (Thymian) und zu 9,1% für den duftlosen Platz ($N=121$); vgl. Abb. 3b. Der Unterschied der

1. Im Test standen 1 Platz mit Geraniol, einer mit Thymian und 3 duftlose Plätze zur Wahl; in Abb. 3 steht der duftlose Platz für 3 duftlose Plätze dividiert durch 3.

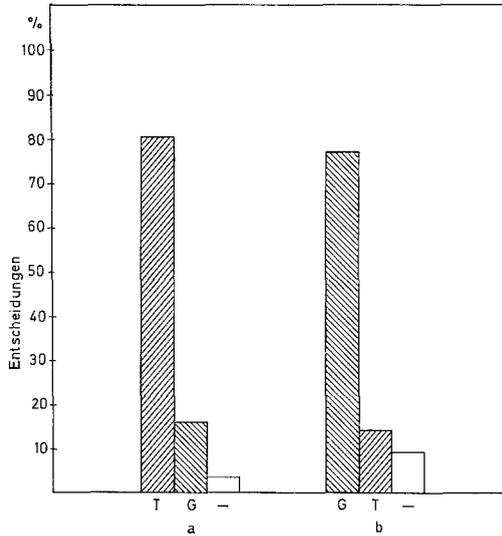


Abb. 3a u. b. Sukzessives Lernen zweier Duftsignale. Das 1. Duftsignal wird im Stock mitgeteilt und einmal am Futterplatz belohnt, das zweite bei der Rückkehr an die Futterquelle ohne vorhergehende Mitteilung von Seiten einer Tänzerin eingespeichert. Die Reihenfolge der Säulen in den einzelnen Säulengruppen entspricht der Reihenfolge der Einspeicherung; 3. Säule in a und b = Entscheidungen für Kontrollplätze

Entscheidungen für den 2. Duft und die duftlosen Plätze ist nicht mehr zu sichern ($p=0,25$). Das 2. Signal wird genausoviel gewertet wie unbekannt-duftlos.

Der 1. Duft ist also entscheidend bei der sukzessiven Einspeicherung zweier Düfte mit je einem Lernakt. Es wäre denkbar, daß durch die Erstinformation eine Art Hemmung gegenüber weiteren Signalen der gleichen Modalität eintritt, vielleicht im Sinne einer proaktiven Hemmung (FOPPA, 1968, S. 275). Vgl. ausführlicher hierzu: Umlernen, S. 319.

3. Sukzessives Lernen dreier Duftsignale

a) *Geraniol zu Thymian zu Rosmarin zu duftlos*. Die bisher vorgelegten Ergebnisse zeigen, daß die zuerst eingespeicherte Duftinformation besser behalten wird als die zweite. Trifft diese Stufung nun auch beim sukzessiven Lernen von 3 Duftsignalen zu?

Beim 1. Anflug wird Geraniol geboten (mitgeteilt im Stock durch die Tänzerinnen), beim zweiten Thymian und beim dritten Rosmarin. Beim 4. Anflug findet der Test mit der Wahlmöglichkeit zwischen diesen drei Düften und einem duftlosen Platz statt. Es ergibt sich folgende Verteilung: 42,4% der Entscheidungen für den 1. Duft (Geraniol),

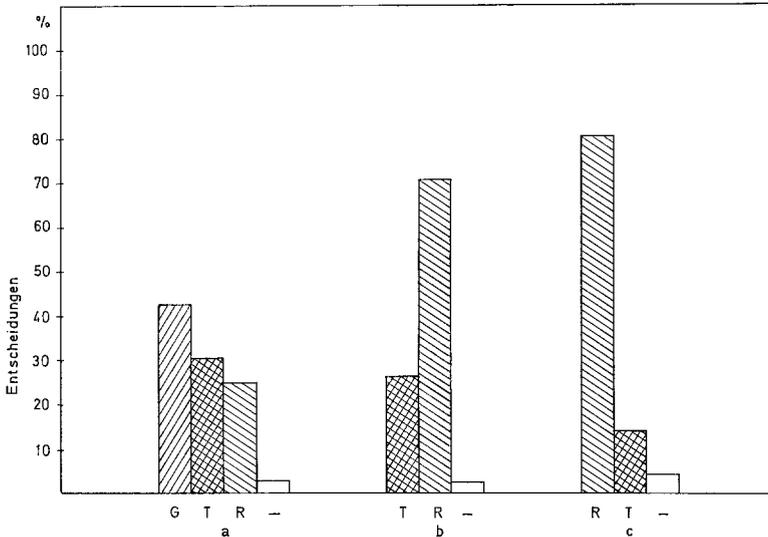


Abb. 4a—c. Sukzessives Lernen dreier Duftsignale. Das 1. Signal wird im Stock mitgeteilt und am Futterplatz einmal belohnt, das 2. und 3. ohne vorausgehende Mitteilung mit je einer Belohnung am Futterplatz gelernt. In a gibt die 4. Säule die Entscheidungen für den Kontrollplatz an; in b und c wird das zuerst eingespeicherte Signal Geraniol im Test nicht mehr als Wahlmöglichkeit geboten und die Lernfolge des 2. und 3. Signals gegeneinander ausgetauscht. *R* Rosmarin

30,4% für das 2. Signal (Thymian), 25,1% für die 3. Information (Rosmarin) und 3,1% für den duftlosen Kontrollplatz ($N=158$). Die Bienen entscheiden sich also auch wieder in der Reihenfolge der erlernten Duftsignale. Allerdings verwischen sich die Unterschiede (vgl. Abb. 4a). Die Entscheidungen für den 1. Duft lassen sich nicht mehr gegen die für das 2. Signal statistisch sichern ($p=0,075$), wohl aber gegen die Entscheidungen für den 3. Duft ($p=0,009$). Auch die Werte des 2. und 3. Signals sind nicht gegeneinander zu sichern ($p=0,04$).

Die erste Duftinformation hat also immer einen Vorrang vor den danach eingespeicherten Duftsignalen. Was geschieht, wenn die Bienen zwar, wie in der vorigen Versuchsreihe, die 3 Duftinformationen mit je einem Lernakt nacheinander lernen, im Test aber der 1. Duft nicht mehr als Wahlmöglichkeit geboten wird?

b) *Thymian zu Rosmarin zu duftlos*. Die prozentuale Verteilung der Entscheidungen in dieser Versuchsanordnung ist: Thymian 26,4%, Rosmarin 71,3%, duftloser Kontrollplatz 2,3% (vgl. Abb. 4b) bei $N=129$. Das an 3. Stelle erlernte Signal (Rosmarin) wird bevorzugt gewählt. Statistische Sicherung aller Werte gegeneinander: $p \ll 0,001$.

Die zeitliche Reihenfolge der Einspeicherung allein reicht als Lernmechanismus zur Erklärung dieses Ergebnisses nicht aus. Man könnte vermuten, daß die Attraktivität des Duftes entscheidend in die Wahl tendenz mit eingeht. Das soll folgender Versuch prüfen.

c) *Rosmarin zu Thymian zu duftlos*. Die Reihenfolge der Einspeicherung wird umgestellt: 1. Signal: Geraniol (wird nicht als Wahlmöglichkeit im Test geboten), 2. Signal: Rosmarin, 3. Signal: Thymian. Die Bienen wählen im Versuch zu 81,2% Rosmarin, zu 14,4% Thymian und zu 4,4% den duftlosen Kontrollplatz ($N=132$). Für die einzelnen Werte in Abb. 4c ist $p = 0,01$ bis $0,001$. Das unterschiedliche Verhältnis von Rosmarin zu Thymian in den beiden letzten Versuchsreihen (107:19 und 92:34) hat ein $p = 0,003$.

