

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München.

TEMPERATURREGULIERUNG UND WASSERHAUSHALT IM BIENENSTAAT*.

Von

MARTIN LINDAUER.

Mit 19 Textabbildungen.

(Eingegangen am 4. Januar 1954.)

Inhaltsangabe.

	Seite
Einleitung	391
I. Die Temperaturregulierung bei Überhitzung	393
II. Die Arbeitsteilung bei der Temperaturregulierung.	404
III. Der Wasserhaushalt der Bienen im allgemeinen.	407
IV. Wie werden die Wassersammlerinnen von dem jeweiligen Wasserbedarf im Stock verständigt?	419
Zusammenfassung	430
Literatur	431

Einleitung.

Als wechselwarme Tiere sind die Insekten in ihren Lebensäußerungen weitgehend von der Außentemperatur abhängig. Dies bezieht sich nicht nur auf äußere Körperbewegungen, auf das Fortpflanzungsverhalten u. dgl., sondern in gleicher Weise auch auf das *Wachstum der Larven*. BLUNCK (1923) stellt hierfür eine „Wärmesummenregel“ auf: $(v-k) \cdot t = \text{const.}$, d. h. das Produkt aus der Entwicklungszeit (t) und der Differenz zwischen der Außentemperatur (v) und dem kritischen Kältepunkt (k) ist konstant.

Wenn wir nun bei staatenbildenden Insekten verschiedentliche Ansätze zu einer aktiven Temperaturregulierung vorfinden, dann ist diese in erster Linie dem *Brutnest* zugeordnet; die Brut soll sich in ihrem optimalen Temperaturbereich so rasch als möglich und ohne temperaturbedingte Mißbildungen (PFLUGFELDER 1952) entwickeln.

Lasius flavus z. B., der sein Nest unter Steinen anlegt und diese Steine gleichsam als „Wärmeantenne“ benutzt, transportiert seine Brut sofort aus den tieferen Bodengängen unter den Stein, wenn dieser sich in der Sonne schneller erwärmt als der umgebende Boden, und die Ameisen tragen Puppen und Larven wieder ab, wenn er sich nachts schneller abkühlt als seine Umgebung (STEINER 1929).

Unsere Waldameisen bringen es fertig, die Temperatur in ihrem Kuppelbau durchschnittlich 10° über der normalen Bodentemperatur zu halten. In dem schräg nach Süden geneigten Oberbau suchen sie sehr haushälterisch die Sonnenwärme

* Bei der Durchführung der vorliegenden Arbeit fand ich wesentliche Unterstützung durch Mittel der Rockefeller Foundation sowie der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die Prof. v. FRISCH zur Verfügung standen.

einzufangen, indem sie bei Tag Ausgänge zur Sonnenseite hin öffnen und bei Nacht wieder schließen. Wenn im Hochsommer die Sonne jedoch zu heiß auf ihren Bau brennt, dann werden weite Tore auf der Schattenseite geöffnet und diese im Innern durch Gänge miteinander verbunden, so daß durch Zugluft eine Abkühlung geschaffen wird (STEINER 1925). Auch hier wird die Brut stets in die optimalen Temperaturzonen transportiert.

Die Feldwespen, die ihr kleines Nest mit Vorliebe an recht sonnige Plätzchen anheften und damit ebenfalls sich die Insolation zunutze machen, sind andererseits oft gezwungen, ihre Brut vor Überhitzung zu schützen. Es wird in einem solchen Fall Wasser im ganzen Nest versprengt und durch gleichzeitiges Fächeln eine erhebliche Abkühlung durch Verdunstung bewirkt (STEINER 1930). Bei *Vespa* und *Dolichovespula* hat WEYRAUCH (1936) ein ähnliches Verhalten beschrieben.

Dies sind schon recht erstaunliche Ansätze zu einer Temperaturregulierung. Wenn freilich die Temperaturgegensätze zwischen Optimum und Außentemperatur zu groß werden, dann müssen Ameisen und Wespen kapitulieren: die Ameisen flüchten mitsamt ihrer Brut tief in den Boden, wenn die Sommertage allzu heiß werden und den Winter über liegen sie dort im erstarrten Zustand. *Polistes* und *Vespa* sind ebenfalls gegen die Winterkälte machtlos; der Staat ist zur Auflösung gezwungen und nur die befruchteten Weibchen überwintern in frostfreien Schlupfwinkeln.

Vollendete Meister der Temperaturregulierung sind demgegenüber unsere Honigbienen. Solange Brut im Stock vorhanden ist — das ist etwa von Februar bis Oktober —, halten sie in ihrem Brutnest die Temperatur konstant zwischen 34,5° und 35,5° C (HESS 1926). Sogar im Winter wird der Kampf gegen die Kälte aufgenommen; dichtgedrängt zur Wintertraube halten die Bienen eine Temperatur aufrecht, die im Zentrum der Traube zwischen 20° und 30° C schwankt und selbst außen am Rand nicht unter 13° C heruntergeht, also niemals die Erstarrungstemperatur erreicht. Gegenüber der Außentemperatur kann sich so eine Differenz von mehr als 40° C ergeben (HESS 1926, HIMMER 1926).

Welche Mittel stehen den Bienen für ihre Temperaturregulierung zur Verfügung? Was die Maßnahmen betrifft, die eine *Erwärmung* bewirken sollen, so dürfte den Sommer über die Eigenwärme der Brut und der Stockbienen praktisch immer ausreichen, um die optimale Brutnestwärme zu halten (HIMMER 1927, KOIDSUMI 1934). Bei zu starker Abkühlung und vor allem im Winter sind die Bienen dann auch zu aktiver Wärmeproduktion durch Muskelzittern und Flügelschwirren befähigt. HIMMER (1925) konnte nachweisen, daß die Körpertemperatur einer Biene gegenüber der Umgebungstemperatur bis zu 13,2° C höher liegen kann.

Eine andere Frage ist, ob sich Bienen auch gegen eine *Überhitzung* zu helfen wissen. Hierzulande interessiert den Bienenzüchter diese Frage so gut wie gar nicht — was keineswegs, wie gezeigt werden wird (S. 416), gerechtfertigt ist. Bienen sind jedoch auch in südlicheren Breiten zu Hause, und daß sie auch dort unter extremen Bedingungen der Hitze Herr werden, das zeigten Messungen, die im Sommer 1953 auf

meine Veranlassung in Syrien und in der Türkei gemacht wurden: In Damaskus wurden bei einer Außentemperatur von 40° C im Schatten im Stock 36° C gemessen; in Antakia, wo der Stock im Halbschatten bei 53° C Außentemperatur stand, zeigte das Thermometer im Stock — diesmal wurde dicht über dem Bodenbrett gemessen — 33° C an¹.

Die Bienen verfügen über verschiedene Methoden, die sie gegen eine Überhitzung anzuwenden wissen. Darüber soll im ersten Abschnitt der vorliegenden Arbeit berichtet werden.

I. Die Temperaturregulierung bei Überhitzung.

Die ersten Maßnahmen gegen eine Überhitzungsgefahr treffen die Bienen bereits, wenn die Außentemperatur die 30°-Grenze erreicht hat²: sie rücken auf den Waben weiter auseinander und mit steigender Temperatur verlassen immer mehr Bienen den Stock, um sich außen um das Flugloch zu dem bekannten „Bart“ zu sammeln. Gleichzeitig sind auch die Fächlerinnen in Tätigkeit getreten.

Man hat bislang das Fächeln als einziges und ausreichendes Mittel angesehen, um bei Überhitzung die nötige Abkühlung zu schaffen. Seine volle Bedeutung erhält es aber erst in Verbindung mit einer Maßnahme, die bereits bei Außentemperaturen von 32° C ab beobachtet werden kann: *es wird Wasser im Stock in kleinsten Mengen versprengt und so eine sehr beachtliche Verdunstungskälte geschaffen.*

Da in unserem Klimabereich die Temperaturen selten über 30° C ansteigen, habe ich in meinen Versuchen in der Regel eine künstliche Überhitzung geboten; eine 100 Watt-Lampe oder ein Elstein-Ultrarotstrahler wurde gegen die Glasscheibe des Beobachtungsstockes gerichtet, in anderen Fällen wurde der ganze Beobachtungsstock in einen verglasten Heizkasten gestellt. Eine solche Überhitzung kann für die Bienen noch so überraschend kommen — ich stellte die Versuche zum Teil mitten im Winter im Glashaus an —, immer reagieren sie mit folgenden typischen Gegenmaßnahmen.

In jenen Wabenbezirken, wo die Zellen gedeckelt sind, werden in den sechseckigen Fugen der Zelldeckel kleine Pfützen angelegt. Sie entstehen dadurch, daß einzelne Bienen mit ihren Mandibeln in diesen Fugen entlangstreichen und dabei ein Flüssigkeitströpfchen, das aus der Mundöffnung austritt, striemenartig ausziehen. Auch in kleinen Eindellungen der Zelldeckel, an den hölzernen Rahmenleisten und selbst an der erhitzten Stelle der Glasscheibe werden solche Pfützen ausgebreitet.

¹ Frau Dr. CHR. BUCHHOLTZ möchte ich auch an dieser Stelle für die Durchführung dieser Messungen danken.

² Da im dichtbesetzten Stock noch die Eigenwärme der Brut und der Stockbienen hinzukommt, könnte sich so bereits eine Überhitzung über 35° C ergeben.

Da wo die Zellen offen sind, werden die Tröpfchen direkt in die Zellen abgelagert; in erster Linie gilt dies für solche, in denen sich Eier oder Larven befinden. Mit dem Rücken nach unten kriecht eine Biene ein kleines Stück in die Zelle, würgt bei geöffneten Mandibeln ein Tröpfchen aus ihrem Munde aus und spuckt dieses an die obere Zellwand (Abb. 1). Normalerweise wird man jedoch nach dem Verlassen der Zelle durch eine solche Wasserspuckerin dort keine Veränderung mit bloßem Auge wahrnehmen können — ich habe selbst diese Bienen lange

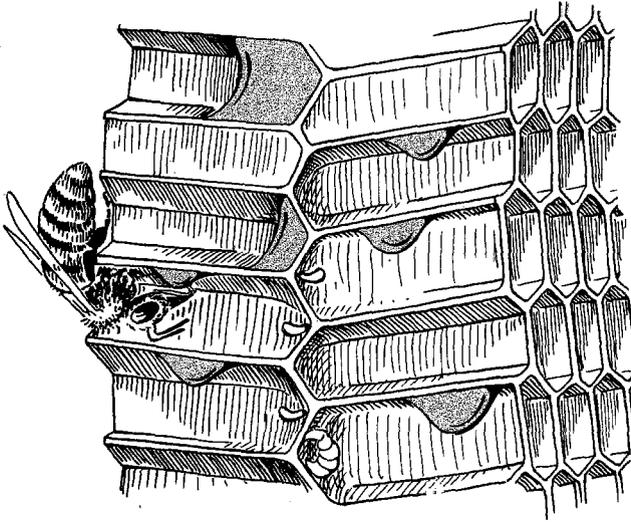


Abb. 1. Blick in offene Wabenzellen, in denen Flüssigkeitströpfchen abgesetzt worden waren (nach PARK 1949, geändert). Es wurden hier nur solche Tröpfchen eingezeichnet, die gut mit bloßem Auge sichtbar waren und nicht an der oberen Zellwand fein verschmiert worden waren.

Zeit für Zellenputzerinnen gehalten; dies deshalb, weil die Tröpfchen in der Regel mit den Mandibeln sehr fein an der Zellwand verschmiert werden. Daß dadurch die Verdunstung um ein Vielfaches gesteigert wird, liegt auf der Hand¹.

¹ PARK (1949) hat das Ablagern von Tröpfchen in offenen Zellen ebenfalls beobachtet, nicht jedoch, daß diese Tröpfchen auch an der Zellwand ausgebreitet und verschmiert werden. Er gibt demnach diesem Verhalten auch einen anderen biologischen Sinn: es sollte auf diese Weise frisch eingetragener, dünnflüssiger Nektar einem rascheren Eindickungsprozeß unterzogen werden. Ich habe jedoch gefunden, daß bei meinen Überhitzungsversuchen in den überwiegenden Fällen die abgelagerten Tröpfchen praktisch aus *reinem Wasser* bestanden. Hätte schon das Eindicken der fein verschmierten Tröpfchen, selbst wenn diese dünnflüssigen Nektar darstellten, keinen Sinn, weil sie ja zu rasch eintrocknen und dann nicht mehr abgesaugt werden könnten, so erst recht bei Tröpfchen, die aus Wasser bestehen.

Folgender Versuch sollte zeigen, in welchem Umfang von diesem Ausstreichen der Tröpfchen Gebrauch gemacht wird: Es wurde während einer Überhitzung den Wassersammlerinnen *rotgefärbtes Wasser* vorgesetzt (über die Tätigkeit der Wassersammler während einer Überhitzung soll weiter unten berichtet werden, S. 404). Im Beobachtungsstock wurden dann jene Bienen ins Auge gefaßt, die sich durch ihr charakteristisches Verhalten als Wasserspucker erkenntlich machten, und es wurde jede Zelle, die von ihnen besucht worden war, sofort mit einem schmalen Filtrierpapierstreifen ausgewischt. Es wurden 117 Zellen auf diese Weise geprüft; in 105 Fällen saugte sich der Streifen rot an, obwohl nur in 35 Fällen bei sehr genauem Zusehen mit bloßem Auge ein Tröpfchen hatte wahrgenommen werden können¹.

Es war noch zu prüfen, ob die verspuckten Tröpfchen wirklich reines Wasser waren oder ob die Bienen, wie PARK (1949) annimmt, dünnflüssigen Nektar auf solche Weise einem rascheren Eindickungsprozeß unterzogen.

