

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz und dem Zoologischen Institut  
der Universität München.

## EIN BEITRAG ZUR FRAGE DER ARBEITSTEILUNG IM BIENENSTAAT.

Von

MARTIN LINDAUER\*.

Mit 17 Textabbildungen.

(Eingegangen am 21. Januar 1952.)

Inhaltsverzeichnis.		Seite
Einleitung . . . . .		299
Methode . . . . .		301
1. Direkte Beobachtungen über die Brutpflege, Bautätigkeit und das Zellenputzen in den offenen Glaswandzellen . . . . .		303
2. Der Lebenslauf von Biene Nr. 107 . . . . .		310
3. Kontrollbeobachtungen in den offenen Wabenzellen über das Alter der Zellenputzerinnen, Brutammen und Baubienen . . . . .		314
4. Kontrolluntersuchungen über den gleichzeitigen Entwicklungszustand der Futtersaft- und Wachsdrüsen . . . . .		315
5. Der Arbeitsrhythmus im Wechsel von Tag und Nacht . . . . .		319
6. Der Lebenslauf von Biene Nr. 211 unter abgeänderten Stockverhältnissen . . . . .		322
7. Die Regelung der Arbeitsteilung beim Übergang vom Innendienst zur Sammeltätigkeit . . . . .		325
8. Die Arbeitsteilung bei den Sammelbienen . . . . .		335
9. Schluß . . . . .		339
Zusammenfassung . . . . .		343
Literatur . . . . .		344

### Einleitung.

Wie es im Prinzip mit der Arbeitsteilung bei den Bienen bestellt ist, darüber hat uns RÖSCH (1925, 1927, 1930) weitgehend aufgeklärt. Jede Biene absolviert im Laufe ihres Lebens in bestimmter Reihenfolge alle Arbeiten, die es in einem Bienenhaushalt zu verrichten gibt. Dem Zellenputzen in den ersten Tagen folgt die Brutpflege, dann die Bautätigkeit, und mit Pollenstampfen, Reinigungsdienst und Nektarabnehmen wird der Innendienst um den 20. Lebenstag etwa beendet. Es folgen ein paar Tage Wächterdienst, und im übrigen ist die ganze zweite Lebenshälfte der Sammeltätigkeit gewidmet.

\* Die Durchführung der vorliegenden Arbeit war mir ermöglicht worden durch Mittel der Rockefeller Foundation, die mir Prof. v. FRISCH zur Verfügung stellte, sowie durch ein Stipendium der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft.

Diese Arbeitsteilung schien demnach ganz einfach durch das Alter der einzelnen Bienen festgelegt zu sein; dies um so mehr, als RÖSCH zeigen konnte, daß auch die physiologischen Voraussetzungen für bestimmte Arbeiten nur in der dazugehörigen Altersstufe gegeben waren: die Futtersaftdrüsen fand er nur vom 6.—10. Tag und die Wachdrüsen vom 10.—20. Lebenstag in vollem Entwicklungszustand.

Daß es aber auch Abweichungen von dieser Norm der Arbeitsteilung geben kann, hat RÖSCH (1930) selbst noch durch seinen Umstellungsversuch nachgewiesen. Nimmt man einem Volk alle Jungbienen weg, so daß die Brut zu verhungern droht, weil es an Brutammen fehlt, dann übernehmen alte Bienen noch einmal die Brutpflege; in gleicher Weise können die Bienen eines Jungvolkes, dem alle Sammelbienen abhanden gekommen sind, frühzeitig zu Trachtbienen werden und so nach wenigen Tagen dem eintretenden Futtermangel abhelfen.

Zumindest in kritischen Zeiten kann sich also die einzelne Biene ohne Rücksicht auf ihr Alter der jeweiligen Situation so anpassen, daß ihre Arbeit wieder die Harmonie im Volk herstellen hilft.

Die erste Frage, die den folgenden Untersuchungen zugrunde gelegt wurde, war nun, ob nicht auch im Normalfall diese beiden Faktoren: Alter der Biene und jeweilige Erfordernisse im Stock miteinander in Konkurrenz treten; wann nimmt eine Biene das Alter, wann die Situation im Volk zur Richtschnur ihres Handelns? Ohne Zweifel werden auch in normalen und ungestörten Völkern Tag für Tag Umgruppierungen auf dem Arbeitsmarkt nötig sein, die nicht immer zu dem Alter der einzelnen Bienen passen. Die Zahl der schlüpfenden Bienen ist ja nicht jeden Tag die gleiche; so sind nach 3 bzw. 10 Tagen einmal mehr, einmal weniger Brut- oder Baubienen vorhanden, während der Bedarf sich gerade umgekehrt zum Angebot verhalten kann. Dies gilt auch für den Außendienst; wenn gutes Trachtwetter einsetzt, können nicht genug Stockbienen als Reserve für den Sammeldienst bereitstehen; bei Regenwetter hingegen können die älteren Stockbienen, die jetzt natürlich auch Tag für Tag neu ins Sammelalter eintreten, keine Verwendung finden.

In Zusammenhang mit dieser ersten Frage ergab sich eine zweite: Ist es so, daß eine Biene in einer bestimmten Altersperiode immer nur auf *einem einzigen Arbeitsgebiet* tätig ist, oder kann sie *mehrerlei Arbeiten nebeneinander* ausüben? Reinigungsdienst, Pollenstampfen und Nektarabnehmen sollten auch nach RÖSCH nebeneinander herlaufen, während gerade die Hauptarbeiten: Zellenputzen, Brutpflege, Bauen und Sammel-tätigkeit ziemlich scharf getrennt nacheinander abzulaufen schienen. Gab es nicht auch hier fließende Übergänge? Insbesondere: wurde neben der Hauptbeschäftigung nicht auch ab und zu altersfremde „Gelegenheitsarbeit“ verrichtet?

Schließlich interessierte, wieder damit zusammenhängend, die dritte Frage: Welche *Arbeitsleistung* hat eine Biene überhaupt im Laufe ihres Lebens zu verzeichnen? Wieviel Larven kann sie großziehen, wieviel Zeit verbringt sie auf der Baustelle und ganz allgemein, wieviel Arbeits- und wieviel Ruhestunden hat sie an den verschiedenen Tagen aufzuweisen?

Nicht zuletzt hatte sich die vorliegende Arbeit zum Ziel gesetzt, die Widersprüche klarzulegen, die durch mancherlei Beobachtungen in den vergangenen 2 Jahrzehnten über die Arbeitsteilung bei den Bienen aufgetreten waren.

So hat KRATKY (1931) gefunden, daß der Höhepunkt der Drüsentätigkeit bei der Schlunddrüse (Futtersaftdrüse nach RÖSCH) nicht erst am 6. Tag, sondern schon am 3. Lebenstag erreicht werden kann; sogar vor dem Schlüpfen kann die Sekretion in schwachem Ausmaß einsetzen. Regelmäßig blieb die Funktion dieser Drüsen auch nach dem 12. Tag noch erhalten, unter normalen Bedingungen bis zu 48 Tagen, unter abnormalen bis zu 78 Tagen. SOUDEK (1927) gibt an, daß die Rückbildung der Schlunddrüsen erst mit dem 20. Lebenstag beginne. MILOJEVIC (1939) setzte ein Völkchen aus 28 Tage alten Trachtbienen zusammen und zwang diese Bienen, erneut die Brutpflege aufzunehmen. Bei Beginn des Versuches hatten die 28tägigen Kontrollbienen zu 86% reduzierte Schlunddrüsen gehabt, nach 28 Tagen zeigten von den Versuchsbiene, die inzwischen 50 Tage alt geworden waren, 86% gut entwickelte Schlunddrüsen. Nach RÖSCH (1930) sollten nur noch ältere Stockbienen, nicht aber Trachtbienen imstande sein, die Futtersaftdrüsen noch einmal in Funktion treten zu lassen. HIMMER (1930), der ein Volk aus frischgeschlüpfen Bienen zusammengesetzt hatte, stellte fest, daß in diesem Volk das Zellenputzen vom 4.—42. Tag, die Brutpflege vom 7.—41. Tag und das Bauen (Wachsabsondern) vom 6.—42. Tag ausgeübt wurde. HAYDAK (1932) fand, daß bei Abwesenheit alter Arbeitsbienen 1 Tag alte Bienen imstande waren, Zellen zu deckeln, am 2. Tag fütterten sie Larven und am 3. Tag waren sie schon Wächter. Der 1. Orientierungsflug fand vom 3. auf den 4. Tag statt und 4 Tage alte Bienen sammelten schon Pollen. v. ÖTTINGEN (1949) endlich sah 26-, 25- und 24tägige Bienen noch beim Futterabnehmen, während andere Bienen schon vom 7. Lebenstag an als Sammelbienen tätig waren.

Es wird nicht allzu schwierig sein, diese Beobachtungen auf einen gemeinsamen Nenner zu bringen; denn gerade die folgenden Untersuchungen werden immer wieder eine weitgehende Labilität der Arbeitsteilung andeuten, wodurch die These bekräftigt wird, die RÖSCH (1930) auf Grund seines Umstellungsveruches aufgestellt hat: das Programm der Arbeitsteilung im Bienenstaat sei nicht durch den jeweiligen anatomisch-physiologischen Zustand der Arbeiterinnen *diktirt*, sondern dauernd spezifisch auf den sozialen Verband zugeschnitten.

### Method.

Mit dem Beobachtungsstock und der Markierungsmethode (v. FRISCH 1922) hatte RÖSCH die Schlüssel in Händen, das Problem der Arbeitsteilung so erfolgreich angehen zu können. Er markierte eine Anzahl frischgeschlüpfen Bienen und durch laufende Beobachtung in einem Beobachtungsstock konnte er für jeden Lebenstag die entsprechende

Tätigkeit seiner Bienen angeben. Histologische Untersuchungen an Kontrollbienen gaben Aufschluß über den Entwicklungszustand der Futtersaft- und Wachsdrüsen in den verschiedenen Lebensperioden. Ich suchte diese Methode in folgenden Punkten zu vervollkommen:

1. Es wurden nicht ganze *Bienengruppen* gleichzeitig markiert und dann in wiederholten aber unterbrochenen Beobachtungen kontrolliert, sondern nur eine *einzelne* Biene wurde nach dem Schlüpfen gezeichnet

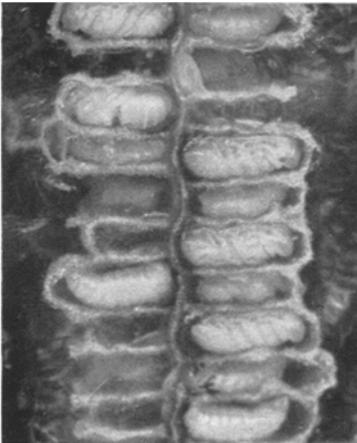


Abb. 1. Blick in das Beobachtungskästchen mit offenen Wabenzellen, die an die Glaswand angebaut wurden.

und dem Beobachtungsstock zuge-setzt; dafür wurde diese aber von diesem Augenblick an das ganze Leben hindurch in *Dauerbeobachtungen* unter Kontrolle gehalten. So mußte die erwartete Arbeitskette besonders deutlich zutage treten und es mußte sich in allen Einzelheiten zeigen, wieweit die Biene verschiedene Arbeiten nebeneinander ausführen konnte; auch über die Arbeitsleistung dieser Biene durfte man sich einige Aufschlüsse erwarten.

2. Bei den histologischen Untersuchungen wurden von einer Biene nicht Futtersaftdrüsen *oder* Wachsdrüsen geprüft, sondern *beide* Drüsen-systeme wurden bei ein und derselben

Biene immer *gleichzeitig* untersucht; jetzt mußte sich einwandfrei ergeben, ob die Entwicklung der Futtersaftdrüsen immer scharf getrennt *vor* den Wachsdrüsen erfolgt, oder ob es nicht auch vorkommt, daß beide Drüsen gleichzeitig in Funktion stehen.

3. Man konnte bisher den Bienen nur bei den Tätigkeiten genau zusehen, die sie außerhalb der Wabenzellen verrichteten, so beim Bauen, Nektarabnehmen, Wächterdienst u. dgl. Wenn sich eine Arbeiterin aber innerhalb einer Zelle zu schaffen machte — beim Zellenputzen und beim Füttern der Brut etwa — dann mußte man nachträglich erst aus dem Inhalt der Zelle auf die Tätigkeit der Biene schließen. Es kamen mir immer mehr und mehr Bedenken, ob wirklich eine Brutamme bei jedem Besuch in einer Larvenzelle auch Futter abgegeben hatte; im einen Fall kam mir der Besuch für eine Futterabgabe allzu knapp vor, im anderen dauerte er wieder übermäßig lange, 5—10 min oder noch länger. Insbesondere schöpfte ich Verdacht, wenn sich vermeintliche Zellenputzerinnen  $\frac{1}{2}$  Std und darüber in einer leeren oder bestifteten Zelle aufhielten — am Ende waren das nur Nichtstuer, die sich hier ein besonders ungestörtes Ruheplätzchen ausgesucht hatten.

Es gelang mir schließlich, die Bienen zu veranlassen, an die Glaswand des Beobachtungsstockes Wabenzellen anzubauen, in die man von der Seite her hineinschauen konnte (Abb. 1). An und für sich kann man die Bienen bei Raumnot leicht dazu bringen, an das Fenster anzubauen, aber wenn man dort länger beobachten will, kühlt die Glasscheibe zu schnell ab und es wird dann bestenfalls in diesen Zellen noch Honig abgelagert, aber keine Brut aufgezogen. Ich baute mir daher ein gläsernes „Schachtelkästchen“, das im Prinzip so konstruiert war, daß 2 Glas-

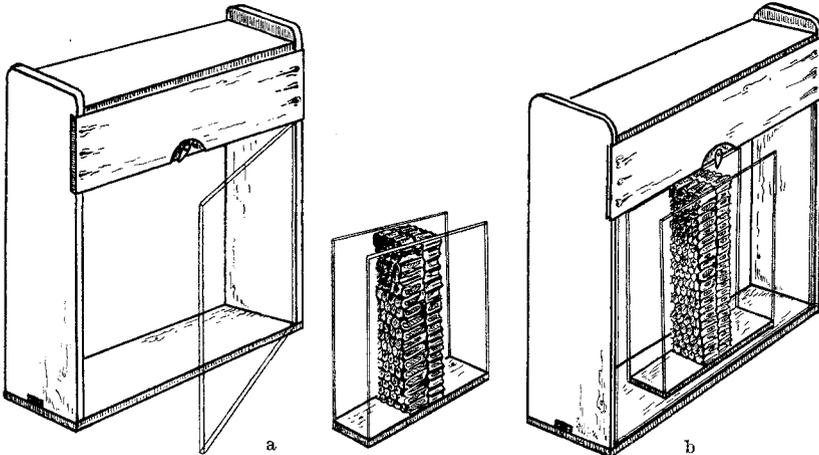


Abb. 2a u. b. Das gläserne Schachtelkästchen: a auseinandergelegt, b zusammengesetzt (etwas vereinfacht).

scheiben mit angebauten Zellen noch einmal in einen Glaskasten gesetzt wurden (Abb. 2a und b). Nun herrschte innerhalb und außerhalb dieser angebauten Glasscheiben die normale Stocktemperatur und man konnte beobachten solange man wollte, ohne die Bienen bei ihrer Brutpflege zu stören<sup>1</sup>.

Diese Beobachtungen in den offenen Glaswandzellen haben über das Zellenputzen, die Brutpflege und die Bautätigkeit mancherlei Neues an den Tag gebracht, das uns bei der Erörterung der späteren Versuchsergebnisse wichtige Anhaltspunkte geben wird. Im folgenden sei daher kurz davon berichtet.

### *1. Direkte Beobachtungen über die Brutpflege, Bautätigkeit und das Zellenputzen in den offenen Glaswandzellen.*

*Brutpflege.* Verfolgt man längere Zeit hindurch die Brutpflege in einer offenen Wabenzelle, so fällt einem auf, daß zwischen 2 Fütterungen wiederholt Bienen in die Larvenzelle kriechen, die nach einer kurzen Inspektion unverrichteter Dinge wieder abziehen. Im einen Fall erfolgt

<sup>1</sup> Gewöhnlich habe ich dieses Schachtelkästchen als Ganzes in einen zweiten, aber bienenleeren Glaskasten gestellt, der bei Bedarf geheizt werden konnte.

nur ein ganz flüchtiger Besuch, der höchstens 2—3 sec dauert, oft wird aber die Larve und der noch vorhandene Futtersaft sehr eingehend mit den Fühlern betriillert, und die Biene verläßt erst nach 10 oder gar erst nach 20 sec die Zelle. Auch jeder Larvenfütterung geht eine solche genaue Inspektion voraus. Was für die Brutamme ausschlaggebend sein mag, das eine Mal nach dem Inspizieren die Zelle sofort wieder zu verlassen, das andere Mal zur Fütterung zu schreiten, soll weiter unten erörtert werden (S. 324). Keineswegs ist es aber so, wie BERNARD (1951) dies so zwingend fordert: die Bienenlarve müsse wie die Wespenlarve etwas für die Amme Gutes sezernieren, dann erst würde ihr Futter gereicht. Ich konnte in den offenen Wabenzellen weder sehen, daß die Larve auf das Betrillern der Brutamme hin ein Tröpfchen aus ihrem Mund hätte austreten lassen, noch daß die Ammenbiene selbst ihren Rüssel vor der Fütterung ausgestreckt und etwas aufgesaugt hätte.

Was die Futterabgabe selbst betrifft, so war man sich bis jetzt noch unklar, ob die Ammenbiene das Futter der Larve von Mund zu Mund reicht, oder einfach lose in die Zelle leert. Bei den jungen Larven nahm man das Letztere als sicher an, da man immer reichlich Futter neben der Larve am Zellboden abgelagert vorfindet; bei den erwachsenen Larven dachte man eher an eine regelrechte Atzung (NELSON 1924). Ich konnte bisher in mehr als 1000 Fällen durch die Glaswandzellen hindurch bei der Futterabgabe zuschauen; dabei habe ich kein einziges Mal beobachtet, daß das Futter von Mund zu Mund gereicht worden wäre. Die Fütterung geht vielmehr in folgender Weise vor sich: Während der Inspektion hat sich die Ammenbiene schon vergewissert, wo das Vorderende der Larve liegt; jetzt dreht sie sich so zurecht, daß ihre Mandibelspitzen ziemlich knapp vor das Kopfende der Larve zu liegen kommen, bei jungen Lärvchen ist das ein Punkt am Zellboden, bei älteren Larven, die eng zusammengezwängt in der Zelle liegen, eine Stelle am Hinterende der Larve selbst oder seitlich an einer Zellwand. Die Mandibeln öffnen sich und fangen mit winzigen Ausschlägen zu vibrieren an; nach 1—2 sec sieht man einen Tropfen zwischen den Vorderkiefern austreten, der am Zellboden, an einer Seitenwand oder an der Larve selbst abgestoßen und meist mit den Mandibeln etwas verstrichen wird, so daß er um die Larve herum zerläuft. Ab und zu kommt es vor, daß sich die Brutpflegerinnen nicht so genau über die Lage der Larve orientieren, dann wird der Futtertropfen unter Umständen direkt auf den Rücken der Larve abgelagert.

