
ZOOLOGIE 2004/05

Mitteilungen

Herausgegeben von
Rudolf Alexander Steinbrecht

der Deutschen Zoologischen Gesellschaft



Biohistoricum · Neuburg an der Donau
Basilisken-Pressen · Marburg an der Lahn

Die Karte im Kopf der Bienen

Randolf Menzel und Uwe Greggers, Freie Universität Berlin

(1) Die Entdeckungen Karl von Frisch's: Sonnenkompass und Tanzkommunikation

Die Entdeckungen von Karl von Frisch zur Kompassorientierung und Tanzkommunikation der Bienen gehören sicher zu den großartigsten Errungenschaften der Verhaltensbiologie des 20. Jahrhunderts und bestimmen unsere Vorstellungen über die Navigation von Bienen und vielen anderen Tieren. Wir wissen nun, dass der Sonnenazimut direkt oder über das mit dem Sonnenstand zusammenhängende Muster des linear polarisierten Lichtes bestimmt und sein Tagesablauf erlernt wird (von Frisch, 1965; Wehner, 1992). Im Stock übertragen die Bienen die Richtung ihres Fluges relativ zum Sonnenazimut in einen Winkel des Schwänzellaufes relativ zur Schwerkraft. Eine geostationäre Richtung kann so zu jeder Tageszeit und, wie wir aus den Beobachtungen von Lindauer über Marathontänzer wissen (Lindauer, 1954), auch zur Nachtzeit bestimmt werden. Bienen steht also ein geostationäres Koordinatensystem zur Verfügung, zu dem sie ihre Tänze ausrichten können, auch wenn die Sonne oder das polarisierte Himmelslicht nicht wahrgenommen werden kann. Auch auf ihren Flügen benötigen sie die direkte Sicht auf die Sonne oder das polarisierte Himmelslicht nicht, da sie die Ausrichtung von ausgedehnten Landmarken relativ zum Sonnenkompass erlernen (von Frisch, 1965; Dyer and Gould, 1981). Mit einem solchen Son-

nenkompass können Bienen ihre Flüge zwischen Stock und Futterstelle steuern und in die Tanzbewegungen übertragen, weil sie zudem ein Entfernungsmaß für ihre Flüge haben. Dieses Entfernungsmaß besitzen sie in Form eines visuellen Odometers, mit dem der visuelle Fluss in eine Wegstrecke umgerechnet wird (Esch and Burns, 1996; Srinivasan et al., 1997). Die Mechanismen sind noch nicht aufgeklärt, aber man kann sich zum Beispiel vorstellen, dass die Zahl der visuellen Flicker beim Überfliegen der Landschaft in Bewegungsdetektoren aufaddiert werden (Srinivasan and Zhang, 2004). Auch kurvenreiche Strecken könnten sie auf diese Weise derart verrechnen, dass sie sicher wieder zum Stock zurückkehren können. Fliegen sie zum Beispiel von ihrem Stock zum ersten Mal aus, dann führt die Gewichtung der rotatorischen Komponente, die dem Sonnenkompass entnommen wird, mit der translatorischen Komponente aus ihrem Odometer über einen noch unbekanntem Mechanismus der Wegintegration zu einem sicheren direkten Heimflug. Wehner and Wehner (1990) haben an Hand von Daten aus Studien mit Ameisen über einen möglichen Mechanismus nachgedacht. Obwohl die Wegintegration für Bienen nicht so überzeugend wie für Ameisen nachgewiesen wurde, spricht doch eine Fülle von Beobachtungen dafür, dass Bienen über ähnliche Mechanismen der Bestimmung kürzester Wegstrecken aus kurven-

reichen Flügen verfügen (Giurfa and Capaldi, 1999; Capaldi et al., 2000). Man könnte sich daher vorstellen, dass Bienen auf ihren Orientierungs- und Sammelflügen einen Satz von Vektoren erlernen, die sie aus verschiedenen Richtungen sicher nach Hause führen. Damit das möglich ist, müssten sie die richtigen Heimflugvektoren mit bestimmten Landmarken assoziieren. Außerdem würde diese Vorstellung auf einfache Weise erklären, wie der Flugvektor zu einer reichen Nektarquelle im Schwänzeltanz kodiert werden kann. Allerdings ist noch nicht überzeugend nachgewiesen, ob in der Tat im Tanzverhalten ein Vektor (Richtung und Entfernung) kommuniziert wird, oder ob diese beiden Parameter des Tanzes unabhängig von einander codiert werden.

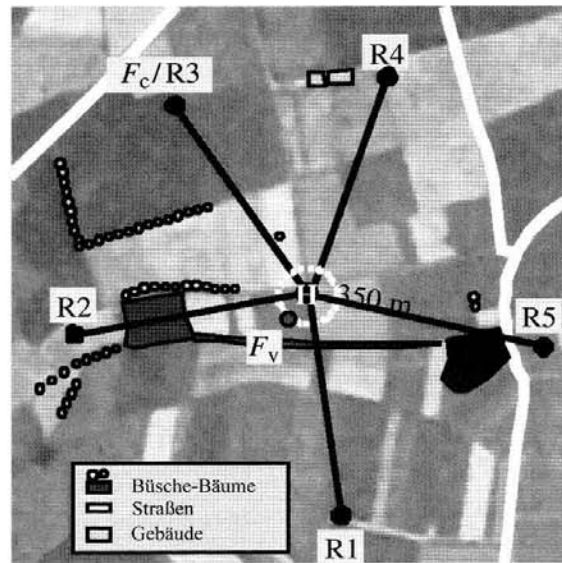
(2) Die bisherige Denkweise über die Navigation der Bienen und die Widersprüche

Wenn man Bienen im Moment des Ausfliegens zu einer Futterstelle abfängt und an einer anderen Stelle freilässt, dann beobachtet man, dass sie in die Richtung abfliegen, die sie eingeschlagen hätten, wären sie nicht an eine neue und unerwartete Auflasstelle transportiert worden. Sie fliegen also in die richtige Kompassrichtung aber in die falsche Richtung hinsichtlich des Ortes, den sie im Begriff waren anzusteuern, als sie abgefangen wurden. Das gleiche Verhalten zeigen sie, wenn sie an der Futterstelle im Moment des Zurückfliegens zum Stock abgefangen werden. Wieder fliegen sie in die richtige Kompassrichtung (Futterstelle –

Stock) aber in die falsche Richtung hinsichtlich des Ortes des Stocks (Gould, 1986; Wehner and Menzel, 1990). Eine abweichende Beobachtung von Gould (1986) konnte in keinem der vielen Experimente, die von verschiedenen Autoren durchgeführt wurden, bestätigt werden (und sie wird auch nicht durch die unten mitgeteilten Ergebnisse gestützt). Aus diesen Befunden schloss man, dass Bienen über ein Gedächtnis verfügen, das sie auf ihren Sammelflügen zu einer Futterstelle auf der Grundlage vieler Flüge entlang fester Routen zwischen Stock und Futterstelle entwickeln. Dieses Vektorgedächtnis wird sie stets sicher zum Stock oder zur Futterstelle bringen, wenn sie nicht an eine unerwartete neue Stelle transportiert werden. Wenn sie aber an einem nicht erwarteten Ort aufgelassen werden, dann sollten sie verloren sein, denn sie fliegen ja in die falsche Richtung.