Daraus folgt: bei der sukzessiven Einspeicherung von mehreren Duftsignalen spielen sowohl die *Reihenfolge* als auch die *Attraktivität* der Düfte eine Rolle. Denn einerseits wird Rosmarin als an 2. Stelle gelernter Duft häufiger gewählt, als wenn er an 3. Stelle eingespeichert wurde. Das gleiche trifft für Thymian zu. Andererseits wird Rosmarin vor Thymian bevorzugt, weil es für die Bienen in sich attraktiver ist.

Dabei dürfte die unterschiedliche Attraktivität verschiedener Düfte wohl artspezifisch und angeboren sein. Durch entsprechende Vergleichsversuche ließe sich eine Werteskala einzelner Blütendüfte für die Honigbiene aufstellen, die eventuell bei verschiedenen Arten oder Rassen variiert. Solche Versuche sind in Vorbereitung.

4. Umlernen

a) *Von einem Duftsignal (Geraniol) auf ein zweites (Thymian)*. Von 2 mit je einem Lernakt hintereinander eingespeicherten Duftsignalen wählen die Bienen im Test das erste bevorzugt. Von daher erhebt sich die Frage: wie schnell (= mit wieviel Lernakten) lernen Bienen von einer Duftinformation auf eine zweite um?

Es wird jeweils einmal der 1. Duft (Geraniol) geboten, und dann, nach 0, 1, 2, 3, 5, 10 Lernakten für den zweiten Duft (Thymian), werden den Bienen im Versuch beide Informationen zur Auswahl gegeben. Jeder Versuch wird mit je einer neuen Biene gemacht. Es wurden somit keine individuellen Umlernkurven gewonnen (vgl. MENZEL, 1967). Es wurde vielmehr jeder einzelne Punkt aus Einzelversuchen von 12—15 Bienen gemittelt. Denn nach FISCHER (1957) sinkt bei Duftversuchen die Wahlbereitschaft, wenn man ein und dieselbe Biene mehrmals hintereinander testet.

Abb. 5, untere Kurve, zeigt den Verlauf des Umlernens von Geraniol auf Thymian. Nach 10 Lernakten für das 2. Signal wird die am Anfang einmal eingespeicherte Information noch immer zu 13,87% gewählt. Der zuerst gelernte Duft schlägt in den Entscheidungen noch immer

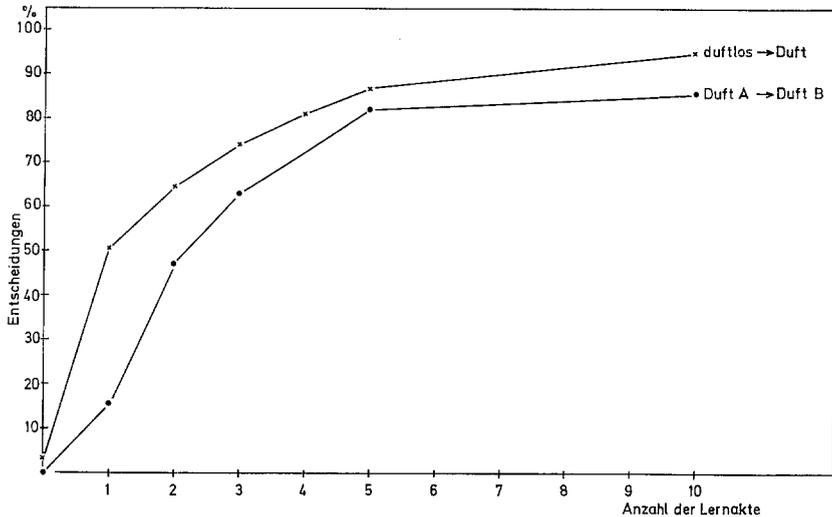


Abb. 5. Umlernen von einer Information auf eine zweite. Nach vorausgehender Mitteilung im Stock und einer einmaligen Belohnung am Futterplatz bei der 1. Information wird in den darauffolgenden Saugakten an der Futterquelle ein 2. Signal gelernt. *a* Untere Kurve: Umlernen von Geraniol auf Thymian. *b* Obere Kurve: Umlernen von duftlos auf Geraniol. Beide Kurven lassen sich gegeneinander sichern mit Ausnahme bei 5 und 10 Lernakten

durch. Das ist ein weiterer Beweis für die große Rolle, die dem Duft bei der Blütenstetigkeit der Bienen zukommt.

Zuwachs an Wahlsicherheit mit zunehmenden Lernakten: $p < 0,01$ bis $p = 0,001$. Nur die beiden letzten Punkte (zwischen 5. und 10. Lernakt) der Kurve sind statistisch ungesichert.

b) Umlernen von duftlos auf Duft (Geraniol). Bei je einem Lernakt für „duftlos“ (= 1. Duftsituation) und für Geraniol (= 2. Duftsituation) fallen die Entscheidungen im Versuch etwa 50:50 aus ($N = 205$). Von daher ist zu erwarten, daß das Umlernen von dem Signal „duftlos“ auf einen Duft schneller geht als von einem Duft auf einen zweiten. Das trifft auch tatsächlich zu, wie ein Vergleich der beiden Kurven zeigt (Abb. 5). Die beiden Umlernkurven lassen sich gegeneinander sichern, mit Ausnahme der beiden Punkte nach 5 Lernakten. Auch die beiden Werte nach 10 Lernakten sind nur knapp statistisch voneinander unterschieden ($p = 0,021$).

Die biologische Bedeutung dieser verschiedenen schnellen Umlerngeschwindigkeit ist klar: duftlos ist kein konkretes Signal für die Bienen; eine mit Duft markierte Futterquelle wird nicht nur schneller gefunden als eine duftlose, sie wird auch leichter dem Gedächtnis eingeprägt.

