

## Beziehungen zwischen Putzverhalten und Sammelbereitschaft bei der Honigbiene\*

WALTER PFLUMM

Zoologisches Institut der Universität Freiburg i. Br.

Eingegangen am 12. Mai 1969

### *Correlations between Preening Behaviour and Foraging Tendency in the Honeybee*

*Summary.* 1. Different activities of nectar gathering honeybees (*Apis mellifica*) were measured as functions of the stimuli introduced at an artificial food source in the laboratory (Fig. 1). The concentration ( $c$ ) of the sucrose solution, its influx velocity ( $v$ ) and the air temperature ( $T$ ) at the food source were experimentally varied. If one of the variables was changed, the two others remained constant.

2. The volume of load per trip, the duration of "scent marking flight" and of fanning while scent organ is everted (*Sterzeln*) as well as the "waiting time" (*Saugwartezeit*) grow with increasing sucrose concentration (Figs. 2, 5 and 7).

3. The number of interruptions in drinking decreases and the delay of the departure shortens with increasing concentration (Fig. 6).

4. The volume of load per trip, the duration of scent marking flight and fanning, the length of time during which the scent organ (Nasonov gland) is everted during drinking and the waiting time rise with increasing influx velocity (Figs. 8, 9 and 11).

5. Interruptions of drinking occur at low influx velocities and these decrease with increasing influx velocity (Fig. 10).

6. The duration of the visit and the delay of the departure shorten with increasing temperature (Fig. 13).

7. Wherever a rise is observed in the data on tested activities concerning increasing concentration, influx velocity or temperature it is interpreted as representative of the *source specific foraging tendency*. Its intensity is reflected in curves obtained by (linear) transformations of the data (Figs. 7, 11 and 14).

8. If a decrease in the data on the tested behaviour occurs with increasing concentration, influx velocity or temperature, it is interpreted as representative of the *tendency to forage at other food sources*.

9. The sum of the source specific foraging tendency and the antagonistic tendency to forage at other food sources is constant (Fig. 15). The constant is interpreted as *general foraging tendency* which is independent of the qualities of the food sources.

10. The highest frequency of preening movements per visit occurs at a solution of 25% sucrose (Fig. 16).

11. The curve which shows the dependency of preening on the influx velocity has a minimum at moderate influx velocities and a maximum at lesser ones (Fig. 17).

---

\* Herrn Prof. Dr. K. v. FRISCH, dessen Arbeiten die Grundlage dieser Untersuchung bilden, in Verehrung gewidmet.

12. The bees preen on the food source most frequently at a temperature of about 20° C (Fig. 18).

13. The preening on the food source is explained by disinhibition of the constant (potential) preening tendency owing to mutual inhibition of source specific foraging tendency and tendency to forage at other food sources. The diagram (Fig. 19) presented corresponds to the "disinhibition hypothesis" for displacement activities. This hypothesis is confirmed in a quantitative manner (Figs. 20—22).

*Zusammenfassung.* 1. An einer im Zimmer aufgestellten Futterquelle (Abb. 1) wurden in Abhängigkeit von der Reizsituation verschiedene Verhaltensweisen nektarsammelnder Honigbienen gemessen. Experimentell verändert wurden: Die Konzentration ( $c$ ) der gebotenen Saccharoselösung, ihre Zuflußgeschwindigkeit ( $v$ ) sowie die Lufttemperatur ( $T$ ) an der Futterquelle. Bei Variation einer der Größen wurden die beiden anderen konstant gehalten.

2. Mit zunehmender Konzentration verlängert sich die Dauer des Duftmarkierflugs und des Sterzelns (Abb. 5) sowie die Saugwartezeit (Abb. 7), die Abflugmagenfüllung wächst (Abb. 2).

3. Mit zunehmender Konzentration nimmt die Anzahl der Saugunterbrechungen ab, und die Verzögerung des Abflugs wird kürzer (Abb. 6).

4. Mit zunehmender Zuflußgeschwindigkeit verlängert sich die Markierflug- und Sterzeldauer, die Zeitspanne, während derer das Duftorgan während des Saugens ausgestülpt bleibt (Abb. 8) und die Saugwartezeit (Abb. 9), die Abflugmagenfüllung wächst (Abb. 11).

5. Bei geringer Zuflußgeschwindigkeit macht die Biene Saugunterbrechungen, deren Anzahl mit zunehmender Zuflußgeschwindigkeit abnimmt (Abb. 10).

6. Mit zunehmender Temperatur verkürzen sich Besuchdauer und Verzögerung des Abflugs (Abb. 13).

7. Verhaltensweisen, deren Meßwerte mit zunehmender Konzentration, Zuflußgeschwindigkeit oder Temperatur wachsen, werden interpretiert als repräsentativ für die *quellenspezifische Sammelbereitschaft*; deren jeweilige Stärke spiegelt sich in Kurven wider, die man durch (lineare) Transformation der Meßwerte erhält (Abb. 7, 11 und 14).

8. Verhaltensweisen, deren Meßwerte mit zunehmender Konzentration, Zuflußgeschwindigkeit oder Temperatur fallen, werden interpretiert als repräsentativ für die *Bereitschaft, an anderen Futterquellen zu sammeln*.

9. Die Summe von quellenspezifischer Sammelbereitschaft und — zu ihr antagonistischer — Bereitschaft, an anderen Futterquellen zu sammeln, ist konstant (Abb. 15). Die Konstante wird als von den Eigenschaften der Futterquellen unabhängige *allgemeine Sammelbereitschaft* interpretiert.

10. Die Anzahl der Putzbewegungen pro Besuch ist bei einer 25%igen Lösung am größten (Abb. 16).

11. Die Kurve der Abhängigkeit des Putzens von der Zuflußgeschwindigkeit besitzt bei mittleren Zuflußgeschwindigkeiten ein Minimum, bei kleineren ein Maximum (Abb. 17).

12. Bei einer Temperatur von etwa 20° C putzen sich die Bienen an der Futterquelle am häufigsten (Abb. 18).

13. Das Zustandekommen des Putzens auf der Futterquelle wird erklärt durch Enthemmung der konstanten (Potential-)Putzbereitschaft infolge gegenseitiger Hemmung von quellenspezifischer Sammelbereitschaft und Bereitschaft, an anderen Futterquellen zu sammeln. Das angegebene *Verrechnungsschema* (Abb. 19) entspricht der „*Enthemmungshypothese*“ für Übersprunghandlungen. Diese läßt sich in quantitativer Weise bestätigen (Abb. 20—22).

### Einleitung

Nektarsammlerinnen putzen sich während des Aufenthalts an künstlichen Futterquellen (GONTARSKI, 1935; KALMUS, 1939; SCHUÀ, 1952; NÚÑEZ, 1966), auch wenn weder auf der Futterquelle noch an den Bienen Anzeichen von Staub oder Schmutz zu erkennen sind. Andererseits putzen sich mit Mehl, Puder oder Pollen bestäubte Sammlerinnen nicht häufiger als unbeeinflusste (PFLUMM, im Druck). Man könnte also annehmen, daß sie bei jedem Besuch an der Futterquelle eine programmierte Anzahl Putzbewegungen ausführen. Ist deren Häufigkeit jedoch von der Güte der Futterquelle abhängig, so ist dieses Putzverhalten möglicherweise durch andere Bereitschaften gesteuert. Können solche gefunden und gemessen werden — und kommt das Putzen auf der Futterquelle durch deren Wechselwirkung zustande?

In Teil I untersuche ich das Verhalten der Nektarsammlerin in Abhängigkeit von der Reizsituation an der Futterquelle, in Teil II das Putzverhalten in Abhängigkeit von denselben Variablen, und in Teil III deute ich das Putzverhalten mit Hilfe der in Teil I gewonnenen Resultate.

Die Arbeit ist Teil einer Dissertation der Naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät der Universität Freiburg i. Br. Herrn Prof. Dr. B. HASENSTEIN danke ich für die Überlassung des Themas und die Förderung während der Durchführung, Herrn Dr. J. A. NÚÑEZ (Buenos Aires) für methodische Hinweise und Diskussion, den Herren R. ENGELHARDT, H. KAISER und Dr. P. VOGT für Kritik. Herr Mechanikermeister L. KALTENBACH baute die Versuchsapparatur, für seine Ratschläge in technischen Fragen schulde ich ihm Dank. Meiner Frau danke ich für Hilfe beim Auswerten der Versuche und Fertigstellen der Arbeit.

### Methodik

#### a) Versuchsdurchführung

Die Untersuchungen wurden — wenn nicht anders vermerkt — in einem Nordzimmer durchgeführt, durch dessen ebenerdiges Fenster die Sammlerinnen einflogen. Während sie an meiner Futterquelle verkehrten, waren sie *reine Nektarsammlerinnen*, da sie von morgens bis abends ihre Besuche in regelmäßiger Folge abstatteten. — Auf dem äußeren Fenstersims war eine *Fensterfutterquelle* eingerichtet, die der bei NÚÑEZ (1966; Abb. 2) dargestellten „künstlichen Blume“ entsprach und ständig mit Zuckerlösung geringer Konzentration beschießt wurde. Nachdem im Frühling eine Sammlerin adressiert worden war, sammelten dort während des ganzen Sommers 6—15 Bienen. — Der Bienenstand mit mehreren Völkern stand etwa 30 m vom Versuchsraum entfernt.

An der Zimmerfutterquelle experimentierte ich nur mit *Einzelbienen* jeweils über mehrere Tage hinweg. Setzte ich an der Fensterfutterquelle ankommende an die höher konzentriertes Zuckerwasser bietende Versuchsfutterquelle, fanden manche diese schon nach einmaligem Hereintragen selbständig wieder. — Die in I C, II A und II C geschilderten Versuche wurden mit einer *Bienenschar* an einer der Fensterfutterquelle entsprechenden Anordnung durchgeführt.

Anfangs *kennzeichnete* ich die Individuen durch Farbtupfen auf dem Thorax, später erkannte ich sie an *individuellen Merkmalen*; schon bei der Ankunft konnte ich die Versuchsbiene an der Flugweise von anderen unterscheiden.

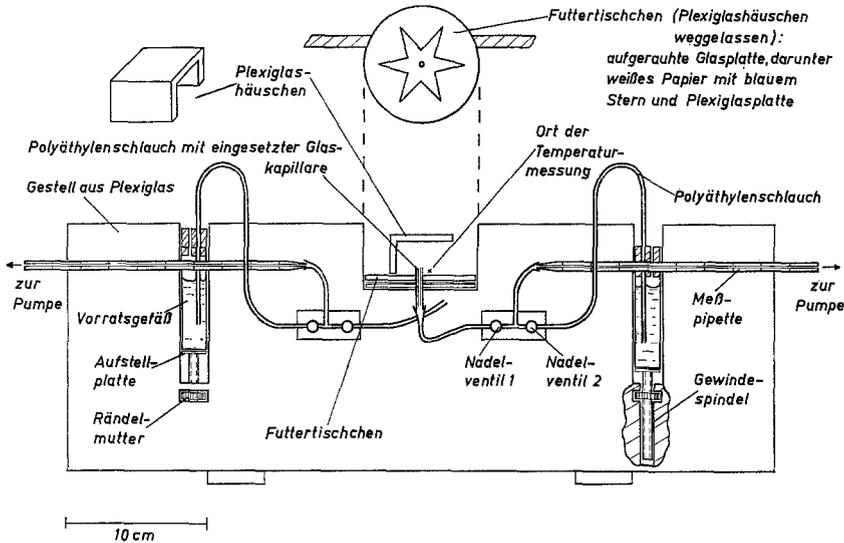


Abb. 1. Versuchsfutterquelle (Zimmerfutterquelle oder kurz Futterquelle). Der Schlauch mit Glaskapillare in der Mitte des Futtertischchens wird im Text als „Kapillare“ bezeichnet. Sämtliche Schläuche aus Polyäthylen. Weiteres s. Text

Die *Versuchsfutterquelle* (Abb. 1) stellt die veränderte Form einer von NÚÑEZ für Experimente mit Sammelbienen entwickelten dar (mündl. Mitteilung). Wenn die Biene bei der Ankunft vom Stock den Saugrüssel eintaucht, setze ich über einen Fußschalter den die Pumpe treibenden Elektromotor in Gang. Am Dreiweghahn ist Nadelventil 1 offen, Nadelventil 2 geschlossen. In der Zuckerlösung, die durch die Meßpipette zur Biene geschoben wird, wandert eine der Ablesung dienende Luftblase mit. Am Saugende wird die Pumpe abgestellt, die gesaugte Menge registriert und die Meßpipette aus dem Vorratsgefäß wieder gefüllt. — Die *doppelte Ausführung* von Pumpe, Meßpipette usw. erlaubt es, zwischen zwei Besuchen durch Vertauschen der zur Kapillare führenden Schläuche die Konzentration der Zuckerlösung zu wechseln.

Die *Zuflußgeschwindigkeit* ( $\mu\text{l}/\text{sec}$  bzw.  $v_p$ , s. Nomenklatur) stellte ich mit einem stufenlosen Getriebe ein (Bereich: 0,006—3,2  $\mu\text{l}/\text{sec}$ ). Registrierte ich bei einer neuen Versuchsbiene  $v_{\text{max}}$  (Quotient aus gesaugter Menge und Saugdauer), hielt ich durch Handbedienung der Pumpe den Meniskus des Zuckerwassers so hoch, daß der Saugrüssel ganz eintauchte.

Die *Konzentration* der Zuckerlösung bestimmte ich mit einem Zuckerrefraktometer (Zeiss). Verwendet wurde D-(+) Saccharose.

Die *Temperatur* im Plexiglashäuschen stellte ich mit einer Infrarotlampe (Osram Siccatherm 150 W) auf  $\pm 0,5^\circ\text{C}$  genau ein, deren Abstand zum Futtertischchen variiert wurde. Für die meist eingestellte Temperatur von  $24^\circ\text{C}$  war Kühlung nicht erforderlich, da die Temperatur des Versuchsraumes wegen seiner Nordlage  $23^\circ\text{C}$  nie überstieg. Neben der Kapillare war in Fühlerhöhe der saugenden Biene ein Widerstandsthermometer (Thermistor: Siemens Heißleiter K 17 10 K) angebracht. Es wurde durch die Strahlung im Rahmen der Meßgenauigkeit nicht beeinflusst (über-

prüft durch Abschirmen). Es ist also die *Luft*temperatur direkt an der Futterquelle angegeben. — Bei den in II A geschilderten Versuchen hielt ich die Temperatur des gesamten Versuchsraumes mittels eines elektrischen Heizofens (Braun) konstant. — Bei den Experimenten im Freien (II C) folgte die Temperatur dem Tagesgang.

