

## Das Zeitgedächtnis der Bienen unter dem Einfluß von Narkose und von sozialen Zeitgebern\*

I. MEDUGORAC und M. LINDAUER

Zoologisches Institut der Universität Frankfurt a. M.

Eingegangen am 27. Januar 1967

### *Time Memory of Bees under the Influence of Narcosis and of Social Pacemaking Signals (Zeitgeber).*

*Summary.* 1. The endogenous timing mechanisms (endogenous clocks) of bees are shown to desintegrate during a deep and long lasting CO<sub>2</sub> narcosis. (2 to 5 hours in a 20—100% CO<sub>2</sub> atmosphere.) Time trained bees after having been narcotized will appear at the usual time at the feeding dish as well as some time later on — depending on the depth and duration of narcosis.

Results obtained under a changed light-dark regime, sunlight excluded as well as under continuous light are essentially the same.

2. Foraging bees imprint their period of activity in form of a time signal on their hive mates, and in turn receive it again the next day from the social community. The existence and the specificities of this social "Zeitgeber" were demonstrated by introducing a group of time trained bees into another colony.

*Zusammenfassung.* 1. In tiefer, lang andauernder CO<sub>2</sub>-Narkose (2—5 Std in 20—100% CO<sub>2</sub>) werden die endogenen Zeitmeßmechanismen (die inneren Uhren) der Biene dissoziiert. Zeitdressierte Sammlerinnen finden sich nach der Narkose sowohl zur rechten Futterzeit, als auch — in einem zweiten Besuchmaximum — entsprechend der Narkosezeit verspätet am Futtertisch ein. Die Ergebnisse bleiben bei Ausschluß von Sonnenlicht, bei abgeändertem Licht-Dunkel-Wechsel, bzw. bei Dauerlicht im wesentlichen unverändert.

2. Sammelnde Bienen prägen ihre Aktivitätsperiode dem Muttervolk als Zeit-signal auf und empfangen dieses wieder rückwirkend aus dem Sozialverband am folgenden Tag. Durch Versetzen einer auf Zeit dressierten Sammelschar in ein fremdes Volk konnte die Existenz und Wirkungsweise dieses *sozialen Zeitgebers* im einzelnen belegt werden.

Endogene Rhythmik auf dem Zell-, Organ-, Individuenniveau ist dem gesamten Tierreich eigen. Äußere Zeitgeber wie Tag-Nacht-Wechsel, Temperatur, Mondphase, Gezeitenwechsel, vielleicht auch noch andere geophysikalische Faktoren synchronisieren den endogenen Rhythmus — setzen ihm gleichsam den genauen Stunden-, Monats-, Jahreszeiger auf (ASCHOFF, 1958, 1960, 1963, 1964; BROWN, 1960, 1965; BRUCE, 1965; ENRIGHT, 1965; PITTENDRIGH, 1960, 1965; SOLLBERGER, 1965).

Um die Physiologie der inneren Uhr, der man eine selbsterregte Schwingung als elementares Zeitmeßsystem zugrunde legt, aufzuklären,

\* H. J. AUTRUM zum 60. Geburtstag gewidmet.

hat man u. a. versucht, durch Beschleunigung oder Hemmung des Stoffwechsels die Aktivitäts- bzw. Ruhephase zu verschieben (WAHL, 1932; KALMUS, 1934; GRABENSBERGER, 1934; RENNERT, 1957; weitere Beiträge in Cold Spring Harbor Symposia on quantitative Biology 1960; Circadian Clocks 1965, ed. ASCHOFF; Übersicht bei BÜNNING, 1963).

Bei Bienen konnte KALMUS (1934) das Zeitgedächtnis durch Narkose beeinflussen. Die Ergebnisse waren jedoch unterschiedlich und unklar, was nicht überrascht, weil auf Grund der angewandten Methodik (s. MEDUGORAC, 1967) keine genaueren Aussagen über die Narkosetiefe und die reale Narkosedauer (die Bienen wurden z. B. durch CO<sub>2</sub> betäubt, das sie selbst produziert hatten) möglich sind. J. SCHMID (1963) wiederholte die Versuche von KALMUS mit Lachgas, Äther und Chloroform und konnte dessen Ergebnisse nicht bestätigen.

Da man durch graduell abgestufte Narkose Reizaufnahme und zentrale Informationsverarbeitung ganz oder teilweise unterbrechen und damit exogene Zeitgeber, die über die Sinnesorgane Einfluß nehmen, mit Sicherheit ausschalten, zum anderen aber auch eine zentrale Summierung endogener Zeitmarken mit einiger Wahrscheinlichkeit unterbinden kann, schien es uns angebracht, solche Narkoseversuche mit verbesserter Methode und unter neuen Gesichtspunkten noch einmal aufzunehmen. Im Gegensatz zu früheren Autoren beabsichtigten wir die Narkose *sehr tief und mehrere Stunden hindurch* zu bieten; des weiteren sollten äußere Zeitgeber, die evtl. nach dem Erwachen dem Individuum die richtige Uhrzeit erneut übermitteln konnten, ausgeschaltet werden; und schließlich: die zeitdresierte Biene sollte nach der Narkose keine Möglichkeit haben, Zeitsignale, die auf die Dressurzeit Bezug hatten, sich aus ihrem sozialen Verband mitteilen zu lassen.

Umfangreiche Vorversuche waren notwendig, um die physiologische Resistenz der Bienen gegen tiefe, langzeitige CO<sub>2</sub>-Einwirkung zu testen; ferner den Beweis zu erbringen, daß auch bei so tiefer und langer Narkose die Raumorientierung unserer Sammelbienen keine Einbuße erleidet.

Über die Vorversuche und über Einzelheiten der Narkosemethode wird durch MEDUGORAC, 1967 an anderer Stelle berichtet. Die Befunde von RÖSCH-BERGER (1933) und J. SCHMID (1964) wurden hierbei auch für Langzeit-Narkose bestätigt: nach einer Farbdressur (Tabelle 1), einer kombinierten Farb-Duft-Dressur und nach Versetzung in unbekannte Gegend wird die Raumorientierung in keiner Weise durch Narkose beeinträchtigt. Das Gedächtnis für Informationen aus dem Bereich der optischen und chemischen Sinne ist nicht gelöscht oder getrübt worden. Andererseits besteht kein Zweifel, daß eine mehrstündige CO<sub>2</sub>-Narkose (bei 20—100% CO<sub>2</sub>-Konzentration) den aeroben Stoffwechsel erheblich reduzieren muß: wie aus Tabelle 2 zu ersehen ist, bleiben ab 80% CO<sub>2</sub>-

Tabelle 1. *Ergebnisse der Farbdressur nach Betäubung (1—3 Std) mit reinem CO<sub>2</sub>*

Ver- suchs- reihe	Narkose- dauer	Zahl der Ver- suche	Zahl der geprüften Bienen	Zahl der registrier- ten Anflüge	Zahl der richtigen Anflüge	Prozentsatz der richtigen Anflüge
1	1 Std	2	79	178	175	98,3
2	2 Std	3	81	27	24	88,88
3	3 Std	4	134	16	15	93,75
1—3 insgesamt		9	294	221	214	96,83
Kontrolle		1	45	230	209	90,86

Tabelle 2. *Resistenz der Bienen gegen CO<sub>2</sub>-Einwirkung verschiedener Konzentration*

CO <sub>2</sub> -Konzentration	Betäubungsgrad	Erholung nach 6-stündiger Betäubung
20—30%	Erst nach 50—70 min tritt tiefere Narkose ein, in der aber immer noch schwache Motorik registriert wird	Nach 5—10 min flugfähig
30—40%	Nach etwa 20 min Betäubung. Gelegentliche Bewegungen der Fühler, Flügel und Fußglieder. Atembewegungen sehr unregelmäßig	Nach 30—50 min flugfähig. 5—10% erwachen nicht aus der Narkose oder erholen sich nicht vollständig
40—50%	Betäubung nach 3—10 min. Pumpbewegungen unregelmäßig und zeitweise vollständig eingestellt	Nach 70—100 min flugfähig. 10—20% erwachen oder erholen sich nicht
50—80%	In 10—50 sec tiefe Narkose; Pumpbewegungen selten zu sehen	Nach 100—120 min flugfähig. 30—35% erwachen oder erholen sich nicht soweit, daß sie fliegen können
80—100%	In 5—9 sec tiefe Narkose; Atembewegungen bleiben völlig aus	Nach 100—160min flugfähig. Etwa 35—40% erwachen oder erholen sich nicht

Konzentration die Atembewegungen aus; selbst Kontraktion und Dilatation des Rückengefäßes sind eingestellt. Bei der Diskussion der Ergebnisse (s. S. 470) werden wir hierauf zurückkommen.

### I. Das Zeitgedächtnis unter dem Einfluß von CO<sub>2</sub>-Narkose

Abb. 1 bringt das Ergebnis einer Zeitdressur im Freien, in der eine Sammelschar mit 104 Bienen 5 Tage lang von 9—10 Uhr an einem Futtertisch mit 2molarem Zuckerwasser gefüttert worden war. Am 5. Tag wurde die gesamte Schar nach Beendigung der Fütterung 4 Std lang mit 20% CO<sub>2</sub> betäubt.