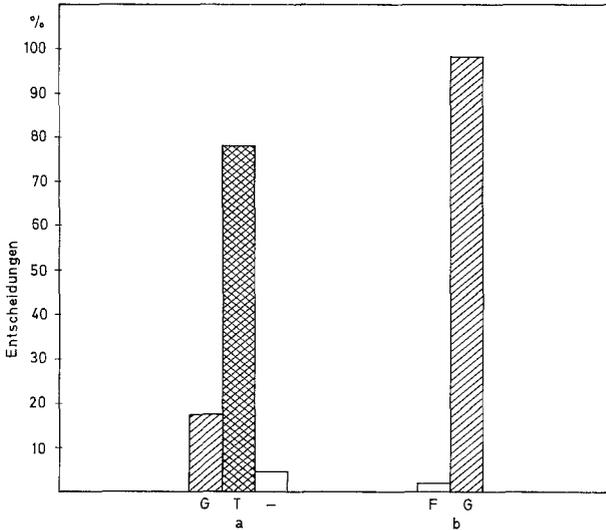


Abb. 6a u. b. Unterschied zwischen Überlagerung und Vergessen. a Das 1. Signal wird mit vorausgegangener Mitteilung im Stock und einmaliger Belohnung am Futterplatz gelernt, das 2. Signal mit 5 Belohnungen. Im Test entscheiden sich die Bienen vorzugsweise für das 2. Signal (— duftlose Kontrollplätze). b Dressur wie oben. Im Test haben die Bienen jedoch nur die Wahl zwischen dem 1. Signal und dem unbekanntem aber gleich attraktiven Fenchel (*F*). Das in Versuchsanordnung a als überlagert erscheinende Signal wird ganz eindeutig gewählt. Es war also nicht vergessen. Unterschiedliche prozentuale Verteilung der Entscheidungen für *G* in a und b: $p \ll 0,001$

5. Unterschied zwischen Überlagerung und Vergessen

Bietet man den 1. Duft (Geraniol) einmal, den zweiten dagegen fünfmal, so entfallen nur noch 18,35% aller Entscheidungen im darauffolgenden Test auf den 1. Duft ($N=109$), vgl. Abb. 6a.

Daraus ergibt sich die Frage: ist die 1. Duftinformation schon aus dem Gedächtnis ausgelöscht (=vergessen) oder ist sie durch das Umlernen, d.i. durch das häufigere Bieten des 2. Signals nur überlagert worden?

Dies kann man auf folgende Weise prüfen: Die Bienen lernen beim 1. Saugakt Geraniol, bei den 5 folgenden Thymian. Im Test wird aber als Wahlmöglichkeit nur Geraniol und ein gleichattraktiver, unbekannter Duft (Fenchel) geboten. Ist die 1. Duftinformation vergessen, müssen sich die Bienen im Versuch genauso häufig beim vergessenen wie beim unbekanntem Duftsignal setzen. Die Bienen entscheiden sich aber zu 98,33% ($N=120$) für Geraniol, d.h. der 1. Duftindruck war nicht aus dem Gedächtnis ausgelöscht oder vergessen, sondern von der 2. Duftinformation nur *überlagert* (vgl. Abb. 6b).

Diese letzte Versuchsreihe bietet die Grundlage für die Methode des 2. Teils der Arbeit über die Dauer der Erinnerung.

6. Anteil von Eigenerfahrung bzw. intraspezifischer Informationsübertragung am Lernprozeß

Nach den bisher vorgelegten Versuchsergebnissen sind die Voraussetzungen gegeben, um die oben (I, 1d) angeschnittene Frage gesondert zu untersuchen: Wie sicher wird allein durch die Mitteilung von Tänzerinnen im Stock und wie durch Belohnung am Futterplatz ein Duftsignal gelernt?

Wenn gesagt wurde: Bienen kennen schon nach einem einzigen Saugakt am Futterplatz einen Blütenduft, dann heißt das natürlich: einschließlich dessen, was vom Lernprozeß schon durch sozialen Kontakt im Stock erfolgte. Dies gilt jedoch nicht für die Versuche über sukzessives Lernen von 2 oder 3 Duftsignalen (I, 2 und 3) und beim Umlernen von einem Duft auf einen zweiten (I, 4a) oder wenn duftlos alarmiert wurde. Denn in diesen Fällen wird die 2. Duftinformation nur durch Eigenerfahrung gelernt.

Will man nun vom Gesamtlernprozeß die Anteile des Lernens herausfinden, die auf die Mitteilung im Stock und auf die Belohnung am Futterplatz entfallen, so ist die bisherige Methode nicht geeignet.

Zur Lösung des Problems sind grundsätzlich 2 Wege möglich:

1. man schaltet den Lernprozeß im Stock aus und
2. man läßt die Neulinge *nur* im Stock lernen, läßt sie aber am Futterplatz nicht mehr zum Saugen kommen.

Da die Ergebnisse des Gesamtlernprozesses von der Mitteilung im Stock einschließlich der Belohnung am Futterplatz vorliegen (I, 1), kann man die Resultate der Teilprozesse davon abziehen und so die Anteile des Lernvorgangs am Futterplatz und im Stock ermitteln.

a) *Lernen ausschließlich durch Eigenerfahrung.* Der Lernprozeß im Stock wird auf folgende Weise ausgeschaltet: Eine Sammelschar erhält Zuckerwasser an einem Futterplatz *ohne* Duftmarkierung. Kommt ein Neuling, so läßt man ihn an dieser Futterquelle saugen und fängt die Sammelschar ab. Bei der Rückkehr findet der Neuling (er gilt jetzt als Versuchsbiene) den zu erlernenden Duft (Geraniol) am Futterplatz vor. Bis hierher verläuft die Dressur genauso wie S. 315. Beim 3. Anflug wird nun aber nicht wie in der angeführten Versuchsserie zwischen duftlosen Plätzen und solchen mit Geraniol getestet, sondern die Bienen haben die Wahl zwischen 2 Plätzen mit Geraniol und 2 Plätzen mit Fenchel, das aufgrund von Vorversuchen gleich attraktiv ist. Auf diese Weise kann man feststellen, mit welcher prozentualen Sicherheit ein Blütenduft erlernt wird, wenn keine soziale Mitteilung im Stock vorgeht.

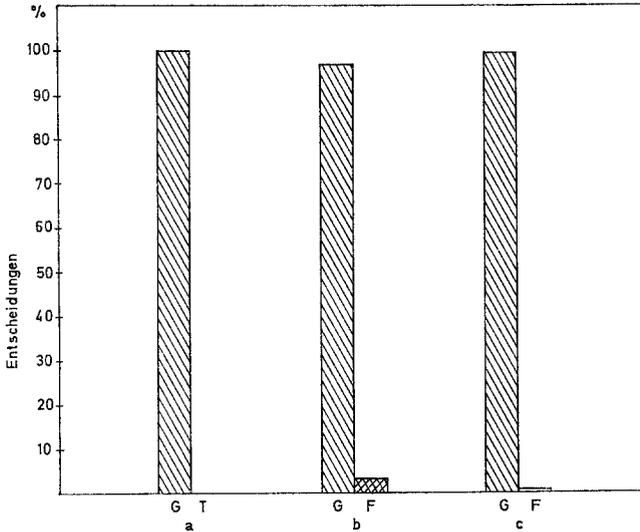


Abb. 7a—c. Lernen durch Eigenerfahrung und durch soziale Mitteilung. a Gesamtlernprozeß. Die Bienen lernen im Stock durch soziale Mitteilung *und* am Futterplatz durch Eigenerfahrung (einmalige Belohnung) ein Duftsignal (G). Im Test entscheiden sie sich zu 100% ($N=152$) für die gelernte Information gegenüber einem gleich attraktiven Kontrollduft (T). b Lernen nur durch Eigenerfahrung. Das Signal wird ohne vorausgegangene Mitteilung nur durch Eigenerfahrung am Futterplatz mit einer einzigen Belohnung eingespeichert. Wahrscheinlichkeit 96,74% ($N=123$) gegenüber einem unbekanntem, gleich attraktiven Kontrollduft (F). c Lernen nur durch soziale Mitteilung. Das Duftsignal wird im Stock mitgeteilt; beim Ankommen am Futterplatz werden die Neulinge ohne Belohnung sofort getestet. Wahrscheinlichkeit: 99,41% ($N=172$). Zwischen den beiden Arten der Einspeicherung und dem Gesamtlernprozeß ist statistisch kein Unterschied festzustellen

