

ZUR BEDEUTUNG DER AUGENBORSTEN BEI DER FLUGGESCHWINDIGKEITSREGULATION DER BIENEN*

VOLKER NEESE

Zoologisches Institut der Universität Frankfurt a. M.

Eingegangen am 17. Dezember 1965

A. Einleitung

Bienen sind in der Lage, eine Windversetzung im freien Flug weitgehend zu kompensieren (PARKER, 1928; v. FRISCH und LINDAUER, 1955; BOCH, 1956; HERAN, 1956). Es ist sehr wahrscheinlich, daß sie dabei Informationen über die Windverhältnisse auf optischem Wege — über die Komplexaugen — erhalten (HERAN und LINDAUER, 1963). Wie schon früher berichtet (NEESE, 1965), wird bei Bienen die Seitenwindkompensation durch Entfernung der Augenborsten beeinträchtigt. Augenborstenlose Bienen benötigen eine längere Flugzeit zwischen Stock und Futterplatz als Kontrollbienen. Diese Abweichungen treten jedoch nur bei Flug über markenarmem Gelände und bei einer Windstärke über 2 m/sec in sicherbarer Größe auf; sie sind abhängig von der Böigkeit des einfallenden Windes. Wiederholt wurde beobachtet, daß rasierte Bienen bei stark böigem Seitenwind erheblich von der normalen Flugbahn abgetrieben werden (NEESE, 1965). Aber auch unter extremen Bedingungen liegt der erhaltene Mittelwert der Flugzeit für rasierte Bienen nur ausnahmsweise mehr als 10% von dem der Kontrollbienen entfernt. Wie durch HERAN (1955, 1957, 1959) bewiesen wurde, vermögen Bienen mit den Antennen (Johnstonsches Organ) ihre Flugeigengeschwindigkeit zu messen. Um den offenbar recht komplexen Regelmechanismus der Fluggeschwindigkeitskontrolle weiter aufzuklären, erschien es mir wichtig, dieses letztere Meßinstrument vollständig zu blockieren.

B. Methode

Bienen, die an einem Futterplatz (mit 2-molarem Zuckerwasser) gut eingeflogen sind, werden abgefangen und unter CO₂-Narkose ihre Augenborsten beidseitig entfernt (vgl. NEESE, 1965). Man muß die Tiere noch am Abend desselben Tages in den Stock zurücksetzen, andernfalls fliegen sie am nächsten Morgen den Futterplatz nicht vollzählig und regelmäßig an. Jetzt läßt man die rasierten Bienen eine weitere Stunde am Futterplatz verkehren, dann werden ihnen beide Antennen bis auf den Scapus-

* Diese Arbeit wurde aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft finanziert, die Prof. Dr. M. LINDAUER zur Verfügung standen.

stumpf (vgl. Abb. 1) amputiert (ohne Narkose, die Bienen werden mit einer Fangschere festgehalten). Die antennenlosen Bienen werden unmittelbar nach der Operation am Futterplatz freigelassen. Etwa 30 min nach der Amputation kommen die Sammelbienen (maximal 50%) wieder regelmäßig zum Futtertisch. Diese *Präparationsschnitte* müssen genau nach Programm erfolgen; eine Futterpause nach der Amputation zum Beispiel verursacht ein völliges Ausbleiben der operierten Bienen. Antennenlose Bienen zeigen zwar bei der Landung und beim Start am Futterplatz keine Störungen des Flugverhaltens, aber sie laufen nur zögernd in den Stock. Haben sie kein Futter anzubieten, werden sie aus dem Stock getragen

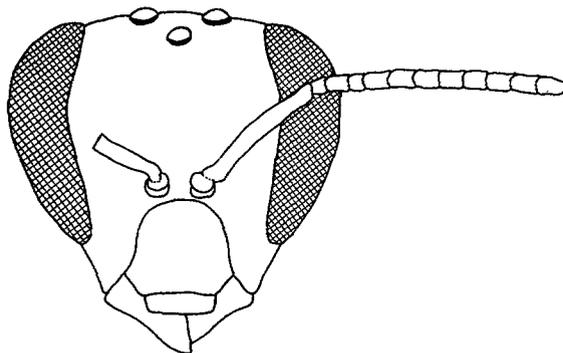


Abb. 1. Biene, deren rechte Antenne bis auf einen Scapusstumpf amputiert ist. Linke Antenne normal (Zeichnung nach H. MARTIN, 1964; verändert)

oder abgestochen. Gelegentlich konnte beobachtet werden, daß sogar sammelnde operierte Bienen von ihren Genossinnen aus dem Stock getragen wurden. Der soziale Kontakt amputierter Bienen scheint demnach stark gestört zu sein. Das Zögern beim Einlauf in den Stock wirkt sich sehr augenfällig auf die Flugfrequenz aus: So flogen zum Beispiel am 3.9. 65 die antennenlosen Bienen den 341 m entfernten Futterplatz pro Stunde viermal an, während die Kontrollbienen in derselben Zeit acht Sammelflüge durchführten.

