

## Stimmungsänderungen der Biene während des Aufenthalts an der Futterquelle\*

WALTER PFLUMM

Zoologisches Institut der Universität Freiburg i. Br.

Eingegangen am 25. Juli 1969

### *Changing Tendencies of the Honeybee during a Visit on the Food Source*

*Summary.* 1. Changing activities of nectar gathering honeybees (*Apis mellifica*) were measured during a visit on an artificial food source: "waiting time" (*Saugwartezeit*), rate of drinking, position of the antennae and orientation in the direction of the hive.

2. If the influx of the sucrose solution is interrupted while the bee is drinking, she waits a length of time before withdrawing the proboscis. This waiting time remains nearly constant during the greater part of the visit; however, it shortens at the end of the drinking period (Figs. 1 and 2).

3. The rate of drinking at unlimited influx of sucrose solution decreases in a linear fashion during the visit. After approximately  $\frac{4}{5}$  of the drinking period it drops quickly towards zero (Fig. 3).

4. For three quarters of the drinking time with moderate influx velocities, the bee keeps her antennae close to the capillary. The distance between the antennae and the capillary increases as the end of drinking approaches (Figs. 7 and 8).

5. At low temperatures, when the departure is delayed after the end of drinking, the position curve of the antennae reaches the highest level only after the bee has no further desire to drink (Figs. 9 and 10).

6. If a drinking bee is disturbed by light flashes, she does not depart before the position curve of the antennae begins to rise (Fig. 12).

7. At low influx velocities the bee shows an increasing orientation in the direction of the hive. This occurs in the beginning of the last quarter of the visit (Fig. 13).

8. Curves falling towards the end of drinking are interpreted to be representative of the drinking tendency. Curves rising in that period are representative of the tendency to depart.—The tendencies to drink and to depart remain constant during approximately  $\frac{3}{4}$  of the duration of the visit. From this time the drinking tendency decreases and the tendency to depart increases.

9. The sum of the drinking tendency and the tendency to depart is constant at any point during the visit (Fig. 15).

10. Under certain circumstances the bees preen immediately after the beginning of the visit and towards its end (Fig. 14).

\* *Abkürzungen:* Im folgenden sind die bei Pflumm (1969) gebrauchten Abkürzungen wiederholt. Begriffe, die im Kapitel „Nomenklatur“ jener Arbeit erläutert sind, werden hier als bekannt vorausgesetzt.  $c$  = Konzentration der Saccharose-lösung in g pro 100 g Lösung, kurz als „Konzentration“ bezeichnet;  $T$  = Lufttemperatur an der Futterquelle in °C, kurz als „Temperatur“ bezeichnet;  $v$  = Zuflußgeschwindigkeit des Zuckerwassers in  $\mu\text{l}/\text{sec}$ ;  $v_{\text{max}}$  = mittlere Sauggeschwindigkeit bei unbegrenztem Zufluß (vgl. hierzu A 2 und Abb. 3 der vorliegenden Arbeit);  $v_r$  = relative Zuflußgeschwindigkeit ( $v/v_{\text{max}}$ ).

11. The distribution of preening during a visit is explained by disinhibition of the constant preening tendency owing to mutual inhibition of drinking tendency and tendency to depart. The diagram (Fig. 16) presented corresponds to the "disinhibition hypothesis" for displacement activities.

*Zusammenfassung.* 1. An einer künstlichen Futterquelle wurden Verhaltensweisen nektarsammelnder Honigbienen gemessen, die sich im Verlauf eines Besuchs ändern: Saugwartezeit, Sauggeschwindigkeit, Fühlerstellung und Orientierung in Heimflugrichtung.

2. Unterbricht man den Zufluß der Saccharoselösung, während die Biene saugt, so wartet sie eine Zeitlang, ehe sie den Rüssel aus der Kapillare zieht. Diese Saugwartezeit bleibt während eines großen Teils des Besuchs etwa gleich lang, gegen Saugende wird sie kürzer (Abb. 1 und 2).

3. Die Sauggeschwindigkeit bei unbegrenztem Zufluß fällt im Verlauf des Besuchs zunächst gleichmäßig langsam, nach etwa  $\frac{4}{5}$  der Saugdauer strebt sie rasch gegen Null (Abb. 3).

4. Bei mittleren Zuflußgeschwindigkeiten hält die Biene ihre Fühler während Dreiviertel der Saugdauer dicht an die Kapillare. Gegen Saugende wächst der Abstand zwischen Antennen und Kapillare (Abb. 7 und 8).

5. Bei tiefen Temperaturen, bei denen sich nach dem Saugende der Abflug hinauszögert, erreicht die Fühlerstellungskurve erst dann das höchste Niveau, wenn die Biene nicht mehr saugbereit ist (Abb. 9 und 10).

6. Stört man eine saugende Biene durch Lichtblitze, so sind Heimflüge erst von dem Zeitpunkt an zu erzielen, zu dem die Fühlerstellungskurve zu steigen beginnt (Abb. 12).

7. Bei kleinen Zuflußgeschwindigkeiten zeigt die Biene von etwa 75% der Besuchsdauer an eine immer stärker werdende Orientierung in Heimflugrichtung (Abb. 13).

8. Meßkurven, die gegen Saugende abfallen, werden interpretiert als repräsentativ für den Verlauf der *Saugtendenz*, solche, die gegen Saugende ansteigen, als repräsentativ für den Verlauf der *Abfluggtendenz*. — Saug- und Abfluggtendenz bleiben demnach während etwa  $\frac{3}{4}$  der Besuchsdauer konstant, von diesem Zeitpunkt an fällt die Saugtendenz, die Abfluggtendenz wächst.

9. Zu jedem Zeitpunkt des Besuchs gilt: Saugtendenz + Abfluggtendenz = const (Abb. 15).

10. Unter bestimmten Bedingungen putzen sich die Bienen kurz nach Saugbeginn und gegen Ende des Besuchs (Abb. 14).

11. Das Zustandekommen der zeitlichen Verteilung des Putzens während des Besuchs wird erklärt durch Enthemmung der konstanten Putzbereitschaft infolge gegenseitiger Hemmung von Saugtendenz und Abfluggtendenz. Das angegebene *Verrechnungsschema* (Abb. 16) entspricht der „*Enthemmungshypothese*“ für Übersprunghandlungen.

### Einleitung

Nektarsammlerinnen führen während des Besuchs an einer künstlichen Futterquelle Putzbewegungen aus, deren Zustandekommen durch die Wechselwirkung zweier antagonistischer Bereitschaften gedeutet werden kann (Pflumm, 1969). Die Anzahl der Putzbewegungen pro Besuch ergibt sich aus der jeweiligen Stärke dieser Bereitschaften. Diese wurden an Verhaltensweisen gemessen, deren Registrierung für jeden Besuch *einen* Wert liefert. Will man das früher angegebene Verrechnungsschema

(Pflumm, 1969) auch für eine Erklärung des zeitlichen Auftretens der Putzbewegungen im Verlauf eines Besuchs heranziehen, müssen Verhaltensweisen gefunden werden, die sich während eines Besuchs *mehrere* Male messen lassen. Solche sind im folgenden dargestellt. Die Meßkurven verwende ich zu Aussagen über Stimmungsänderungen der Biene während des Aufenthalts an der Futterquelle, die dann zum Putzverhalten in Beziehung gesetzt werden.

Die Arbeit ist Teil einer Dissertation der Naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät der Universität Freiburg i. Br. Herrn Prof. Dr. B. Hassenstein danke ich für die Überlassung des Themas und Förderung während der Durchführung, Herrn Dr. J. A. Núñez (Buenos Aires) für Diskussion, Herrn Mechanikermeister L. Kaltenbach für den Bau der Versuchsapparatur, meiner Frau für Hilfe beim Auswerten der Versuche und Fertigstellen der Arbeit.

### Methodik

Die Versuche wurden an der früher beschriebenen Futterquelle durchgeführt (Abb. 1 in Pflumm, 1969; dort auch eine Schilderung der allgemeinen Methodik). Zur speziellen Methodik der folgenden Versuche vgl. die jeweiligen Kapitel.

In den *Diagrammen* gibt der Zeitpunkt Null der Abszisse den Saugbeginn bei der Ankunft vom Stock an. Die rechte Begrenzung bedeutet in einigen Abbildungen das durchschnittliche Saugende (Abszissenbezeichnung: Saugzeit), in anderen, in denen Versuche dargestellt sind, bei denen Saugunterbrechungen auftraten oder zwischen dem Saugende und dem Abflug eine größere Zeitspanne verstrich (Ausnahmen: Abb. 14 und 17), den durchschnittlichen Zeitpunkt des Abflugs (Abszissenbezeichnung: Zeit ab Saugbeginn). Entsprechendes gilt für Diagramme, in denen als unabhängige Variable die gesaugte Menge aufgetragen ist.

Für einige Abbildungen wurde die Abszisse *normiert*. Dabei bezog ich jeden Zeitpunkt einer Messung auf die bei dem betreffenden Besuch gemessene Gesamtsaugdauer, die gleich 100% gesetzt wurde.

### Allgemeines

Hat die Sammlerin ihren Honigmagen gefüllt, führt sie vor dem Rückflug zum Stock einige Putzbewegungen aus (Armbruster, 1921; Gontarski, 1935; Kalmus, 1939; Schuà, 1952). Das gilt nach meinen Untersuchungen nur für hohe Zuflußgeschwindigkeiten. Bei mittleren putzt sie sich während des Saugens gegen Besuchende (Núñez, 1966). Núñez (mündl. Mitt.) hat vorgeschlagen, das Zustandekommen dieses Putzens durch einen Konflikt zwischen Saug- und Abflugtendenz zu erklären und dafür die Enthemmungshypothese für Übersprunghandlungen von Van Iersel und Bol (1958) heranzuziehen. Voraussetzung dafür ist, daß Verhaltensweisen bekannt sind, in denen sich Saug- und Abflugtendenz widerspiegeln.

Nach diesen Tendenzen fragte bereits Kalmus (1939): „Niemand... ist darüber im Zweifel, daß durch die Fütterung die Stimmung einer Biene umgestellt wird, dergestalt, daß die Tendenz zur Suche nach der

Futterquelle in die Tendenz zum Rückfluge nach dem Stock umschlägt.“ Im folgenden untersuche ich allerdings nicht die Tendenz zur Suche nach der Futterquelle, sondern die Saugtendenz vom Saugbeginn bis zum Abflug. Den Begriff „Tendenz“ behalte ich bei, um die jetzige Betrachtungsweise von der früheren zu unterscheiden, bei der ich den Besuch als Ganzen wertete (Pflumm, 1969).