Dies hat jedoch keine Gefahr, denn die Larve dreht sich in langsamem Tempo ständig im Kreise<sup>1</sup> und kann sich so selbst aus jedem Winkel

<sup>1</sup> Die Bauchseite bleibt dabei dem Zellboden zugekehrt und als Drehachse müßte man sich eine ungefähr durch die Mitte der Zelle gehende Längslinie vorstellen. Die Drehungen erfolgen immer „Kopf voraus“, ob aber *im* oder entgegen dem Uhrzeigersinn, war bei den einzelnen Larven verschieden.

die Futterreste herbeiholen. Der Rhythmus dieser Drehbewegungen ist nicht ganz gleichförmig; so habe ich bemerkt, daß die Larve sich gleich nach einer Fütterung, besonders dann, wenn sie darauf sehr lange hat warten müssen, etwas rascher zu der Abgabestelle hindreht; wenn dann das Futter wieder zu Ende geht, wird die Drehung immer langsamer und jede Ecke wird sehr eingehend nach vorhandenen Nahrungsresten abgesucht. Die Angaben in Tabelle 1 sollen demgemäß nur ganz rohe Mittelwerte darstellen; das eine steht jedoch fest, daß mit zunehmendem Alter die Drehungen rascher werden und einige Stunden vor dem Deckeln sich wieder wesentlich verlangsamen.

Tabelle 1. *Zeitmaße für die kreisenden Bewegungen der Larve.*

	Alter der Larve in Tagen					
	0—1	1—2	2—3	3—4	4—5	5—5½
Zeit für eine Umdrehung in Minuten	175	96	113	68	42	98

Die Zeitdauer für eine Fütterung ist ebenfalls recht verschieden: die Brutamme kann nur ein winziges Tröpfchen austreten lassen, dann schließen sich nach 8—10 sec bereits ihre Mandibeln wieder und zusammen mit der Inspektion ist die Fütterung nach knapp ½ min beendet; oder die Biene läßt bis zu 1 min das Futter aus ihrem Mund fließen oder setzt nach einer kurzen Unterbrechung, bei der sie sich wieder anders zurechtdreht, die Futterabgabe fort, dann kann die Fütterung zusammen mit der Inspektion 2, ausnahmsweise auch bis zu 3 min dauern. Man trifft jedoch gar nicht so selten Besucherinnen an, die sich 5 min und noch länger in einer Larvenzelle aufhalten, das sind keine Brutammen, sondern Nichtstuer, und ich habe nie beobachtet, daß eine solche Besucherin zuerst gefüttert und dann anschließend in der gleichen Zelle sich ausgeruht hätte.

In Abb. 3 sind die auf 1 Std treffenden Fütterungszeiten für die verschiedenen Larvenstadien eingetragen, wobei zu bedenken ist, daß in den ersten Larventagen nicht jede Stunde, sondern immer erst nach mehreren Stunden eine Fütterung erfolgt. Da die Zeitdauer für die Abgabe der Futtertropfen aus dem Mund der Ammenbiene genau gestoppt werden konnte, gibt die ausgezogene Kurve auch das Verhältnis der verabreichten Futtermenge wieder. Ihr zum Vergleich sei die *Gewichtskurve* der einzelnen Larvenstadien gebracht, die NELSON (1924) berechnet hat. Dargereichte Futtermenge und Gewichtszunahme laufen also genau parallel zueinander. Daten über die *Anzahl* der Fütterungen und Inspektionen sowie deren Zeitaufwand bringt später Tabelle 2.

*Bautätigkeit.* Wie die Baubienen sich mit den Hinterbeinen die Wachsschüppchen aus den Wachstaschen ziehen, sie mit den Mandibeln zu

Klumpchen kneten und dann einer halbfertigen Zelle ankleben, hat bereits CASTEEL (1912) anschaulich geschildert. Hiermit sind aber bei weitem noch nicht alle Bauarbeiten erledigt; es ist jetzt sozusagen erst der Rohbau fertiggestellt; aus ihm müssen noch durch sehr langwieriges Herumhobeln, Kneten und Polieren die feinen Zellwände herausgemeißelt werden; dabei sei betont, daß die betreffende Baubiene nur ganz selten ihr eigenes Wachsschüppchen zu Ende verarbeitet, die Feinarbeit überläßt sie anderen Bienen, die sich auf der Baustelle immer wieder einfänden, ohne selbst Baumaterial mitgebracht zu

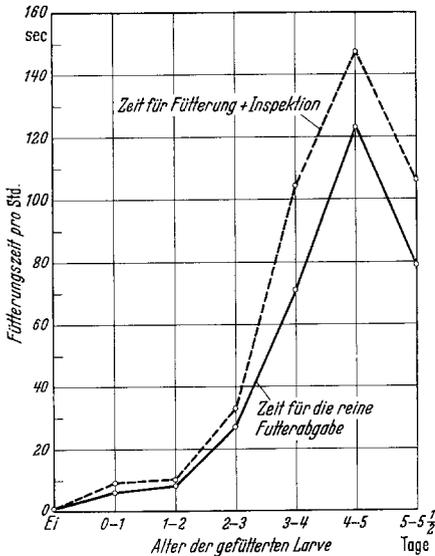


Abb. 3. Die je Stunde aufgewendete Fütterungszeit für Larven in den verschiedenen Altersstadien. (Durchschnittswerte aus 272 Beobachtungsstunden.)

arbeit überläßt sie anderen Bienen, die sich auf der Baustelle immer wieder einfänden, ohne selbst Baumaterial mitgebracht zu

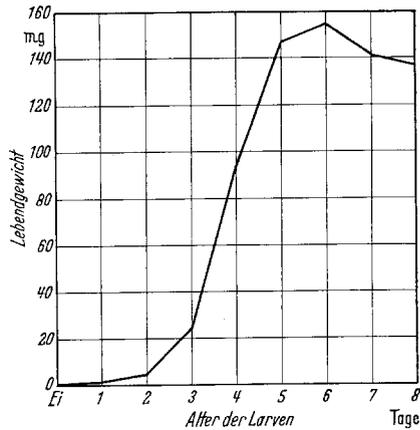


Abb. 4. Lebendgewichte von Bienenlarven in verschiedenen Altersstufen. (Nach NELSON 1924.)

haben. Die Biene Nr. 107, die das ganze Leben hindurch beobachtet wurde (s. S. 310), habe ich 9mal dabei ertappt, wie sie sich ein eigenes Wachsschüppchen zwischen den Sterniten hervorgezogen hat. Für die Verarbeitung aller 9 Schüppchen hat sie zusammen 25 min beansprucht. Insgesamt war sie aber 18 Std 51 min mit dem Bauen beschäftigt, wovon 5 Std 59 min auf die eben geschilderte Feinarbeit fielen.

Die restlichen 12 Std 27 min waren einer ganz anderen Art von Bautätigkeit zuzurechnen, die man bisher als solche wohl allzuwenig beachtet hatte: auf das Deckeln der Larvenzellen. Daß auch dieses Deckeln eine normale Bautätigkeit ist, beweist allein schon die Tatsache, daß hierzu bei Bedarf auch Jungfernwachs verwendet wird. In den allermeisten Fällen wird aber altes Wachsmaterial für diesen Zweck verwertet. Dabei ist es äußerst interessant zu verfolgen, wie die Bienen frühzeitig schon — gewöhnlich bereits vom 1. Larventag an — für den endgültigen Zeitpunkt des Deckelns Vorsorge treffen; wo überall altes

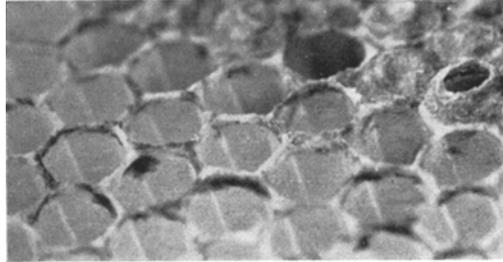
Wachsmaterial frei wird und entbehrt werden kann, wird es herbeigeschafft und an den Larvenzellen aufgestapelt; so sieht man die Zellränder jener Wabenzellen, die schon ältere Larven beherbergen, zu einem dicken Wulst verbreitert (Abb. 5a und b), der im rechten Augenblick nur noch wie Nudelteig ausgewalkt zu werden braucht, um die Zelle — wenigstens zum größten Teil — zu schließen. Auch wenn noch soviel Zellen auf einmal gedeckelt werden müssen, kommen die Baubienen auf diese Weise kaum einmal ins Gedränge.

Das alte Wachsmaterial stammt zum Teil von ehemaligen Honig- und Pollenzellen her, die bei Erweiterung des Brutgürtels wieder teilweise abgebaut und niedriger gemacht werden; besonders gerne werden die Zelldeckel, die beim Schlüpfen der Jungbienen frei werden, neuerdings verwendet<sup>1</sup>; nur ausnahmsweise, und zwar dann, wenn ein aufgebissener Deckel zu Boden fällt, wird dieser, wie RÖSCH diesschildert, als „Unrat“ nach außen geschafft. In

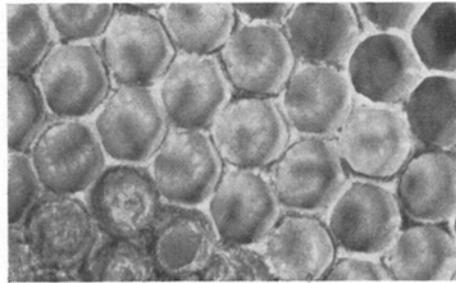
der Regel beißen die älteren Bienen, während die Jungbiene noch innen am Deckel nagt, die abstehenden Fetzen ab, kneten sie zurecht und tragen sie zu den Larvenzellen. Auch die Bienen, die nachher diese Zellen fein säuberlich „scheren“, verfahren in gleicher Weise. Bautätigkeit setzt also durchaus nicht immer hochentwickelte Wachsdrüsen und ausgebildete Wachsschüppchen voraus.

Auf ein sehr bezeichnendes Verhalten der Baubienen sei hier noch hingewiesen, das uns an ähnliche Dinge bei Ameisen (GOETSCH 1928—30) erinnert: verfolgt man auf einer Baustelle in allen Einzelheiten einen Arbeitsgang nach dem anderen,

<sup>1</sup> Die dem Deckel anhaftenden Gespinstreste werden mitverarbeitet und dienen vielleicht dazu, die Porösität des neuen Zelldeckels zu erhöhen. Andererseits wäre es auch möglich, daß dieses Gespinst bei der Bearbeitung durch austretendes Mandibeldrüsensekret gelöst wird (DREHER 1936). Genaue Untersuchungen hierüber stehen noch aus.



a



b

Abb. 5 a u. b. Larvenzellen vor dem Deckeln; an den Zellrändern ist altes Wachsmaterial aus anderen Wabenbezirken — man beachte die dunklen Flecken — gestapelt worden. a Schrägansicht, b Aufsicht.

dann muß man feststellen, daß die Bienen oft geradezu gegeneinander arbeiten; wo die eine soeben mit aller Sorgfalt ein Wachsklumpchen angeklebt und festgestriegelt hat, wird es wenige Augenblicke hernach von einer anderen wieder abgenagt und ein paar Millimeter daneben angebaut. Besonders auffallend ist das an Zellen, die gerade gedeckelt werden: Wenn der Deckel schon halb geschlossen ist

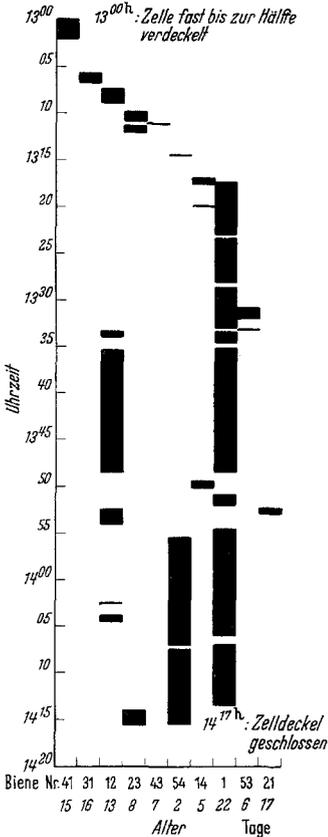


Abb. 6. In den letzten 76 min haben sich 10 Bienen beim Deckeln der Larvenzelle Nr. 14 beteiligt. Die schwarzen Säulen zeigen an, wann und wie lange sich die einzelnen Bienen an dieser Zelle mit dem Deckeln beschäftigten.

und das gestapelte Wachsmaterial reicht nicht mehr vollends aus, so wird kurzerhand von dem Stapel der Nachbarzellen, die auch schon reif zum Deckeln sind, das fehlende Material abgenagt. Dies alles erklärt sich vielleicht daraus, daß die Baubienen — im Gegensatz zu den Sammelbienen — eine äußerst unstete Arbeitsweise an den Tag legen; es ist nicht so, daß sich eine Arbeiterin etwa mit fünf anderen zusammentun würde, um gemeinsam eine Wabenzelle aufzubauen; viele Hundert Bienen sind bei der Errichtung eines so winzigen Bauwerkes beteiligt, wobei der einzelne Arbeiter nach  $\frac{1}{2}$  min schon wieder abgelöst werden kann. Nicht einmal in der so drängenden letzten Phase beim Deckeln der Larvenzellen harren die Bienen auf ihrem Arbeitsplatz aus, bis das Werk vollendet ist. Da sieht man beispielsweise eine Baubiene mit höchstem Eifer an einer halbgedeckelten Zelle beschäftigt, dann ist sie plötzlich verschwunden und die Zelle liegt verlassen da, noch mit einem winzigen Löchlein im Zelldeckel und drinnen beginnt die Larve schon ihren Kokon zu spinnen. Freilich war es oft so, daß die betreffende Biene sich rasch von anderswoher Baumaterial holte und dann bei ihrer Rückkehr die richtige Zelle nicht mehr fand; noch öfter passierte es, daß inzwischen die Zelle von anderen Baubienen besetzt war, und da konnte es vorkommen, daß die alte Biene ihr mitgebrachtes Wachsklumpchen an der gleichen Zelle wieder aufstapelte, von der sie es gerade weggestohlen hatte. Abb. 6 soll die gegenseitige Ablösung in den letzten 76 min beim Schließen eines Zelldeckels veranschaulichen.

**Zellenputzen.** Nach den Beobachtungen in den Glaswandzellen werden nur solche leere Zellen, wie RÖSCH es beschrieben hat,

mit der Zunge ausgeleckt, die vorher mit Honig oder Pollen gefüllt waren. Zellen, aus denen eine Jungbiene geschlüpft war, erfahren eine andere Vorbehandlung: hier werden zunächst die Reste des Nymphenhäutchens mit den Wachsresten, die beim Aufnagen in die Zelle gefallen waren, zusammengeknetet und zu einer anderen Larvenzelle als Vorratsstapel (s. S. 307) getragen. In ganz wenigen Fällen konnte ich auch sehen, wie solche Stellen, an denen die Larve beim Spinnen ihres Kokons die

darunterliegende Kotschicht nicht sauber übersponnen hatte, mit einem Wachsfilm überzogen wurden. Nach diesen Vorarbeiten werden alle Zellen in gleicher Weise sehr umständlich mit den Mandibeln bearbeitet, wobei der firnisartige Belag an den Wänden entsteht; DREHER (1936) nimmt an, daß hierbei vielleicht das Sekret der Mandibeldrüse, die ja bei schlüpfenden Bienen am besten entwickelt ist, Verwendung findet. Leider habe ich nie, auch nicht mit Hilfe des Binokulars das Austreten eines Sekretes aus dem Mund beobachten können.

Mit der Eiablage ist das Zellenputzen noch keineswegs beendet; vor dem Bestiften werden insbesondere der Zellboden und die basalen Teile der Zellwände austapeziert, nach der Eiablage folgen dann die äußeren Teile. Sogar nach dem Schlüpfen der Larve finden sich noch ab und zu Zellenputzerinnen in der Brutzelle ein (vgl. Tabelle 2).

Tabelle 2. Zeitaufwand für die gesamte Brutpflege einer Larve und die Anzahl der daran beteiligten Bienen.

Berechnet von der Eiablage bis zum Deckeln; den Angaben liegen die Protokolle von 272 Beobachtungsstunden zugrunde.

Art der Tätigkeit	Zeitaufwand für 1 Larve	Zahl der daran beteiligten Bienen
Fütterung . . . . .	1 Std 49 min 37 sec	143
Besuche und Inspektionen . . . . .	72 min 1 sec	1926
Deckeln und Vorbereitung zum Deckeln . . . . .	6 Std 20 min 4 sec	657
Zellenputzen (nach dem Bestiften) . . . . .	54 min 26 sec	59
Zeitaufwand im ganzen . . . . .	10 Std 16 min 8 sec	
Gesamtzahl der beteiligten Bienen . . . . .	2785	

Es hat sich auch wiederholt der Verdacht bestätigt, beschäftigungslose Bienen würden sich gerne in leeren oder bestifteten Zellen ein ungestörtes Ruheplätzchen suchen; es sind das immer solche Bienen, die sich besonders lange und ruhig, ohne sich irgendwie herumzudrehen, in der Zelle aufhalten.

Tabelle 2 soll zusammenfassend zeigen, wieviel Zeit und welches Aufgebot an Brutammen, Baubienen und Zellenputzerinnen insgesamt für die Aufzucht einer Larve notwendig sind.

Die Zahl aller erforderlichen Brutpflegerinnen glaubte auch LINEBURG (1924) aus seinen Beobachtungen, die er allerdings nur an dem hinteren Fenster einer gewöhnlichen Beute angestellt hat, berechnen zu können. Da ihm auf diese Weise eine direkte Beobachtung nicht möglich war, hat er jeden Besuch in einer Larvenzelle, der unter 2 sec dauerte, als Inspektion, jeden über 2 sec als Fütterung gewertet; so müssen seine Angaben von den meinen verständlicherweise abweichen. Mindestens  $\frac{1}{3}$  aller Inspektionen dauert ja länger als 2 sec. Daß LINEBURG die Gesamtzahl für alle Fütterungen und Besuche auf über 10000 berechnen konnte, erkläre ich mir daraus, daß die Baubienen, die mit dem Deckeln beschäftigt waren und dauernd aus- und einkrochen, ebenfalls als Brutpflegerinnen angesehen

wurden; es ist völlig ausgeschlossen, daß die Brutammen am letzten Larventag allein mit dem Inspizieren und Füttern eine Zeit von nahezu  $4\frac{3}{4}$  Std, wie es angegeben ist, benötigen würden. Die meiste Zeit hiervon erfordert eben das Deckeln bzw. die Vorbereitung zum Deckeln.

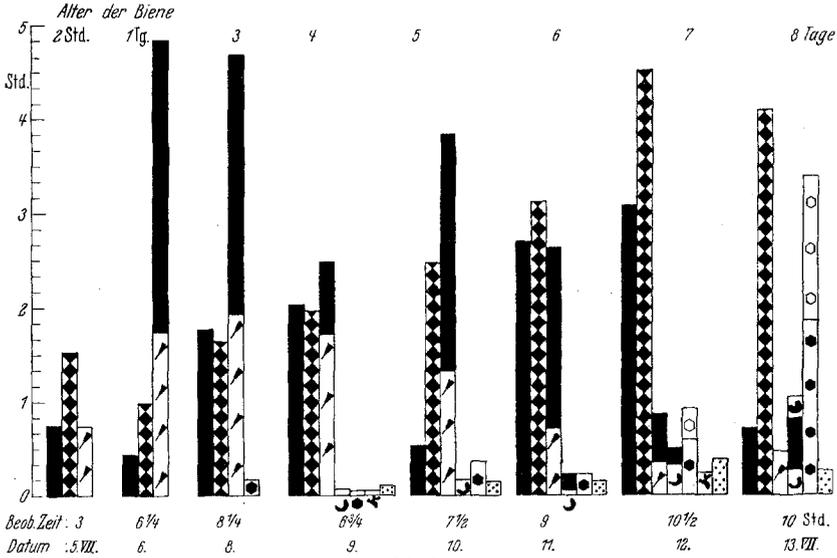


Abb. 7a.