Erstaunlicherweise sind Bienen aber nicht verloren, wenn sie im Umkreis von etwa einem Kilometer um den Stock versetzt werden. Es stellt sich sogar heraus, dass sie sehr zügig zum Stock zurückkehren und nur dann länger brauchen, wenn der Vektorflug sie vom Stock weiter entfernt (Menzel et al., 2000). In dem in Abb. 1 dargestellten Experiment wurden nicht nur Bienen auf ihre Rückkehrzeit zum Stock geprüft, die auf eine Futterstelle in einigen hundert Meter (300 m) Entfernung dressiert wurden, sondern auch solche Bienen, die an einer Futterstelle sammelten, die in der Nähe des Stockes (10 m) aufgestellt war und die sich um den Stock herum bewegte (einige Male pro Tag bei gleicher Entfernung

A



B

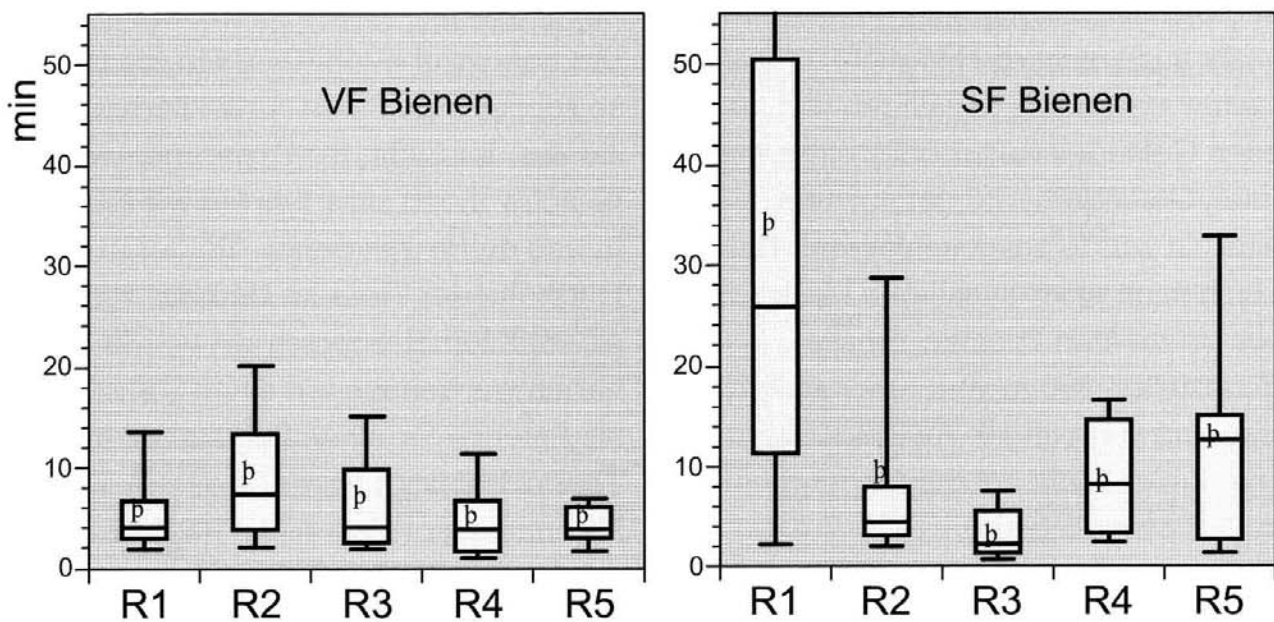


Abbildung 1. Versuchsanordnung zur Überprüfung der Flugzeit von Bienen, die an 5 verschiedenen Stellen um den Stock (R1 – R5) freigelassen wurden. SF-Bienen wurden auf eine stationäre Futterstelle (Fc) in 350 m Entfernung vom Stock dressiert, VF-Bienen sammelten Futter an einer Futterstelle, die sich in der Nähe des Stockes (10 m) um den Stock herum bewegte (Fv). SF-Bienen führen zuerst einen Vektorflug durch. Wenn sie z.B. von R1 aufgelassen werden, führt dieser sie weit vom Stock weg, daher haben diese Bienen die längste Rückkehrzeit. VF-Bienen führen keine Vektorflüge durch, da sie keinen gelernt haben. Diese Bienen kehren recht schnell von allen fünf Auflassstellen zum Stock zurück. Ihre Flugzeit unterscheidet sich nicht signifikant von der Flugzeit der SF-Bienen, wenn sie an der dressierten Futterstelle starten. Die Abb. 1 B zeigt die Median Werte, die Interquartile und die Standardabweichungen der Flugzeiten für Bienen, die an den entsprechenden Orten R1 - R5 aufgelassen wurden. (nach Menzel et al., 2000).

zum Stock). Solche Bienen haben keinen Flugvektor zwischen Stock und Futterstelle gelernt, daher fliegen sie nach dem Auflassen an einer neuen und unerwarteten Stelle nicht zielstrebig ab, sondern suchen eine Weile in der Nähe der Auflassstelle herum. Diese Bienen haben dennoch eine klare Tendenz in die richtige Richtung zum Stock zu fliegen, und vor allem kehren sie aus allen Richtungen fast so schnell zurück wie die Bienen, die über die gleiche Entfernung dressiert worden waren. Die kurze Flugzeit schließt die Möglichkeit aus, dass die Bienen zufällig auf Suchflügen zurückgefunden haben. Da sie zudem aus allen Richtungen gleichermaßen gut zurückfanden, besteht auch nicht die Möglichkeit, dass sie einer besonders auffälligen und leitenden Geländestruktur oder einer entfernten Geländemarke gefolgt sind. Weiterhin wurde ausgeschlossen, dass sie sich nach einer auffälligen Marke am Stock orientieren konnten, da alle Auflassstellen 300 m vom Stock entfernt waren und von einigen Auflassstellen keine direkte Sicht auf die Gegend um den Stock möglich war.