Es ist nicht zu übersehen, daß am darauffolgenden Tag 2 Besuchmaxima auftreten. Das erste entspricht der Dressurzeit, das zweite ist um etwa 3 Std verschoben. Da die einzelnen Bienen individuell markiert waren (jedes Kästchen mit Nummer stellt einen Besuch der betreffenden

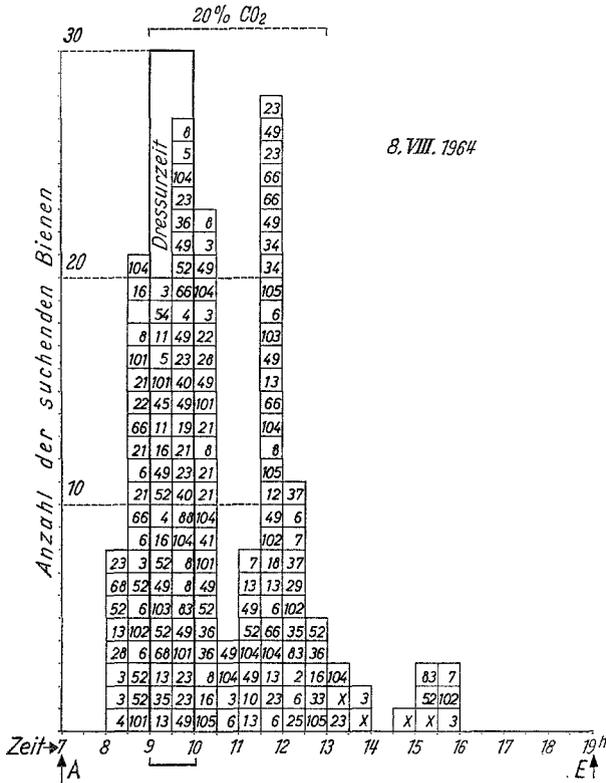


Abb. 1. Versuch am 8. 8. 1964. Von 104 Bienen, die 4 Std lang mit 20% CO<sub>2</sub> betäubt worden waren, haben sich 72 erholt. 39 kamen am Beobachtungstag zum Futterplatz, der den ganzen Tag ohne Futterlösung blieb. Die Klammer über den Säulen gibt die Narkosedauer vor dem Versuch, die Klammer unter den Säulen die Dressurzeit an. Kästchen mit dem Zeichen × zeigen einen gezielten Anflug einer Biene an, deren Nummer nicht erkannt wurde, die aber, da sie zusätzlich am Abdomen weiß markiert war, mit Sicherheit narkotisiert worden war. A Anfang, E Ende der Beobachtung

Biene dar), können wir kontrollieren, ob die beiden Maxima von den gleichen oder jeweils verschiedenen Sammlerinnen frequentiert wurden. 16 Bienen sind sowohl im ersten wie im zweiten Maximum vertreten; 14 Bienen erschienen nur im ersten, 10 nur im zweiten Maximum.

Die Deutung dieser Ergebnisse war nicht leicht; sie wäre einfacher gewesen, wenn das verspätete Maximum allein aufgetreten wäre, und sie hätte gelaftet: durch die CO<sub>2</sub>-Narkose ist das Zeitgedächtnis ungefähr

der Narkosedauer entsprechend verschoben worden. Es braucht uns fürs Erste nicht zu irritieren, daß das zweite Maximum nur um 3 Std anstatt um 4 Std, wie es genau der Narkosezeit entsprochen hätte, verschoben ist; es waren nur 20% CO<sub>2</sub> angewendet worden und Tabelle 2 weist aus, daß hierbei die Narkose erst nach ca. 60 min einsetzt und nicht sehr tief ist. Ehe eine Diskussion dieses Ergebnisses sinnvoll ist, müssen vor allem einige andere methodische Einwände beseitigt werden; diese sind:

1. Das zweite Maximum ist gar nicht durch CO<sub>2</sub>-Narkose verursacht, sondern durch Unterkühlung (vgl. RENNER, 1957; KALMUS, 1934), der die Bienen durch das Einblasen von Kohlensäure in das Narkosegefäß ausgesetzt waren. Wir haben solcher Fehlerquelle auf zweifache Weise vorgebeugt: a) Eine Unterkühlung unter die Zimmertemperatur wurde dadurch verhindert, daß ein 2 m langer Gummischlauch vor die Gasmischpumpe (s. MEDUGORAC, 1967) gesteckt und ein sehr langsamer Gasstrom eingeleitet wurde. Kontrollmessungen ergaben, daß die Temperatur im Narkosegefäß, das hinter der Gasmischpumpe angebracht war, überhaupt nicht oder nicht tiefer als 0,1° C unter die herrschende Zimmertemperatur absank. b) Man muß aber bedenken, daß die Bienen im Stock und evtl. auch während des Fluges eine wesentlich höhere Körpertemperatur als sie der Umgebungstemperatur entspricht, erzeugen (LINDAUER, 1954; ESCH, 1960, 1964). Im Stock halten die Bienen eine Temperatur um 35° C und beim Flug liegt die Thorax-Temperatur etwa 10° über der Umgebungstemperatur, soweit die Lufttemperatur 25° C nicht übersteigt. Während unserer stundenlangen Narkoseeinwirkung mußte sich die Körpertemperatur der Bienen aber der Zimmertemperatur angleichen. Die Frage war nun, ob diese Abkühlung ausreichte, um das Zeitgedächtnis zu beeinflussen.

Es wurden zeitdressierte Bienen in einem Thermostaten sowohl bei 26° C als auch bei 33° C narkotisiert und dann wiederum am nächsten Tag am Futtertisch getestet. Die Ergebnisse entsprachen vollkommen dem in Abb. 1 (wo die Bienen bei Zimmertemperatur, d. h. bei 20—22° C narkotisiert worden waren), nur mit dem Unterschied, daß das zweite Maximum jener Bienen, die bei 33° C narkotisiert waren, noch später erschien. Das stimmt mit ihrem Verhalten überein: bei so hoher Temperatur fallen die Bienen infolge gesteigerter Aktivität schneller in Narkose und erholen sich wesentlich langsamer als dies bei Zimmertemperatur der Fall ist.

2. Ein zweiter möglicher Einwand ist folgender: Den Bienen stehen im Freien nach der Narkose äußere Zeitgeber zur Verfügung, die sie nach dem Erwachen unabhängig von einer evtl. Beeinflussung durch Narkose benutzen können; die wichtigsten sind der Tag-Nacht-Wechsel und der jeweilige Sonnenstand, an dem die Bienen die Uhrzeit ablesen können (v. FRISCH, 1952, 1954, 1965; RENNER, 1959; LINDAUER, 1954, 1957, 1963). Diese Zeitgeber mußten wir in geeigneten Versuchen ausschalten.

*Versuche unter Ausschluß der Sonnenuhr und des natürlichen  
Licht-Dunkel-Wechsels*

Die Bienen wurden in einen abgeschlossenen Klimaraum (vgl. RENNER, 1955) gebracht, der nach einem programmierten Licht-Dunkel-Wechsel beleuchtet wurde. (Beleuchtung mit Leuchtstoffröhren, Osram-L 40 W/15; Helligkeit auf dem Boden 420—460 Lux; Temperatur konstant bei 26—27° C; Luftfeuchtigkeit zwischen 60—80%. Künstliche Dämmerung durch stufenweises Abschalten der Leuchtröhren, um die noch herumfliegenden Bienen zur Heimkehr zu bewegen.

Auch hier in der Klimakammer, wo die Sonnenuhr und natürlicher Tag-Nacht-Wechsel (ein Teil der Versuche wurde bei Dauerlicht durchgeführt) als Zeitmarken nicht mehr zu Hilfe genommen werden konnten, brachten die zeitdressierten und anschließend narkotisierten Bienen immer wieder 2 Besuchmaxima zustande: das erste lag wieder in bzw. knapp vor der Dressurzeit; das zweite folgte der Narkose entsprechend später; Einzelbelege hierzu bei MEDUGORAC (1967).

Ganz frei von dem Einfluß exogener Zeitgeber schien uns das erste Besuchmaximum aber auch jetzt noch nicht. Wir erhielten Hinweise, daß der soziale Verband selbst einen solchen Zeitgeber zur Verfügung stellt. Eine Aussage zu unserer Hauptfrage, wie Narkose sich auf das Zeitgedächtnis auswirkt, konnte erst dann gegeben werden, nachdem auch dieser „soziale Zeitgeber“ isoliert und ausgeschaltet war. Unser Plan war, die zeitdressierte Sammelschar nach erfolgter Narkose von ihrem Muttervolk zu trennen und erst dann — wie üblich — zu testen. Die Schwierigkeit dabei war, daß man die Sammelbienen auf gar keinen Fall aus der Gemeinschaft eines Volkes reißen durfte. Ihre Sammelbereitschaft wäre sofort unterbunden gewesen und sie wären nicht mehr zum Futterplatz gekommen.

