

Die Schwereorientierung der Bienen unter dem Einfluß des Erdmagnetfeldes*

MARTIN LINDAUER und HERMANN MARTIN
Zoologisches Institut der Universität Frankfurt a. M.

Eingegangen am 1. Juni 1968

The Earth's Magnetic Field Affects the Orientation of Honeybees in the Gravity Field

Summary. 1. The indication of the direction in the waggle dance on a vertical comb is influenced by the earth's magnetic field; the regularly small deviations in the dance (the residual misdirections called "Restmißweisung") disappear as the magnetic field is compensated to 4%.

2. Fluctuations in the total intensity of about 1000 γ influence the deviation; this is also the case if the bees are forced to change their dancing angle in relation to the lines of force of the magnetic field by turning the dancing platform around its vertical axis.

3. Amplifications of the magnetic field up to an unbiological degree (13 times amplified respectively 10 times countercompensated) result in a more pronounced dispersion regarding the indication of the direction.

4. After compensation of the earth's magnetic field faultless dances were stated only after a period of transfer (adaptation?).

Zusammenfassung. 1. Die Richtungsweisung im Schwänzeltanz auf vertikaler Wabe wird durch das Erdmagnetfeld beeinflusst; die „Restmißweisung“ verschwindet, wenn das Erdfeld auf 0—4% kompensiert wird.

2. Schwankungen der Totalintensität von ca. 1000 γ wirken sich auf die Mißweisung aus; diese wird auch beeinflusst, wenn die Bienen durch Drehung des Tanzbodens um die Vertikalachse den Tanzwinkel in bezug auf die Feldlinien ändern.

3. Verstärkungen des Magnetfeldes in unbiologischem Ausmaß (13fach verstärkt bzw. 10fach gegenkompensiert) haben eine stärkere Streuung in der Richtungsweisung zur Folge.

4. Bei Kompensation des Erdmagnetfeldes treten erst nach einer Übergangsphase („Adaptation“?) fehlerfreie Tänze auf.

Einleitung

Wenn erfolgreiche Sammelbienen nach ihrer Heimkehr den optischen Winkel zwischen Sonne und Flugbahn ins Schwerefeld transponieren, machen sie gesetzmäßige Fehler („Mißweisung“, v. FRISCH, 1948). Diese Fehler sind nicht dadurch bedingt, daß die Bienen beim Anpeilen des Sonnenstandes ungenau sind; läßt man sie bei horizontal gelegtem Stock unter freiem Himmel tanzen, dann sind ihre Tänze fehlerfrei (v. FRISCH u. LINDAUER, 1961).

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Am größten sind die Abweichungen im Schwerfeld, wenn man der Tänzerin neben der Schwerkraft gleichzeitig die Sonne als Anhaltspunkt bietet (man läßt die Sonne durch das Fenster des Beobachtungsstockes auf den Tanzboden scheinen). Die Tänzerin wählt die Winkelhalbierende zwischen dem zuständigen Schwerewinkel und dem optischen Winkel. Ist den Tänzerinnen nur blauer Himmel sichtbar, dann überwiegt der Schwerkraftreiz (v. FRISCH, 1962, 1965).

Aber auch wenn man die Tänze im abgedunkelten Zelt (bei schwachem, diffusem Licht) beobachtet, bleibt eine „Restmißweisung“; sie weist einen gesetzmäßigen Tagesgang auf. Eine erste Sichtung des umfangreichen Datenmaterials (6759 gemessene Tänze) führte zur Annahme, daß Lotlinie und Horizontale als Repräsentanten der Grundorientierung (negative und positive Geotaxis bzw. Transversalgeotaxis nach JANDER, 1963; MARKL, 1966) die Bienen aus den dazwischenliegenden Tanzrichtungen ablenkten. In vielen Fällen ergaben sich aber Abweichungen von der postulierten Regel, die auf unbekannte Störfaktoren zurückgeführt wurden (v. FRISCH u. LINDAUER, 1961; v. FRISCH, 1965).

Wir haben in den letzten Jahren versucht, durch stufenweises Ausschalten der einzelnen Gelenkpolster, die als Schweresinnesorgane dienen (LINDAUER u. NEDEL, 1959; MARKL, 1962), eine weitere Klärung herbeizuführen. Wir hatten keinen Erfolg.

Es gab aber eine Überraschung: unsere Tageskurven der Mißweisung, die wir zur Kontrolle mit unbehandelten Tieren in Frankfurt aufstellten, ließen sich mit jenen, die von Aich und Schleißheim vorlagen (s. v. FRISCH u. LINDAUER, 1961), nicht oder nur teilweise zur Deckung bringen. Ein Hauptgrund dieser Diskrepanz war, daß wir den Stock — bei sonst gleichen Versuchsbedingungen — in Frankfurt unbewußt 90° in der *Himmelsrichtung verdreht hatten* (Flugloch gegen Nord, anstatt gegen Ost). Da sich bei einer Drehung des Stockes um die Vertikalachse im Schwerfeld nichts ändert, die tanzende Biene aber die Feldlinien des erdmagnetischen Feldes in anderem Winkel schneidet (s. S. 231), schöpften wir Verdacht, das erdmagnetische Feld könnte bei der Mißweisung Einfluß nehmen. v. FRISCH u. DAUMER (1965) hatten aber keine Änderung der Mißweisung gefunden, wenn sie den Tänzerinnen abwechselnd das natürliche und ein verändertes Magnetfeld boten. Wir haben den gleichen Versuch wiederholt und kamen zum selben Ergebnis (vgl. Abb. 13). In anderen Versuchen jedoch, wo wir das veränderte erdmagnetische Feld den ganzen Tag über gleichmäßig beibehielten, fanden wir eine sehr deutliche Änderung der Mißweiskurve (s. S. 226). Die Tänzerinnen reagierten also nicht spontan, sondern erst nach einer Übergangsphase auf die veränderten Bedingungen.

Wir schildern im Folgenden zunächst Versuche im veränderten Magnetfeld; dann soll die Frage der Magnetfeldorientierung in einem allgemeinen Rahmen diskutiert werden.

Methoden

a) Messen der Tanzwinkel

Als Test für einen Einfluß des erdmagnetischen Feldes auf die Schwereorientierung dient in unserem Fall die Richtungsweisung im Schwänzeltanz. Unter günstigen Bedingungen wiederholt eine Tänzerin den geradlinigen Schwänzellauf nach jedem Heimflug oftmals: 5mal, 10mal, 20mal, unter Umständen sogar mehr als 100mal. Mit einem Winkelmeßgerät, wie es bei v. FRISCH (1965) beschrieben ist, wird der Winkel dieses Schwänzellaufes in bezug auf das Schwerefeld gemessen. Die Fehler der Richtungsweisung erfährt der Beobachter erst abends, wenn anhand der örtlich gültigen Azimutkurve für jede Tanzminute die Mißweisung abzulesen ist.

Das Messen des Tanzwinkels ist u. U. mit kleinen Fehlern behaftet; wir haben sie in folgender Weise objektiviert und auf ein Minimum reduziert:

1. Bei geringer Entfernung des Futterplatzes divergieren zwei aufeinanderfolgende Schwänzellaufe in ihren Laufwinkeln (v. FRISCH, 1965, S. 63). Der Divergenzwinkel ist bei einzelnen Sammlerinnen individuell verschieden, er kann auch in engen Grenzen bei der gleichen Biene von Tanz zu Tanz schwanken. Er nimmt jedoch mit wachsender Entfernung des Futterplatzes ab. In den oben zitierten Arbeiten der Mißweisung (v. FRISCH, 1948; v. FRISCH u. LINDAUER, 1961) wurden die Tänze für ein Futterziel, das 200 m entfernt war, abgenommen und aus der noch schwachen Divergenz der Schwänzellaufe jeweils die Winkelhalbierende nach Augenmaß genommen. Wir haben für die vorliegenden Untersuchungen die doppelte Futterplatzentfernung gewählt, gelegentlich auch 600 und 2000 m. Die Divergenz ist jetzt minimal, und wir haben uns durch Kontrollen überzeugt, daß die Ablesefehler nicht mehr als $1/2^\circ$ betragen. Darüber hinaus haben wir für jeden gemittelten Wert strikte gefordert, daß ihm 10 gemessene Schwänzellaufe zugrunde gelegt waren; sie mußten einem einzigen, durchgehenden Tanz zugehören. Alle Werte, bei denen die Biene ihren Tanz, ehe sie 10 Schwänzellaufe absolviert hatte, unterbrach, wurden verworfen.

Unter solchen Forderungen war es nicht einfach, eine lückenlose Tageskurve zu gewinnen: die gesamte Sammelschar (10—20 Bienen) mußte vom Morgen bis zum Abend ausdauernde Tänze aufführen. Dies konnte nur durch umfangreiche Vorbereitungen, die hier nicht im einzelnen erwähnt werden sollen (vgl. v. FRISCH, 1965; LINDAUER, 1948), garantiert werden¹.

2. Um eventuelle subjektive Fehler bei der Messung der Richtungsweisung aufzudecken und auszugleichen, haben wir uns zu zweit, abwechselnd in Intervallen von 1 oder $1\frac{1}{2}$ Std am Bienenstock abgelöst. Bei der Ablösung hatte der neue Beobachter in der Regel keine Kenntnis über die vorher gewonnenen Daten. Keine unserer gemeinsamen Tageskurven (insgesamt sind es 78 mit ca. 23 000 Einzelwerten) weist einen „Ablöseknick“ auf.

3. Es muß schließlich noch auf eine andere, allerdings unvermeidbare Fehlerquelle hingewiesen werden: die tanzenden Sammelbienen stellen ein Kollektiv von Individuen dar, die seltsamerweise subjektive Tendenzen in ihrer Mißweisung aufweisen. Es gibt die große Mittelgruppe, die gleichmäßig nach beiden Seiten um einen Mittelwert abweicht, es gibt aber auch einzelne hartnäckige Außenseiter, Plus- und Minusabweicher. Bei v. FRISCH u. LINDAUER (1961) sind diese Außenseiter bereits erwähnt. Die physiologische Ursache dafür, warum die einen Bienen ständig mit ihrer Richtungsweisung vorausziehen (Plusabweicher), andere nachhinken (Minusabweicher), ist uns unbekannt. Wir haben in unseren Messungen versucht, das Mittelmaß möglichst objektiv zu erfassen, indem wir wahllos jeden Tag unsere Sammelschar durch alarmierte Neulinge ergänzten und dafür alte Sammlerinnen ausschieden.