Wonach orientieren sich die Bienen hierbei? Da sie nicht auf eine entfernte Marke dressiert waren, kommt ein bestimmtes Routengedächtnis nicht in Frage. Da es zudem kaum natürliche Nektar- und Pollenquellen im Umkreis von 1,5 – 2 km zum Stock gab und der Stock erst einige Tage vor Beginn des Experiments in der Versuchsgegend aufgestellt wurde, ist auch ausgeschlossen, dass die Bienen Flugvektoren zwischen natürlichen Nahrungsquellen und dem Stock verwenden konnten.

Wenn Bienen zum ersten Mal den Stock verlassen, führen sie Orientierungsflüge durch (von Frisch, 1965; Capaldi et al., 2000). Erst nachdem sie mehrere solcher Flüge meist in aufeinander folgenden Tagen ausgeführt haben, nehmen sie Sammelflüge auf. Welche Struktur hat das Gedächtnis, das die Bienen dabei sammeln und was wird darin gespeichert? Könnte es sein, dass die Struktur dieses Gedächtnisses eine andere ist, als die des Routengedächtnisses, das ihre gezielten Flüge zwischen Stock und Futterstelle steuert?

Neue Daten und ein neues Konzept

Um herauszubekommen, wie die Bienen so schnell zum Stock zurückfinden, wenn sie aus der Sicht des Experimentators verschwunden sind, führten wir Experimente durch, bei denen die gesamte Flugbahn der Tiere im Umkreis von etwa einem Kilometer registriert wurde. Dazu haben wir den Bienen einen Transponder als Antenne für einen Radarstrahl am Thorax befestigt (siehe Titelbild). Diese Antenne absorbiert einen Radarstrahl und sendet ihn mit veränderter Frequenz wieder ab. Ein Radarsystem mit zwei gekoppelten rotierenden Antennen, eine für den ausgesandten Radarstrahl und eine für den vom Transponder zurückkommen- den Strahl, erlaubt es nun, alle drei Sekunden den Standort einer fliegenden Biene zu bestimmen (Riley et al., 1996). Mehr als zweihundert vollständige Flugspuren wurden auf diese Weise aufgezeichnet (Menzel et al., 2005). Drei Gruppen von Bienen wurden getestet: (1) Bienen, die nicht dressiert wurden und

dem Tanz einer Biene folgten, die eine Futterstelle 200 m im Osten vom Stock anzeigte (rekrutierte bzw. R-Bienen). Die R-Bienen wurden beim Verlassen des Stocks abgefangen und zu einer von mehreren Auflassstellen transportiert, dort mit einem Transponder versehen und freigelassen. (2) Bienen, die auf eine stationäre Futterstelle 200 m im Osten vom Stock dressiert wurden (SF-Bienen). Die SF-Bienen wurden in dem Moment eingefangen, in dem sie nach abgeschlossener Nahrungsaufnahme die Futterstelle verlassen wollten und zum Stock zurückkehren wollten. Auch diese Tiere wurden an einer Auflassstelle mit einem Transponder versehen und ihre Flugspur aufgezeichnet. (3) Bienen, die auf eine

Futterstelle dressiert wurden, die sich in der Nähe des Stockes (10 m) befand und um den Stock herum bewegt wurde (VF-Bienen). Auch diese Bienen wurden eingefangen, transportiert und mit der Antenne versehen, nachdem sie die Futteraufnahme abgeschlossen hatten. Die Abb. 2 zeigt drei typische Flugbahnen dieser drei Gruppen von Bienen unter wolkenlosem Himmel. Drei Flugphasen lassen sich bei den R- und SF-Bienen unterscheiden; bei den VF-Bienen findet man zwei Flugphasen. R- und SF-Bienen führen zuerst einen schnellen und geraden Vektorflug aus, die R-Bienen entsprechend der im Tanz aufgenommenen Information (200 m nach Osten); die SF-Bienen 200 m nach Westen entsprechend