Die Bienen entscheiden sich zu 96,74% für das nur durch Eigenerfahrung erlernte Duftsignal ($N=123$); vgl. Abb. 7b. Wurde das Duftsignal am Futterplatz durch Eigenerfahrung gelernt *und* vorher im Stock mitgeteilt, so wählten die Bienen im Test zu 100% ($N=152$) die erlernte Information; vgl. Abb. 7a. Der Unterschied beider Reihen ist zu gering, um sich statistisch sichern zu lassen ($0,1 > p > 0,05$).

b) *Lernen durch soziale Mitteilung.* Diesen Anteil am Gesamtlernprozeß hatte schon v. FRISCH in vielfältig abgewandelten Versuchen (Zusammenfassung v. FRISCH, 1965) für die Entfernungs- und Richtungsweisung nachgewiesen. Unsere Ergebnisse über die soziale Mitteilung der Duftspezifität stehen mit seinen Befunden in voller Übereinstimmung.

Am Futterplatz mit Duftmarkierung wird eine Sammelschar von 5—10 Bienen gefüttert. Der Duft wird beim Vortanzen im Stock

mitgeteilt. Etwa 1 m vom Futterplatz entfernt, in Richtung auf den Stock zu, steht der Versuchstisch mit 2 Plätzen Geraniol (Dressurduft) und 2 Plätzen Fenchel (diesmal mit Zuckerwasser in den Schälchen). Jeder Neuling hat die Möglichkeit, sich am Versuchstisch bei den Plätzen mit dem im Stock mitgeteilten Duft zu setzen oder den Gegenduft zu wählen. Gegen Ende des Tests wird die Versuchsbiene beim Saugen mit der Pinzette abgefangen. Das ist notwendig, da ein ankommender Neuling im Flug ja nicht markiert werden kann und sonst die Gefahr besteht, diesen Neuling mit einem später kommenden zu verwechseln. Zudem wird so ausgeschlossen, daß die Neulinge den Platz zusätzlich mit Sterzelduft markieren; dies würde eine zusätzliche, in unserm Fall unerlaubte Lockwirkung für den Dressurduft bedeuten.

Die Bienen entscheiden sich zu 99,41 % ($N=172$) für das im Stock gelernte Duftsignal; vgl. Abb. 7c. Auch in dieser Serie ist die Differenz zu den Resultaten der Versuchsserie, in der der Gesamtlernprozeß getestet wurde (Abb. 7a), so gering, daß sie sich nicht sichern läßt ($0,975 > p > 0,95$). *Ein Blütenduft wird also schon durch die soziale Mitteilung im Stock so genau gelernt, daß die Zuwachsrate an Sicherheit, die durch die Bestätigung am Futterplatz erfolgt, verschwindend klein ist.* Im vorliegenden Fall beträgt sie nur 0,59 %, d.h. der eigentliche Lernvorgang geschieht schon durch die Mitteilung im Stock.

Meines Wissens ist durch diese Versuche zum erstenmal bei Evertbraten insgesamt bewiesen, daß ein Tatbestand ohne Eigenerfahrung allein durch soziale Mitteilung gelernt werden kann. Es handelt sich hier um ein prospektives Lernen mit der Erwartung auf subjektive Belohnung (vgl. FOPPA, 1968, S. 139).

Vielleicht lassen sich die Anteile am Gesamtlernprozeß, die im Stock durch Mitteilung erfolgen und die durch Eigenerfahrung am Futterplatz stattfinden, durch die Verwendung von Nicht-Blütendüften deutlicher trennen. Denn unter ihnen gibt es solche, die langsamer gelernt werden. Entsprechende Versuche sind in Vorbereitung.

II. Wie lange bleibt eine Duftinformation als Gedächtnisinhalt gespeichert?

Unsere Ergebnisse haben gezeigt, daß die zeitliche Aufeinanderfolge der Informationseingänge den Lernprozeß entscheidend bestimmt. Dementsprechend ist es von Interesse, auf der Gegenseite die Etappen des *Vergessens* zu verfolgen. Von vornherein waren für dieses Vorhaben aber in methodischer Hinsicht Schwierigkeiten zu erwarten: Wenn man nach ein- oder mehrmaliger Belohnung das Futterschälchen wegnimmt, sucht die betreffende Biene zwar noch einige Zeit, sie hält auch noch

zwei- oder dreimal am Tage am Futtertisch Nachschau, aber in den darauffolgenden Tagen wird sie nicht mehr kommen. Sie wendet sich einer anderen Futterquelle zu.

1. Methode

Um die duftdressierten Bienen ständig zum Test „zur Verfügung“ zu haben, wurden sie anschließend an die Duftdressur den ganzen Tag über und an den folgenden Tagen *duftlos* gefüttert. Wenn hiermit auch eine gewisse Adressur verbunden ist (s. unten, Abb. 10), so läßt sich mit dieser Methode doch — wie wir sehen werden mit überraschend gutem Erfolg — prüfen, ob überhaupt die Erinnerung an den Dressurduft noch vorhanden ist.

Im einzelnen wird wie folgt verfahren: Den Neulingen wird bei den ersten 10 Anflügen duftloses, zweimolares Zuckerwasser geboten, um sie auf den Ort zu dressieren, vor allem aber um Lernen durch Eigenerfahrung zu isolieren. Die alte Sammelschar wird im Verlauf der 10 Anflüge abgefangen. Beim 11.—13. Anflug befindet sich neben dem Futterschälchen ein Tropfen Geraniol auf einem Streifen Filterpapier. Der Duft muß also ohne vorhergehende Mitteilung im Stock erlernt werden. Bei dieser Versuchsanordnung liegen bei allen Versuchsbienen drei Lernakte durch Eigenerfahrung vor. Anschließend wird den ganzen Tag wieder duftlos gefüttert und ebenso an den folgenden Tagen bis zur Versuchszeit. Im Test hat die Biene die Auswahl zwischen 2 Plätzen mit Geraniol (= dem Dressurduft) und 2 Plätzen mit Fenchel (einem den Versuchsbienen unbekanntem, in Vorversuchen als gleich attraktiv befundenen Duft). So wird das oben (S. 321) erhaltene Versuchsergebnis von Vergessen und Überlagerung verwertet: Alles, was an Erinnerung an ein erlerntes Duftsignal vorhanden ist, zeigt sich gegenüber einem gleich attraktiven aber unbekanntem Duft. Wäre der Duftindruck von den Vortagen vergessen, so müßten sich die Bienen beim vergessenen Duft (Geraniol) gleich häufig setzen wie beim nie gelernten (Fenchel).

Jeder Punkt der Vergessenskurven ist aus 15 Versuchen mit jeweils verschiedenen Einzelbienen gemittelt. Auch hier wurde jede Biene nur für einen einzigen Versuch verwendet, um eine Verfälschung der Ergebnisse durch Adressur auszuschließen (vgl. oben S. 313).