¹ Frau B. HINKEL und Herrn W. OTTE danken wir für gewissenhafte und ausdauernde Betreuung der Futterplätze.

Zur Statistik: Die bisher erarbeiteten statistischen Methoden über zirkuläre Verteilungen (s. SCHMIDT-KOENIG, 1961; MARKL, 1964) hielten wir für unsere Registrierungen nicht angebracht, da in unseren Kurven der Sollwert nicht konstant bleibt; wir haben es mit einem dynamischen Bezugssystem zu tun, in das zwei — in sich nicht lineare — Variable eingehen, die zusammen mit der geographischen Breite den Azimut festlegen: Tageszeit und Jahreszeit.

Wir haben uns für folgende Methode entschlossen: Einteilung der Tageskurven in Klassen zu je 10° der Tanzsollrichtung, wobei die Änderung der Azimutwinkelgeschwindigkeit in diesem Bereich linear in Rechnung gestellt wird. Aus den absoluten Abweichungen wird je Klasse der Mittelwert (z. B. von Sollwert $5,0$ bis $14,5^\circ$, $15,0$ — $24,5^\circ$ usw.), die mittlere Streuung (σ) und der mittlere Fehler des Mittelwertes ($\pm m$) berechnet.

Signifikanztest. a) Die Differenz zwischen Mittelwert und dem zugehörigen Sollwert ist zufallsbedingt, wenn der Sollwert in dem $\pm 3 m$ -Bereich liegt.

b) Zum Vergleich zwischen den Kurven, die bei kompensiertem Magnetfeld bzw. bei normalem Magnetfeld aufgestellt wurden, wird der t -Test (PÄTAU, 1943) herangezogen.

b) Kompensation des Magnetfeldes

Mit Hilfe von Helmholtzspulen, wie sie bereits v. FRISCH u. DAUMER (1965) verwandten, haben wir das Magnetfeld auf dem Tanzboden künstlich verändert. Dabei haben wir die Anordnung in folgenden Punkten modifiziert und vervollständigt:

1. Als Spulendurchmesser wählten wir nicht 1 m, sondern 2 m; da nur im Zentrum der beiden Spulen das Magnetfeld gleichmäßig kompensiert, gegenkompensiert und je nach Programm gleichmäßig verstärkt werden kann, ergibt sich bei größerem Spulendurchmesser auch ein entsprechend erweiterter und besser ausgeglichener Kompensationsraum.

2. Mittels eines Gaußmeters (Bell Inc. M 120) haben wir an Ort und Stelle das veränderte Magnetfeld gemessen. Durch Abtasten des Tanzbodens mit der Hall-Sonde wurde jede $\frac{1}{2}$ Std neu kontrolliert und, soweit nötig, neu kompensiert. Diese direkte und wiederholte Messung ist vor allem bei starker Insolation und bei gewissen atmosphärischen Störungen (s. u.) wichtig, ferner in Stadtnähe, da die Horizontal- und Vertikalkomponente des Magnetfeldes in solchen Situationen laufend Schwankungen unterliegt.

3. Da sich mit einer Verdrehung des Stockes der Einfallswinkel der magnetischen Feldlinien zum Tanzboden ändert, wurde jeweils die Stockstellung genau kontrolliert; sie wurde zu magnetisch Nord und nicht zu geographisch Nord in bezug gesetzt. Die Futterplatzrichtung wurde mittels eines Theodolithen festgelegt.

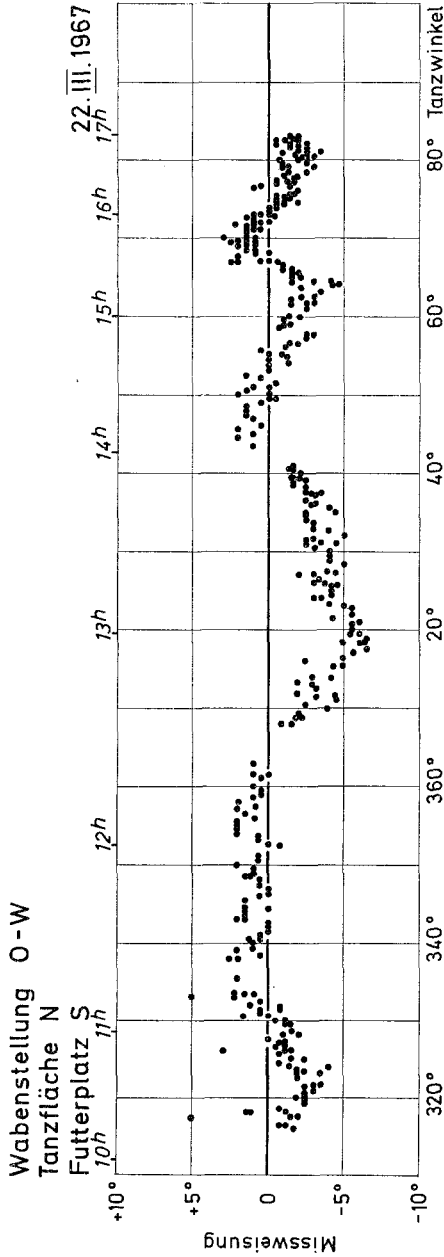
Gewisse Vorsichtsmaßnahmen sind selbstverständlich: die Umgebung des Tanzbodens muß eisenfrei sein; auch der benutzte Beobachtungsstock ist völlig frei von Eisenarmierung, die Waben sind entdrahtet, der Beobachter trägt eine eisenfreie Brille und achtet darauf, daß sich in den Kleidertaschen keine eisenhaltigen Gegenstände befinden¹.

Ergebnisse

a) Wegfall der Mißweisung bei kompensiertem Magnetfeld

Es liegen 6 Tageskurven bei Kompensation des Magnetfeldes auf 60 , 25 und 10% vor. Abb. 1 bringt hierzu ein repräsentatives Beispiel. In

¹ Dem Institut National de Recherche Agriculture, Rabat, insbesondere Msr. BARBIER haben wir für großzügige Gastfreundschaft und vielfältige technische Hilfe zu danken.



Meknes Magnetfeld kompensiert auf 10%

Abb. 1. Mißweisung im Schwerfeld, wenn das Erdmagnetfeld auf dem Tanzboden durch Helmholzpulen auf ca. 10% kompensiert ist (vgl. hierzu Abb. 3); der Schwankungsbereich um den Sollwert (0-Linie) ist auf 5° eingengt (gegenüber 14,5° in Abb. 3). Die Versuche der Abb. 1—6 wurden in Meknes (Marokko), geographische Breite 33° 55'; geographische Länge 5° 30' durchgeführt

diesen Vorversuchen hatten wir tagsüber noch nicht nachkompensiert; Schwankungen im Magnetfeld — die in Meknes insbesondere durch die starke Insolation bedingt waren, — erreichten Werte bis $1400 \gamma^1$. Es ist noch ein Tagesgang in der Mißweisung erkennbar, aber die extremen Mittelwerte der Abweichungen in den einzelnen Klassen (s. S. 222) differieren um 6° gegenüber $14,5^\circ$ in Abb. 3, die für den gleichen Futterplatz gilt. Wenn wir das Magnetfeld auf 0—5% kompensieren (Abb. 2), verflacht sich die Tageskurve weiter. Abb. 3 bringt die Vergleichskurven unter normalen Bedingungen: hier ein ausgeprägter Tagesgang, der sich innerhalb von 2 Tagen sinngemäß reproduzieren läßt. Die Mittelwerte weichen maximal vom Sollwert um $+12,9^\circ$ ab, die mittlere Streuung für die einzelnen Klassen (s. S. 222) liegt zwischen $\pm 1,4$ und $\pm 3,8^\circ$; für den 21. 3. (Abb. 2) bei kompensiertem Magnetfeld registrieren wir nur noch einen extremen Mittelwert von $-3,8^\circ$, eine mittlere Streuung zwischen $\pm 0,8$ und $\pm 2,5^\circ$. Die Abb. 4 bringt einen weiteren Beleg, daß im kompensierten Feld die Mißweisung praktisch entfällt (Kontrollkurve hierzu in Abb. 5).

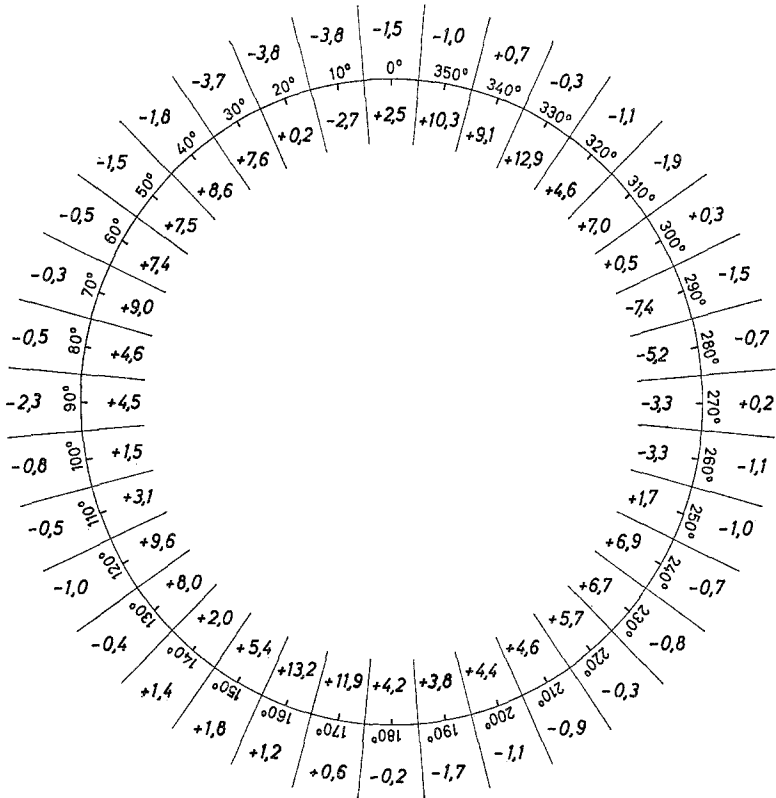
Es liegen bisher bei kompensiertem Magnetfeld (0—5% bzw. 0—4%) insgesamt 7 Tageskurven mit zusammen 2011 registrierten Tänzen vor. Alle diese Tageskurven lassen einen typischen Tagesgang der Mißweisung vermissen, wie er in den jeweiligen Kontrollversuchen aufgetreten ist. Die Mittelwerte in allen 9 Vergleichskurven (2554 registrierte Tänze) liegen zwischen $+14,8$ und $-10,8^\circ$, die mittlere Streuung zwischen $\pm 0,8$ und $\pm 4,1^\circ$. Die entsprechenden Werte für die 7 Kurven im kompensierten Magnetfeld: Mittelwerte zwischen $+1,8$ und $-3,8^\circ$; mittlere Streuung zwischen $\pm 0,1$ und $\pm 2,5^\circ$ (vgl. Kreistabelle S. 225).

b) *Der Empfindlichkeitsbereich*

Die vorgelegten Ergebnisse berechtigen zu dem Schluß, daß das erdmagnetische Feld bei der Schwereorientierung der Bienen einen Einfluß ausübt. Ehe wir die Frage nach den physiologischen Mechanismen und nach einer evtl. biologischen Funktion stellen, müssen wir den Empfindlichkeitsbereich und die Abhängigkeit der Mißweisung von der Körperstellung der Tänzerin zu den einfallenden Feldlinien genauer abgrenzen.