Mit Tonband oder einem Vielfachschreiber (Esterline-Angus Event Recorder mit 20 Kanälen) registrierte ich bei den meisten Besuchen: Besuchspause; Ankunftszeit; Besuchsdauer; Markierflugdauer; Sterzeldauer vor dem Saugen und während des Saugens; Dauer, während der das Duftorgan beim Saugen ausgestülpt war; Saugdauer; Anzahl und Dauer etwaiger Saugunterbrechungen; gesaugte Menge (= Abflugmagenfüllung); Putzen. — Weitere Messungen werden an entsprechender Stelle erwähnt.

### b) Auswertung

Beim Duftmarkieren und Putzen berücksichtigte ich die ersten 4 Besuche nach dem Wechsel einer experimentellen Variablen nicht.

Mißt man eine bestimmte Größe, z. B. die Abflugmagenfüllung, an verschiedenen Bienen, erhält man unter den gleichen experimentellen Bedingungen verschiedene Werte, z. B. wegen verschiedener Körpergröße. Um die Meßwerte vergleichen zu können, habe ich sie *normiert*. Ich suchte zunächst denjenigen Wert der experimentellen Variablen, bei dem ich die abhängige Größe im Verhalten an jeder Biene mehrmals gemessen hatte. Aus diesen Meßwerten errechnete ich für jede Biene gesondert den Mittelwert bzw. bei nicht normal verteilten Meßwerten (Prüfung mit Wahrscheinlichkeitspapier: WEBER, 1957) den Zentralwert. Für jede Einzelbiene setzte ich dann diesen Mittelwert bzw. Zentralwert gleich 1 und bezog auf ihn alle übrigen Meßwerte. Damit lag für jeden Abszissenwert eine Reihe relativer Werte für sämtliche Einzelbienen vor. Aus jeder dieser Reihen errechnete ich einen gemeinsamen Mittelwert bzw. Zentralwert. Ist dieser dargestellt, sind als Ordinate dimensionslose Werte aufgetragen. Trug ich als Ordinate die betreffende Maßeinheit auf, erhielt der vorherige relative Wert 1 eine auf folgende Weise errechnete Maßzahl: Aus den früher gleich 1 gesetzten Mittelwerten (bzw. Zentralwerten) rechnete ich einen gemeinsamen Mittelwert (bzw. Zentralwert) aus. In diesem Fall steht in der Ordinatenbezeichnung hinter der Maßeinheit in Klammern (normiert).

In den Angaben zur *Statistik* ist die Irrtumswahrscheinlichkeit *P* angegeben. Den Kolmogoroff-Smirnoff-Test (LIENERT, 1962) wählte ich auch zur Prüfung normal verteilter Stichproben.

## Teil I

Wie hängt die Sammelbereitschaft von der Reizsituation an der Futterquelle ab?

Eine Nektarsammlerin zeigt bei jedem Besuch an der Futterquelle dasselbe Verhalten — vorausgesetzt, daß die Verhältnisse im Stock, die Reizsituation an der Futterquelle und die Trachtverhältnisse konstant bleiben. Ihre inneren Bedingungen müssen bei jeder Ankunft an der Futterquelle dieselben sein, da ihr Verhalten zyklisch abläuft: Sammeltätigkeit an der Futterquelle — Rückflug zum Stock — Abgabe des Sammelgutes im Stock — Hinflug — Sammeltätigkeit an der Futterquelle — usw. Dieser Zyklus bestimmt ihren gesamten Tagesablauf. Daher sind Sammelbienen für die Untersuchung bestimmter ethologischer Fragen besonders geeignet.

Ändert man an der Futterquelle eine einzige experimentelle Variable, etwa die Konzentration des gebotenen Zuckerwassers, so ändern sich daraufhin verschiedene Verhaltensweisen der Sammlerin (vgl. v. FRISCH, 1965, S. 240—255, dort auch weitere Literatur; NÚÑEZ, 1966).

Als experimentelle Variablen kommen in Frage: 1. Die Konzentration des Zuckerwassers (abgekürzt  $c$ , vgl. Abkürzungen und Nomenklatur); 2. die Zuflußgeschwindigkeit der Lösung ( $v$ ); 3. die Temperatur an der Futterquelle ( $T$ ). Weitere Faktoren — z. B. die Form des Saffhalters (KAPPEL, 1953) — spielen mit, werden aber in vorliegender Arbeit nicht berücksichtigt.

Die Verhaltensweisen der Sammelbiene an der Futterquelle lassen sich nach der Art der Meßergebnisse einteilen in: 1. Verhaltensweisen, deren Registrierung für jeden Besuch *einen* Wert liefert, z. B. die gesaugte Zuckerwassermenge, die Besuchsdauer oder die durchschnittliche Sauggeschwindigkeit; 2. Verhaltensweisen, deren Messung für einen Besuch *mehrere* Werte liefert, z. B. der Zeitverlauf der Sauggeschwindigkeit während des Besuchs. — In dieser Arbeit sind nur Verhaltensweisen der ersten Gruppe dargestellt, solche der zweiten werden in einer späteren behandelt werden.

Folgen die gemessenen Verhaltensänderungen (z. B. die unterschiedliche Dauer des Duftmarkierens und die gesaugte Zuckerwassermenge) demselben Kurvenverlauf? Ist das der Fall, dann kann man annehmen, daß sich in ihnen die Veränderung eines einzigen inneren Zustandes widerspiegelt, den ich *quellenspezifische Sammelbereitschaft* nenne. Diese Hypothese soll im folgenden geprüft werden.

## A. Einfluß der Konzentration

### 1. Allgemeines

Bisher wurden folgende Verhaltensweisen auf ihre Abhängigkeit von der Konzentration geprüft: Betätigen des Duftorgans (v. FRISCH, 1935); Tanzfreudigkeit (v. FRISCH, 1935, 1965); Abflugmagenfüllung (die verschiedenen Autoren sind in Kap. A 2 aufgeführt); zögerndes Trinken (v. FRISCH, 1935); Fluggeschwindigkeit (v. FRISCH und LINDAUER, 1955); Dauer der täglichen Arbeitszeit (BOCH, 1956; SCHRICKER, 1965); Vibrationsimpulsfrequenz (ESCH, 1963); Verweildauer im Stock (v. FRISCH, 1965). Diese Angaben sind z. T. in Abb. 7 einbezogen. — Eigene, voneinander unabhängige Messungen sind im folgenden dargestellt.

### 2. Abflugmagenfüllung als Funktion der Konzentration

Nach BETTS (1929), v. FRISCH (1935), GONTARSKI (1935) und NÚÑEZ (1966) wächst die Abflugmagenfüllung mit zunehmender Konzentration, wogegen WELLS und GIACCHINO (1968) finden, daß im Konzentrations-

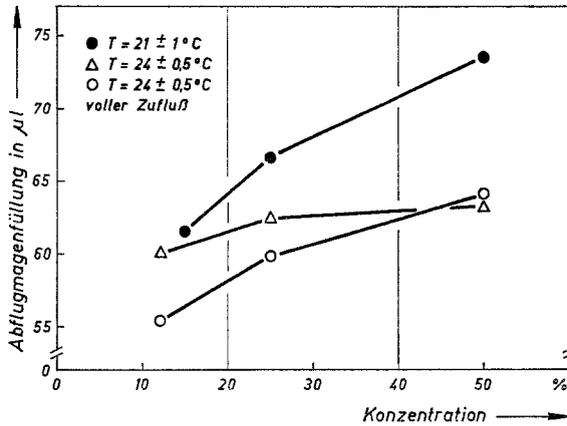


Abb. 2. Abflugmagenfüllung als Funktion der Konzentration. — September 1965 und Oktober 1966. Jedes Symbol repräsentiert eine Biene. Während der bei 21° C durchgeführten Experimente brannte keine Lampe. Mittelwerte.  $5 < n < 20$ . Mit dem Kolmogoroff-Smirnoff-Test wurden für jede Biene die Unterschiede zwischen den Meßwerten geprüft. Dabei ergab sich jeweils für die Differenz zwischen  $c = 12\%$  (bzw. 15%) und  $c = 50\%$ :  $P < 0,001$ . Weitere Unterschiede (von oben nach unten): 15—25%:  $P < 0,005$ ; 25—50%:  $P < 0,001$ ; 12—25%:  $P < 0,025$ ; 25—50%: nicht signifikant; 12—25%:  $P < 0,025$ ; 25—50%:  $P < 0,01$

bereich von 0,5 M ( $\approx 16\%$ ) bis 2,5 M ( $\approx 65\%$ ) keine Unterschiede zu beobachten sind. Eigene Meßergebnisse sind in Abb. 2 dargestellt (in Abb. 7 sind die Werte zusammengefaßt). Obwohl die Einzelbienen bei derselben Konzentration verschieden viel trinken, erkennt man bei allen eine Zunahme der Abflugmagenfüllung mit steigender Konzentration (Statistik s. Legende Abb. 2). Meine Ergebnisse stehen im Einklang sowohl mit den Befunden von v. FRISCH (vgl. seinen Versuch vom 30. 9. 28 zit. in 1965, S. 240) als auch mit denen von GONTARSKI (1935) und NÚÑEZ (1966), während sie denen von WELLS und GIACCHINO (1968) widersprechen.

Nach den Tabellen von WELLS und GIACCHINO zeigen 9 der 12 im Bereich von 0,8 M ( $\approx 25\%$ ) bis 1,5 M ( $\approx 43\%$ ) untersuchten Bienen eine Zunahme der Abflugmagenfüllung. Von 1,5—2,0 M ( $\approx 55\%$ ) nimmt sie bei 6 Bienen zu, bei 6 Bienen ab, bei einer Gesamtwertung bleibt sie nahezu gleich (unverständlich ist, weshalb die Autoren aus bei verschieden konzentrierten Lösungen gewonnenen Meßwerten einen gemeinsamen Mittelwert berechnen). Große Unterschiede sind nach v. FRISCH und NÚÑEZ (vgl. auch Abb. 7) erst bei Konzentrationen unterhalb 0,8 M zu erwarten. Alle 5 von WELLS und GIACCHINO in diesem Bereich geprüften Bienen tranken bei 0,5 M mehr als bei 1,5 M; zwischen 1,5 und 2,5 M sind die Ergebnisse unterschiedlich. Dieser Befund läßt sich möglicherweise unter der Annahme erklären, daß während des Experiments (0,5—2,5 M) die Temperatur gefallen ist. Diese wird von den Autoren nicht angegeben; sie zitieren NÚÑEZ dahingehend, daß kleine Schwankungen der Lufttemperatur keinen Einfluß auf die Abflugmagenfüllung

hätten; dabei übersehen sie, daß nach NÚÑEZ (Abb. 9) z. B. im Bereich um 17° C eine Abnahme der Lufttemperatur um 1° C zu einer Verringerung der Abflugmagenfüllung um mehrere  $\mu\text{l}$  (in einem Fall 7  $\mu\text{l}$ ) führt. Ich maß bei einer Biene bei 19° C ( $c = 50\%$ ) eine durchschnittliche Abflugmagenfüllung von 54,8  $\mu\text{l}$ , bei 21,5° C eine solche von 58,6  $\mu\text{l}$ , was bei linearer Interpolation eine Zunahme von etwa 1,5  $\mu\text{l}/^\circ\text{C}$  ergibt; selbst oberhalb 35° C ist noch ein Anwachsen mit steigender Temperatur zu beobachten. Die von WELLS und GIACCHINO festgestellten relativ kleinen Unterschiede (max. 3,4  $\mu\text{l}$ ) könnten demnach dadurch zustande gekommen sein, daß sich dem Einfluß der Konzentration unkontrollierte Temperaturschwankungen überlagert haben.

### 3. Duftmarkierverhalten und seine Abhängigkeit von der Konzentration

Die Umgebung einer guten Futterquelle wird mit Duft aus dem Duftorgan versehen (v. FRISCH, 1923, 1965; RENNER, 1960). Mit steigender Intensität des Duftmarkierens treten nachstehende vier Verhaltensweisen auf, die bei v. FRISCH (1923) beschrieben sind. Abb. 3 zeigt ihre zeitlichen Beziehungen zum Saugvorgang.

a) *Markierflug*. Die Biene umfliegt mit ausgestülptem Duftorgan die Futterquelle. Bei geringer Güte fliegt sie geradlinig zum Futtertischchen. Ist beim Landen das Duftorgan eingestülpt, nehme ich an, es habe kein Markierflug stattgefunden. — An einer sehr guten Futterquelle kann der Markierflug bis zu 1 min dauern, d. h. etwa so lange wie die Saugzeit. Als Beginn des Markierflugs setzte ich mit einer gewissen Willkür den Zeitpunkt fest, zu dem sie bei der Rückkehr vom Stock die Fensteröffnung zum ersten Mal durchflog.

b) Während des Saugens wird das *Duftorgan* noch eine Zeitlang *ausgestülpt* gehalten. Im Extremfall kann sie mit ausgestülptem Duftorgan und gefülltem Magen abfliegen.

c) *Sterzeln vor dem Saugen*. Nach dem Landen läuft sie sterzelnd zur Kapillare, vor der sie manchmal heftig sterzelnd stehenbleibt. — Sterzeln kann auch während der bei kleinen Zuflußgeschwindigkeiten stattfindenden Saugunterbrechungen (vgl. B 5) kurz nach Besuchsbeginn auftreten. Wenn sie dann nach einigem Umherfliegen zum Futtertischchen zurückkehrt, sterzelt sie oft. Auslösend scheint dabei die Wiederaufnahme des Kontaktes mit der bekannten Futterstelle zu sein (RENNER, 1960).

d) *Sterzeln während des Saugens* tritt nur an einer sehr guten Futterquelle auf. Voraussetzung ist Sterzeln vor dem Saugen. Beim Rüsseleintauchen wird das Sterzeln meist kurz unterbrochen. Dann setzt es erneut ein und kann einige Sekunden andauern.

Wenn sich sowohl die Reizsituation an der Futterquelle als auch die Trachtverhältnisse nicht ändern, bleibt das Duftmarkieren über Tage hinweg verhältnismäßig konstant (Abb. 4).

Nach v. FRISCH (1923) beantworten die Bienen eine Verbesserung der Reizsituation erst dann mit Duftmarkieren, wenn sie vorher im Stock getanzt haben, was erst nach einigen Besuchen geschieht. Dressierte ich eine von der Fenster- ( $6\% < c < 10\%$ ) an die Zimmerfutterquelle ( $c \geq 25\%$ ), setzte Duftmarkieren im allgemeinen beim 3. Besuch nach dem ersten selbständigen Hereinfinden ein.