Wir haben die Flugzeiten der Bienen zwischen Stock und Futterplatz gemessen (Hinflug; Futterplatz 341 m, 115° bezogen auf rechtweisend Nord). In jedem Versuch befanden sich drei Gruppen von Bienen:

- a) Kontrolltiere;
- b) Bienen, denen beide Antennen bis auf die Scapusstümpfe amputiert waren;
- c) beidseitig augenborstenlose Bienen mit gleichzeitig amputierten Antennen.

Teilweise wurde eine vierte Gruppe — mit allein augenborstenlosen Bienen (d) — in den Versuch aufgenommen. Die Experimente wurden im

Tabelle

		V_l (m/s.)	n	A_r	V_w (m/s.)	W_r	P	P'
25. 8. 65	a) Kontrolle	7,5	14		3,24	294 ⁰		
	b) amputiert	6,7	11	- 11 %				
	c) amputiert + rasiert	5,7	8	- 24 %			$P = 0,0065$	$P' = 0,16$
	d) rasiert	8,0	2	+ 7 %				
8. 9. 65	a) Kontrolle	8,5	32		2,43	199 ⁰		
	b) amputiert	7,6	29	- 11 %			$P < 0,0002$	
	c) amputiert + rasiert	6,5	33	- 24 %			$P < 0,0002$	$P' < 0,0002$
9. 9. 65	a) Kontrolle	7,6	14		2,03	197 ⁰		
	b) amputiert	8,1	4	+ 7 %			$P = 0,49$	
	c) amputiert + rasiert	6,4	9	- 16 %			$P = 0,05$	$P' = 0,05$
15. 9. 65	a) Kontrolle	7,8	88		1,00	296 ⁰		
	b) amputiert	7,1	26	- 5 %			$P < 0,0002$	
	c) amputiert + rasiert	6,3	25	- 19 %			$P < 0,0002$	$P' = 0,002$
	d) rasiert	7,4	21	- 5 %			$P = 0,005$	
21. 9. 65	a) Kontrolle	8,2	42		0,89	93 ⁰		
	b) amputiert	7,7	10	- 6 %			$P = 0,05$	
	c) amputiert + rasiert	6,3	6	- 23 %			$P < 0,0002$	$P' = 0,02$
	d) rasiert	7,4	34	- 10 %			$P = 0,0002$	
22. 9. 65	a) Kontrolle	7,9	36		1,28	134 ⁰		
	b) amputiert	7,5	20	- 5 %			$P = 0,2$	
	c) amputiert + rasiert	6,9	13	- 13 %			$P = 0,0045$	$P' = 0,07$
	d) rasiert	7,5	19	- 5 %			$P = 0,28$	

V_l = Flugeigengeschwindigkeit (Mittelwert) der Bienen in m/sec; n = Anzahl der Meßwerte; A_r = prozentuale Abweichung vom Mittelwert der Kontrollbienen ($M_{\text{Kontr}} = 100\%$); V_w = mittlere Windgeschwindigkeit im m/sec; W_r = Windrichtung (rechtweisend Nord); P = Sicherung: a) gegen b), c) oder d) nach PÁTAU, 1943); P' = Sicherung b) gegen c). Futterplatz: 341 m, 115⁰ (rechtweisend Nord).

Grüneburgpark-Frankfurt a. M. durchgeführt¹. Der Abflug einer nummerierten Versuchsbiene (im Augenblick des Abhebens vom Flugbrett) wurde am Stock von einem Beobachter gestoppt und gleichzeitig über Sprechfunk zum Futterplatz gemeldet. Dort wurde der angemeldete Abflug ebenfalls gestoppt. Die Ankunft der Biene am Futterplatz wurde abgestoppt und gleichzeitig zum Stock gemeldet (so war eine doppelte Messung der Flugzeiten gewährleistet). Windrichtung und

¹ Der Verwaltung des Gartenamtes Frankfurt a. M. sei für ihr großzügiges Entgegenkommen gedankt.