Wie erfolgt die Umstimmung am Ende des Besuchs? Setzt sie nach dem Saugvorgang plötzlich ein, oder wird die Biene während des Saugens allmählich abflugbereit? — Um dies zu entscheiden, kann man neben der Messung geeigneter Verhaltensweisen der unbeeinflussten Biene diese beim Saugen stören und ihre Reaktion beobachten. Scheucht man sie auf, fliegt sie erst dann zum Stock, wenn sie eine bestimmte Honigmagenfüllung erreicht hat (Armbruster, 1921; Gontarski, 1935). Um welchen Füllungsgrad handelt es sich dabei? Während Gontarski annimmt, es sei der maximale, gelangt Kalmus (1939) zu genaueren Aussagen: Er packte saugende Bienen an den Flügeln und warf sie in die Luft. Von einem bestimmten Zeitpunkt an — der weit vor dem eigentlichen Saugende lag — kehrten sie nicht mehr zur Futterquelle zurück, sondern flogen zum Stock. Diesen Zeitpunkt nenne ich im folgenden *Umstimmungszeitpunkt*.

In den Versuchen von Kalmus herrschte unbegrenzter Zufluß. Verkleinert man die Zuflußgeschwindigkeit, verlängert sich die Besuchsdauer (v. Frisch, 1923; Núñez, 1966). Wann tritt die Umstimmung ein, wenn man auf diese Weise die Biene zwingt, sehr viel länger an der Futterquelle zu verweilen? Weist der Umstimmungszeitpunkt eine bestimmte Beziehung zur Gesamtbesuchsdauer auf — wobei es gleichgültig ist, ob der Besuch eine Minute oder eine halbe Stunde währt?

Nach Kalmus (1939) wird die Biene vermutlich durch einen bestimmten Füllungsgrad des Honigmagens (Spannung der Honigblasenwand) zum Abflug veranlaßt. In den folgenden Diagrammen ist als unabhängige Variable — je nach Versuchsdurchführung — entweder die gesaugte Menge oder die seit Saugbeginn verstrichene Zeit aufgetragen. Diese beiden Größen können deshalb gegeneinander ausgetauscht werden, weil (ausgenommen bei vollem Zufluß, vgl. Abb. 3 und 4) die gesaugte Menge und damit der Füllungszustand des Honigmagens eine lineare Funktion der Saugzeit ist. (Bei Zuflußgeschwindigkeiten, die wenig kleiner sind als  $v_{\max}$ , trifft dies für eine kurze Zeitspanne vor dem Saugende nicht zu. Da Versuche bei solchen Zuflußgeschwindigkeiten im folgenden nicht dargestellt sind, braucht darauf nicht weiter eingegangen zu werden.) Die Stärke der Abflugtendenz könnte nach den Befunden von Kalmus am Magenfüllungszustand ablesbar sein, den die Biene zum betreffenden Zeitpunkt erreicht hat. Trifft dies zu, ist die Abflugtendenz zu Saugbeginn nahezu Null und wächst im Verlauf des Besuchs. Umge-

kehrt wäre bezüglich der Saugtendenz anzunehmen, sie sei anfangs maximal und werde mit zunehmender Magenfüllung immer schwächer.

Der eine Teil der im folgenden beschriebenen Verhaltensweisen (ausgenommen das Putzen) liefert nach meiner Hypothese ein Maß für die jeweilige Stärke der Saugtendenz, der andere für die der Abflugtendenz. Daher ordne ich die Resultate interpretierend zwei Abschnitten zu: „Verlauf der Saugtendenz“ und „Verlauf der Abflugtendenz“.

## A. Verlauf der Saugtendenz

### 1. Saugwartezeit

Unterbricht man den Zufluß des Zuckerwassers, während die Biene saugt, zieht sie nach einigen Sekunden den Rüssel aus der Kapillare. Dann tastet sie oft mit der Zungenspitze auf deren Rand oder Außenseite herum, wendet sich ab, sterzelt, putzt Rüssel und Fühler oder tut gar nichts. Meist taucht sie danach den Rüssel wieder ein; ist inzwischen nichts nachgeflossen, fliegt sie auf und im Zimmer umher. Sie kehrt dann zum Futtertischchen zurück, prüft erneut usw. Schließlich fliegt sie heim.

Die Zeitspanne zwischen dem Augenblick, in dem der Meniskus außer Zungenreichweite gerät und dem Moment, in dem der Rüssel zum ersten Mal völlig aus der Kapillare gezogen wird, nenne ich *Saugwartezeit* (Pflumm, 1969) und verwende sie als Maß für die Saugtendenz. Ist  $v < v_{\max}$ , bewegt sich der Meniskus während des Saugens gerade in Reichweite; bei unbegrenztem Zufluß taucht der ganze Rüssel in Zuckerwasser, dann verstreicht zwischen dem Abstellen der Pumpe und dem Moment, in dem der Meniskus außer Reichweite gerät, eine Zeitspanne, die von der Konzentration abhängt (unterschiedliche Sauggeschwindigkeit, vgl. A 2).

In den Experimenten ließ ich das Zuckerwasser immer dann wieder zufließen, wenn der Rüssel nach dem ersten Herausziehen wieder eingetaucht wurde. Die Biene hätte also lernen können, ihn möglichst schnell nach dem Abstellen der Pumpe herauszuziehen — und gleich wieder einzutauchen. Die Saugwartezeit wäre dadurch verkürzt worden. Dem suchte ich dadurch vorzubeugen, daß ich einerseits Zwischenbesuche (s. u.) einschaltete (mehr als einer war nach früheren Versuchen nicht erforderlich), andererseits die Zuflußunterbrechungen in unregelmäßiger Weise über den Saugvorgang verteilte. Die Saugwartezeit verringerte sich während der 5tägigen Versuchszeit (Abb. 1) nicht.

Versuchsprogramm für Abb. 1: 1. Andressur bei  $v_{\max}$  ( $c = 25\%$ ;  $T = 24^\circ \text{C}$ ); 2. Bestimmen von  $v_{\max}$ ; 3. Einstellen von  $v_r = 0,9$ ; 4. 10 Besuche bei  $v_r = 0,9$ ; 5. 10 Besuche bei  $v_r = 0,45$ ; 6. Alternierend Abstell- und Zwischenbesuche bei  $v_r = 0,45$ . (Während jedes Abstellbesuchs wurde die Pumpe nur einmal abgestellt; anschließend folgte ein Besuch, bei dem die Biene ohne Störung saugen konnte: Zwischenbesuch.) — An einem neuen Versuchstag durfte sie zunächst 4 Besuche lang ungestört bei  $v_r = 0,45$  trinken.

Die Saugwartezeit bleibt während eines großen Abschnitts der Besuchsdauer konstant, wie Abb. 1 (mehrtägige Versuchsreihe mit einer Einzelbiene) und Abb. 2 (Versuche mit mehreren Bienen bei einer anderen Konzentration) zeigen. Die Kurven erreichen zu Saugbeginn sehr schnell

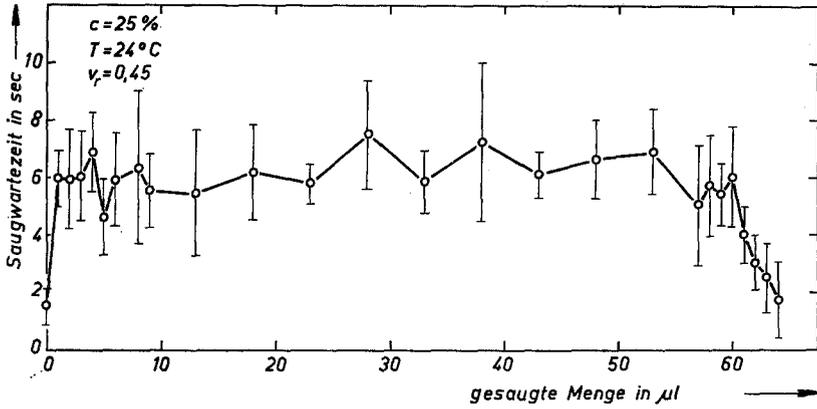


Abb. 1. Saugwartezeit in Abhängigkeit von der gesaugten Menge. — Oktober 1966. 1 Biene (156 Besuche). Mittelwerte und Streuungen. 6 Meßwerte pro Punkt

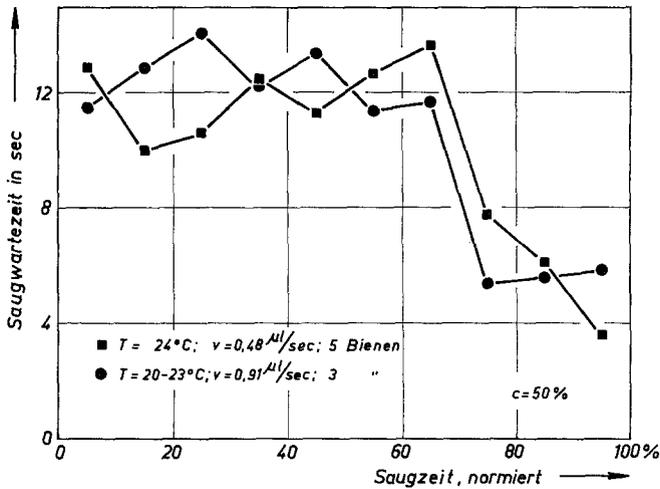


Abb. 2. Saugwartezeit in Abhängigkeit von der Saugzeit. — Juni/Juli 1966. 8 Bienen. Mittelwerte. 3—11 Meßwerte pro Punkt. Ein Punkt faßt alle innerhalb eines 10%-Intervalls der Abszisse liegenden Einzelmeßwerte zusammen. Bei jedem Besuch wurde die Pumpe nur einmal abgestellt. — Durchschnittliche Gesamtsaugdauer bei  $v = 0,91 \mu\text{l}/\text{sec}$ : 65,6 sec; bei  $v = 0,48 \mu\text{l}/\text{sec}$ : 134,1 sec

ein Niveau, das sie dann lange halten, von etwa 80% der Abflugmagenfüllung bzw. 65% der Saugdauer an beginnen sie zu fallen. Findet die Biene bei der Ankunft überhaupt kein Zuckerwasser vor, beträgt die Saugwartezeit durchschnittlich 1,5 sec (Abb. 1). Läßt man die Futterquelle völlig versiegen, fliegt die Biene schließlich zum Stock. Diesen

Versuch habe ich nur einmal durchgeführt. Dabei stellte ich die Pumpe bei 50% der Abflugmagenfüllung (unter den gegebenen Verhältnissen 36  $\mu$ l) endgültig ab. Die Biene hielt sich danach noch 16 min 18 sec am Futterplatz auf.