Zu diesem Zweck wurden Tröpfchen zu verschiedenen Zeiten abpipettiert und im ZEISSschen Abbé-Refraktometer auf ihren Zuckergehalt untersucht. Die Tabelle 1a zeigt, daß in den überwiegenden Fällen fast reines Wasser gefunden wurde. Der geringe Zuckergehalt kam sicherlich daher, daß das eingetragene Wasser sich mit dem alten Honigblaseninhalte mischte; denn wie die übrigen Trachtbienen, so nehmen auch die Wassersammler vor jedem neuen Ausflug etwas Proviant in ihrer Honigblase mit.

Man kann aber nicht darüber hinweggehen, daß gar nicht selten doch auch ein recht hoher Zuckergehalt in den Tröpfchen gefunden wurde; dies war vornehmlich dann der Fall, wenn die Überhitzung recht unerwartet geboten wurde und die Tätigkeit der Wassersammler zu Anfang noch nicht recht in Schwung gekommen war (Tabelle 1b, vgl. hierzu S. 429). Das gleiche galt, wenn absichtlich den Wasserträgern die Tränke versperrt war (Tabelle 1c). In solchen „Notfällen“ muß also dünnflüssiger Nektar bzw. ungereifter Honig als Ersatz dienen. Jedoch darf in einem solchen Versuch die Überhitzung nicht allzu stark angesetzt werden, sonst sind die Bienen nicht mehr Herr der Lage und verlassen fluchtartig den Stock.

Neben dem Wasserspucken steht den Bienen noch ein zweites Mittel zur Verfügung, das geeignet erscheint, Abkühlung durch Verdunstung zu schaffen:

¹ Daß in 12 Zellen auch mit dem Filtrierpapier keine Flüssigkeit gefunden wurde, erkläre ich mir auf folgende Weise: Es wurde zwar sofort, wenn die Wasserspuckerin die Zelle verlassen hatte, nach vorsichtiger Wegnahme der Glasscheibe die betreffende Zelle ausgewischt, aber es vergingen dabei doch etwa 3—6 sec und in dieser Zeit konnte das Tröpfchen, wenn es sehr klein war und auf eine recht breite Fläche verschmiert worden war, verdunstet sein.

Tabelle 1. Zuckergehalt in % von jenen Tröpfchen, die während einer Überhitzung am Eingang offener Zellen von Wasserspuckerinnen abgesetzt worden waren.

a) Werte von solchen Tröpfchen, die erst 30 min nach Beginn der Überhitzung abpipettiert worden waren.

Das Tröpfchen stammte aus einer		
leeren Zelle	bestifteten Zelle	Larvenzelle
0,3	0,7	4,4
9,6	2,5	8,8
0,5	12,3	2,1
2,7	1,4	5,4
67,2	11,4	4,5
0,6	7,0	1,6
1,1	1,4	
33,8	2,2	
3,0	1,1	
1,8	15,1	
1,2	2,7	
	23,9	
	34,7	

b) Werte von solchen Tröpfchen, die in den ersten 30 min nach Beginn der Überhitzung abpipettiert worden waren.

Das Tröpfchen stammte aus einer		
leeren Zelle	bestifteten Zelle	Larvenzelle
56,45	62,2	62,0
16,7	37,3	17,5
	8,4	53,0
	54,3	
	52,7	
	52,8	
	59,4	

c) Werte von solchen Tröpfchen, die während jener Versuche abpipettiert worden waren, wo den Wassersammlerinnen während der Überhitzung der Zugang zur Tränke versperrt war.

Das Tröpfchen stammte aus einer	
bestifteten Zelle	Larvenzelle
69,3	61,4
73,1	65,1
65,3	67,2
64,0	51,6
57,4	59,4
	72,2

Es war mir immer wieder aufgefallen, daß in den kritischen Stunden einer Überhitzung viele Bienen scheinbar völlig teilnahmslos auf den Waben saßen, während doch ihre Kolleginnen mit höchstem Eifer die bestehende Gefahr zu bannen versuchten. Schließlich stellte sich heraus,

Tabelle 1. (Fortsetzung.)

d) Werte von solchen Tröpfchen, die zwar in den ersten 30 min nach Beginn der Überhitzung abpipettiert worden waren, wo aber dem betreffenden Versuch bereits am Vortag ein Überhitzungsversuch vorausgegangen war.

Das Tröpfchen stammte aus einer	
leeren Zelle	bestifteten Zelle
1,0	1,4
0,06	27,4

daß auch diese scheinbar untätigen Bienen sehr wohl und sehr aktiv sich bei der Temperaturregulierung beteiligten.

Wenn von ihnen eine an der Glasscheibe saß, die Bauchseite dem Beobachter zugewandt, dann konnte man an ihr folgendes sonderbare Benehmen feststellen:

In 3—5 rhythmischen Folgen wird der distale Teil des eingeklappten Rüssels wie die Klinge eines Taschenmessers nach unten vorne ausgeschlagen. Der erste Ausschlag ist der kleinste, das zweite Mal wird der Rüssel schon weiter ausgeklappt, und jeder nachfolgende Ausschlag wird größer; beim letzten Ausklappen verbleibt der Rüssel 1—2 sec in seiner Stellung; nach dem letzten Einschlagen erfolgt eine längere Pause von mehreren Sekunden und die ganze Prozedur wiederholt sich so oftmals.

Bei genauem Zusehen wird man beobachten können, daß bei jedem Ausschlag zwischen Rüssel und Mundfeld ein Flüssigkeitströpfchen erscheint, das auf solche Weise zu einem dünnen Film ausgezogen wird (Abb. 2a und b). Das Tröpfchen erscheint zunächst in der Futterrinne, diese wird dann während der beschriebenen Manipulationen wiederholt mitsamt dem Rüssel gegen das Labrum zu bewegt und so die Rinne zum „Überlaufen“ gebracht, d. h. das Tröpfchen fließt über die Randwülste der Futterrinne in den Spalt zwischen Rüssel und unteres Mundfeld ab (vgl. MORGENTHALER 1953).

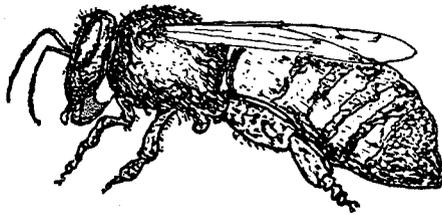
Daß auf solche Weise einer Verdunstung des Honigblaseninhalts große Beihilfe geleistet wird, steht außer Zweifel. Die Abb. 3 soll zeigen, daß dieses Rüsselschlagen in einem deutlichen Zusammenhang mit einer Überhitzung steht.

PARK (1923) hat bereits vor vielen Jahren diese Manipulationen beschrieben. Er bringt sie aber nicht mit der Temperaturregulierung in Zusammenhang, sondern deutete sie ebenso wie das Tröpfchenspucken: sie sollten dem *Nektareindicken* dienen. Folgende Versuche werden den Sachverhalt klären:

1. Es wurden Bienen einer Überhitzung ausgesetzt, die mit Bestimmtheit keinen Anlaß hatten Nektar einzudicken. Ein Völkehen, das den

Juli und August über so gut wie keine Tracht gehabt hatte, wurde am 5. September, als es schon nahe am Hungern war, in einen Heizkasten gesetzt. Es traten alsbald Wassersammler und Wasserspucker in Aktion, gleichzeitig konnte man aber auch zahlreiche Bienen beim Rüsselschlagen beobachten (Abb. 4). Ich halte es für ausgeschlossen, daß in diesem Fall das Rüsselschlagen dem Nektareindicken dienen sollte.

2. Ich fütterte Bienen mit Imolarer Zuckerlösung und setzte sie dann isoliert in kleine Glasröhrchen, die mit einem Wattestopfen verschlossen waren. Bei gewöhnlicher Zimmertemperatur sah man keine von diesen Bienen beim Rüsselschlagen; sie suchten immerfort sich zu befreien. Sowie aber mit zunehmender Überhitzung die Temperatur über 30° oder 32°C hinaufstieg, wurden sie mit einem Male ruhig, es



a



b

Abb. 2a u. b. a Eine Biene beim „Rüsselschlagen“. Zwischen Rüssel und dem unteren Mundfeld ist ein Tröpfchen sichtbar, das durch Anklappen des distalen Rüsselteiles filmartig ausgezogen wird. b Drei verschiedene Phasen des Rüsselschlagens: Mit jedem Abschlag wird der Rüssel weiter und weiter ausgeklappt, in der letzten Stellung verbleibt er einige Sekunden in seiner Lage; dabei ist das Tröpfchen am weitesten ausgezogen und bietet so eine möglichst große Verdunstungsfläche dar.

gab keine Befreiungsversuche mehr, das Verhalten stellte sich auf Temperaturregulierung um: es setzte das Rüsselschlagen ein (Abb. 5a).

Ich halte es für sehr unwahrscheinlich, daß in diesem Fall das Rüsselschlagen dem Nektareindicken dienen sollte. Völlig ausgeschlossen war es in folgendem Versuch:

Bienen wurden der Wintertraube entnommen und *ohne vorherige Fütterung* wiederum isoliert in die Glasröhrchen gesetzt. Der Honigblaseninhalte der Winterbienen ist stets hochkonzentriert (vgl. S. 428 und Abb. 19) und braucht ganz bestimmt nicht mehr eingedickt zu werden. Aber auch diesmal wurde bei Überhitzung das Rüsselschlagen ausgelöst (Abb. 5b); es blieb jedoch ohne Erfolg: es gelang nämlich den Bienen nur sehr schwer, den zähflüssigen Honigmageninhalt auszuwürgen und zu einem dünnen Film mit dem Rüssel auszuziehen; das hatte zur

Folge, daß der Rüssel meistens leer ausgeschlagen wurde, ohne daß ein Tröpfchen sichtbar war.

Damit schien mir zur Genüge bewiesen, daß das Rüsselschlagen der Temperaturregulierung dienen mußte. Ich will hierbei die Frage offen lassen, ob die einzelne Biene diese Tätigkeit für das soziale Bedürfnis ausübt oder ob sie damit Abkühlung nur für ihren eigenen Körper schaffen will.

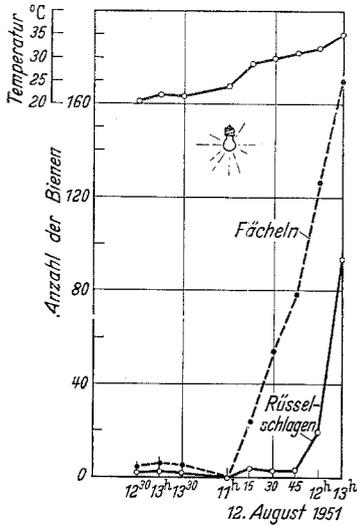


Abb. 3.

Abb. 3. Abhängigkeit des Rüsselschlagens von einer Überhitzung: Bei Beginn der Überhitzung (11.00 Uhr) beobachtet man zuerst im überhitzten Bezirk zahlreiche fächelnde Bienen, bei Temperaturen über 30° C setzt dann auch das Rüsselschlagen ein.

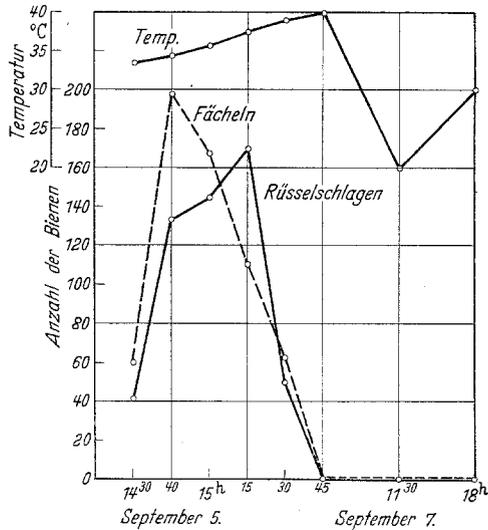


Abb. 4.

Abb. 4. Nach einer längeren Hungerperiode wurde das Volk in einem verglasten Heizkasten einer Überhitzung ausgesetzt. Bei einer Temperatur zwischen 34° und 38° C sah man neben fächelnden Bienen zahlreiche Bienen beim Rüsselschlagen. Als die Temperatur auf 40° C eingestellt wurde — die Bienen konnten sich in diesem Fall nicht gegen die Überhitzung wirksam zur Wehr setzen, weil jede Abkühlung sofort durch einen Thermoregulator automatisch ausgeglichen und daher im Heizkasten ständig die eingestellte Temperaturstufe beibehalten wurde —, da verließen sämtliche Stockinsassen nach und nach die Beute und setzten sich als Bart vor dem Flugloch an. Am 7. September wurde bei Temperaturen unter 30° C kein Rüsselschlagen beobachtet.

Ich wollte noch Klarheit darüber erhalten, ob das Rüsselschlagen neben der Temperaturregulierung nicht doch auch dem Nektareindicken dienen konnte.

3. Anschließend an den Hungerversuch vom 5. September (vgl. Abb. 4) wurde sehr reiche Tracht geboten (Abb. 6). In der Nähe des Stockes wurden 4 Futterplätze mit 1 molarem Zuckerwasser eingerichtet; es sammelten dort alsbald mehrere Hundert Bienen aus dem Versuchsvolk. Da 1 molares (35%iges) Zuckerwasser noch einer starken Eindickung bedarf, war zu erwarten, daß nunmehr sprunghaft im Stock

das Rüsselschlagen einsetzen würde. Dies war aber nicht so; nur einzelne Bienen wurden bei dieser Tätigkeit beobachtet. Sofort aber setzte das Rüsselschlagen ein, als um 12.30 Uhr wiederum aufgeheizt wurde.