Es wurde schon erwähnt (s. S. 220), daß Drehung des Stockes um 90° die Tageskurven der Mißweisung ändert. Als Beleg hierzu sei Abb. 6 der Abb. 5 gegenübergestellt. Was sich hier im Reizfeld geändert hat, ist lediglich die Stellung der Tänzerin zu den erdmagnetischen Feldlinien während ihres Schwänzellaufes. Wir wählen als Beispiel den 31. 3. 67, 13.30—14.00 Uhr (Abb. 5). Sollwert der Tanzrichtung ist ca. 120° , d. h. die Schwänzelsachse muß 120° von der Lotrechten nach links unten zeigen; der Tanzboden ist gegen Nord gerichtet, die Bauchseite der Tänzerin also gegen

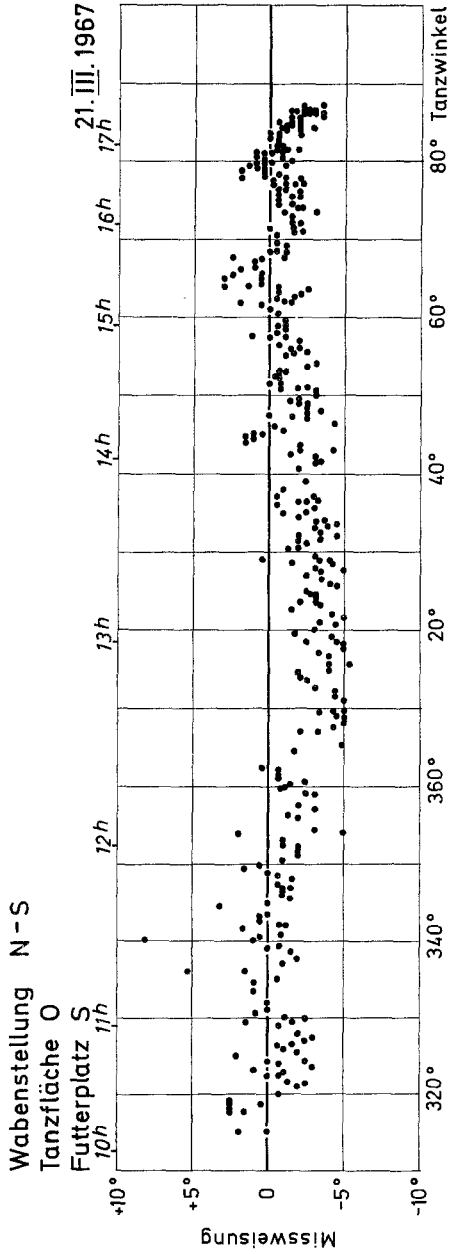
¹ $1 \gamma = 10^{-5}$ Oersted.



4 Kurven im kompensierten Magnetfeld sind den 4 Kontrollkurven unter Normalbedingungen mit insgesamt 1370 Einzelwerten gegenübergestellt. Der mittlere Zahlenkreis gibt die Solltanzrichtung, der äußere Kreis die Mittelwerte der Abweichungen bei kompensiertem Magnetfeld und der innere Kreis die entsprechenden Mittelwerte der Kontrollkurven bei normalem Magnetfeld wieder. Bei kompensiertem Magnetfeld treten gesicherte Unterschiede zwischen Sollwert und Mittelwert nur in den Klassen 10, 20, 30 und 90° auf. Im Gegensatz dazu die Kontrollen: außer bei 20, 100, 140 und 300° weisen sie in allen übrigen Klassen eine signifikante Differenz zum Sollwert auf

Statistischer Vergleich zwischen äußerem und innerem Zahlenkreis: in allen Klassen ist die Differenz gesichert ($P < 0,0002$) mit Ausnahme von 4 Klassen (10°, $P = 0,03$; 100°, $P = 0,003$; 140°, $P = 0,58$ und 300°, $P = 0,47$)

Süd. Die Tänzerin schneidet während ihres Schwänzellaufes frontal die Feldlinien des erdmagnetischen Feldes; wenn man die Feldlinien auf die Tanzfläche projiziert, ergibt sich ein Winkel von 60° zur Tanzrichtung. Anders im Fall der Abb. 6: die Bauchseite der Tänzerin ist gegen West gewendet, die Schwänzelaachse dreht sich in der Ebene der Inklinatation, also in der Ebene der magnetischen Feldlinien; bei einem Tanzwinkel



Meknes Magnetfeld kompensiert auf 0-5%

Abb. 2. Bei Kompensation auf 5% (und darunter) verflacht sich die Tageskurve weiter. (5% Kompensation bezieht sich auf den Höchstwert, der beim Drehen der Hall-Sonde in der Inklinationsebene auf dem Tanzboden registriert wurde. Alle 2 Std wurde nachkompensiert)

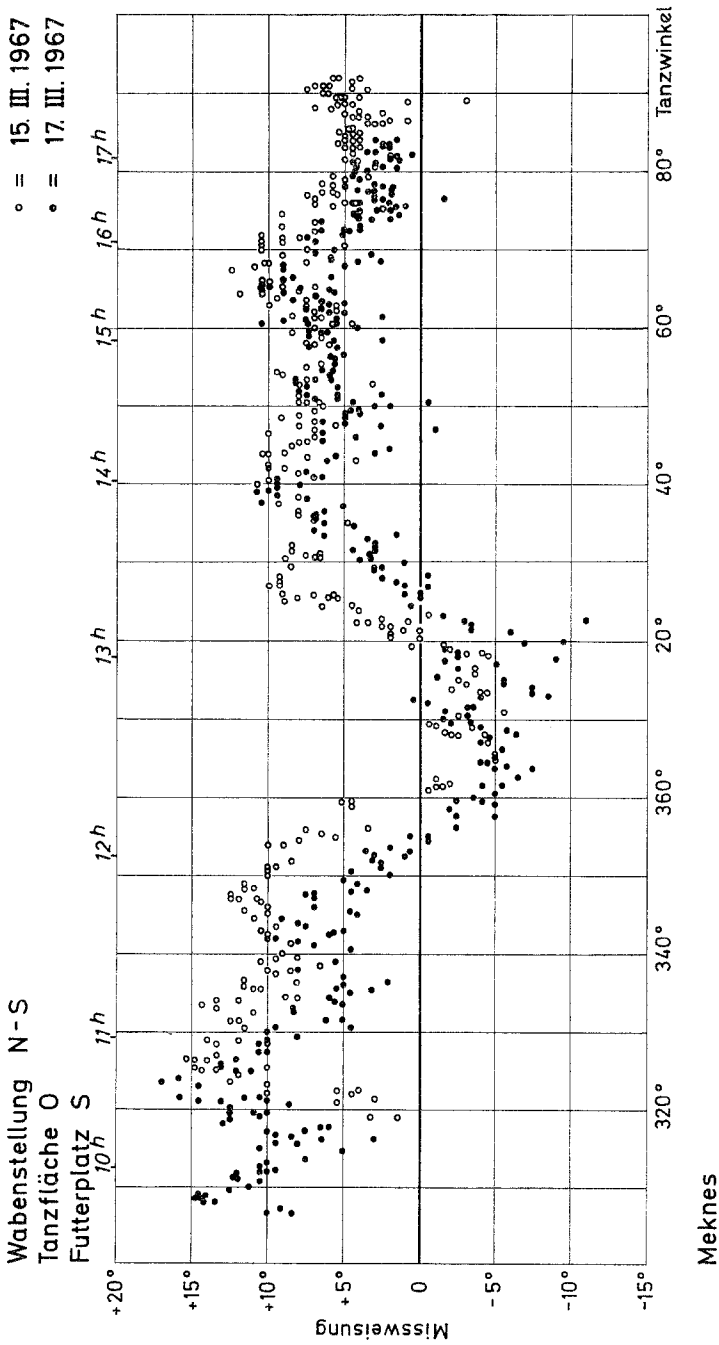


Abb. 3. Versuchsbedingungen wie in Abb. 1 u. 2, ohne Kompensation des Magnetfeldes. In beiden Versuchen erscheint der gewohnte Tagesgang der Mißweisung