Ein Ausweg bot sich darin, die Bienen in ihrem Muttervolk zu dressieren und nach der Narkose *in ein fremdes Volk zu versetzen, dem ein anderer Aktivitätsrhythmus aufgeprägt war.*

## II. Nachweis eines sozialen Zeitgebers im Bienenvolk

### 1. Die zeitdressierte Sammelschar wird betäubt und einem anderen Volk zugesetzt

Zwei gleich große, gleich eingerichtete und beleuchtete Klimaräume wurden mit je einem Bienenvolk (Volk a und b) besiedelt. Den beiden Völkern wurde eine unterschiedliche Tages- und Aktivitätsperiodik aufgeprägt: Volk a hatte Licht von 8—20 Uhr und Volk b von 16—4 Uhr. Nach der Narkose und der Versetzung wurde jeweils in beiden Völkern Dauerlicht geboten. Futterzeit bei Volk a 10—11 Uhr, bei Volk b 18—19 Uhr.

Beim Umsetzen ergaben sich zu Anfang erhebliche Schwierigkeiten dadurch, daß die Bienen keine Fremdlinge im eigenen Stock dulden. Die zugesetzten Gastbienen

wurden bekämpft und abgestochen. Nach einer Reihe von Mißerfolgen kamen wir mit folgender Methode zum Ziel: Nach der Betäubung (2 Std mit 100% CO<sub>2</sub>) gewährten wir der zeitdressierten Sammelschar I—1½ Std Erholung in einem kleinen vergitterten Kästchen. Dieses Kästchen wurde mitsamt den Bienen in das Gastgebervolk gehängt. Das Gitter dieses Käfigs war mit Zuckerteig bestrichen. Die Stockinsassen saugten daran und kamen so in engeren Kontakt mit den Käfigbienen. Zusätzlich wurden Kästchen und Wirtsstock mit ätherischem Öl beduftet.

Auch nach solchen Vorsichtsmaßnahmen gab es nach dem Freilassen immer noch feindliches Verhalten von Seiten der Gastgeber, und am nächsten Morgen fanden wir bis zu 70% der zugesetzten Bienen tot im Stock oder aus dem Flugloch gezerrt. Wir nehmen an, daß ihr soziales Kontaktverhalten nach der Narkose — obwohl sie wieder völlig normale Flugaktivität zeigten — den Gastgebern gegenüber gestört war (vgl. RIBBANDS, 1950; J. SCHMID, 1964); zusätzlich zu ihrer fremden Duftkomponente mußte dies zu Aggressivität von Seiten des Wirtsvolkes führen.

Es blieb nur ein Ausweg: Die Dressur mußte mit einer sehr großen Schar erfolgen, damit für die folgenden Testtage noch eine genügend große Anzahl von Dressurbienen zur Verfügung stand.

*Ergebnisse.* Abb. 2 faßt 4 gleichartige Versuche zusammen: nach mehrtägiger Futterdressur auf 10—11 Uhr wurde die betreffende Sammelschar von Volk a 2 Std lang mit 100% CO<sub>2</sub> betäubt, dann dem Volk b zugesetzt. In Volk b war eine andere Schar von 18—19 Uhr dressiert worden.

In allen 4 Versuchen kamen unverkennbar 3 Besuchsmaxima zustande. Jetzt ist das erste Maximum sicher nicht durch einen sozialen Zeitgeber bedingt, es muß durch jenen inneren Zeitmeßmechanismus verursacht sein, der durch die Narkose nicht getroffen wird. Das zweite Maximum entspricht jenem in früheren Versuchen, d. h. der Verschiebung durch die Narkose. Es ist immerhin erstaunlich, daß sich die Bienen nach zweistündiger Betäubung mit 100% CO<sub>2</sub> unter konstanten Bedingungen, in ein fremdes Volk gesetzt, noch immer ihre wahre Futterzeit merken und die Verschiebung durch Narkose so genau anzeigen.

Neu und überraschend ist ein drittes Maximum. Es fällt zeitlich ziemlich genau in die Futterzeit des Wirtsvolkes. Es läßt sich nur so erklären, daß letzteres der zugesetzten Sammelschar seine eigene Futterstunde als dritte Futterzeit angezeigt hat.

Die Abb. 3 soll die Ergebnisse der Rückversuche, bei denen die Bienen aus dem Volk b nach Dressur und Betäubung zu Stock a versetzt wurden, darlegen. Wenn hier das dritte Maximum nur schwach ausgeprägt ist, so liegt dies vielleicht daran, daß durch die hohe Suchaktivität in den beiden vorausgehenden Maxima der Sammeleifer eingedämmt war; es ist aber deutlich abgesetzt.

Wir halten folgende Tatsachen fest:

1. Zeitdressierte Bienen, die nach der Dressur 2 Std mit 100% CO<sub>2</sub> betäubt wurden, merken sich, auch wenn sie in ein ihnen fremdes Volk versetzt werden, die ehemalige eigene Futterzeit.

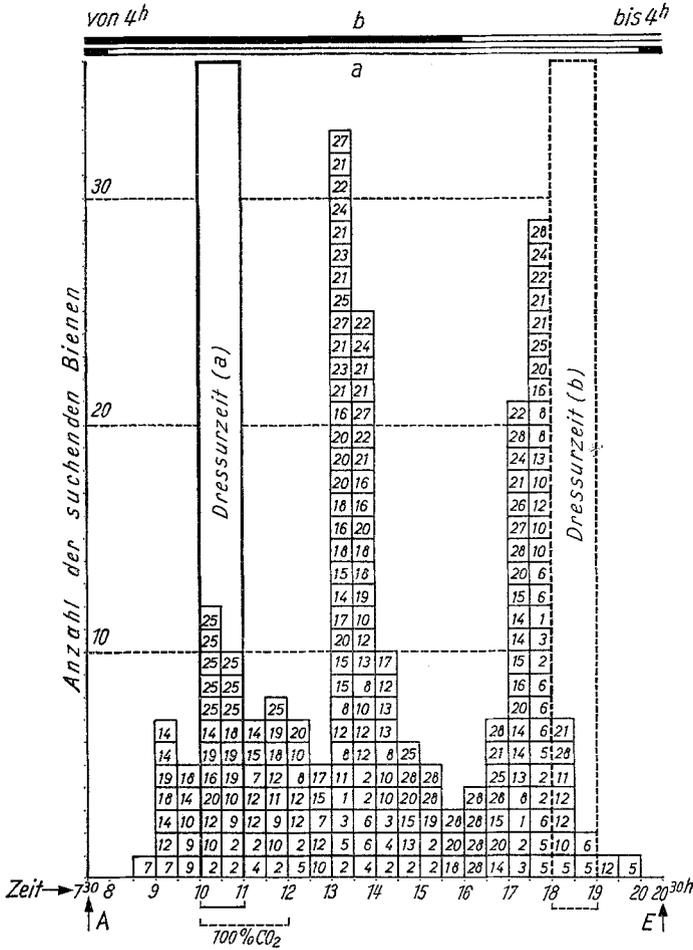


Abb. 2. Zusammengefaßtes Ergebnis aus 4 Versuchen, in denen die Sammelschar aus dem Volk a zu Volk b versetzt wurde. Es traten in allen 4 Versuchen drei Besuchmaxima auf, entsprechend der Dressurzeiten in beiden Völkern und der Verschiebung der Narkose bei der Sammelschar a. Die hellen und dunklen Balken über den Säulen stehen für die Licht-Dunkel-Perioden in beiden Völkern; am Versuchstag wurde jeweils Dauerlicht geboten. Für jeden Versuch wurden neue Biennummern eingesetzt, so daß jede Ziffer die Suchaktivität einer einzelnen Biene anzeigt. 11 Bienen erschienen in allen 3 Maxima, 13 Bienen in 2 Maxima, 4 Bienen nur in einem Maximum

2. Jenes verspätete Besuchmaximum, das wir der CO<sub>2</sub>-Narkose zugeschrieben (s. S. 453), bleibt auch unter diesen Umständen nicht aus.

3. Die Bienen zeigen ein drittes Besuchmaximum, das mit ihrer eigenen Futterzeit nichts zu tun hat; es ist vielmehr an die Futterzeit

des Gastgebervolkes gebunden. Es wird durch einen „sozialen Zeitgeber“ verursacht.

Die folgenden Versuchsreihen sollen klären, in welcher Weise das Gastgebervolk der fremden Sammelschar seine eigene Aktivitätsphase mitteilt.