2. Ergebnisse

Die allgemein übliche Auswertung von Erinnerungsleistungen wird angegeben im Verhältnis von richtigen zu falschen Wahlen in Prozent. Eine erste Übersicht gibt Tabelle 1.

Tabelle 1. *Erinnerungsverlauf an ein erlerntes Duftsignal (Geraniol)*

	1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag
% der Richtigwahlen	97,23	90,75	92,56	86,36

Es ist zwar ein leichter Abfall der Richtigwahlen festzustellen, eine klare Aussage erlauben diese Ergebnisse aber keineswegs. Denn eine statistische Sicherung ist nur zwischen den Ergebnissen des ersten und denen des 2. und 4. Tages möglich.

24-Std-Periodik. Bei genauerer Durchsicht der Protokolle stellte sich heraus, daß es nicht gleichgültig war, zu welcher Tageszeit die Versuche gemacht wurden. Es ergab sich jeweils ein Maximum der Erinnerung in Abständen von je 24 Std nach der Dressurzeit, ganz gleichgültig, ob diese vormittags, mittags oder nachmittags war. Folgende Tabelle soll einen ersten Hinweis bringen.

Tabelle 2. *Erinnerungsverlauf an ein erlerntes Duftsignal (stundenweise geprüft)*

	1. Tag	2. Tag			3. Tag			4. Tag		
Std nach der Dressur	0	22	24	26	47	48	49	71	72	73
Richtige Entscheidungen	317	52	121	33	37	61	14	18	30	9
Falsche Entscheidungen	9	11	3	7	3	3	3	2	1	6
% der richtigen Entscheidungen	97,2	82,5	97,2	82,5	92,5	95,3	82,4	90,0	96,8	60,0

Aufgrund dieser ersten Versuchsreihen wurden weitere Experimente 1, 3, 6, 10, 18, 20, 28, 30 Std nach der Dressur gemacht, ebenfalls jeweils mit je 15 Einzelbienen. Abb. 8 gibt das Ergebnis wieder: je weiter die Versuche zeitlich vom 24-Std-Punkt liegen — gleichgültig ob davor oder danach — desto schlechter fallen prozentual die Entscheidungen für das erlernte Duftsignal aus.

Statistische Sicherung der Ergebnisse *im* 24-Std-Punkt zu denen *davor* und *danach*: $p < 0,005$.

Der prozentuale Anteil der richtigen Entscheidungen an den Gesamtentscheidungen ist ein gutes Maß für den Grad des Vergessens, aber nicht das einzige. Die *Suchintensität* im unbelohnten Test ist ein zweiter wichtiger Parameter. Darunter wird die absolute Anzahl der richtigen Entscheidungen während einer Versuchsdauer von 5 min verstanden, und zwar gemittelt aus je 15 Experimenten. Abb. 9 zeigt, daß die absoluten Falschentscheidungen in allen Versuchsreihen in einem engen Schwankungsbereich immer *gleich* bleiben. Die absoluten richtigen Entscheidungen zeigen deutlich die 24-Std-Periodik.

Da die Auswertung nach der Suchintensität sich klar aus dem vorliegenden Zahlenmaterial ergibt und zudem eine viel genauere Aussage

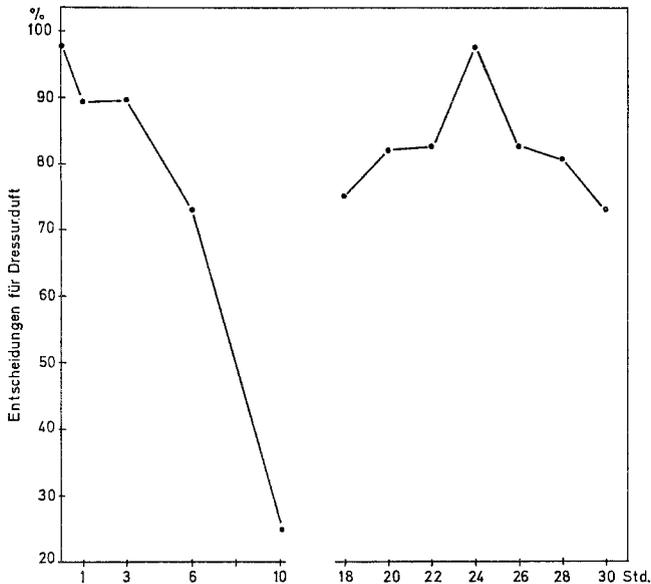


Abb. 8. 24-Std-Periodik der Erinnerungsleistung (% der Richtigwahlen). Die Kurve gibt den Erinnerungsverlauf an ein mit 3 Lernakten eingespeichertes Signal von unmittelbar nach der Dressur bis 30 Std danach in verschiedenen Zeitabständen wieder. Die Erinnerungsleistung hat in einer Periode von je 24 Std jeweils ein Maximum. Je weiter die Versuche zeitlich von diesen 24-Std-Punkten liegen, desto schlechter fallen prozentual die Entscheidungen für das erlernte Duftsignal aus. — Unterschied der Ergebnisse *vor* den 24-Std-Punkten zu denen *in* den 24-Std-Punkten: $p < 0,005$. Dasselbe trifft zu für die Resultate *im* circadianen Rhythmus und zu denen *nach* diesem Punkt

über den Verlauf der Gedächtnisleistung gestattet, ist sie der prozentualen, qualitativen Auswertung vorzuziehen.

Statistische Sicherung: Im allgemeinen sind alle Punkte der Intensitätskurve gut bis sehr gut statistisch gegeneinander gesichert. Nur von 6 auf 10 Std oder von 30 auf 34 Std sind die beiden Punkte nur noch knapp oder nicht mehr zu sichern. Immer ist dann aber eine Sicherung mit dem übernächsten Punkt möglich.

Aus den eben vorgelegten Ergebnissen folgt:

1. Bienen erinnern sich besser an das erlernte Duftsignal genau 24, 48, 72 Std nach der Dressur, als wenn die Versuche außerhalb dieser Rhythmik geschehen.

2. Dieses Ergebnis läßt sich nur dadurch erklären, daß die Informationsspeicherung bei der Biene streng zeitgekoppelt ist.