Beurteilt eine Sammlerin eine Futterquelle, spielen auch die *Trachtverhältnisse* (s. Nomenklatur) eine Rolle. Sind diese schlecht, findet

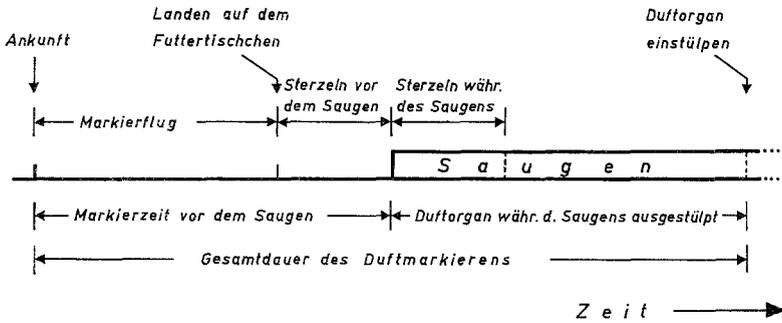


Abb. 3. Zeitliche Aufeinanderfolge von Verhaltensweisen des Duftmarkierens an einer guten Futterquelle

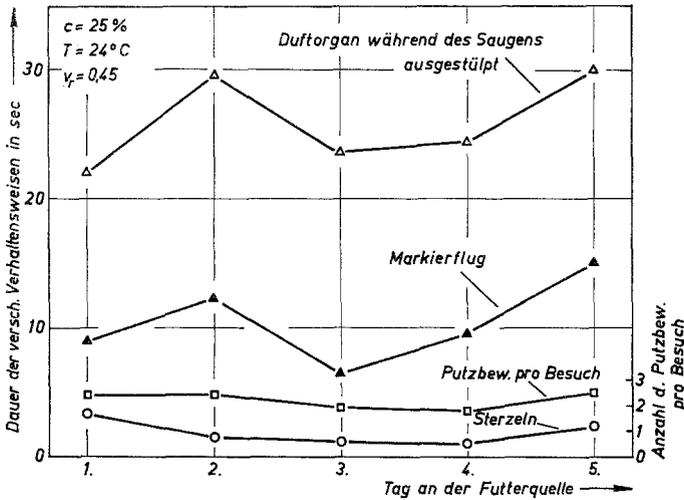


Abb. 4. Duftmarkieren und Putzen einer Biene, die 5 Tage lang unter gleichbleibenden Bedingungen an der Futterquelle verkehrte. — 3.—7. 10. 66. Zentralwerte.  $10 < n < 52$ . Sterzeln = Sterzeln vor dem Saugen. — Unterschiede zwischen dem 3. und 5. Tag nicht signifikant (Kolmogoroff-Smirnoff-Test)

auch bei niedrigen Konzentrationen Duftmarkieren statt. Andererseits kann es selbst bei hoher Konzentration ausbleiben — nämlich bei sehr kleiner Zuflußgeschwindigkeit. Gleiches gilt für das Auslösen von Tänzen (BOCH, 1956).

Die Abhängigkeit der Dauer des Duftmarkierens von der Konzentration ist für zwei Verhaltensweisen in Abb. 5 dargestellt. Bei einer 12%igen Lösung findet zwar noch Markierflug, aber kein Sterzeln mehr statt. Das läßt sich durch unterschiedliche Schwellen erklären. Die beiden Kurven verlaufen gleichartig.

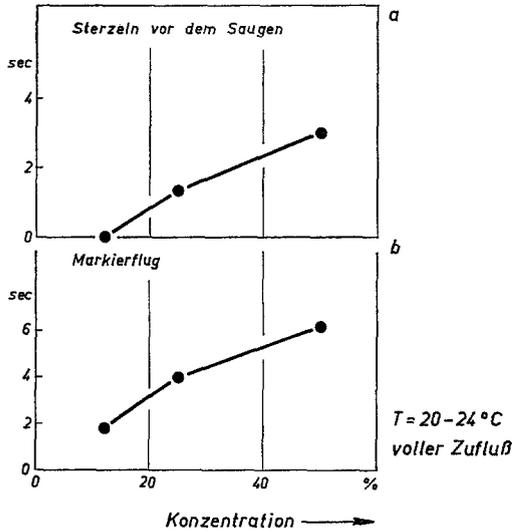


Abb. 5. Dauer des Markierflugs und des Sterzeln in Abhängigkeit von der Konzentration. — September 1965 und Oktober 1966. 3 Bienen.  $28 < n < 46$ . Für jede Konzentration und Biene wurde ein Zentralwert errechnet. Die Mittelwerte dieser Zentralwerte sind dargestellt

#### 4. Einfluß der Konzentration auf Saugwartezeit und andere Verhaltensweisen

Während die Biene saugt, wird durch Abstellen der Pumpe der Zufluß des Zuckerwassers unterbrochen. Zwischen dem Augenblick, in dem der Meniskus außer Zungenreichweite gerät und dem Herausziehen des Rüssels verstreicht eine gewisse Zeit (*Saugwartezeit*). Um vergleichbare Messungen zu erhalten, habe ich den Zufluß dann unterbrochen, wenn die Biene 50% der Abflugmagenfüllung getrunken hatte.

Die Saugwartezeit (Meßwerte in Abb. 7) wächst mit zunehmender Konzentration und folgt in ihrem Verlauf dem des Duftmarkierens und der Abflugmagenfüllung.

Eine andere Form der Abhängigkeit zeigen die in Abb. 6 dargestellten Verhaltensweisen. Deren Meßwerte fallen mit zunehmender Konzentration. Bei niedrig konzentriertem Zuckerwasser treten in der ersten Besuchshälfte Saugunterbrechungen auf („zögernd trinkende“ Bienen v. FRISCHS, 1935). Die „Zeit für Unterbrechungen“ (Abb. 6a) ist die Summe der Zeitdauern der Einzelunterbrechungen für jeden Besuch. — Auch nach dem Saugen *trödelt* sie noch, ehe sie zum Stock zurückkehrt (Abb. 6b).

Beim Vergleich von Abb. 5 mit Abb. 6 fällt auf, daß die Kurven von Abb. 6 in gleichem Maß fallen wie die von Abb. 5 steigen (vgl. Diskussion zu Teil I).

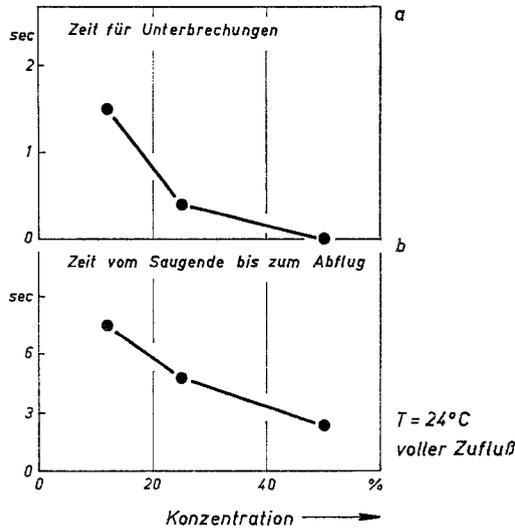


Abb. 6. Zeitdauern, während derer die Biene im Verlauf eines Besuchs nicht saugt, in Abhängigkeit von der Konzentration. — Oktober 1966. 1 Biene. Mittelwerte.  $6 < n < 16$ . Weiteres s. Text

##### 5. Abhängigkeit der quellenspezifischen Sammelbereitschaft von der Konzentration

Als Ausdruck der quellenspezifischen Sammelbereitschaft betrachte ich Verhaltensweisen, deren Meßwerte mit zunehmender Konzentration wachsen (Abb. 5). Verhaltensweisen, deren Meßwerte mit zunehmender Konzentration fallen, werden in der Diskussion zu Teil I interpretiert. — Welche Funktion beschreibt die Abhängigkeit der quellenspezifischen Sammelbereitschaft von der Konzentration?

Um diese Frage mit Hilfe eines möglichst umfangreichen Datenmaterials zu beantworten, verwertete ich Literaturangaben, die aus verschiedenen Konzentrationsbereichen vorliegen. Um sie auf eine eventuelle gemeinsame Abhängigkeit zu prüfen, fügte ich sie zu einem Kurvenbild zusammen. Hierzu transformierte ich die Daten auf zweierlei Weise:

a) *Additive Konstanten* tragen der Tatsache Rechnung, daß die Verhaltensweisen unterschiedliche *Schwellen* besitzen; z. B. wird eine niedrig konzentrierte Lösung zwar eingetragen, löst aber noch keine Tänze aus (v. FRISCH, 1965), für das Auftreten von Sterzeln muß eine höhere Konzentration vorliegen als für den Duftmarkierflug (Abb. 5). Die Konstanten haben in Abb. 7 unterschiedliche Lagen der Nullpunkte der Ordinate zur Folge.



## B. Einfluß der Zuflußgeschwindigkeit

### 1. Allgemeines

v. FRISCH (1923) fütterte Bienen einerseits aus vollen Schälchen, andererseits mittels getränkten Fließpapiers. Er beobachtete, daß sie bei der spärlichen Fütterung ihre Honigblase nicht mehr so stark füllten, das Duftorgan nicht mehr ausstülpten, im Stock nicht mehr tanzten (vgl. hierzu auch BOCH, 1956) und länger am Futterplatz verweilten. Messungen der Besuchsdauern und -pausen sowie der Abflugmagenfüllung als Funktionen der Zuflußgeschwindigkeit finden sich bei NÚÑEZ (1966).

Von einer bestimmten Zuflußgeschwindigkeit an kann man diese beliebig vergrößern, ohne daß die Biene noch schneller trinken würde. Sie saugt dann, „so schnell sie kann“. Die Größe  $v_{\max}$  entspricht der Sauggeschwindigkeit bei unbegrenztem Zufluß (bestimmte Konzentration und Temperatur vorausgesetzt).  $v_{\max}$  ist für verschiedene Bienen unter denselben Bedingungen verschieden, beispielsweise maß ich bei  $T = 24^\circ \text{C}$  und  $c = 25\%$  bei zwei Individuen 1,2 und 1,5  $\mu\text{l}/\text{sec}$ . Trotz dieser unterschiedlichen Werte lag für beide voller Zufluß vor. Da für *Verhaltensuntersuchungen* das Verhältnis einer gegebenen Zuflußgeschwindigkeit zu  $v_{\max}$  wichtiger sein dürfte als diese angegeben in  $\mu\text{l}/\text{sec}$ , habe ich die relative Zuflußgeschwindigkeit  $v_r = v/v_{\max}$  eingeführt. Hierzu folgendes: Die Sauggeschwindigkeit wächst linear mit der Temperatur (PFLUMM, in Vorbereitung). Bei einer gegebenen Temperatur kann man einen Zufluß einstellen, den die Biene gerade noch bewältigt, d. h.  $v_{\max}$ . Erhöht man nun die Temperatur (ohne den Zufluß zu verändern), so könnte sie schneller trinken. Da man aber an der Zuflußgeschwindigkeit (gemessen in  $\mu\text{l}/\text{sec}$ ) nichts geändert hat, kann sie nicht mehr saugen, so schnell sie es bei dieser Temperatur vermag, d. h., die *bienenbezogene* Zuflußgeschwindigkeit  $v_r$  ist kleiner geworden. Dem wird durch die  $v/v_{\max}$ -Skala Rechnung getragen.

### 2. Abflugmagenfüllung als Funktion der Zuflußgeschwindigkeit

v. FRISCH (1923) hat diese Abhängigkeit erstmals beschrieben, NÚÑEZ (1966) hat sie dann ausführlicher untersucht. Eigene, die Angaben von NÚÑEZ im wesentlichen bestätigende, Meßergebnisse sind in Abb. 11 dargestellt. Bemerkenswert ist, daß bei vollem Zufluß etwas weniger getrunken wird als bei mittlerem (NÚÑEZ, 1966).

### 3. Verhaltensweisen des Duftmarkierens in Abhängigkeit von der Zuflußgeschwindigkeit

Beim Duftmarkieren sind große Unterschiede zwischen den Einzelbienen zu beobachten (v. FRISCH, 1923). Daher habe ich die Meßwerte normiert (vgl. Methodik).

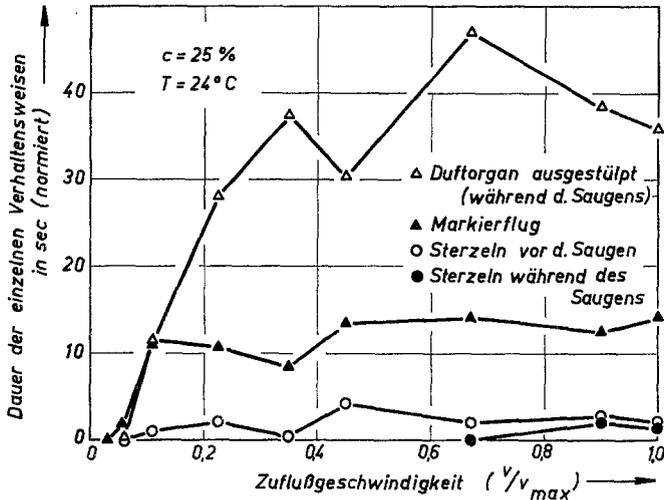


Abb. 8. Verhaltensweisen des Duftmarkierens in Abhängigkeit von der Zuflußgeschwindigkeit. — September/Oktober 1966. 5 Bienen. Zentralwerte.  $8 < n < 63$ . Normiert auf den jeweiligen Zentralwert bei  $v_r = 0,9$

Abb. 8 gibt einerseits die Verhältnisse der Zeitdauern der einzelnen Verhaltensweisen bei gegebenem Zufluß wieder, andererseits zeigt sie die *unterschiedlichen Schwellenwerte*. Die höchste Schwelle hat das Sterzeln während des Saugens, die niedrigste der Markierflug.

#### 4. Einfluß der Zuflußgeschwindigkeit auf die Saugwartezeit

Mit der in A 4 beschriebenen Methode sind Messungen bei  $v_r < 0,1$  nicht mehr möglich, da die Biene dort von sich aus das Saugen unterbricht (vgl. B 5); stellt man die Pumpe zwischen zwei solchen Unterbrechungen ab, findet man eine mit dieser Methode nicht mehr faßbare sehr kurze Saugwartezeit. Der in Abb. 9 dargestellte Bereich zeigt: Die Kurve verläuft ähnlich derjenigen der Abflugmagenfüllung als Funktion der Zuflußgeschwindigkeit (Abb. 11).

#### 5. Saugunterbrechungen und ihre Beziehung zur Zuflußgeschwindigkeit

Bei kleinen Zuflußgeschwindigkeiten sitzt die Biene nicht wie bei großen während des gesamten Besuchs an der Kapillare, sondern kurz nach Saugbeginn unterbricht sie, läuft auf dem Futtertischchen oder fliegt im Zimmer umher. Sie kehrt dann zurück, saugt die zugeflossene Zuckerlösung auf und unterbricht wieder. Dies wiederholt sich während der ganzen Besuchsdauer (zur Definition von „Besuch“ s. Nomenklatur). Durch ihr Verhalten wird für sie der kontinuierliche Zufluß zu einem *diskontinuierlichen*. Je niedriger die Zuflußgeschwindigkeit ist, desto kürzer sind die Zeitabschnitte des Saugens zwischen den Unterbrechungen und desto häufiger sind diese.