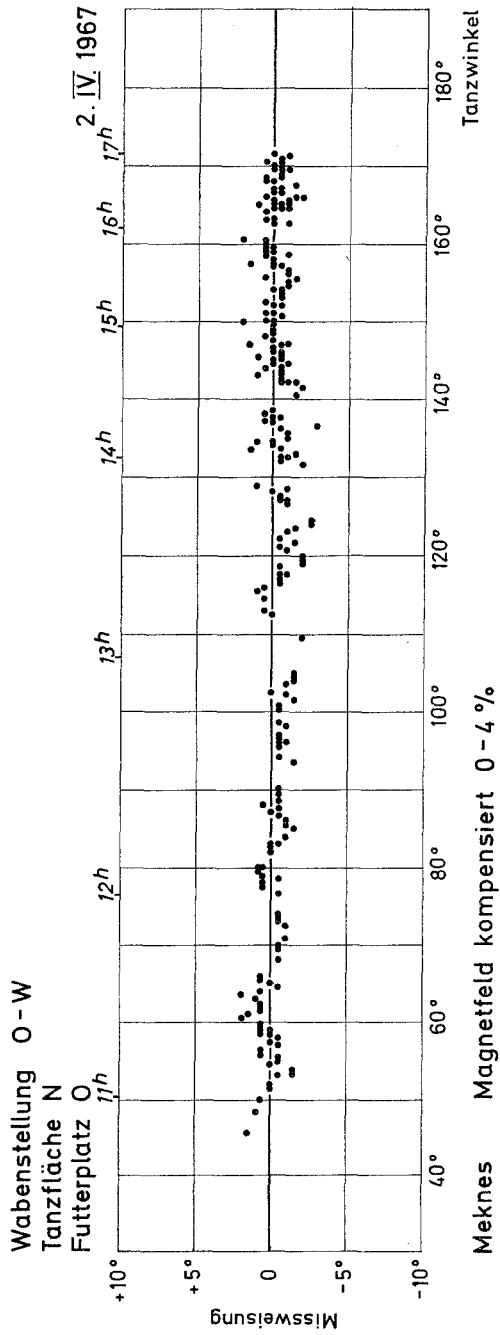


Abb. 4. In diesem Versuch wurde jede $1/2$ Std nachkompensiert. Die Tänze sind in ihrer Richtungsweisung den ganzen Tag über fast fehlerfrei

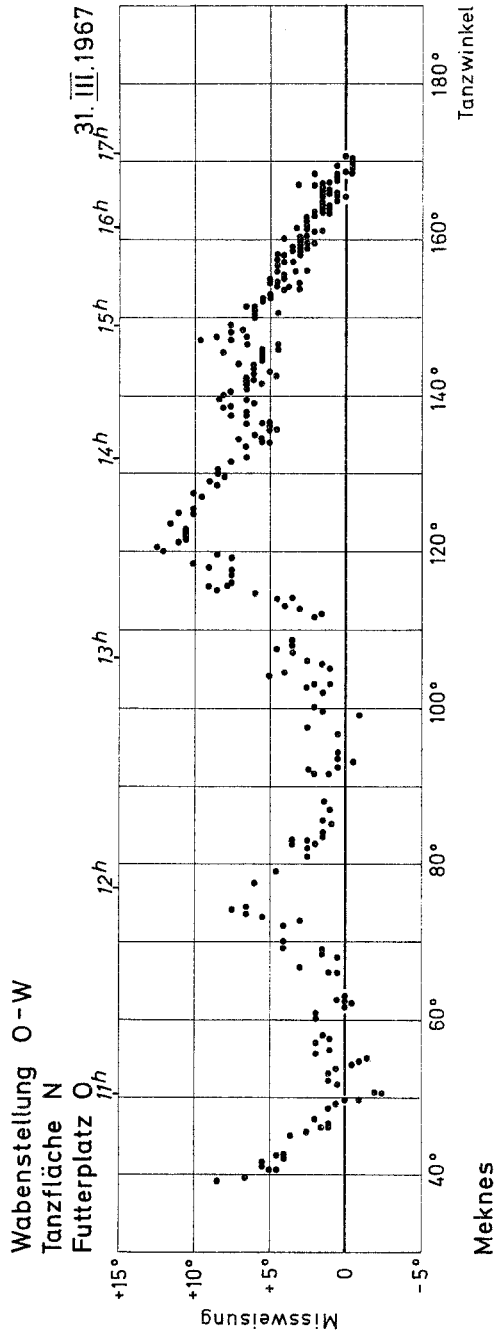


Abb. 5. Kontrollversuch zu Abb. 4 unter gleichen Versuchsbedingungen, aber im natürlichen Magnetfeld

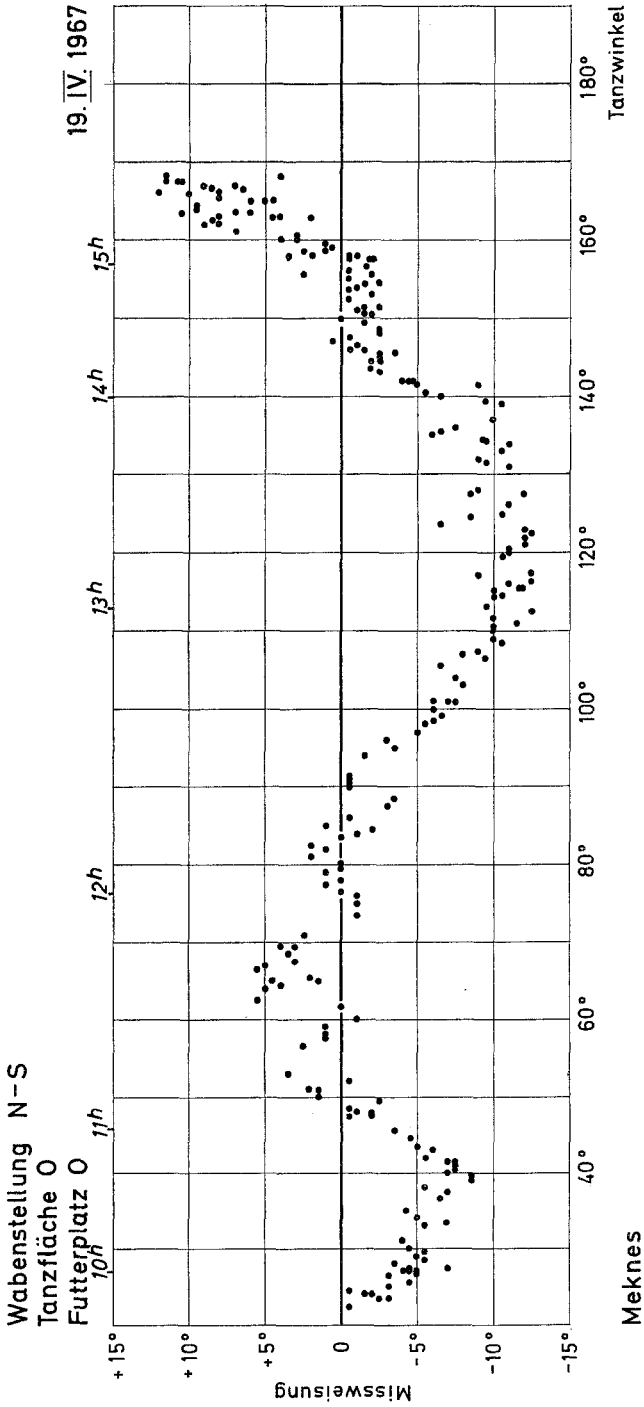


Abb. 6. Der gleiche Versuch wie in Abb. 5; der Stock ist jedoch um 90° gedreht. Die Tageskurve nimmt einen anderen Verlauf

von 120° läuft die Biene in einem Winkel von 79° zu diesen Feldlinien, da diese mit 49° gegen Nord einfallen. Wir haben mit der Magna-Sonde (Bell inc., Columbus/Ohio, USA, M. 640) die geschilderten Reizsituationen auf Tanzboden Nord und Tanzboden Ost gemessen; es ergibt sich

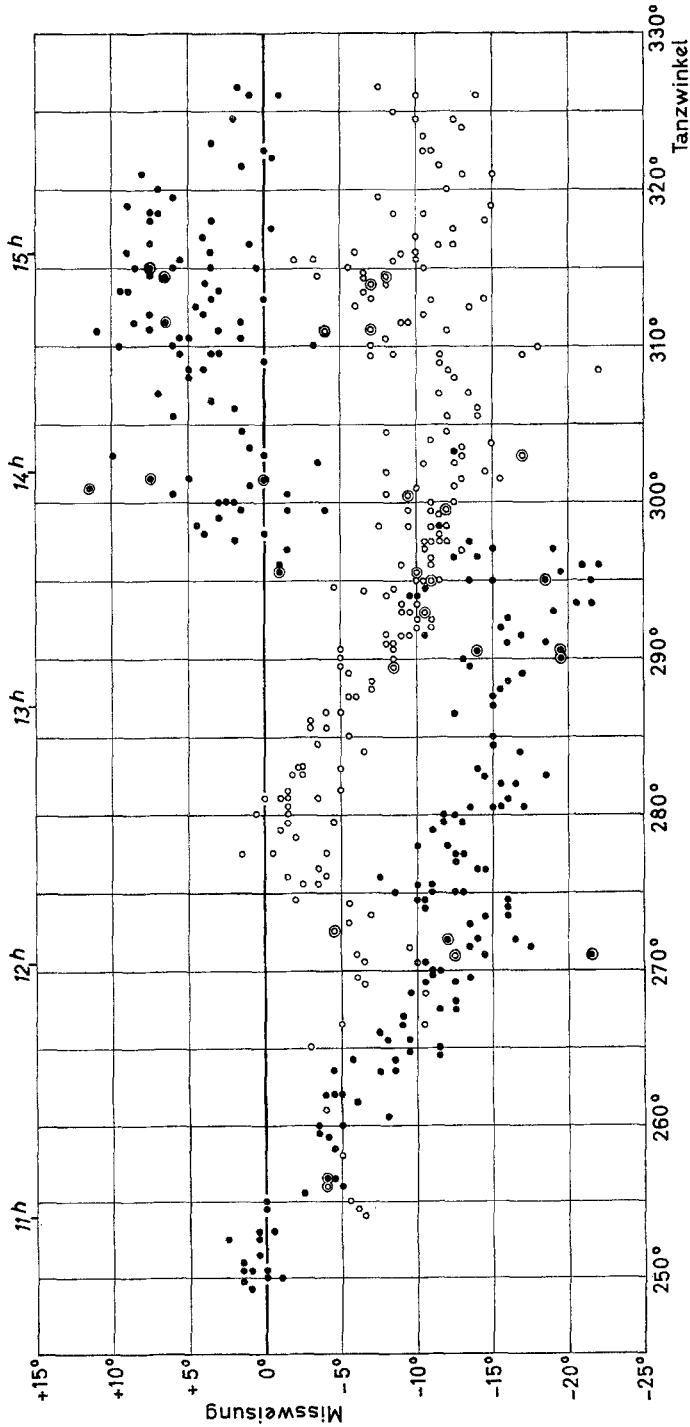
a) für Tanzfläche Ost: bei einem Tanzwinkel von 120° ein Meßwert von ca. 5000 γ (bezogen auf einen Richtwert 0 bei Ost-West-Position und Horizontalstellung der Hall-Sonde; Kraftflußrichtung positiv);

b) für Tanzfläche Nord: bei einem Tanzwinkel von 120° ein Meßwert von ca. 22000 γ (Kraftflußrichtung positiv).