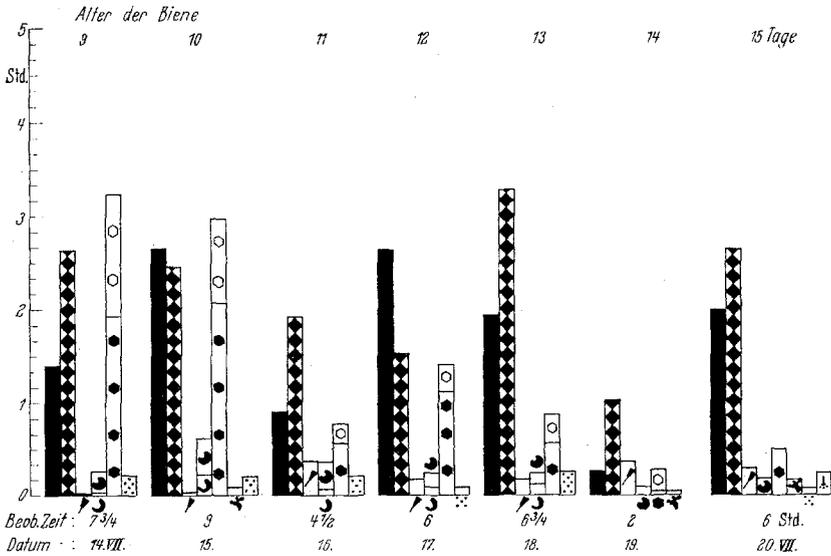


Abb. 7b.

2. Der Lebenslauf von Biene Nr. 107.

Die Biene Nr. 107 wurde am 5. 7. 49 gleich nach dem Schlüpfen gezeichnet, einem Beobachtungsstock zugesetzt und von da ab bis zum

Tod in Tagesbeobachtungen von durchschnittlich  $7\frac{1}{2}$  Std unter Kontrolle gehalten. An den entscheidenden Lebensabschnitten wurden die

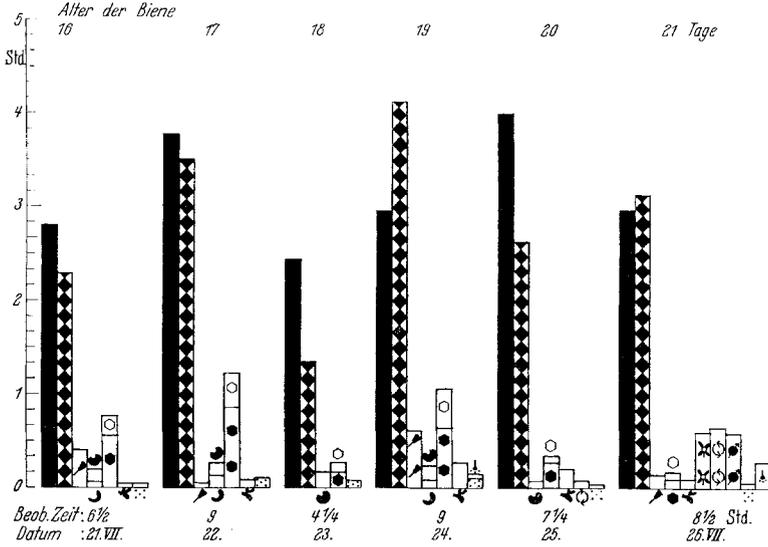


Abb. 7c.

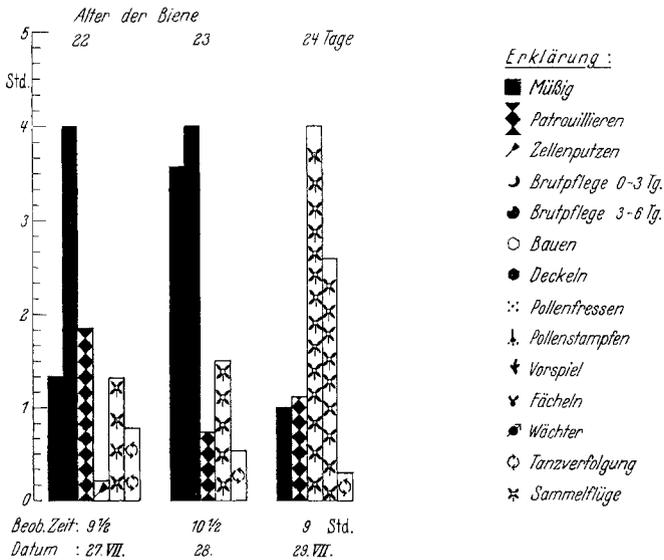


Abb. 7d.

Abb. 7a—d. Der Lebenslauf von der Biene Nr. 107.

jeweiligen Tagessitzungen ohne jede Unterbrechung zu Ende geführt, an anderen Tagen zwischendurch eine Beobachtungspause von 15 bis 60 min eingefügt. Am 7. 7. wurde wegen des schlechten Wetters die

Beobachtung bis auf einige Stichproben ausgesetzt. Die Biene erreichte nur ein Alter von 24 Tagen, da sie auf einem ihrer ersten Sammelflüge von einem Gewittersturm überrascht wurde und nicht mehr heimkehrte. Sie hatte jedoch bis zu diesem Zeitpunkt die ganze Arbeitskette bereits durchlaufen.

Die Abb. 7 soll zunächst über die *Arbeitsleistung* der Biene Aufschluß geben. In jeder Säule sind die einzelnen Tätigkeiten dem täglichen Zeitaufwand entsprechend dargestellt. Außer den üblichen Arbeiten: Zellenputzen, Brutpflege, Bautätigkeit, Wächterdienst und Sammeltätigkeit findet man noch die stets auffallend hohen Säulen für „Müßig“ und „Patrouillieren“. „Müßig“ soll heißen, daß die Biene in dieser Zeit irgendwo im Stock beschäftigungslos gesessen hat. Die vielen Putzbewegungen, die sie dabei immer wieder ausgeführt hat, sind nicht eigens berücksichtigt. Ganz grob berechnet, machen sie gut ein Viertel der schwarzen Säulen aus, in den ersten Tagen mehr, im späteren Alter weniger. (Einzelheiten über das Putzen der Bienen berichtet BEECKEN 1927). Schwarz ausgefüllte Teile findet man auch in den Säulen für Zellenputzen und Brutpflege; das bedeutet, daß die Biene zu dieser Zeit sich müßig in einer leeren Zelle oder in einer Brutzelle aufgehalten hat (s. S. 309).

„Patrouillieren“ habe ich dann ins Protokoll eingetragen, wenn die Biene zwanglos im Stock auf- und abspaziert ist; der Name soll andeuten, daß sie sich dabei offensichtlich für alles interessierte, was im Stock vor sich ging: sie steckte fortwährend ihren Kopf in die verschiedenen Zellen, wobei die einen nur ganz flüchtig, andere genauer inspiziert wurden; dann wurde der Patrouillengang durch eine kurze „Gelegenheitsarbeit“ unterbrochen oder endgültig, wenn ein leerer Arbeitsplatz gefunden war, abgeschlossen; wurde keine Gelegenheit zu einer Betätigung entdeckt, dann kam die Biene — oft erst nach sehr langem Patrouillieren, vgl. S. 323 — in einer stillen Ecke zur Ruhe.

Aus Tabelle 3 ersieht man, daß nur recht wenig regelrechte Arbeitsstunden zu verzeichnen waren. Man muß aber bedenken, daß die Biene auch in ihren Mußestunden, wenn auch ganz unauffällig, wichtige Aufgaben erfüllen kann. So ist vielleicht gerade in den Ruhestunden, wie

Tabelle 3. Die zeitliche Verteilung der Tätigkeiten von der Biene Nr. 107.

Gesamtbeobachtungszeit . . . . .	176 Std 45 min	
Müßig . . . . .	68 Std 53 min	Deckeln . . . . . 12 Std 27 min
Patrouillieren . . . . .	56 Std 10 min	Pollenfressen . . . . . 2 Std 29 min
Zellenputzen . . . . .	11 Std 44 min	Pollenstampfen . . . . . 34 min
Brutpflege		Wächterdienst . . . . . 34 min
(0—3 Tage alte Larven) 1 Std 50 min		Tanzverfolgung . . . . . 2 Std 18 min
Brutpflege		Vorspiel . . . . . 1 Std 15 min
(3—6 Tage alte Larven) 2 Std 8 min		Sammelflüge . . . . . 9 Std 59 min
Bauen . . . . .	6 Std 24 min	

dies auch RÖSCH annimmt, die Drüsentätigkeit besonders lebhaft. Zum mindesten ist die müßig scheinende Biene immer — sei es direkt oder indirekt — an der Feuchte- und Temperaturregulierung im Stock beteiligt. Allein schon das dichte Zusammenrücken bei Abkühlung und das Auseinanderweichen bei höherer Temperatur wird ausgleichend wirken. Inwieweit dann zusätzlich bei Unterkühlung aktiv von den einzelnen Bienen Wärme produziert wird, bedarf wohl noch einer näheren Aufklärung (vgl. KOIDSUMI 1934); wie entscheidend jedoch bei Überhitzung diese beschäftigungslosen Bienen bei der Temperaturregulierung in die Bresche springen, haben inzwischen gesonderte Untersuchungen gezeigt (LINDAUER 1951 und noch unveröffentlicht).

Des weiteren sind die alten Stockbienen, die vor dem Übergang zum Außendienst ganz besonders müßig im Stock herumsitzen, als *Reservetrupp* anzusehen, der bei Bedarf von älteren Sammelbienen, die eine ergiebige Trachtquelle entdeckt haben, sofort alarmiert werden kann (vgl. S. 325).

Was die *Aufteilung* der einzelnen Arbeiten betrifft, so können in den wesentlichsten Punkten die Befunde von RÖSCH bestätigt werden: 1. Die Biene hat sich nicht auf eine einzige Arbeit spezialisiert, sondern hat während ihres Lebens alle Arbeitsgebiete durchlaufen. 2. Es läßt sich ohne weiteres aus dieser Abbildung eine Arbeitskette erkennen: vor allem Innendienst und Außendienst sind mit dem 21. Lebenstag ziemlich scharf voneinander getrennt; im Innendienst ist eine getrennte Arbeitsfolge weniger deutlich, jedoch kann man sagen, daß das Zellenputzen wie bei RÖSCH vornehmlich in den ersten Lebenstagen ausgeübt wird, dann folgt erst Brutpflege und Bautätigkeit.

Auffallend ist aber, daß mit Ausnahme der Sammeltätigkeit die Biene immer mehrere Arbeiten nebeneinander ausgeführt hat: Zellenputzen neben Brutpflege und Bautätigkeit. Das Tagesprotokoll vom 8. Lebenstag soll die Aufeinanderfolge der verschiedenen Tätigkeiten im einzelnen noch besser veranschaulichen (Abb. 8). Abgesehen von den späteren histologischen Befunden (S. 315) scheint ein solcher Arbeitsplan durchaus möglich: so braucht man, wie früher auseinander-gesetzt wurde, für eine Beteiligung bei der Bautätigkeit nicht unbedingt hochentwickelte Wachsdrüsen vorauszusetzen, und die Zeit wäre denkbar schlecht ausgenützt, wenn die Bienen in einem bestimmten Lebensabschnitt allein nur mit Brutpflege beschäftigt wären; man sieht aus der Abb. 7, daß hierfür nur ganz wenig Zeit erforderlich ist — die Biene hat in dieser knappen Zeitspanne immerhin 63mal eine alte Larve und 31mal eine Larve unter 4 Tagen gefüttert. Ferner liegt es auf der Hand, daß eine Brutamme nicht ununterbrochen Futter abgeben kann, sie muß zwischendurch ab und zu pausieren, bis die Drüsen neuerdings genügend Futtersaft produziert haben. In diesen Zwischenpausen kann sich die Biene ganz gut mit anderen Arbeiten nützlich machen.



über das bisher bekannte Alter hinaus ausgeübt werden können; Zellenputzen findet man bis zum 22. Lebenstag, Brutpflege vom 4.—20., Bauen vom 3.—21. Tag. Daß die Biene Nr. 107 kein Einzelfall ist, haben Kontrollversuche im gläsernen Schachtelkästchen gezeigt. Es war hier ein Völkchen nur aus markierten Bienen, deren Alter bekannt war, zusammengestellt worden, und zwar in der Weise, daß 42 Tage lang jeweils am Morgen 50 frischgeschlüpfte Bienen gezeichnet und ins Beobachtungskästchen gesetzt wurden, wo in der Zwischenzeit dafür gesorgt war, daß keine Jungbienen schlüpften. So war nach etwa 5 Wochen das Volk aus regelmäßig gestaffelten und gleich starken Altersgruppen zusammengesetzt. Von jeder Biene, die sich jetzt als Zellenputzerin in einer Zelle zu schaffen machte, oder die vor meinen Augen ihren Futtersaft in eine offene Larvenzelle abgab, oder die sich als Baubiene betätigte, konnte somit das genaue Lebensalter angegeben werden. Die Abb. 9a—c zeigt, daß auch hier die Altersgrenzen für die drei erwähnten Tätigkeiten sehr weit auseinandergezogen waren.

#### 4. Kontrolluntersuchungen über den gleichzeitigen Entwicklungszustand der Futtersaft- und Wachsdrüsen.

Diese Ergebnisse und vor allem die wiederholten Beobachtungen, daß neben der Brutpflege auch Bautätigkeit ausgeübt wurde, erforderten eine histologische Nachprüfung, ob nicht doch auch Futtersaft- und Wachsdrüsen gleichzeitig aktiv sein können. Wir wissen zwar, daß das Bauen auch ohne sezernierende Wachsdrüsen vonstatten gehen kann, aber ich habe die Biene Nr. 107 öfters *eigene* Wachsschüppchen verarbeiten sehen zu einer Zeit, wo sie nebenher zusätzlich Brut gefüttert hat; genau so haben Brutammen im Schachtelkästchen während der Larvenfütterung nicht selten Wachsschuppen zwischen ihren Sterniten getragen.

Wie schon S. 302 erwähnt, wurden bei den histologischen Untersuchungen durchwegs Futtersaft- und Wachsdrüsen von einer Biene gleichzeitig fixiert. Ein Teil dieser Bienen wurde nach Altersstufen geordnet dem Stock entnommen, ohne daß von ihrer vorausgegangenen Tätigkeit Notiz genommen worden wäre; bei einem anderen Teil wurden die betreffenden Bienen vor dem Fixieren kürzere oder längere Zeit auf ihre Tätigkeit hin beobachtet und in dem Moment, wo sie gerade mit einer Larvenfütterung oder mit dem Bauen beschäftigt waren, abgefangen.

Die Abb. 10a—d läßt keinen Zweifel darüber, daß sehr wohl Futtersaftdrüsen neben den Wachsdrüsen aktiv sein können<sup>1</sup>; es hat

<sup>1</sup> Für die Abbildungen wurde nicht etwa eine Auswahl von Bienen aus einer Versuchsreihe getroffen; mit Ausnahme von den Bienen Nr. 71 b und 23 b, die wegen eines technischen Fehlgriffes bei der Fixierung nicht verwertet werden durften, sind alle Bienen aus den 4 Versuchen einbezogen worden. Es ist aber nur ein Teil aller Versuchsreihen aufgeführt; so wurden auch Bienen beim Zellenputzen,

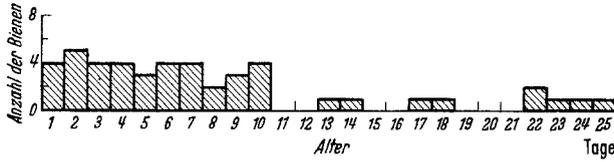


Abb. 9 a.

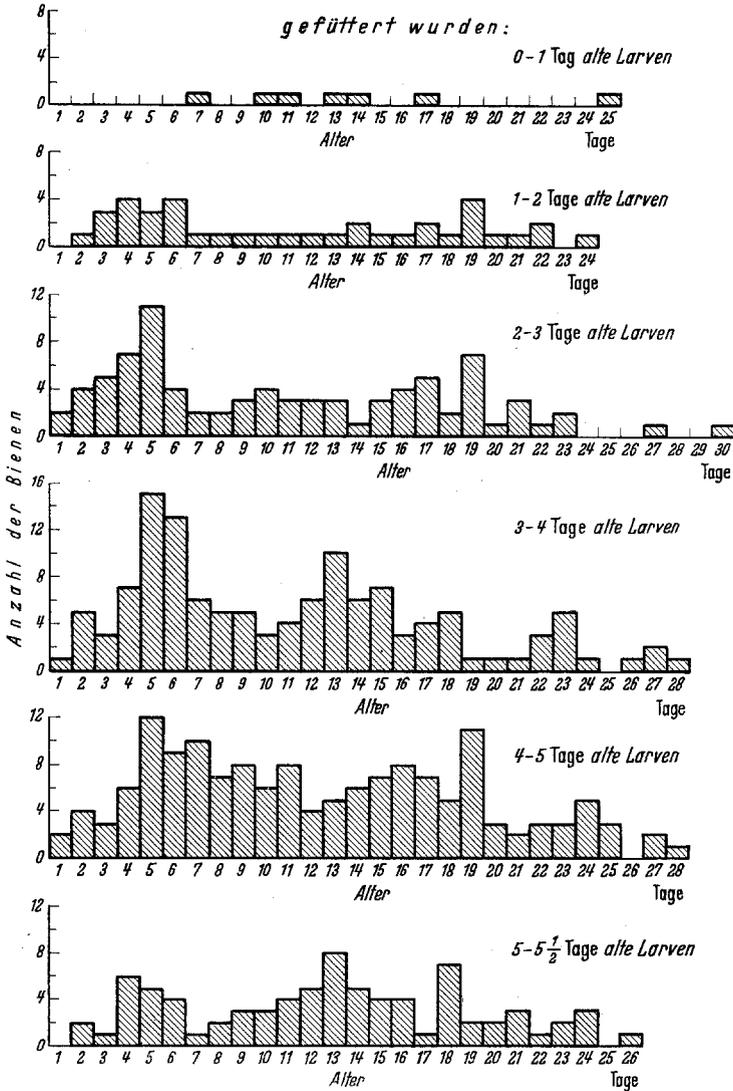


Abb. 9 b.

beim Füttern von 3-6 Tage alten Larven, beim Übergang vom Innen- zum Außendienst, beim Schwärmen usw. abgefangen; immer wieder haben sich die Befunde aus Abb. 10a-d bestätigt.

fast den Anschein, als würde sehr oft mit der zunehmenden Entwicklung der ersteren auch die Aktivität der Wachsdrüsen in ähnlichem Maße ansteigen. Welche engeren Beziehungen beide Drüsensysteme zueinander haben, was im einen Fall die Futtersaftdrüsen, im anderen die Wachsdrüsen in Tätigkeit treten läßt, muß einer speziellen Untersuchung vorbehalten bleiben; für unsere Fragestellung genügt vorerst

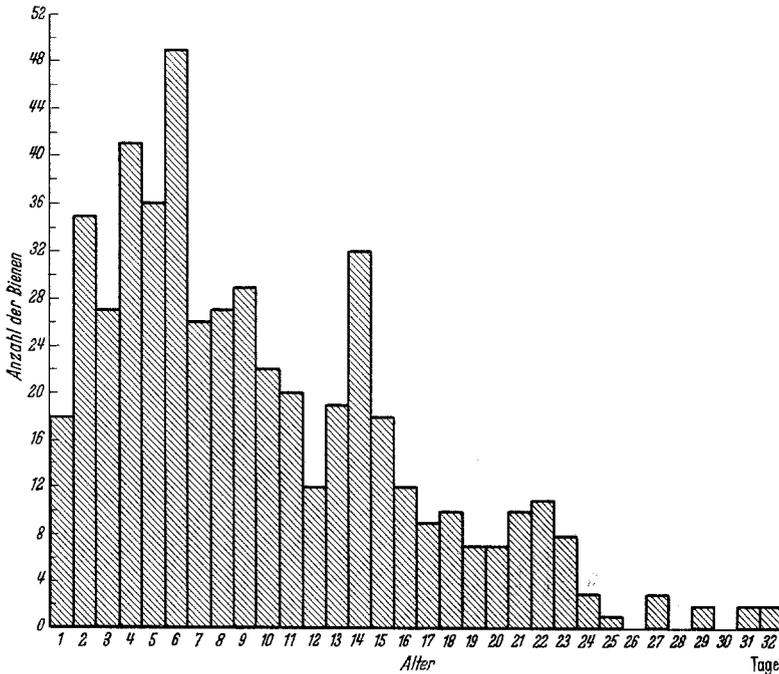


Abb. 9 c.