## 2. Sauggeschwindigkeit bei unbegrenztem Zufluß

Bei den in A 1 beschriebenen Versuchen konnten die Bienen nicht beliebig schnell trinken. Findet man den dabei festgestellten Umstimmungszeitpunkt (rund  $\frac{3}{4}$  der Saugdauer) auch bei unbegrenztem Zufluß? Diese Frage läßt sich durch Messen der Sauggeschwindigkeit beantworten. Saugt die Biene, wenn sie trinken kann, so schnell sie vermag, vom Anfang bis zum Schluß gleichmäßig schnell?

Langsameres Trinken gegen Saugende beschreiben Gontarski (1935), Schuà (1952) und Núñez (1966). Gontarski maß außerdem die Sauggeschwindigkeit im Verlauf des Besuchs und beobachtete „eine Verringerung der Sauggeschwindigkeit mit zunehmender Honigblasenfüllung“. Im Gegensatz dazu schreibt Núñez, sie sei „gleich und konstant während fast der ganzen Saugzeit“.

Die Messung erfolgte in Anlehnung an die Methode von Gontarski und Núñez. (Für Hilfe bei diesen Versuchen danke ich den Herren Dr. G. Rau und Dr. P. Vogt.) Mit der Stoppuhr wurde der Zeitbedarf für je 10  $\mu$ l gesaugter Menge (abgelesen an der wandernden Luftblase in der Meßpipette) bestimmt, ebenso die Gesamtsaugdauer. Ich bediente die Pumpe von Hand und ließ immer so viel Zuckerwasser zufließen, daß der *Rüssel ganz eintauchte*.

Die als abhängige Variable gemessene Zeit ist in Abb. 3 und 4 als Abszisse aufgetragen, weil es üblich ist, Geschwindigkeiten durch die Steigungen von Kurven anzugeben. — Messungen der Menge zu vorgegebenen Zeitpunkten hätten zu wesentlich ungenaueren Resultaten geführt.

Bei  $c=50\%$  traten gelegentlich Saugunterbrechungen vor dem endgültigen Saugende auf (vgl. auch Gontarski, 1935), bei  $c=12\%$  häufig zu Saugbeginn (bis zu 8 sec Dauer). In Abb. 3 und 4 sind nur Besuche ohne Saugunterbrechungen dargestellt.

Die Sauggeschwindigkeit bleibt während des Saugens nicht gleich, wie Abb. 3 und 4 zeigen. Der Grund dafür, daß die Kurven sehr viel weniger linear sind als die von Núñez gemessene, mag darin liegen, daß bei meinen Experimenten der Saugrüssel ganz in Zuckerwasser tauchte, während bei der Anordnung von Núñez die Biene vielleicht nicht saugen konnte, so schnell sie vermochte. Die Steigungen der Geraden zwischen Saugbeginn und -ende in Abb. 3 und 4 geben die jeweilige durchschnittliche Sauggeschwindigkeit wieder. Die augenblickliche Sauggeschwindigkeit ist anfangs größer, später kleiner als diese.

Bestimmte ich  $v_{\max}$  (Bezugsgröße bei der Angabe der relativen Zuflußgeschwindigkeit  $v/v_{\max}$ ) für eine neu adressierte Biene ( $v_{\max}$  ändert sich mit Temperatur und Konzentration sowie von Biene zu Biene: Pflumm, 1969), regulierte ich durch Handbedienung der Pumpe den Meniskus in der Kapillare auf gleichbleibende Höhe ein, so daß die Zuflußgeschwindigkeit in der Kapillare genau so groß war wie die

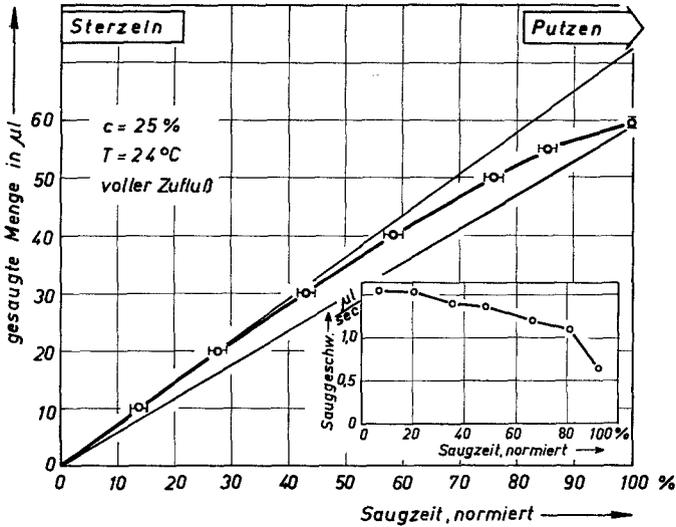


Abb. 3. Abhängigkeit der Saugzeit von der gesaugten Menge. (Die als abhängig gemessene Variable ist als Abszisse aufgetragen.) — September 1966. 1 Biene. Mittelwerte und Streuungen (letzter Kurvenpunkt: Streuung der Abflugmagenfüllung). 11 Meßwerte pro Punkt. Mittlere Gesamtsaugdauer = 47,4 sec. Die Steigungen der Geraden geben die Anfangsgeschwindigkeit bzw.  $v_{\max}$  wieder. — In 74% der Versuche trat Sterzeln während des Saugens auf. Das Putzen setzte sich über das Saugende hinaus fort (Pfeil). Statistik: Vergleich der Intervalle mit dem Intervall 10—20  $\mu\text{l}$  ( $t$ -Test). Schon der Unterschied zwischen dem Intervall 30—40  $\mu\text{l}$  und dem Vergleichsintervall ist signifikant ( $P < 0,001$ ). — Die *Einschaltfigur* zeigt den Verlauf der Sauggeschwindigkeit als Funktion der Saugzeit. Dieselben Messungen wurden verwendet

Sauggeschwindigkeit der Biene. Ich maß allerdings nicht jedesmal den in Abb. 3 und 4 dargestellten Gesamtverlauf, sondern registrierte Abflugmagenfüllung und Saugdauer, deren Quotient zur Berechnung von  $v_r$  verwendet wurde (vgl. in Abb. 4 die Gerade für  $c = 25\%$ ).  $v_{\max}$  bedeutet also sowohl die mittlere Zuflußgeschwindigkeit in der Kapillare, wenn die Biene trinken kann so schnell sie vermag, als auch die mittlere Sauggeschwindigkeit der Biene unter diesen Bedingungen.

Wie Abb. 4 zeigt, trinkt die Biene bei einer 25%igen Zuckerlösung schneller als bei einer 12%igen (ähnliches fanden Betts, 1929 und Gontarski, 1935). Der Unterschied ist statistisch gesichert ( $t$ -Test;  $0,001 < P < 0,005$ ), ich führe ihn auf die bei  $c = 25\%$  größere quellenspezifische Sammelbereitschaft zurück (Pflumm, 1969). Dieser Befund steht im Gegensatz zu der Aussage von Núñez (1966), die Sauggeschwindigkeit sei für Zuckerlösungen zwischen 4,5 und 21% gleich. — Obwohl bei  $c = 50\%$  die quellenspezifische Sammelbereitschaft größer ist als bei  $c = 25\%$ , trinkt die Biene langsamer. Das ist auf die bei  $c = 50\%$  größere Viskosität der Lösung zurückzuführen.

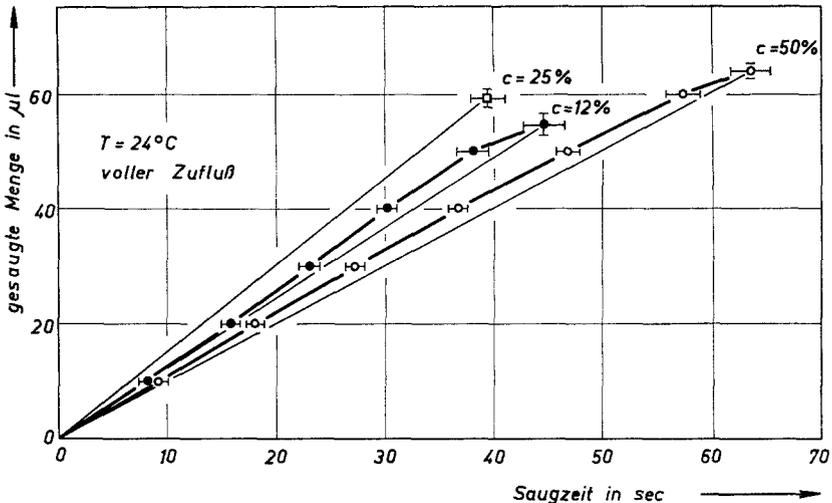


Abb. 4. Wie Abb. 3, jedoch für eine andere Biene und verschiedene Konzentrationen. — Für  $c = 25\%$  wurde nur  $v_{\max}$  gemessen ( $n = 5$ ). September/Oktober 1966. Je 6 Meßwerte pro Punkt für  $c = 12\%$  und je 23 für  $c = 50\%$ . Statistische Bearbeitung wie in Abb. 3. Für  $c = 50\%$  ist der Unterschied zwischen dem Intervall 30—40  $\mu\text{l}$  und dem Vergleichsintervall signifikant ( $0,025 < P < 0,05$ ), für  $c = 12\%$  erst der zwischen dem Intervall 50  $\mu\text{l}$  — Saugende und dem Vergleichsintervall ( $P < 0,001$ )

Wie man in der Einschaltfigur Abb. 3 erkennt, fällt die Sauggeschwindigkeit während des Besuchs zunächst langsam; ab etwa 80% der Gesamtsaugdauer strebt sie rasch gegen Null.