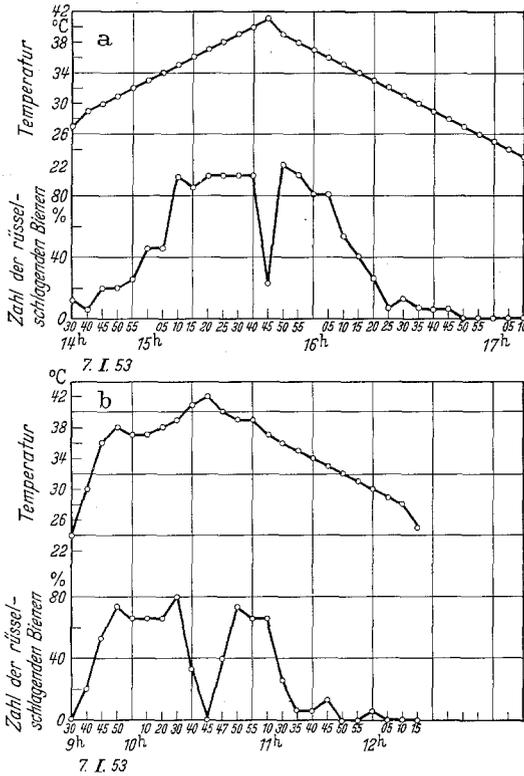


Abb. 5a u. b. a Isolierte Winterbienen wurden nach vorheriger Fütterung mit 1molarer Zuckerlösung einer Überhitzung ausgesetzt. Bei Temperaturen um 30° C setzt das Rüsselschlagen ein, es erreicht zwischen 35° und 39° C seinen Höhepunkt und bei einer Temperatur von 40° C und darüber bricht das Rüsselschlagen ab, die Bienen versuchen sich wie bei normaler Zimmertemperatur aus dem engen Glasröhrchen zu befreien. b Rüsselschlagen bei isolierten Winterbienen ohne vorherige Fütterung. Obwohl diese Bienen nur hochkonzentrierte Honiglösung in ihrer Honigblase hatten, reagierten sie in gleicher Weise wie Bienen nach 1molarer Zuckerwasserfütterung mit dem Rüsselschlagen.

Schließlich wollte ich die Bienen geradezu zwingen, durch das Rüsselschlagen Nektar einzudicken: es wurde 1-molares Zuckerwasser direkt *in die Waben eingegossen*. Ich wußte, daß in einem solchen Fall das Zuckerwasser sofort wieder aus den Zellen entfernt und umgetragen würde; so war es auch. Und meine Erwartung, daß die Bienen bei diesem Umtragen gleichzeitig durch Rüsselschlagen das Zuckerwasser eindicken würden, hat sich bestätigt (Abb. 7). Freilich blieb die Zahl der hierbei sich beteiligenden Bienen weit hinter der bei einer Überhitzung zurück¹.

Es steht also fest, daß das Rüsselschlagen sowohl dem Nektareindicken als auch der Temperaturregulierung dienlich sein kann²; man muß aber wohl der Temperaturregulierung den Vorrang geben.

¹ Mir ist bei diesem Versuch aufgefallen, daß die Bienen im Stock sich zu dichten Klumpen zusammenscharten, und nur in diesen Klumpen konnte ich das Rüsselschlagen feststellen. Es ist anzunehmen, daß auf solche Weise die Abkühlung, die das Rüsselschlagen diesmal unerwünscht zur Folge hatte, auskompensiert wurde.

² GAUHE (1941) erwägt die Möglichkeit, ob nicht durch das Rüsselschlagen („Rüsselbearbeitung“ nach GAUHE) erreicht wird, daß das Futter in innige Be-

Ich möchte hier generell die Frage zur Diskussion stellen, ob das Rüsselschlagen zum Nektareindicken überhaupt so dringend erforderlich ist. Daß es auch ohne Rüsselschlagen geht, hat PARK (1927) in einem Modellversuch selbst gezeigt (Abb. 8a). Die Bienen wurden von einer Wabe mit frisch eingegossenem Zuckerwasser ferngehalten; es bestand also keine Möglichkeit, weder das Zuckerwasser umzutragen, noch durch Rüsselschlagen zu behandeln. Auch hier ging der Eindickungsprozeß, wenn auch mit einigen Stunden Verzögerung, überraschend schnell

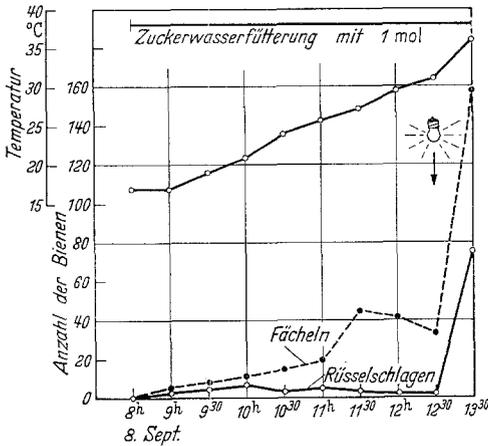


Abb. 6.

Abb. 6. Abhängigkeit des Rüsselschlagens von der Fütterung mit verdünntem (1 molarem) Zuckerwasser. Erst nach einer Überhitzung beginnen die Bienen mit dem Rüsselschlagen.

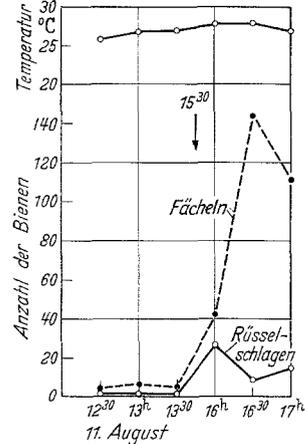


Abb. 7.

Abb. 7. Am 11. August um 15.30 Uhr wurden 400 cm^3 1 molares Zuckerwasser direkt in die Waben eingegossen. Das Zuckerwasser wurde sofort umgetragen. Dabei setzte im Stock energisches Fächeln ein, mehrere Bienen wurden auch beim Rüsselschlagen beobachtet. Um die hierbei entstehende Abkühlung auszugleichen, rückten die Bienen zu einzelnen Klumpen zusammen.

voran¹. ARMBRUSTER (1928) kam bei seinem Modellversuch im Thermostat zu einem ähnlichen Ergebnis.

Zu alledem möchte ich noch folgende Überlegung hinzufügen: bei späteren Versuchen (S. 409ff.) hat sich herausgestellt, daß die Bienen

rührung mit dem Sauerstoff der Luft kommt, wodurch die Oxydation der Glukose mit Hilfe des in der Pharynxdrüse nachgewiesenen Enzyms ermöglicht wird.

Wir haben hier jedenfalls den merkwürdigen Fall vorliegen, daß ein und dieselbe Handlungsweise zwei oder gar drei biologisch vollkommen verschiedenen Zwecken dienen kann.

¹ Zu Abb. 8 b sei bemerkt, daß PARK die Werte vom 19., 20. und 21. Juli, wo der Nektar durch Rüsselschlagen eingedickt wurde, zu einer Zeit bestimmt hat, wo es ziemlich heiß war (Mittel um 30°C). Es könnte ohne weiteres möglich sein, daß in diesem Fall bereits Überhitzungsgefahr bestand, und das Rüsselschlagen daher der Temperaturregulierung dienen sollte. Vielleicht wären auch die übrigen Untersuchungen von PARK (1923, 1925, 1949) auf diesen Gesichtspunkt hin noch einmal zu überprüfen.

den Sommer über so gut wie an jedem Tag *zusätzlich zu ihrer Nektartracht noch Wasser eintragen*. Es wäre nicht sinnvoll, wenn auf der einen Seite ständig Wasser aus dem eingetragenen Nektar entfernt und durch Fächeln aus dem Stock getrieben würde, während gleichzeitig Wassersammler Tag für Tag ihr eingebrachtes Wasser an die Stockbienen verteilen, die damit ihren Honigblaseninhalt zu verdünnen suchen (vgl. S. 429).

Neben dem Fächeln, Wasserspucken und Rüsselschlagen muß noch eine weitere Maßnahme, die die Bienen zum Zweck der Temperatur-

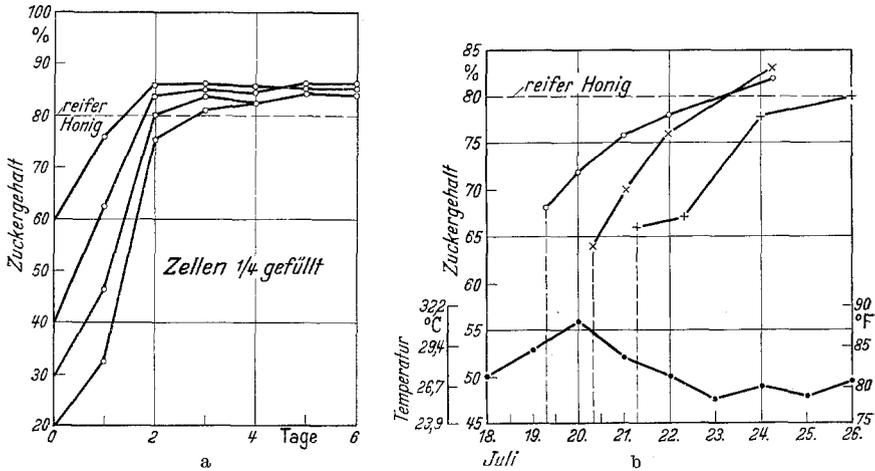


Abb. 8a u. b. a Zuckerlösungen verschiedener Konzentration waren in leere Wabenzellen eingefüllt worden. Die Wabe wurde in einen Bienenstock gehängt, jedoch blieb den Bienen durch ein Gitter der Zutritt zu dieser Wabe versperrt. Trotzdem waren die Zuckerlösungen bereits nach 2 Tagen auf die Konzentration des reifen Honigs eingedickt (nach PARK 1949). b Der Eindickungsprozeß des eingebrachten Nektars, als die Bienen Zutritt zu den Waben hatten. Die gestrichelte Linie gibt die Konzentrationszunahme an dem betreffenden Nachmittag an, an dem der untersuchte Nektar eingetragen wurde. In dieser Zeit waren Bienen mit dem Rüsselschlagen beschäftigt (nach PARK 1949). Man beachte jedoch die hohe Außentemperatur am 19., 20. und 21. Juli!

regulierung treffen, erwähnt werden: Sie benutzen ihren Honigspeicher, den sie stets wie einen Schutzwall um das Brutnest herum anlegen, als *Wärmepuffer* gegen ungelegene Temperaturschwankungen. Honig besitzt eine hohe Wärmekapazität, die nach OLSSON (1951) bei etwa 0,6 liegt. Nach Untersuchungen von BÜDEL (1949) treten Temperaturspitzen des umgebenden Luftraumes, soweit sie sich überhaupt im besetzten Bienenstock bemerkbar machen, immer erst verzögert im Stock auf. An einem Sommertag ist es im Bienenstock nicht zwischen 13.00 und 15.00 Uhr am heißesten, sondern zwischen 17.00 und 19.00 Uhr. Dann bleibt bis Mitternacht etwa das Maximum bestehen und von da ab — mit der langsamen Abkühlung des ganzen Honigspeichers — geht die Temperatur wieder in die Ausgangslage zurück.

Ich bin bei der Schilderung der bisherigen Versuche immer von der Voraussetzung ausgegangen, die Tätigkeit der Bienen bei steigender Temperatur sei ausschließlich darauf gerichtet, eine *Überhitzung* zu vermeiden. Mit einem Temperaturanstieg ändert sich aber gleichzeitig auch im umgekehrten Sinne die *relative Luftfeuchtigkeit*. Vielleicht galten alle jene Bemühungen, die eine vermehrte Verdunstung zur Folge hatten, in erster Linie dem Ziel, das *Austrocknen der Brut* zu verhüten? BÜDEL (1948) hat zwar festgestellt, daß es im Brutnest verhältnismäßig trocken sei (30—50% rel. F.) und da das Brutnest zudem in der Regel von eingelagertem, dünnflüssigen Nektar umrahmt ist, halte ich die Gefahr einer Eintrocknung auch bei Überhitzung nicht für sehr groß; immerhin bedurfte dieser Punkt einer Nachprüfung.

Ich wählte das Rüsselschlagen als Test; es wurden Bienen bei gewöhnlicher Zimmertemperatur sowohl sehr trockener als auch sehr feuchter Luft ausgesetzt. Wenn das Rüsselschlagen *nicht* der Temperaturregulierung dienen sollte, dann war zu erwarten, daß auch jetzt bei gewöhnlicher Temperatur gegen die Trockenheit durch Rüsselschlagen angekämpft wurde. Dann wurde sowohl in der trockenen als auch in der feuchten Luft Überhitzung geboten. Ein Rüsselschlagen in der feuchten Kammer durfte jetzt nicht erfolgen. So war es jedoch keineswegs: Bienen wurden sowohl einzeln als auch in Gruppen in Drahtkäfige gesetzt, und diese in ein Glasgefäß gebracht, an dessen Boden im einen Fall Phosphorpentoxid ausgestreut (rel. F. 8—13%), im anderen Fall wassergetränkte Watte ausgelegt war (rel. F. 95—100%).