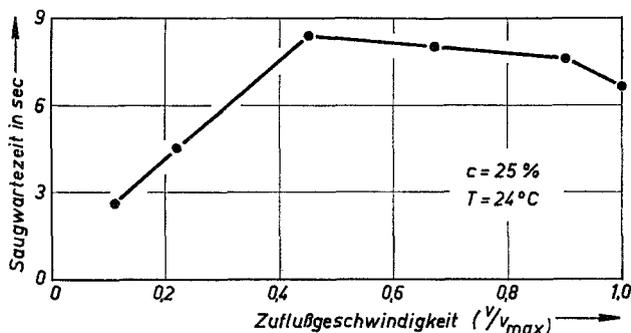


Abb. 9. Abhängigkeit der Saugwartezeit von der Zuflußgeschwindigkeit. — September/Oktober 1966. 2 Bienen. Mittelwerte.  $12 < n < 18$ . Unterschied zwischen den Werten bei  $v_r = 0,11$  und  $v_r = 0,45$  signifikant ( $P < 0,001$ ; Kolmogoroff-Smirnoff-Test)

Saugunterbrechungen sind zu beobachten bei  $v_r < 0,35$  (Abb. 10). Der starke Anstieg der Kurve mit abnehmender Zuflußgeschwindigkeit wird nicht durch die Verlängerung der Besuchsdauer (v. FRISCH, 1923; NÚÑEZ, 1966) vorgetäuscht (Abb. 10 Einschaltfigur).

Sperrt man die Biene bei kleinen Zuflußgeschwindigkeiten zu Saugbeginn so ein, daß sie nicht umherfliegen kann, dann sind die Unterbrechungen und Abschnitte des Saugens kürzer und dadurch zahlreicher (Abb. 10).

Schaltet man zwischen 2 Besuchen von einer hohen Zuflußgeschwindigkeit auf eine mittlere, z. B. von  $v_r = 0,9$  auf  $v_r = 0,45$ , dann treten auch hier Unterbrechungen auf. Nach etwa 3 Besuchen saugt sie aber wieder kontinuierlich (vgl. NÚÑEZ, 1966). Dieses Verschwinden der Saugunterbrechungen konnte ich im Gegensatz zu NÚÑEZ (1966) nur bei mittleren Zuflußgeschwindigkeiten beobachten, nicht dagegen bei kleinen, obwohl ich oft längere Zeit nichts an der Futterquelle änderte. Beispiel: Bei  $v_r = 0,22$  stattete eine Biene in 2,3 Std 25 Besuche ab; die Unterbrechungen verschwanden dabei nicht.

#### 6. Abhängigkeit der quellenspezifischen Sammelbereitschaft von der Zuflußgeschwindigkeit

Die in B 2 bis B 4 beschriebenen Meßergebnisse verwende ich, um die jeweilige Stärke der quellenspezifischen Sammelbereitschaft zu erfassen. Da ich annehme, daß diese mit wachsender Zuflußgeschwindigkeit nicht ab- sondern zunimmt, berücksichtige ich die Ergebnisse von B 5 im folgenden nicht. Diese werden in der Diskussion zu Teil I interpretiert. Die Daten von B 2 bis B 4 stelle ich so dar, wie es in A 5 für die Konzentrationsabhängigkeit beschrieben ist: ich transformiere sie mittels additiver Konstanten und konstanter Faktoren.

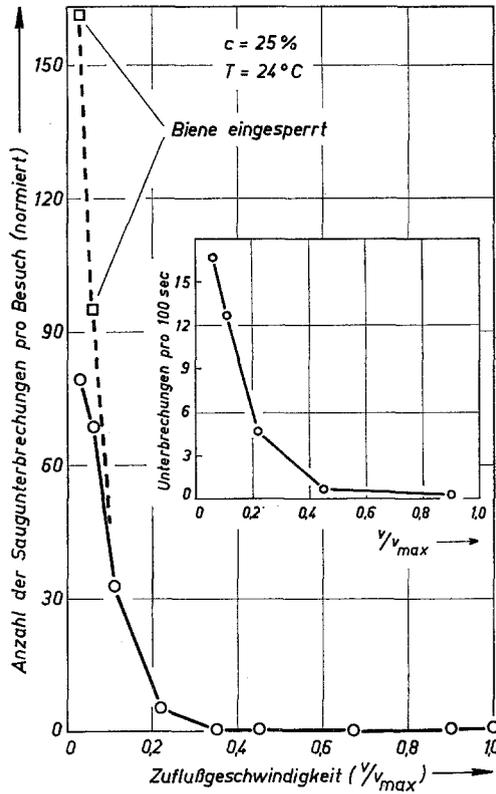


Abb. 10. Anzahl der Saugunterbrechungen pro Besuch in Abhängigkeit von der Zuflußgeschwindigkeit. — September/Oktober 1966. 4 Bienen. Mittelwerte.  $3 < n < 45$ . Normiert auf den jeweiligen Mittelwert bei  $v_r = 0,11$ . Die quadratischen Symbole repräsentieren Meßwerte von Versuchen, bei denen eine Biene während des Besuchs im Häuschen (Abb. 1) eingesperrt war. *Einschaltfigur*: Anzahl der Unterbrechungen pro Zeiteinheit bei einer Biene. Mittelwerte.  $7 < n < 16$ . — In der großen Abbildung hat nur der Punkt bei  $v_r = 0,67$  den Ordinatenwert Null. Die Punkte bei höheren Zuflußgeschwindigkeiten liegen etwas über der Null-Linie. Grund: Die Bienen machen auch bei hohen Zuflußgeschwindigkeiten kurz vor dem endgültigen Saugende öfters eine Unterbrechung. Dies wird in der Einschaltfigur stärker betont, da die durchschnittliche Besuchsdauer z. B. bei  $v_r = 0,9$  nur etwa 50 sec beträgt und die Anzahl der Unterbrechungen auf 100 sec bezogen wurde (der Ordinatenwert wird dadurch verdoppelt)

Die Kurve der Abb. 11 gibt den Betrag der jeweiligen quellspezifischen Sammelbereitschaft in willkürlichen Einheiten wieder. Sie hat bei mittleren Zuflußgeschwindigkeiten ein *Maximum*. Auffällig ist der Abfall zu hohen Zuflußgeschwindigkeiten hin. Die Kurve der Abb. 7 ist dagegen bis zur höchsten gemessenen Konzentration von 55% dauernd ansteigend.

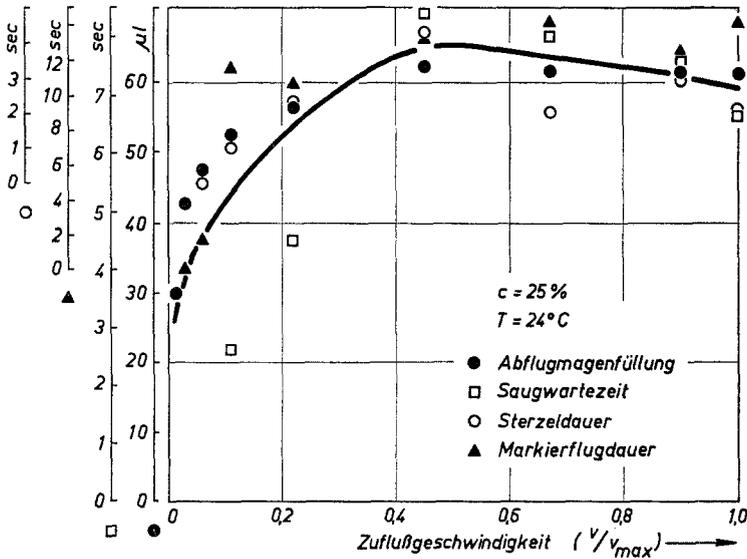


Abb. 11. Verschiedene Verhaltensweisen in Abhängigkeit von der Zuflußgeschwindigkeit. — Meßwerte der Saugwartezeit und des Duftmarkierens aus den entsprechenden Abbildungen übernommen. Abflugmagenfüllung: August bis Oktober 1966. 2—7 Bienen. Mittelwerte.  $16 < n < 119$ . Normiert auf den jeweiligen Mittelwert bei  $v_r = 0,45$ . Erläuterung der Darstellungsweise im Text. Durchgezogene Linie nach Augenmaß eingezeichnet, wobei die Mittelwerte der Punktescharen zu Hilfe genommen wurden

### C. Einfluß der Temperatur

#### 1. Allgemeines

Die Temperatur an der Futterquelle beeinflusst die Sammlerin auf verschiedene Weise: 1. Sie wirkt über die, wahrscheinlich vor allem auf den Antennen liegenden, *Thermorezeptoren* (HERAN, 1952; NÚÑEZ, 1966). 2. Die Biene verläßt den Stock mit einer Körpertemperatur von  $35^\circ\text{C}$  (ESCH, 1960), die an der Futterquelle um so höher bleibt, je wärmer es dort ist. Hier liegt ein direkter Einfluß auf den *Bienenkörper* vor. 3. Mit der Lufttemperatur wechselt die Temperatur der Futterlösung, welche vermutlich die *Saugpumpe* beeinflusst (GONTARSKI, 1935; NÚÑEZ, 1966). — Wirkungen der Temperatur zeigen sich an der Abflugmagenfüllung (BETTS, 1929; v. FRISCH, 1935; GONTARSKI, 1935; SCHUÀ, 1952; NÚÑEZ, 1966), am Tanztempo (BRÄUNINGER, 1964) und an den Besuchspausen (NÚÑEZ, 1966). Veränderungen der Lufttemperatur machen sich dabei stärker bemerkbar als solche der Zuckerwassertemperatur (BRÄUNINGER, 1964; NÚÑEZ, 1966).

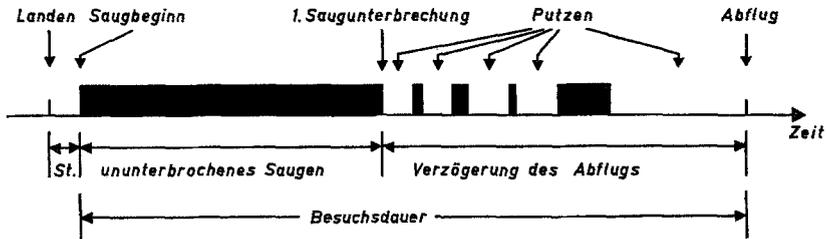


Abb. 12. Schema zum Verhalten bei tiefen Temperaturen. — Voller Zufluß. Zeitdauer für ununterbrochenes Saugen bei  $c = 14\%$  und  $15^\circ\text{C}$  etwa 60 sec. Da zwischen Landen und Saugbeginn Sterzeln (*St*) auftreten kann, wurde bei der Besuchsdauer diese Zeitspanne nicht berücksichtigt. Putzen kann, muß aber nicht zu den bezeichneten Zeitpunkten auftreten

## 2. Temperaturabhängige Verhaltensweisen

Die Versuche zum Einfluß der Temperatur wurden im Freien mit einer Bienenschar durchgeführt, die vermutlich von einem in etwa 500 m Entfernung stehenden Stock kam. Die Futterquelle entsprach der Fensterfutterquelle. Die Zuflußgeschwindigkeit wurde stets so hoch gehalten, daß für jede Temperatur unbegrenzter Zufluß gegeben war. Der Futterplatz lag im Schatten (Sonnenschirm). Die dabei auf die Bienen treffende Wärmestrahlung konnten diese wahrscheinlich nicht wahrnehmen (HERAN, 1952), sie wirkte vermutlich nur durch Aufheizen des Körpers.

Die bei klarem Wetter durchgeführten Beobachtungen begannen um 7 Uhr bei — je nach Tag —  $15\text{--}17^\circ\text{C}$  (Messung mit Quecksilberthermometer auf  $\pm 0,5^\circ\text{C}$ ) und endeten gegen 14 Uhr, wenn die Tageshöchsttemperatur erreicht war. Im Unterschied zu den Laborversuchen wirkte die Temperatur hier auch auf dem Flugweg.

Ich ließ jeweils nur 1 Biene (in seltenen Fällen 2) zur Futterquelle zu. Die anderen hielt ich ab, indem ich die Futterquelle mit den Händen und einem breiten Hutrand abschirmte. Die saugenden ließen sich dadurch nicht stören: Testversuche ergaben, daß die Meßergebnisse nicht verfälscht wurden. Diese Methode war allerdings nur bei einer 14%igen Lösung wirksam, nicht bei einer 25- oder 50%igen. Das läßt sich durch die bei den höher konzentrierten Lösungen größere quellenspezifische Sammelbereitschaft erklären. Durch mehrere gleichzeitig trinkende Bienen wäre die Zuflußgeschwindigkeit für die Einzelbiene kleiner geworden. Daher bedeckte ich die saugende mit einem Glasschälchen. Systematische Fehler ergaben sich dadurch nicht.

Wie v. FRISCH (1923) beschreibt („Sehr auffallend waren bisweilen die individuellen Verschiedenheiten in der Betätigung des Duftorgans...“), zeigten manche Bienen bei  $c = 14\%$  Markierflug, manche sterzelten sogar während des Saugens; andere ließen keinerlei Duftmarkieren erkennen. — Markierflug und Sterzeln traten allerdings erst dann auf, wenn die Temperatur an der Futterquelle höher war als etwa  $20^\circ\text{C}$ .

Bei diesen Versuchen habe ich außer dem Putzen (s. II C) zwei Zeitdauern gemessen: *Besuchsdauer* und *Verzögerung des Abflugs* (Abb. 12). Diese Meßgrößen ergaben sich aus dem Verhalten bei tiefen Temperaturen: Unterhalb  $19^\circ\text{C}$  saugt die Biene eine Zeitlang kontinuierlich. Dann

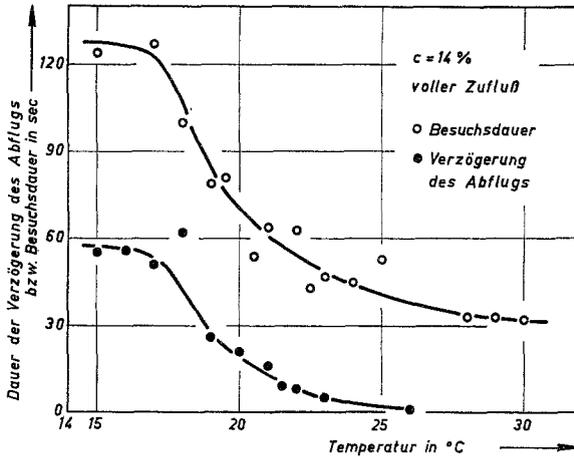


Abb. 13. Besuchsdauer sowie Verzögerung des Abflugs (vgl. Abb. 12) in Abhängigkeit von der Temperatur. — August 1967. 10—15 Bienen. Mittelwerte.  $2 < n < 19$ . Kurven nach Augenmaß eingezeichnet

unterbricht sie und steht untätig auf dem Futtertischchen herum. Manchmal klappt sie dann den Rüssel aus, klappt ihn aber ohne zu trinken wieder ein. Nach mehreren Sekunden beginnt sie erneut zu saugen, unterbricht dann wieder, trödelt herum, saugt nochmals usw., schließlich fliegt sie ab (Abb. 12). Dieses Verhalten tritt bei vollem Zufluß und verschiedenen Konzentrationen auf, wenn nur die Temperatur tief genug ist. Die Bienen tun während der Unterbrechungen meist nichts. Gelegentlich putzen sie sich; die meisten Putzbewegungen liegen jedoch zwischen letztem Saugen und Abflug.