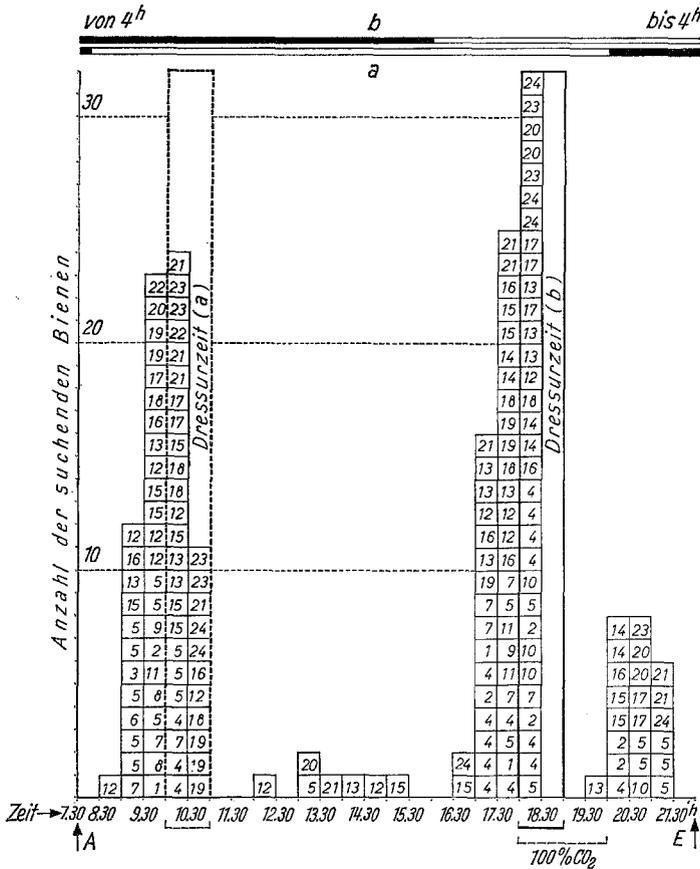


Abb. 3. Zusammengefaßtes Ergebnis aus den entsprechenden Rückversuchen zu Abb. 2, bei welchen die Sammelschar des Volkes b zu Volk a versetzt wurde. Alle Bienen, die im 3. Maximum vermerkt sind, treten auch in den beiden anderen auf

Man konnte zunächst vermuten, daß allein die zeitdresierte Sammelschar des Wirtsvolkes die zugesetzten Bienen veranlaßt zur falschen Zeit den Futtertisch zu besuchen — etwa dadurch, daß sie zu ihrer Futterstunde gegen das Flugloch strebt und so Unruhe auslöst (vgl. v. FRISCH, 1965).

Um diese Möglichkeit nachzuprüfen, haben wir die gleichen Versuche wie oben beschrieben noch einmal durchgeführt, jedoch wurde die Sam-

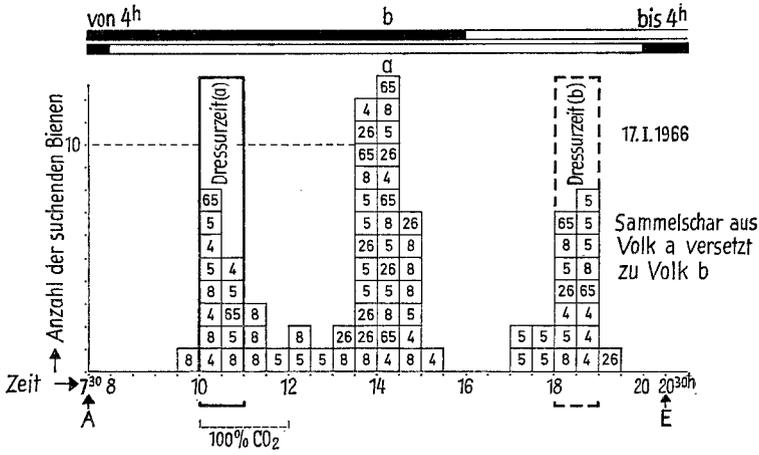


Abb. 4

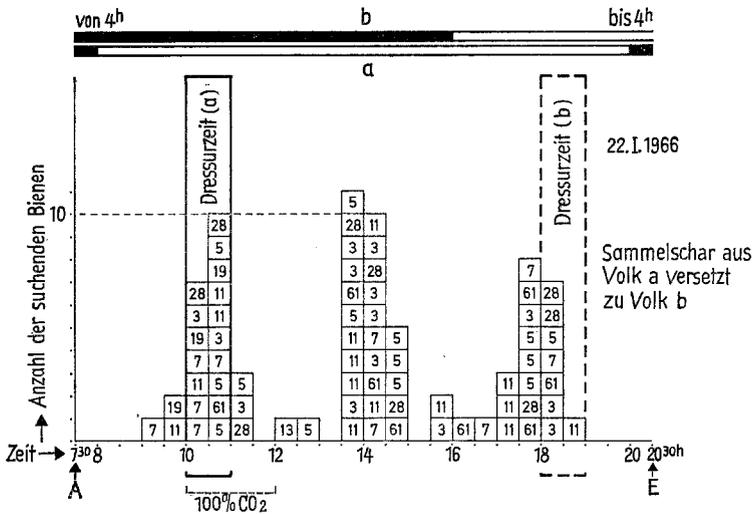


Abb. 5

Abb. 4 u. 5. Es wurde bei beiden Völkern gefüttert (Volk a von 10—11 Uhr, Volk b von 18—19 Uhr). Am letzten Dressurtag wurden beide Sammelscharen abgefangen. Die Sammelschar vom Volk a wurde 2 Std mit 100% CO<sub>2</sub> betäubt und zu Volk b versetzt. Die Sammelschar vom Volk b wurde am Beobachtungstag arretiert gehalten

melschar des Gastgebervolkes restlos am letzten Dressurtag abgefangen und am Testtag in einem Käfig gehalten. Die Abb. 4, 5, 6 u. 7 zeigen, daß sich die Ergebnisse durch die Arretierung der Sammelschar des Gastgebervolkes in keiner Weise geändert haben. Für das kleine dritte Maximum in Abb. 6 u. 7 gilt das gleiche wie in Abb. 3.

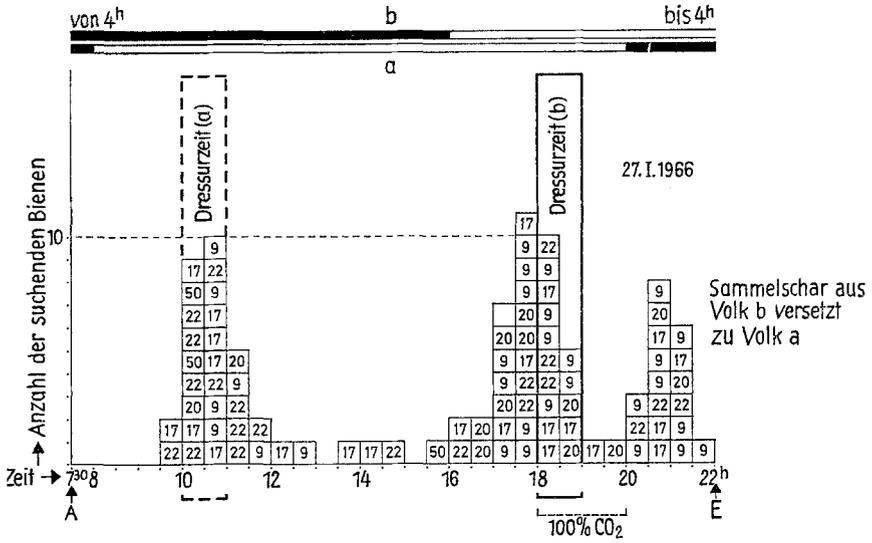


Abb. 6

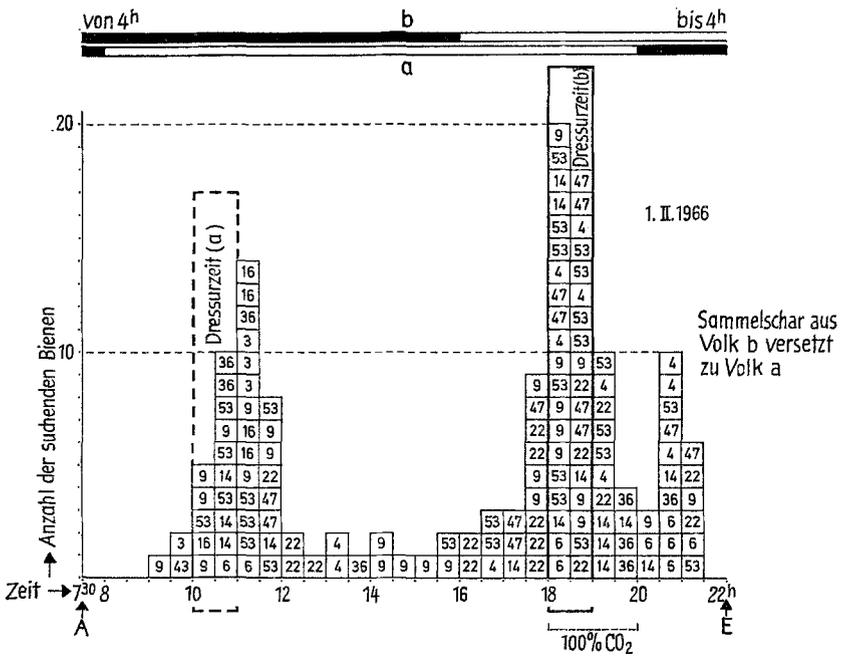


Abb. 7

Abb. 6 u. 7. Rückversuche zu Abb. 5 u. 6. Sammelschar aus Volk a wird arretiert gehalten