Interessanterweise ist bei Bienen eine solche zeitgekoppelte Informationsspeicherung bis jetzt nicht bei anderen Modalitäten, wie Form und Farbe, festgestellt worden. Die Untersuchungen von MENZEL (1968)

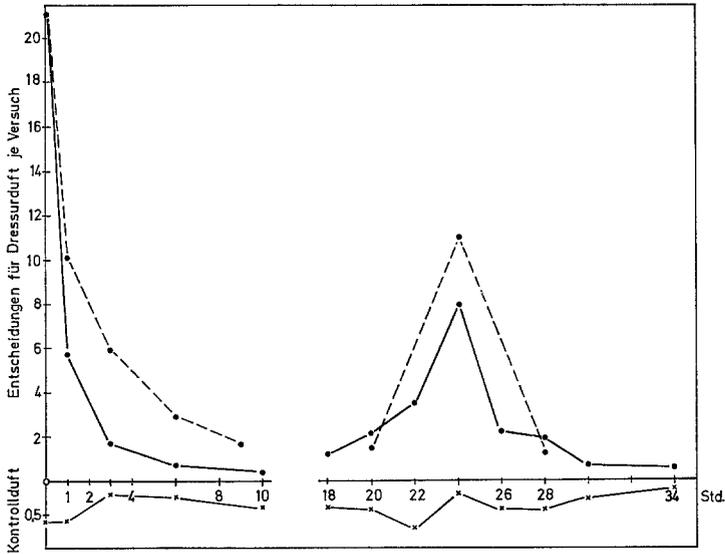


Abb. 9. 24-Std-Periodik der Erinnerungsleistung. Die durchgezogene Kurve gibt die Suchintensität für ein mit 3 Lernakten eingespeichertes Signal (G) an. Zwischen Dressur und Test wurde duftlos gefüttert. — Positive y -Achse: Anzahl der richtigen Entscheidungen (=Suchintensität) je Versuch (gemittelt aus 15 Versuchen); negative y -Achse: Anzahl der Fehlentscheidungen je Versuch. Die Suchintensitätskurve zeigt auch eine 24-Std-Periodik wie Abb. 8; Absicherung der jeweils benachbarten Punkte: $p=0,01$ bis $0,001$, mit Ausnahme des 30- und 34-Std-Punktes. Die gestrichelte Kurve zeigt eine bessere Erinnerungsleistung, wenn in der Zeit zwischen Dressur und Test durch Einsperren im Stock eine Adressur durch Fremdinformationen ausgeschaltet ist. — Beide Kurven sind gegeneinander gesichert außer den Punkten bei 20 und 28 Std

sprechen jedenfalls bei Farben gegen ein zeitgebundenes Lernen. Für das Formensehen liegen keine Vergleichsversuche vor. Als Erklärung könnte man auf folgendes hinweisen: Formen und Farben ändern sich den Tag über nicht. „Häufig ist die Duftentwicklung auf jene Tages- oder Nachtzeit beschränkt, die der Flugzeit der Bestäuber entspricht“ (v. FRISCH, 1965, S. 522). Dies würde dann von den Bienen als Zeitmarke mitausgenützt.

3. Abhängigkeit der Erinnerungsleistung von den zwischen Dressur und Versuch empfangenen Fremdinformationen

Neben der Tagesperiodik sind ohne Zweifel weitere Faktoren am Vergessensprozeß beteiligt. Zwei drängen sich einer Analyse auf:

- a) die absolute Zeitspanne zwischen Assoziation und Test,
- b) die zwischen Lernen und Test eingegangene Menge an Fremdinformationen.

Folgende Versuchsreihe gibt dem 2. Faktor größeres Gewicht. Die Intensitätskurve für den 2. Tag, wie sie im Juni 1967 in Las Palmas de Gran Canaria² aus den Versuchen sich ergab, liegt tiefer, als die mit der gleichen Methode in Frankfurt im August erhaltene Kurve (Abb. 10). Da die Zeit in beiden Fällen gleich lang ist, kann sie logischerweise nicht Ursache für den Unterschied in den Ergebnissen sein.

Zählt man die Anflüge nach, wie oft die Bienen in Las Palmas in der Zeit zwischen Dressur und Versuch Zuckerwasser *ohne* Duftmarkierung saugten und vergleicht diese Zahl mit der entsprechenden in Frankfurt, so ergibt sich ein bedeutender Unterschied: Die Temperatur (Las Palmas: 18—27°; Frankfurt: 20—25°) kann nicht die Ursache dafür sein.

In Las Palmas kamen die 15 Versuchsbienen in 24 Std 1361 mal.

In Frankfurt kamen die 15 Versuchsbienen in 24 Std nur 1095 mal.

In Las Palmas wurde demnach an der Futterquelle ohne Duftmarkierung nach erfolgter Dressur häufiger (90,7 mal je Biene) gesaugt als in Frankfurt (73,0 mal je Biene). Dadurch wurde die Assoziation der Futterquelle mit dem in der Dressur erlernten Duft immer wieder *nicht* bestätigt. Daraus schließe ich: Je mehr Saugakte ohne Duftbeigabe in der Zeit zwischen Lernen und Versuch erfolgten, desto mehr ging die gedächtnismäßige Bindung an die Duftinformation zurück.

Vergleicht man das Verhältnis von Saugakten bei duftloser Futterquelle zu den Entscheidungen für den Dressurduft, wie es in Las Palmas im 24-Std-Punkt gefunden wurde (1361:86) mit dem Ergebnis von Frankfurt im gleichen Zeitpunkt (1095:121), so läßt sich der Unterschied beider Verhältnisse nach der 2×2-Felder-Regel des χ^2 -Testes sehr gut sichern ($\chi^2=17,7$; $p < 0,001$). Vgl. Abb. 10, untere Kurve von Las Palmas, mittlere, durchgezogene Kurve von Frankfurt.

Zusammenfassend läßt sich also sagen: Zwei Gesetzmäßigkeiten steuern die Erinnerungsleistung, in positiver Weise der circadiane Rhythmus, in negativer Art die Anzahl der zwischen Dressur und Versuch empfangenen Fremdinformationen. Diese Folgerung wird durch einen Gegenversuch gestützt:

Die Fremdinformationen in der Zeit zwischen Dressur und Versuch werden ausgeschaltet. Dann müßte die Erinnerungsleistung besser sein.

Neulinge werden wie in den früheren Versuchen auf eine duftlose Futterquelle alarmiert, saugen zehnmal Zuckerwasser ohne Duftmarkierung und anschließend dreimal Geraniol. Danach werden diese Bienen in kleinen Drahtkäfigen in den Stock gesperrt (vgl. MENZEL,

2. Die Versuche wurden wegen der günstigen klimatischen Bedingungen (gleichbleibende Temperatur und fast keine Niederschläge) vom 15. 1.—15. 7. 1967 in Las Palmas de Gran Canaria gemacht.