Temperaturabhängig sind: 1. Die Zeit ununterbrochenen Saugens; 2. die Zeitspanne, um die sich der Abflug nach der ersten Saugunterbrechung hinauszögert; 3. die Anzahl der Unterbrechungen; ebenfalls die Besuchsdauer, die sich als Summe von 1. und 2. ergibt. — Bei gegebener Temperatur sind diese Größen annähernd konstant.

Die Besuchsdauer und die Dauer der Verzögerung des Abflugs folgen in ihrer Abhängigkeit von der Temperatur einem *sigmoiden* Verlauf (Abb. 13). Je niedriger die Temperatur, desto größer ist die Verzögerung. Bei 23° C beträgt sie einige Sekunden, bei 15° C ungefähr 1 min, d. h., sie dauert dann etwa so lang wie die Zeit ununterbrochenen Saugens. Bei 30° C fliegen die Bienen unmittelbar nach dem Saugen auf, die Saugzeit hat fast ihren unteren Grenzwert erreicht. Bei noch höheren Temperaturen wird noch schneller getrunken, gleichzeitig aber auch noch mehr, so daß die Saugzeit sich nicht mehr wesentlich ändert.

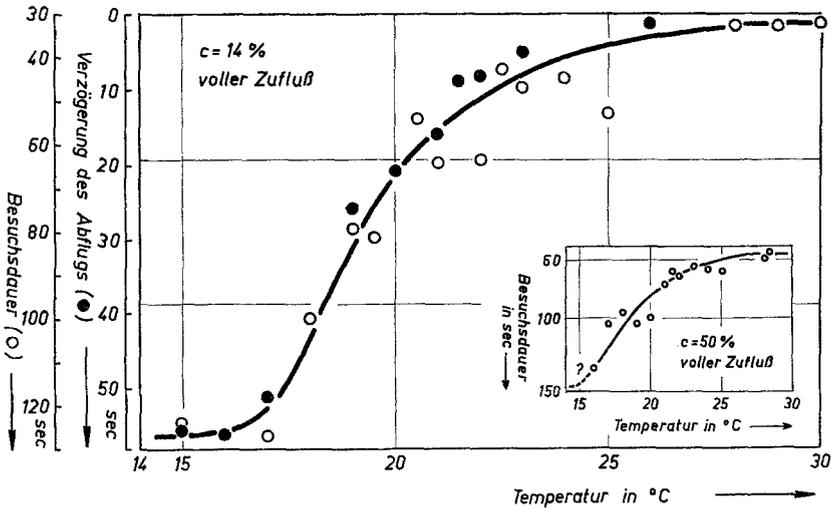


Abb. 14. Meßwerte von Abb. 13 in gegenläufigem Ordinatenmaßstab. Weiteres im Text. Bei der Subtraktion von einer Konstanten erhielt ein Punkt (bei 18° C) einen negativen Ordinatenwert; er ist nicht eingetragen. Kurve nach Augenmaß gezeichnet, wobei die Mittelwertkurve zu Hilfe genommen wurde. *Einschaltfigur*: Besuchsdauer für eine andere Konzentration. (Messungen der Verzögerung des Abflugs hier nicht durchgeführt.) Darstellung entsprechend großer Figur. August 1967. 10—15 Bienen. Mittelwerte.  $2 < n < 14$ . Kurvenverlauf unterhalb 16° C in Anlehnung an große Figur gezeichnet

### 3. Abhängigkeit der quellenspezifischen Sammelbereitschaft von der Temperatur

Die Kurven der Abb. 13 zeigen die mit abnehmender Temperatur zunehmende „Trägheit“ der Sammlerin. Ich nehme an, daß die quellenspezifische Sammelbereitschaft mit abnehmender Temperatur nicht zu-, sondern abnimmt. Dafür sprechen folgende Befunde: 1. Verzögerungen des Abflugs lassen sich auch erreichen durch Erniedrigen der Konzentration bei gleichbleibender Temperatur (Abb. 6b). Dabei fallen die Kurven der Abb. 6 im selben Maß wie die quellenspezifische Sammelbereitschaft wächst (Abb. 7). — 2. In I A und I B wurde angenommen, daß sich die quellenspezifische Sammelbereitschaft u. a. in der Abflugmagenfüllung widerspiegelt. Diese wächst aber mit zunehmender Temperatur, wobei die von NÚÑEZ (1966) gemessenen Kurven ähnlich verlaufen wie die in Abb. 14 dargestellten; sie zeigen allerdings nicht den bei etwa 18° C liegenden Wendepunkt meiner Kurven. — 3. Die in C 2 erwähnte große „Gier“ (= quellenspezifische Sammelbereitschaft) bei  $c = 25\%$  und  $c = 50\%$  (die mich zu einer anderen Abschirmmethode nötigte) war auch bei  $c = 14\%$  zu beobachten, allerdings nur bei Temperaturen um 30° C.

Aus Kurven, die mit zunehmender Konzentration oder Zuflußgeschwindigkeit fallen, erhält man den Verlauf der quellenspezifischen Sammelbereitschaft dadurch, daß man die Kurven von einer Konstanten subtrahiert (Begründung in der Diskussion zu Teil I). Nimmt man an,

daß sich dieses Verfahren auch auf Abhängigkeiten von der Temperatur anwenden läßt, kann man aus den Angaben der Abb. 13 die Abhängigkeit der quellenspezifischen Sammelbereitschaft von der Temperatur zeichnen: Jede Kurve der Abb. 13 strebt zwei Grenzwerten zu. Diese werden abgeschätzt und der jeweils obere (58 bzw. 130 sec) als *Konstante* gewählt, von der die betreffende Kurve zu subtrahieren ist. Die Ordinatenmaßstäbe werden so verändert, daß für beide Abhängigkeiten die Grenzwerte zusammenfallen; außerdem wird die Kurve der Besuchsdauer so verschoben, daß ihr unterer Grenzwert mit dem der Verzögerung zusammenfällt.

Das Ergebnis zeigt Abb. 14. Die quellenspezifischen Sammelbereitschaft hängt demnach von der Temperatur in anderer Form ab als von der Konzentration oder Zuflußgeschwindigkeit. Sie ist oberhalb 26° C annähernd konstant; mit abnehmender Temperatur fällt sie, dabei verändert sie sich besonders stark zwischen 20 und 17° C; unterhalb 17° C ist sie sehr klein und wieder annähernd konstant. — Die Einschaltfigur Abb. 14 zeigt dieselbe Abhängigkeit für eine andere Konzentration. Die Kurve verläuft ähnlich der in der großen Figur dargestellten.

### Diskussion zu Teil I

In Teil I sollte die Frage beantwortet werden, ob die gemessenen Verhaltensweisen gemeinsamen Gesetzmäßigkeiten folgen und damit als Ausdruck einer alle bestimmenden quellenspezifischen Sammelbereitschaft betrachtet werden können. Sind die Versuchsergebnisse mit dieser Hypothese befriedigend zu interpretieren?

Sämtliche in Teil I beschriebenen Variablen im Verhalten der Biene lassen sich einer der beiden folgenden Gruppen zuordnen:

*Gruppe 1.* Die gemessene Variable *wächst* mit zunehmender Konzentration, Zuflußgeschwindigkeit oder Temperatur. Beispiele: Duftmarkieren (Abb. 5 und 8), Abflugmagenfüllung (Abb. 7 und 11), Saugwartezeit (Abb. 7 und 9). — Größen, die in Abhängigkeit von der Zuflußgeschwindigkeit ein flaches Maximum aufweisen, werden hier mit berücksichtigt.

*Gruppe 2.* Die gemessene Variable *fällt* mit zunehmender Konzentration, Zuflußgeschwindigkeit oder Temperatur. Beispiele: Saugunterbrechungen (Abb. 6 a und 10), Verzögerung des Abflugs (Abb. 6 b und 13), Besuchsdauer (Abb. 13).

Eine dritte Gruppe von Verhaltensweisen — das in Teil II beschriebene Putzen — zeigt eine ganz andere Form der Abhängigkeit. Sämtliche an der Futterquelle zu beobachtenden Verhaltensweisen lassen sich in eine dieser drei Gruppen einordnen.

Die Werte der Variablen der Gruppe 2 kann man formal dadurch erhalten, daß man die Werte der Variablen der Gruppe 1 von einer

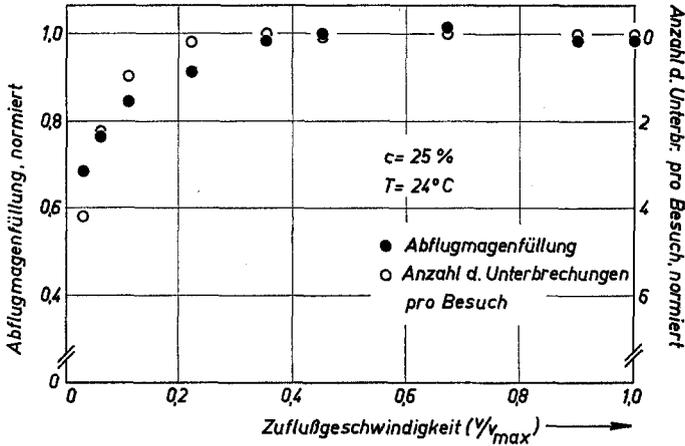


Abb. 15. Abflugmagenfüllung und Anzahl der Saugunterbrechungen in Abhängigkeit von der Zuflußgeschwindigkeit. — Werte für Abflugmagenfüllung aus Abb. 11, für Saugunterbrechungen aus Abb. 10 übernommen. Werte „Biene eingesperrt“ (Abb. 10) mit übrigen zusammengefasst, da auch für Abflugmagenfüllung Werte von Versuchen bei beiden Bedingungen verwendet wurden. Weiteres s. Text

*Konstanten subtrahiert.* Als Beispiele wähle ich aus Gruppe 1 die Abflugmagenfüllung, aus Gruppe 2 die Anzahl der Saugunterbrechungen. Letztere subtrahiere ich von einer Konstanten und stelle die erhaltenen Werte gemeinsam mit der Abflugmagenfüllung dar (Abb. 15).

Aus sämtlichen Variablen der Gruppe 1 läßt sich — für  $c$ ,  $T$  und  $v$  gesondert — durch Wahl geeigneter Ordinatenmaßstäbe und Nullpunkt-lagen ein gemeinsamer Kurvenzug zeichnen (Abb. 7 und 11). — Auf die Variablen der Gruppe 2 habe ich dieses Verfahren nur bei der Abhängigkeit von der Temperatur angewandt, nicht dagegen für verschiedene Konzentrationen und Zuflußgeschwindigkeiten, da zu wenige Messungen vorlagen.

Welche Bereitschaften repräsentieren die Verhaltensweisen von Gruppe 1 und 2? Läßt sich über die sie verknüpfende Konstante etwas aussagen? — Verhaltensweisen der Gruppe 1 wurden in Teil I als Maß für die *quellspezifische Sammelbereitschaft* gewertet.

Die *Konstante* interpretiere ich als „*allgemeine Sammelbereitschaft*“ und nehme an, daß sie unabhängig von den Eigenschaften der Futterquellen ist. Begründung: Eine Biene ist etwa vom 20. Tag an (gerechnet ab dem Schlüpfen aus der Puppe) für den Rest ihres Lebens ausschließlich Sammlerin, falls sich keine drastischen Veränderungen im Stock ergeben (vgl. z. B. ZANDER und WEISS, 1964). Für die Dauer meiner Experimente setze ich einigermaßen konstante Stockverhältnisse — und damit konstante allgemeine Sammelbereitschaft — voraus.

Neben der allgemeinen Sammelbereitschaft könnten *Aggression* und *Flucht* eine Rolle spielen. An der Fensterfutterquelle waren in Ausnahmefällen Bienen zu beobachten, die andere angriffen; interspezifische Aggression konnte ich an der Futterquelle nicht feststellen. Auch mit Flucht ist bei den Experimenten nicht zu rechnen, denn es ist äußerst schwierig, eine angewöhnte Sammlerin zu verjagen. Bläst man sie an oder scheucht sie mit der Hand, fliegt sie anfangs kurz auf, später kümmert sie sich nicht mehr darum.

Ob sich die hier für Nektarsammlerinnen angestellten Überlegungen auf eine Sammelbereitschaft anwenden lassen, die sich auf Nektar, Wasser, Pollen und Kittharz im gesamten bezieht, ist eine offene Frage. Eine Biene sammelt ja nicht starr immer dasselbe, sondern richtet ihre Tätigkeit nach dem Bedarf des Stocks (LINDAUER, 1952).

Wie lassen sich die Verhaltensweisen der Gruppe 2 interpretieren? — Betrachten wir hierzu das Verhalten während der in Abb. 10 dargestellten Saugunterbrechungen. Im Bereich  $0,1 < v_r < 0,3$  fliegt die Biene während der Unterbrechungen im Zimmer umher. (Die Ausführungen gelten für bestimmte konstante Trachtverhältnisse). Bei  $v_r = 0,06$  fliegt sie außerdem hin und wieder die Fensterfutterquelle an und saugt dort. Bei  $v_r = 0,03$  tut sie dies häufiger. Je größer also die Anzahl der Saugunterbrechungen ist (Abb. 10), desto häufiger saugt sie zwischendurch an der Fensterfutterquelle (Entsprechendes gilt für Herabsetzen der Konzentration). Durch dieses Verhalten erweitert sie ihr Sammelareal — bei hohen Zuflußgeschwindigkeiten besteht dieses ja ausschließlich aus der Versuchsfutterquelle. Hieraus folgere ich, daß Verhaltensweisen der Gruppe 2 die Bereitschaft widerspiegeln, die Versuchsfutterquelle zu verlassen und an anderen Futterquellen zu sammeln.