Abb. 9a—c. Das Alter der Zellenputzerinnen (a), Brutammen (b) und Baubienen (c) (festgestellt durch direkte Beobachtung in den Glaswandzellen).

die Feststellung, daß beide Drüsen sehr oft gleichzeitig sezernieren können.

Zu der Abb. 10a—d sei noch bemerkt, daß ich nicht nur das höchstentwickelte Stadium IV der Futtersaftdrüsen als für die Brutpflege geeignet ansehe, wie RÖSCH dies annimmt; man findet schon von Stadium II an in steigendem Maße Vakuolenbildung und vor allem gefüllte Sekretkanäle (vgl. hierzu Abb. 2—4 auf Tafel I bei RÖSCH 1925). Das Ausmaß der Vakuolenbildung scheint mir demnach nur ein ungefähres Bild davon zu geben, ob viel oder wenig Sekret im Augenblick der Fixierung produziert worden war. Im gleichen Sinne spricht sich auch KRATKY (1931) aus.

Wachsdrüsen sollten nach RÖSCH (1927) frühestens dann sezernieren können, wenn sie eine Höhe von 40—50  $\mu$  erreicht haben. GONTARSKI

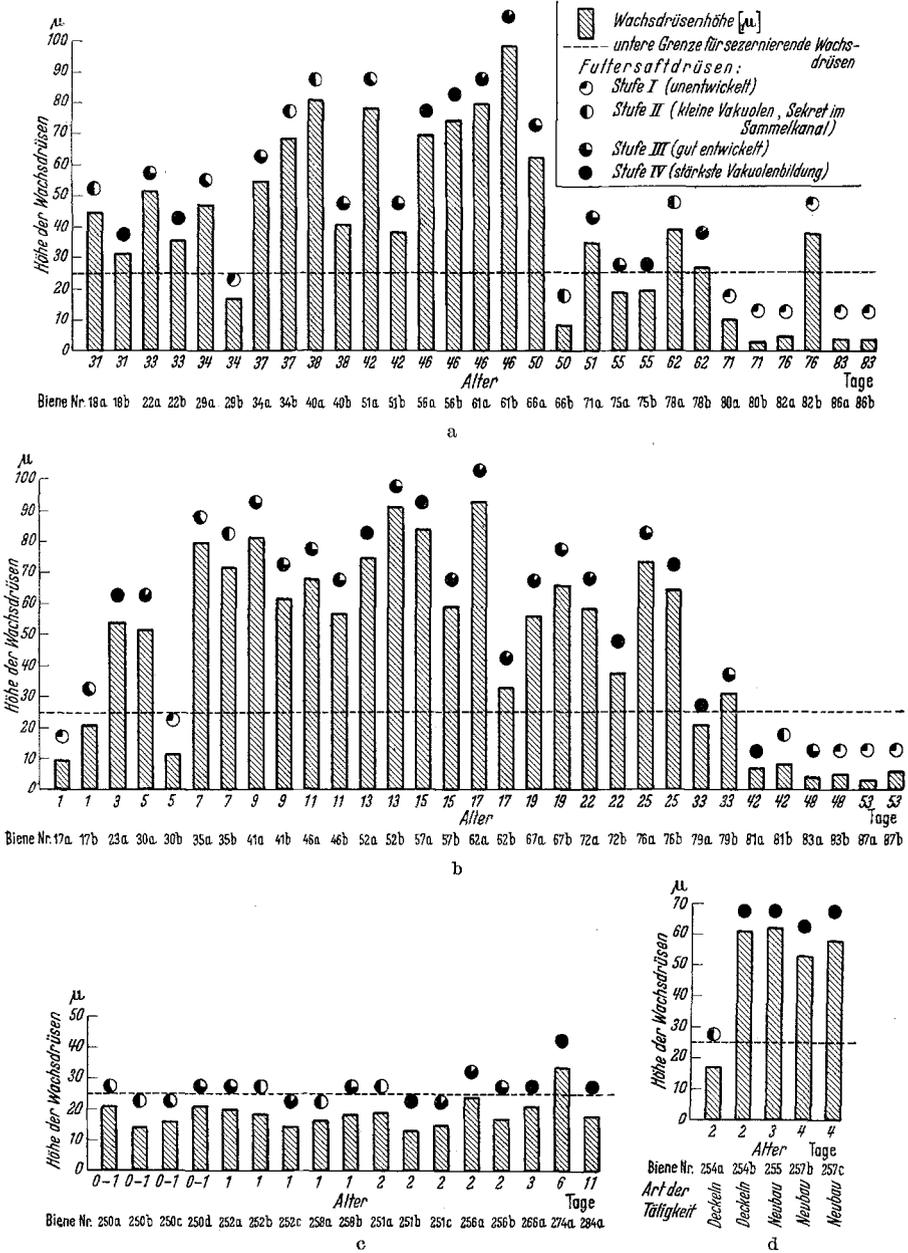


Abb. 10a—d. Der gleichzeitige Entwicklungszustand der Futtersaft- und Wachsdrüsen unter verschiedenen Bedingungen. a Altbienen aus einem Beobachtungsstock, die zwischen 9. und 12. 6. 48 geschlüpft waren; b Jungbienen aus dem gleichen Beobachtungsstock, geschlüpft zwischen 9. und 12. 6. 48; c Bienen, die in dem Moment abgefangen wurden, als sie eben eine Larve im Alter von 0—3 Tage fütterten (August 1949); d Bienen, die bei der Bautätigkeit abgefangen wurden; geschlüpft zwischen 1. und 5. 8. 49.

(1936) hat jedoch bei Winterbienen, die Wachsschüppchen getragen hatten, nur  $20 \mu$  hohe Wachsdrüsen gefunden und er schließt daraus, daß Bienen mit solchen Wachsdrüsen schon Wachs abscheiden würden. Ich habe aber feststellen müssen, daß manche Bienen ihre Wachsschuppen sehr lange mit sich herumtragen, tage- ja wochenlang. ORÖSI PAL (1930) hat das gleiche bei Afterweisel beobachtet und er sagt, man dürfe nicht daraus, daß Wachsplättchen zwischen den Bauchschuppen gefunden worden seien, schließen, diese gleichen Bienen besäßen auch funktionsfähige Wachsdrüsen.

Um diese Frage endgültig zu klären, habe ich Bienen gleich nach dem Schlüpfen gezeichnet und dann Tag für Tag darauf untersucht, wann bei ihnen zum *erstenmal* Wachsschüppchen abpräpariert werden konnten; wurden diese Bienen sofort fixiert, so durfte man mit Sicherheit annehmen, daß ihre Wachsdrüsen Wachs abscheiden würden. Ich habe so bei 2- und 3tägigen Bienen schon Wachsplättchen gefunden; die Höhe ihrer Wachsdrüsen schwankte zwischen 20 und  $30 \mu$  als unterster Grenze.

Unter diesen Voraussetzungen läßt sich auch die Altersgrenze der Wachs ausschwitzenden Bienen bei RÖSCH (1927) wesentlich herabsetzen. Aus seiner Summenkurve (S. 296) kann man ohne weiteres erkennen, daß seine Bienen schon am 5., zum Teil schon am 3. Lebenstag funktionsfähige Wachsdrüsen besessen haben mußten.

##### 5. Der Arbeitsrhythmus im Wechsel von Tag und Nacht.

Trotz der vorgebrachten Entschuldigungen (S. 312, 313) schien die Arbeitsleistung bei der Biene Nr. 107 immer noch sehr gering zu sein. Man bekommt aber hierüber ein anderes Bild, wenn man sich das Leben und Treiben in einem Bienenstock einmal bei *Nacht* anschaut. Daß auch bei Nacht gearbeitet wird, war von vornherein zu erwarten, denn die dringendsten Arbeiten, wie das Füttern der Larven, das Deckeln der Brutzellen und die Temperaturregulierung, müssen auch bei Nacht weitergeführt werden. Aber es wäre denkbar gewesen, daß Tag- und Nachtschicht auf verschiedene Arbeitsgruppen verteilt werden.

Um darüber Aufschluß zu bekommen, wurde am 28. 5. 51, morgens 7 Uhr, die Biene Nr. 115 gleich nach dem Schlüpfen gezeichnet, einem gewöhnlichen Beobachtungsstock zugesetzt und von diesem Augenblick an 8 Tage lang ohne jede Pause Tag und Nacht durchbeobachtet. Um bei diesem Versuch eine zu starke Abkühlung des ständig geöffneten Stockes zu vermeiden, wurde der Beobachtungsstock als Ganzes noch einmal in einen Glaskasten gestellt, der mit Hilfe einer Heizplatte und eines Thermoregulators ständig auf  $25^{\circ} \text{C}$  geheizt werden konnte.

Was zunächst die Tagesbeobachtungen angeht (Abb. 11), so läßt sich dieser Lebenslauf dem von Nr. 107 gut gegenüberstellen; es ist wieder

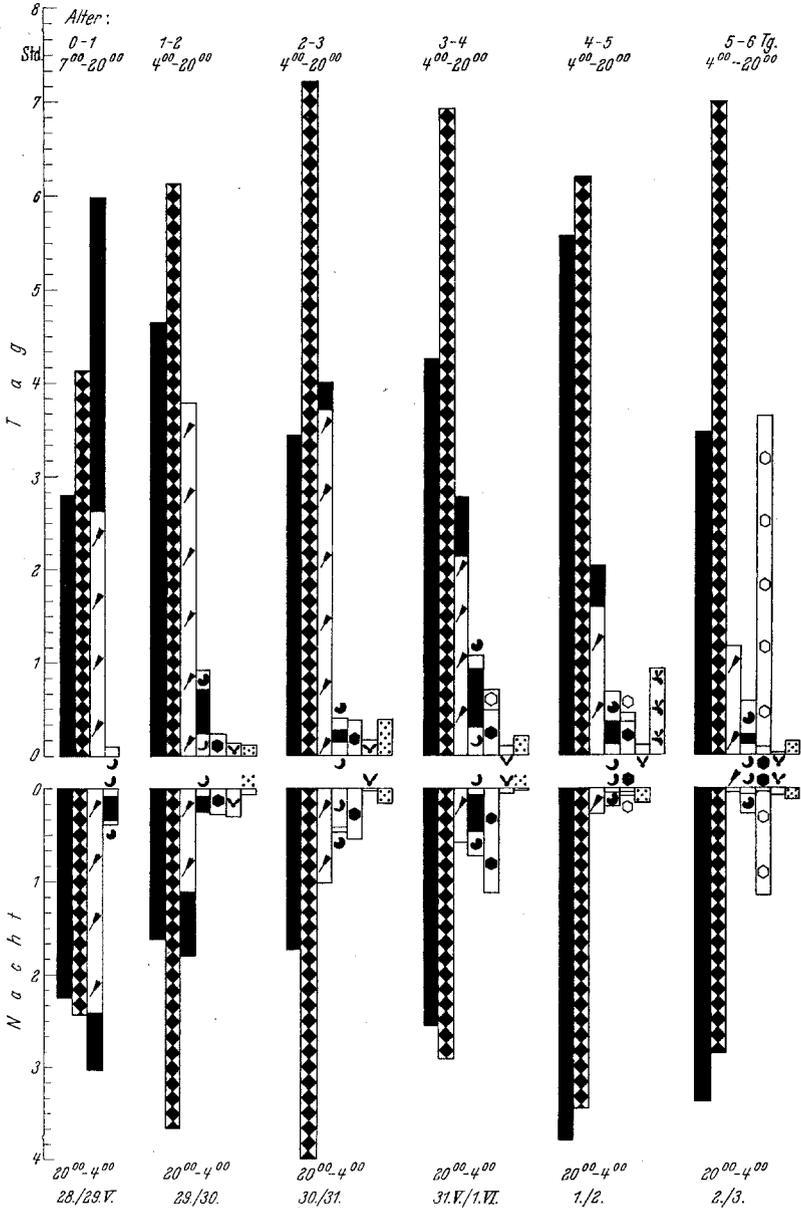
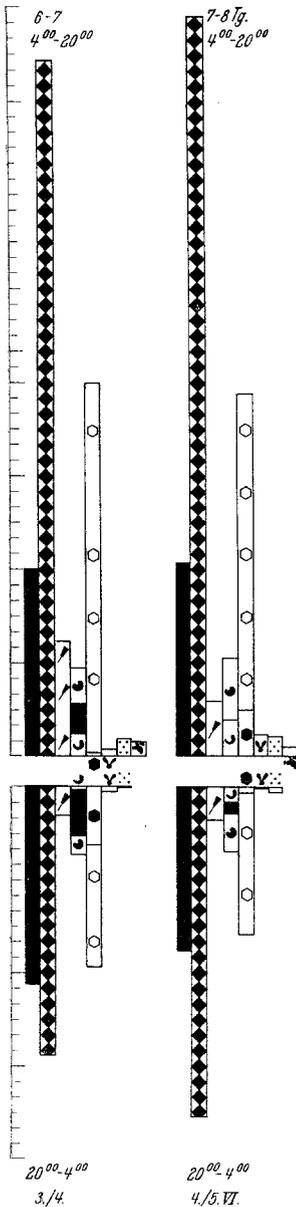


Abb. 11. Der Arbeitsrhythmus der Biene Nr. 115 zur Tages- und Nachtzeit.

das gleiche Verhältnis zwischen Arbeits- und Mußestunden vorhanden, weiter sieht man, daß auch hier die verschiedenen Arbeiten tagtäglich nebeneinander ausgeführt werden, wobei lediglich das Zellenputzen wieder in den ersten Tagen in den Vordergrund tritt.



Vergleicht man nun Tages- und Nachtstunden miteinander, so kann man keinerlei tageszeitlich gebundene Ruheperioden erkennen; das Verhältnis zwischen Arbeitszeit und Ruhe ist während der Nacht das gleiche wie am Tag; daß nicht etwa die künstliche Beleuchtung bei Nacht den Arbeitsrhythmus beeinflußt hat, konnte damit bewiesen werden, daß auch in der Nacht vom 4. auf 5. 6., wo bei *rotem Licht* beobachtet wurde, keine verlängerte Nachtruhe festzustellen war.

Tabelle 4 soll für die Brutpflege im einzelnen zeigen daß auch die Zahl der Larvenfütterungen bei Tag und Nacht ungefähr die gleiche war; nachdem für die Nachtbeobachtungen nur 8 Std, für die Tagesbeobachtungen hingegen 16 Std berechnet wurden, ergeben sich für die Nachthälfte sogar etwas mehr Fütterungen.

Da in dieser Tabelle lückenlos alle Larvenfütterungen erfaßt sind, und da wir andererseits wissen (Tabelle 2), wieviel Fütterungen für die Aufzucht einer Larve notwendig sind, läßt sich jetzt annähernd berechnen, wieviel Larven diese Biene hätte großziehen können. Nehmen wir an, sie hätte ungefähr so wie die Biene Nr. 107, also mindestens bis zum 16. Lebenstag Brut gepflegt, so ergäben sich insgesamt mehr als  $194 \times 2$ , also gut 400 Fütterungen für das ganze Leben. Da nach Tabelle 2 etwa 143 Fütterungen für die Aufzucht einer Larve notwendig sind, wäre demnach die Biene Nr. 115 befähigt gewesen, 2—3 Larven großzuziehen. Dies würde einer Vermehrungsquote entsprechen, wie sie auch den Imkern aus der praktischen Erfahrung bekannt ist<sup>1</sup>.

<sup>1</sup>Nach GONTARSKI (1949) sollten besondere Brutpflegetrupps existieren, die immer nur „ihr“ eigenes und begrenztes Brutgebiet versorgen würden; bei meinen Beobachtungen ist mir dies nie aufgefallen. Sowohl die Biene Nr. 107 als auch Nr. 115 ließen auf beiden Waben keinen Bezirk während der Brutpflege unberührt. Die 194 von der Biene Nr. 115 versorgten Brutzellen, die ja stets außen an der Glasscheibe markiert

Tabelle 4. Die Gesamtzahl der Larvenfütterungen von der Biene Nr. 115 zur Tages- und Nachtzeit.

Datum	Alter der Biene in Tagen	Alter der gefütterten Larven				Insgesamt
		0—3 Tage		3—6 Tage		
		Anzahl der Fütterungen in der Zeit von				
		4—20 Uhr	20—4 Uhr	4—20 Uhr	20—4 Uhr	
28./29. 5.	0—1	2	2	1	1	6
29./30. 5.	1—2	5	1	5	0	11
30./31. 5.	2—3	7	10	7	3	27
31. 5./1. 6.	3—4	6	2	2	7	17
1./2. 6.	4—5	4	2	8	7	21
2./3. 6.	5—6	2	7	17	7	33
3./4. 6.	6—7	5	4	13	10	32
4./5. 6.	7—8	10	5	22	10	47
		41	33	75	45	194

## 6. Ein Lebenslauf unter abgeänderten Stockverhältnissen.

Bei der Biene Nr. 107 hatte es bereits den Anschein, als würde sie ihre Arbeitseinteilung vornehmlich nach den Bedürfnissen des Volkes richten und das Alter nur als grobe Richtschnur für die Arbeitsfolge gelten lassen. Die Biene Nr. 211, die unter künstlich veränderten Bedingungen gehalten wurde, sollte dies noch deutlicher zeigen. Die Situation wurde hierbei aber nie so verändert, daß eine kritische Lage entstanden wäre wie beim Umstellungsversuch von RÖSCH (1930). Ich suchte im Gegenteil der Biene Nr. 211 die Lage so „bequem“ wie nur möglich zu machen; es wurde ihr praktisch alle Arbeit aus dem Wege geräumt, für die sie ihrem Alter nach zuständig gewesen wäre. So gab es in ihrem Stock in den ersten Lebenstagen so gut wie keine Möglichkeit zum Zellenputzen; die eine der beiden Waben war nämlich durch eine volle Honigwabe, die zweite durch eine Wabe mit viel offener Brut ersetzt worden. Am 3. Tag — also zu der Zeit, wo die Biene ins Brutpflegealter einrücken sollte — wurde die Brutwabe mit einer leeren Wabe ausgetauscht, so daß jetzt wieder keine Gelegenheit zur Brutpflege vorhanden war. Faulenzte diese Biene ihr ganzes Leben lang, oder suchte sie sich um jeden Preis betätigen zu können, auch wenn die gefundene Arbeit nicht zu ihrem Alter paßte?