Der Schluß ist naheliegend, daß dem gesamten Volk durch die Sammeltätigkeit der Feldbienen ein Aktivitätsmuster aufgeprägt wird, das auch die zugesetzten Gäste beeinflusst. Die folgenden Versuche erhärten diese Folgerung:

Volk b ist Gastgeber, erhält aber keinen Futterplatz; d. h. den ganzen Tag über sind bei ihm (im abgeschlossenen Klimaraum) keine Sammler-

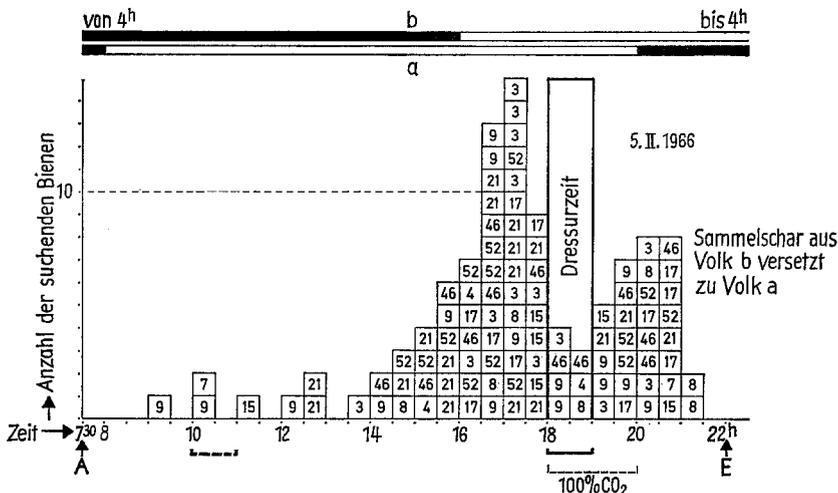


Abb. 10. Bei Volk b wurde eine Sammelschar auf die Zeit von 18—19 Uhr dressiert, bei Volk a den ganzen Tag über spärlich gefüttert. Die Sammelschar von Volk b wurde abgefangen und betäubt (2 Std mit 100% CO<sub>2</sub>) und zu Volk a versetzt. Sie erbringt wiederum nur zwei — etwas abgeflachte — Besuchmaxima

rinnen tätig. Aus Volk a wird nach Narkose eine zeitdressierte Schar zugesetzt. Abb. 8 u. 9 zeigen, daß in diesem Falle *das dritte Maximum vollständig ausbleibt*. Durch das Ergebnis dieser beiden Versuche sehen wir uns endgültig zu folgender Aussage gezwungen: CO<sub>2</sub>-Narkose vermag nur auf einen Teil der Zeitmeßmechanismen Einfluß zu nehmen (zweites, verschobenes Maximum); der andere Teil dieser Mechanismen bleibt selbst bei 100% CO<sub>2</sub> in Funktion und gibt den Bienen auch nach der Narkose die wahre Uhrzeit an (erstes, normales Maximum).

In einem zweiten Versuch wurde bei Volk a, dem späteren Gastgeber, den ganzen Tag über spärlich gefüttert; eine leichte Flug- und Sammelaktivität war somit gleichmäßig über den ganzen Tag verteilt. Das Ergebnis, wie es der Abb. 10 zu entnehmen ist, erbrachte wiederum kein drittes Maximum. Eine schwache Alarmierung von Seiten der Gastgeber kommt vielleicht in den verflachten 2 Frequenzsäulen zum Ausdruck, insbesondere darin, daß die Besuche schon früh einsetzen.

Dadurch glauben wir zusätzlich nachgewiesen zu haben, daß zeitdressierte Bienen ihrem Muttervolk die Aktivitätsphase ihrer Sammeltätigkeit aufprägen, und daß rückwirkend die Stockbienen diese Information — vielleicht in Form einer spezifischen Bereitschaftsstellung — den Sammelscharen wieder zur Verfügung stellen. Unter natürlichen Verhältnissen muß jedoch eine Überlappung innerhalb der Sammelgruppen

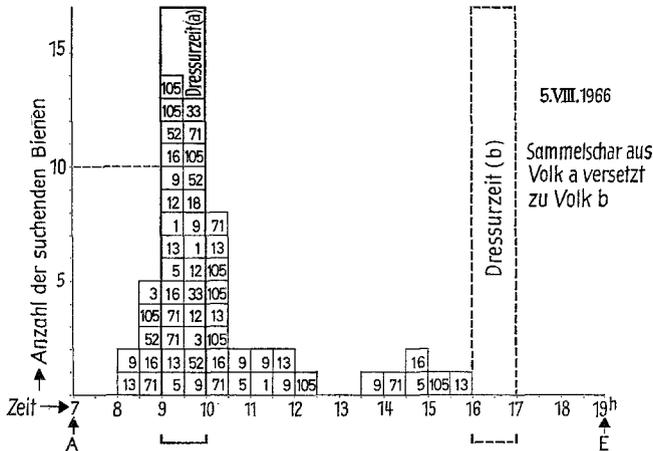


Abb. 11. Nach 10tägiger Dressur (Volk a von 9—10 Uhr, Volk b von 16—17 Uhr) *im Freien* wurde am 5. 8. 1966 die Sammelschar aus Volk a zu Volk b versetzt und getestet. Die Angehörigen der versetzten Sammelschar kamen hauptsächlich zu ihrer Dressurzeit zum futterfreien Dressurtisch. Die Dressurzeit des Gastgeber-Volkes wurde nicht oder nur andeutungsweise beachtet

vermieden werden (vgl. S. 471). Daher interessierte es uns, ob sich im Freien überhaupt dieser soziale Zeitgeber bemerkbar mache.

Abb. 11 bringt zunächst ein überwiegend negatives Ergebnis: obwohl 10 Tage lang dressiert worden war, vermochte Volk b als Gastgeber der Sammelschar aus Volk a nicht durchschlagend seine Aktivitätsphase von 16—17 Uhr zu übermitteln; es sind lediglich 6 Anflüge knapp vor der Dressurzeit von Volk b registriert worden. Erst nach einer Dressur von insgesamt 21 Tagen machte sich ein schwacher Zeitgeber von Seiten des Gastgebers geltend (Abb. 12). Der Gegenversuch nach 18tägiger Dressur (Abb. 13) ließ einen Erfolg ebenfalls nur andeutungsweise erkennen. Immerhin ist bemerkenswert, daß auch im Freien und ohne Narkoseeinwirkung — zumindest in trachtarmer Zeit — Gastbienen vom Wirtsvolk dessen Aktivitätsphase mitgeteilt bekommen (weitere Diskussion s. S. 471).

## 2. Das gesamte Volk wird betäubt

a) *Ausgenommen die Sammelschar.* Eine letzte Bestätigung der Existenz eines sozialen Zeitgebers hofften wir dadurch zu erhalten, daß wir

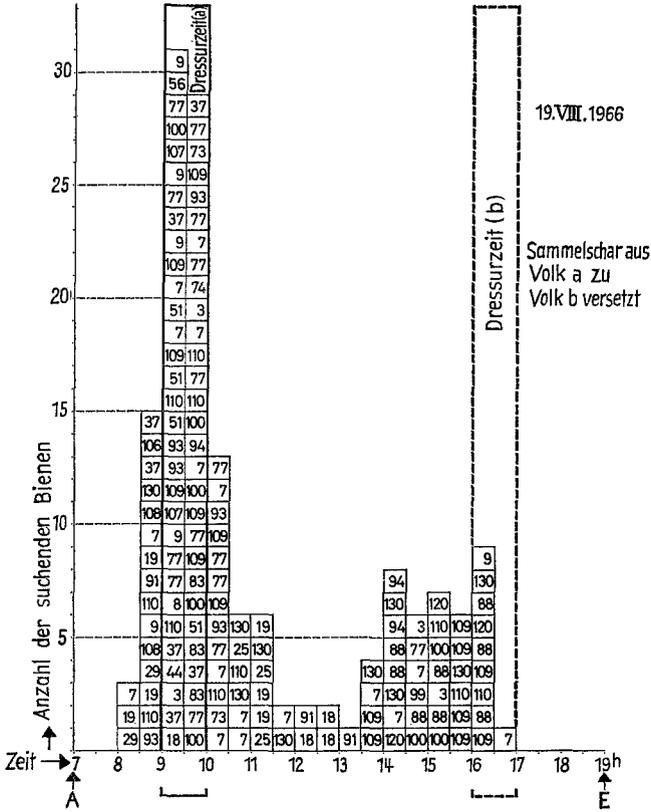
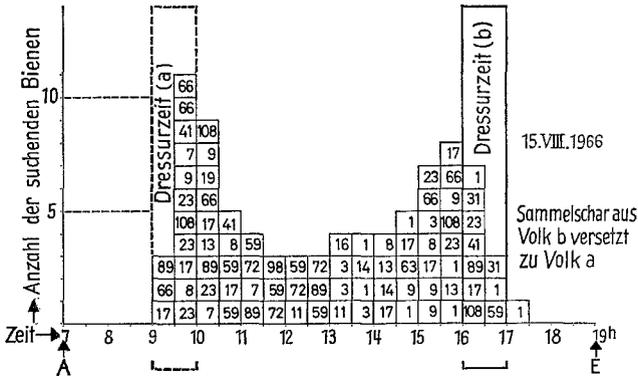


Abb. 12. Wie Abb. 11 nach Weiterdressur auf 21 Tage. Die Aktivitätsphase des Gastgebers wird leicht beachtet



das gesamte Muttervolk — ausgenommen die Sammelschar — unter Narkose setzten.