Für den Zusammenhang der beiden — einander entgegengesetzten und gleichzeitig meßbaren — Bereitschaften<sup>1</sup> kann nach Abb. 15 angenommen werden: *quellenspezifische Sammelbereitschaft* + *Bereitschaft, an anderen Futterquellen zu sammeln* = *konstante allgemeine Sammelbereitschaft*. Liegt als Meßergebnis die Kurve der quellenspezifischen Sammelbereitschaft vor, läßt sich die der antagonistischen Bereitschaft errechnen und umgekehrt. Welche eine *Kennlinie* und welche ein *Verrechnungsergebnis* ist, kann vorläufig nicht entschieden werden. Im folgenden nehme ich an, die quellenspezifische Sammelbereitschaft sei eine Funktion der Reizsituation an der Futterquelle (Abb. 19).

Eine Futterquelle kann sich dadurch „relativ verschlechtern“, daß die *Trachtverhältnisse* sich verbessern (BOCH, 1956; SCHRICKER, 1965). v. FRISCH (1965) gibt an, daß je nach „allgemeiner Trachtlage“ die *Annahmeschwelle* (Grenzwert, unter dem eine Lösung nicht mehr angenommen wird) für verschieden konzentrierte Zuckerlösungen zwischen etwa 4 und 30% schwankt. — Danach ist anzunehmen,

1. Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob die Annahme *zweier* Bereitschaften berechtigt ist.

daß die Trachtverhältnisse — von denen eine Sammlerin über die Futterabnehmerinnen Nachricht erhält (v. FRISCH, 1965) — schwellenverändernd wirken, d. h. die Meßkurven in Ordinateurichtung verschieben. Diesen Einfluß habe ich bei der Auswertung nur indirekt berücksichtigt: Ich stellte in den Diagrammen meist nur Meßergebnisse einer nicht zu langen Versuchsreihe dar und nahm an, daß sich während dieser (die meisten Versuche wurden von August bis Oktober durchgeführt) die Trachtverhältnisse nicht wesentlich verändert hatten. Daher ist deren Einfluß sowie der des Stockbedarfs (s. u.) im Verrechnungsschema (Abb. 19) durch eine gestrichelte Linie angedeutet.

Eine mögliche Beeinflussung der quellspezifischen Sammelbereitschaft durch den *Stockbedarf* (Wasser, Nektar, Pollen und Kittharz) dürfte ebenfalls über die Abnehmerinnen erfolgen. Für die Versuchszeit setze ich jedoch aufgrund der gleichbleibend kurzen Besuchspausen einen genügend großen Bedarf an Nektar voraus.

Die Ergebnisse von Teil I werden in Teil III dazu verwendet, die in Teil II geschilderten experimentellen Befunde (Putzverhalten) zu deuten.

## Teil II

### Abhängigkeit des Putzens von der Reizsituation an der Futterquelle

Da in dieser Arbeit der Zeitverlauf einer Verhaltensweise während des Besuchs nicht berücksichtigt wird, verwende ich als Maß für das Putzen die Anzahl der Putzbewegungen *pro Besuch*, die bei unveränderter Reizsituation über Tage hinweg verhältnismäßig konstant bleibt (Abb. 4). Das zeitliche Auftreten der Putzbewegungen wird in einer späteren Arbeit behandelt werden.

#### A. Abhängigkeit des Putzens von der Konzentration

Die Versuche wurden an einer der Fensterfutterquelle entsprechenden Anordnung durchgeführt. Sie war bei einer Versuchsreihe im Freien aufgestellt, die Bienen kamen vermutlich von einem etwa 500 m entfernten Stock (vgl. IC); bei einer anderen stand sie in einem 30 m vom Bienenstand entfernten Raum.

Abb. 16 zeigt, daß die Bienen bei einer 25%igen Lösung die meisten Putzbewegungen pro Besuch ausführen. Bei höherer Konzentration putzten sich die im Freien sammelnden (Abb. 16 Einschaltfigur;  $T = 20^\circ \text{C}$ ) häufiger als die im Labor (Abb. 16; die Differenz zwischen den bei  $c = 50\%$  gewonnenen Meßwerten ( $T = 20^\circ \text{C}$ ) ist statistisch gesichert:  $P < 0,005$ ; Kolmogoroff-Smirnoff-Test). Worauf dieser Unterschied zurückzuführen ist, ist eine offene Frage.

#### B. Abhängigkeit des Putzens von der Zuflußgeschwindigkeit

NUÑEZ (1966) untersuchte, ob sich die Biene bei verschiedenen Zuflußgeschwindigkeiten während des Saugens putzt. Über die Anzahl der Putzbewegungen pro Besuch ist damit nichts ausgesagt, da auch in etwaigen Saugunterbrechungen oder

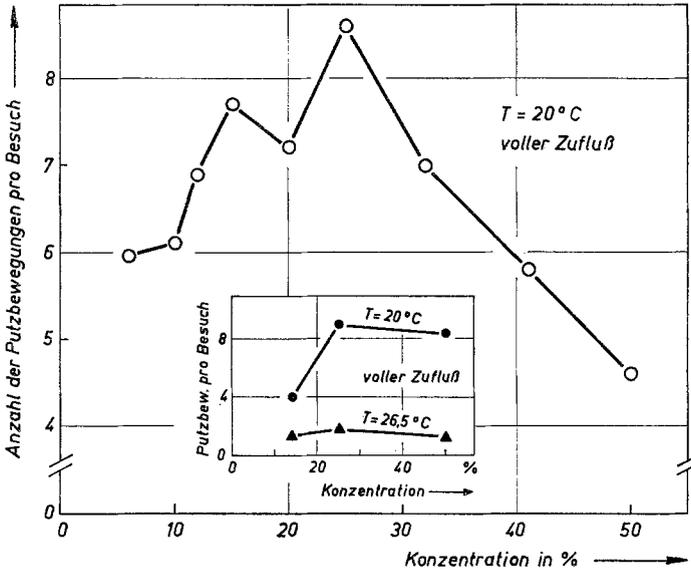


Abb. 16. Abhängigkeit des Putzens von der Konzentration. — August 1968. 8—12 Bienen. Mittelwerte.  $31 < n < 92$ . Differenz zwischen dem Maximum und dem Wert bei  $c = 6\%$  signifikant ( $0,01 < P < 0,025$ ); ebenso die zwischen dem Maximum und dem Wert bei  $c = 50\%$  ( $P < 0,001$ ; jeweils Kolmogoroff-Smirnoff-Test). *Einschaltfigur*: Bei Versuchen im Freien gewonnene Werte. August 1967. 10—15 Bienen. Mittelwerte.  $16 < n < 40$ . Nur der Unterschied zwischen den Werten bei  $c = 25\%$  und  $c = 14\%$  (bei  $T = 20^\circ\text{C}$ ) ist statistisch gesichert ( $P < 0,01$ ; Kolmogoroff-Smirnoff-Test)

nach dem Saugen geputzt wird. Seine Angabe, daß bei hohen Zuflußgeschwindigkeiten („Sättigungsbereich“) auch nach dem Saugen kein Putzen auftritt, kann ich nicht bestätigen.

Die Meßwerte der Abb. 17 stammen von verschiedenen putzfreudigen Bienen. Gemeinsam ist den Kurven ein *Minimum* bei mittleren Zuflußgeschwindigkeiten und ein *Maximum* bei kleineren (Statistik s. Legende Abb. 17). Ob in der Einschaltfigur das Minimum fehlt, läßt sich nicht entscheiden, da bei mittleren Zuflußgeschwindigkeiten wenige Meßpunkte liegen und bei sehr hohen nicht gemessen wurde (der Punkt bei  $v = 0,9 \mu\text{l}/\text{sec}$  dürfte im Bereich um  $v_r = 0,7$  liegen).

### C. Abhängigkeit des Putzens von der Temperatur

Hierzu liegen Versuche von BEECKEN (1934) vor, die allerdings nicht an der Futterquelle durchgeführt wurden. Er sperrte Bienen in ein Gefäß und fand, „daß die Dauer des Putzens abhängig von der Geschwindigkeit ist, mit der die Temperatur verändert wird“. Nur bei Änderungen zwischen  $0,25$  und  $6,75^\circ\text{C}/\text{min}$  beobachtete er Putzhandlungen. Bei meinen Versuchen (im Freien; vgl. I C) änderte sich die

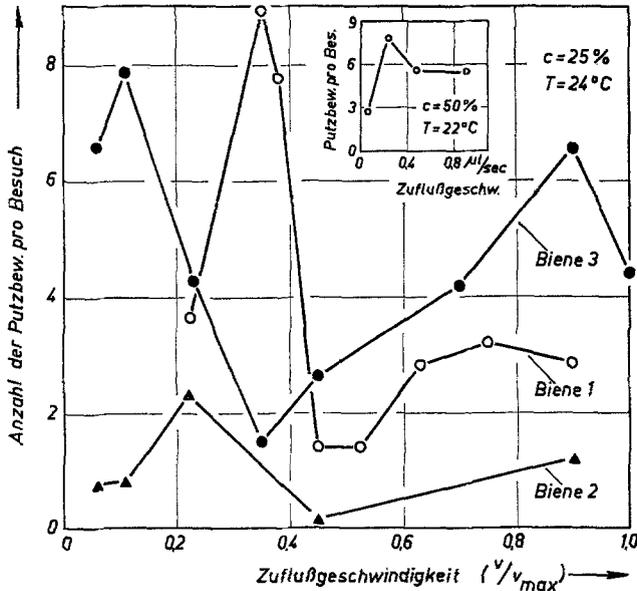


Abb. 17. Abhängigkeit des Putzens von der Zuflußgeschwindigkeit. — August/September 1966. Mittelwerte.  $3 < n < 24$ . Mit dem Kolmogoroff-Smirnoff-Test wurden für jede Biene folgende Unterschiede geprüft: a Zwischen dem Minimum und dem bei kleinen Zuflußgeschwindigkeiten liegenden Maximum:  $P < 0,001$ ;  $P < 0,025$ ;  $P < 0,005$  (für Biene 1, 2 und 3). b Zwischen dem Minimum und dem Wert bei  $v_r = 0,9$ :  $P < 0,05$ ; keine Signifikanz;  $P < 0,05$  (Unterschied zwischen den Werten bei  $v_r = 0,9$  und  $v_r = 1,0$  nicht gesichert). c Zwischen dem Maximum und dem Wert bei der kleinsten verwendeten Zuflußgeschwindigkeit: bei keiner Biene signifikant (Biene 1:  $P < 0,1$ ), möglicherweise wegen der geringen Anzahl der Messungen (4 bzw. 5) bei der kleinsten Zuflußgeschwindigkeit. *Einschaltfigur*: Dieselbe Abhängigkeit für eine andere Biene und Konzentration. Mai 1966. Mittelwerte.  $9 < n < 38$ . Abszisse: absolute Zuflußgeschwindigkeit. Differenz zwischen dem Maximum und dem Wert bei  $v = 0,06 \mu\text{l/sec}$  signifikant:  $P < 0,025$  (Kolmogoroff-Smirnoff-Test)

Temperatur langsamer als  $0,25^\circ \text{C/min}$ , so daß die Ergebnisse nicht im Sinne BEECKENS zu erklären sind.

Die Kurven (Abb. 18) weisen ein *Maximum* bei etwa  $20^\circ \text{C}$  auf. Obwohl die Bienen bei tiefen Temperaturen den Abflug hinauszögern (vgl. I C), putzen sie sich während dieser länger dauernden Besuche weniger häufig als bei  $20^\circ \text{C}$ . Bei Temperaturen um  $30^\circ \text{C}$  sind sie sehr lebhaft, führen aber während der meisten Besuche keine Putzbewegungen aus, sondern fliegen unmittelbar nach dem Saugen auf. Möglicherweise wird dann das sonst an der Futterquelle getätigte Putzen während des Heimflugs durchgeführt; dafür spricht, daß auch eine andere Verhaltensweise in den Flug verlegt wird: Die Bienen klappen bei  $30^\circ \text{C}$  den Rüssel oft erst nach dem Auffliegen ein.

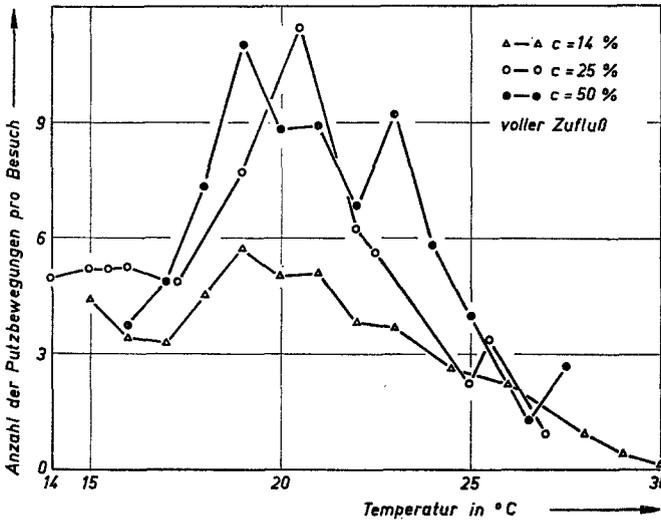


Abb. 18. Abhängigkeit des Putzens von der Temperatur. — Versuche im Freien, August 1967. 10—15 Bienen, Mittelwerte.  $5 < n < 49$ . Mit dem Kolmogoroff-Smirnoff-Test wurden für jede Kurve folgende Unterschiede geprüft: a Zwischen dem Maximum und dem Wert bei der höchsten gemessenen Temperatur: für alle Kurven  $P < 0,001$ . b Zwischen dem Maximum und dem Wert bei der tiefsten gemessenen Temperatur: für  $c = 25\%$  und  $c = 50\%$  jeweils  $P < 0,025$ ; keine Signifikanz für  $c = 14\%$ , hier allerdings Differenz zwischen dem Maximum und dem Wert bei  $T = 17^\circ\text{C}$  signifikant:  $P < 0,025$ . (Unterschied zwischen den Werten bei  $15$  und  $17^\circ\text{C}$  läßt sich nicht sichern)

### Teil III

#### Deutung des Putzverhaltens

Die Kurven des Putzens weisen jeweils bei solchen Abszissenwerten Maxima auf, bei denen die quellspezifische Sammelbereitschaft mittlere Stärke besitzt. Hier ist nach dem in der Diskussion zu Teil I dargestellten Zusammenhang auch der Betrag für die Bereitschaft, an anderen Futterquellen zu sammeln, mittelgroß. Das Putzen weist also immer dort ein Maximum auf, wo die beiden antagonistischen Bereitschaften etwa gleich groß sind. — Gleichheit antagonistischer „Triebe“ als Vorbedingung für Übersprungputzen bei Vögeln führte zur Aufstellung der *Enthemmungshypothese* durch ANDREW (1956) und VAN IERSEL und BOL (1958). Es liegt nahe, die Enthemmungshypothese auf das Putzen der Biene anzuwenden.