Die Abb. 12 zeigt zunächst, daß die Biene in den ersten Tagen trotz aller Vorsichtsmaßnahmen Gelegenheit zum Zellenputzen fand; am Rand der Brutwabe und auf der Honigwabe waren schnell einige Pollen- und Honigzellen geleert worden, die dann sofort zum Bestiften vor-

werden mußten, lagen regellos über beide Waben verstreut. Nur 8 Brutzellen sind 2mal, eine weitere 3mal und eine letzte 4mal von der gleichen Biene mit Futter versehen worden.

bereitet wurden. Diese Betätigungsmöglichkeit war der Biene aber doch zu wenig und sie hat sich bereits vom 1. Tag an bei der Brutpflege beteiligt. Vom 3. Tag ab gab es neben etwas Bautätigkeit und Zellenputzen nur noch die wenigen Larvenzellen auf der Honigwabe zu versorgen und die auffallend hohen Säulen für Patrouillieren zeigen, mit welcher Hartnäckigkeit sich die Biene nach einem freien Arbeitsplatz umgesehen hat; so hat sie beispielsweise auf einem einzigen Patrouillengang 74 Zellen nacheinander inspiziert und mußte dann schließlich ohne Erfolg die Suche aufgeben. Eine gute Beschäftigungsmöglichkeit gab

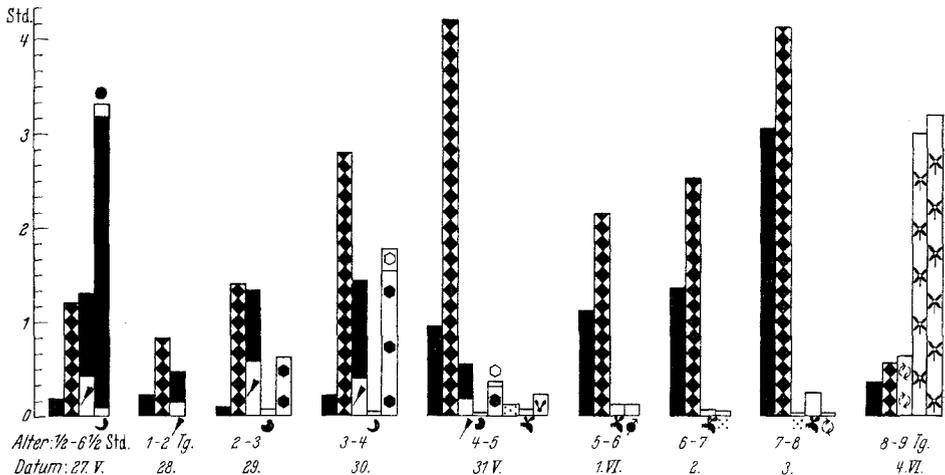


Abb. 12. Der Lebenslauf von Biene Nr. 211 unter abgeänderten Bedingungen.

es jetzt eigentlich nur noch im Außendienst und tatsächlich hat die Biene mit dem 8. Lebenstag schon, also 2 Wochen zu früh, ihren Innendienst beendet und hat am 9. Tag Nektar und Pollen von Akazien aus 1200 m Entfernung heimgebracht. Ein Mangel an Sammelbienen hat um diese Zeit keineswegs bestanden.

Aus der Lebensgeschichte der 3 angeführten Bienen geht ohne Zweifel hervor, daß das Alter wohl einen starken Einfluß auf die Arbeitsteilung der einzelnen Bienen haben kann, daß aber die letzte Entscheidung offenbar immer die jeweilige Situation im Volk gibt. Daraus muß man folgern, daß jede Biene zu jeder Zeit über die augenblickliche Lage „im Bilde“ ist. Wir brauchen hierbei nicht einen besonderen Weitblick von den einzelnen Bienen fordern, etwa so, daß jede Biene sich bewußt sei, daß auf der Baustelle soeben so und so viele Arbeiter überflüssig geworden sind und beim Zellenputzen etliche benötigt werden; durch das viele Herumpatrouillieren aller Bienen ist schon dafür gesorgt, daß ein leer gewordener Arbeitsplatz alsbald von einer patrouillierenden Biene entdeckt wird. Die Frage ist nur: woran erkennt die Biene

jedesmal, daß da oder dort eine Arbeit weiterzuführen ist? Eine leere, ungeputzte Zelle wird sie zum Säubern, eine halbgedeckelte Larvenzelle zum Deckeln veranlassen; eine schadhafte Wabenzelle, die man vorher absichtlich beschädigt hat, wird sie unverzüglich mit altem oder auch frischem Baumaterial ausbessern. Im einzelnen fehlt uns aber noch eine genaue Analyse solcher Anhaltspunkte, die den patrouillierenden Bienen das Signal zu einer bestimmten Tätigkeit geben.

Auch für die Brutbienen werden bestimmte Merkzeichen bereit stehen, woran sie erkennen, wann eine neue Fütterung erlaubt ist oder nicht. Wie schon erwähnt (S. 304), konnte ich eine bei den Wespen übliche Trophallaxis nicht beobachten. Jedoch weisen Vergleichsbeobachtungen an Weiselzellen darauf hin, daß die *Menge des noch vorhandenen Futtersaftes* als Auslöser in Frage kommen könnte. Im Schachtelkästchen haben die Bienen auch einmal eine Weiselzelle an die Glaswand angebaut; da verlief — zum mindesten vom 3. Larventag an — die Brutpflege ganz anders<sup>1</sup>: ohne lange Inspektion schütteten die Brutammen ihren Futtersaft in die Zelle, auch wenn noch soviel Futter bereits in der Weiselwiege aufgestapelt war. Während bei Arbeiterlarven eine Fütterung samt Inspektion im Mittel 50—60 sec dauerte, so hier nur 10—19 sec. Trotzdem war die aufgewendete Fütterungszeit insgesamt bei der Weisellarve um ein Vielfaches höher: am 4. Larventag je Stunde 580 sec gegenüber — wie aus Abb. 3 ersichtlich — 104 sec bei der Arbeiterlarve. Die vielen Inspektionen in der gewöhnlichen Larvenzelle mögen also mit dazu dienen, die Brutammen über die Menge des noch vorhandenen Futters zu orientieren<sup>2</sup>. Ob nicht doch auch von der Larve ein Anreiz zur Fütterung ausgeht, muß ich dahingestellt sein lassen. Ganz sicher ist aber immer auch die jeweilige Futterlage im Volk mit im Spiel: den Imkern ist es eine bekannte Tatsache, daß in guten Trachtzeiten die Larven viel tiefer im Futter schwimmen als in Hungerzeiten, wo man sie oft trocken liegen sieht.

Schließlich möchte ich noch darauf hinweisen, daß bei den Bienen auch die Möglichkeit besteht, sich *gegenseitig* darüber zu verständigen, wo momentan Arbeitsplätze frei stehen. Wenigstens für einen Fall konnte dies bisher nachgewiesen werden: Wenn eine Biene am Ende ihres Innendienstes angelangt ist, dann geht sie in der Regel nicht selbständig zur nächsten Etappe in der Arbeitskette über, sondern wartet darauf, bis sie von älteren Bienen zum Außendienst angeworben wird und von ihnen einen bestimmten Arbeitsplatz angewiesen bekommt. Da die Vorgänge beim Übergang zum Außendienst auch in anderer

<sup>1</sup> In dem geschilderten Fall wurde erst nach dem 2. Larventag das Weiselnäpfchen ausgebaut, nachdem ich das Völkchen weisellos gemacht hatte.

<sup>2</sup> Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Ammophila* (BAERENDS 1941): Nur bei Bedarf wird nach einer Inspektion mit einer Raupe neu verproviantiert.

Hinsicht interessierten, wurden hierüber gesonderte Untersuchungen angestellt.

7. *Die Regelung der Arbeitsteilung beim Übergang vom Innendienst zur Sammeltätigkeit.*

Das Überwechseln zum Außendienst und die damit verbundene Aufgabe, eine Trachtquelle ausfindig zu machen, bedeuten zweifellos den entscheidendsten, aber auch schwierigsten und gefährlichsten Arbeitsplatzwechsel im Leben einer Arbeiterin. Er wird den unerfahrenen Bienen durch Anweisungen von seiten älterer Sammelbienen weitgehend erleichtert.

Vom 31. 7. bis 3. 8. 49 wurden 390 frisch geschlüpfte und numerierte Bienen einem Beobachtungsstock zugesetzt und zunächst tagtäglich durch Stichproben daraufhin kontrolliert, ob sie nicht vor dem 20. Lebenstag schon zum Außendienst übergingen. Bei 17 Bienen war dies der Fall und diese schieden bei den kommenden Beobachtungen aus. Nach einer Schlechtwetterperiode wurde am 22. 8., wo die Markierten also alle ins normale Sammelalter vorgerückt waren, mit den eigentlichen Versuchen begonnen.

Von jeder Nummer wurde ein eigenes Karteiblatt angelegt und darauf in Dauerbeobachtungen alles vermerkt, was mit dem Außendienst zusammenhängen konnte: jeder Aufenthalt in der Nähe des Flugloches, alle An- und Abflüge, jeder Umgang mit Tänzerinnen, erfolglose Ausflüge und Trachtflüge. Beobachtet wurde jeden Tag ohne Pause von Beginn des allgemeinen Flugbetriebes am Morgen bis zu dessen Abflauen am Abend<sup>1</sup>. Da vor allen Dingen interessierte, welche Wirkung die *Tänze* auf unsere gezeichneten Bienen haben würden, wurde der Fluglochkeil immer so gestellt, daß alle Trachtbienen auf der Wabenseite, wo der Beobachter saß, aus- und einfliegen mußten; somit waren praktisch alle Tänze der Beobachtung zugänglich. Infolge der vorgerückten Jahreszeit und der damit verbundenen spärlichen Tracht verschob sich bei den meisten Bienen das Sammelalter um viele Tage (s. Tabelle 5—9), so daß nicht alle mit einem Schub zum Außendienst übergingen und dadurch die Beobachtungen weitgehend aufgelockert waren; durchschnittlich brauchten je Tag nur 7 Neulinge in die Kartei aufgenommen werden.

Schon bei den Bienen Nr. 107 und 211 hatte ich zu meiner Überraschung feststellen müssen, daß sie nach Beendigung des Innendienstes nicht etwa eiligst ihre ersten Erkundungsflüge auf Tracht unternommen haben, sondern im Gegenteil um diese Zeit ganz besonders träge im Stock herumgessenen sind; auffallend war ferner, daß sie mehr und mehr

<sup>1</sup> Frl. Dr. H. KNAFFL, die mich bei den täglichen Beobachtungen abgelöst hat, sei für ihre wertvolle Mithilfe von Herzen gedankt!

auf dem „Tanzboden“ (vgl. KÖRNER 1940) in der Nähe des Flugloches anzutreffen waren und sich sofort für eine Tänzerin interessierten, wenn sie zufällig einer solchen begegneten<sup>1</sup>. War dies geschehen, dann war von diesem Augenblick an das Verhalten der Bienen wie umgewandelt: mit steigender Erregtheit suchten sie die Tänzerinnen zu

Tabelle 5. Verzeichnis jener Sammelbienen, die ihre erste Tracht als „Suchbienen“, d. h. ohne vorhergehende Alarmierung durch eine Tänzerin aufgefunden haben.

Biene Nr.	Lage der Trachtquelle (soweit angekündigt)	Art der Tracht	Alter beim 1. Sammelflug in Tagen
67	—	gelber Pollen*	31
101	O 3000 m	Nektar	29
211	—	Nektar	41
235	—	orange Pollen	29
239	S 750 m	Nektar	28
306	—	graugrüner Pollen	21
379	SO 1200 m	gelber Pollen	26
234	NNW 800 m	schwarzbrauner Pollen	25

Außerdem wäre aus Tabelle 9 die Biene Nr. 208 hier einzusetzen.

\* Anmerkung zu Tabellen 5—9: Frl. Dr. H. KNAFFL hat an Kontrollbienen aus dem gleichen Volk laufend Pollenanalysen mit den gesammelten Höschen durchgeführt; mit ihrer gütigen Erlaubnis darf ich die hier interessierenden Punkte anführen:

Farbe der Pollenhöschchen	Zugehörige Trachtpflanze
Weißgelb . . . . .	Nachtkerze (Oenothera)
Braunschwarz . . . . .	Weiderich (Lythrium)
Gelb . . . . .	Wegerich (Plantago) und unbestimmt
Orangerot . . . . .	Königskerze (Verbascum nigrum)
Orange . . . . .	Rindsauge (Buphtalmum) oder Habichtskraut (Hieracium)
Grünlich-weißgelb . . . . .	Schneebeere (Symphoricarpus)

verfolgen, und wenn die Tänze mit einiger Lebhaftigkeit andauerten, starteten sie über kurz oder lang (s. unten) zum 1. Trachtflug.

159 von den 390 gezeichneten Bienen haben wir in der Zeit vom 22. 8. bis 11. 9. als junge Feldbienen in unsere Kartei aufnehmen können; davon haben 150 so wie eben geschildert ihren Außendienst auf eine Anweisung älterer Trachtbienen hin, d. h. auf Grund einer Alarmierung durch eine Tänzerin aufgenommen. Nur bei 9 Bienen haben wir vor ihrem 1. Trachtflug keine Tanzverfolgung feststellen können. Sie allein wären also als Suchbienen anzusprechen, die selbständig eine Trachtquelle ausfindig gemacht haben (Tabelle 5).

Es ist nun nicht so, daß sich eine alte Stockbiene sofort nach ihrer 1. Tanzverfolgung (TV) zum Abflug zurechtmachen würde. Es kann

<sup>1</sup> Ganz junge Stockbienen suchen demgegenüber bei einem Zusammenstoß mit einer Tänzerin fluchtartig das Weite.

Stunden, unter Umständen, wenn nur sehr matt und selten getanzt wird, Tage dauern, bis die Biene endlich alarmiert ist und abfliegt. Warum gerade bei diesen angehenden Feldbienen die Alarmierung so zögernd gelingt, hat seinen Grund darin, daß es bei ihnen immer eine gute Zeit dauert, bis sie es fertigbringen, einer Tänzerin ohne Unterbrechung nachzurennen. Sie benehmen sich am Anfang ausgesprochen unbeholfen und lassen sich sehr leicht von dem übrigen Tanzgefolge zur Seite drängen, so daß sie immer wieder den Kontakt mit der

Protokollauszug: Biene Nr. 251.  
(Erste Tanzverfolgung.)

Tag	Zeit	Richtungs- und Entfernungsangabe der verfolgten Tänzerin (nach v. FRISCH 1948)	Die von der Tänzerin heimgebrachte Tracht	Bemerkung
1. 9.	14 <sup>44</sup>	NO 800 m	schwarzbrauner Pollen	
3. 9.	12 <sup>15</sup>	W 300 m	Nektar	
	12 <sup>55</sup>	NNO 300 m	schwarzbrauner Pollen	
	12 <sup>58</sup>	SSO 1900 m	schwarzbrauner Pollen	
	14 <sup>50</sup>	NO 800 m	Nektar	
	15 <sup>05</sup>	NO 800 m	Nektar	
4. 9.	8 <sup>05</sup>	Rundtanz	gelber Pollen	
	8 <sup>20</sup>	W 300 m	Nektar	
	8 <sup>27</sup>	WNW 3500 m	weißgelber Pollen	
	8 <sup>47</sup>	SO 800 m	grauer Pollen	Abflug (erfolglos)
	9 <sup>16</sup>	W 100 m	Nektar	
	10 <sup>10</sup>	W 200 m	Nektar	
	10 <sup>30</sup>	W 200 m	Nektar	
	10 <sup>52</sup>	OSO 1400 m	Nektar	Abflug
	15 <sup>05</sup>	Erster Sammelflug:	Nektar	

Tänzerin verlieren. Besondere Schwierigkeiten scheint ihnen jeweils der Moment zu machen, wo die Tänzerin — am Endpunkt ihres Schwänzellaufes angelangt — in einem raschen Halbbogen Kehrt macht, um an die Ausgangsstelle ihrer Schwänzelaachse zurückzukehren. Die erfahrenen Bienen vermögen diese Wendung ohne irgendeine Stockung mitzumachen, aber unseren Anfängerinnen passierte es immer wieder, daß sie während der Kehrtwendung einen Moment zu lange auf dem alten Punkt stehen blieben und so im nächsten Augenblick Kopf gegen Kopf zur Tänzerin standen und dadurch beim nachfolgenden Schwänzler von der Tänzerin oder ihrem Gefolge abgedrängt wurden.

Auf einen Punkt, in dem sich das Verhalten der jungen Feldbienen von dem älterer Trachtbienen unterscheidet, sei noch besonders hingewiesen: eine ältere Sammelbiene läßt sich nur durch Tänzerinnen ihrer eigenen Sammelgruppe alarmieren (KÖRNER 1940). Unsere gezeichneten Bienen trafen aber zunächst noch keine Auswahl; sie folgten jedem Tanz, der ihnen gerade in den Weg kam. Es war nicht nur

gleichgültig, ob es sich um eine Nektar- oder Pollentänzerin handelte, ob die Pollenhöschen das eine Mal gelb, das andere Mal schwarzbraun oder orangerot waren, es kümmerte sie auch nicht, ob die eine Tänzerin in nächster Nähe oder die andere weit entfernt gesammelt hatte. Wie schnell die Bindung an einen bestimmten Tanz erfolgte, hing lediglich davon ab, ob die Biene kurz nacheinander mit gleichartigen Tänzen in Fühlung kam — dann erfolgte die Bindung und gleichzeitig eine

*Protokollauszug: Biene Nr. 19.*  
(Erste Tanzverfolgung.)

Tag	Zeit	Richtungs- und Entfernungsangabe der verfolgten Tänzerin	Die von der Tänzerin heimgebrachte Tracht	Bemerkung
1. 9.	9 <sup>09</sup>	O 500 m	gelber Pollen	Abflug (erfolglos)
	9 <sup>40</sup>	O 500 m	gelber Pollen	
	10 <sup>04</sup>	O 500 m	gelber Pollen	
	11 <sup>50</sup>	O 500 m	gelber Pollen	Abflug
	12 <sup>00</sup>	OSO 1200 m	gelber Pollen	
	13 <sup>04</sup>	Erster Sammelflug: gelber Pollen		

*Protokollauszug: Biene Nr. 57.*  
(Erste Tanzverfolgung.)

Tag	Zeit	Richtungs- und Entfernungsangabe der verfolgten Tänzerin	Die von der Tänzerin heimgebrachte Tracht	Bemerkung
1. 9.	9 <sup>53</sup>	OSO 800 m	gelber Pollen	Tanzverfolgung laufend bis 10 <sup>03</sup> , dann Abflug (erfolglos) Abflug
	10 <sup>51</sup>	OSO 800 m	gelber Pollen	
	12 <sup>30</sup>	Erster Sammelflug: gelber Pollen		

Alarmierung rasch, oder ob sie jedesmal mit einer anderen Tänzerin bekannt wurde — dann glückte eine Alarmierung erst viel später. Die nachfolgenden Protokollauszüge sollen Beispiele bringen für eine langsam (Biene Nr. 251) und für eine schnell erfolgte Alarmierung (Biene Nr. 19 und 57).