Eines kommt hinzu: bei gleicher Stockstellung muß man auch darauf achten, auf welcher Wabenseite die Bienen tanzen. Abb. 7 bringt die Ergebnisse eines Versuches, in dem dieselben Sammelbienen nach Belieben hintereinander auf einer nach Nord, ein andermal auf einer nach Süd gerichteten Tanzfläche ihren Schwänzelauf ausführen konnten. Die Anordnung war wie folgt: bei Stockstellung Ost-West war die hölzerne Zunge im Flugloch so gestellt, daß die heimkehrenden Sammlerinnen (vom Futterplatz 400 m Nord) nach Wahl Zugang zur nördlichen oder zur südlichen Wabenseite hatten. Die Tänze wurden von 2 Beobachtern auf beiden Wabenflächen gleichzeitig registriert (wie üblich lösten sie sich jedoch stundenweise ab). Es waren diesmal mit Sicherheit identische Bedingungen geboten — mit dem einzigen Unterschied, daß die Schwänzelaufachse jeweils zu den erdmagnetischen Feldlinien anders ausgerichtet war, je nachdem, ob die Tänzerin auf die nördliche oder auf die südliche Wabenseite eingelaufen war. Die Kurven der beiden Wabenseiten weichen in ihrem Verlauf erheblich voneinander ab; besonders sei auf die doppelt umringelten Kreise hingewiesen; sie bedeuten, daß dieselbe Biene nach zwei aufeinanderfolgenden Sammelflügen einmal auf der Nordseite, dann auf der Südseite getanzt hat; selbst da sind Unterschiede unverkennbar. Konsequenterweise wird man fordern, daß für jene Tanzrichtungen, die sich auf der Nord- und Südseite der Wabe spiegelbildlich decken (ein Beispiel: auf Nordseite 30° nach links oben entspricht auf Südseite 30° nach rechts oben), Reizgleichheit für die Tänzerin besteht, und daß daher bei solcher Gegenüberstellung die Mißweisung gleich sein müsse. Tatsächlich besteht diese Reizgleichheit aber nicht. Wenn die Tänzerinnen der Nord- und der Südseite sich spiegelbildlich, also Bauchseite gegen Bauchseite gegenüberstehen, so müßten wir, um die Einfallswinkel der magnetischen Feldlinien auf den Bienenkörper identisch zu machen, eine Umstellung der Tanzwinkel um 180° vornehmen. Nach dieser Manipulation stehen sich zwar die Tanzwinkel in gleicher absoluter magnetischer Reizsituation gegenüber, jedoch mit entgegengesetzter Richtung des magnetischen Kraftflusses. Weitere Versuche müssen erst zeigen, welche Bedeutung der vektoriellen Richtung der einfallenden Magnetlinien, d. h. der Richtung des Kraftflusses — neben der absoluten *vorzeichenlosen* magnetischen Reizgröße — zukommt.

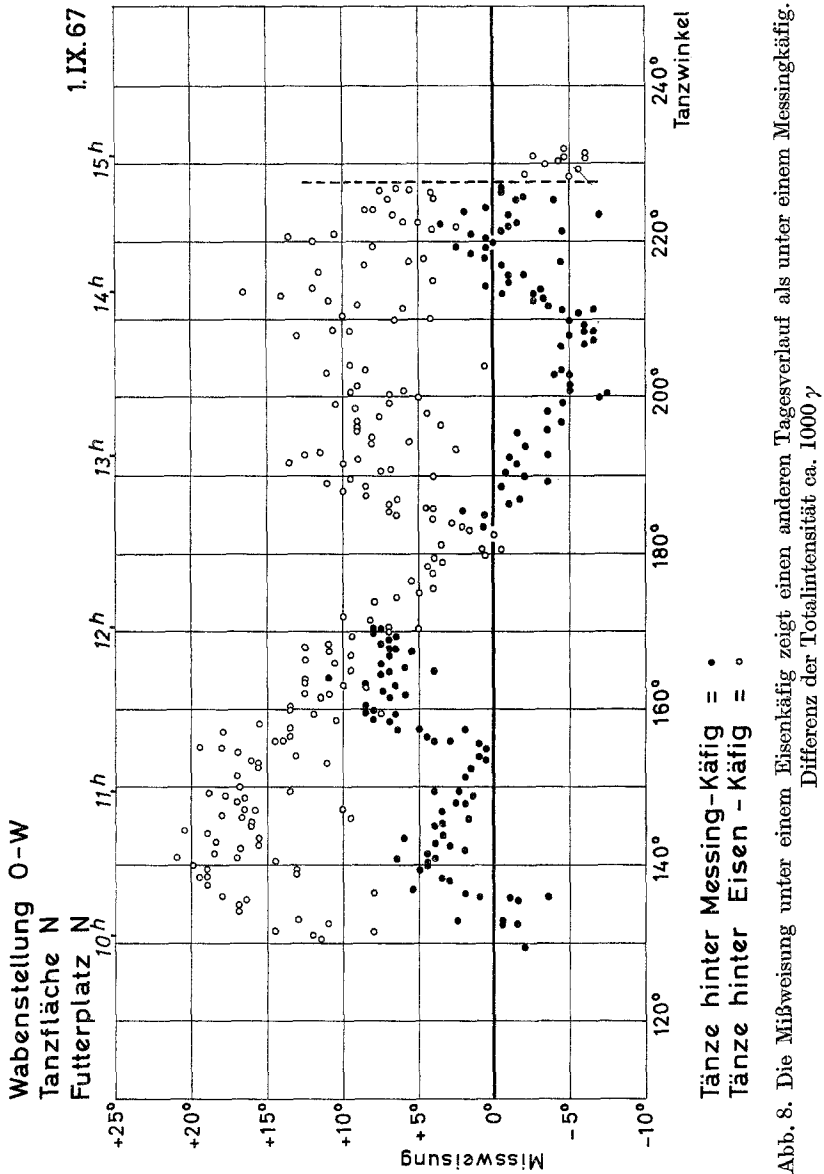
Wabenstellung O-W
 Tanzfläche S = ◦
 Tanzfläche N = •
 Futterplatz W

26. u. 27. X. 67



Normales Magnetfeld

Abb. 7. Gleichzeitige Registrierung der Tänze auf Tanzfläche Süd und Tanzfläche Nord auf der gleichen Wabe. Die Tageskurven divergieren. Umringelte Punkte und Kreise: ein und dieselbe Biene hatte hintereinander einmal auf der Süd- bzw. auf der Nordseite getanzt



Der Gegenversuch mit Tanzboden auf Wabenseite West bzw. Ost erbrachte ähnlich divergierende Kurven. In diesem speziellen Fall kann man durch Verschieben der beiden Tageskurven Reizgleichheit gegenüber dem Magnetfeld herstellen. Die Kurven kommen dann in der Tat zur Deckung:

Man stelle sich den Tanzboden durchscheinend vor; die Tanzwinkel auf beiden Seiten ändern sich im Laufe des Tages in gegenläufigem Sinn. Reizgleichheit im

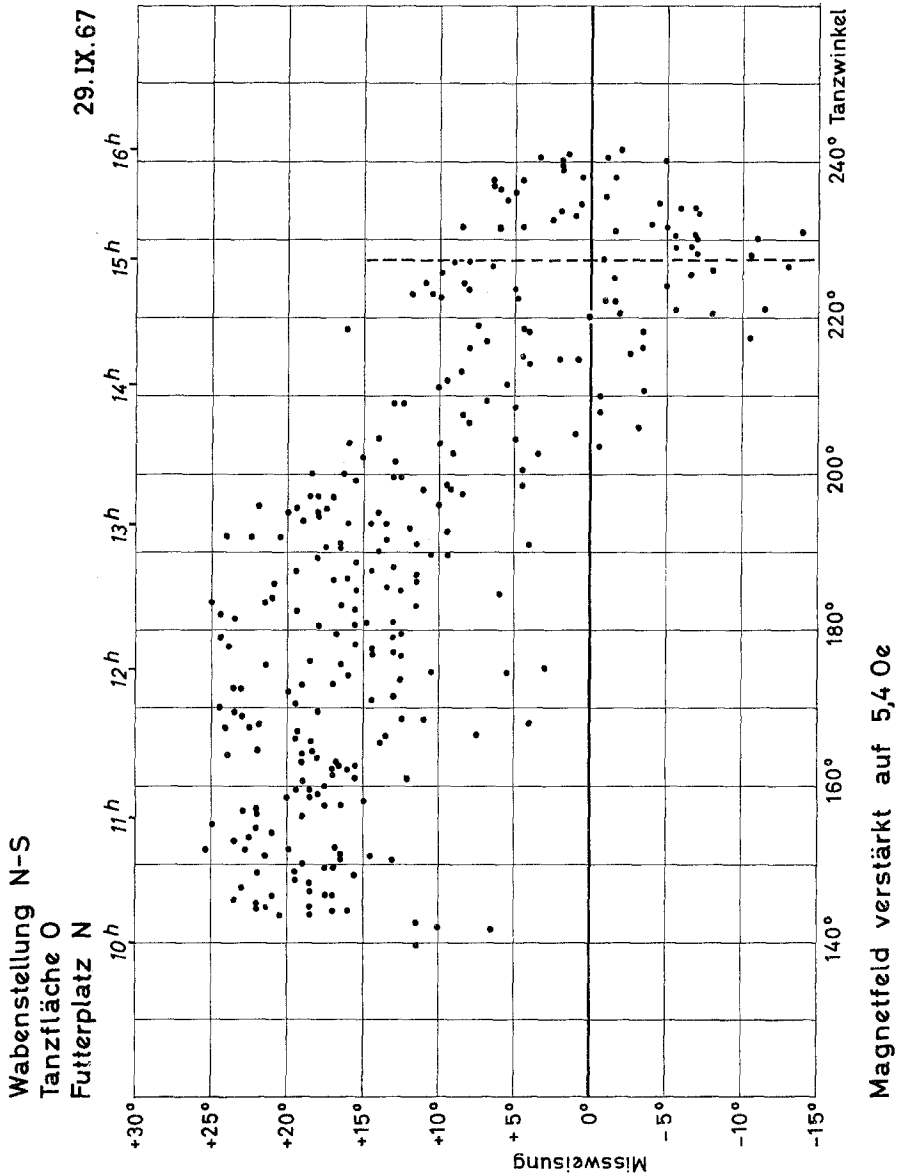


Abb. 9

Magnetfeld für beide Wabenseiten läßt sich für Inklination 66° nach folgender Formel errechnen:

Ostseite als Tanzfläche

$$\alpha_s - 24^\circ = \alpha_m$$

Westseite als Tanzfläche

$$\alpha_s + 24^\circ = \alpha_m$$

[α_s = Tanzwinkel bezogen auf die Schwerkraft, durchlaufend von $0-360^\circ$; α_m = Tanzwinkel bezogen auf die Inklination als Nullwert.]