## B. Verlauf der Abflugtendenz

### 1. Fühlerstellung während des Aufenthalts auf dem Futtertischchen

An saugenden Bienen ist der bevorstehende Abflug daran zu erkennen, daß sie die Fühlergeißeln, die sie bis über die Mitte der Saugdauer hinaus in die Nähe der Kapillare hielten, von ihr wegbewegen.

a) *Meßmethode.* Ich registrierte alle 1,5 sec (Zeitvorgabe durch ein Metronom) die Stellung der Antennen vom Saugbeginn bis zum Saugende mit einem Tonband bzw. Polygraphen.

Die Fühler nehmen während des Saugens verschiedene Stellungen innerhalb eines Gesamtbereichs ein. Diesen unterteilte ich in drei mit dem Auge leicht zu unterscheidende Bereiche: „a“, „e“ und „u“ (Abb. 5; die zur Kennzeichnung gewählten Vokale waren beim Abhören des Tonbandes nicht zu verwechseln). Die Entscheidung, in welchem Bereich sich die Fühler befanden, traf ich nach der Entfernung zwischen Geißel (diese kann nicht gekrümmt werden) und Kapillare; der Winkel zwischen Scapus und Geißel blieb dabei unberücksichtigt. Befinden sie sich beispielsweise im Bereich „a“ (Geißeln berühren die Kapillare oder sind nicht mehr als 1 mm davon entfernt), kann dieser Winkel spitz oder stumpf sein. Bei stumpfem Winkel zwischen Scapus und Geißel ist der zwischen Kopf und Scapus (Öffnung des Winkels zur Kapillare) spitz und umgekehrt.

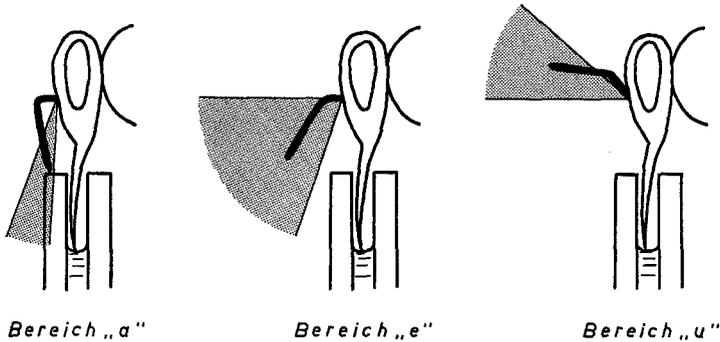


Abb. 5. Schema der Fühlerstellungsbereiche. — Die Biene saugt aus der Kapillare in der Mitte des Futtertischchens

Im Bereich „e“ hält die Biene ihre Fühler selten ruhig. Sie bewegt sie — meist alternierend — in großen Ausschlägen von der Kapillare weg und wieder zurück. Manchmal stehen die Antennen zitternd in einigem Abstand vom Röhrchen.

Im Bereich „u“ stehen die Geißeln — meist sehr ruhig — waagrecht oder sogar etwas über der Horizontalen.

Während der 1,5 sec pendelten die Antennen häufig zwischen „a“ und „e“. In solchen Fällen schätzte ich ab, wo sie länger zu beobachten waren und registrierte den betreffenden Bereich. Pendeln zwischen „a“ und „u“ kam im allgemeinen nicht vor.

Unter bestimmten Bedingungen erfolgt der Abflug 1 sec und weniger nach dem Saugende. Dann sind die Fühler erst nach dem Saugen in Stellung „u“ zu beobachten; sie wandern in der kurzen Zeitspanne zwischen Saugende und Abflug von „e“ nach „u“. Da mit meiner Methode diese rasche Veränderung nicht zu erfassen ist, enden die Kurven oft bei „e“. — Bei niedriger Temperatur ist die Zeitspanne zwischen Saugende und Abflug sehr viel länger, so daß es möglich ist, die Vorgänge nach dem Saugende genauer zu studieren (vgl. B 2).

b) *Graphische Darstellung.* Von den während eines Besuchs erhaltenen Einzelmeßwerten wurden jeweils 4 aufeinanderfolgende zusammengefaßt. Jeder Punkt in den Abbildungen repräsentiert also eine Zeitspanne von 6 sec (oberes Diagramm der Abb. 7). — Die Ordinateneinteilung läßt erkennen, aus welchen Einzelmeßwerten ein Punkt errechnet wurde (Abb. 6). Beispielsweise bedeutet ein Punkt bei „3“: In der einen Hälfte der 4 Fälle waren die Antennen im Bereich „a“ anzutreffen, in der anderen in „e“. Waren sie dauernd in „a“, liegt der Punkt bei „1“; der Ordinatenwert Null tritt also nicht auf.

Da ich für eine Kurve mehrere Besuche auswertete, liegt über jedem Abszissenwert eine Schar von Punkten, die zusammengesetzte Einzelmeßwerte repräsentieren. Sie sind nicht normal verteilt. Als endgültiger Punkt in den Diagrammen ist deren Zentralwert eingezeichnet. Die Punktescharen, ihre Zentralwerte und die endgültige Kurve zeigt das untere Diagramm der Abb. 7.

c) *Verlauf der Fühlerstellungskurve.* Abb. 7 weist folgende für Fühlerstellungskurven kennzeichnende Merkmale auf. Der erste Punkt liegt noch nicht auf dem Niveau „a“, d. h. die Biene nimmt mit ihren Fühlern erst nach einigen Sekunden Kontakt mit der Kapillare auf, den sie im

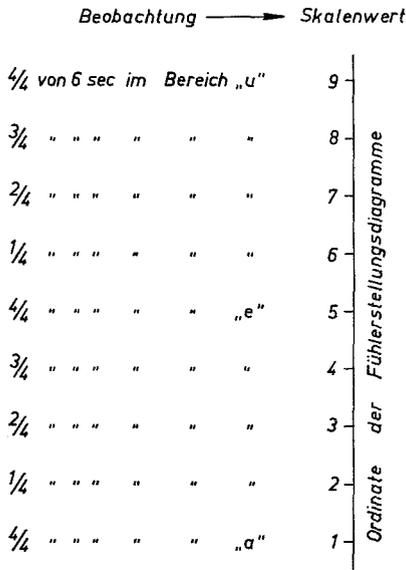


Abb. 6. Zuordnung der zusammengefaßten Meßwerte der Fühlerstellung zur Ordinatenenteilung der Diagramme. Weiteres s. Text

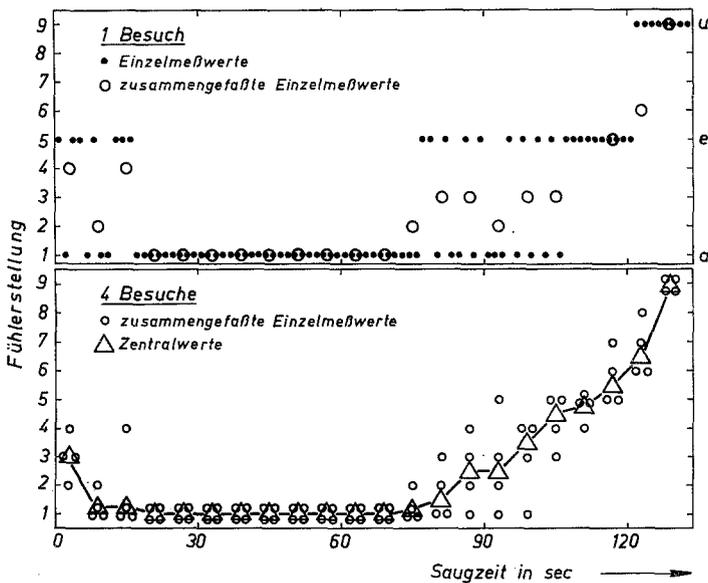


Abb. 7. Von den Einzelmeßwerten zur Fühlerstellungskurve. — Oberes Diagramm: Jeweils 4 Einzelmeßwerte (Zeitspanne 6 sec) von einem Besuch einer Biene werden zu einem Punkt zusammengefaßt. Für die Einzelmeßwerte gilt:  $a = 1$ ;  $e = 5$ ;  $u = 9$ . — Unteres Diagramm: Zum oben dargestellten Besuch sind drei weitere hinzugenommen; nur noch die Punkte der zusammengefaßten Meßwerte sind eingetragen. In einem letzten Schritt werden deren Zentralwerte errechnet

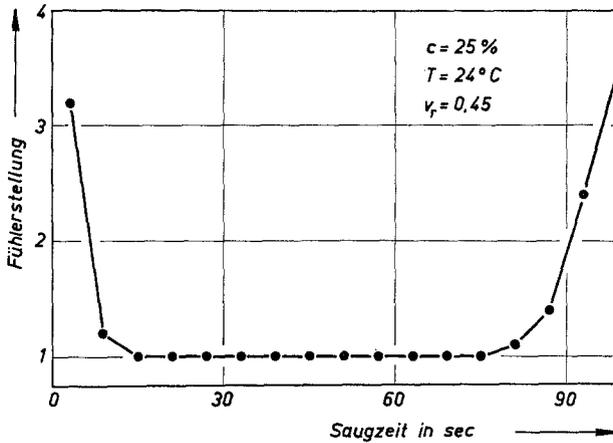


Abb. 8. Kurve der Fühlerstellung in den Abstellbesuchen (vgl. A 1). — Oktober 1966. 1 Biene. 77 Besuche. Von jedem Besuch wurden nur diejenigen Meßwerte verwendet, die vor dem Abstellzeitpunkt gewonnen worden waren

weiteren Saugverlauf lange Zeit beibehält; schließlich bewegt sie die Antennen langsam von der Kapillare weg. Während sie zur Kapillare hin orientiert ist, betastet (und beriecht?) sie ständig das Polyäthylenröhrchen; möglicherweise spielt dabei das von Martin und Lindauer (1966) entdeckte Tastsinnesorgan („ovale Sinnesplatte“) am letzten Antennenglied eine Rolle.

Nach dem Verlauf der Fühlerstellungskurve zu urteilen, erfolgt die Umstimmung am Saugende langsamer als zu Beginn; das fällt auch auf, wenn man die Haltung der ganzen Biene beobachtet: Nach dem Eintauchen des Rüssels „sackt sie in sich zusammen“; der beginnende Aufbruch zeigt sich dagegen zunächst *nur* an der Fühlerstellung, erst später auch im sonstigen Verhalten.

Eine weitere Fühlerstellungskurve ist in Abb. 8 dargestellt. Sie wurde bei den Experimenten zur Feststellung der Saugwartezeit (vgl. A 1) registriert.