Die entscheidende Frage war nun, ob unsere gezeichneten Bienen wirklich die Tracht heimbrachten, die ihre „Vortänzerinnen“ gesammelt hatten; denn damit konnte erst bewiesen werden, ob die ersten TV in der Tat wegweisend für die jungen Feldbienen oder nur von allgemein alarmierender Wirkung gewesen waren.

Von den 150 registrierten Bienen, die auf eine TV hin ausgeflogen waren, haben 91 während unserer Beobachtungsperiode Nektar oder Pollen heimgebracht. Von den restlichen 59 Bienen sind 29 bereits auf

Tabelle 6. Verzeichnis jener Sammelbienen, die nach ihren ersten TV die gleiche Tracht wie ihre Vortänzerin heimgebracht haben und außerdem durch ihren eigenen Tanz die Lage ihres Futterplatzes angezeigt haben.

Biene Nr.	Lage der Trachtquelle		Art der Tracht	Lage der Trachtquelle		Art der Tracht	Alter beim 1. Sammelflug in Tagen
	von der Vortänzerin			von der alarmierten Sammlerin			
35	O	500 m	orangeroter Pollen	O	1200 m	orangeroter Pollen	23
232	OSO	800 m	orangeroter Pollen	SO	800 m	orangeroter Pollen	28
13	O	800 m	gelber Pollen	OSO	?	gelber Pollen	32
170	NNW	400 m	desgl.	NNW	700 m	desgl.	23
343	SO	1400 m	„	SSO	1800 m	„	28
346	OSO	800 m	„	OSO	1200 m	„	29
365	SSW	300 m	„	SSW	400 m	„	20
19	OSO	1200 m	„	O	1200 m	„	32
57	OSO	800 m	„	O	1200 m	„	32
18	N	800 m	schwarzbrauner Pollen	N	500 m	schwarzbrauner Pollen	30
130	O	800 m	desgl.	O	?	desgl.	38
142	SSO	3000 m	„	SSW	1500 m	„	28
274	NNW	800 m	„	N	?	„	35
399	NNO	800 m	„	NNO	800 m	„	33
22	WNW	300 m	Nektar	WNW	300 m	Nektar	34
24	S	500 m	„	S	1000 m	„	37
110	SSO	1900 m	„	SSO	1900 m	„	35
112	NW	250 m	„	NW	250 m	„	36
131	NO	500 m	„	NO	500 m	„	37
321	S	800 m	„	S	?	„	38
159	Rundtanz		„	NNW	300 m	„	33
165	W	300 m	„	W	300 m	„	37
178	SW	300 m	„	SW	500 m	„	35
215	W	250 m	„	WSW	500 m	„	35
220	S	500 m	„	S	250 m	„	37
241	NO	500 m	„	NO	?	„	36
251	OSO	1400 m	„	OSO	?	„	34
260	NNW	250 m	„	NW	250 m	„	26
283	SO	500 m	„	SSO	500 m	„	36
347	OSO	250 m	„	OSO	250 m	„	24
354	SW	300 m	„	SW	800 m	„	34
371	N	250 m	„	N	250 m	„	25
397	WNW	100 m	„	Rundtanz		„	33
398	Rundtanz		„	Rundtanz		„	33

Aus Tabelle 9 wären ferner noch die Bienen Nr. 90, 102, 163, 169, 184, 204, 259 und 345 hier einzureihen.

ihren ersten Ausflügen verunglückt und nicht mehr heimgekommen, während 30 erst kurz vor Beendigung des Versuches zum Außendienst übergegangen waren und ich somit die ersten Trachtflüge nicht mehr abwarten konnte.

79 von den 91 erfolgreichen Sammelbienen haben die gleiche Tracht nach Hause gebracht wie ihre Vortänzerinnen (Tabelle 6 und 7). Davon haben 42 zusätzlich durch ihre eigenen Tänze angezeigt, daß die Richtung und ungefähr auch die Entfernung (s. S. 331) ihrer ersten

Tabelle 7. Verzeichnis jener jungen Sammelbienen, die zwar die gleiche Tracht wie ihre Vortänzerin heimgebracht haben, aber nicht durch einen eigenen Tanz die Lage ihrer Trachtquelle angegeben haben.

Biene Nr.	Lage der Trachtquelle		Art der Tracht	Lage der Trachtquelle		Art der Tracht	Alter beim 1. Sammelflug in Tagen
	von der Vortänzerin			von der alarmierten Sammelbiene			
133	SO	800 m	orangeroter Pollen	—	—	orangeroter Pollen	27
214	SSO	500 m	desgl.	—	—	desgl.	28
296	OSO	500 m	„	—	—	„	26
26	ONO	400 m	gelber Pollen	—	—	gelber Pollen	24
145	SSW	?	desgl.	—	—	desgl.	40
181	O	1300 m	„	—	—	„	38
207	O	800 m	„	—	—	„	30
222	SO	500 m	„	—	—	„	29
49	O	800 m	weißgelber Pollen	—	—	weißgelber Pollen	32
64	WSW	500 m	desgl.	—	—	desgl.	30
120	O	1400 m	„	—	—	„	33
179	OSO	1400 m	„	—	—	„	32
65	NO	800 m	schwarzbrauner Pollen	—	—	schwarzbrauner Pollen	32
144	NO	800 m	desgl.	—	—	desgl.	32
203	N	500 m	„	—	—	„	35
219	SSO	800 m	„	—	—	„	26
273	N	800 m	„	—	—	„	31
290	NNO	800 m	„	—	—	„	31
30	SW	300 m	Nektar	—	—	Nektar	39
94	SSW	300 m	„	—	—	„	36
177	N	200 m	„	—	—	„	35
209	NNW	300 m	„	—	—	„	35
309	N	300 m	„	—	—	„	33
316	NW	200 m	„	—	—	„	22
367	W	300 m	„	—	—	„	35

Ferner wären aus Tabelle 9 die Bienen Nr. 21, 36, 78, 79, 111, 128, 129, 137, 175, 273, 287 und 359 hier einzureihen.

Tabelle 8. Verzeichnis jener Sammelbienen, deren erste Tracht nicht mit derjenigen ihrer Vortänzerin übereinstimmte.

Biene Nr.	Lage der Trachtquelle		Art der Tracht	Lage der Trachtquelle		Art der Tracht	Alter beim 1. Sammelflug in Tagen
	von der Vortänzerin			von der alarmierten Sammelbiene			
43	OSO	3000 m	gelber Pollen	N	300 m	Nektar	30
33	Rundtanz		orange Pollen	—	—	„	22
45	O	300 m	Nektar	—	—	schwarzbrauner Pollen	36
92	W	1900 m	weißgelber Pollen	S	3000 m	Nektar	35
116	N	500 m	schwarzbrauner Pollen	—	—	„	27
119	S	3000 m	Nektar	W	1600 m	weißgelber Pollen	33
153	NNO	3000 m	„	NO	?	gelber Pollen	30
154	NO	300 m	grauer Pollen	NNO	300 m	gelber Pollen	22
173	SSO	1400 m	gelber Pollen	—	—	schwarzbrauner Pollen	32
237	Rundtanz		orange Pollen	—	—	Nektar	37

Die Bienen Nr. 238 und 373 aus Tabelle 9 wären ebenfalls hier einzureihen.

Trachtquelle dort lagen, wohin sie durch den Tanz eingewiesen worden waren (Tabelle 6). Nur die 12 in Tabelle 8 aufgeführten Bienen haben andere Tracht heimgebracht als ihre Tänzerinnen. Von diesen letzteren haben aber nur 4 mit Bestimmtheit anderswo gesammelt, nämlich Nr. 43, 92, 119 und 238. Die Bienen Nr. 153 und 154 haben zwar andersfarbige Höschchen heimgebracht, aber ihre Tänze stimmten weitgehend mit denen ihrer Vortänzerinnen überein; sie haben wohl in der Nähe der angekündigten Stelle eine andere Tracht gefunden. Bei Nr. 33 und 237 endlich konnten wir ganz sicher nachweisen, daß ihr Sammelplatz mit dem ihrer Vortänzerinnen identisch war; wir sind, da sie von Rundtänzerinnen alarmiert worden waren, auf Suche gegangen und haben sie in der Nähe auf *Hieracium* gefunden, wo sie allerdings nicht wie ihre Vortänzerinnen den orangefarbenen Pollen, sondern Nektar sammelten. Bei den Bienen Nr. 45, 173, 116 und 373, die nicht getanzt haben, ist es nicht zu entscheiden, ob ihr Sammelplatz völlig anders lag als der ihrer Vortänzerinnen.

In Tabelle 6 ist bei einigen Tänzen nur die Richtung angegeben und für die Entfernung ein „?“ eingesetzt; das bedeutet, daß die betreffende Biene nur ein einziges Mal und dabei so matt getanzt hat, daß wir lediglich die Richtungsangabe erkennen, aber nicht mit der Stoppuhr den Rhythmus festhalten konnten. Weiterhin weicht die Entfernungsangabe der gezeichneten Bienen von der ihrer Vortänzerinnen öfters in der Weise ab, daß sie größere Entfernungen angeben. Entweder sind diese Bienen wirklich weiter geflogen oder aber sie haben auf ihren ersten Sammelflügen noch nicht den aller kürzesten Weg zum Futterplatz gefunden; außerdem kamen uns die ersten Tänze, die ja mit Sicherheit die ersten im Leben dieser Bienen und im übrigen durchaus normal waren, etwas zaghaft vor, so daß sich auch dadurch der Rhythmus möglicherweise verlangsamt hat.

RÖSCH hatte angenommen, die jungen Feldbienen müßten, bevor sie die Tänze ihrer Kameradinnen verstehen könnten, zunächst selbst getanzt haben; die geschilderten Beobachtungen würden eher das Gegenteil vermuten lassen. Daß die jungen Sammlerinnen aber auch dann richtig zu tanzen verstehen, wenn sie selber vorher in ihrem Leben nie mit einer Tänzerin in Fühlung gekommen sind, hat ein Versuch gezeigt, wo ein kleines Völkchen nur aus frischgeschlüpften Bienen zusammengesetzt worden war und wo dafür gesorgt war, daß nie von anderswoher eine ältere Biene zugeflogen kam; auch da tanzten die jungen Sammelbienen, die schon nach 7 Tagen mit Tracht heimkamen, sehr lebhaft und mit merklichem Erfolg.

Das Ergebnis dieser Untersuchungen mag überraschen. Man möchte mit RÖSCH (1925) meinen, bei der ausgeprägten Blumenstetigkeit und

Ortstreue der Sammelbienen sollten gerade die jungen Feldbienen, die sich noch an keine bestimmte Tracht gebunden haben, berufen sein, als Suchbienen neue Futterquellen ausfindig zu machen. Wenn man aber bedenkt, daß jeden Tag etwa 1000 Jungbienen schlüpfen und somit nach 3 Wochen tagtäglich an die 1000 junge Sammelbienen bereitstehen, dann wird es verständlich, daß da nicht alle als Suchbienen auszuziehen brauchen; dies um so weniger, als KNAFFL (noch unveröffentlicht) gefunden hat, daß ein Volk immer nur verhältnismäßig wenig Trachtplätze befliegt. Würden alle angehenden Sammelbienen als Suchbienen ausziehen, dann würden ohne Zweifel viele Futterplätze ein 2. und 3. Mal von stockeigenen Bienen „entdeckt“. Schneller und sicherer ist der Weg über eine Alarmierung durch die Tänzerinnen, zumal damit auch die Garantie gegeben ist, daß zum ausgiebigsten Trachtgebiet auch der größte Nachschub gelockt wird.

Ergänzend sei mitgeteilt, daß auch der *Trachtwechsel* bei den älteren Sammelbienen in vielen, wenn nicht in den meisten Fällen auf Grund einer vorausgegangenem TV vor sich geht. In 19 von 30 Fällen konnten wir dies konstatieren (Tabelle 9). Bei den Bienen in Tabelle 9, die ohne TV ihre Tracht gewechselt haben, besteht zum Teil die Möglichkeit, daß sich ihr Trachtwechsel nur auf eine andere Futterpflanze am alten Sammelplatz bezog (Nr. 137, 204, 238, 273, 287 und 345). Bei Nr. 137 und 287 erschien dies sehr wahrscheinlich, denn diese beiden Bienen haben nicht nur an mehreren Tagen den gleichen Trachtwechsel vollzogen, sondern haben ein paarmal vom gleichen Sammelflug zweierlei Tracht in ihren doppelfarbigen Höschchen heimgebracht, wobei die obliegende Hälfte des Höschchens jeweils der 1. Tracht, die darunterliegende also am Schluß gesammelte Hälfte, der 2. Tracht entsprach. Man darf wohl annehmen, daß diese Bienen, nachdem der orangerote Pollen ausgegangen war, gleich in der Nähe orange Pollen gefunden und gehösel haben, denn es ist nicht sehr wahrscheinlich, daß sie mit dem halbgefüllten Höschchen noch einen sehr weiten Suchflug unternommen haben.

Über das Wesen der Suchbiene hat bereits v. ÖTTINGEN (1949) sehr eingehende Untersuchungen angestellt. Auch sie hat, wenn auch auf ganz anderem Weg, gefunden, daß nur eine verschwindend kleine Anzahl unter den Trachtbienen als Suchbienen anzusprechen sind, und bei einem Versuch, wo jungen Feldbienen die Wahl frei gestellt war, sich durch Tänzerinnen an einen künstlichen Futterplatz locken zu lassen oder als Suchbienen einen aufgestellten Blumenstrauß anzufliegen, zeigte sich, daß unter den wenigen Suchbienen am Blumenstrauß (5,3% aller Sammelbienen) der überwiegende Anteil nicht den jungen unerfahrenen Feldbienen, sondern alten erfahrenen Sammlerinnen zukam. Dies alles steht in schönstem Einklang zu unseren Ergebnissen.

Tabelle 9. *Folgende Trachtbienen haben während der Beobachtungsperiode nach ihren ersten Sammelflügen die Tracht ein- oder mehrfach gewechselt.*

Biene Nr.	Lage der Trachtquelle		Art der Tracht		Alter beim 1. Sammelflug
	von der Vortänzerin	von der alarmierten Sammelbiene	von der Vortänzerin	Art der Tracht	
21	O 1400 m S 1900 m NO 300 m NO 200 m NNO 1600 m W 3000 m SSW 500 m Rundtanz NNO 200 m Rundtanz	S 2000 m NO 300 m	weißgelber Pollen Nektar schwarzbrauner Pollen Nektar weißgelber Pollen gelber Pollen gelber Pollen orange Pollen orange Pollen gelber Pollen gelber Pollen	weißgelber Pollen Nektar schwarzbrauner Pollen Nektar weißgelber Pollen gelber Pollen orange Pollen Nektar orange Pollen gelber Pollen weißgelber Pollen graugrüner Pollen Nektar gelber Pollen schwarzbrauner Pollen orange Pollen gelber Pollen Nektar orange-roter Pollen Nektar orange Pollen Nektar gelber Pollen und Nektar orange-roter Pollen orange-roter Pollen	32 26 29 22 24 36 26 27 35 29
36	W 500 m W 500 m	—	— Nektar	— Nektar	(1. Tracht) (2. Tracht)
78	W 3000 m SSW 500 m Rundtanz NNO 200 m Rundtanz N 500 m W 500 m	—	weißgelber Pollen gelber Pollen gelber Pollen orange Pollen orange Pollen gelber Pollen gelber Pollen	weißgelber Pollen gelber Pollen gelber Pollen orange Pollen orange Pollen weißgelber Pollen graugrüner Pollen	(1. Tracht) (2. Tracht) (1. Tracht) (2. Tracht) (1. Tracht) (2. Tracht) (3. Tracht)
79	W 3000 m SSW 500 m Rundtanz NNO 200 m Rundtanz N 500 m W 500 m	—	weißgelber Pollen gelber Pollen gelber Pollen orange Pollen orange Pollen gelber Pollen gelber Pollen	weißgelber Pollen gelber Pollen gelber Pollen orange Pollen orange Pollen weißgelber Pollen graugrüner Pollen	(1. Tracht) (2. Tracht) (1. Tracht) (2. Tracht) (3. Tracht) (1. Tracht) (2. Tracht)
90	W 500 m W 500 m	—	— Nektar	— Nektar	24 36
102	W 300 m	W ?	— Nektar	— Nektar	(1. Tracht) (2. Tracht)
111	N 800 m Rundtanz NNO 500 m NNW 300 m NNW 300 m O 500 m WSW 300 m O 500 m SO 1900 m NW 300 m NO 300 m	NNW 300 m W ? NW 500 m	schwarzbrauner Pollen orange Pollen gelber Pollen Nektar orange-roter Pollen Nektar orange Pollen Nektar gelber Pollen orange-roter Pollen	schwarzbrauner Pollen orange Pollen gelber Pollen Nektar orange-roter Pollen Nektar orange Pollen Nektar gelber Pollen und Nektar orange-roter Pollen orange-roter Pollen	26 27 35 29
128	O 500 m WSW 300 m O 500 m SO 1900 m NW 300 m NO 300 m	NNW 300 m W ? NW 500 m	orange-roter Pollen Nektar Nektar orange Pollen Nektar gelber Pollen orange-roter Pollen	orange-roter Pollen Nektar Nektar orange Pollen Nektar gelber Pollen und Nektar orange-roter Pollen orange-roter Pollen	27 35 29
129	O 500 m SO 1900 m NW 300 m NO 300 m	NNW 300 m W ? NW 500 m	orange-roter Pollen Nektar Nektar orange Pollen Nektar gelber Pollen orange-roter Pollen	orange-roter Pollen Nektar Nektar orange Pollen Nektar gelber Pollen und Nektar orange-roter Pollen orange-roter Pollen	27 35 29
137	W 300 m W 300 m	NNW 300 m W ? NW 500 m	orange-roter Pollen Nektar Nektar orange Pollen Nektar gelber Pollen orange-roter Pollen	orange-roter Pollen Nektar Nektar orange Pollen Nektar gelber Pollen und Nektar orange-roter Pollen orange-roter Pollen	27 35 29

Tabelle 9. (Fortsetzung.)