Windstärke für jeden einzelnen Flug wurden von einem weiteren Beobachter gemessen. Er war etwa in der Mitte der Flugstrecke postiert. Das Schalenanemometer (zur Messung der Windgeschwindigkeit) befand sich 2 m über dem Boden, Abflug und Ankunft der Bienen wurden durch Winkzeichen vom Futterplatz aus gemeldet.

Die Flugzeit ist in Grundgeschwindigkeit (V_b) und unter Berücksichtigung von Windrichtung und Windstärke in Flugeigengeschwindigkeit (V_l) umgerechnet worden (v. FRISCH und LINDAUER, 1955; HERAN, 1956).

C. Ergebnisse

Die Flugeigengeschwindigkeiten der Kontrollbienen (vgl. Tabelle) zeigen gute Übereinstimmung mit den bei v. FRISCH und LINDAUER (1955), BOCH (1956) und HERAN (1956) angegebenen Werten (dort: bei Windstille zwischen 7,8 und 8,2 m/sec). Wie von HERAN (1959) beschrieben, fliegen Bienen in einem mäßig erhellten Raum wesentlich langsamer, selbst bei Flug auf ein helles Fenster. In dieser spezifischen Situation steigt die Flugeigengeschwindigkeit nach Amputation der Antennen. Wurden die Bienen durch das Fenster in einen Raum dressiert, so zeigen auch in diesem Fall antennenlose Bienen erhöhte Flugeigengeschwindigkeiten (HERAN, 1959); ihr Flug ist wesentlich rascher und sie prallen mit unverminderter Geschwindigkeit gegen die Dressurgefäße.

Anderer Art sind die Ergebnisse beim Flug zwischen Stock und Futterplatz in freiem Gelände; hier sind die Bienen keinen nennenswerten Lichtintensitätsdifferenzen ausgesetzt und hier besteht auch bei den Normalbienen keine Tendenz zur starken Herabsetzung der Flugeigengeschwindigkeit: Die antennenamputierten Bienen (b) zeigen in der Regel kleinere Flugeigengeschwindigkeiten als die Kontrolltiere (a), obwohl beim Start oder bei der Landung — wie schon berichtet — keine auffälligen Störungen² erkennbar waren. Überraschenderweise sind die Abweichungen antennenloser Bienen (b) im Mittel nicht wesentlich größer als die beidseitig rasierten Bienen (d) (vgl. Tabelle). Sind den Bienen dagegen sowohl sämtliche Augenborsten als auch die Antennen amputiert (c), so ergibt sich ein weiterer steiler Abfall der Flugeigengeschwindigkeit (entsprechend längeren Flugzeiten). In sechs Versuchen (25. 8.; 8., 9., 15., 21. und 22. 9. 65) liegen die Mittelwerte der Gruppe b durchschnittlich um 5% unter denen der Kontrollbienen (a; =100%) (Gruppe d: —3%), dagegen steigt die mittlere Abweichung der Gruppe c auf das Vierfache (= —20%).

² Der Flug wird bereits abgestoppt, wenn die Bienen über dem Futterplatz erscheinen, daher geht das Landemanöver ohnehin nicht in den Meßwert ein. Ein Aufprall amputierter Bienen am Futtertischchen wurde nie beobachtet, in jedem Fall erfolgte eine „weiche“ Landung.

Diskussion

Die Einhaltung des Flugkurses wird durch eine optische Kontrolle gewährleistet (HERAN und LINDAUER, 1963). Dabei ist eine ausreichende Markierung des Fluggeländes erforderlich. Je nach Einfallsrichtung des Windes und nach dessen Stärke ändern Bienen ihre Flugeigengeschwindigkeiten; bei Gegen- oder Seitenwind wird sie erhöht, bei Mitwind herabgesetzt. Auf diese Weise wird der Windeinfluß teilweise kompensiert. Diese Leistung setzt voraus, daß jede Änderung der Flugeigengeschwindigkeit von der Biene registriert werden kann. Das Johnstonsche Organ der Antennen entspricht dieser Forderung (HERAN, 1955, 1957, 1959).