Bei Wabenstellung Nord-Süd lassen sich auch die Tanzwerte von Meknes (Inklination 49°) mit denen vom Lechfeld (bei Augsburg, Inklina-

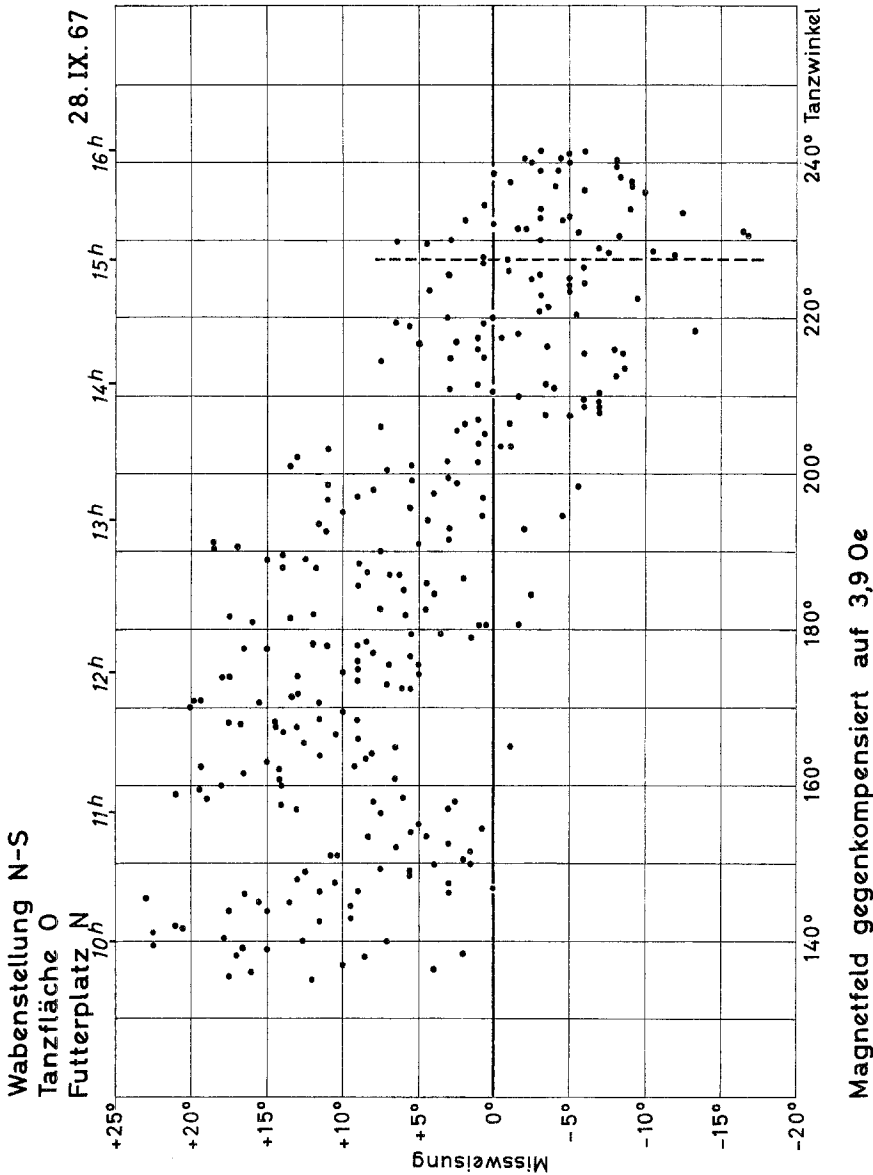


Abb. 10

Abb. 9 u. 10. Eine etwa 13fache Verstärkung bzw. 9fache Gegenkompensation hat eine große Unsicherheit in der Richtungsweisung zur Folge. Gestrichelte Lotlinie: von diesem Zeitpunkt ab wurde wieder normales Magnetfeld geboten

tion 65°) durch entsprechende Korrektur auf Reizgleichheit bringen. Wiederum kommen dann die Tageskurven weitgehend zur Deckung.

Außerdem sei noch erwähnt: die Tageskurven ändern sich auch am gleichen Ort, wenn wir sie über längere Zeiträume hinweg miteinander vergleichen. Es ist bekannt, daß neben tageszeitlichen Schwankungen der Totalintensität auch jahreszeitliche Änderungen auftreten, sowie solche,

die durch Insolation, durch atmosphärische Störungen, Sonnenflecken usw. verursacht werden. Sie bewegen sich im Größenbereich um 1000γ . Daß ein lebendes System auf derart kleine Schwankungen des Magnetfeldes noch ansprechen würde, schien uns zunächst kaum glaubwürdig. Die Ergebnisse der nun folgenden Versuche weisen aber auf diesen Empfindlichkeitsbereich hin.

Es wurde ein eiserner Faraday-Käfig über den Stock gestülpt; die Feldlinien des Magnetfeldes auf den Waben werden dadurch abgelenkt und verdichtet; wir maßen über dem Tanzboden eine um ca. 1000γ erhöhte Totalintensität. Ein zweiter Stock stand zu gleicher Zeit unter einem Messingkäfig, der die Feldlinien des Magnetfeldes unverzerrt passieren läßt, die elektrischen Felder aber — wie der eiserne Faraday-Käfig — abschirmt. Schon eine so geringe Intensitätserhöhung von 1000γ beeinflußt die Tageskurve der Mißweisung (Abb. 8). Damit erscheinen die Unstimmigkeiten unserer Kurven von Ort zu Ort und von Monat zu Monat in einem anderen Licht. Die Schwankungen der Totalintensität und der Inklination zwischen zwei geographisch verschiedenen Orten und von Tag zu Tag bewegen sich in dem Empfindlichkeitsbereich, in dem die Mißweisung beeinflußt werden kann. Wichtig erscheint uns in diesem Zusammenhang die Tatsache, daß wir nur bei einer Kompensation unter 5% die Mißweisung voll ausschalten können. Es liegt dann noch eine Totalintensität von ca. 1600 — 2000γ vor. Erst wenn dieser Wert überschritten wird, treten deutliche Abweichungen vom Sollwert auf.

Von grundsätzlich anderer Art ist der Einfluß unbiologisch starker Magnetfelder. In Abb. 9 und 10 war das erdmagnetische Feld um etwa das 13fache verstärkt bzw. um den 9fachen Wert gegenkompensiert. Es fiel uns eine Unsicherheit in den Tänzen auf, die sich vor allem darin zeigte, daß die Bienen nur zögernd zum Schwänzellauf ansetzten. Die Tageskurven weisen eine außergewöhnlich starke Streuung auf, auch die absoluten Fehler (bis zu 26°) sind ungewohnt. Wir sehen diese Experimente erst als Vorversuche an; immerhin sei angefügt, daß die Streuung im starken Magnetfeld nach 48 Std kleiner wird, was auf eine Art Adaptation hindeutet; über ähnliche Effekte berichten BROWN u. PARK (1964) bei Planarien.

Diskussion

Es drängen sich besonders 2 Fragen auf:

1. Wie hat man sich den Wirkungsmechanismus des Magnetfeldes auf das zuständige biologische System vorzustellen, so daß es zu einer Ablenkung der normalen Winkeleinstellung im Schwerfeld kommt?

2. Haben wir diesen Einfluß nur als Störung in einem Orientierungsverhalten zu interpretieren, oder sollen wir darüber hinaus nach sinnvollen biologischen Funktionen suchen?

Zur ersten Frage:

Ein lebender Organismus ist in einem statischen Magnetfeld folgenden Wirkungen ausgesetzt:

1. *Induktion.* Sie muß zwangsweise zur Wirkung kommen, wenn die Biene — als Leiter im Sinne der Elektrodynamik — sich relativ zu den Magnetfeldlinien bewegt. Für eine tanzende Biene, die mit ihren Schwänzelausschlägen die Feldlinien mit einer Geschwindigkeit von ca. 30 cm/sec im rechten Winkel schneidet, ergibt sich in Annäherung eine Induktionsspannung von $0,15 \mu\text{V/cm}$. Nach LISSMANN u. MACHIN (1958) spricht der Nilhecht noch auf eine Potentialdifferenz von $0,03 \mu\text{V/cm}$ an.