Biene Nr.	Lage der Trachtquelle		Art der Tracht		Lage der Trachtquelle		Art der Tracht		Alter beim 1. Sammel- flug
	von der Vortänzerin		von der Vortänzerin		von der alarmerierten Sammelbiene		von der alarmerierten Sammelbiene		
163	SSW	200 m	gelber Pollen	gelber Pollen	SSW	500 m	gelber Pollen	(1. Tracht)	24
	—	—	—	—	S	500 m	Nektar	(2. Tracht)	
	—	—	—	—	—	—	orange Pollen und Nektar	(3. Tracht)	
169	OSO ?	—	gelber Pollen	gelber Pollen	OSO	350 m	gelber Pollen	(1. Tracht)	22
	OSO	1900 m	Nektar	Nektar	—	—	Nektar	(2. Tracht)	
175	OSO	1400 m	gelber Pollen	gelber Pollen	—	—	gelber Pollen	(1. Tracht)	35
	OSO	300 m	Nektar	Nektar	—	—	Nektar	(2. Tracht)	
184	N	100 m	orange Pollen	orange Pollen	Rundtanz	—	orange Pollen	(1. Tracht)	22
	SSO	1800 m	schwarzbrauner Pollen	schwarzbrauner Pollen	—	—	schwarzbrauner Pollen	(2. Tracht)	
204	NO	800 m	schwarzbrauner Pollen	schwarzbrauner Pollen	NO	800 m	schwarzbrauner Pollen	(1. Tracht)	33
	—	—	—	—	—	—	gelber Pollen	(2. Tracht)	
208	N	300 m	schwarzbrauner Pollen	schwarzbrauner Pollen	S	150 m	gelber Pollen	(1. Tracht)	21
	S	500 m	Nektar	Nektar	N	?	schwarzbrauner Pollen	(2. Tracht)	
238	—	—	—	—	OSO	1600 m	schwarzbrauner Pollen	(1. Tracht)	23
	—	—	—	—	—	—	gelber Pollen	(2. Tracht)	
259	NW	300 m	Nektar	Nektar	NW	500 m	gelber Pollen	(1. Tracht)	29
	—	—	—	—	—	—	Nektar	(2. Tracht)	
273	N	800 m	schwarzbrauner Pollen	schwarzbrauner Pollen	—	—	weißgelber Pollen	(1. Tracht)	31
	—	—	—	—	—	—	schwarzbrauner Pollen	(2. Tracht)	
287	SO	500 m	orangeroter Pollen	orangeroter Pollen	—	—	orange Pollen	(1. Tracht)	26
	—	—	—	—	—	—	orange Pollen und orangeroter Pollen	(1. Tracht)	
	—	—	—	—	—	—	orange Pollen und weißgelber Pollen	(2. Tracht)	
345	W	500 m	weißgelber Pollen	weißgelber Pollen	W	500 m	orangeroter Pollen	(1. Tracht)	22
	—	—	—	—	—	—	weißgelber Pollen	(2. Tracht)	
359	WSW	300 m	Nektar	Nektar	—	—	Nektar	(1. Tracht)	31
	O	1400 m	gelber Pollen	gelber Pollen	—	—	gelber Pollen	(2. Tracht)	
	O	500 m	orangegegelber Pollen	orangegegelber Pollen	—	—	orangegegelber Pollen	(1. Tracht)	21
	N	500 m	Nektar	Nektar	—	—	orange Pollen	(1. Tracht)	
	N	800 m	schwarzbrauner Pollen	schwarzbrauner Pollen	N	300 m	schwarzbrauner Pollen	(2. Tracht)	

### 8. Die Arbeitsteilung bei den Sammelbienen.

Es liegen einige Beobachtungen vor (GERSTUNG 1921, BUTLER 1949 und RIBBANDS 1950), die dafür sprechen, daß auch bei den Sammelbienen eine altersgebundene Arbeitsteilung bestehe; nach BUTLER und RIBBANDS sollen bei Beginn des Außendienstes zuerst Pollen und dann Nektar, nach GERSTUNG zuerst ebenfalls Pollen, dann Nektar und am Ende Wasser eingetragen werden. Aber BUTLER und RIBBANDS selbst nehmen an, daß die angegebene Reihenfolge nicht unbedingt gelte. Von unseren 100 erfolgreichen jungen Sammelbienen haben 32 *Nektar als 1. Tracht* eingetragen (Tabellen 5—9), und die Tatsache, daß sich diese jungen Feldbienen durch die Tänze sowohl der Pollen- als auch der Nektarsammler alarmieren ließen, spricht eher dafür, daß sich die Wahl: ob Pollen-, ob Nektartracht ganz nach dem *Bedürfnis* des Volkes richtet; wenn nicht hiernach, so zum mindesten nach dem *Trachtangebot*.

Einen klaren Entscheid darüber, ob das Alter der Bienen, das Bedürfnis im Volk oder das jeweilige Trachtangebot ausschlaggebend für die Wahl der Tracht sei, sollten folgende Versuche bringen: Bei 2 Völkern wurden periodisch bei Flugwetter am Flugloch die anfliegenden Pollen- und Nektarsammler gezählt; jedoch nicht alle miteinander, sondern nur die, die von einer einzigen Trachtpflanze gesammelt hatten; ich wählte die Sammler von der Roßkastanie. Von da konnten sie sowohl Pollen als auch Nektar holen, und ich nützte den günstigen Umstand, daß man die Kastaniensammler ohne jede künstliche Markierung sofort erkennt: die Pollensammler an ihren charakteristischen rotbraunen Höschen, die Nektarsammler dadurch, daß sie um und um graubraun bestäubt sind. Im Versuch wurde dem einen der beiden Völker eine Pollenfalle vor das Flugloch gesetzt, in der den meisten Pollensammlern die Höschen abgestreift wurden; dadurch mußte in dem betreffenden Volk sehr bald ein starker Pollenmangel eintreten. Würden die Bienen darauf durch verstärktes Polleneintragen reagieren?

Es mag allgemein befremden, daß die Bienen von der Kastanie nicht grundsätzlich Nektar *und* Pollen bei jedem Sammelflug gleichzeitig eintragen. Warum lassen die Pollensammler den hochwertigen Nektar (BEUTLER 1930) einfach liegen und wie kommt es, daß die Nektarsammler beim Flug von einer Blüte zur anderen nicht schnell die Höselbewegung machen, sondern daheim im Stock ihr dicht bepudertes Haar Kleid, wie wenn es verunreinigt wäre, ausbürsten? Dies alles ist um so erstaunlicher, als es Sammelbienen gibt, auch solche von der Kastanie, die wirklich Nektar *und* Pollen auf dem gleichen Sammelflug mitnehmen. Hierzu wird weiter unten (S. 337) noch einiges zu sagen sein.

Die Abb. 13 soll zeigen, daß das Volk, dem seit 2. 5. eine Pollenfalle vorgesetzt war, im Verhältnis weit mehr Pollensammler von der

Roßkastanie aufzuweisen hatte als das Normalvolk. Da die Zählungen immer gleichzeitig an beiden Völkern und zwar jeweils einmal vormittags und einmal nachmittags stattfanden, kann man nicht einwenden, die Kastanienblüten hätten im einen Fall keinen Nektar oder im anderen

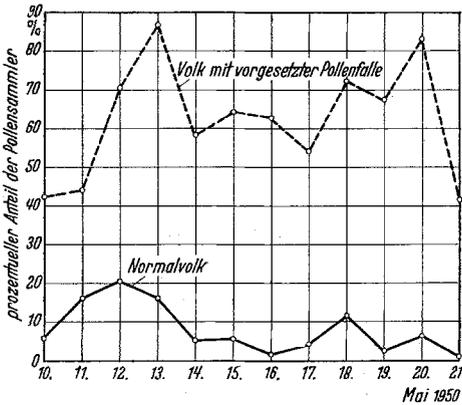


Abb. 13. Aufteilung der Sammelbienen von der Roßkastanie in Pollen- und Nektarsammler unter normalen Verhältnissen und bei Pollenmangel. (Dem einen Volk war seit 2. 5. eine Pollenfalle vorgesetzt.)

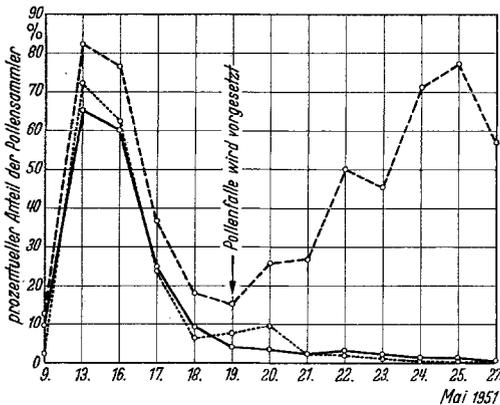


Abb. 14. Trachtbienen von der Roßkastanie: Einfluß verschiedener Witterungsverhältnisse auf die Wahl der Tracht bei 3 Normalvölkern.

die Höhe — es war auf natürlichem Weg in den Stöcken ein Pollenmangel entstanden. Erst mit der am 16. 5. beginnenden und dann durchgreifenden Schönwetterlage ging das Interesse für den Pollen wieder zurück. Daß er aber immer noch hätte gesammelt werden können, zeigt jenes Volk, dem am 19. 5. wieder eine Pollenfalle vorgesetzt wurde und das von dem Tag an zusehends mehr Pollensammler ausschickte.

keinen Pollen geliefert.

Der Versuch wurde im folgenden Jahr in etwas abgeänderter Form wiederholt (Abb. 14). Diesmal ersetzte zunächst das schlechte Wetter voll und ganz die Pollenfalle.

Die ersten Zählungen am 9. 5. an 3 normalen und vollkommen ungestörten Völkern ergaben zuerst den vom Vorjahr gewohnten niedrigen Anteil der Pollensammler (etwa 10%). Dann kamen die kalten Regentage vor Pfingsten, wo den Sammelbienen überhaupt keine Flugmöglichkeit gegeben war. Da die Völker in rascher Aufwärtsentwicklung begriffen waren, wurden die Pollenvorräte natürlich in diesen Tagen rasch für die reichliche Brut aufgebraucht. Bei der kurzen Wetterbesserung am Pfingstsonntag (13. 5.) ging der Anteil der Pollensammler bei allen 3 Völkern sprunghaft in

In diesem Jahr hatte ich an anderen Völkern laufend Kontrollen unternommen, ob nicht doch die Pollensammler gleichzeitig Nektar von der Kastanie mitbrachten; dies konnte man nur so nachprüfen, indem man die Pollensammler abfing und ihre Honigblase herauspräparierte. Da ergab sich, daß in den „Hungertagen“ vom 9.—17. 5. die meisten Pollensammler sich wirklich die Mühe genommen hatten, auf dem gleichen Sammelflug neben Pollen auch Nektar mitzunehmen; als aber die Zeiten wieder besser wurden, begnügten sich die wenigen Pollensammler nach dem 17. 5. mit Pollen allein.

Somit dürfte erwiesen sein, daß nicht das Alter, nicht einmal ausschließlich das jeweilige Trachtangebot, sondern in erster Linie die Be-

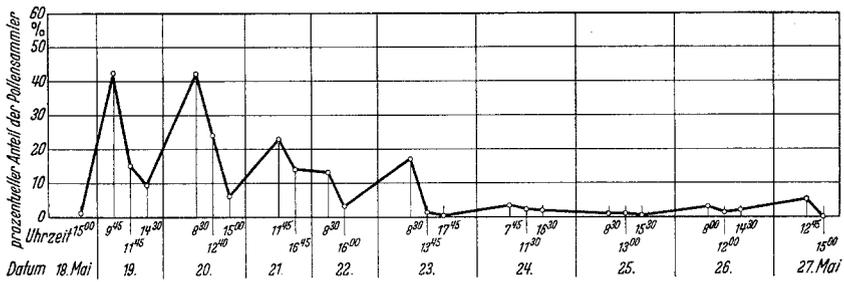
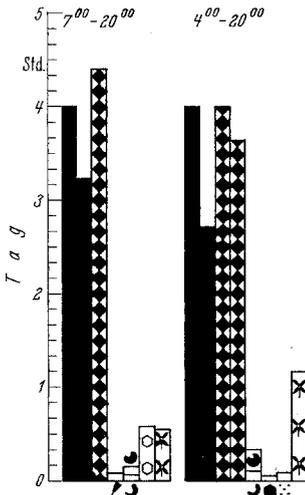


Abb. 15. Trachtbienen von der Roßkastanie aus einem kleinen Beobachtungsvolk. Mit dem tageszeitlich zunehmenden Pollenvorrat im Stock sinkt täglich in gleichem Maße das Interesse für den Kastanienpollen.

dürfnisse im Stock die Aufteilung der Trachtbienen in Pollen- und Nektarsammler regeln.

Wiederum taucht da die alte Frage auf: wie „weiß“ die einzelne Biene, wann Pollenmangel herrscht? *Pollenhunger* können wohl nur die Brutammen verspüren, denn sie zehren in der Hauptsache von den Pollenvorräten. Gibt es auch da eine gegenseitige Verständigung oder erkennt die Sammlerin selbst an gewissen Anhaltspunkten, wie es mit dem Pollenvorrat steht? Abb. 15 mag für die Aufklärung dieser Frage eine Spur weisen: Vom 18. 5. ab, also zu der Zeit, wo auch noch der Versuch von Abb. 14 lief, wurden in der geschilderten Weise in einem Zweiwaben-Beobachtungsstock die Kastanienpollensammlerinnen gezählt. Bis zum 24. 5. verläuft hier die Kurve überraschenderweise so, daß jeden Tag die Zahl der Pollensammler von Morgen bis Abend kontinuierlich abnimmt. Nun können die Bienen in den kleinen Beobachtungsvölkchen nicht so rasch Pollenvorräte anlegen wie in den Normalvölkern und ich konnte feststellen, daß in der ersten Zeit der Pollengürtel um das Brutnest über Nacht immer weitgehend geleert wurde, um dann im Lauf des nächsten Tages wieder aufgefüllt zu werden; schließlich vergrößerte sich der Pollenvorrat doch so stark, daß auch am nächsten Tag ein gut Stück davon übrigblieb, und von da ab

interessierten sich die Kastaniensammlerinnen immer weniger für die Pollentracht und gingen bereits am Morgen allein auf Nektartracht. Daß der Kastanienpollen aber auch jetzt noch den ganzen Tag über



reichlich angeboten wurde, bewies das Pollenfallenvolk (Abb. 14), das an den gleichen Tagen eifrig davon eingetragen hat. Es hat demnach den Anschein, als würden die Trachtbienen an dem im Stock vorhandenen Pollenvorrat erkennen, ob Pollenmangel oder Pollenüberschuß besteht. Man sieht die heimgekehrten Pollensammlerinnen mit ihren Höschchen oft lange herum-suchen, bis sie eine passende Zelle zum Ab-laden gefunden haben. Ob sie sich hierbei schon ein Bild von dem Ausmaß des Pollen-vorrates machen oder sich anderweitig noch darüber informieren, muß vorerst offen-bleiben.

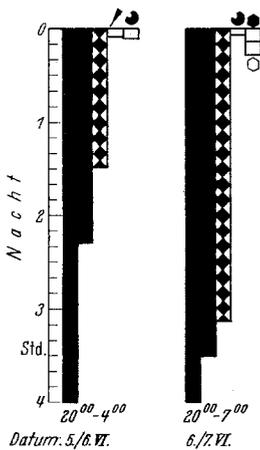


Abb. 16. Beteiligung einer Tracht-biene am Innendienst.

Abb. 16 soll uns abschließend noch die Frage beantworten, ob eine Biene, wenn sie zum Außendienst übergewechselt hat, wirklich mit allem, was mit dem Innendienst zu tun hat, abgeschlossen hat. Zweifellos besteht ja zwischen Innen- und Außendienst der schärfste Trennungsstrich in der Arbeitskette; dies geht aus den Arbeiten von RÖSCH, aber auch aus den Beobachtungen an den Bienen Nr. 107 und 211 (Abb. 7 und 12) ohne weiteres hervor. Die in Abb. 16 aufgeführte Sammelbiene zeigt uns aber, daß auch Trachtbienen sich gelegentlich, zum mindesten dann, wenn es draußen nicht viel zu tun gibt, mit häuslichen Arbeiten beschäftigen. Diese Biene war seit 3 Tagen beim Sammeln von Kastanienpollen beobachtet worden. Daraufhin

wurde sie 2 Tage und 2 Nächte hindurch einer Dauerkontrolle unterzogen; man sieht, daß sie zwischen ihren spärlichen Sammelflügen — die Kastanie war schon im Abblühen — in der Hauptsache zwar müßig war und viel herumpatrouilliert ist, aber in ganz geringem Ausmaß sich doch auch mit Zellenputzen, Brutpflege und Bauen beschäftigt hat.

Diese Abbildung zeigt uns schließlich auch, daß das Patrouillieren nicht unbedingt einem intensiven Suchen nach Arbeit, wie das bei

Biene Nr. 211 (S. 322, 323) so auffällig zutage getreten ist, gleichzusetzen ist. Die beobachtete Biene hätte sicherlich noch viel mehr Arbeit finden können, aber es fehlte ihr die rechte Stimmung dazu; Lebensalter und physiologischer Zustand, mit anderen Worten: die momentane „Stimmung“ auf der einen Seite, und Betätigungsmöglichkeit auf der anderen Seite werden in oft sehr verwickelter Weise die patrouillierende Biene am Zügel führen, wobei wir von solchen Einflüssen, die möglicherweise von anderen Bienen direkt ausgehen, noch kaum etwas ausagen können.

### Schluß.

In den wesentlichsten Zügen konnte das Bild, das uns RÖSCH über die Arbeitsteilung im Bienenstaat aufgezeichnet hat, in der vorliegenden Arbeit bestätigt werden. Wie ein roter Faden zieht jedoch durch alle Beobachtungen die Feststellung, daß trotz einer altersgebundenen Arbeitsfolge der Arbeitsplan äußerst labil gestaltet werden kann und für jede Biene vielerlei Ausweichmöglichkeiten bestehen, wodurch sie ihre Beschäftigung dem sozialen Bedürfnis anpassen kann. Es sei hierbei erwähnt, daß in extremen Fällen diese Anpassungsfähigkeit sogar zum *Spezialistentum* „ausarten“ kann, womit Übergänge zu ähnlichen Verhältnissen bei Feldwespen STEINER (1932) gegeben wären. Ich konnte dies bisher für den Wächterdienst und für die Sammeltätigkeit feststellen.

Was den Wächterdienst angeht, so sei zunächst darauf hingewiesen, daß dieser von den meisten Bienen übersprungen wird. Wäre dem nicht so, dann müßten dem täglichen Nachwuchs entsprechend mehr als tausend Wächter tagtäglich am Flugloch ihren Posten beziehen. Tabelle 10 zeigt hingegen, daß von den schon erwähnten 159 gezeichneten Feldbienen, die wir laufend beim Übergang zum Außendienst beobachtet haben (S. 326), nur 23 als Wächter am Flugloch tätig waren. Die meisten von ihnen sah man hier nur einen einzigen Tag, andere blieben längere Zeit; von diesen letzteren hat uns besonders Nr. 311 durch ihren großen Eifer imponiert; als Erste bezog sie in aller Frühe ihren Posten und am Abend, wenn schon alles ruhig war, stand sie immer noch in der typischen Wächterstellung im Flugloch. Ihr Eifer steigerte sich noch mehr, als sie am 9. 8., 31. 8. und 1. 9. in Händel mit fremden Bienen kam und jedesmal dank ihrer überragenden Wendigkeit die Oberhand behielt. Nach

Tabelle 10. *Beobachtungen über den Wächterdienst.*

Von den 159 registrierten jungen Feldbienen haben 23 nach Beendigung des Innendienstes Wächterdienst geleistet. Dieser Wächterdienst dauerte:

Zahl der Tage für den Wächterdienst	Zahl der Bienen
1	11
2	2
3	4
4	2
5	1
6	1
8	1
9 (Nr. 311)	1

9 Tagen Wächterdienst verloren wir sie am 5. 9. durch einen Unglücksfall.

Ähnliche Verhältnisse habe ich unter den Wassersammlern feststellen können. Es wurden vom Frühjahr bis zum Herbst alle Wassersammler eines kräftigen Normalvolkes an einer künstlichen Tränke tagtäglich gezeichnet und ihr Besuch vormittags und nachmittags kontrolliert. Wie beim Wächterdienst zeigte sich auch hier, daß die meisten Bienen das Wassersammeln in ihrer Arbeitskette überspringen; wir haben insgesamt nur 507 Wassersammler von April bis Oktober an der

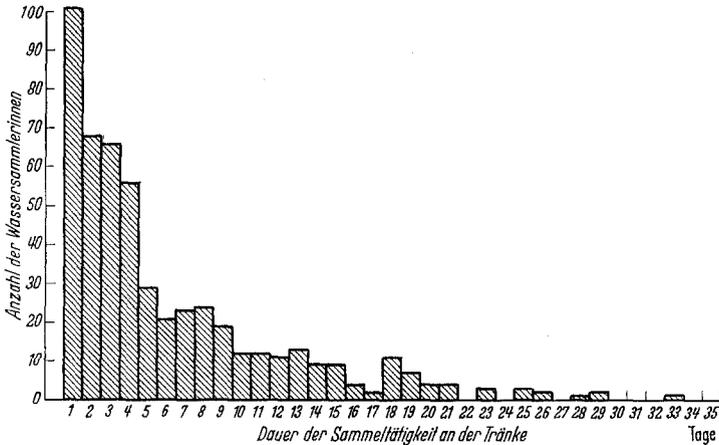


Abb. 17. Individuelle Unterschiede in der Sammelstetigkeit der Wassersammler.