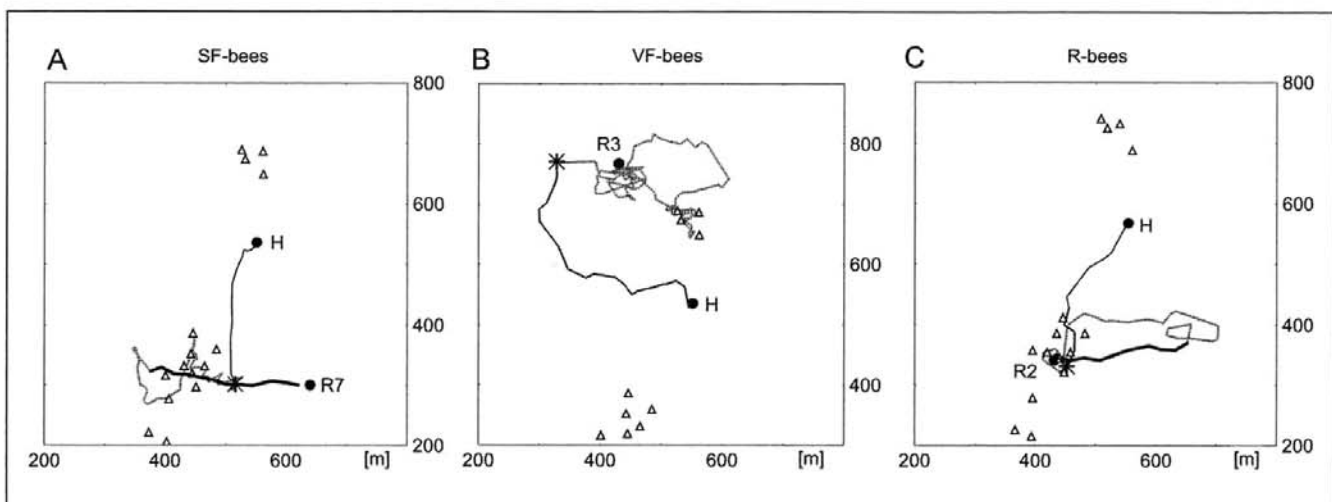


Abbildung 2. Drei typische Flugbahnen der drei Gruppen von Bienen. **A.** SF Bienen wurden auf eine stationäre Futterstelle 200 m im Osten des Stockes dressiert. Die SF Biene in diesem Beispiel wurde an der Stelle R7 im Süden des Stockes freigelassen. **B.** VF Bienen wurden auf eine Futterstelle dressiert, die im Abstand von 10 m um den Stock (H) herum kreiste. Die VF Biene in diesem Beispiel wurde an der Stelle R3 nordwestlich des Stockes frei gelassen. **C.** R Bienen wurden am Stockeingang abgefangen nachdem sie einer Tänzerin gefolgt waren, die eine Futterstelle 200 m im Osten in ihrem Tanz anzeigte. Bei den SF und R Bienen lassen sich drei Flugphasen beobachten, ein anfänglicher Vektorflug (dicker Strich), ein Suchflug (gepunkteter Strich) und ein Heimflug (dünner Strich). Bei den VF Bienen findet man nur die beiden letzten Phasen, da sie keinen Flugvektor zum Stock gelernt haben. Die Dreiecke stellen die als Landmarken verwendeten Zelte dar; der Stern markiert den Beginn des Heimflugs. (Siehe Text. Nach Menzel, Greggers et al, 2005).

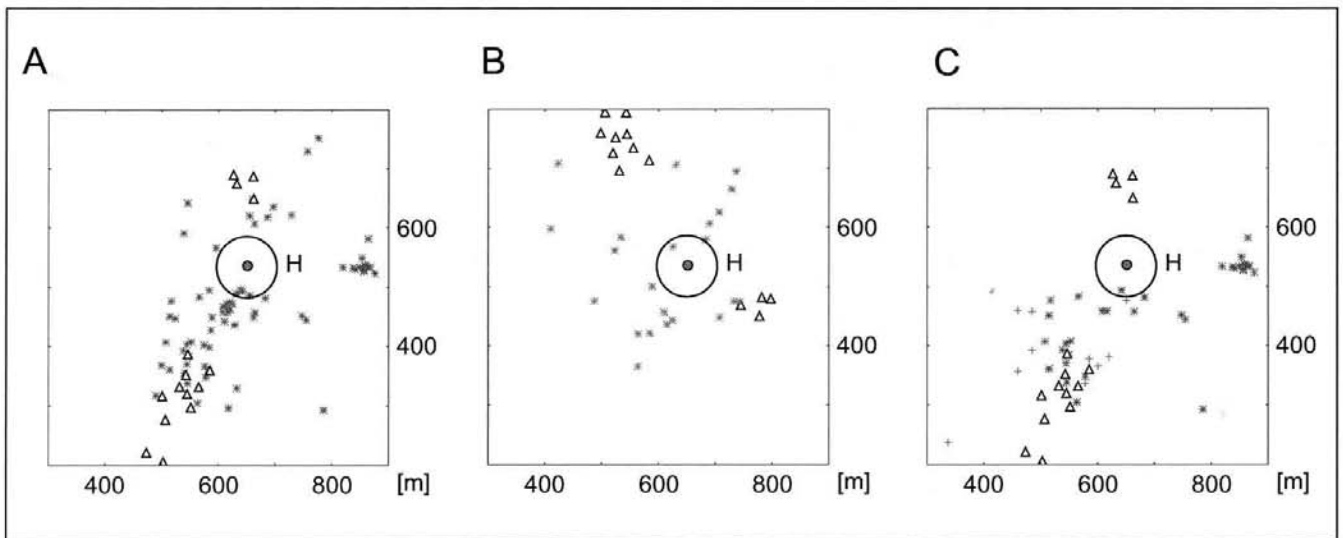


Abbildung 3. Verteilung der Orte, an denen die drei Gruppen von Bienen vom Suchflug in den geraden Heimflug übergegangen sind. (siehe Legende zu Abb. 2 und Text, nach Menzel et al., 2005).

dem Flugvektor, der die Tiere von der Futterstelle zum Stock gebracht hätte. Anschließend kehren die R-Bienen sehr schnell zur Auflassstelle zurück, während manche SF-Bienen erst über manche Umwege zur Auflassstelle zurückkehren. In einer zweiten Phase (bei den VF-Bienen ist dies die erste Phase) führen die Tiere systematische Suchflüge durch, in deren Verlauf sie mehrmals an die Auflassstelle, mitunter auch an die Endstelle ihres Vektorfluges (bei den SF-Bienen), zurückkehren. Diese Suchphase ist bei den R-Bienen kurz, bei den SF- und VF-Bienen deutlich länger. In der 3. (bzw. 2.) Flugphase fliegen die Bienen auf geradem und schnellerem Flug direkt zum Stock zurück. Den Beginn dieses Heimfluges bestimmten wir mit einem Algorithmus, der die Geradheit des Fluges auswertet, weil sich darin die Suchphase so deutlich von der Heimflugphase unterscheidet (siehe Menzel et al., 2005).

Abb. 3 zeigt Orte, an denen die Heimflugphase bei den SF- und VF-Bienen ein-

geleitet wurde. Es wird deutlich, dass der direkte Heimflug aus (1) vielen Richtungen um den Stock beginnen kann, (2) meist weit außerhalb des Bereichs beginnt, den wir als den Bereich betrachten, innerhalb dem die Bienen den Stock unter visueller Zielleitung anfliegen könnten (Radius 60 m); (3) nicht nur an offensichtlichen und auffälligen Landmarken (Dreiecke in der Abbildung markieren 3,5 m hohe Zelte) beginnen. Verändert man diese Landmarken oder entfernt sie ganz, sind die Bienen in gleicher Weise befähigt, über große Strecken direkt zum Stock zu fliegen. Da sie kein fernes Ziel am Stock ansteuern können, weil ein solches aus Entfernungen über 60 m für sie nicht sichtbar war bedeutet dies, dass die Struktur des ebenen Untergrunds genug Information für die Navigation zur Verfügung stellt.

Für die Beurteilung dieser Befunde ist noch ein weiteres Ergebnis von besonderer Bedeutung. Ein Drittel der SF-Bienen flog nicht direkt zum Stock zurück, son-

dem zielte erst die Futterstelle an, und flogen dann entlang ihrer erlernten Route (Futterplatz - Stock) zum Stock (Abb. 4).