In *beiden Gefäßen* wurde *kein* Rüsselschlagen beobachtet, solange die Temperatur sich unter 30° C hielt, und es setzte in *beiden* Gefäßen ein, sobald diese Grenze um einige Grad überschritten wurde. Natürlich verfehlte es in der feuchten Kammer völlig seinen Sinn; aber gerade dieser Umstand scheint mir darauf zu deuten, daß das Rüsselschlagen primär gegen eine Überhitzung gemünzt ist. Die Möglichkeit bliebe damit durchaus bestehen, daß das durch Überhitzung ausgelöste Rüsselschlagen *nebenher* auch sinnvoll zur Feuchtereulierung beiträgt. Ich möchte hierzu jedoch folgendes zu bedenken geben: In Wirklichkeit lassen es die Bienen bei Überhitzungsgefahr gar nicht so weit kommen, daß Maßnahmen gegen eine zu große Trockenheit nötig wären. Die relative Luftfeuchtigkeit würde im Stock erst dann absinken, wenn die Temperaturregulierung versagen, d. h. die Temperatur über den Ausgangswert von 35° C steigen würde. Aber gerade dies wird ja verhütet. Wird aber die Temperatur beibehalten, dann ändert sich auch *et. par.* an der relativen Luftfeuchtigkeit nichts. In unserem Falle ändert sie sich vielmehr im *umgekehrten Sinn*: sie *fällt* nicht, sondern sie muß durch die beschriebenen Maßnahmen der Temperaturregulierung *steigen*; denn: die *Temperatur bleibt gleich, aber laufend wird Wasser verdunstet.*

Nur dadurch, daß mit dem gleichzeitigen Fächeln für regen Luftaustausch durch das Flugloch gesorgt wird, kann auch hier ein Ausgleich geschaffen werden; feuchte Luft wird aus dem Stock gejagt, trockene eingelassen.

II. Die Arbeitsteilung bei der Temperaturregulierung.

Die Maßnahmen, die bei einer Überhitzung getroffen werden, haben zur Voraussetzung, daß von außen laufend Wasser beigetragen wird. Demgemäß setzt sich der Arbeitsgang, der die Temperaturregulierung

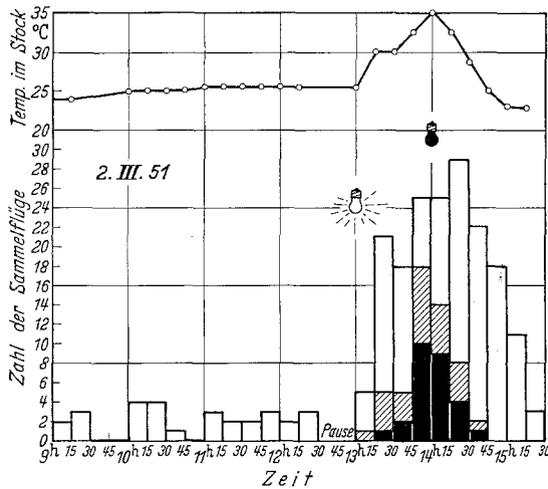


Abb. 9 a.

umfaßt, aus verschiedenen Tätigkeiten zusammen: Wassersammeln, Wasserspucken, Rüsselschlagen und Fächeln. Es wäre nicht vorteilhaft, wenn eine einzelne Biene laufend diese Tätigkeiten allein ausüben würde; sie müßte immer wieder ihre Arbeit unterbrechen, um auch die anderen Tätigkeiten zu erledigen. Die Feldwespen stehen noch auf dieser primitiven Stufe: Das Vollweibchen, das sich in der Hauptsache um die Temperaturregulierung annimmt, fliegt zuerst aus, um Wasser zu holen, verteilt dieses dann in kleinen Portionen im Nest, fächelt zwischendurch, holt wieder Wasser usf.

Bei den Bienen hingegen ist für jede Tätigkeit eine eigene Gruppe eingesetzt, d. h. sie wenden auch hier bei der Temperaturregulierung das Prinzip der Arbeitsteilung an. So übernehmen die einen Bienen das Wassersammeln; im Stock steht dann schon eine Gruppe bereit, um das Wasser abzunehmen, diese Abnehmerinnen geben das Wasser an andere Bienen weiter und diese reichen es dann noch einmal anderen Bienen zur endgültigen Verteilung; oder sie fungieren gleich selbst als Verteiler,

indem sie das Wasser in kleineren Portionen an die Endverbraucher — die Wasserspucker und die rüsselschlagenden Bienen austeilen. Der Vorteil einer solchen Aufteilung liegt auf der Hand — vorausgesetzt

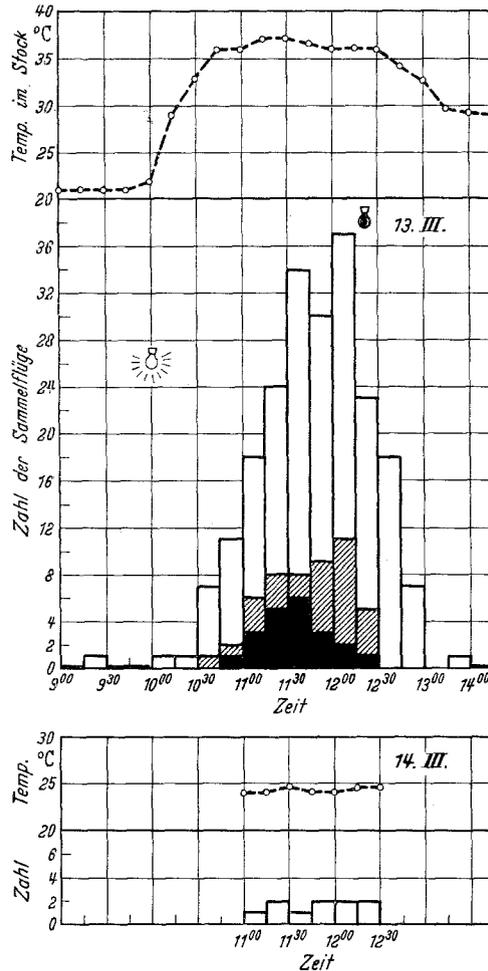


Abb. 9 b.

Abb. 9 a u. b. Beziehungen zwischen Überhitzung und der Aktivität der Wassersammler: Mit einsetzender Überhitzung nimmt der Verkehr am Wassergefäß sprunghaft zu; durch Tänze werden sogar Neulinge angeworben. Leere Säulen: Anzahl der Sammelflüge je Viertelstunde; gestrichelter Anteil der Säulen: Zahl jener Sammelflüge, denen im Stock ein matter Tanz folgte; schwarz ausgefüllte Teile: Zahl der Sammelflüge, nach denen die Sammlerinnen im Stock einen lebhaften Tanz aufführten, der mindestens 30 sec andauerte.

freilich, daß die einzelnen Gruppen auch *harmonisch zusammenarbeiten*. So war in erster Linie zu prüfen, ob die Tätigkeit der Wassersammler sich wirklich immer genau nach einer auftretenden Erhitzung im Stock

richten würde, oder ob unabhängig davon eine bestimmte Altersgruppe laufend zu dieser Arbeit eingeteilt sei.

Die Abb. 9a und b sollen zeigen, daß ein solcher Zusammenhang besteht. Wenn auch außerhalb der Überhitzungszeiten einzelne Wassersammler an der Wasserstelle verkehrten, dann deshalb, weil ein geringer Wasserbedarf auch für andere Bedürfnisse im Stock (s. S. 409) vorhanden war. Mit der Überhitzung nimmt der Verkehr an den Wasserstellen aber sprunghaft zu und was besonders auffallend ist: die Sammlerinnen tanzen im Stock sehr lebhaft, genau so wie Pollen- oder Nektarsammlerinnen, die einen ergiebigen Trachtplatz entdeckt haben. Sobald dann die Überhitzung beendet ist, lassen die Tänze wieder nach und allmählich (merkwürdigerweise nicht schlagartig, vgl. S. 429) ebbt auch der Verkehr an den Wasserstellen ab.

Wenn sich nun die Tätigkeit der Wassersammler so genau an eine auftretende Überhitzung hält, dann muß man sich fragen, *wie denn wohl die Wassersammler von dem jeweils auftretenden Wasserbedarf im Stock verständigt werden.*

Man könnte sich denken, daß die Wassersammlerinnen auf Grund ihres fein ausgebildeten Temperatursinnes (HERAN 1952) selbst merken, wenn es im Stock zu heiß wird und daß sie daraufhin spontan zum Wasserholen ausfliegen. So liegen die Dinge jedoch nicht. Ich habe beispielsweise Überhitzungen in einem entlegenen und engbegrenzten Bezirk fern vom Flugloch angesetzt; auch da flogen die Wassersammlerinnen spontan aus, ohne vorher mit dem Hitzebezirk in Berührung gekommen zu sein. Ich habe weiterhin auch nicht feststellen können, daß sich diese Wasserträgerinnen während ihrer Sammeltätigkeit zwischendurch öfters durch einen Rundgang auf den Waben von der gefährlichen Situation im Stock überzeugt hätten. Das eingetragene Wasser wurde ihnen ja gleich innen am Flugloch abgenommen. Es mußte also eine gegenseitige Verständigung zwischen Stockbienen und Wassersammlern geben darüber, wann mit dem Wassereintragen begonnen, wann es eingestellt werden sollte.

Es kommt da noch eine andere Schwierigkeit hinzu: Wasser wird nicht nur zur Temperaturregulierung benötigt, sondern auch für andere interne Bedürfnisse im Stock. Im zeitigen Frühjahr kann man schon bei 10° C Außentemperatur die Bienen an Wasserpflützen u. dgl. Wasser sammeln sehen, das bestimmt nicht zur Temperaturregulierung verwendet wird.

Gibt es da zwei verschiedene Sammelgruppen? Eine, die Wasser zur Abkühlung und eine zweite, die Wasser für die übrigen Bedürfnisse einträgt? Wird die Wassersammlerin auch darüber verständigt, ob sie Wasser für den einen oder anderen Gebrauch holen soll oder erhalten die

Wassersammler nur einen allgemeinen Bescheid: „Es besteht Wassermangel im Stock“?

Um diesen Fragen auf den Grund zu kommen, war es notwendig, Untersuchungen über den gesamten Wasserhaushalt im Bienenstock anzustellen.

III. Der Wasserhaushalt der Bienen im allgemeinen.

Mein Plan ging dahin, den Wasserbedarf eines Volkes im Laufe eines ganzen Jahres festzustellen. Dazu wurde ein normales mittelstarkes



Abb. 10. Die künstliche Tränke, an der meine Wassersammlerinnen verkehrten. Die einzelnen Bienen wurden individuell nummeriert und nachdem ihre Stockzugehörigkeit kontrolliert worden war, konnte für jeden Tag die Frequenz an der Tränke genau festgestellt werden.

Volk am 5. April abends isoliert in einer Gegend bei Moosach aufgestellt, wo in der näheren Umgebung keine offenen Wasserstellen zu finden waren. An deren Stelle wurde 4 m vor dem Stock eine künstliche Tränke aufgestellt in der Hoffnung, das Volk würde seinen gesamten Wasserbedarf hier decken.

Ich darf dies mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, denn bereits am 1. Tag erschienen 53 Wassersammler, die vorsichtig markiert und als stockeigene identifiziert werden konnten (Abb. 10). Laufende Kontrollen an den einzigen zwei näherliegenden Wasserstellen in 200 m und 450 m Entfernung ließen mich keine von meinen Stockbienen auffinden. Es liegen zwar keine Untersuchungen über die Flugweite der Wassersammlerinnen vor, jedoch möchte ich annehmen, daß diese, wenn der Bedarf in allernächster Nähe gedeckt werden kann, sich auch dort einfinden. Sollte es doch Außenseiter gegeben haben, die meiner Beob-

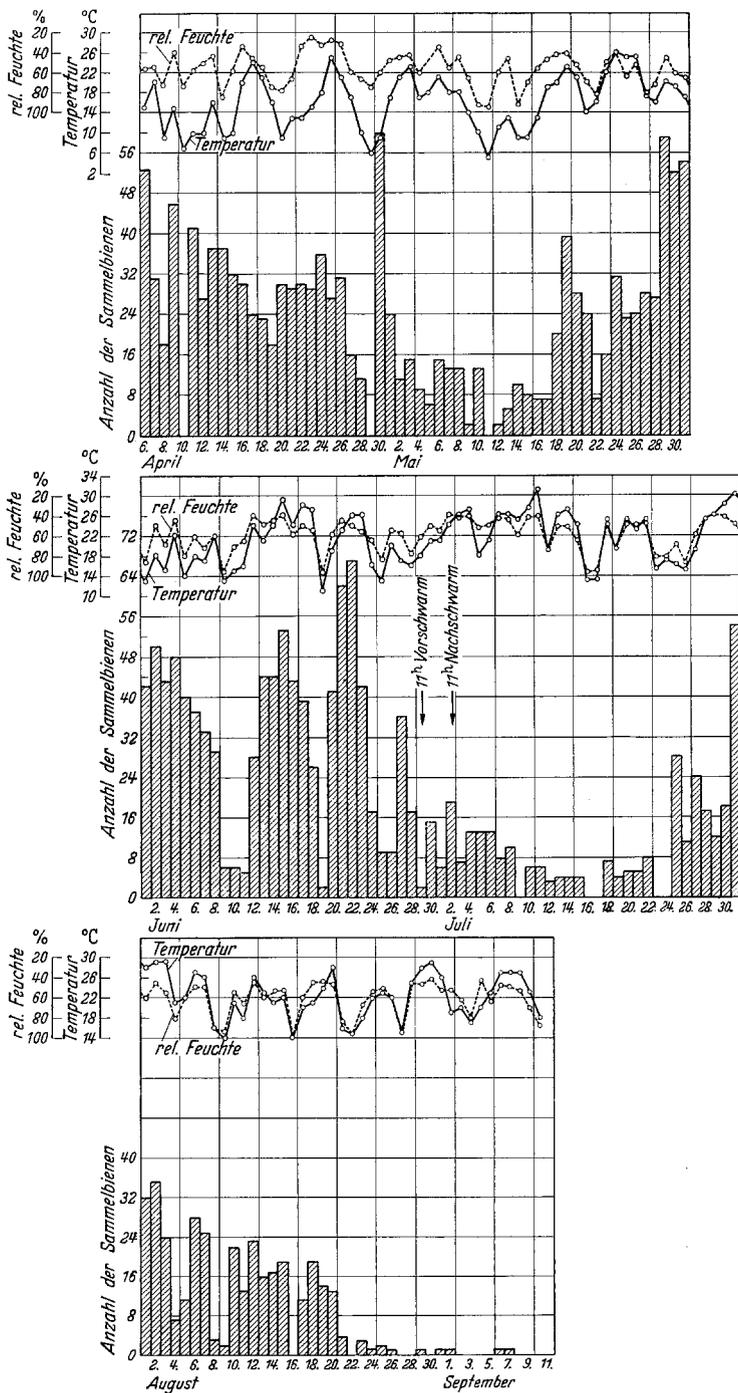


Abb. 11.

achtung entgangen sind, so könnten diese meine Ergebnisse nur im positiven Sinne beeinflussen.