Tränke gezählt und gezeichnet<sup>1</sup>, während es in der gleichen Zeit bestimmt viele Tausend Sammelbienen in dem gleichen Volk gab. Abb. 17 zeigt, daß der Großteil dieser Wassersammler nach einem oder wenigen Tagen sich „besseren“ Futterquellen zuwandte, viele aber mehrere Wochen lang immer wieder an der Tränke erschienen; es ist anzunehmen, daß manche unter ihnen ihr Lebtag nichts anderes als Wasser gesammelt haben, einige sind sogar tot auf der Tränke liegen geblieben.

Warum gerade diese und jene Biene so lange auf einem Arbeitsplatz verbleibt<sup>2</sup>, darüber läßt sich noch nichts bestimmtes sagen; individuelle Veranlagung, das zufällige Zusammentreffen äußerer Ereignisse — wie etwa ein wiederholter Zweikampf mit stockfremden Bienen — und die jeweilige Situation im sozialen Verband — z. B. akut auftretender Wasserbedarf im Stock — mögen gemeinsam schuld daran sein.

Soweit nicht schon geschehen, sei abschließend noch versucht, die in dieser Arbeit aufgetretenen Widersprüche zu den Beobachtungen von

<sup>1</sup> Es war Vorsorge getroffen, daß die Bienen dieses Stockes nicht auch von anderen Wasserstellen Wasser holten.

<sup>2</sup> Vgl. hierzu auch Abb. 9a—c.

RÖSCH zu klären; es sind eigentlich nur noch folgende 2 Punkte ins Reine zu bringen:

1. Brutpflege und Bautätigkeit werden in meinen Versuchen so regelmäßig nebeneinander ausgeübt, daß es kaum glaublich erscheint, das Bauen sei RÖSCH jedesmal entgangen; nun hat RÖSCH die Bautätigkeit, die mit dem Deckeln der Brutzellen zusammenhängt, nie erwähnt und offenbar als solche auch nicht gewertet; was den Neubau betrifft so sagt er, in seinem Beobachtungsstock hätten die Bienen überhaupt nie gebaut. Dies kann darin seinen Grund gehabt haben, daß der Stock entweder zu schwach besetzt war, die Trachtverhältnisse zu mager waren, oder an den ausgebauten Waben keine Möglichkeit zum Bauen gegeben war. Unter Berücksichtigung dieser Dinge konnte ich in meinen Beobachtungsstöcken die Bienen ganz nach Belieben zur Bautätigkeit veranlassen.

2. Nach RÖSCH soll eine Arbeiterin, wenn sie ins Brutpflegealter kommt, zuerst alte Larven und dann erst nach der Entwicklung der Futtersaftdrüsen junge Larven füttern. Eine solche Gesetzmäßigkeit habe ich nicht feststellen können; dagegen habe ich im Schachtelkästchen mehrmals beobachtet, daß die nämliche Biene zuerst in einer Glaswandzelle eine Larve unter 3 Tage und gleich darauf in der benachbarten Zelle eine Larve über 3 Tage oder umgekehrt gefüttert hat. Damit ist freilich dieser Widerspruch noch nicht behoben; bemerkt sei aber, daß bis heute noch nicht die genaue Zusammensetzung des Larvenfutters bei älteren Larven bekannt ist (PLANTA 1888/89, v. RHEIN 1933, HAYDAK 1943 und 1950, GONTARSKI 1949); so sagt v. RHEIN, die Bienen würden es mit der Zusammensetzung des Futters bei älteren Larven nicht immer sehr genau nehmen, während HAYDAK (1943) sogar annimmt, Pollen würde dem Larvenfutter mehr zufällig beigemischt.

Hauptaufgabe für die kommenden Untersuchungen wird es sein, herauszufinden, woran die Biene jedesmal erkennt, daß sie gerade da und dort mit einer bestimmten Arbeitshandlung einsetzen soll. Die wundervolle Harmonie im Volk möchte einem wohl die Annahme aufdrängen, es könnte neben der Verständigung durch Tänze auch anderweitig irgendein gegenseitiges Übereinkommen bestehen. Im allgemeinen scheinen aber für die einzelnen Tätigkeiten ganz einfache Auslöser (LORENZ) bereit zu liegen; dies zeigen vielleicht am besten einige Beispiele, wo die Bienen durch abnormale Verhältnisse in ihren Handlungen „irreführt“ wurden und vollkommen sinnlos, wenn nicht gar für den Staat nachteilig gehandelt haben.

Die Tätigkeit der Zellenputzerinnen hat nur dann einen Sinn, wenn später auch genug Futter für die aufwachsende Brut vorhanden ist; daß die Bienen da aber keineswegs vorausschauend handeln, hat folgende Beobachtung gelehrt: Im November 1950 und ebenso im Januar 1951

habe ich ein Völkchen von einem Außenstand in einen geheizten Raum gebracht. Offenbar veranlaßt durch den raschen Temperaturanstieg haben da die Zellenputzer sofort mit ihrer Arbeit begonnen; über 100 Zellen wurden auch wirklich bestiftet, aber kaum ein Dutzend von den Larven wurde aufgezogen; es fehlte eben die Pollennahrung. Zum Teil wurden die Eier schon aus den Zellen geholt und aufgefressen, zum anderen Teil wurden die geschlüpften Larven kurze Zeit verpflegt und dann ebenfalls verzehrt<sup>1</sup>.

Ähnliche Dinge mußte ich zu meiner großen Überraschung auch im Schachtelkästchen feststellen: Es war Ende August, also in einer für das Stadtgebiet fast ertraglosen Trachtperiode, in der die Pollenvorräte in dem kleinen Beobachtungskästchen bald aufgebraucht waren. Auch da haben die Bienen in 3 Fällen vor meinen Augen in einer offenen Glaswandzelle eine halberwachsene Larve aufgefressen. Dabei gingen sie aber keineswegs konsequent zu Werke: Da kam zunächst eine Biene in die Zelle und saugte den noch vorhandenen Futtersaft unter der Larve weg; die nächste Biene, die die Zelle inspizierte, fütterte neuerdings, wie wenn nichts geschehen wäre; dann wurde das Futter wieder abgesaugt und schließlich die Larve selber angeknabbert und von 2 Bienen nacheinander aufgefressen; völlig verdreht erschien mir die Angelegenheit aber erst, als ich am nächsten Tag wieder ein Ei in der gleichen Zelle vorfand und diesmal die aus schlüpfende Larve bis zum Deckeln durchgepflegt wurde.

Dem läßt sich noch ein anderer Fall in Parallele setzen: Nach jeder Herbst-einfütterung kann man bei zahlreichen Bienen neugebildete Wachsplättchen zwischen den Sterniten finden. Offenbar wird durch das reiche Zuckerwasserangebot gute Tracht vorgetäuscht und werden damit die Bienen veranlaßt, das Futter nicht nur zu speichern, sondern gleichzeitig sich selbst zu mästen. Das Merkwürdige ist, daß sie hernach nicht die Konsequenzen aus der in Gang gesetzten Drüsentätigkeit ziehen, die Wachsschuppen werden nicht etwa während des Winters verbaut, sondern über kurz oder lang durch Putzbewegungen aus den Wachs-taschen herausgezogen und zu Boden geworfen. Im Frühjahr findet man dann massenhaft solche nutzlos ausgeschwitzten Schüppchen im Gemüll am Bodenbrett.

Natürlich ist dafür gesorgt, daß unter normalen Verhältnissen, die Arbeit der Zellenputzerinnen und die Sekretion der Wachsdriisen zur rechten Zeit erfolgt: Temperaturanstieg, der die Zellenputzerinnen zur Arbeit anspornt, gibt gleichzeitig den Trachtbienen die Möglichkeit, auszufliegen und Futter heimzuholen; erhöhtes Futterangebot, das zu erhöhter Nahrungsaufnahme reizt und damit die Tätigkeit der Drüsen

<sup>1</sup> Von Imkern wird demgegenüber berichtet, daß Larven gelegentlich aus *dem Stock herausgezerrt* werden. Dies konnte ich bisher nur bei künstlichen und recht unnatürlichen Eingriffen oder bei ganz schlimmen Kälteeinbrüchen feststellen. Dabei waren es immer ältere Larven, die aus dem Stock gezerrt wurden, und ich habe weiterhin nie beobachten können, daß eine Larve direkt aus der Zelle herausgezogen worden wäre. Nur solche Larven wurden hinausgeworfen, die auf vergeblicher Nahrungssuche *selbst* aus den Zellen gekrochen waren. — Wenn nicht allzu krasser Futtermangel auftritt, dann suchen die Brutammen an erster Stelle — das ist das beste was sie tun können — die *alten* Larven durchzubringen; auf deren Kosten werden die jungen Larven zunächst knapp bei Futter gehalten und im äußersten Fall zusammen mit den Eiern aufgefressen.

anregt, macht in der Regel auch eine Erweiterung des Baues notwendig, damit die eingebrachten Vorräte und die sich mehrende Brut Platz finden. Das eine geht aber aus diesen Beobachtungen in aller Deutlichkeit hervor: die einzelne Biene kennt selber nicht die Zusammenhänge, durch die ein harmonisches Ineinandergreifen verschiedener Tätigkeiten verwirklicht wird.

Die allerletzte Frage würde dann nicht mehr heißen: wie „weiß“ die einzelne Biene, was sie in jedem Augenblick zu tun hat, damit ihr Handeln dem jeweiligen sozialen Bedürfnis gerecht wird, sondern: wie ist dafür gesorgt, daß die nun einmal festgefügteten Instinkthandlungen und Reaktionen, die bei Tausenden von Bienen auf die mannigfaltigen Reizsituationen der Umwelt ansprechen, in der Regel wie ein Zahnradgetriebe ineinandergreifen?

#### *Zusammenfassung.*

1. Es wurde eine Methode ausgearbeitet, die es ermöglichte, den Bienen in Dauerbeobachtungen auch bei den Tätigkeiten zuzuschauen, wo sie *innerhalb* einer Zelle mit Zellenputzen, Brutpflege und Bauen sich beschäftigten. Neue Beobachtungen über diese drei Tätigkeiten werden mitgeteilt.

2. In Dauerbeobachtungen wurde der Lebenslauf einer einzelnen Biene verfolgt. Über deren Arbeitsleistung und Arbeitsteilung, insbesondere darüber, wieweit verschiedene Arbeiten nebeneinander ausgeübt werden, ergab sich im wesentlichen folgendes: a) Die Mußstunden überwiegen nach außen hin bei weitem die eigentlichen Arbeitsstunden; daß die beschäftigungslosen Bienen trotzdem wichtige Aufgaben im Staatshaushalt zu erfüllen haben — bei der Temperaturregulierung, als Reservetrupp — wird an Beispielen erläutert. b) Die von RÖSCH geschilderte altersgebundene Arbeitsfolge konnte in den wesentlichen Punkten bestätigt werden; allerdings erwies sie sich als ziemlich labil; vor allem darin, daß c) regelmäßig verschiedenerelei Tätigkeiten, darunter auch Brutpflege und Bauen nebeneinander verrichtet wurden.

3. Kontrollbeobachtungen in offenen Glaswandzellen bestätigten, daß Zellenputzen, Brutpflege und Bauen zum mindesten als Gelegenheitsarbeit weit über das bisher angenommene Alter hinaus ausgeübt werden können.

4. Daß auch die physiologischen Voraussetzungen hierfür gegeben sind, wurde durch vergleichende histologische Untersuchungen belegt, wobei sich herausstellte, daß Futtersaftdrüsen und Wachsdrüsen sehr oft gleichzeitig im sezernierenden Stadium sich befinden.

5. Eine einzelne Biene wurde pausenlos Tag und Nacht durchbeobachtet, und dabei zeigte sich, daß der Arbeitsrhythmus während des Innendienstes gleichmäßig, ohne tageszeitlich bedingte Ruheperioden abläuft.

6. Wird eine Biene unter solchen Bedingungen gehalten, daß sie im Stock keine ihrem Alter zusagende Arbeit findet, so bleibt sie nicht müßig, sondern sucht sich unter allen Umständen auf anderen Arbeitsgebieten zu beschäftigen und wechselt bei mangelnder Arbeitsgelegenheit im Stock sehr frühzeitig zum Außendienst über.

7. Beim Übergang vom Innendienst zum Felddienst lassen sich die alten Stockbienen durch die Tänze erfolgreicher Trachtbienen zum Außendienst anwerben und dabei sehr genau einen bestimmten Sammelplatz anweisen. Nur eine verschwindend kleine Zahl von ihnen zieht nach Beendigung des Innendienstes als „Suchbiene“ aus, um selber eine Trachtquelle ausfindig zu machen.

8. Die Arbeitsteilung bei den Sammelbienen erfolgt nicht nach Altersstufen; die Wahl, ob Pollen-, ob Nektartracht richtet sich nach dem jeweiligen Bedürfnis im Volk.

9. Die hohe Anpassungsfähigkeit der einzelnen Bienen an eine vom sozialen Verband geschaffene Situation kam dort am deutlichsten zum Ausdruck, wo sie auf einem bestimmten Arbeitsgebiet zu Spezialisten wurden; bisher konnte ich solche Fälle bei Wächterbienen und bei Wassersammlerinnen feststellen.

### Literatur.

- ARNHARDT, L.: Das Puppenhäuschen der Honigbiene. Arch. Bienenkde **12** (1931). — BAERENDS, G. P.: Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila sabulosa* JUR. Tijdschr. Entomol. **84** (1941). — BEECKEN, M.: Über Putz- und Säuberungshandlungen der Honigbiene. Arch. Bienenkde **15** (1934). — BERNARD, F.: Les Hyménoptères. Aus Traite de Zoologie par P. P. GRASSÉ, Bd. 10, Fasc. II. Paris 1951. — BETTS, A. D.: The constancy of the pollen-collecting bee. Bee World **16** (1935). — BEUTLER, R.: Biologisch-chemische Untersuchungen am Nektar von Immenblumen. Z. vergl. Physiol. **12** (1930). — BUTLER, C. G.: The Behavior of Bees when foraging. J. Roy. Soc. of Arts **93** (1945). — The Honeybee. Oxford 1949. — CASTEEL, D. B.: The manipulation of the wax scales of the honeybee. U. S. Bur. Ent. Circ. **161** (1912). — DREHER, K.: Die Funktion der Mandibeldrüsen bei der Honigbiene (*Apis mell.*). Zool. Anz. **113** (1936). — FRISCH, K. v.: Methoden sinnesphysiologischer und psychologischer Untersuchungen an Bienen. In Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Bd. VI/D. 1922. — Gelöste und ungelöste Rätsel der Bienenprache. Naturwiss. **35** (1948). — GERSTUNG, F.: Der Bien und seine Zucht. Berlin 1921. — GOETSCH, W.: Beiträge zur Biologie körnersammelnder Ameisen. I u. II. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **10** (1928); **16** (1930). — GONTARSKI, H.: Die Wachserzeugung der Arbeiterinnen von *Apis mell.* während der Winterruhe. Z. Zool. **147** (1936). — Mikrochemische Futtersaftuntersuchungen und die Frage der Königinnenentstehung. Hess. Biene. **6** (1949). — HAYDAK, M.: Division of labor in the colony. Wisc. Beekeep. **8** (1932). Food and developpement of the worker and the queen honeybee. Glean. in Bee Cult. **39/40**. — Larval food and developpement of castes in the honeybee. J. Econ. Entomol. **36** (1943). — The changes in the Thiamine, Riboflavin, Niacin and Panthothenic acid content in the food of female honeybees during growth with a note on the vitamin K activity of royal jelly and beebread. Ann. Entomol. Soc. America **43** (1950). — HIMMER, A.: (1) Von der Arbeitsteilung im Bienenstaat.

Leipz. Bienen-Ztg **45** (1930). — (2) Das Gesetz der 40 Tage und die Anpassungsfähigkeit der Bienen. Leipz. Bienen-Ztg **57** (1942). — HOLZAPFEL, M.: Triebbedingte Ruhezustände als Ziel von Appetenzhandlungen. Naturwiss. **28** (1940). — KOIDSUMI, K.: Experimentelle Studien über die Transpiration und den Wärmehaushalt bei Insekten. I.—XII. Mitt. Mem. Fac. Sci. Agric., Taihoku Imp. Univ. **12** (1934). KÖRNER, I.: Zeitgedächtnis und Alarmierung bei den Bienen. Z. vergl. Physiol. **27** (1940). — KRATKY, E.: Morphologie und Physiologie der Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene (*Apis mell.*). Z. Zool. **139** (1931). — LINDAUER, M.: Die Temperaturregulierung der Bienen bei Stocküberhitzung. Naturwiss. **38** (1951). LINEBURG, B.: Siehe NELSON 1924. — MILOJEVIC, B. P.: Eine neue Auffassung vom Geschlechtsleben der Honigbiene. Schweiz. Bienen-Ztg **62** (1939). — NELSON, J. A., A. STURTEVANT and B. LINEBURG: Growth and feeding of honeybee larvae. Bull. U. S. Dep. Agric. **1924**. — ÖTTINGEN, TH. v.: Über das Wesen der Suchbiene. Z. vergl. Physiol. **31** (1949). — ORÖSI-PAL, Z.: Die Wachsdrüsen der Winterbienen. Arb. I. Abt. ung. biol. Forsch.-Inst. **4** (1931). — Die Wachsdrüsen der eierlegenden Arbeitsbienen. Abh. Zool. Inst. Univ. Debrecen. **1** (1930). — PARK, O. W.: Activities of honey-bees. The hive and the honey-bee by Roy A. Grout. Hamilton 1949. — PLANTA, H. v.: Über den Futtersaft der Bienen. Z. physik. Chem. **12** u. **13** (1888/89). — RHEIN, W. v.: Über die Entstehung des weiblichen Dimorphismus im Bienenstaate. Arch. Entw.mechan. **129** (1933). — RIBBANDS, C. H.: The foraging behavior of the honey-bee and its experimental modification. Bee World **30** (1949). — Changes in the behavior of honeybees following their recovery from anaesthesia. J. of Exper. Biol. **27** (1950). — RÖSCH, G. A.: Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. I u. II. Z. vergl. Physiol. **2** (1925); **12** (1930). — Über die Bautätigkeit im Bienenvolk und das Alter der Baubienen. Z. vergl. Physiol. **6** (1927). — SOUDEK, ST.: The pharyngeal glands of the honey-bee. Bull. école sup. agr. Brno R. C. S. **1927**. — STEINER, A.: Die Arbeitsteilung der Feldwespe *Polistes dubia* K. Z. vergl. Physiol. **17** (1932). — Neue Untersuchungen über die Arbeitsteilung bei Insektenstaaten. Erg. Biol. **10** (1934). — WEIPPL, TH.: Der Kokon der Bienenlarve. Arch. Bienenkunde **12** (1931).