Diese Daten zeigen eindeutig, dass Bienen aus vielen Richtungen gezielt zum Stock zurückkehren können, ohne dass sie dazu eine aus der Entfernung sichtbare Marke benötigen. Weiter können Bienen entscheiden, ob sie den Weg direkt zum Stock nehmen oder zuerst zur Futterstelle fliegen. Dies bedeutet, dass den Bienen ein Navigationsmechanismus zur Verfügung steht, der ihnen erlaubt, die Lage der Futterstelle zu bestimmen, ohne dass sie je Orientierungsflüge von der Futterstelle aus durchgeführt haben. Damit fällt die oben angedeutete mögliche Interpretation als ausschließlicher Navigationsmechanismus aus. Nach dieser Vorstellung sollten Bienen auf ihren Orientierungsflügen Assoziationen bilden zwischen Landmarken, an denen sie gerade vorbeifliegen, und dem zu diesem Zeitpunkt herrschenden Vektormaß ihres Wegintegrationsmechanismus. Würde diese Möglichkeit ausschließlich zutreffen, könnten sie zum Stock nicht aber zur Futterstelle gezielt fliegen.

Ein neues Modell der Navigation von Bienen

Zwei Denkweisen bieten sich an, diese neuen Daten zu interpretieren. Beide laufen auf eine Struktur des Raum- (besser Flächen-) Gedächtnisses hinaus, das die räumlichen Bezüge zwischen Landmarken und ausgezeichneten Orten (Stock, Futterstelle) in einer allozentrischen, metrischen Weise repräsentiert. Im ersten Fall würden Bienen Vektorgedächtnisse

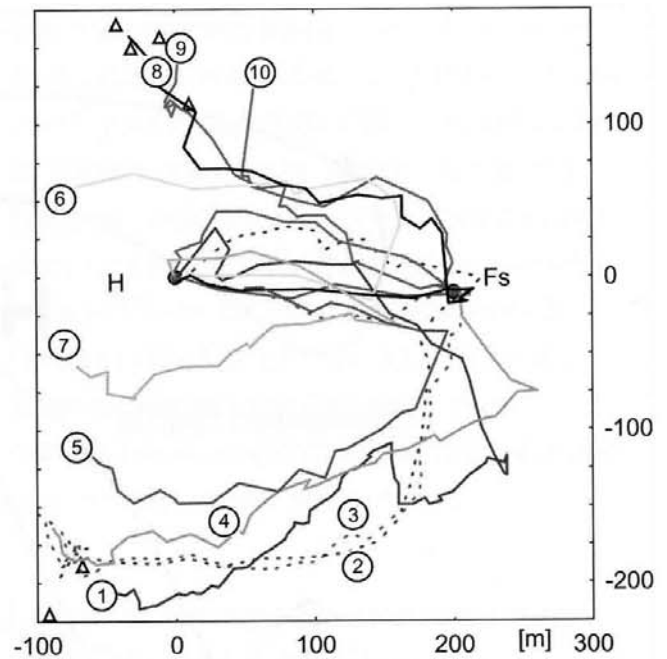


Abbildung 4. Zehn Flugbahnen von SF-Bienen, die auf ihrem Heimkehrflug den Weg über die Futterstelle genommen haben (nach Menzel et al. 2005).

integrieren (Abb. 5). Nehmen wir an, Bienen lernen in der Tat die Heimkehrvektoren mit Landmarken zu assoziieren. Wenn sie dann an einer in dieser Weise bekannten Landmarke vorbeifliegen, wird dieser Heimkehrvektor aufgerufen. Um die Flüge über die Futterstelle zu erklären, muss man nun annehmen, dass gleichzeitig das Vektorgedächtnis für den Flug vom Stock zur Futterstelle aufgerufen wird. Nun müssten die so ins Arbeitsgedächtnis verschobenen beiden Vektorgedächtnisse verrechnet werden, um den direkten Flug zur Futterstelle zu steuern. Für diese Interpretation spricht, dass SF-Bienen häufig Flugphasen in ihren Suchflügen zeigen, die dem Vektorflug vom Stock zur Futterstelle (und umgekehrt) zu entsprechen scheinen. Weiterhin ergaben Experimente, in denen Bienen auf zwei verschiedene Futterstellen dressiert