Vom 6. April bis 18. September 1951 wurde tagtäglich, und zwar vormittags und nachmittags, die Frequenz an der Tränke festgestellt. Die Zahl aller Sammlerinnen wurde registriert, Neulinge laufend markiert¹.

So mußte sich ein Bild ergeben über jahreszeitlich bedingte Änderungen des Wasserbedarfes, über deren Beziehungen zu den Verhältnissen im Stock usf. Das Ergebnis zeigt Abb. 11. Ich möchte davon folgende Punkte besonders herausheben:

1. Vom Frühjahr bis zum Herbst wird praktisch an jedem Tag zusätzlich zur Nektartracht auch noch Wasser eingetragen. Ausnahmen machten nur der 10. und 29. April und der 11. Mai, wo wegen der Kälte kein Flug möglich war, ferner 5 Tage im Juli, auf die weiter unten eingegangen werden soll. Dies allein weist schon darauf hin, daß der Regelung des Wasserhaushaltes im Bienenstaat eine wichtige Rolle zugemessen ist.

2. Es besteht ein deutlicher Zusammenhang zwischen den jeweiligen *Brutverhältnissen im Stock* und dem Wasserbedarf². Am deutlichsten kommt dieser Zusammenhang im September und Juli zum Ausdruck: Infolge der schlechten Trachtverhältnisse stellte das Volk bereits Anfang September sein Brutgeschäft vollständig ein, und von da ab verödete die Tränke vollständig. Auch im Juli gab es eine brutlose Periode im Stock. Da das Volk ganz sich selbst überlassen blieb — es wurden ihm auch die Honigvorräte nicht weggenommen —, ging es im Mai und Juni mächtig in Brut und hatte sich bis Juli so stark vermehrt, daß es am

¹ Meiner Frau verdanke ich wertvolle Mithilfe bei den täglichen Zählungen und beim Markieren der Neulinge, das gerade bei den Wassersammlerinnen einige Geduld und Geschicklichkeit erfordert.

² Ist viel Brut im Stock vorhanden, dann müssen die Brutammen viel Futtersaft erzeugen. Dieser Futtersaft besitzt einen hohen Wassergehalt; er beträgt nach v. RHEIN (1951):

	Alter der Larve (Tage)					
	1	2	3	4	5	6
Arbeiterin . . .	78,8%	72,4%	70,3%	71,5%	58,2%	54,6%
Drohn	68,2%	73,5%	72,3%	67,5%	64,2%	52,3%

Reifer Honig hat demgegenüber nur etwa 20% Wassergehalt. Die fehlende Wassermenge muß also entweder durch Aufnahme von Wasser oder von verdünntem Nektar (s. unten) ergänzt werden.

Abb. 11. Der Verkehr an meiner künstlichen Tränke in der Zeit vom 6. April bis 18. September 1951. Der Abbildung wurden die Werte der täglichen Nachmittagszählung von 14.00—14.30 Uhr zugrunde gelegt. Es ist lediglich eingetragen, *wie viele* Bienen jeden Tag gezählt wurden, jedoch ist nicht berücksichtigt, *wie oft* die einzelne Biene in der Zeiteinheit an der Tränke sich einfand. Bei den täglichen Zählungen wurde auch darauf geachtet; dabei ergab sich, daß bei *schwachem* Verkehr die wenigen Bienen auch *viel träger* sammelten als bei starkem Beflug. Die Werte vom 12.—18. September sind nicht eingetragen; es erschien an diesen Tagen keine Biene mehr an der Tränke.

29. Juni einen Vorschwarm und am 2. Juli einen Nachschwarm ausenden konnte. Nun ist es eine bekannte Tatsache, daß nach dem Schwärmen im Stock für 2—3 Wochen keine offene Brut zu finden ist, so lange, bis die junge Königin befruchtet worden ist und in Eilage geht. Diese brutlose Zeit zeichnet sich an der Tränke durch ein starkes Absinken der täglichen Besuche aus, erst mit dem neuen Brutansatz steigt am 25. Juli die Besucherzahl wieder sprunghaft an, jedoch nicht mehr so hoch wie im Juni, weil wegen der vorgerückten Jahreszeit auch der Bruteinschlag nicht mehr so stark war.

3. Der Wasserbedarf im Stock ist fernerhin von dem jeweiligen *Nektarangebot* abhängig: *bei guter Tracht wird weniger, bei schlechter Tracht mehr Wasser zusätzlich benötigt.*

Anfang April, wo die Völker schon starken Brutansatz zeigten, gab es in diesem Jahr nur mäßige Tracht, denn durch die ständigen Kälteeinbrüche wurde die Obstblüte lange hinausgezogen. Ihr folgte dann sehr rasch Mitte Mai mit der Kastanienblüte die Haupttrachtzeit. Genau um diese Zeit erreicht die Kurve einen Tiefstand, um dann von Ende Mai bis Ende Juni, wo dem Volk, das jetzt mächtig in Brut gegangen war, nur mäßige Tracht zur Verfügung stand, wieder stark anzusteigen.

Besonders akut macht sich der Wasserbedarf dann geltend, wenn die Nektarsammler wegen Kälte oder Regenwetter keine Möglichkeit zum Sammeln haben. Bei der erstbesten Flugmöglichkeit erfolgt dann ein starker, sprunghafter Ansturm auf die Tränke. So war es z. B. am 11. und 30. April und am 12. und 20. Juni. Besonders eindrucksvoll waren die Verhältnisse am 30. April: mit dem 28., 29. und 30. April gab es einen sehr empfindlichen Kälteeinbruch, der den Nektar- und Pollensammlern keinen Ausflug erlaubte, man sah keinen Flugbetrieb am Flugloch, nur einige von meinen angestammten Wassersammlern kamen am 28. April noch bei 10° C zur Tränke; am 30. April bei 6° C mußten auch diese zu Hause bleiben. Innerhalb dieser 2 Tage mußte der Wassermangel im Stock schon akute Ausmaße angenommen haben. Es war geradezu ergreifend, wie am 30. April bei 9° C meine Wassersammlerinnen in Scharen die Tränke stürmten. In halberstarrem Zustand tranken sie das kalte Wasser und ich mußte viele von ihnen in der hohlen Hand durch Anhauchen erwärmen oder zum Stock zurücktragen, damit sie nicht erfroren.

Ich möchte hier eine Beobachtung einfügen, die ich zu gleicher Zeit an unserem Institutsbienenstand machen konnte; auch an unseren Institutsvölkern machte sich natürlich jener Kälteeinbruch vom 28. April in gleicher Weise geltend. Auch hier suchten die Bienen am 30. April die große Wassernot zu beheben und kamen in großer Zahl an die Gartenteiche. Wie an meiner Tränke in Moosach blieben sie in erstarrtem Zustand am Ufer und auf den Wasserpflanzen liegen und ertranken

schließlich haufenweise. Ich versuchte tags darauf, am 1. Mai, die schwimmenden Leichen zu zählen und kam auf über Tausend, wobei sicher eine größere Menge ungezählt blieb.

Solche Vorkommnisse mögen auch dem praktischen Imker zu denken geben. Wir wissen ja nicht, was passiert wäre, wenn die Kälteperiode noch einige Tage länger gedauert hätte, insbesondere kennen wir nicht die Folgen, die sich innerhalb der Völker gezeigt hätten. Zum mindesten wäre das Brutgeschäft empfindlich ein-

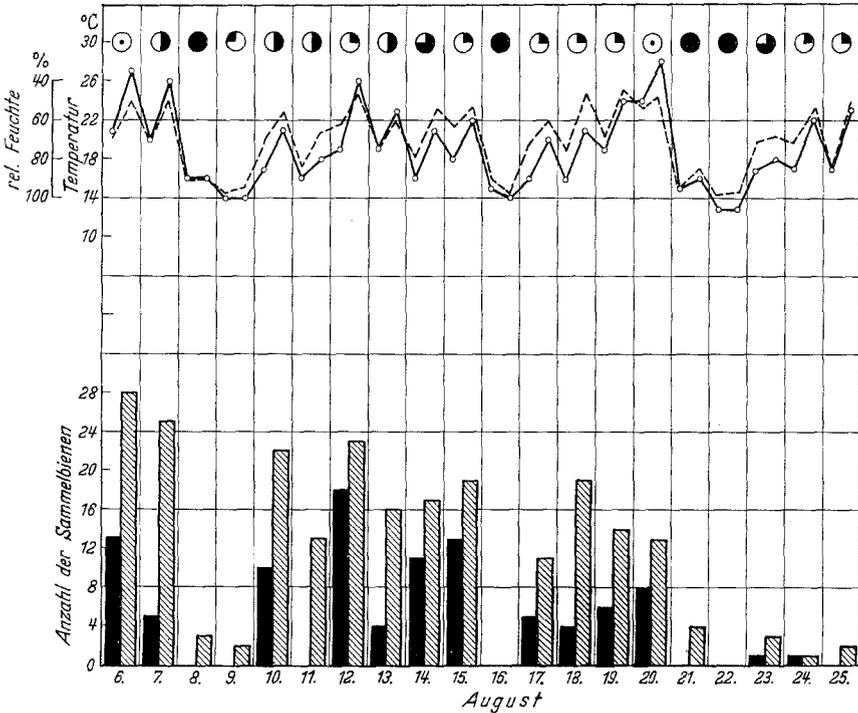


Abb. 12. Die Abhängigkeit der Frequenz an der Tränke von der Tageszeit an warmen Sommertagen. Schwarz ausgefüllte Säulen: Vormittagszählungen; gestrichelte Säulen: Nachmittagswerte.

geschränkt worden. Eine Innenstocktränke oder Innenfütterung mit verdünntem Zuckerwasser würde den Bienen solche Notzeiten überbrücken helfen.

Die Bienen demonstrieren ihre Wassernot nach derartigen Kälteeinbrüchen auch noch auf andere Weise. Erstmals am 30. April 1952 und später dann in wiederholten Fällen konnte ich folgende Beobachtung machen: Der 30. April war nach einer längeren Kälteperiode wieder der erste normale Flugtag (vgl. auch S. 429). Sowie gegen 9 Uhr vormittags die Sonne die erste Erwärmung gebracht hatte, stürmten von unserem Institutsbienenstand die Bienen in Scharen auf das regennasse Gras vor ihren Stöcken und saugten die Wassertröpfchen von den Blättern. Dieses Schauspiel dauerte knapp $\frac{1}{2}$ Std, inzwischen kamen schon Pollen- und

Nektarsammler von neuentdeckten Futterquellen heimgefliegen, und obwohl das Gras noch nicht abgetrocknet war, interessierte sich bald keine einzige Biene mehr für die vorher so begehrten Regentropfen.

4. Der Wasserbedarf kann sich auch mit der *Tageszeit* ändern: wenn an heißen Sommertagen mit fortschreitender Tageszeit die Luft immer trockener und demgemäß auch das Nektarangebot spärlicher wird, dann kann man an der Tränke feststellen, daß vormittags weniger Besucher kommen als nachmittags. Die Abb. 12 stellt für einige warme Augusttage die Werte der Vormittags- und der Nachmittagszählungen einander gegenüber; es ist deutlich eine Abhängigkeit von der relativen Luftfeuchtigkeit zu erkennen. Ich möchte auch die hohen Zahlen am 21. und 22. Juni (Abb. 11), wo es bei lebhaftem Ostwind für die Nektarsammler so gut wie nichts zu holen gab, diesem Umstand zuschreiben.

5. Zu gerne hätte ich im Zuge dieser Untersuchungen einen Vergleich angestellt zwischen dem Wasserbedarf der Bienen, den sie zur Brutaufzucht benötigen und jenem, der zur Temperaturregulierung bei Überhitzung notwendig ist. Aber meine Hoffnung auf einen sehr heißen Sommer hat sich gerade in diesem Jahre nicht erfüllt. Wir können bestenfalls den Gipfelpunkt am 31. Juli, vielleicht auch jenen am 15. Juni, einer dem Volk drohenden Überhitzung zuschreiben¹.

Um diese Lücke in meinen Beobachtungen auszufüllen, begab ich mich im darauffolgenden Sommer nach Süditalien und stellte dort in der Nähe von Salerno ein Bienenvolk auf².

Am 30. Juli wurde ein 5-Wabenvolk von seinem Standort in Fratte di Salerno etwa 2 km weit in die bergige Gegend nördlich von Salerno transportiert und dort um 7.25 Uhr auf freiem Gelände in der prallen Sonne aufgestellt. Dicht am Stock wurden 2 Futterplätze eingerichtet: an dem einen gab es konzentrierte Honiglösung, am anderen reines Brunnenwasser.