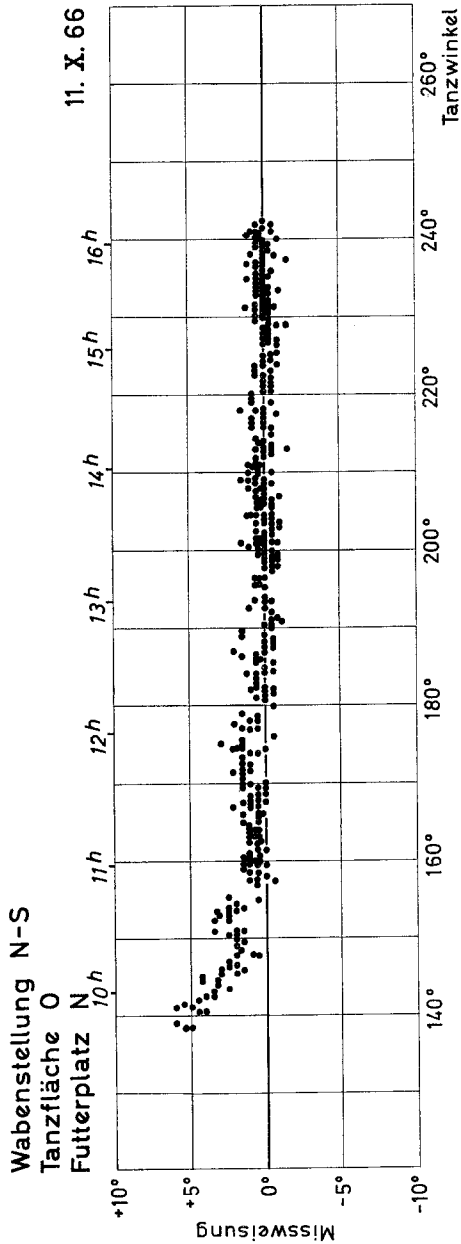
2. *Hall-Effekt.* Schnelle, bewegte Ladungsträger erfahren in Leitern und Halbleitern eine Ablenkung, deren Ausmaß von der Bewegungsrichtung zu den Feldlinien abhängt. LIBERMANN (1958) nimmt in seinem Nervenfasernmodell auf dieses Phänomen Bezug. SEIDEL u. Mitarb. (1968) führen das Phänomen magnetischer Phosphene auf eine Erhöhung der induzierten Reizströme in der Nähe gutleitender Medien zurück.

3. *Strukturänderung.* Elementare, magnetische Dipole, nichtsphärische para- oder diamagnetische Partikel oder Moleküle erfahren ein Drehmoment. Dabei können die Partikel orientiert (polarisiert) werden, durch kovalente Bindungen kann eine geringfügige Strukturänderung auf Molekülebene stattfinden. Diese Vorgänge erfordern eine gewisse Zeitspanne, deren Ausmaß von der Größe der para- oder diamagnetischen Moleküle abhängt. In der Tat tritt in unseren Versuchen nach einer Kompensation des Magnetfeldes die fehlerfreie Richtungsweisung erst nach einer Übergangsphase von $1/2$ —1 Std auf (Abb. 11 und 12). Zwanglos erklärt sich jetzt der Befund von v. FRISCH und DAUMER (v. FRISCH 1965), die keinen Einfluß des erdmagnetischen Feldes auf die Richtungsweisung fanden.

Es war jeweils nach 5 Tänzchen oder von Tanz zu Tanz oder während eines Tanzes abwechselnd normales und dann wieder verändertes Magnetfeld geboten worden. Wir haben diesen Versuch in ähnlicher Weise wiederholt (Abb. 13) und haben das Ergebnis der beiden Autoren voll bestätigt. Abgesehen von einer größeren Streuung läßt sich kein Einfluß des veränderten Magnetfeldes erkennen.

Im umgekehrten Fall — beim Zurückschalten auf das natürliche Magnetfeld — ist dieser Übergang kürzer (ca. 10—15 min), er dehnt sich aus, wenn wir vom 13fach verstärkten bzw. 9fach gegenkompensierten Magnetfeld auf das natürliche Feld zurückschalten (Abb. 11 und 12). BROWN et al. (1965) weisen ebenfalls auf solche „adaptive“ Erscheinungen hin.

Einen Widerspruch zu den hier skizzierten Vorstellungen wird man darin sehen, daß bei kompensiertem Magnetfeld die Bienen im Wechsel



Magnetfeld bis auf 5% kompensiert

Abb. 11. Bei Kompensation des Magnetfeldes ist eine Übergangsphase von ca. 1 Std. erforderlich, bis die fehlerfreien Tänze registriert werden können. In diesem Versuch wurden die Tänze unmittelbar nach Beginn der Kompensation registriert — im Gegensatz zum Versuch in Abb. 2 und 4, wo die Registrierung erst 1 Std. nach Kompensation erfolgte

von Sammelflug und Tanz ständig in Minutenabständen zwischen normalem und kompensiertem Magnetfeld hin und her pendeln; trotzdem tanzen sie fehlerfrei. Man muß jedoch bedenken, daß eine Biene beim freien Flug zum Futterplatz einer völlig anderen Orientierungssituation ausge-

setzt ist, und somit auch andere Rezeptoren bzw. die gleichen Rezeptoren in einer anderen Vektorgröße, bezogen zu den Feldlinien, beansprucht, als beim Tanz im dunklen Stock.

Was die zweite Frage angeht, so ist zunächst ein Seitenblick auf biomagnetische Effekte bei anderen Tieren angebracht.

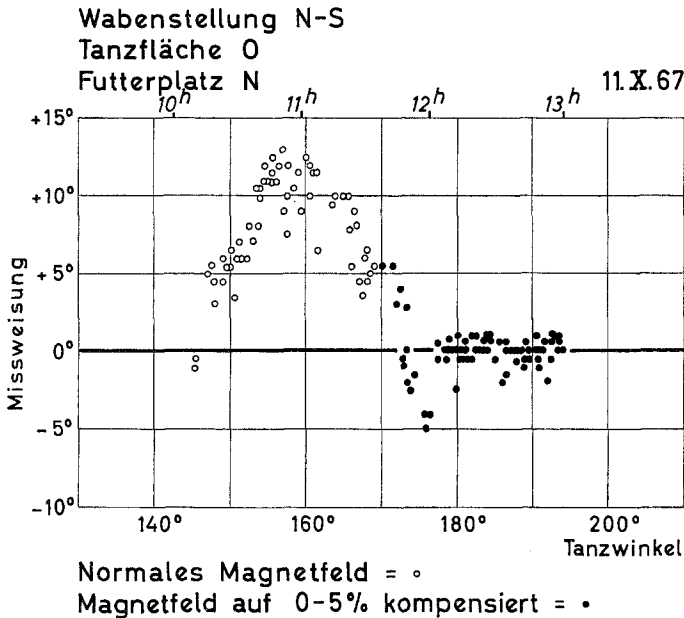


Abb. 12. Zunächst werden die Tänze im normalen Magnetfeld beobachtet, nach Kompensation geht die Mißweisung erst nach einer Übergangsphase auf die 0-Linie zurück

Nach PALMER (1963) werden Drehrichtung und Drehfrequenz von *Volvox* durch Totalintensität (0,17—5 Gauß) sowie durch die Bewegungsrichtung zu den Magnetfeldlinien beeinflusst. Ähnliche Effekte registrierten OZHIGOVA u. OZHIGOV (1966) bei *Paramecium*.

TSHEBYSHEV (1966) berichtet, daß in einem Magnetfeld von 1—1000 Oersted die Aktivität von Fliegen sich erhöhte, jedoch nur bei Temperaturen zwischen 22—29°C, unter 22°C gab es keinen Effekt. Auch *Drosophila* antwortet nach PRYON (1966) in ähnlicher Weise auf magnetische und elektrostatische Felder. BROWN (1966 b), BROWN u. Mitarb. (1960, 1964 a, b, c, 1965) sowie BARNWELL u. BROWN (1964) haben gefunden, daß Planarien und Schnecken sich menotaktisch im erdmagnetischen Feld orientieren — wenn andere Orientierungshilfen, insbesondere auf optischem Gebiet, ausgeschaltet sind. BECKER hat bei Termiten in Ruhe eine nach dem natürlichen bzw. künstlichen Magnetfeld ausgerichtete Körperstellung registriert. Fliegen landen und sitzen ausgerichtet zum Magnetfeld. Auch Bienen und andere Insekten sollen sich ähnlich verhalten (BECKER, 1963 a, b,; BECKER u. SPECK, 1964). SCHNEIDER (1961, 1963 a, b, c) kommt auf Grund seiner Freilandbeobachtungen und seiner Laborversuche zu dem Schluß, daß Maikäfer zu einer außeroptischen Orientierung fähig sind und sich dazu das elektrische und magne-

tische Feld zunutze machen. WILTSCHKO u. MERKEL (1966) haben ein umfangreiches Zahlenmaterial vorgelegt, wonach Vögel auch ohne optische Bezugsmarken kompaßgerecht ziehen. Bei teilweise kompensiertem Magnetfeld (ca. 40%, oder in der Stahlkammer, wo das Magnetfeld ebenfalls weitgehend abgeschirmt ist) sind die Vögel desorientiert; sie lassen sich dadurch, daß man ihnen ein künstliches Magnetfeld in falscher Kompaßrichtung bietet, in die falsche Richtung verleiten. In der Stahlkammer haben die Autoren auch schon erste Hinweise auf eine Adaptation im Magnetfeld erhalten.

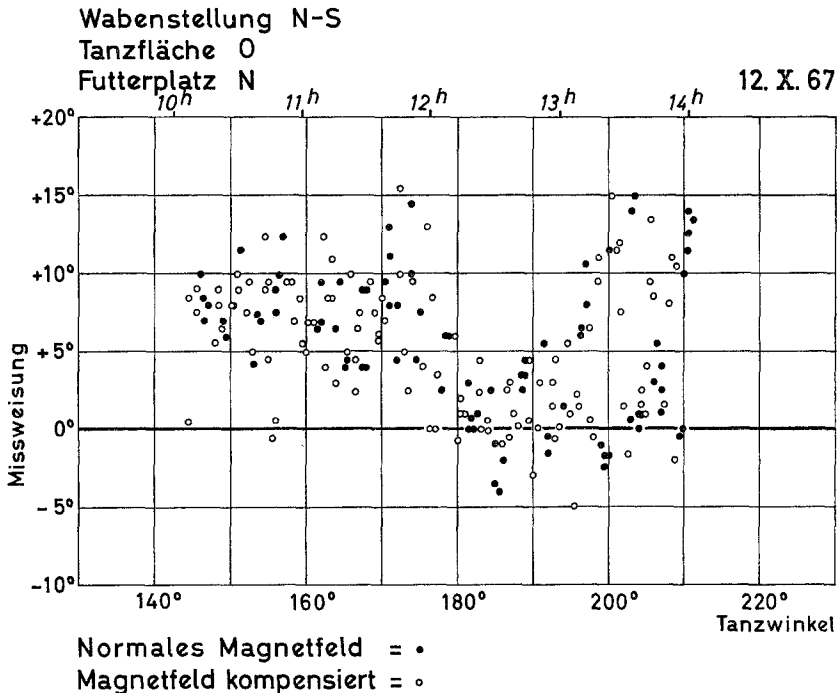


Abb. 13. Bei kurzfristigem (2—6minütigem) Wechsel zwischen normalem Magnetfeld und kompensiertem Magnetfeld bleibt die Mißweisung — bei etwas stärkerer Streuung — den ganzen Tag über erhalten

Wir haben keinerlei Anhaltspunkte, daß Bienen, sei es auf ihren Zielflügen im Freien, sei es bei der Orientierung im Stock, das Magnetfeld der Erde zum Richtungsfinden benutzen. RENNER (1959) kam aufgrund seiner Versetzungsversuche von New York nach Davis zu dem Schluß, daß sich Bienen nicht nach den Feldlinien des Erdmagnetismus orientieren, wenn sie in unbekanntem Gelände ihren gewohnten Futterplatz aufsuchen (l. c. S. 476). Die geringe Ablenkung durch die Feldlinien bei der Transponierung des Sonnenwinkels ins Schwerfeld fällt ja auch kaum ins Gewicht (0—15° Mißweisung gegenüber 360°, die durch die Schwerkraft diktiert werden).