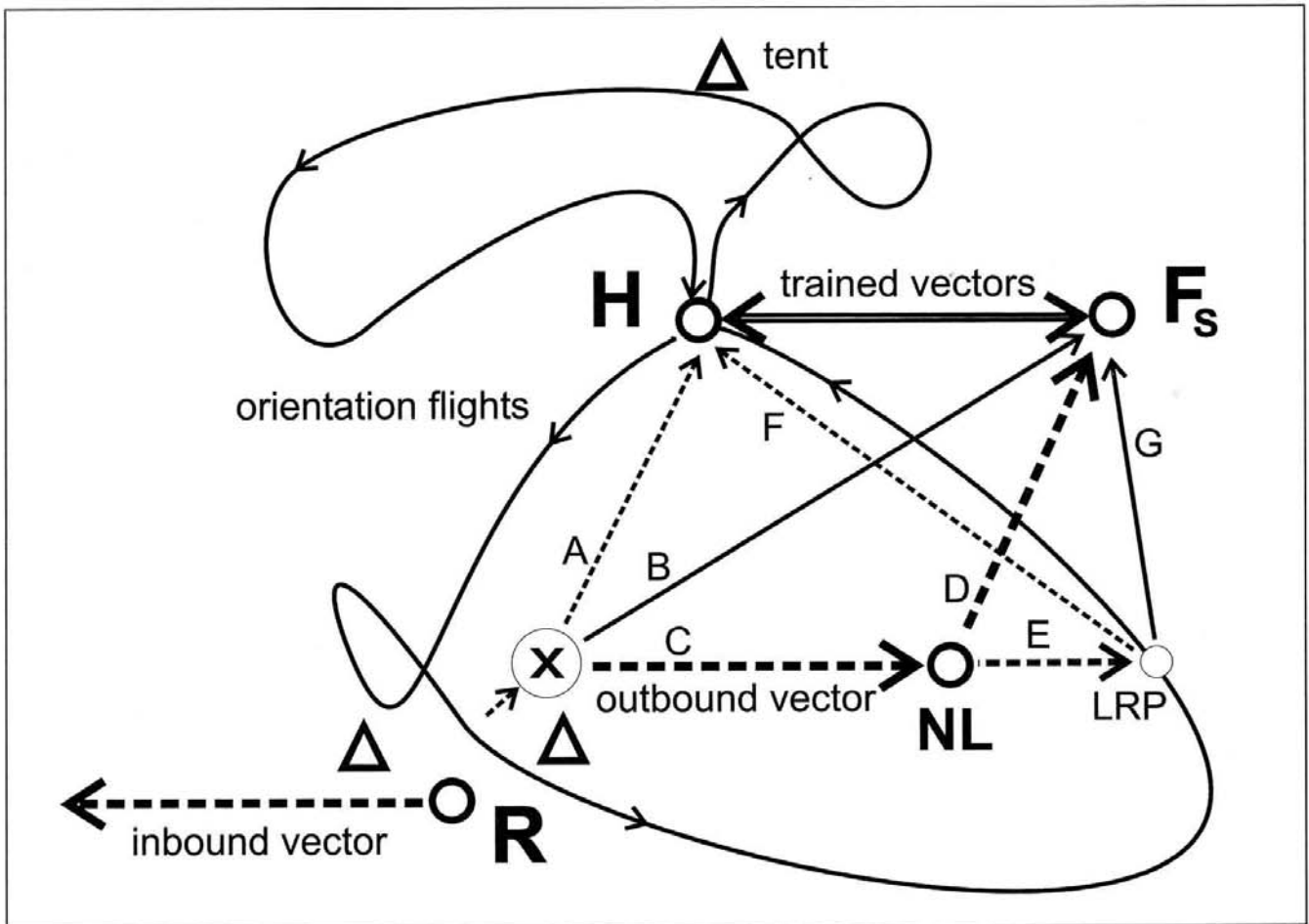


Abbildung 5. Modell der möglichen Operationen bei der Navigation der Bienen. Während der Orientierungsflüge (geschwungene Linien mit Pfeilspitzen) assoziieren Bienen Landmarken mit den entsprechenden kürzesten Rückkehrflügen zum Stock, die sie aus ihren Wegintegrationsmechanismus ablesen, wenn sie an den entsprechenden Landmarken vorbei fliegen (gepunktete Linien A und F). Zusätzlich lernen SF Bienen auf ihren zahlreichen Routenflügen zwischen dem Stock (H) und der Futterstelle (Fs) einen Flugvektor (dicker, zweigerichteter Pfeil). Nachdem SF Bienen an einer Stelle (R) freigelassen wurden wenden sie zuerst die in ihrem Arbeitsgedächtnis gespeicherte Information an, sie fliegen über eine Strecke und in eine Richtung, die sie von der Futterstelle zum Stock gebracht hätte, wären sie nicht versetzt worden (inbound vector). Dann führen sie Suchflüge durch. Wenn SF Bienen an eine Stelle (X) kommen, die durch eine Landmarke ausgezeichnet ist, mit der sie einen Heimflugvektor zum Stock (A) assoziiert haben, dann folgen sie entweder diesem Vektor und kehren zum Stock zurück, oder sie schalten ihre Motivation um und suchen nach der Futterstelle. In einer solchen Situation rufen sie das Gedächtnis für den Flugvektor vom Stock zur Futterstelle auf und wenden dessen Information an (C, outbound vector). Dies führt sie zu einer neuen Stelle (NL), oder sie führen eine großskalige Vektorintegration durch, die sie entlang einer neuen Flugstrecke (B) zur Futterstelle führt. An der neuen Stelle NL können sie auch erneut einen Suchflug durchführen, der sie an die Stelle LRP bringt, wo sie den selben Prozess der großskaligen Vektorintegration durchführen können (G) oder einen mit den dortigen Landmarken assoziierten Heimflugvektor (F) aufrufen und anwenden. Allerdings kann man alle Daten auch mit einer Struktur des Landschaftsgedächtnisses erklären, die der einer allozentrischen Karte entspricht. In diesem Fall würde eine suchende Biene eine Landmarke identifizieren hinsichtlich ihrer relativen Lage zu anderen Landmarken und zu den Orten des Stockes und der Futterstelle, und würde dann die entsprechende Stelle im Raum direkt ansteuern.

waren (eine am Vormittag und eine am Nachmittag), dass sie die beiden Heimflugrichtungen von den beiden Futterstellen zu integrieren vermögen, wenn sie an einer Stelle freigelassen werden, die in der Mitte zwischen den beiden dressierten Futterstellen lag (Menzel et al., 1998). Wenn Bienen in der Tat zwei (oder mehrere) Vektorgedächtnisse integrieren und daraus eine weit reichende neue Flugstrecke steuern können, dann verfügen sie über eine metrische Repräsentation ihres Navigationsraumes, der aus Operationen an Vektorgedächtnissen entsteht.

Eine zweite Denkweise nimmt an, dass die vielfältigen gelernten Vektoren ein Netzwerk von relationalen Bezügen zwischen Landmarken und ausgezeichneten Orten in ihrem Gedächtnis aufspannt. Diese relationalen Bezüge wären das Substrat für ein geometrisch organisiertes Gedächtnis, also eine Karte. In einem solchen Fall würden die Bienen aufgrund der mit Landmarken assoziierten Flugbahnen eine Ortsbestimmung durchführen und dann einen Ort wählen, der über eine Sequenz von erwarteten Orten auf einer neuen Flugbahn angesteuert wird. Dieser Navigationsmechanismus wird für Säugetiere und Vögel angenommen (Gallistel, 1989; O'Keefe and Nadel, 1978), und es ist eine spannende Frage, ob sich weitere Indizien finden lassen, die eine solche Interpretation auch für Bienen unterstützt. Eine Möglichkeit, diese Frage experimentell anzugehen, bestünde darin zu prüfen, ob rekrutierte Bienen bei der Tanzkommunikation ausschließlich eine Information über Richtung und Entfernung erhalten, oder über einen Ort. Ein Ort müsste durch frühere Erfahrungen

der rekrutierten Bienen ausgezeichnet sein, und es wäre dann zu prüfen, ob sie ihre Entscheidung, der Tanzinformation zu folgen oder nicht, davon abhängig machen, welcher Art ihre Erfahrung mit dem Ort ist. Natürlich lassen sich auch andere Wege für eine experimentelle Prüfung der Karten-Hypothese finden, aber die einmalige Situation, den Kommunikationsprozess hierfür einzusetzen, ist besonders verlockend.