Beim Öffnen des Flugloches zeigte das Thermometer im Schatten 23° C. Zunächst bestand nur Interesse für das Honiggefäß. Bis 10.00 Uhr verkehrten dort 48 Sammlerinnen. Um 10.10 Uhr, als das Thermometer bereits auf 32° C gestiegen war, erschien die erste Wasserträgerin. Von jetzt ab flaute der Verkehr am Honigfutterplatz mehr und mehr ab, während er am Wasser sprunghaft zunahm. Um 12.15, bei 35° C im

¹ Daß am 11. Juli, wo ja das Thermometer noch höher gestiegen war, keine höhere Frequenz an der Tränke vermerkt wurde, liegt wohl daran, daß um diese Zeit keine Brut mehr im Stock (s. oben) vorhanden war. Die Eigenwärme der Brut fiel somit weg. Ich konnte bei anderer Gelegenheit überdies feststellen, daß es die Bienen in einer *brutleeren* Beute mit der Temperaturregulierung nicht so genau nehmen: sie weichen jeder Überhitzung von vornherein aus und sammeln sich gemeinsam vor dem Flugloch, wenn im Stock keine kühle Ecke mehr zu finden ist.

² Herrn Dr. LUIS WENNER in Salerno bin ich für die mir erwiesene Gastfreundschaft zu großem Dank verpflichtet.

Schatten, zählte ich 60 Bienen am Wassergefäß, bis 14.00 Uhr kamen weitere 46 hinzu. Inzwischen war die Temperatur wieder auf 31° C zurückgegangen und sank bis 18.30 Uhr weiter auf 23° C. Um diese Zeit sammelten noch 21 Bienen am Wasser. (Es war schon S. 402 darauf hingewiesen worden, daß sich eine Überhitzung im Stock stets etwas verzögert auswirkt, da der Honigspeicher als Wärmepuffer dient.)

An den folgenden Tagen war das Bild ähnlich:

- am 31. Juli, Höchsttemperatur 33° C, 90 Wassersammler¹
- am 1. August, Höchsttemperatur 34° C, 110 Wassersammler
- am 2. August, Höchsttemperatur 35° C, 104 Wassersammler
- am 3. August, Höchsttemperatur 34° C, 127 Wassersammler

Nun folgte mit dem 4. August ein etwas kühlerer Tag, und um den Temperatursprung noch deutlicher zu machen, brachte ich das Volk in eine schattige Talmulde. Das Thermometer zeigte dort maximal 29° C. Das Interesse für Wasser war jetzt rapide gesunken: es kamen nur noch 6 von den 127 markierten Wassersammlerinnen des Vortages².

Zweifellos wäre in einem stärkeren Volk mit entsprechend mehr Brut der Wasserbedarf um ein vielfaches höher gewesen. Auf unser Moosacher Volk mit seinen 18 vollbesetzten Waben umgerechnet, hätte sich im Sommer 1951 zur gleichen Jahreszeit bei einem derartigen Hitzeeinfall ein Sprung von etwa 20 Wassersammlern auf etwa 400 ergeben müssen.

Es braucht nicht noch eigens betont werden, daß die Bienen in Salerno der drohenden Überhitzung ohne weiteres Herr geworden sind. Obwohl der Stock in der prallen Sonne stand, inmitten einer Lavaaufschüttung, in der ich bis zu 60° C messen konnte, zeigte das Kontrollthermometer im Stock im Höchstfall 36° C an. Eine Beute gleicher Größe, die mit 5 leeren Waben gefüllt, im übrigen aber *bienenleer* war, stand am 1. August zur Kontrolle neben meinem Versuchsstock. Sie erwärmte sich im Innern bis auf 41° C; hierzu müßte man noch die Eigenwärme der Brut und der Stockbienen rechnen.

Ein nicht minder eindrucksvolles Bild von dem hohen Wasserbedarf unserer Bienen bei der sommerlichen Hitze in Salerno gab folgender Versuch:

¹ Gemeint ist damit, daß ich 90 *verschiedene* Bienen, von denen jede individuell markiert war, am Wassergefäß registriert habe. Ich konnte nicht sämtliche *Sammelflüge* zählen, doch verkehrten die Sammlerinnen — zum mindesten in den Mittags- und Abendstunden — laufend, und zwar in der Stunde etwa 15—20mal am Futtergefäß.

² Die Talmulde war vom vorherigen Standort etwa 2½ km entfernt, so daß ein Zurückfliegen der alten Sammelbienen wohl nicht in Frage kam; es konnten auch keine von ihnen oben auf dem Berg zurückgeblieben sein, da ich erst am Abend nach Ende des Flugbetriebes den Stock ins Tal beförderte.

Ich habe zwar nicht alle von meinen markierten Wassersammlerinnen wieder gesehen, doch konnte ich schon am 1. Tag einige mit Pollenhöschchen beladen heimkommen sehen.

Tabelle 2. *Honigblaseninhalt von heimkehrenden Sammelbienen, die wahllos am Flugloch bei der Ankunft abgefangen worden waren.*

Zeit	Temperatur im Schatten ° C	Zuckerkonzentration des Honigblaseninhaltes (in Prozent) von Trachtbienen des Volkes		
		Volk Nr. 14 (im Schatten)	Volk Nr. 13 (im Schatten)	Volk Nr. 8 (in der Sonne)
7.00—8.00	23—24,5	54,8	56,7	0
		28,1	31,1	29,2
		42,3	63,9	0
		53,2	16,6	1,8
		54,7	30,8	35,9
8.00—9.00	24,5—28	64,7	29,2	68,4
		61,2	16,0	0
		30,8	16,7	0
		17,4	15,5	42,3
		15,0	0	0,3
9.00—10.00	28—30	2,2	17,8	0
		19,0	14,6	21,2
		54,4	17,6	0
		63,5	38,6	0
		0	24,1	39,7
10.00—11.00	30—31	52,4	15,9	0
		20,9	14,4	0,6
		0	26,3	0,1
		55,8	16,1	0
		0	15,0	0
11.00—12.00	31—32	15,4	16,5	0
		42,3	22,7	0
		63,8	11,5	0
		0	25,5	0
		0	0	0
12.00—13.00	32—33	0,7	22,3	0
		0	53,4	0
		29,2	13,5	0
		18,5	28,0	0
		0	8,5	0
13.00—14.00	33—33,5	16,1	16,9	0
		0,3	19,4	0
		9,6	20,6	0
		0	25,9	0,1
		0	34,8	0
14.00—15.00	33,5—30	0	17,4	0
		0	17,2	0
		4,4	19,1	0
		0	16,5	0
		30,9	21,4	0
15.00—16.00	30—28	30,7	14,8	0
		0	28,8	0
		0	0	0
		25,4	35,7	0
		0	17,9	0

Tabelle 2. (Fortsetzung.)

Zeit	Temperatur im Schatten ° C	Zuckerkonzentration des Honigblaseninhaltes (in Prozent) von Trachtbienen des Volkes		
		Volk Nr. 14 (im Schatten)	Volk Nr. 13 (im Schatten)	Volk Nr. 8 (in der Sonne)
16.00—17.00	28—27,5	0	47,2	1,4
		0	0	0
		24,6	23,4	0
		45,5	10,2	0
		0	5,9	0
17.00—18.00	27,5—25,5	5,5	—	1,7
		0	—	0
		0	—	0,4
		38,8	—	0
		33,3	—	1,5

Am 7. August, einem sonnigen Tag, fing ich von frühmorgens bis zum Abend laufend am Flugloch Sammelbienen ab — mit Ausnahme von Pollensammlerinnen —, die soeben von einem Sammelflug nach Hause kamen. Um diese Bienen nicht der angestammten Sammelschar zu entreißen, wurden sie nicht getötet, sondern durch einen sanften Druck auf das Abdomen veranlaßt, ihren Honigblaseninhalt zu erbrechen. Ich wollte nämlich wissen, wie viele unter den Trachtbienen Wassersammler waren. Dies ließ sich durch Analyse des Honigblaseninhaltes im Abbé-Refraktometer feststellen. Das Ergebnis bringt Tabelle 2.

Die Untersuchungen wurden parallel an 3 Völkern durchgeführt, davon war Nr. 8 den ganzen Tag über der prallen Sonne ausgesetzt, während die übrigen 2 im Schatten standen und nur zwischen 11.00 Uhr und 13.00 Uhr etwas von der Sonne beschienen wurden.

Von aller Frühe an hatte das Volk Nr. 8 mehr Wasserbedarf als die übrigen zwei, obwohl die Temperatur noch gar nicht kritisch stand. Es war vermutlich vom heißen Vortag her noch Wasserbedarf nachzuholen (vgl. S. 427). Von 10.00 Uhr ab bis abends 18.00 Uhr konnte ich dann vom Flugloch dieses Volkes nur noch Wassersammler wegfangen, obwohl ich wahllos die anfliegenden Trachtbienen abfing und natürlich nicht von vornherein Wasser- und Nektarsammler voneinander unterscheiden konnte. Man könnte vielleicht den Einwand vorbringen, die Bienen hätten eben von 10.00 Uhr ab bei der heißen trockenen Witterung keinen Nektar mehr gefunden und deshalb seien zwangsläufig nur Wassersammler festgestellt worden. Insofern muß ich dem zustimmen, als es morgens und abends sicherlich *mehr* Nektartracht gab als mittags und nachmittags; das zeigte schon der lebhaftere Flugbetrieb am Morgen und Abend, aber daß es auch untermittags noch einiges zu holen gab, das bewiesen die 2 Kontrollvölker im Schatten, die den ganzen Tag über Nektar eintrugen.

Auch aus diesen Beobachtungen sollte wohl der praktische Imker seine Konsequenzen ziehen. Wenn einmal die Außentemperatur über 30° C ansteigt, dann sind die Bienen gezwungen, mehr und mehr Sammelbienen für das Wassereintragen frei zu machen und ein nicht minder großes Aufgebot wird für die internen Angelegenheiten der Temperaturregulierung in Anspruch genommen. Wer in einem solchen Fall verhütet, daß seine Völker der prallen Sonne ausgesetzt sind und wer den Wasserträgern vor dem Bienenstand eine Tränke bereitstellt, der wird den Bienen ihre Aufgabe weitgehend erleichtern.

Es wäre auch zu überlegen, ob von diesem Gesichtspunkt aus nicht eine gelockerte Aufstellung der Bienenstöcke von Vorteil wäre; die Bienen könnten sich so leichter die notwendige Durchlüftung schaffen und eine allzu große Hitze, wie das in manchen dichtbesetzten Bienenhäusern beobachtet werden kann, wird sich hier nicht ansammeln.

Wenn auch auf Grund dieser Untersuchungen das Aufgebot an Wassersammlerinnen relativ hoch ist, so darf doch nicht übersehen werden, daß die *wirkliche Wassermenge*, die eingetragen wird, verhältnismäßig gering ist. Bei sehr eifrigem Sammeln würden 100 Sammelbienen in der Stunde etwa 100 g Wasser einbringen können (20 Sammelflüge je Stunde bei 50 mm³ Magenfüllung).

Daß diese Menge aber vollauf genügt, um einer stärkeren Überhitzung standzuhalten, soll folgende Berechnung zeigen.

Wir stellen folgende Frage: Wieviel Wasser müßte in einer Stunde in einem Bienenstock verdunsten, wenn dieser bei 40° C im Schatten stünde und die Temperatur im Stock konstant bei 35° C gehalten werden soll? Um einen exakt zu berechnenden Ausgangswert zu erhalten, nehmen wir an, die Beute sei leer und sei überall verschlossen. Ich nehme als Raummaße der Beute 50 × 40 × 20 cm³, wie sie also etwa unseren Normalmaßbeuten entspricht; die Wandstärke wählen wir mit 2 cm absichtlich gering. (In Salerno hatte ich nur eine derart leicht gebaute Beute zur Verfügung.)

Der Wärmedurchgangsstrom Q in $\frac{\text{kcal}}{\text{h}}$ läßt sich dann nach folgender Formel bestimmen:

$$Q = k (\vartheta_2 - \vartheta_1) F,$$

dabei ist k die Wärmedurchgangszahl, $\vartheta_2 - \vartheta_1 =$ Temperaturdifferenz zu beiden Seiten der Wand = 5° C; $F =$ Wandfläche = 0,76 m².

Die Wärmedurchgangszahl k berechnet sich nach der Formel:

$$\frac{1}{k} = \frac{2}{\alpha} + \frac{d}{\lambda},$$

dabei ist α die Wärmeleitfähigkeit Wand/Luft, $\approx 5 \frac{\text{kcal}}{\text{m}^2 \text{ h Grad}}$ bei nicht bewegter

Luft (freie Konvektion), d die Dicke der Holzwand = 2 cm, λ die Wärmeleitfähigkeit von Holz ($\approx 0,12 \frac{\text{kcal}}{\text{m}^2 \text{ h Grad}}$ (für Weichholz),

$$\text{also: } \frac{1}{k} \approx \frac{2}{5} + \frac{0,02}{0,12} \approx \frac{34}{60}; \quad k \approx \frac{1,7 \text{ kcal}}{\text{m}^2 \text{ h Grad}}$$

daher: $Q \approx 1,7 \times 5 \times 0,76 \approx 6,5 \frac{\text{kcal}}{\text{h}}$.

Verdampfungswärme von Wasser bei 35° C:

$$r_{35} = 578 \frac{\text{kcal}}{\text{kg}}$$

Je Stunde müssen 6,5 kcal als Verdampfungswärme verbraucht werden; dafür gilt: $\frac{578}{1} = \frac{6,5}{G}$.

Dabei ist G diejenige Wassermenge, die verdampfen muß, damit 6,5 kcal verbraucht werden.

$$G = \frac{6,5}{578} = 0,0113 \frac{\text{kg}}{\text{h}} = 11,3 \frac{\text{g}}{\text{h}}.$$

In einer leeren, geschlossenen Beute müßten je Stunde also 11,3 g Wasser verdampft werden, damit bei einer Außentemperatur von 40° C die Ausgangstemperatur von 35° C beibehalten werden könnte.