### 2. Fühlerstellungskurve bei niedriger Temperatur

Bei Temperaturen unterhalb  $19^\circ\text{C}$  „trödeln“ die Sammlerinnen, bevor sie abfliegen (vgl. die bei Pflumm, 1969 in Abb. 11 und 12 dargestellte Verzögerung des Abflugs und Abb. 9 oben). Wie ist die Fühlerstellung dieser „träge“ herumstehenden Bienen? — Wenn die Fühler die Stärke der Abflugtendenz anzeigen, kann aus ihrer Stellung geschlossen werden, ob eine trödelnde Biene vor dem Abflug nochmals saugen wird oder nicht.

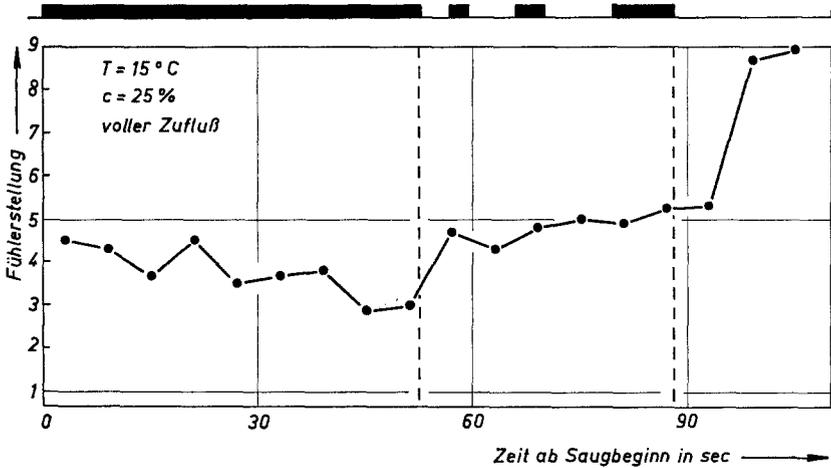


Abb. 9. Fühlerstellungskurve bei  $15^{\circ} \text{C}$ . — Oktober 1966. 1 Biene. 14 Besuche. Die gestrichelten Vertikalen geben den Beginn der ersten Saugunterbrechung und das endgültige Saugende (jeweils im Durchschnitt) an, wie es das darüberstehende Schema veranschaulicht (Balken bedeutet „Biene saugt“, vgl. Pflumm, 1969, Abb. 12). Das Schema gibt die Lage der Saugunterbrechungen für einen Einzelbesuch wieder; bei den übrigen Besuchen traten sie zu anderen Zeitpunkten auf

Hierzu registrierte ich die Fühlerstellung auch über das Saugende hinaus bis zum Abflug. Während der Saugunterbrechungen lief die Biene von der Kapillare weg; für die Bereiche der Fühlerstellung konnten dann nicht mehr die während des Saugens gültigen Kriterien angewendet werden. Ich schrieb für eine abseits der Kapillare gezeigte Fühlerstellung denselben Wert auf, der bei gleicher Stellung für eine saugende Biene gegolten hätte.

Die Stellung „u“ wird erst nach dem Saugen (Abb. 10), bzw. dann erreicht, wenn kein Saugen mehr zu erwarten ist (Abb. 9). In den vor dem endgültigen Saugende liegenden Unterbrechungen (Abb. 9) werden die Fühler höchstens ganz kurz hoch gehalten, länger andauernde Stellung „u“ weist immer auf baldigen Abflug hin.

Im Gegensatz zu den Kurven der Abb. 7 und 8 erreichen die der Abb. 9 und 10 auch in der Mitte der Saugdauer nicht das Niveau „1“ der Fühlerstellungsskala. Bei den in Abb. 9 und 10 dargestellten Experimenten war also nach meiner Interpretation die Abflugtendenz während des gesamten Besuchs größer als bei denen der Abb. 7 und 8, was vermutlich eine Folge der tiefen Temperatur ist.

### 3. Störblitzversuche

Beim Saugen läßt sich eine Biene kaum stören. Als wirksam erwies sich — im Gegensatz zu Anpusten, Anschalten einer starken Lampe etc. — der Lichtblitz eines Elektronenblitzgerätes (Braun Hobby; Leitzahl 40 für  $17/10^{\circ} \text{DIN}$ ), dessen

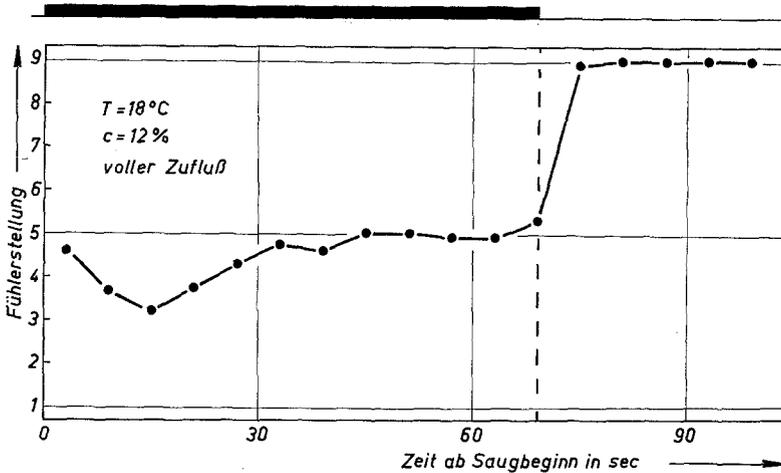


Abb. 10. Wie Abb. 9, jedoch eine andere Biene bei  $18^{\circ}\text{C}$  und einer anderen Konzentration. — Oktober 1966. 12 Besuche. Der Balken gibt das durchschnittliche Saugende wieder. Im Gegensatz zu Abb. 9 kam danach kein Saugen mehr vor

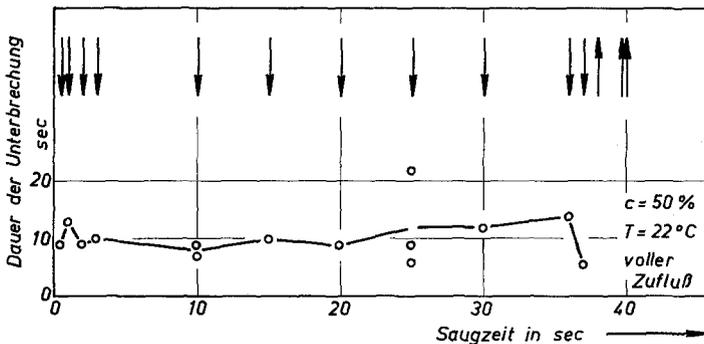


Abb. 11. Dauer einer durch einen Lichtblitz erzwungenen Saugunterbrechung in Abhängigkeit von der Saugzeit. — August 1966. Einzelversuche an einer Biene. Die Pfeile geben den Zeitpunkt des Lichtblitzes an. Zeigen die Pfeilspitzen nach unten, kehrte sie zur Futterquelle zurück; zeigen sie nach oben, flog sie zum Stock

Reflektor 6 cm von der Biene entfernt aufgestellt wurde. Ich löste ihn zu verschiedenen Zeitpunkten des Saugvorgangs aus, während eines Besuchs aber nur einmal. Auf jeden Blitzversuch folgte ein Besuch, bei dem die Biene ungestört trinken konnte. In jedem Fall erzwang ich durch den Lichtblitz eine Saugunterbrechung. Kaum hatte ich ihn ausgelöst, flog die Biene auch schon vom Futtertischchen auf, um sich unmittelbar danach auf dem Tisch niederzulassen. Dort saß sie eine Weile, flog dann im Zimmer umher und kehrte meist zur Futterquelle zurück.

Abb. 11 zeigt die Dauer dieser Unterbrechungen in Abhängigkeit von der Saugzeit. Von einem bestimmten Zeitpunkt an (80% der Saugdauer;

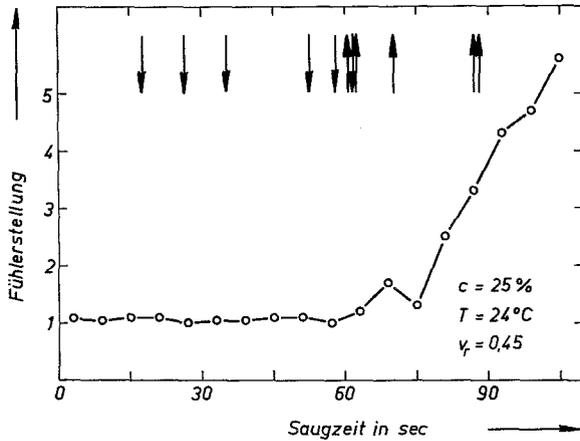


Abb. 12. Durch Lichtblitze ausgelöste Heimflüge und deren Beziehung zur Fühlerstellungskurve. — Registrierung der Fühlerstellung am 19. 8. 66 (22 Besuche). Lichtblitzversuche am 20. 8. und 22. 8. 66. Bedeutung der Pfeile wie in Abb. 11

bei einer anderen Biene und denselben Bedingungen: 77%) kehrte sie jedoch nicht mehr zur Futterquelle zurück. Obwohl sie ihren Magen erst zu etwa  $\frac{3}{4}$  gefüllt hatte, flog sie zum Stock.

Diese Störversuche erlaubten es, den Saugvorgang auf die Stärke der Abfluggtendenz hin „abzutasten“ und die Ergebnisse mit dem Verlauf der Fühlerstellungskurve zu vergleichen.

Die Fühlerstellung einer neu adressierten Biene wurde bei den in Abb. 12 angegebenen Bedingungen registriert. Am folgenden Tag zwang ich sie durch Lichtblitze zu Saugunterbrechungen. Wie Abb. 12 zeigt, sind Heimflüge erst nach dem Zeitpunkt zu erzielen, von dem an die Fühlerstellungskurve zu steigen beginnt.