Erstaunlich ist nun, daß die Bienen nach Amputation der Antennen verhältnismäßig geringe Abweichungen der Flugeigengeschwindigkeiten zeigen. Die Biene muß also nach dem Prinzip der doppelten Sicherung noch über weitere Kontrollinstrumente verfügen. Eine zusätzliche Ausschaltung der Augenborsten bewirkt einen verstärkten Abfall der Flugeigengeschwindigkeit. Über den genaueren Wirkungsmechanismus der Augenborsten bei der Flugkontrolle kann gegenwärtig keine Aussage gemacht werden. Ihre Stellung auf den Komplexaugen und der Verlauf ihrer ableitenden Nerven im optischen Ganglion läßt aber eine Integration mit der optischen Information möglich erscheinen (vgl. NEESE, 1965).

Die erhebliche Verlängerung der Flugzeit nach Amputation der Antennen und gleichzeitigem Entfernen der Augenborsten weist auf die Bedeutung beider Systeme für die Flugregulation hin. Sicher ist die Biene noch in der Lage, die Versetzung optisch wahrzunehmen, aber für eine rasche exakt gesteuerte Kompensation fehlen die Kontrollinstrumente. Der Flug wird unsicher und langsamer.

Zusammenfassung

Um den Flugregulationsmechanismus der Bienen weiter zu klären, werden die Flugzeiten von antennenamputierten (bis auf einen Scapusstumpf) und augenborstenlosen Bienen, ferner von Bienen ohne Antennen und Augenborsten denen der Kontrollbienen gegenübergestellt:

1. Die Flugeigengeschwindigkeiten augenborstenloser oder antennenamputierter Bienen weichen bis zu —11% von denen der Kontrolle ab.
2. Gleichzeitiges Ausschalten von Antennen und Augenborsten verursacht ein weiteres Absinken der Flugeigengeschwindigkeit bis zu 24%.
3. Die Sinnesborsten der Komplexaugen sind neben den Antennen (Johnstonsches Organ) an der Regulation des Bienenfluges beteiligt.

Summary

For further studies on the mechanism of flight regulation in insects the flight time required by antennaless bees, by bees without the bristles

in the eyes, and by bees with antennae and bristles on the eyes both removed was compared with that of normal bees.

1. The flight speed of bees without bristles on the eyes and bees without antennae (except the scape) respectively deviates up to 11 percent from the controls.

2. Simultaneous removal of the antennae and the bristles in the eyes further decreases the flight speed up to 24 percent.

3. The sensilla on the eye-surface together with the antennae (i.e. the organ of Johnston) take part in the regulation of the flight of honeybees.

Literatur

- BOCH, R.: Die Tänze der Bienen bei nahen und fernen Trachtquellen. *Z. vergl. Physiol.* **38**, 126—167 (1956).
- FRISCH, K. v., u. M. LINDAUER: Über die Flugeschwindigkeit der Bienen und über ihre Richtungsweisung bei Seitenwind. *Naturwissenschaften* **42**, 377—385 (1955).
- HERAN, H.: Versuche über die Windkompensation der Bienen. *Naturwissenschaften* **42**, 132—133 (1955).
- Ein Beitrag zur Frage nach der Wahrnehmungsgrundlage der Entfernungsweisung der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **38**, 168—218 (1956).
- Die Bienenantennen als Meßorgan der Flugeschwindigkeit. *Naturwissenschaften* **44**, 475 (1957).
- Wahrnehmung und Regelung der Flugeschwindigkeit bei *Apis mellifica* L. *Z. vergl. Physiol.* **42**, 103—163 (1959).
- , u. M. LINDAUER: Windkompensation und Seitenwindkorrektur der Bienen beim Flug über Wasser. *Z. vergl. Physiol.* **47**, 39—55 (1963).
- MARTIN, H.: Zur Nahorientierung der Biene im Duftfeld zugleich ein Nachweis für die Osmotropotaxis bei Insekten. *Z. vergl. Physiol.* **48**, 481—533 (1964).
- NEESE, V.: Zur Funktion der Augenborsten bei der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* **49**, 543—585 (1965).
- PÄTAU, K.: Zur statistischen Beurteilung von Meßreihen (eine neue t-Tafel). *Biol. Zb.* **63**, 152—168 (1943).
- PARK, O. W.: Time factors in relation to the acquisition of food by the honey bee. *Res. Bull. Iowa agric. Exp. Stat.* **108**, 183—225 (1928).

Dr. V. NEESE
 Zoologisches Institut der Universität
 6 Frankfurt a. M., Siesmayerstraße 70