Das neue Konzept: Drei verschiedene Gedächtnisse für die Navigation

Aus unseren Daten schließen wir, dass Bienen ihre Flugwege auf drei verschiedene Weisen lernen: (1) Auf den Orientierungsflügen, die stets vom Stock ausgehen, zu ihm zurückzuführen, ohne dass die Biene an einer anderen Stelle gelandet ist und die (meist oder immer) unter sonnigen Bedingungen durchgeführt werden. Ich nenne das dabei gebildete Gedächtnis "generelles Landschaftsgedächtnis", ein deskriptiver Begriff, der noch keine Annahmen über seine Struktur und die Mechanismen seiner Entstehung und Verwendung macht. (2) Auf Routenflügen zwischen Stock und Futterstellen (oder Wasser- oder Harzstellen), die häufig beflogen werden und auf denen die sequentielle Anordnungen von Landmarken gelernt werden (das „Routengedächtnis“). (3) Während der Tanzkommunikation, wenn der Informationsgehalt der Bewegungen der Tänzerin in Form von Richtung und Entfernung dekodiert und gespeichert wird (das „Tanzgedächtnis“). Die Struktur der hierbei gebildeten drei Gedächtnisse ist verschieden. Routen-

und Tanzgedächtnis speichern Richtung und Entfernung. Sie werden im Arbeitsgedächtnis gehalten und durch Anwendung verlieren sie ihre Dominanz für die Verhaltenssteuerung. Diese beiden Gedächtnisformen enthalten auch die 180° versetzte Richtung, die durch Änderung der Motivation der Tiere aktualisiert wird, beim Routengedächtnis in Abhängigkeit von dem Startort (Stock, Futterstelle) und vom Füllungszustand des sozialen Magens, beim Tanzgedächtnis in Abhängigkeit von dem erfolgreichen bzw. erfolglosen Auffinden der indizierten Nahrungsquelle. Vom Routengedächtnis wissen wir, dass es nach dem Verschwinden aus dem Arbeitsgedächtnis nicht verloren ist, sondern in einem andauernden Referenzgedächtnis gespeichert wird und daraus wieder aufgerufen werden kann, selbst nach monatelangen Intervallen. Vom Tanzgedächtnis ist noch nicht bekannt, ob es in einen dauerhaften Zustand übergehen kann. Die Tänzerin hat die Fähigkeit, ihr Routengedächtnis in ein Tanzgedächtnis umzuwandeln. Wenn geeignete Stimuli diesen Transfer auslösen, dann kann der Abruf auch nach längeren Intervallen erfolgen, wie z.B. die Befunde an den oben erwähnten Marathontänzern gezeigt haben (Lindauer, 1963). Wenn mehrere Routengedächtnisse gespeichert werden, dann erkennt man, dass sie über Assoziationen mit Landmarken verknüpft sind. Daraus ergeben sich die nachgewiesenen Möglichkeiten, dass aus dem Routengedächtnis auf den Sonnenazimut geschlossen werden kann (von Frisch, 1965; Dyer and Gould, 1981) und dass weit reichende Vektorintegration erfolgen kann (Menzel et al., 1998). Das Routengedäch-

tnis alleine erlaubt aber nicht das gezielte Zurückfinden von einer Stelle, zu der das Tier selbst nicht hingeflogen ist.

Das generelle Landschaftsgedächtnis hat eine Kartenstruktur, mag diese über interne Operationen an zwei oder mehreren Vektorgedächtnissen entstehen oder dadurch, dass Orte durch ihre geometrischen Bezüge ausgezeichnet sind und so gespeichert werden. Das Landschaftsgedächtnis kann von den Bienen erst eingesetzt werden, wenn ihr Arbeitsgedächtnis zur Steuerung ihrer Navigation nicht mehr durch die Richtungs- und Entfernungsmaße eines Routen- bzw. Tanzgedächtnisses besetzt ist. Routengedächtnisse verdecken daher das Landschaftsgedächtnis zu Beginn einer Flugbahn an einer Auflaststelle, und es ist daher nicht verwunderlich, dass nur das Routengedächtnis einer Analyse zugänglich war, solange man nur die Abflugrichtungen von versetzten Bienen aufnehmen konnte (Wehner and Menzel, 1990).

Das hier angewandte Konzept von multiplen Gedächtnissen in einer hierarchischen Struktur spiegelt eine allgemein akzeptierte Denkweise in den Neurowissenschaften wieder. Impliziertes und expliziertes Wissen oder deklaratives und nicht-deklaratives Wissen entstehen aus verschiedenen Lernstrategien, involvieren verschiedene Gehirnstrukturen bei Säugern und dem Menschen und sind in einer Kooperation, konkurrierenden und/oder unabhängigen Weise angeordnet (Cohen and Squire, 1980; Chang and Gold, 2003; Packard and McGaugh, 1996; Schroeder et al., 2002). Die Navigation von Mäusen und Ratten, die so intensiv hinsichtlich der Beteiligung von Hippo-

kampus und Striatum untersucht wurde, lässt sich in eine überzeugende Vorstellung einbetten, wonach die „place cells“ des Hippokampus für die Orientierung nach den relationalen Bezügen von Landmarken und sequentiellen Erfahrungen im Sinne einer geometrischen Raumkarte zuständig sind, während das Striatum für die von einem Signal am Ziel ausgehenden Lernformen zuständig ist (O'Keefe and Nadel, 1978, Moser and Paulsen, 2001).

Wir wissen nicht, ob auch im Bienenhirn die drei Navigationsgedächtnisse verschiedenen neuronalen Strukturen zugeordnet sind, es erscheint aber mit den zur Verfügung stehenden experimentellen Möglichkeiten nicht mehr ausgeschlossen, eine solche Frage zu stellen. Was in Verhaltensexperimenten schon bald geprüft werden kann, ist die Frage, ob das Tanzgedächtnis mit dem generellen Landschaftsgedächtnis verknüpft ist, also ob die rekrutierten Bienen ausschließlich eine Handlungsanweisung (Richtung und Entfernung) lernen, oder ob sie (auch) einen Ort mitgeteilt bekommen. Man könnte meinen, dass diese Frage bereits negativ entschieden ist, da die rekrutierten Bienen in unserem Experiment nie zum Ort der Futterstelle geflogen sind. Allerdings muss man berücksichtigen, dass ja das Vektorgedächtnis im Arbeitsgedächtnis dominant ist und es daher nicht verwunderlich ist, dass die Tiere erst entsprechend diesem Gedächtnis fliegen. Da sie sehr wenig Nahrungsreserve mit sich tragen, ist es auch nicht verwunderlich, dass der im Landschaftsgedächtnis in besonderer Weise ausgezeichnete Ort (Stock) zur Sicherheit

zuerst angefliegen wird. Man kann also aus dem negativen Ergebnis nicht schließen, dass durch die Tanzkommunikation den rekrutierten Bienen nicht auch eine Angabe über den Ort zugänglich wird.