#### 4. Orientierung in Heimflugrichtung

Die in B 1—3 geschilderten Versuche erbrachten Aufschluß über den Verlauf der Abfluggtendenz bei hohen und mittleren Zuflußgeschwindigkeiten. Bei niedrigen treten Saugunterbrechungen auf, während derer die Biene meist im Zimmer umherfliegt (Pflumm, 1969). Da sich unter diesen Bedingungen die Fühlerstellung nicht kontinuierlich beobachten läßt, wählte ich eine andere — unabhängige — Methode, um den Verlauf der Abfluggtendenz festzustellen. — Erfolgt auch bei niedrigen Zuflußgeschwindigkeiten die Umstimmung bei rund  $\frac{3}{4}$  der Besuchsdauer, obwohl diese nicht mehr 1 oder 3 min, sondern etwa  $\frac{1}{2}$  Std beträgt? Äußert sich die gegen Besuchsende wachsende Abfluggtendenz darin, daß sich die Sammlerin bevorzugt in Heimflugrichtung orientiert?

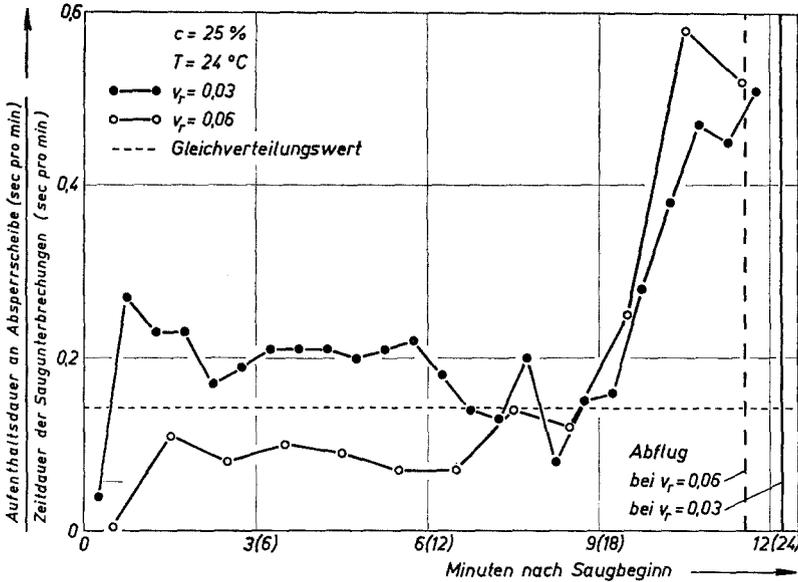


Abb. 13. Orientierung während der bei kleinen Zuflußgeschwindigkeiten auftretenden Saugunterbrechungen. Eingesperrte Biene (vgl. Text). — Mittelwerte. Je zwei Besuche. Die Abszisse gilt für  $v_r = 0,06$ . Für  $v_r = 0,03$  gelten die Werte in Klammern

Ich sperrte die Biene nach der Ankunft in ein Häuschen aus Plexiglas (vgl. Pflumm, 1969; Abb. 1), dessen offene Seite ich mit einer durchsichtigen Scheibe bis auf einen schmalen Spalt verschloß. Die Biene ließ sich dadurch nicht stören. Statt während der Saugunterbrechungen im Zimmer umherzufliegen, lief sie im Häuschen, wobei sie meist den Boden, die Decke und zwei Wände durchmaß. Ich registrierte während des gesamten Besuchs die jeweils an der in Heimflugrichtung liegenden Wand verbrachte Zeit; ein schnelles Darüberlaufen veranschlagte ich mit  $\frac{1}{5}$  sec. Außerdem maß ich die Dauer jeder Saugunterbrechung. — Im Diagramm (Abb. 13) repräsentiert jeder Meßpunkt den Quotienten aus der während 1 min verbrachten Zeit an der Absperrscheibe (Summe der einzelnen Aufenthaltsdauern) und der während dieser Minute gemessenen Unterbrechungsdauer (Summe der einzelnen Unterbrechungsdauern).

Würde die Biene während der Saugunterbrechungen keine Raumrichtung bevorzugen, müßte sie an jeder der 6 sie umgebenden Flächen durchschnittlich gleich viel Zeit pro Flächeneinheit verbringen (Gleichverteilungslinie in Abb. 13). — Wie Abb. 13 zeigt, hält sie sich jedoch gegen Saugende immer länger an der in Heimflugrichtung liegenden Scheibe auf. Bei etwa 75% der Besuchsdauer setzt eine starke Orientierung in Heimflugrichtung ein.

Für die hier gestellte Frage ist es belanglos, wonach sich die eingesperrte Biene orientierte, entscheidend ist die auftretende *Umstimmung*. Daß sie sich nach der *Licht*richtung orientiert haben könnte, lassen

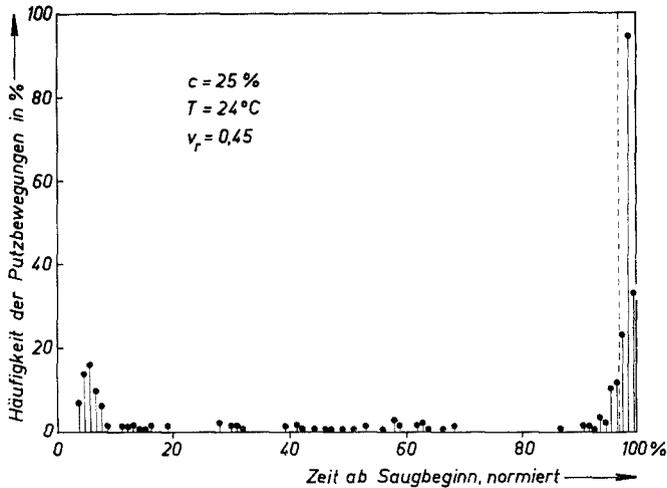


Abb. 14. Häufigkeitsverteilung des Putzens während des Besuchs. — Oktober 1966. 1 Biene. Die Werte geben an, in wieviel Prozent der 145 Besuche Putzbewegungen zum betreffenden Zeitpunkt auftraten. Die innerhalb 1 sec liegenden Putzbewegungen wurden zusammengefaßt. Mittlere Besuchsdauer: 101 sec (= 100%). Das Saugende lag durchschnittlich 3 sec vor dem Abflug (gestrichelte Vertikale)

Versuche vermuten, bei denen das Häuschen so stand, daß die offene Seite vom Fenster weg ins Zimmer zeigte. Dabei liefen die Sammlerinnen nach dem Saugen oft längere Zeit an der in Richtung zum Fenster liegenden Wand umher.

Bei  $v_r = 0,03$  ist die Biene bis zum Zeitpunkt der Umstimmung stärker in Heimflugrichtung orientiert als bei  $v_r = 0,06$ , vermutlich als Folge der bei  $v_r = 0,03$  größeren Bereitschaft, an anderen Futterquellen zu sammeln (Pflumm, 1969).

Bei einer einzigen Biene (unter anderen experimentellen Bedingungen) konnte ich folgendes Verhalten beobachten: Sie flog bei jedem Besuch nach dem Saugen zwei-, drei- oder viermal zum Fenster hinaus und wieder zur Futterquelle zurück, ehe sie schließlich zum Stock flog. Vom Fenster zurückkehrend, setzte sie sich gelegentlich auf das Futtertischchen, wobei sie nicht immer nochmals saugte.

### C. Zeitliche Verteilung der Putzbewegungen (Beispiel)

Die Konzentration und Zuflußgeschwindigkeit des Zuckerwassers sowie die Temperatur an der Futterquelle beeinflussen nicht nur die Anzahl der Putzbewegungen pro Besuch (Pflumm, 1969), sondern auch deren zeitliche Verteilung in seinem Verlauf. Diese ist für eine bestimmte Kombination von  $c$ ,  $v$  und  $T$  in Abb. 14 dargestellt. Dieses Beispiel wurde deshalb herausgegriffen, weil in derselben Versuchsreihe auch die

Saug- und Abflugtendenz gemessen wurden (Abb. 1 und 8). Wie Abb. 14 zeigt, wurde in dieser Reizsituation vorwiegend in der kurzen Zeitspanne zwischen Saugende und Abflug geputzt. Aber auch kurz nach Saugbeginn trat häufiger Putzen auf; in der Besuchsmitte waren dagegen nur sehr selten Putzbewegungen zu beobachten.

## Diskussion

### 1. Zur Saugtendenz

Durch das Abstellen der Pumpe aktiviert man die Tendenz, die Kapillare zu verlassen, der nach meiner Hypothese die Saugtendenz entgegenwirkt. Je länger die Biene wartet, ehe sie den Rüssel herauszieht, desto größer ist die zu überwindende Saugtendenz.

Die Dauer der Saugwartezeit wird bei der geschilderten Versuchsdurchführung nicht von Lernvorgängen beeinflusst (vgl. A 1). Bienen können aber auch lernen, eine Zeitlang auf eine Belohnung zu warten (Vogt, 1969). Diese gelernte „Wartezeit“ bleibt ebenfalls während des Besuchs ziemlich konstant. Eine Verkürzung gegen Besuchsende, wie sie bei der Saugwartezeit auftritt (Abb. 1 und 2), konnte Vogt vermutlich deshalb nicht feststellen, weil die Biene nicht vom Besuchsbeginn bis zum -ende ungestört trinken konnte. Da sie als Belohnung nur 10  $\mu$ l Zuckerwasser erhielt, mußte sie während eines Besuchs mehrere Male an die Dressuranordnung anfliegen. Jeder neue Anflug kann als Störung des Saugvorgangs aufgefaßt werden. Störungen nach dem Umstimmungszeitpunkt veranlassen sie aber, zum Stock zu fliegen (vgl. Abb. 11 und 12). Hatte sie mit dem Aufsaugen der 6. oder 7. Belohnungsmenge den Umstimmungszeitpunkt überschritten, flog sie zum Stock.

Die Saugwartezeit ist die einzige zu Aussagen über Stimmungsänderungen verwendete Größe, die auch zur Kennzeichnung des gesamten Besuchs verwendet wurde (Pflumm, 1969).

Im Gegensatz zur Saugwartezeit bleibt die *Sauggeschwindigkeit* während des Besuchs nicht konstant, sondern fällt zunächst nahezu linear ab. Ob die Ursachen dafür mechanischer Natur sind (Rückstellkräfte im Abdomen o. ä.), ist eine offene Frage; der Zeitpunkt der Umstimmung wird durch die plötzliche Änderung gegen Saugende angezeigt.

### 2. Zur Abflugtendenz

Für die Annahme, daß diese an der Fühlerstellung gemessen werden kann, spricht, daß die Stellung „u“ der Flughaltung der Fühler sehr nahe kommt. Eine weitere Stütze bieten die Ergebnisse der Störblitzversuche und der Experimente bei niedriger Temperatur. Auch die beschriebene Orientierungsleistung läßt vermuten, daß sich in ihr die Abflugtendenz widerspiegelt.