Die wirklichen Verhältnisse in einer bienenbesetzten Beute lassen sich mathematisch nicht genau fassen. Einesteiis verzögern die honiggefüllten Waben und die Bienen selbst noch einmal den Wärmedurchgangstrom, andererseits wird dieser um ein Vielfaches erhöht durch die von den Bienen erzeugten Luftbewegungen, insbesondere dadurch, daß durch das Flugloch freier Luftaustausch erfolgen kann, der wiederum von den Bienen in schwer meßbarer Form aktiv reguliert wird. Wir dürfen aber ohne weiteres den errechneten Betrag von 11,3 g Wasser um das 6—8fache vergrößern und dazu auch noch einen kleinen Wasserbedarf, der zusätzlich für die Brut notwendig gewesen sein mag, hinzurechnen, dann erreicht dieser Betrag etwa die Wassermenge, die meine 100 Sammlerinnen in Salerno je Stunde an Wasser eingetragen haben.

Im Zusammenhang mit dem Wasserhaushalt muß schließlich noch auf eine letzte Frage eingegangen werden: Wird jenes Wasser, das zur Brutaufzucht benötigt wird, nicht in erster Linie oder ausschließlich zu dem Zweck eingetragen, um den Brutammen und damit der Brut bestimmte *Salze* zuzuführen?

BUTLER (1940) stellte den Wassersammlerinnen Salzlösungen verschiedenster Art in vielen abgestuften Konzentrationen zur Wahl. Er mußte feststellen, daß nur 2 Salzlösungen destilliertem Wasser vorgezogen wurden: NaCl und NH₄Cl, und diese nur in einer Konzentration, die unter n/20 lag. Wohl wurden auch Regenwasser von der Dachtraufe und Jauche dem destillierten Wasser vorgezogen, jedoch konnte BUTLER zeigen, daß diese Bevorzugung auf die Anziehungskraft gewisser *flüchtiger* — wohl geruchlicher — *Substanzen* zurückzuführen war. Es wurde nämlich auch das *Destillat* dieser Flüssigkeiten dem Aqua dest. vorgezogen und erst als jene flüchtigen Substanzen im Destillat durch Tierkohle absorbiert waren, wurden sie dem destillierten Wasser gleichgesetzt. BUTLER kam demnach zu der Meinung, daß Salze in den gesammelten Flüssigkeiten keine nennenswerte physiologische Bedeutung für das Bienenvolk haben.

Dies zeigt uns auch folgender Versuch, der uns überdies noch in anderer Hinsicht interessieren wird (S. 418).

Am 24. Februar, also mitten im Winter, wurde ein kleines Volk, das noch keine Brut angesetzt hatte, ins geheizte Glashauss gestellt. Durch die plötzliche Erwärmung angereizt, legte die Königin ein kleines Brutnest an. Den Bienen stand reichlich Pollennahrung an aufgestellten

Haselkätzchen zur Verfügung; daneben hatten sie ausreichend Honig in ihren Waben. Als flüssige Nahrung gab es aber außerdem nur reines Brunnenwasser. Obwohl den Bienen auf diese Weise keine Möglichkeit gegeben war, irgendwelche Salze von außen den Brutammen zuzuführen — die minimalen Mengen, die im Brunnenwasser enthalten sind, darf

man wohl außer acht lassen —, wurde die Brut ohne Ausfall und ohne Mißbildungen aufgezogen.

Ich habe bei dieser Gelegenheit jeden Tag die Zahl der Wassersammlerinnen, die an mein Futtergefäß kamen, gezählt, und habe gleichzeitig im Stock die Anzahl der zu pflegenden Larven festgestellt. Ich kann daher angenähert *quantitativ* berechnen, wieviel Wasser die Bienen für die Aufzucht der Brut benötigen. Aus der Abb. 13 ergibt sich, daß für 100 Larven etwa 5 Wassersammler den Tag übertätig sein müssen. Natürlich ist dieses Aufgebot für normale Verhältnisse zu hoch angesetzt, weil ja in der Regel doch auch Nektar nebenher eingetragen wird, der auch für die Deckung des Wasserbedarfes dienen kann (vgl. S. 410). Es muß auch erwähnt werden, daß die Sammelzeit damals im Februar sehr kurz war, sie dauerte etwa von 9.00 Uhr bis 17.00 Uhr.

Noch auf einen dritten Punkt sei in diesem Zusammenhang hingewiesen: Es war die Frage aufgeworfen worden (S. 406), ob es wohl unter den Wassersammlerinnen zweierlei Gruppen gäbe,

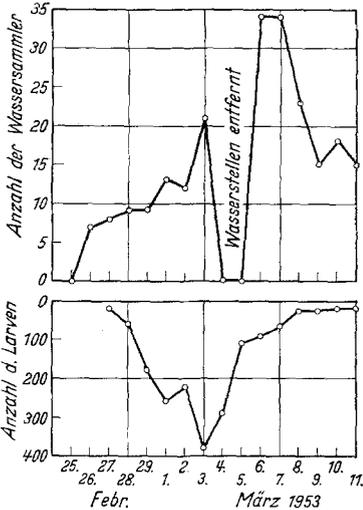


Abb. 13. Versuch zur quantitativen Bestimmung des Wasserbedarfes beim ersten Brutansatz im Stock. In der unteren Hälfte ist die Zahl der zu fütternden Larven eingetragen, oben die Zahl der Wassersammler, die an jedem Tag an der Tränke gezählt wurden. Am 4. und 5. März waren sämtliche Wasserstellen im Warmhaus entfernt bzw. versperrt. Die Folge war eine sprunghafte Zunahme des Verkehrs an der Tränke am 6. März. Mit dem erzwungenen Wassermangel am 4. und 5. März war aber auch gleichzeitig das Brutgeschäft radikal eingedämmt worden.

eine, die Wasser zur Temperaturregulierung und eine zweite, die Wasser für die Erfordernisse zur Brutaufzucht einträgt. Bei dem zuletzt beschriebenen Versuch war nie Überhitzung gegeben worden, das eingetragene Wasser wurde also einzig und allein zur Brutaufzucht verbraucht. Als der Versuch beendet war, die alte Sammelschar aber noch am Leben war, wurde der Stock einer Überhitzung ausgesetzt; die ehemaligen Wassersammlerinnen stellten sich fast vollzählig am Wassergefäß ein, und ihr Sammeleifer ließ keinen Unterschied erkennen zu früher, wo doch das Wasser ganz anderen Zwecken gedient hatte.

IV. Wie werden die Wassersammlerinnen von dem jeweiligen Wasserbedarf im Stock verständigt?

Die Wassersammlerinnen haben mit der endgültigen Verwendung des eingetragenen Wassers nichts zu tun. Das Wasser, das sie zur Temperaturregulierung eintragen, verspucken sie nicht selbst, und wie schon erwähnt (S. 406), brauchen sie nicht einmal mit der überhitzten Zone in Berührung zu kommen, um immer wieder zum Wassereintragen angespornt zu werden; auch das Wasser, das sie für die übrigen Bedürfnisse eintragen, dient nicht etwa dazu, ihren eigenen Durst zu löschen; es sind die Brutammen, die es zur Futtersaftbereitung brauchen.

So schwierig mir das Problem, wie denn nun die Wassersammlerinnen von einem auftretenden Wassermangel informiert werden, schien, so einfach wurde es von den Bienen gelöst: *Eine Wassersammlerin richtet ihre Tätigkeit einzig und allein darnach, wie rasch ihr von den Stockbienen das eingetragene Wasser abgenommen wird*; wird es sehr rasch und stürmisch abgenommen, dann ist dies für sie das Signal, daß akuter Wassermangel besteht, und sie wird mit höchstem Eifer das Sammeln fortsetzen; wird ihr das gesammelte Wasser hingegen nur sehr lässig und widerstrebend abgenommen, dann ist dies gleichbedeutend mit der Nachricht: „Wasserbedarf gedeckt“, und die Sammlerin wird ihre Tätigkeit einstellen.

Man kann tatsächlich die „Abgabezeit“, d. h. die Zeit, die vergeht, vom Eintreffen der Sammlerin am Flugloch, bis zu dem Moment, wo eben die Honigblase geleert ist, als sicheren und objektiven Maßstab für das weitere Verhalten der Wasserträgerin nehmen. Nimmt man mit der Stoppuhr diese Abgabezeiten ab¹, dann kann man folgende Gesetzmäßigkeit beobachten: Ist die Abgabe innerhalb 2 min beendet, dann wird das Sammeln unverzüglich und ohne Unterbrechung fortgesetzt; bei Abgabezeiten zwischen 2 und 3 min wird zwar auch noch weitergesammelt, aber die betreffende Biene bleibt zwischendurch auch einmal für kürzere Zeit untätig im Stock; man merkt, der Sammeleifer hat erheblich nachgelassen. Mit noch längeren Abgabezeiten werden die

¹ Die Abgabezeit wurde in folgender Weise bestimmt: In dem Augenblick, wo die markierte Sammlerin innen am Flugloch erschien, wurde die Stoppuhr in Gang gesetzt; wenn die Abgabe dann beendet war, wurde abgestoppt. Sehr zustatten kam mir dabei, daß die Sammelbienen durch ein ganz charakteristisches Verhalten anzeigen, wann die Honigblase völlig geleert ist: sie putzen sich sofort den Rüssel und strecken diesen dann bettelnd einer anderen Biene entgegen, um von dieser Reiseproviant zu bekommen. Es kommt nun vor, daß die Sammlerinnen ihre Abgabe unterbrechen, um einen Tanz aufzuführen. In einem solchen Fall wurde der Tanz eigens zwischengestoppt und die Zeit von der gesamten Abgabezeit abgerechnet. Ich habe aber die Bedingungen so gestellt, daß der Tanz in der Regel erst nach vollendeter Abgabe erfolgte. War dies der Fall, dann wurde das Ende der Abgabe nur durch ein ganz flüchtiges Rüsselputzen angezeigt, es folgte der Tanz und dann erst das bettelnde Rüsselstrecken.

Sammelpausen immer länger und wenn die Biene nach 10 min — es sind dies grobe Mittelwerte — ihr eingebrachtes Wasser immer noch nicht losgebracht hat, dann wird das Sammeln ganz eingestellt.

Besonders wichtig scheint mir, daß auch die *Tanzlust* sich nach diesen Abgabezeiten richtet. Die Werbetänze der Sammelbienen sind ja ein äußerst wirksames Mittel, um den Verkehr am Futterplatz bzw. an der Tränke schlagartig zu verstärken. Damit nun eine Wassersammlerin zum Tanzen veranlaßt wird, muß die Abgabe schon sehr

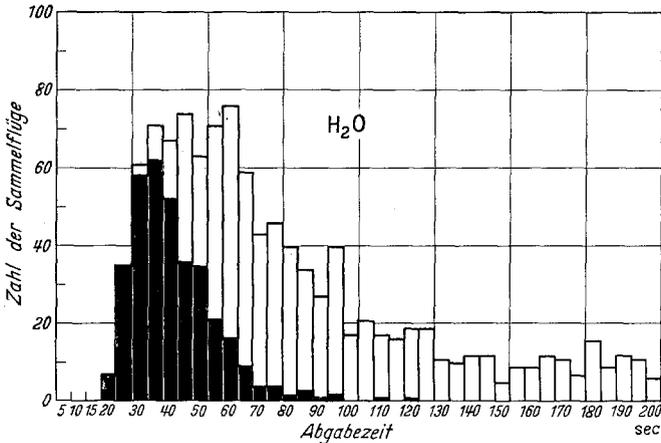


Abb. 14. Beziehungen zwischen Abgabezeit und Tanzlust der Wassersammler: Leere Säulen: Sammelflüge ohne Tanz; schwarz ausgefüllte Anteile: Sammelflüge, denen im Stock ein Tanz folgte. Nur bei kurzen Abgabezeiten wird die Wassersammlerin zum Tanzen veranlaßt. Es wurden auch insgesamt 160 Werte über 200 sec gewonnen, die einzeln verstreut zwischen 200—600 sec und darüber lagen. Niemals wurde dabei ein Tanz beobachtet; diese letzteren Werte sind in der Abbildung nicht eingetragen.

rasch und stürmisch erfolgen. Dies läßt sich an Hand der Abb. 14 erkennen.

Es wurden hierbei zu verschiedensten Zeiten und bei Völkern mit verschiedener Stockverfassung die Abgabezeiten bestimmt; gleichzeitig wurde nach jedem Sammelflug vermerkt, ob die Wassersammlerin getanzt hatte oder nicht. Man sieht, daß nach Abgabezeiten, die unter 40 sec liegen, so gut wie immer getanzt wird, und daß mit längerer Abgabedauer die Tänze immer seltener werden. Bei Abgabezeiten über 2 min war überhaupt kein Tanz mehr beobachtet worden. Daß bei den längeren Abgabezeiten insgesamt viel weniger Werte eingetragen sind, liegt in der Natur der Sache begründet: es lassen da, wie oben erwähnt, nicht nur die Tänze nach, sondern auch der Sammeleifer, und es werden längere Ruhepausen eingeschaltet. Der Beobachter muß sich dann so lange gedulden, bis die Biene endlich wieder zu einem neuen Sammelflug startet.