Abb. 14. Das gesamte Volk b, ausgenommen die zeitdresierte Sammelschar (Dressurzeit 18—19 Uhr) und Königin, wurde 2 Std mit 100% CO<sub>2</sub> betäubt. Nach der Betäubung wurde die Sammelschar und die Königin dem Muttervolk zugesetzt und Dauerlicht geboten; am nächsten Tag wurde getestet. Das 2. Maximum muß dem (durch die Narkose verschobenen) sozialen Zeitgeber zuerkannt werden. Die Differenz zwischen 1. und 2. Maximum (in dem Sinne, daß das 1. Maximum stärker ausgeprägt ist als das zweite) ist nach dem Wahrscheinlichkeitstest eben noch gesichert



Abb. 15 a. u. b. Gegenversuch zu Abb. 14: Volk a wird betäubt, ausgenommen die Sammelschar. 2 Tage hintereinander treten (bei Dauerlicht) 2 Maxima auf. Zahlen in den Säulen zeigen die Anzahl der Besucher an. Das Vorrücken des 1. Maximums am 2. Testtag (14. 2. 66) entspricht den Beobachtungen anderer Autoren (BELING, 1929; WAHL, 1932) in LL. Differenz zwischen 1. und 2. Maximum gut gesichert

Am 10. 2. 1966 isolierten wir am Schluß der Fütterung die zeitdresierte Sammelschar aus Volk b zusammen mit ihrer Königin und betäubten das gesamte übrige Volk 2 Std lang mit 100% CO<sub>2</sub>.

Dieser recht drastische Eingriff erfordert einige Vorsichtsmaßnahmen: In tiefer Narkose erbrechen sich die Bienen häufig und beschmieren sich dabei, wenn sie in Klumpen zusammensitzen. Wir haben, um dies zu vermeiden, auf beiden Seiten des Beobachtungskastens je drei Galerien von Saugpapierstreifen eingelegt. Damit wurde verhindert, daß alle Bienen während der Narkose auf den Boden fielen und damit auf jeder Wabenseite einen Haufen von erbrechenden Tieren bildeten; das Filterpapier sog den erbrochenen Inhalt der Bienen auf. Die Kohlensäure wurde über einen 2,5 m langen Schlauch durch das Flugloch in das Innere des vorher abgedichteten Kastens eingeleitet. Durch eine kleine Öffnung an der hinteren oberen Wabenfuge konnte das Gas wieder abströmen. Nachdem sich die Bienen von der Narkose erholt hatten, wurde die unbehandelte Sammelschar samt Königin wieder zugesetzt.

Das Ergebnis des darauffolgenden Testes ist der Abb. 14 zu entnehmen. Abb. 15 a u. b bringen den Gegenversuch. Die Bienen, die den Futtertisch (bei Dauerlicht) sehr eifrig besuchten, zeigten eindeutig zwei Besuchsmaxima. Das zweite (schwächere) kann nur durch den (verschobenen) sozialen Zeitgeber induziert worden sein; das erste hat das ungestörte Zeitgedächtnis der Sammelschar zustande gebracht — vielleicht verstärkt durch eine Restkomponente des sozialen Zeitgebers, die der Narkose widerstand. Ein Kontrollversuch im Freien hatte schon früher (1. 10. 1965) ein gleiches Ergebnis erbracht.

b) *Narkose mitsamt der Sammelschar.* Auch wenn das gesamte Volk mitsamt der Sammelschar narkotisiert wird, bleiben — wie nicht anders zu erwarten — zwei Besuchsmaxima erhalten (Abb. 16 a u. b). Es fällt jedoch auf, daß das *zweite* Maximum jetzt stärker ausgeprägt ist als das erste. Man kann daraus zweierlei folgern:

1. Nur ein kleinerer Teil der Zeitmeßmechanismen widersteht der Narkose — dies würde dem Ergebnis in Abb. 9 u. 10 entsprechen.

2. Es könnte aber auch sein, daß das zweite, höhere, Maximum durch Summation aus der teilweise verschobenen individuellen Uhr der Sammelbienen und des *total* verschobenen sozialen Zeitgebers entstanden ist.

### Diskussion

Durch langandauernde, tiefe CO<sub>2</sub>-Narkose (2—4 Std) werden die Bienen in der Weise beeinflußt, daß sie außer in der Dressurzeit noch einmal — und zwar der Narkosezeit entsprechend verspätet — zum Futtertisch kommen. Aber nur ihre Orientierung nach der Zeit, nicht ihre Raumorientierung ist dabei gestört.

Daß diese Verschiebung real durch Narkose bedingt wird, beweist schon die Tatsache, daß sie eindeutig von der *Dauer* der Narkose und der dabei angewandten CO<sub>2</sub>-Konzentration abhängt. Bei kürzerer Narkose (1/2—1 1/2 Std) mit 20% CO<sub>2</sub> kamen keine 2 Maxima zustande. Das übliche, an die Dressurzeit gebundene Maximum war lediglich stärker ausgedehnt

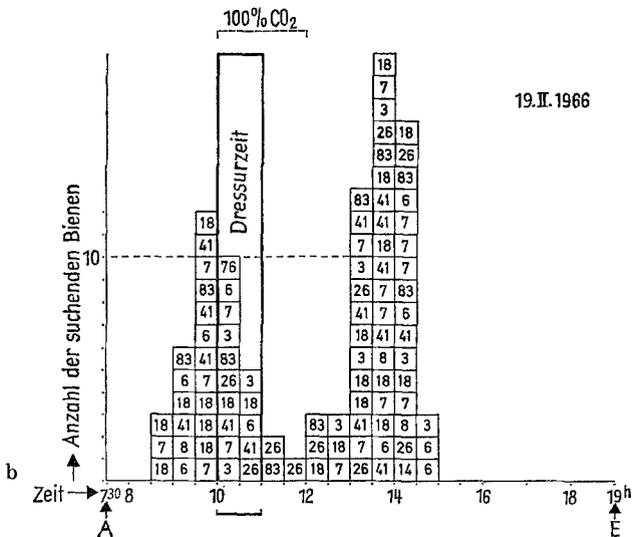
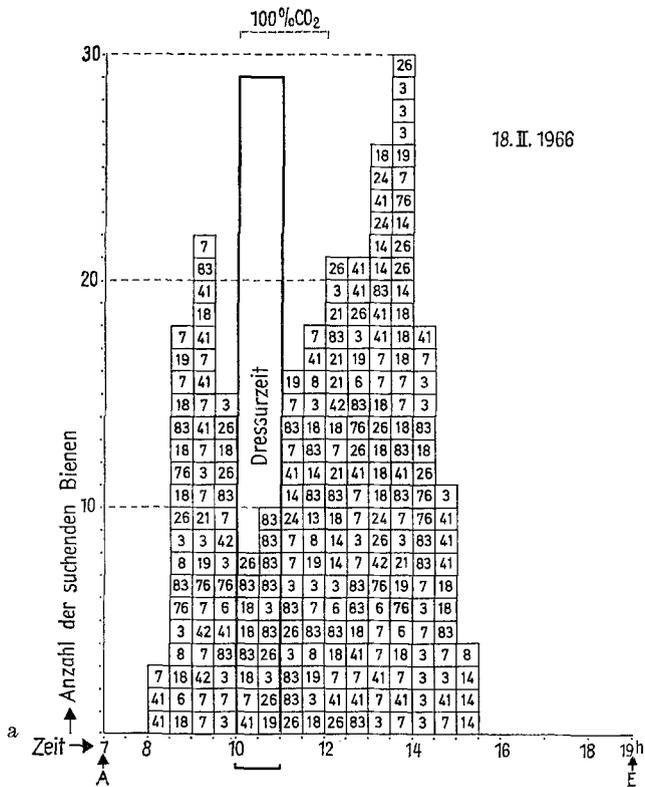


Abb. 16a u. b. Das gesamte Volk a mitsamt der Sammelschar wurde 2 Std mit 100% CO<sub>2</sub> betäubt und an zwei darauffolgenden Tagen getestet. Differenz zwischen 1. und 2. Maximum gesichert

(Abb. 17). Je länger die Narkose einwirkte, um so weiter war das zweite Maximum verschoben. Gemäß der unterschiedlichen Narkosetiefe ist die Verschiebung bei 20% CO<sub>2</sub> schwächer als bei 100% CO<sub>2</sub> (vgl. S. 454).