Die Biene ist in den ersten Sekunden nach Saugbeginn noch nicht sehr stark zur Kapillare hin orientiert (Abb. 8). Während dieser Zeitspanne läßt sie sich auch leicht durch eine Handbewegung aufscheuchen, was in der Mitte der Saugdauer nicht mehr gelingt. Dies paßt zu dem Befund von Menzel (1968), wonach Farbsignale dann noch mit der Belohnung assoziiert werden können, wenn sie während der ersten 2 sec nach Saugbeginn geboten werden — später aber nicht mehr.

### 3. Zeitpunkt der Umstimmung

Die in Teil A und B angegebenen, lange Zeit auf annähernd konstantem Niveau verlaufenden Kurven beginnen von einem bestimmten Zeitpunkt an zu fallen bzw. zu steigen. In welcher Beziehung steht dieser zur jeweiligen Besuchsdauer?

Der in der Tabelle angegebene Wert für diesen Umstimmungszeitpunkt stellt eine relativ grobe Abschätzung dar (Feststellen des beginnenden Fallens bzw. Steigens mit dem Auge). In Anbetracht der großen

Tabelle. Die Daten stammen von verschiedenen Bienen, die zu verschiedenen Zeiten und unter verschiedenen Bedingungen an der Futterquelle verkehrten

Verhaltensweise	Minuten nach Saugbeginn	Minuten vor dem Abflug	% der Besuchsdauer
Unterbrechung nach Störblitz (Abb. 11)	0,62	0,15	80
Sauggeschwindigkeit (Abb. 3)	0,63	0,16 (vor dem Saugende: vgl. A 2)	80
Saugwartezeit ( $v = 0,91 \mu\text{l}/\text{sec}$ ; Abb. 2)	0,71	0,38	65
Unterbrechung nach Störblitz (Abb. 12)	1,05	0,79	57
Fühlerstellung (Abb. 8)	1,25	0,39	76
Saugwartezeit ( $v_r = 0,45$ ; Abb. 1)	1,35	0,32	81
Saugwartezeit ( $v = 0,48 \mu\text{l}/\text{sec}$ ; Abb. 2)	1,45	0,78	65
Fühlerstellung (niedrige Temperatur; Abb. 9)	1,54	0,29	84
Orientierung in Heimflugrichtung ( $v_r = 0,06$ ; Abb. 13)	8,50	2,98	74
Orientierung in Heimflugrichtung ( $v_r = 0,03$ ; Abb. 13)	18,50	5,85	76

Unterschiede in der Gesamtbesuchsdauer genügt dieses Verfahren für die vorliegende Frage. Die Unterschiede zwischen den Prozentwerten sind weit geringer (Faktoren bis zu etwa 1,5) als diejenigen zwischen den Absolutwerten (Faktoren bis zu 40).

Die Umstimmung erfolgt bei der kürzesten gemessenen Besuchsdauer 36 sec, bei der längsten 18 min 30 sec nach Saugbeginn, in beiden Fällen dann, wenn rund  $\frac{3}{4}$  der Besuchsdauer verstrichen sind. Die Werte gruppieren sich um den von 75%. — Die feste Beziehung des Umstimmungszeitpunktes zur Besuchsdauer ist besonders in Abb. 2 gut zu erkennen: Die Saugdauer ist bei  $v = 0,48 \mu\text{l}/\text{sec}$  rund *doppelt* so groß wie bei  $v = 0,91 \mu\text{l}/\text{sec}$ , die Umstimmung erfolgt — bezogen auf die Gesamtsaugdauer — in beiden Fällen zum *gleichen* Zeitpunkt.

Da zwischen dem Umstimmungszeitpunkt und dem Saugende immer eine Zeit von  $\frac{1}{4}$  der Gesamtbesuchsdauer verstreicht, muß der Wert für diese schon vor dem Umstimmungszeitpunkt festliegen. Dieser Wert wird von der Biene auf noch unbekannte Weise während des Saugens festgelegt, wobei als bestimmende Größen vor allem die Konzentration und Zuflußgeschwindigkeit des Zuckerwassers sowie die Lufttemperatur an der Futterquelle eingehen. Folgender Befund spricht dafür, daß dieser Wert erst an der Futterquelle festgesetzt wird: Erniedrigt man die Zuflußgeschwindigkeit zwischen zwei Besuchen, bleibt die Biene gleich beim ersten Besuch nach dem Wechsel so lange an der Futterquelle, wie sie es bei einer langen Reihe von Besuchen bei dieser zweiten Zuflußgeschwindigkeit tun würde.

Diese Überlegungen gelten nur, wenn während des Besuchs die Zuflußgeschwindigkeit gleichbleibt. Bietet man dagegen der saugenden Biene plötzlich eine höhere bzw. niedrigere Zuflußgeschwindigkeit, so reagiert sie sofort; sie nimmt dann zu der bereits gesaugten Menge noch so viel Zuckerwasser auf, wie sie für eine Abflugmagenfüllung (s. u.) benötigt, die der *neuen* Zuflußgeschwindigkeit entspricht. Demnach mißt sie die Zuflußgeschwindigkeit *fortlaufend* während des ganzen Besuchs.

Ein Wechsel der Zuflußgeschwindigkeit während des Saugens führt zu sehr unterschiedlichen Gesamtbesuchsdauern, die Abflugmagenfüllung dagegen entspricht ziemlich genau der nach dem Wechsel gebotenen Zuflußgeschwindigkeit<sup>1</sup>. Das ist ein Hinweis darauf, daß nicht der Wert für die Gesamtbesuchsdauer festgelegt wird, sondern der für die Abflugmagenfüllung. Auch Versuchsergebnisse von Núñez (1966) sprechen für diese Möglichkeit: Er ließ eine Biene bei verschiedenen Besuchen Zuckerwasser unterschiedlicher Temperatur trinken, wobei die Lufttemperatur

<sup>1</sup> Zur Abhängigkeit der Abflugmagenfüllung von der Zuflußgeschwindigkeit vgl. Núñez (1966). Bei während des Besuchs gleichbleibender Zuflußgeschwindigkeit gehört zu einer bestimmten Abflugmagenfüllung eine bestimmte Besuchsdauer.

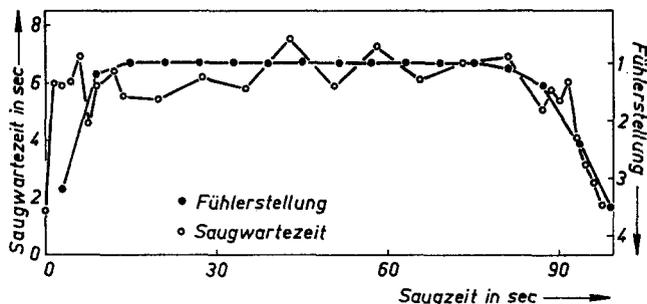


Abb. 15. Saugwartezeit und Fühlerstellung in Abhängigkeit von der Saugzeit. — Werte für die Saugwartezeit aus Abb. 1, für die Fühlerstellung aus Abb. 8 übernommen. Weiteres s. Text

konstant blieb. Die Saugzeit nahm mit abnehmender Zuckerwassertemperatur stark zu, die Abflugmagenfüllung blieb dagegen ziemlich konstant.

Wenn der Wert für die Abflugmagenfüllung festgelegt wird, sind die obigen Überlegungen auf diese zu übertragen. Die Umstimmung erfolgt in diesem Fall (außer bei vollem Zufluß, s. u.) dann, wenn der Magenfüllungszustand 75% der jeweiligen Abflugmagenfüllung erreicht hat. Dieser Wert darf — aus den im Abschnitt „Allgemeines“ erwähnten Gründen (Füllungsgrad lineare Funktion der Saugzeit) — auf den Magenfüllungszustand übertragen werden.

Ob nun der Wert für die Besuchsdauer oder der für die Abflugmagenfüllung festgelegt wird, in jedem Fall stellt — bei während des Besuchs gleichbleibender Zuflußgeschwindigkeit — der Besuch für die Biene eine *zeitliche Einheit* dar.

#### 4. Beziehungen zwischen Saug-, Abflug- und Putztendenz

Die Kurven, welche den Verlauf der Saugtendenz wiedergeben (z. B. Abb. 2), sind „Gegenstücke“ zu jenen, welche die jeweilige Stärke der Abflugtendenz zeigen (z. B. Abb. 8). Läßt sich zwischen den beiden Tendenzen der gleiche formale Zusammenhang herstellen wie zwischen der quellenspezifischen Sammelbereitschaft und der Bereitschaft, an anderen Futterquellen zu sammeln, deren Summe eine Konstante ist (Pflumm, 1969)? Ein solcher müßte dann für jeden Zeitpunkt des Besuchs gültig sein.

Ich wähle zwei Variablen aus, die nach meiner Hypothese Saug- bzw. Abflugtendenz repräsentieren: Saugwartezeit und Fühlerstellung. Beide wurden in derselben Versuchsserie gemessen. Ich subtrahiere die Fühlerstellungskurve von einer Konstanten und stelle beide Kurven in einem Diagramm dar (Abb. 15). Sie zeigen — außer der Differenz am Saug-

beginn (s. u.) — einen übereinstimmenden Verlauf. Daher kann für den Zusammenhang angenommen werden: *Saugtendenz* + *Abflugtendenz* = *const.* Ob die Konstante etwas mit der quellenspezifischen Sammelbereitschaft (Pflumm, 1969) zu tun hat, soll später untersucht werden. — In Abb. 16 habe ich willkürlich angenommen, daß die Saugtendenz (in noch unbekannter Weise) von der Reizsituation an der Futterquelle abhängt, die Abflugtendenz dagegen ein Verrechnungsergebnis ist.

Ich übernehme die Verrechnungsschritte aus dem früher angegebenen Schema (Pflumm, 1969, Abb. 19) — das der Enthemmungshypothese für Übersprunghandlungen (Andrew, 1956; Van Iersel und Bol, 1958) entspricht — und wende sie auf die Veränderungen während des Besuchs an. Die Ausführungen zum Verrechnungsschema werden — soweit sie sinngemäß zu übertragen sind — hier nicht wiederholt.