Die aus Teil I bekannten Abhängigkeiten der quellspezifischen Sammelbereitschaft von der Konzentration, Zuflußgeschwindigkeit und Temperatur (Abb. 7, 11 und 14) und der Zusammenhang mit der antagonistischen Bereitschaft können jetzt verwendet werden, um zu quan-

titativen Aussagen über die Abhängigkeiten des Putzens von den experimentellen Variablen zu gelangen. Die errechneten Kurven werden dann mit den Meßergebnissen verglichen. Die in der Enthemmungshypothese geforderte gegenseitige Hemmung der antagonistischen Bereitschaften und ihre Hemmwirkungen auf das Putzen lassen sich anschaulich in einem *Verrechnungsschema* darstellen. Ich erläutere es am Beispiel der Abhängigkeit des Putzens von der Konzentration.

### A. Anwendung des Verrechnungsschemas auf die Abhängigkeit des Putzens von der Konzentration

Gegeben ist die Abhängigkeit der quellenspezifischen Sammelbereitschaft von der Konzentration (Abb. 7). Durch Subtraktion von einer Konstanten (= allgemeine Sammelbereitschaft) erhält man daraus die Konzentrationsabhängigkeit der Bereitschaft, an anderen Futterquellen zu sammeln (Abb. 19 oben).

Die in Abb. 19 gewählte Konstante wurde nach folgender Hypothese berechnet: Die allgemeine Sammelbereitschaft sei so groß wie die quellenspezifische bei  $c = 80\%$  (ungefähre Konzentration des Honigs) und  $T = 35^\circ\text{C}$  (Temperatur im Stock), mittlere bis hohe Zuflußgeschwindigkeiten vorausgesetzt. Den numerischen Wert erhielt ich durch Extrapolation der Kurve in Abb. 7 bis zum Abszissenwert  $c = 80\%$  und durch Multiplikation des erhaltenen Werts mit einem Faktor, der sich aus Abb. 14 für den Schritt von 24 nach  $35^\circ\text{C}$  ergab.

Den nach diesem recht groben Verfahren erhaltenen Wert für die Konstante nenne ich „willkürliche Einheit I“ und verwende ihn für die Abhängigkeiten von der Konzentration und Zuflußgeschwindigkeit; beim Einfluß der Temperatur muß ein kleinerer Wert gewählt werden (s. dort).

Quellenspezifische Sammelbereitschaft und Bereitschaft, an anderen Futterquellen zu sammeln (die Ordinateneinteilung von beiden ist durch den Wert der Konstanten gegeben) *hemmen sich gegenseitig*. Auswirkungen dieser Hemmung zeigen sich nur im Putzen, nicht in jenen Verhaltensweisen, an denen die Stärke dieser Bereitschaften gemessen wurde (vgl. Teil I). Daher müssen die Leitungen, welche die Einflüsse auf jene Verhaltensweisen symbolisieren, vor den Stellen abzweigen, wo jeweils die Hemmung der antagonistischen Bereitschaft verrechnet wird (Abb. 19).

Bei der gegenseitigen Hemmung treten negative Funktionswerte auf. Um eine Übereinstimmung mit den experimentellen Ergebnissen zu erzielen, stelle ich die Zusatzforderung auf, daß aus den Verrechnungsinstanzen für die gegenseitige Hemmung *nur positive* Werte weitergeleitet werden dürfen („nur +“).

In einem letzten Verrechnungsschritt werden die positiven Werte von einer Konstanten subtrahiert. Damit ist die in der Enthemmungshypothese geforderte Hemmwirkung antagonistischer Bereitschaften auf eine dritte berücksichtigt, die ich *Potential-Putzbereitschaft* nenne. Sie als

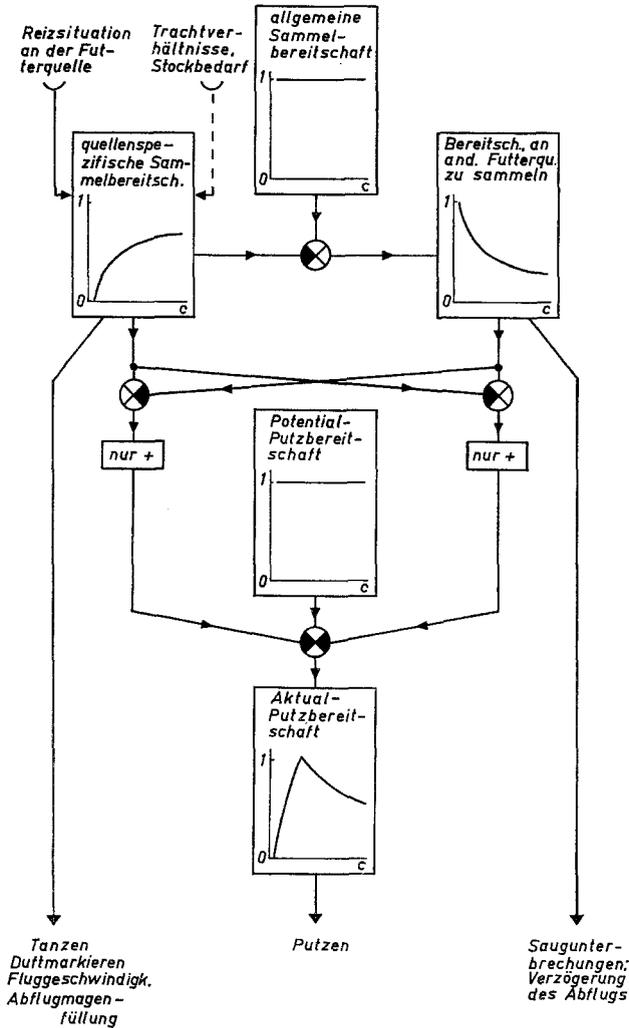


Abb. 19. Verrechnungsschema zur Abhängigkeit des Putzens von der Konzentration. — Eine in einen schwarzen Sektor mündende Leitung bedeutet, daß der hier eintreffende Wert zu subtrahieren ist. Weiteres s. Text

konstant anzunehmen, beinhaltet, daß bei jeder Ankunft der Biene an der Futterquelle der gleiche Betrag an Potential-Putzbereitschaft zur Verfügung steht. Das „Reservoir“ (vgl. das Schema für Instinkthandlungen bei LORENZ, 1950) wird also ständig wieder aufgefüllt; das Putzen gehört zu den Handlungen, die „alltäglich oft wiederholt werden, deren endogene Impulsproduktion sie also jederzeit verfügbar macht“ (LORENZ, 1960).

Den Wert dieser Konstanten wähle ich so, daß eine möglichst gute Übereinstimmung mit den experimentellen Resultaten zustande kommt. Dabei muß ihr für die Abhängigkeiten von der Konzentration, Zuflußgeschwindigkeit und Temperatur jeweils ein anderer Wert gegeben werden. Den in Abb. 19 gewählten nenne ich wieder „willkürliche Einheit 1“, womit auch die Ordinatenenteilung für die Aktual-Putzbereitschaft gegeben ist. Die Konstante hat (zufälligerweise?) den gleichen numerischen Wert wie die allgemeine Sammelbereitschaft (dies ist auch bei der Abhängigkeit von der Temperatur der Fall). — Die Annahme verschiedener Werte für die Potential-Putzbereitschaft läßt sich vorläufig nicht begründen. Sie erscheint so unverständlich wie der Befund von VAN IERSEL und BOL (1958), daß bei Gleichheit schwacher antagonistischer „Dränge“ weniger Übersprungbewegungen resultieren als bei Gleichheit starker. Da sich bei Gleichheit die Dränge vollständig gegenseitig hemmen, wären dann infolge fehlender Hemmung auf das Putzen in beiden Fällen gleich viele Putzbewegungen zu erwarten — gleiche (Potential-)Putzbereitschaft vorausgesetzt. VAN IERSEL und BOL versuchen diesen Befunden mit ihrer Bezeichnung „effektive Gleichheit“ gerecht zu werden: „... a strong conflict means a great degree of effective equality“.

Durch Hemmung der Potential-Putzbereitschaft wird von dieser nur ein Teil wirksam, die *Aktual-Putzbereitschaft*. Sie bestimmt die Anzahl der während eines Besuchs ausgeführten Putzbewegungen. Diese ist unabhängig davon, ob die Bienen bei ihrer Sammeltätigkeit bestäubt werden (PFLUMM, im Druck).

Die aus dem Verrechnungsschema resultierende Kurve der Aktual-Putzbereitschaft wird in Abb. 20 mit den experimentellen Ergebnissen verglichen. — Die Lage des Putzmaximums bezüglich der Konzentrationskala hängt von der Stärke der allgemeinen Sammelbereitschaft ab. Wählt man nämlich — bei gegebener Funktion für die quellenspezifische Sammelbereitschaft — für die allgemeine Sammelbereitschaft eine größere Konstante, so verschiebt sich die Kurve für die Bereitschaft, an anderen Futterquellen zu sammeln, in Ordinatenrichtung. Damit verschiebt sich der Punkt, wo die antagonistischen Bereitschaften gleich groß sind; hier sind die Hemmwirkungen auf die Potential-Putzbereitschaft gleich Null, die Aktual-Putzbereitschaft hat ein Maximum.

### B. Anwendung des Verrechnungsschemas auf die Abhängigkeit des Putzens von der Zuflußgeschwindigkeit

Die Kurve der Abb. 11 wird den in Abb. 19 angegebenen Verrechnungsschritten unterworfen. Da sich im Schema nur die einzusetzenden Kurven und die Größen der Konstanten ändern, verzichte ich hier und in III C auf dessen gesonderte Darstellung. — Für die allgemeine Sammel-

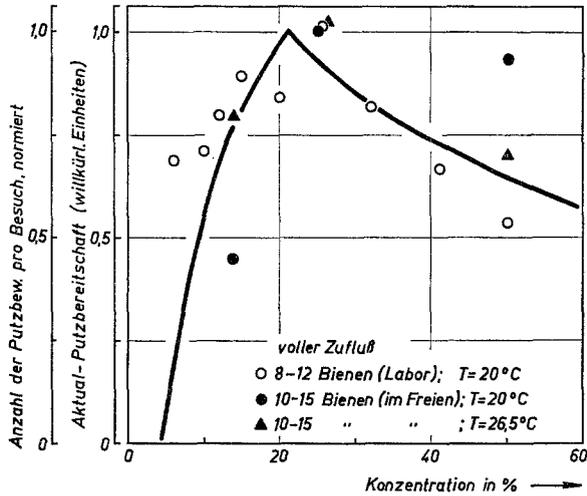


Abb. 20. Abhängigkeit der Aktual-Putzbereitschaft von der Konzentration. — Meßpunkte aus Abb. 16 auf den jeweiligen Wert bei  $c = 25\%$  normiert

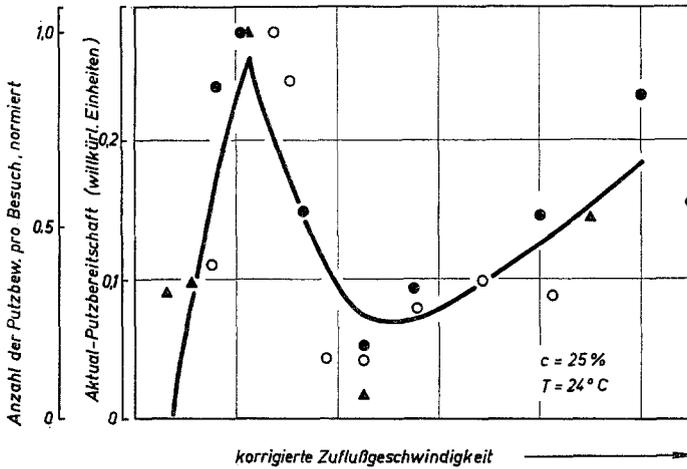


Abb. 21. Abhängigkeit der Aktual-Putzbereitschaft (errechnet nach Abb. 19) von der Zuflußgeschwindigkeit. — Meßpunkte aus Abb. 17 in Ordinatenrichtung normiert auf den jeweils höchsten Meßwert. Normiert in Abszissenrichtung so, daß der jeweils niedrigste Meßwert über  $v_r = 0,45$  zu liegen kam. Weiteres s. Text

bereitschaft setze ich den Wert der Abb. 19 ein, die Potential-Putzbereitschaft wähle ich willkürlich. Um einen Eindruck von den Unterschieden zu vermitteln, beziehe ich diesen willkürlichen Wert — und damit die Ordinatenenteilung der Aktual-Putzbereitschaft (Abb. 21) — auf den der Abb. 19 (er beträgt etwa  $\frac{1}{4}$  von diesem).

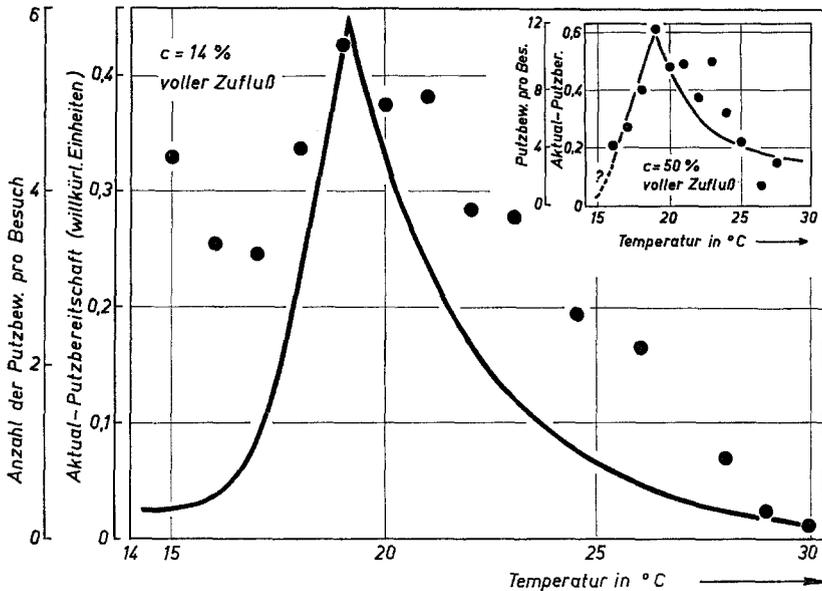


Abb. 22. Abhängigkeit der Aktual-Putzbereitschaft (errechnet nach Abb. 19) von der Temperatur. — Meßpunkte aus Abb. 18. Für die *Einschaltfigur* wurde die Kurve der Einschaltfigur Abb. 14 verrechnet

Die Meßwerte (Abb. 21) sind nicht nur in Ordinatenrichtung normiert, sondern auch durch Verschieben in Abszissenrichtung. Dieses Verfahren scheint mir aus zwei Gründen berechtigt zu sein: Erstens treten bestimmte Verhaltensweisen zu verschiedenen Jahreszeiten an verschiedenen Orten der Zuflußgeschwindigkeitsskala auf, beispielsweise waren Besuche mit Saugunterbrechungen bei sehr verschiedenen hohen Zuflußgeschwindigkeiten zu beobachten. Zweitens hängt die Lage des bei kleinen Zuflußgeschwindigkeiten auftretenden Putzmaximums von der Stärke der allgemeinen Sammelbereitschaft ab (vgl. die Ausführungen in III A). — Ich habe auf das Minimum normiert, da dessen Lage von Änderungen der allgemeinen Sammelbereitschaft unabhängig ist.