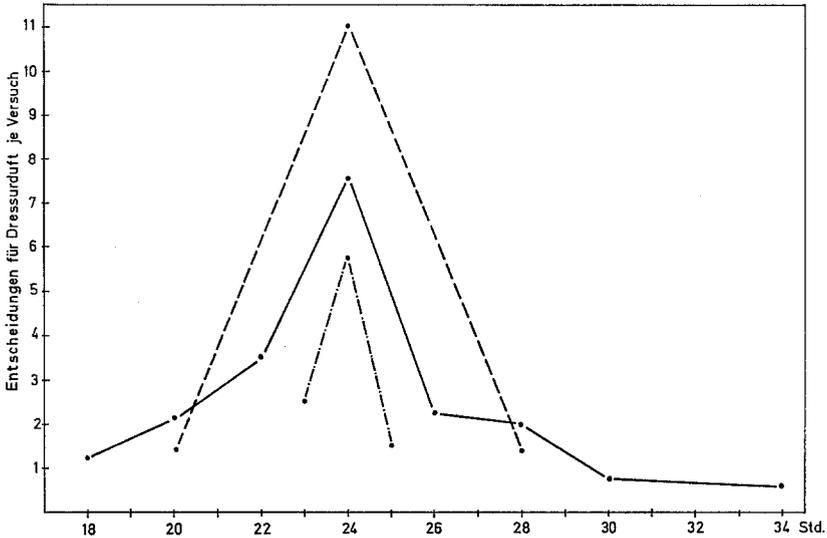


Abb. 10. 24-Std-Maxima unter verschiedenen Versuchsbedingungen. Untere Kurve: (— · — · —) Las Palmas de Gran Canaria: niedrige Erinnerungsleistung, weil zwischen Dressur und Test mehr Fremdinformationen (90,7 duftlose Saugakte) gespeichert wurden als in Frankfurt. Mittlere Kurve: (—) Frankfurt: höhere Erinnerungsleistung, weil weniger Fremdinformationen (73,0 duftlose Saugakte) zwischengeschaltet waren als in Las Palmas. Obere Kurve: (- - - - -) Frankfurt, Einsperrversuche: noch höhere Erinnerungsleistung, weil Fremdinformationen nicht mehr zwischengeschaltet waren. Das obere 24-Std-Maximum ist gegen das mittlere statistisch gut gesichert ($p \leq 0,01$); das mittlere gegen das untere dagegen nicht ($p = 0,075$). Wohl aber läßt sich das Verhältnis von duftlosen Saugakten zur Anzahl der richtigen Entscheidungen von Frankfurt zu dem in Las Palmas sehr gut sichern ($p \ll 0,001$)

1968). Es wurden Versuchsreihen mit je 15 Bienen, die 1, 3, 6, 9, 20, 24, 28 Std eingesperrt waren, unternommen, um so eine Vergleichskurve zu der normalen Suchintensitätskurve mit durchgehender duftloser Fütterung zwischen Dressur und Test zu erhalten.

Abb. 9 zeigt in der gestrichelten Linie den Erinnerungsverlauf bei Bienen nach verschiedenen langen Einsperrzeiten. Die Einsperrkurve läßt sich in jedem Punkt gegen die untere Normalkurve sichern ($p \leq 0,01$ bis $< 0,001$), ausgenommen die Punkte bei 20 und 28 Std. Erstaunlich ist der nicht erwartete starke Abfall am 1. Tag trotz ausgebliebener Abdressur durch Fremdinformationen.

Zwei Tatsachen ergeben sich aus diesen Versuchen:

1. Es liegt eine deutlich bessere Erinnerungsleistung vor, wenn Fremdinformationen zwischen Dressur und Test nicht eingespeichert werden. Die oben (S. 329) angestellte Deutung der unterschiedlichen Versuchsergebnisse von Las Palmas und Frankfurt ist also berechtigt.

2. Das Hauptregulativ für die Gedächtnisreaktionen ist jedoch die 24-Std-Periodik; deshalb der starke Abfall nach 9 Std.

Abb. 10 zeigt in einer Übersicht noch einmal die drei 24-Std-Maxima unter verschiedenen Versuchsbedingungen:

untere Kurve (Las Palmas), niedrige Erinnerungsleistung, weil zwischen Dressur und Test mehr Fremdinformationen eingespeichert wurden;

mittlere Kurve (Frankfurt), höhere Erinnerungsleistung, weil weniger Fremdinformationen zwischengeschaltet waren als in Las Palmas;

obere Kurve (Frankfurt, Einsperrversuche), noch höhere Erinnerungsleistung, weil Fremdinformationen nicht mehr zwischengespeichert wurden.

Das letzte Maximum liegt aber noch deutlich tiefer als der Wert, der unmittelbar nach der Dressur am 1. Tag erhalten wurde (Abb. 9). Dieser Unterschied läßt bis auf weiteres eine doppelte Deutung zu:

1. Es handelt sich um einen Abfall, der durch den Zeitverlauf bedingt ist (24 Std später).

2. Durch das Einsperren ist doch nicht dieselbe Situation erreicht, wie sie besteht, wenn Bienen natürlicherweise im Stock bleiben (Regen, geringe Temperatur, Nacht). Das Einsperren wirkt irgendwie abschreckend auf die Reaktionsbereitschaft der Bienen im Test.

Welche der beiden Möglichkeiten zutrifft, das zu untersuchen bleibt weiteren (bereits geplanten) Versuchen vorbehalten.

C. Diskussion

Obwohl ein Vergleich mit der Lernleistung der Bienen in anderen Modalitäten etwas problematisch ist, weil die angewandte Methode und die Art der Auswertung von Autor zu Autor sich stark unterscheiden, so zeigt er, mit den nötigen Vorbehalten, doch die große biologische Bedeutung und den Vorrang der Lerngeschwindigkeit von Düften gegenüber einer solchen von Farben, Formen und Zeit. Tabelle 1 macht das an der Zahl der Lernakte deutlich, die für über 90% richtige Entscheidungen erforderlich sind.

Tabelle 3. *Lerngeschwindigkeit von Lerninhalten verschiedener Modalität*

Formen (WEHNER, 1966, 1967)	30—40 Lernakte
Zeit (BEIER, 1968)	6—10 Lernakte (über 90% kommen pünktlich)
Farben (MENZEL, 1967)	3—4 Lernakte
Blütendüfte (KOLTERMANN)	1 Lernakt

Man konnte bisher der Meinung sein, in der vorausgehenden Kommunikation liege der Hauptgrund dafür, daß Düfte schneller und sicherer

gelernt werden als Formen und Farben, die nicht durch Tänze mitgeteilt werden (RIBBANDS, 1953). Da aber auch dann, wenn die Duftsignale nur durch Eigenerfahrung eingespeichert werden (vgl. S. 322), schon ein einziger Lernakt für 96,7% richtige Wahlen ausreicht, ist diese Erklärung nicht zutreffend. Die Düfte in sich müssen für die Bienen eine höhere Wertigkeit haben als Farben und Formen.

Duftsignale werden nicht nur ungleich schneller gelernt als Informationen anderer Modalitäten, auch innerhalb des Duftbereiches tritt eine subjektive Wertung ein. Diese betrifft zunächst die Blütendüfte in sich; manche sind (angeborenermaßen?) für die Bienen attraktiver als andere (z. B. Rosmarin vor Thymian).

Beim sukzessiven Lernen mehrerer gleich attraktiver Duftsignale tritt eine *zeitliche* Wertung ein. Der erste Eingang ist gegenüber den nachfolgenden bevorzugt und übt eine Art Hemmung auf später eingespeicherte Informationen aus. Während der biologische Sinn durchaus einleuchtet — hier findet die Blütenstetigkeit ihre physiologische Erklärung — ist über das zentralnervöse Geschehen bis jetzt noch keine Aussage möglich. Jedenfalls stehen diese Ergebnisse im Widerspruch zur Rezenzhypothese von GUTHRIE (1959), derzufolge der jeweils letzte Eingang bevorzugt gewählt wird.

Neben der Qualität des Duftsignals und der zeitlichen Folge der Einspeicherung ist die Quantität der Lernakte entscheidend für die gedächtnismäßige Beantwortung im Test. Je häufiger von 2 Signalen das zweite geboten wird, desto prozentual höher wird es gewählt (Umlernen). Das bedeutet aber nicht, daß das überlagerte 1. Signal vergessen sein muß. Denn im Test wird es zusammen mit einem unbekanntem Duft auch dann noch zu 98% gewählt.