Setzt man in das Schema zeitabhängige Kurven ein, ist für jede durch die Reizsituation an der Futterquelle gegebene Stärke der quellenspezifischen Sammelbereitschaft der Verlauf der Saugtendenz (bzw. Abflugtendenz) neu zu bestimmen. Beispiele für die Abhängigkeit der Saugtendenz von  $c$  und  $v$  liefern die bei Pflumm (1969) dargestellten Befunde: Die in der Besuchsmitte gemessene Saugwartezeit (Höhe des Niveaus der Saugtendenz-Kurve) wächst mit zunehmender Konzentration und Zuflußgeschwindigkeit. Den Einfluß der Temperatur auf die Abflugtendenz zeigen Abb. 9 und 10 der vorliegenden Arbeit.

Messungen der Saug- (Abb. 1) und Abflugtendenz (Abb. 8) sowie des Putzens (Abb. 14) liegen aus derselben Versuchsserie vor. Für das Putzen wurden die Zwischenbesuche (vgl. A 1) ausgewertet, da bei den Abstellversuchen nach dem Herausziehen des Rüssels häufig geputzt wurde. Bei der Anwendung des Verrechnungsschemas gehe ich von der Kurve der Abflugtendenz (Abb. 8) aus, da hier mehr Meßwerte pro Punkt vorliegen als bei der Saugtendenz. Für den Zeitpunkt des Saugbeginns und den des Abflugs nehme ich an, es habe die Fühlerstellung „u“ vorgelegen und verlängere die Kurve bis zu diesen Werten. Die Subtraktion von einer Konstanten ergibt die Kurve der Saugtendenz. Die weitere Verrechnung erfolgt nach Vorschrift des Schemas Abb. 16. Die beiden Konstanten wähle ich willkürlich; über die Beziehungen der zweiten Konstanten zu Potential- und Aktual-Putzbereitschaft (Pflumm, 1969) kann vorläufig nichts ausgesagt werden. Die resultierende Kurve der Putztendenz wird in Abb. 17 mit den experimentellen Ergebnissen verglichen. Sowohl am Beginn als auch am Ende des Besuchs tritt das Putzen gegenüber dem beginnenden Steigen der postulierten Kurve verzögert auf. Am Besuchsende folgen die Meßpunkte dann einem der geforderten Kurve ähnlichen Verlauf, am Saugbeginn weichen sie dagegen stärker von ihr ab. Worauf dies zurückzuführen ist, ist eine offene Frage.

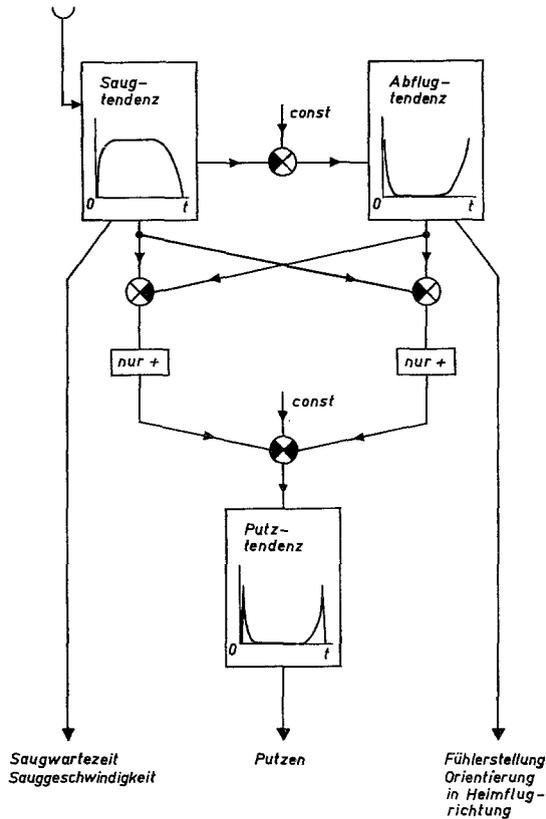


Abb. 16. Verrechnungsschema zur Abhängigkeit des Putzens von der seit Saugbeginn verstrichenen Zeit. — Eine in einen schwarzen Sektor mündende Leitung bedeutet, daß der hier eintreffende Wert zu subtrahieren ist. Weiteres s. Text

Ein weiteres Beispiel dafür, daß Putzen erst auftritt, wenn sich die Stärke der Tendenzen ändert, zeigt Abb. 3: Putzen setzt zum gleichen Zeitpunkt ein wie die Umstimmung (Einschaltfigur).

Die in Abb. 15 zu Saugbeginn auftretende Differenz bietet möglicherweise einen Hinweis darauf, daß Saug- und Abflugtendenz voneinander unabhängig sind. Besteht dagegen der in Abb. 16 angenommene Zusammenhang, lassen sich die gefundenen Beziehungen auch nach Art der Abb. 18b darstellen (Mittelstaedt, mündl. Mitt.). Der Wert der Konstanten, von der die Kurve der Saugtendenz (bzw. der Abflugtendenz) zu subtrahieren ist, beträgt in Abb. 18b die Hälfte des in Abb. 16 (bzw. Abb. 18a) gewählten. Wie der Vergleich von Abb. 18a mit b zeigt, entfällt in b die gegenseitige Hemmung zweier antagonistischer Tendenzen. Diese Ausführungen gelten sinngemäß für das Verrechnungsschema

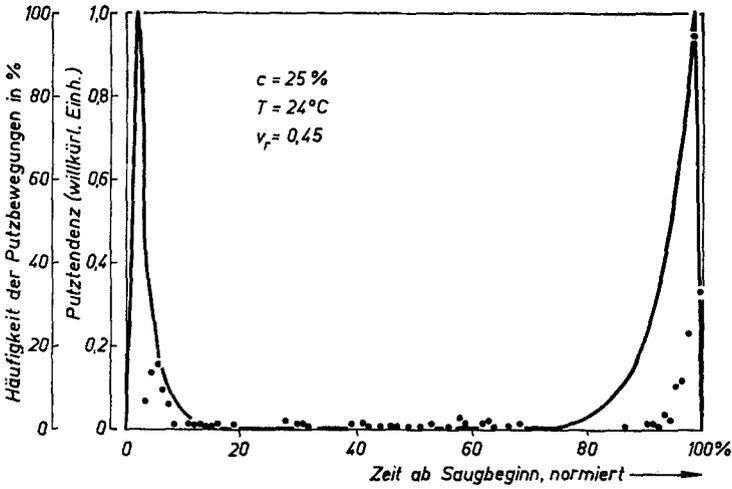


Abb. 17. Abhängigkeit der Putztendenz (errechnet nach Abb. 16) von der seit Saugbeginn verstrichenen Zeit. — Meßpunkte aus Abb. 14 übernommen

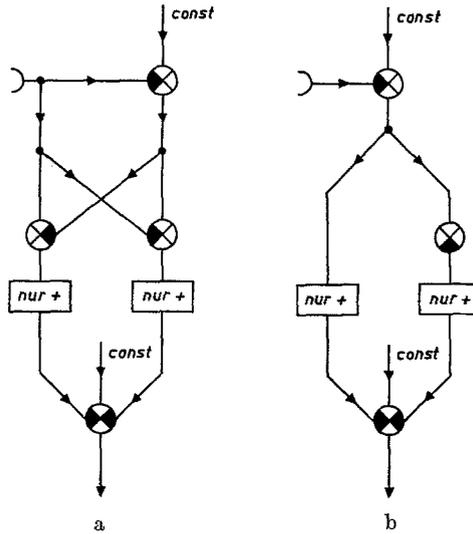


Abb. 18. a Schema der Abb. 16 in anderer Form dargestellt. Die Verlaufskurven und die Leitungen zu den gemessenen Verhaltensweisen sind fortgelassen. b Alternativ-Schema. Weiteres s. Text

der früheren Arbeit (Pflumm, 1969). — Ohne weitere Experimente kann nicht entschieden werden, ob zwei unabhängige Tendenzen (bzw. Bereitschaften) angenommen werden müssen.

Die Enthemmungshypothese läßt sich also auch für eine Erklärung der zeitlichen Verteilung des Putzens während des Besuchs heranziehen.

### Literatur

- Andrew, R. J.: Normal and irrelevant toilet behaviour in *Emberiza* Spp. Brit. J. Anim. Behav. **4**, 85—91 (1956).
- Armbruster, L.: Vergleichende Eichungsversuche an Bienen und Wespen. Arch. Bienenk. **3**, 219—230 (1921).
- Betts, Annie: Das Aufnahmevermögen der Bienen beim Zuckerwasserfüttern. Arch. Bienenk. **10**, 301—309 (1929).
- Frisch, K. v.: Über die „Sprache“ der Bienen, eine tierpsychologische Untersuchung. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **40**, 1—186 (1923).
- Gontarski, H.: Leistungsphysiologische Untersuchungen an Sammelbienen (*Apis mellifica*). Arch. Bienenk. **16**, 107—126 (1935).
- Iersel, J. J. A. v., Bol, A. A. C.: Preening of two tern species. A study on displacement activities. Behaviour **13**, 1—88 (1958).
- Kalmus, H.: Der Füllungszustand der Honigblase entscheidet die Flugrichtung der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **26**, 79—84 (1939).
- Martin, H., Lindauer, M.: Sinnesphysiologische Leistungen beim Wabenbau der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **53**, 372—404 (1966).
- Menzel, R.: Das Gedächtnis der Honigbiene für Spektralfarben. I. Kurzzeitiges und langzeitiges Behalten. Z. vergl. Physiol. **60**, 82—102 (1968).
- Núñez, J. A.: Quantitative Beziehungen zwischen den Eigenschaften von Futterquellen und dem Verhalten von Sammelbienen. Z. vergl. Physiol. **53**, 142—164 (1966).
- Pflumm, W.: Beziehungen zwischen Putzverhalten und Sammelbereitschaft bei der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **64**, 1—36 (1969).
- Schuà, L.: Untersuchungen über den Einfluß meteorologischer Elemente auf das Verhalten der Honigbienen (*Apis mellifica*). Z. vergl. Physiol. **34**, 258—277 (1952).
- Vogt, P.: Dressur von Sammelbienen auf sinusförmig moduliertes Flimmerlicht. Z. vergl. Physiol. **63**, 182—203 (1969).

Dr. Walter Pflumm  
 Zoologisches Institut der Universität  
 69 Heidelberg, Berliner Straße 15