Horizontal- und Vertikalkomponente sowie Totalintensität des Erdmagnetfeldes sind tagesperiodischen und jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen; außerdem gibt es aperiodische Schwankungen, die mit atmosphärischen Störungen (z. B. als magnetische Stürme) einhergehen. BROWN (1965 a, b, 1966 a) sowie BROWN et al. (1959, 1967) sprechen den tages- und lunarperiodischen Magnetfeldschwankungen die Funktion von exogenen Zeitgebern zu. WEVER (1967, 1968) konnte durch Abschirmung der natürlichen elektromagnetischen Felder die Wachphase beim Menschen gegen verschiedene vegetative Perioden (z. B. gegen die der Körpertemperatur) verschieben: die Aktivitätsperiode in sich war verlängert; in einem künstlichen elektrischen 10 Hz-Feld wurde die „De-Synchronisation“ verhindert. Wir haben erste Ansatzpunkte, daß in dieser Richtung für Bienen auch das Erdmagnetfeld biologische Bedeutung haben kann.

Mit unseren Ergebnissen geraten wir in gewissen Widerspruch zur eingangs erwähnten Theorie (v. FRISCH u. LINDAUER, 1961; v. FRISCH, 1965; MARKL, 1964, 1966), die Restmißweisung sei dadurch bedingt, daß eine Grundorientierung die Tanzrichtung zur Lotrechten und zur Horizontalen ablenke. Diese Ablenkung müßte auch bei kompensiertem Magnetfeld noch bemerkbar sein. Eine Klärung dieses Widerspruches müssen wir noch offen lassen.

Literatur

- BARNWELL, F. H., and F. A. BROWN, Jr.: Responses of planarians and snails. In: *Biological effects of magnetic fields* (M. F. Barnothy, ed.), p. 263—278. New York: Plenum Press, 1964.
- BECKER, G.: Ruheeinstellung nach der Himmelsrichtung, eine Magnetfeld-Orientierung bei Termiten. *Naturwissenschaften* **50**, 455 (1963 a).
- Magnetfeld-Orientierung von Dipteren. *Naturwissenschaften* **50**, 664 (1963 b).
- , u. U. SPECK: Untersuchungen über die Magnetfeld-Orientierung von Dipteren. *Z. vergl. Physiol.* **49**, 301—340, (1964).
- BROWN, F. A. Jr.: Propensity for lunar periodicity in hamsters and its significance for biological clock theories. *Proc. Soc. exp. Biol. (N. Y.)* **120**, 792—797 (1965 a).
- A unified theorie for biological rhythms, In: *Circadian clocks*, ed. J. ASCHOFF, p. 231—261. Amsterdam: North-Holland Publ. 1965 b.
- Rhythms, Biological, In: *Encyclopaedia Britannica*, p. 292—294 (1966 a).
- Effects and after-effects on planarians of reversals of the horizontal magnetic vector. *Nature (Lond.)* **209**, 533—535 (1966 b).
- F. H. BARNWELL, and H. M. WEBB: Adaptation of the magnetoreceptive mechanism of mud-snails to geomagnetic strength. *Biol. Bull.* **127**, 221—231 (1964 a).
- M. F. BENNETT, and H. M. WEBB: A magnetic compass response of an organism. *Biol. Bull.* **119**, 65—74, (1960).
- , and Y. H. PARK: Seasonal variations in sign and strength of gamma-taxis in planarians. *Nature (Lond.)* **202**, 469—471 (1964).
- — Duration of an after-effect in planarians following a reserved horizontal magnetic vector. *Biol. Bull.* **128**, 347—355 (1965).
- — Association-formation between photic and subtle geophysical stimulus patterns — a new biological concept. *Biol. Bull.* **132**, 311—319 (1967).

- BROWN, F. A. Jr. H. M. WEBB, and F. H. BARNWELL: A compass directional phenomenon in mudsnails and its relation to magnetism. *Biol. Bull.* **127**, 206—220 (1964c).
- — F. M. BENNETT, and F. H. BARNWELL: A diurnal rhythm in response of the snail *Plyoanassa* to imposed magnetic fields. *Biol. Bull.* **117**, 405—406 (1959).
- FRISCH, K. v.: Gelöste und ungelöste Rätsel der Bienensprache. *Naturwissenschaften* **55**, 12—23, 38—43 (1948).
- Über die durch Licht bedingte „Mißweisung“ bei den Tänzen im Bienenstock. *Experientia* (Basel) **18**, 49—53 (1962).
- Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1965.
- , u. K. DAUMER: in: Tanzsprache und Orientierung der Bienen (K. v. FRISCH). Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1965.
- , u. M. LINDAUER: Über die „Mißweisung“ bei den richtungsweisenden Tänzen der Bienen. *Naturwissenschaften* **48**, 585—594 (1961).
- JANDER, R.: Grundleistungen der Licht- und Schwereorientierung von Insekten. *Z. vergl. Physiol.* **47**, 381—430 (1963).
- LIBERMANN, E. A.: Possible ways of detecting electron conduction in nervous elements. *Biophysics* **3**, 697—699 (1958).
- LINDAUER, M.: Über die Einwirkung von Duft- und Geschmacksstoffen sowie anderer Faktoren auf die Tänze der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **31**, 348—412 (1948).
- , u. J. O. NEDEL: Ein Schweresinnesorgan der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* **42**, 334—364 (1959).
- LISSMANN, H. W., and K. E. MACHIN: The mechanism of object location in *Gymnarchus niloticus* and similar fish. *J. exp. Biol.* **35**, 451—486 (1958).
- MARKL, H.: Borstenfelder an den Gelenken als Schweresinnesorgane bei Ameisen und anderen Hymenopteren. *Z. vergl. Physiol.* **45**, 475—569 (1962).
- Geomenotaktische Fehlorientierung bei *Formica polyctena* Förster. *Z. vergl. Physiol.* **48**, 552—586 (1964).
- Schwerkraftdressuren an Honigbienen. — I. Die geomenotaktische Fehlorientierung. *Z. vergl. Physiol.* **53**, 328—352 (1966).
- OZHIGOVA, A. P., and J. E. OZHIGOV: Constant magnetic field effect on paramecium movement. *Biofizika* **11**, 1026—1033 [Russisch] (1966).
- PÄTAU, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen (eine neue t-Tafel). *Biol. Zbl.* **63**, 152—168 (1943).
- PALMER, J. D.: Organismic spatial orientation in very weak magnetic fields: *Nature* (Lond.) **198**, 1061—1062 (1963).
- PICTON, H. D.: Some responses of *Drosophila* to weak magnetic and electrostatic fields. *Nature* (Lond.) **211**, 303—304 (1966).
- RENNER, M.: Über ein weiteres Versetzungsexperiment zur Analyse des Zeitsinnes und der Sonnenorientierung der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* **42**, 449—483 (1959).
- SCHMIDT-KOENIG, K.: Die Sonne als Kompaß im Heim-Orientierungssystem der Brieftaube. *Z. Tierpsychol.* **18**, 221—244 (1961).
- SCHNEIDER, F.: Beeinflussung der Aktivität des Maikäfers durch Veränderung der gegenseitigen Lage magnetischer und elektrischer Felder. *Mitt. schweiz. entomol. Ges.* **33**, 223—237 (1961).
- Orientierung und Aktivität des Maikäfers unter dem Einfluß richtungsvariabler künstlicher elektrischer Felder und weiterer ultraoptischer Bezugssysteme. *Mitt. schweiz. entomol. Ges.* **36**, 1—26 (1963a).

- SCHEIDER, F.: Ultraoptische Orientierung des Maikäfers (*Melolontha vulgaris* F.) in künstlichen elektrischen und magnetischen Feldern. *Ergebn. Biol.* **26**, 147—157 (1963b).
- Systematische Variationen in der elektrischen, magnetischen und geographisch-ultraoptischen Orientierung des Maikäfers: *Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich* **108**, 373—416 (1963c).
- SEIDEL, D., M. KNOLL u. J. EICHMEIER: Anregung von subjektiven Lichterscheinungen (Phosphenen) beim Menschen durch magnetische Sinusfelder. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **299**, 11—18 (1968).
- TSEERNYSHEV, W. B. and M. L. DANILEVSKY: The effect of the alternative magnetic field on the activity of flies *Protophormia terrae-novae* R. D. J. *Obtschej Biol. (Moskau)* **27**, 496—498 (1966) [Russisch].
- WEVER, R.: Über die Beeinflussung der circadianen Periodik des Menschen durch schwache elektromagnetische Felder. *Z. vergl. Physiol.* **56** 111—128 (1967).
- Einfluß schwacher elektro-magnetischer Felder auf die circadiane Periodik des Menschen. *Naturwissenschaften* **55**, 29—32 (1968).
- WILTSCHKO, W., u. F. W. MERKEL: Orientierung zugunruhiger Rotkehlchen im statischen Magnetfeld. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Jena, 1965. Zool. Anz., Suppl.* **29**, 362—367 (1966).

Prof. Dr. M. LINDAUER
Zoologisches Inst. d. Univ.
6000 Frankfurt a. M.
Siesmayerstr. 70