Der Zeitparameter ist nicht nur von Belang bei der sukzessiven Einspeicherung mehrerer Signale, sondern erstaunlicherweise auch beim Informationseingang eines einzigen Duftsignals. Es wird streng zeitgekoppelt eingespeichert, wie die 24-Std-Periodik der Erinnerungskurve beweist. Nachgewiesen war bisher nur, daß Bienen sich merken, zu welcher Tageszeit eine künstliche oder natürliche Tracht Futter gibt (BELING, 1929; BEUTLER, 1930; WAHL, 1932, 1933; KLEBER, 1935; KALMUS, 1954; LINDAUER, 1957; RENNER, 1957, 1959; LINDAUER, 1959; BENNET u. RENNER, 1963; MEDUGORAC, 1967; BEIER, MEDUGORAC, LINDAUER, 1968).

Diese Rhythmik ist ein positiver Faktor für die Erinnerung, und nach BEIER, MEDUGORAC, LINDAUER (1968) endogener Art. In negativer Weise wirken auf die Gedächtnisleistung an ein erlerntes Signal alle Fremdinformationen derselben Modalität ein, die zwischen Dressur und Test eingehen (vgl. unterschiedliche Ergebnisse von Las Palmas und Frankfurt und bei Einsperrversuchen).

Informationsübermittlung im sozialen Verband derselben Art ist bisher bei Evertrebraten äußerst selten nachgewiesen worden. Hierher gehören z.B. Gefahrenalarmierung durch den Duft der Wächter am Flugloch oder Entfernungs- und Richtungsweisung im Bientanz (Zusammenfassung: v. FRISCH, 1965). Sicher dürfte diese Art der Mitteilung viel häufiger auch bei Evertrebraten vorhanden sein. Durch Ausschluß der Eigenerfahrung im Lernprozeß konnte in der vorliegenden Arbeit nachgewiesen werden, daß auch Duftsignale allein durch soziale Mitteilung gelernt werden, so daß sie von anderen Düften mit 99,4%iger Sicherheit unterschieden werden. Dieses Lernen mit Erwartung auf eine Futterbelohnung zeigt, daß die Versuch-Irrtum Lerntheorie von THORNDIKE (1932) sicher eine zu schmale Basis bildet, um die Vielfalt der Lernmechanismen im Tierreich zu erklären.

Der Stiftung Volkswagenwerk verdanke ich ein Stipendium für einen sechsmonatigen Forschungsaufenthalt auf den Kanarischen Inseln.

Literatur

- BEIER, W., I. MEDUGORAC et M. LINDAUER: Synchronisation et dissociation de "l'horloge interne" des abeilles par des facteurs externes. *Ann. Epiphyties* **19**, 133—144 (1968).
- BELING, I.: Über das Zeitgedächtnis der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **9**, 259—338 (1929).
- BENNET, M. F., and M. RENNER: The collecting performance of honey bees under laboratory conditions. *Biol. Bull.* **125**, 416—430 (1963).
- BEUTLER, R.: Biologisch-chemische Untersuchungen am Nektar von Immenblumen. *Z. vergl. Physiol.* **12**, 72—176 (1930).
- CROXTON, F.: *Elementary statistics with application in medicine and the biological sciences.* New York 1959.
- GUTHRIE, E. R.: Association by contiguity. In: S. KOCH (ed.), *Psychology. A study of a science. Study I*, vol. 2, p. 158—195. New York: Toronto-London: McGraw-Hill 1959.
- FISCHER, W.: Untersuchungen über die Riechschärfe der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* **39**, 634—659 (1957).
- FOPPA, K.: Lernen, Gedächtnis, Verhalten (Ergebnisse und Probleme der Lernpsychologie). Köln u. Berlin: Kiepenheuer & Witsch 1968.
- FRISCH, K. v.: Über den Geruchssinn der Bienen und seine blütenbiologische Bedeutung. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* **37**, 1—238 (1919).
- Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1965.
- KALMUS, H.: Finding and exploitation of dishes of syrup by bees and wasps. *Brit. J. anim. Behav.* **2**, 136—139 (1954).
- KLEBER, E.: Hat das Zeitgedächtnis der Bienen biologische Bedeutung? *Z. vergl. Physiol.* **22**, 221—262 (1935).
- LINDAUER, M.: Sonnenorientierung der Bienen unter der Äquatorsonne und zur Nachtzeit. *Naturwissenschaften* **44**, 1—6 (1957).
- Angeborene und erlernte Komponenten in der Sonnenorientierung der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **42**, 43—62 (1959).

- LINDAUER, M.: Time compensated sun orientation in bees. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **25**, 371—377 (1960).
- MARTIN, H.: Zur Nahorientierung der Biene im Duftfeld, zugleich ein Nachweis für die Osmotropotaxis bei Insekten. Z. vergl. Physiol. **48**, 481—533 (1964).
— Leistungen des topochemischen Sinnes bei der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **50**, 254—292 (1965).
- MEDUGORAC, I., u. M. LINDAUER: Das Zeitgedächtnis der Bienen unter dem Einfluß von Narkose und von sozialen Zeitgebern. Z. vergl. Physiol. **55**, 22—62 (1967).
- MENZEL, R.: Untersuchungen zum Erlernen von Spektralfarben durch die Honigbiene (*Apis mellifica*). Z. vergl. Physiol. **56**, 22—62 (1967).
— Das Gedächtnis der Honigbiene für Spektralfarben (Kurzzeitiges und langzeitiges Behalten). Z. vergl. Physiol. **60**, 82—102 (1968).
- OPFINGER, E.: Zur Psychologie der Duftdressuren bei Bienen. Z. vergl. Physiol. **31**, 441—453 (1949).
- RENNER, M.: Neue Versuche über den Zeitsinn der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **40**, 85—118 (1957).
— Über ein weiteres Versetzungsexperiment zur Analyse des Zeitsinns und der Sonnenorientierung der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **42**, 449—483 (1959).
- RIBBANDS, C. R.: The inability of honey-bees to communicate colours. Brit. J. anim. Behav. **1**, 5—8 (1953).
- STEINHOFF, H.: Untersuchungen über die Haftfähigkeit von Duftstoffen am Bienenkörper. Z. vergl. Physiol. **31**, 38—57 (1948).
- THORNDIKE, E. L.: The fundamentals of learning. New York: Teachers College 1932.
- WAHL, O.: Neue Untersuchungen über das Zeitgedächtnis der Bienen. Z. vergl. Physiol. **16**, 529—589 (1932).
— Beitrag zur Frage der biologischen Bedeutung des Zeitgedächtnisses der Bienen. Z. vergl. Physiol. **18**, 709—717 (1933).
- WEHNER, R.: Zur Physiologie des Formensehens bei der Honigbiene (II. Winkelunterscheidungen an Streifenmustern bei variabler Lage der Musterebene im Schwerefeld.) Z. vergl. Physiol. **55**, 145—166 (1967).
—, u. M. LINDAUER: Zur Physiologie des Formensehens bei der Honigbiene (I. Winkelunterscheidungen an vertikal orientierten Streifenmustern.) Z. vergl. Physiol. **52**, 290—324 (1966).

Dr. RAINER KOLTERMANN
Zoologisches Institut der Universität
6 Frankfurt a. M., Siesmayerstraße 70