Ähnliche Erfahrungen hat auch BÜNNING bei Kälteeinwirkung gemacht: er konnte durch Kältestarre die innere Uhr sowohl bei Tieren (*Periplaneta americana*) als auch bei Pflanzen (*Phaseolus multiflorus*)

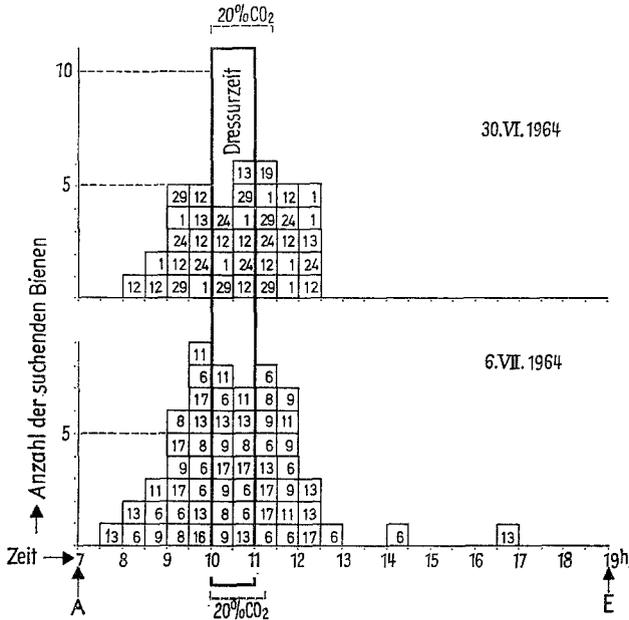


Abb. 17. Es wurden zwei verschiedene Sammelscharen 75 (30. 6.) bzw. 85 (6. 7.) min mit 20% CO<sub>2</sub> betäubt. Es trat nur ein Besuchmaximum auf, das jedoch etwas mehr ausgedehnt war als bei ungestörten Bienen

zum Stillstand bringen (BÜNNING, 1958, 1959; BÜNNING und TAZAWA, 1957). Über die Auswirkung der Kältestarre sagt er, daß nach Wiederherstellung der normalen Temperatur die nächsten Phasen nicht notwendig um die Zeit der Abkühlung verschoben sind, sondern oftmals stärker oder schwächer. Auch bei RENNERT (1957) ist bei 5<sup>3</sup>/<sub>4</sub> Std Kältearrest nur eine Verspätung der Besuche um ca. 2—4 Std eingetreten.

Nicht ganz einfach war es, das weiterbestehende erste Maximum, das wie bei unbetäubten Bienen in die Dressurzeit fiel, kausal zu erklären: Das zeitrichtige Verhalten der Bienen hängt nicht nur von inneren sondern auch von äußeren Faktoren, z.B. vom Sonnenstand und vom natürlichen Tag-Nacht-Wechsel ab. Unsere Kontrollversuche haben aber gezeigt, daß die beiden Maxima in derselben Form bestehen bleiben, wenn

die Bienen in einem Klimaraum (also bei Ausschaltung der Sonnenorientierung), und zwar sowohl bei künstlichem Licht-Dunkel-Wechsel als auch bei Dauerlicht, konstanter Temperatur und konstanter Luftfeuchtigkeit, getestet werden.

Sie bleiben auch dann erhalten, wenn die zeitdressierte Sammelschar nach der Narkose in ein anderes Volk versetzt, d. h. von einem ev. sozialen Zeitgeber (s. u.) isoliert wird. Am klarsten belegen dies Abb. 8 u. 9. Allein die individuelle innere Uhr der Biene kann hier noch maßgebend gewesen sein; unsere Deutung ist: das Zeitmeßsystem der Biene besteht aus wenigstens 2 Mechanismen. Nur einer von ihnen läßt sich durch eine  $\text{CO}_2$ -Narkose beeinflussen. Normalerweise sind diese beiden Komponenten miteinander und mit der Umwelttagesrhythmik synchronisiert. Sie werden durch die  $\text{CO}_2$ -Narkose, da sie unterschiedlich darauf reagieren, dissoziiert und verursachen dadurch zwei zeitlich voneinander getrennte Besuchmaxima.

Daß sich die physiologische Uhr der Tiere und des Menschen (LOBBAN, 1960, 1965) in Komponenten zerlegen läßt, die sich auf verschiedene Funktionen beziehen, ist bekannt (Zusammenfassungen in Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 1960; Circadian Clocks, 1965; HARKER, 1964; SOLLBERGER, 1965). EIFF (1955) berichtet, daß auch das Zeitgedächtnis des Menschen durch Desynchronisation der diurnalen Körperfunktionen gestört wird. So entsteht der Eindruck einer Dissoziation der Zeitauffassung in eine unbewußte und eine bewußte „Komponente“.

Da sich nach unseren Ergebnissen bei Bienen die Komponenten der inneren Uhr isolieren lassen und jede von ihnen die Funktion des Ganzen übernehmen kann, wäre es vielleicht besser, nicht von mehreren Komponenten dieser inneren Uhr, sondern von mehreren Uhren in einem Organismus zu sprechen, die auf verschiedenen physiologischen Prozessen basieren. Mindestens eine unter ihnen muß auch unter extremem  $\text{O}_2$ -Mangel weiterlaufen (vgl. S. 452).

Man wird sich in diesem Zusammenhang fragen, wo der physiologische Unterschied liegt, wenn Kälte bzw.  $\text{CO}_2$  auf das Zeitgedächtnis Einfluß nehmen. Afferenz und zentralnervöse Aktivität dürften in beiden Fällen gleichermaßen ausgeschaltet sein; vielleicht liegt die Erklärung für das erste Maximum der  $\text{CO}_2$ -Bienen in einem unterschiedlichen Stoffwechselgeschehen im Vergleich zu den Kältebienen. Ein schwaches erstes Maximum tritt auch bei den Kältebienen RENNERS (1957) auf; es läßt sich vorerst nicht beurteilen, ob es real ist. Es wäre von außerordentlichem Interesse zu erfahren, ob es an der isolierten Ausschaltung der Afferenz und der zentralnervösen Informationsverarbeitung liegt, daß nur ein Teil der Zeitmeßmechanismen lahmgelegt wird; ferner, ob jene Stoffwechseluhr, die auch unter Kälte- und  $\text{CO}_2$ -Narkose weiterläuft, die gemessenen Zeitintervalle dem zentralen Zeitgedächtnis zusätzlich zur Ver-

fügung stellt. Auf solchen Überlegungen werden weitere Untersuchungen aufzubauen sein.

Die Vermutung, daß beim Entstehen des ersten Maximums der Sozialpartner mit ins Spiel käme, hat sich in vielfach abgewandelten Kontrollversuchen bestätigt (Abb. 2—16). *Eine zeitdressierte Sammelschar prägt ihre Aktivitätsrhythmik dem ganzen Volk auf, und von dort aus wirkt das gegebene Zeitsignal wieder auf die Sammelbienen zurück.*

Hier scheint ein Widerspruch zu früheren Arbeiten (KÖRNER, 1940; v. FRISCH, 1940, 1965) zu bestehen: KÖRNER hatte beobachtet, daß sich zeitdressierte Bienen außerhalb ihrer Sammelzeit in entlegene Ecken des Stockes zurückziehen und erst beim Herannahen ihrer Futterstunde dem Tanzboden zustreben; dort können sie dann von den ersten erfolgreichen Kundschaftern alarmiert werden. Auf solche Weise wird vermieden, daß sich die Sammelscharen auf dem Tanzboden immerfort „im Wege stehen“ und einzelne Bienen außer der Zeit abgeworben werden.

Der von uns postulierte soziale Zeitgeber kann sich aber sehr wohl dergestalt auswirken, daß sich im gegebenen Zeitpunkt Ausflugstimmung der Sammelbienen und Bereitschaftsstellung der Stockbienen gegenseitig synchronisieren und stimulieren. Einer Überlappung der Aktivitätsphasen entziehen sich die Sammlerinnen, indem sie sich, wenn ihre Zeit vorbei ist, aktiv vom Flugloch zurückziehen. Wenn narkotisierte und versetzte Bienen dies nicht tun, so ist dies verständlich: durch Narkose und durch Versetzen in ein fremdes Volk ist der soziale Kontakt der Sammelbienen und ihre Orientierung im Stock gestört; sie haben noch keine angestammten Ruheplätze, treiben sich unbeständig im Stock herum — was durch Stichproben in einem Beobachtungsstock belegt wurde — und werden so jedem Zeitsignal von Seiten des Gastgebers zugänglich.

Bereits BELING (1929) und vor allem RENNER (1957) berichten von einer auffallenden Flugaktivität der Bienen im Klimaraum jeweils zur Dressurzeit. RENNER weist auch kritisch auf eine mögliche Verfälschung der Versuchsergebnisse von dieser Seite hin, da die Sammelschar durch solche Flugaktivität mit herausgelockt werden könne. Durch unregelmäßige Zwischenfütterung fremder Bienen mit Zuckerwasser und Pollen suchte er solche Fehlerquellen auszuschalten.