### C. Anwendung des Verrechnungsschemas auf die Abhängigkeit des Putzens von der Temperatur

Die Kurve der Abb. 14 ergibt nach den Vorschriften von Abb. 19 verrechnet die in Abb. 22 dargestellte. Die Konstanten wähle ich hier — um eine Übereinstimmung mit den experimentellen Ergebnissen zu erzielen — jeweils nur etwa halb so groß wie in Abb. 19. In Abb. 22 zeigen

die Meßpunkte vielleicht deshalb eine schlechtere Anpassung an die geforderte Kurve als in Abb. 20 und 21, weil die Temperatur auf ganz verschiedene Weise wirkt (vgl. I C).

### Schlußbemerkung

Die Erklärung des Putzens auf der Futterquelle nach Abb. 19 beinhaltet, daß es bei großer quellenspezifischer Sammelbereitschaft stark gehemmt ist. Ähnliches beobachtete BEECKEN (1934), als er Sammlerinnen am Futterplatz mit Pollen überpuderte: „Da keine Nektartracht vorhanden war, schlürftten die Bienen die Zuckerlösung äußerst gierig. Deshalb war der durch das Bepudern mit Pollen ausgeübte Reiz nur gering. Die Bienen putzten sich infolgedessen nicht.“

Das Verrechnungsschema entspricht der Enthemmungshypothese für Übersprunghandlungen (ANDREW, 1956; VAN IERSEL und BOL, 1958), das beschriebene Putzen darf daher als solche bezeichnet werden. Seit TINBERGEN (1940) und KORTLANDT (1940) sind zahlreiche Beispiele für Übersprungbewegungen bei Wirbeltieren beschrieben worden (Diskussion und Literatur z. B. bei LORENZ, 1960; HINDE, 1966). Auch für Arthropoden liegen Hinweise vor: EHRlich (1943) bei Schaben; CRANE (1949, 1952, 1955, 1957) bei Springspinnen, Mantiden, Schmetterlingen, Winkerkrabben (auch GORDON, 1955); KULLENBERG (1950) bei Grabwespen; HUBER (1955) bei Grillen; BASTOCK und MANNING (1955) bei *Drosophila*; HOPPENHEIT (1964) bei Libellenlarven; BUTLER (1957) und NÚÑEZ (1966) bei der Biene, RUPPRECHT (1968) bei Steinfliegen.

Übersprungputzen bei der Honigbiene hat meines Wissens BUTLER (1957) erstmalig beschrieben: Versehentlich in einen fremden Stock eindringende Bienen bieten den Wächtern Futter an. Diese weisen es zurück; nach mehrmaligem vergeblichen Anbieten beginnt der Eindringling plötzlich den Rüssel zu putzen, was BUTLER als Übersprungbewegung deutet.

GONTARSKI hat allerdings bereits 1935 an aus einer Pipette saugenden Bienen beobachtet, daß sie vor dem Abflug regelmäßig Putzbewegungen ausführen, die er als „höchst überflüssig“ bezeichnet.

NÚÑEZ (1966) ist aufgefallen, daß sich Nektarsammlerinnen bevorzugt am Besuchende putzen, „möglicherweise als Ausdruck eines ‚Konfliktes‘ zwischen Saugstimmung und Heimflugstimmung.“ Die Frage nach dem zeitlichen Auftreten des Putzens während des Besuchs wurde in vorliegender Arbeit nicht berührt. Ob sich die Enthemmungshypothese auch für eine Beantwortung dieser Frage heranziehen läßt, wie es NÚÑEZ (mündl. Mitteilung) vermutete, kann erst entschieden werden, wenn Verhaltensweisen gefunden und gemessen worden sind, die sich während eines Besuchs ändern.

Der hier unternommene Versuch zeigt, daß sich die Enthemmungshypothese auch auf das Putzen von Insekten anwenden und quantitativ bestätigen läßt.

### Abkürzungen und Nomenklatur

*Abflugmagenfüllung*: Während eines Besuchs gesaugte Zuckerwassermenge in  $\mu\text{l}$ . Bei bestimmter Konzentration, Zuflußgeschwindigkeit und Temperatur trinkt eine ungestörte Biene bei jedem Besuch die gleiche Menge.

*Aktual-Putzbereitschaft*: Durch Enthemmung wirksamer Teil der Potential-Putzbereitschaft.

*Besuchsdauer*: Zeitspanne zwischen dem Eintauchen des Saugrüssels bei der Ankunft vom Stock und dem Start zum Heimflug. Umfaßt Saugdauer und die Zeitspanne vom endgültigen Saugende bis zum Abflug. Kehrt die Biene nach einer Saugunterbrechung zur Futterquelle zurück, wird dies nicht als Besuch bezeichnet.

*Besuchspause*: Zeitspanne zwischen zwei Besuchen. Umfaßt Heimflug, Aufenthalt im Stock und Flug zur Futterquelle.

*c*: Konzentration der Saccharoselösung in g pro 100 g Lösung, kurz als „Konzentration“ bezeichnet.

*Potential-Putzbereitschaft*: Bei jeder Ankunft an der Futterquelle gleich groß und unabhängig von der äußeren Reizsituation.

*Sammelbereitschaft, allgemeine*: Unabhängig von den Eigenschaften der Futterquellen und unter konstanten Stockverhältnissen bei einer Biene etwa vom 20. Lebenstag an konstant.

*Sammelbereitschaft, quellenspezifische*: Funktion der Reizsituation an der Futterquelle.

*Saugdauer*: Zeitspanne vom Eintauchen des Rüssels (bei Ankunft vom Stock) bis zum endgültigen Saugende vor dem Abflug.

*Sauggeschwindigkeit*: Diese wird — im Gegensatz zur Zuflußgeschwindigkeit — von der Biene bestimmt.

*Saugunterbrechung*: Zeitspanne vom Herausziehen des Rüssels bis zum Wiedereintauchen; währenddessen kann geflogen (nicht zum Stock), gelaufen, geputzt oder gar nichts getan werden.

*Saugwartezeit*: Zeitspanne zwischen dem Augenblick, in dem der Meniskus außer Zungenreichweite gerät und dem völligen Herausziehen des Rüssels aus der Kapillare.

*T*: Lufttemperatur an der Futterquelle in  $^{\circ}\text{C}$ , kurz als „Temperatur“ bezeichnet.

*Trachtverhältnisse*: Nektarangebot sämtlicher Futterquellen, die von den Stockgenossinnen der Versuchsbiene befliegen werden.

*v*: Zuflußgeschwindigkeit des Zuckerwassers in  $\mu\text{l}/\text{sec}$ .

$v_{\text{max}}$ : Sauggeschwindigkeit bei unbegrenztem Zufluß. Eine dieser entsprechende Zuflußgeschwindigkeit wird auch als *voller Zufluß* bezeichnet.

$v_r$ : Relative Zuflußgeschwindigkeit ( $v/v_{\text{max}}$ ).

*Verzögerung des Abflugs*: Zeitspanne von der ersten Saugunterbrechung (nach längerem ununterbrochenem Saugen) bis zum Abflug.

*Zuflußgeschwindigkeit*: Vom *Experimentator* mittels der Pumpe einstellbare Größe. Entweder in  $\mu\text{l}/\text{sec}$  oder dimensionslos als  $v_r$  angegeben.

## Literatur

- ANDREW, R. J.: Normal and irrelevant toilet behaviour in *Emberiza* Spp. Brit. J. anim. Behav. **4**, 85—91 (1956).
- BAERENDS, G. P.: Ethological studies of insect behavior. Ann. Rev. Entomol. **4**, 207—234 (1959).
- BASTOCK, M., and A. MANNING: The courtship of *Drosophila melanogaster*. Behaviour **8**, 85—111 (1955).
- BEECKEN, W.: Über die Putz- und Säuberungshandlungen der Honigbiene (*Apis mellifica*). Arch. Bienenk. **15**, 213—275 (1934).
- BETTS, ANNIE: Das Aufnahmevermögen der Bienen beim Zuckerwasserfüttern. Arch. Bienenk. **10**, 301—309 (1929).
- BOCH, R.: Die Tänze der Bienen bei nahen und fernen Trachtquellen. Z. vergl. Physiol. **38**, 136—167 (1956).
- BÄUNINGER, H. D.: Über den Einfluß meteorologischer Faktoren auf die Entfernungsweisung im Tanz der Bienen. Z. vergl. Physiol. **48**, 1—130 (1964).
- BRAUN, R.: „Übersprungsverhalten“ bei echten Spinnen (Araneae). Verhandl. d. Dtsch. Zool. Ges. in Münster 1959, S. 342—347, Leipzig 1960.
- BUTLER, C. G.: Die Honigbiene. Düsseldorf u. Köln: Eugen Diederichs 1957.
- CRANE, JOCELYN: Comparative biology of salticid spiders at Rancho Grande, Venezuela. Part IV. An analysis of display. Zoologica **34**, 159—214 (1949).
- A comparative study of innate defensive behavior in Trinidad mantids (Orthoptera, Mantoidea). Zoologica **37**, 259—293 (1952).
- Imaginal behavior of a Trinidad butterfly, *Heliconus erato hydara* Hewitson, with special reference to the social use of color. Zoologica **40**, 167—196 (1955).
- Basic patterns of display in fiddler crabs (Ocypodidae, Genus *Uca*). Zoologica **42**, 69—82 (1957).
- Imaginal behavior in butterflies of the family Heliconiidae: Changing social patterns and irrelevant actions. Zoologica **42**, 135—145 (1957).
- EHRlich, H.: Verhaltensstudien an der Schabe *Periplaneta americana* L. Z. Tierpsychol. **5**, 497—552 (1943).
- ESCH, H.: Über die Körpertemperaturen und den Wärmehaushalt von *Apis mellifica*. Z. vergl. Physiol. **43**, 305—335 (1960).
- Über die Auswirkung der Futterplatzqualität auf die Schallerzeugung im Werbe-tanz der Honigbiene (*Apis mellifica*). Verhandl. d. Dtsch. Zool. Ges. in Wien 1962, S. 302—309, Leipzig 1963.
- FRISCH, K. v.: Über die „Sprache“ der Bienen, eine tierpsychologische Untersuchung. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **40**, 1—186 (1923).
- Über den Geschmackssinn der Bienen. Z. vergl. Physiol. **21**, 1—157 (1935).
- Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1965.
- , u. M. LINDAUER: Über die Fluggeschwindigkeit der Bienen und ihre Richtungs-weisung bei Seitenwind. Naturwissenschaften **42**, 377—385 (1955).
- GONTARSKI, H.: Leistungsphysiologische Untersuchungen an Sammelbienen (*Apis mellifica*). Arch. Bienenk. **16**, 107—126 (1935).
- GORDON, H. R. S.: Displacement activities in fiddler crabs. Nature (Lond.) **176**, 356—357 (1955).
- HERAN, H.: Untersuchungen über den Temperatursinn der Honigbiene unter besonderer Berücksichtigung der Wahrnehmung strahlender Wärme. Z. vergl. Physiol. **34**, 179—206 (1952).
- HINDE, R. A.: Animal Behaviour. New York-St. Louis-San Francisco-Toronto-London-Sidney: McGraw-Hill Book Co. 1966.

- HOPPENHEIT, M.: Übersprungputzen bei der Larve von *Aeschna cyanea* Müll. (Odonata). Helgol. wiss. Meeresunters. **11**, 171—177 (1964).
- HUBER, F.: Sitz und Bedeutung nervöser Zentren für Instinkthandlungen beim Männchen von *Gryllus campestris* L. Z. Tierpsychol. **12**, 12—48 (1955).
- IERSEL, J. J. A. v., and A. A. C. BOL: Preening of two tern species. A study on displacement activities. Behaviour **13**, 1—88 (1958).
- JACOBS, W.: Das Duftorgan von *Apis mellifica* und ähnliche Hautdrüsenorgane sozialer und solitärer Apiden. Z. Morph. Ökol. Tiere **3**, 1—80 (1925).
- KALMUS, H.: Der Füllungsstand der Honigblase entscheidet die Flugrichtung der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **26**, 79—84 (1939).
- KAPPEL, IRMGARD: Die Form des Saffhalters als Anreiz für die Sammeltätigkeit der Bienen. Z. vergl. Physiol. **34**, 539—546 (1953).
- KORTLANDT, A.: Wechselwirkung zwischen Instinkten. Arch. néerl. Zool. **4**, 442—520 (1940).
- KULLENBERG, B.: Oikos **2**, 1—19 (1950). Zit. nach BAERENDS 1959.
- LIENERT, G. A.: Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. Meisenheim: Hain 1962.
- LINDAUER, M.: Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. **34**, 299—345 (1952).
- LORENZ, K.: The comparative method in studying innate behaviour patterns. Symp. Soc. exp. Biol. **4**, 221—268 (1950).
- Prinzipien der vergleichenden Verhaltensforschung. Fortschr. Zool. **12**, 265—292 (1960).
- NÚÑEZ, J. A.: Quantitative Beziehungen zwischen den Eigenschaften von Futterquellen und dem Verhalten von Sammelbienen. Z. vergl. Physiol. **53**, 142—164 (1966).
- PFLUMM, W.: Beobachtungen zum Putzverhalten nektarsammelnder Honigbienen. Z. Tierpsychol. (im Druck).
- RENNER, M.: Das Duftorgan der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **43**, 411—468 (1960).
- RUPPRECHT, R.: Das Trommeln der Plecopteren. Z. vergl. Physiol. **59**, 38—71 (1968).
- SCHRICKER, B.: Die Orientierung der Honigbiene in der Dämmerung, zugleich ein Beitrag zur Frage der Ocellenfunktion bei Bienen. Z. vergl. Physiol. **49**, 420—458 (1965).
- SCHUÀ, L.: Untersuchungen über den Einfluß meteorologischer Elemente auf das Verhalten der Honigbienen (*Apis mellifica*). Z. vergl. Physiol. **34**, 258—277 (1952).
- TINBERGEN, N.: Die Übersprungbewegung. Z. Tierpsychol. **4**, 1—40 (1940).
- WEBER, ERNA: Grundriß der biologischen Statistik. Jena: Gustav Fischer 1957.
- WELLS, P. H., and J. GIACCHINO JR.: Relationship between the volume and the sugar concentration of loads carried by honeybees. J. Apicult. Res. **7**, 77—82 (1968).
- ZANDER, E., u. K. WEISS: Das Leben der Biene. Stuttgart: Ulmer 1964.

Dr. WALTER PFLUMM  
 Zoologisches Institut der Universität  
 69 Heidelberg, Berliner Straße 15