Diese letztere Anmerkung ist noch in einem generellen Sinne von Bedeutung: Aus der Tatsache, dass eine theoretisch denkbare Verhaltensweise nicht gezeigt wird, kann man nicht auf ihr grundsätzliches Fehlen schließen. Die Analyse der Navigation von Bienen (aber auch Ameisen) war bisher dominiert von der Vorstellung spezifischer und getrennter Lösungsstrategien für bestimmte Problemstellungen während der Navigation (Wehner, 1992; Collett and Graham, 2004). Die Ausgangspunkte für diese Denkweise waren sehr restriktiv angelegte Verhaltenstests, mit denen jeweils eine bestimmte Einzelleistung überprüft wurde. Wenn diese dann gefunden wurde, schloss man daraus, dass den Tieren nur diese Verhaltensweise zur Verfügung steht. Da zudem der Blick vor allem auf senso-motorische und nicht auf integrative Leistungen gerichtet wurde, erwuchs langsam die Vorstellung, dass den Tieren nur isolierte Lösungsstrategien zur Verfügung stehen. Unterstützt wurde diese Denkweise von der intuitiv so überzeugenden aber in keiner Weise bewiesenen Vorstellung, dass Tiere mit so kleinen Gehirnen nur zu solchen Einzellösungsstrategien befähigt sind. Erkenntnistheoretisch hatten die Verfechter diese Denkweise zudem noch das Parsimonieargument auf ihrer Seite. Danach sollte man im Sinne von Occam's razor nur solche Erklärungen zulassen, die die einfachste Erklärung der Daten bieten. Die

Einfachheit wurde dann durch die von dem Experimentator erdachte Einfachheit bestimmt. Ob allerdings das, was sich der Experimentator als einfachste Lösung der Aufgabe ausdenkt mit dem übereinstimmt, wie das Insectengehirn arbeitet, ist eine offene Frage

Unsere Experimente belegen, dass wir neu über die Navigationsleistungen von Insekten nachdenken müssen und dabei die Voreingenommenheit gegenüber scheinbar einfachen Lösungsstrategien aufgeben müssen. Dazu ist auch eine andere Form des Experimentierens angezeigt, und die haben wir in den letzten Jahren verstärkt verfolgt.

Zitierte Arbeiten

- Capaldi EA, Smith AD, Osborne JL, Fahrbach SE, Farris SM, Reynolds DR, Edwards AS, Martin A, Robinson GE, Poppy GM, and Riley JR. 2000. Ontogeny of orientation flight in the honeybee revealed by harmonic radar. *Nature* 403:537-540.
- Chang Q and Gold PE. 2003. Intra-hippocampal lidocaine injections impair acquisition of a place task and facilitate acquisition of a response task in rats. *Behav Brain Res* 144:19-24.
- Cohen NJ and Squire LR. 1980. Preserved learning and retention of pattern-analyzing skill in amnesia: dissociation of knowing how and knowing that. *Science* 210:207-210.
- Collett TS and Graham P. 2004. Animal navigation: path integration, visual landmarks and cognitive maps. *Curr Biol* 14:R475-R477.
- Dyer FC and Gould JL. 1981. Honey bee orientation: A backup system for cloudy days. *Science* 214:1041-1042.
- Esch HE and Burns JE. 1996. Distance estimation by foraging honeybees. *Journal of Experimental Biology* 199:155-162.
- Gallistel CR. 1989. Animal cognition: the representation of space, time, and number. *Annu Rev Psychol* 40:155-189.
- Giurfa M and Capaldi EA. 1999. Vectors, routes and maps: new discoveries about navigation in insects. *Trends in Neurosciences* 22:237-242.
- Gould JL. 1986. The locale map of honey bees: Do insects have cognitive maps? *Science* 232:861-863.
- Lindauer M. 1954. Dauertänze im Bienenstock und ihre Beziehung zur Sonnenbahn. *Naturwiss* 41:506-507.
- Lindauer M. 1963. Allgemeine Sinnesphysiologie. Orientierung im Raum. *Fortschr Zool* 16:58-140.
- Menzel R, Brandt R, Gumbert A, Komischke B, and Kunze J. 2000. Two Spatial Memories for Honeybee Navigation. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267:961-968.
- Menzel R, Geiger K, Müller U, Joerges J, and Chittka L. 1998. Bees travel novel homeward routes by integrating separately acquired vector memories. *Anim Behav* 55:139-152.
- Menzel R, Greggers U, Smith A, Berger S, Brandt R, Brunke S, Bundrock G, Huelse S, Pluempe T, Schaupp F, Schuettler E, Stach S, Stindt J, Stollhoff N, and Watzl S. 2005. Honeybees navigate according to a map-like spatial memory. *Proceedings of the Academy of Sciences of the USA* 2005, 102: 3040 - 3045.
- Moser EI and Paulsen O. 2001. New excitement in cognitive space: between place cells and spatial memory. *Curr Opin Neurobiol* 11:745-751.
- O'Keefe J and Nadel J. 1978. *The hippocampus as a cognitive map*. New York: Oxford U. Press.
- Packard MG and McGaugh JL. 1996. Inactivation of hippocampus or caudate nucleus with lidocaine differentially affects expression of place and response learning. *Neurobiol Learn Mem* 65:65-72.
- Riley JR, Smith AD, Reynolds DR, Edwards AS, Osborne JL, Williams IH, Carreck NL, and Poppy GM. 1996. Tracking bees with harmonic radar. *Nature* 379:29-30.
- Schroeder JP, Wingard JC, and Packard MG. 2002. Post-training reversible inactivation of

- hippocampus reveals interference between memory systems. *Hippocampus* 12:280-284.
- Srinivasan MV and Zhang S. 2004. Visual motor computations in insects. *Annu Rev Neurosci* 27:679-696.
- Srinivasan MV, Zhang SW, and Bidwell NJ. 1997. Visually mediated odometry in honeybees. *Journal of Experimental Biology* 200:2513-2522.
- von Frisch K. 1965. *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*. Heidelberg: Springer.
- Wehner R. 1992. Arthropods. In Papi F, editor. *Animal homing*. London: Chapman & Hall. p 45-144.
- Wehner R and Menzel R. 1990. Do insects have cognitive maps? *Annu Rev Neurosci* 13:403-414.
- Wehner R and Wehner S. 1990. Insect navigation: use of maps or Ariadne's thread? *Ethol Ecol Evol* 2:27-48.

Randolf Menzel
Uwe Greggers
Freie Universität Berlin
Institut für Biologie – Neurobiologie
Königin-Luise-Str. 28-30
14195 Berlin