Wir sind der Überzeugung, daß sozialen Zeitgebern im Tierreich größere Bedeutung zukommt, als dies bisher erkannt wurde. Ihre Existenz hatte ASCHOFF wiederholt gefordert (1958, 1963). Wenn Millionen von Individuen gleichzeitig aus einem Termitenbau oder aus dem unterirdischen Nest der Blattschneiderameisen zum Hochzeitsflug (AUTUORI, 1956) aufbrechen, wenn Tausende von Bienen wie auf einen Glockenschlag zum Vorspiel aus dem Flugloch drängen oder sich als Schwarm vom Muttervolk trennen, so ist es unvorstellbar, daß das entsprechende Zeitsignal für den Aufbruch von einem einzigen Individuum gegeben wird,

oder daß Umweltfaktoren bei sämtlichen Individuen den Aufbruch auf die Minute genau anzeigen; das Signal muß von einer größeren Gruppe gleichzeitig ausgehen; ferner: die Individuen dieser Gruppe müssen für den kritischen Moment ihre Alarmbereitschaft synchronisiert haben. Wie das geschieht, bleibt noch zu untersuchen. Erste Hinweise geben Beobachtungen am Bienenschwarm (LINDAUER, 1955) und beim Hochzeitsflug von Ameisen (HÖLDOBLER und MASCHWITZ, 1965), wo vor dem Umzug bzw. Auszug des Schwarmes und vor dem Schwärmen der Geschlechtstiere eine „zunehmende Unruhe“ im Volk registriert wird. Ob man das endgültige Aufbruchsignal noch einen sozialen Zeitgeber nennen soll — weil es neben dem Zeitsignal noch andere Informationen enthalten kann, ist eine Definitionsfrage.

Neuerdings haben GWINNER (1966), sowie MENAKER und ESKIN (1966) den Artgesang von Zeisig und Girlitz, bzw. vom Haussperling als (sozialen) Zeitgeber erkannt, der die Aktivitätsperiodik der Artgenossen unter konstanten Licht-Dunkel-Bedingungen mit dem 24-Std-Zyklus synchronisiert.

### Literatur

- ASCHOFF, J.: Tierische Periodik unter dem Einfluß von Zeitgebern. Z. Tierpsychol. **15**, 1—30 (1958).
- Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **25**, 11—28 (1960).
- Diurnal rhythms. Ann. Rev. Physiol. **25**, 581—600 (1963).
- Biologische Periodik als selbsterregte Schwingung. Arbeitsgemeinschaft für Forschung des Landes Nordrh.-Westf. H. **138**, 51—76 (1964).
- (ed.): Circadian clocks Amsterdam: North-Holland Publ. Co. 1965.
- AUTUORI, M.: La fondation des sociétés chez les *Fourmis champignonnistes* du genre «Atta». In: Fondation Singer-Polignac, L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme, p. 77—104. Paris: Masson & Cie. 1956, 796 p.
- BELING, I.: Über das Zeitgedächtnis der Bienen. Z. vergl. Physiol. **9**, 259—338 (1929).
- BROWN, F. A. jr.: Response to pervasive geophysical factors and the biological clock problem. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **25**, 57—71 (1960).
- A unified theory for biological rhythms. In: Circadian clocks, p. 231—261. Amsterdam: North-Holland Publ. Co. 1965.
- BRUCE, V. G.: Cell division rhythms and the circadian clock. In: Circadian clocks, p. 125—138. Amsterdam: North-Holland Publ. Co. 1965.
- BÜNNING, E.: Über den Temperatureinfluß auf die endogene Tagesrhythmik, besonders bei *Periplaneta americana*. Biol. Zbl. **77**, 141—152 (1958a). — Die Physiologische Uhr. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1958b, 1963. — Zur Analyse des Zeitsinnes bei *Periplaneta americana*. Z. Naturforsch. **14b**, 1—4 (1959).
- , u. M. TAZAWA: Über den Temperatureinfluß auf die endogene Tagesrhythmik bei *Phaseolus*. Planta (Berl.) **50**, 107—121 (1957).
- Cold Spring Harbor Symposia on quantitative Biology **25**: New York 1960.
- EIFF, A. W. v.: Das Verhalten mehrerer Körperfunktionen während eines 7tägigen Rhythmus-Versuches und die Bedeutung des Zeitbewußtseins. Acta med. scand., Suppl. **307**, 140—141 (1955).

- ENRIGHT, J. T.: Accurate geophysical rhythms and frequency analysis. In: Circadian clocks, p. 31—42. Amsterdam: North-Holland Publ. Co. 1965.
- ESCH, H.: Über die Körpertemperaturen und den Wärmehaushalt von *Apis mellifica*. Z. vergl. Physiol. **43**, 305—335 (1960).
- Über den Zusammenhang zwischen Temperatur, Aktionspotentiale und Thoraxbewegungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica*). Z. vergl. Physiol. **48**, 547—551 (1964).
- FRISCH, K. v.: Die Tänze und das Zeitgedächtnis der Bienen im Widerspruch? Naturwissenschaften **28**, 65—69 (1940).
- Die Sonne als Kompaß im Leben der Bienen. Experientia (Basel) **6**, 210—221 (1952).
- Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1965.
- , u. M. LINDAUER: Himmel und Erde in Konkurrenz bei der Orientierung der Bienen. Naturwissenschaften **41**, 245—253 (1954).
- GRABENSBERGER, W.: Experimentelle Untersuchungen über das Zeitgedächtnis von Bienen und Wespen nach Verfütterung von Euchinin und Jodthyreoglobulin. Z. vergl. Physiol. **20**, 338—342 (1934).
- GWINNER, E.: Entrainment of a circadian rhythm in birds by species-specific song cycles (Aves, Fringillidae: *Carduelis spinus*, *serinus serinus*). Experientia (Basel) **22**, 765 (1966).
- HALBERG, F.: Temporal coordination of physiologic function. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **25**, 289—310 (1960).
- HARKER, J. E.: The physiology of diurnal rhythms. Cambridge Monographs in Experimental Biology, No 13. Cambridge: University Press 1964.
- HÖLDOBLER, B., u. U. MASCHWITZ: Der Hochzeitsschwarm der Roßameise *Camponotus herculeanus* L. (Hym. Formicidae). Z. vergl. Physiol. **50**, 551—568 (1965).
- KALMUS, H.: Über die Natur des Zeitgedächtnisses der Bienen. Z. vergl. Physiol. **20**, 405—419 (1934).
- KÖRNER, I.: Zeitgedächtnis und Alarmierung bei den Bienen. Z. vergl. Physiol. **27**, 445—459 (1940).
- LINDAUER, M.: Temperaturregulierung und Wasserhaushalt im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. **36**, 391—432 (1954).
- Dauertänze im Bienenstock und ihre Beziehung zur Sonnenbahn. Naturwissenschaften **41**, 506—507 (1954).
- Schwarmbienen auf Wohnungssuche. Z. vergl. Physiol. **37**, 263—324 (1955).
- Sonnenorientierung der Bienen unter der Äquatorsonne und zur Nachtzeit. Naturwissenschaften **44**, 1—6 (1957).
- Kompaßorientierung. Ergebn. Biol. **26**, 158—181 (1963).
- LOBBAN, M. C.: The entrainment of circadian rhythms in man. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **25**, 325—332 (1960).
- Dissociation in human rhythmic functions. In: Circadian clocks, p. 219—227. Amsterdam: North-Holland Co. Publ. 1965.
- MEDUGORAC, I.: Die Orientierung der Bienen in Raum und Zeit nach CO<sub>2</sub>-Narkose. Z. Bienenforsch. (1967) (im Druck).
- MENAKER, M., and A. ESKIN: Entrainment of circadian rhythms by sound in *Passer domesticus*. Science **154**, 1579—1580 (1966).
- PITTENDRIGH, C.: Circadian rhythms and the circadian organization of living systems. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **25**, 159—184 (1960).
- On the mechanism of the entrainment of a circadian rhythm by light cycles. In: Circadian clocks, p. 277—297. Amsterdam: North-Holland Publ. Co. 1965.

- RENNER, M.: Die Haltung der Bienen in geschlossenen, künstlich beleuchteten Räumen. *Naturwissenschaften* **42**, 539—540 (1955).
- Neue Versuche über den Zeitsinn der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* **40**, 85—118 (1957).
- Über ein weiteres Vorsezungsexperiment zur Analyse des Zeitsinnes und der Sonnenorientierung der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* **42**, 449—483 (1959).
- RIBBANDS, C. R.: Changes in the behaviour of honeybees following their recovery from anaesthesia. *J. exp. Biol.* **27**, 302—310 (1950).
- RÖSCH-BERGER, K.: Das Gedächtnis der Biene nach der Narkose. *Z. vergl. Physiol.* **18**, 474—480 (1933).
- SCHMID, J.: Zur Frage der Störung des Bienengedächtnisses durch Narkosemittel, zugleich ein Beitrag zur Störung der sozialen Bindung durch Narkose. *Z. vergl. Physiol.* **47**, 559—595 (1964).
- SOLLBERGER, A.: *Biological rhythm research*. Amsterdam-London-New York: Elsevier 1965.
- WAHL, O.: Neue Untersuchungen über das Zeitgedächtnis der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **16**, 529—589 (1932).

Prof. Dr. M. LINDAUER  
Zoologisches Institut der Universität  
6 Frankfurt a. M., Siesmayerstraße 70