Die Abgabezeit allein gibt nur ein recht grobes und nüchternes Bild davon, ob von den Abnehmerinnen im Stock das eingebrachte Wasser hochbegehrt oder unwillkommen ist. Bei großem Wassermangel sieht man, wie die Wassersammlerin schon am Flugloch von 2 oder 3 Abnehmerinnen erwartet wird, die ihr dann gierig das Wasser abnehmen; dabei betrillern sie sich gegenseitig sehr lebhaft die Fühler. Besteht nur mäßiger Wasserbedarf, dann findet sich bestenfalls eine einzige Abnehmerin am Flugloch oder die Sammelbiene muß gar einige Zeit auf der Wabe herumwandern, bis sie nach mehreren vergeblichen Anbieten ihr Wasser unter lässigem Fühlerbetrillern abgenommen bekommt. Ist der Wasserbedarf vollständig gedeckt, dann wird die Sammelbiene immer und immer wieder vergeblich ihre Futterrinne anbieten, da und dort wird eine Stockbiene daraus kosten, aber gleich den Rüssel unter Putzbewegungen einziehen und sich davonmachen; so können viele Minuten vergehen, bis endlich der Honigmagen geleert ist. Es mag sein, daß sich die Sammelbiene weniger nach der genauen Abgabezeit, als eben nach diesem gierigen bzw. ablehnenden Verhalten der Abnehmerinnen richtet und ihren Sammeleifer davon abhängig macht.

Es hat sich herausgestellt, daß die genannten Beziehungen zwischen Abnahmezeit und Sammeleifer *allgemeinere Bedeutung im Bienenstaat haben*. Sie gelten nicht nur für die Wassersammler, sondern in gleicher Weise auch für die Nektarbiene.

Nun ist aber bekannt, daß der Sammeleifer und die Tanzlust der Nektarsammlerinnen in erster Linie *von dem Süßgeschmack und der leichten Gewinnbarkeit des Futters* abhängig ist (v. FRISCH 1942). Dies ist richtig, gilt jedoch nur *relativ*. Eine $\frac{1}{2}$ molare Zuckerlösung z. B. wird im Mai bei guter Tracht keine Tänze auslösen und wird nur träge eingesammelt werden, während sie im September, wenn die natürlichen Trachtquellen versiegt sind, die Sammlerinnen immerfort zum Tanzen veranlassen wird (LINDAUER 1948). Wir müssen uns auch hier die Frage vorlegen, wie denn die Sammlerinnen, die immer nur an meinem Futtertischchen verkehrten, Bescheid darüber erhalten konnten, ob es draußen auf den Feldern und Wiesen viel oder wenig zu holen gab. Diese Benachrichtigung erfolgt wiederum in einfachster Weise über die Abnehmerinnen: im Frühjahr, wo zahlreiche und hochwertigste Nektarquellen der Zuckerlösung am künstlichen Futterplatz Konkurrenz machen, finden unsere Zuckerwassersammlerinnen nur ablehnendes Verhalten bei den Stockbienen; im Herbst jedoch können sie auch mit einer minderwertigen $\frac{1}{2}$ molaren Lösung noch eine geschätzte Aufwartung machen.

Wenn nun die Tanzlust der Nektarbiene sich ebenfalls nach der Abnahmezeit richtet, dann wäre zum mindesten zu erwarten gewesen, daß Nektarsammler auch noch bei *längeren Abnahmezeiten* zum Tanzen

veranlaßt werden als dies bei Wassersammlern der Fall ist. Die Abb. 15 a bis d zeigen jedoch völlige Übereinstimmung mit den Werten von Abb. 14; den Bienen wurden die 4 angeführten Zuckerlösungen 2 mol, 1 mol, $\frac{1}{2}$ mol und $\frac{1}{4}$ mol zu verschiedenen Jahreszeiten angeboten;

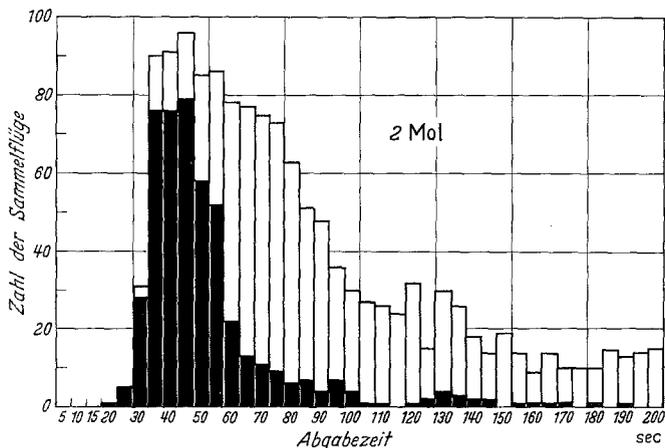


Abb. 15 a.

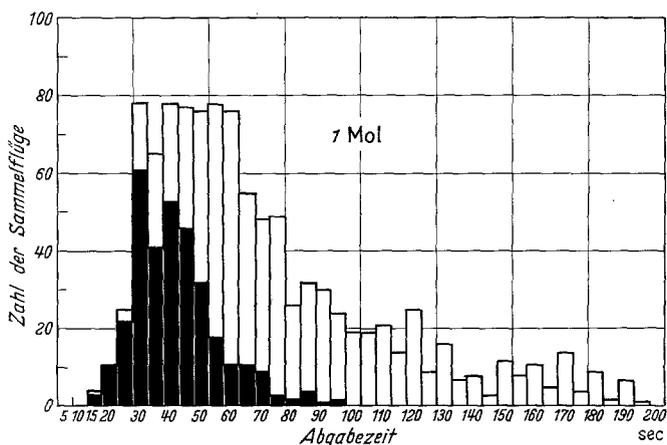


Abb. 15 b.

man kann bestenfalls bei der 2 molaren Lösung erkennen, daß einzelne Sammlerinnen auch noch bei etwas längeren Abnahmezeiten als die Wassersammlerinnen getanzt haben, doch dies sind Ausnahmen. Die meisten Tänze finden wir genau so wie bei Wasser und den niederen Konzentrationsstufen bei Abnahmezeiten unterhalb 60 sec.

Bei einem Vergleich der Abb. 14 und 15 muß man zu einem weiteren sehr tiefgreifenden Schluß kommen: Es gibt offenbar Situationen in

einem Bienenstaat, wo eine dünnere Zuckerlösung mehr begehrt ist als eine konzentrierte, ja wo sogar Wasser einer Zuckerlösung vorgezogen wird. Ich konnte bei 2 molarer Zuckerwasserfütterung ohne Schwie-

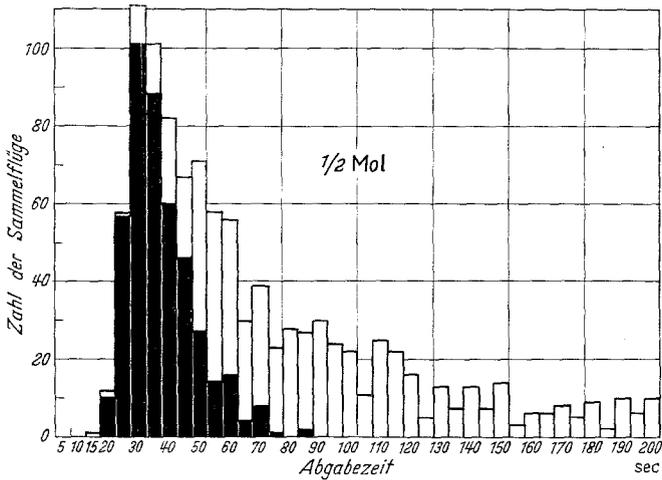


Abb. 15 c.

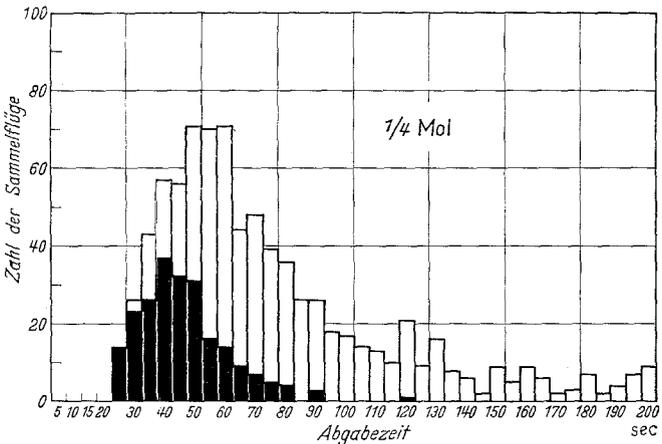


Abb. 15 d.

Abb. 15 a—d. Beziehungen zwischen Abgabezeit und Tanzlust bei Nektarsammlern. Erklärung wie Abb. 14. Auch bei Nektarsammlern wird ein Tanz nur bei kurzen Abgabezeiten ausgelöst. Auch in diesen Abbildungen sind die verstreuten Werte über 200 sec (insgesamt 406) nicht eingetragen; es war hierbei nie ein Tanz verzeichnet worden.

rigkeit genau so viele Abnahmezeiten über 2 min erhalten wie bei Wasser, d. h. nichts anderes, als daß unter den von mir gestellten Bedingungen einmal Zuckerwasser, ein andermal Wasser sehr widerstrebend abgenommen wurde — dies deshalb, weil eben im Stock

anderes dringender gebraucht wurde; ebenso gab es Situationen, wo im einen Fall nur konzentriertes Zuckerwasser gute Abnahme fand, im anderen hingegen nur Wasser.

Bisher war den Sammlerinnen immer eine bestimmte Zuckerlösung bzw. Wasser *allein* vorgesetzt worden. Je nach dem Verhalten der Abnehmerinnen wurde dieses Futter dann entweder sehr eifrig oder sehr träge eingesammelt. Was würde aber geschehen, wenn verschieden konzentrierte Zuckerlösungen bzw. Wasser und Zuckerwasser *neben-*

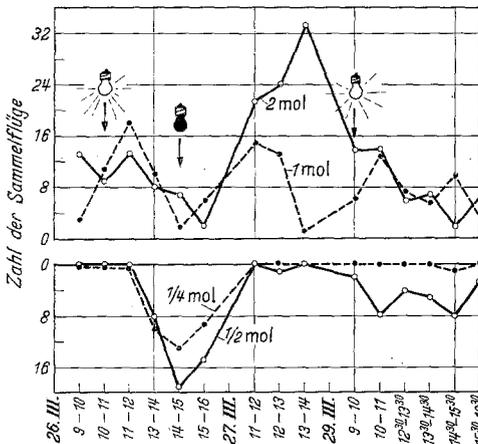


Abb. 16. Vier verschiedene Futtergefäße mit 2 mol, 1 mol, $\frac{1}{2}$ mol und $\frac{1}{4}$ mol Saccharoselösung standen den Sammelbienen zur Wahl. Wurde Wassermangel durch Überhitzung (helle Lampe) hervorgerufen, dann wurde mehr und mehr die verdünnte Zuckerlösung bevorzugt. War die Überhitzung beendet (schwarze Lampe), dann ließ das Interesse für die niederen Konzentrationen nach, es wurde schließlich nur noch die 2molare Lösung gesammelt (27. März 13.00—14.00 Uhr).

einander auf dem Futtertisch ständen und ich würde eine solche Situation herstellen, daß die Abnehmerinnen im Stock nur verdünntes Zuckerwasser bzw. reines Wasser gierig annehmen und die 2molare Lösung verschmähen würden? Wir brauchen wohl nicht zu bezweifeln, daß einer Biene süßes Zuckerwasser besser schmeckt als verdünntes oder als Wasser. Würden die Sammelbienen dem Wohlgeschmack des Futters oder dem Verhalten der Abnehmerinnen, d. h. den *sozialen Erfordernissen* den Vorrang geben?

1. Versuch: *Ich stellte einer Sammelschar Zuckerlösungen in verschiedener Kon-*

zentration zur Wahl. Dabei setzte ich das Versuchsvolk zweimal einer Überhitzung aus. Unter normalen Verhältnissen könnte man eine Sammelbiene niemals dazu bringen, wahlweise von einer höheren auf eine niedrigere Zuckerlösung überzugehen. Wenn durch eine Überhitzung aber Wassermangel im Stock hervorgerufen wird, dann wird die wäßrige Lösung der konzentrierten vorgezogen (Abb. 16).

2. Versuch: In einem anderen Fall, wo durch zweitägiges Versperren der Tränke ebenfalls sehr starker Wassermangel hervorgerufen worden war (vgl. Abb. 13 und S. 417), wurde am Futtertisch *Wasser und 2 molares Zuckerwasser* zur Wahl gestellt (Abb. 17). Solange der Wasserbedarf nicht gedeckt war, wurde entschieden das Wassergefäß dem Zuckerwasser vorgezogen und im Stock tanzten die Wassersammler öfter und lebhafter als die Bienen, die Zuckerwasser eingetragen hatten (Abb. 18).

Es wäre interessant zu wissen, was eine einzelne Biene bei einem derartigen Wahlversuch subjektiv empfindet. Es steht da auf der einen Seite die zweifellos wohlschmeckende konzentrierte Zuckerlösung und

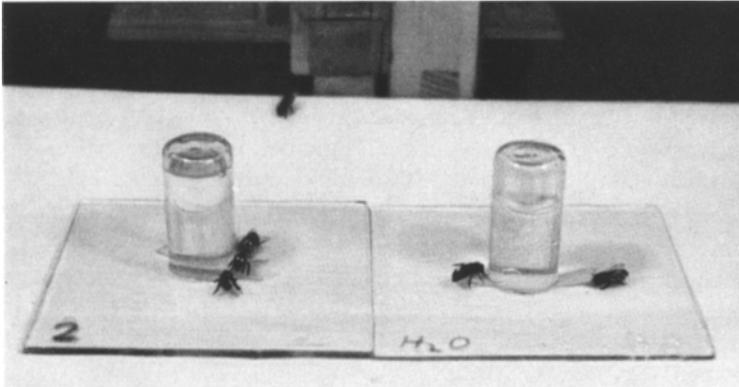


Abb. 17. Versuchsanordnung beim Wahlversuch: 2 mol Zuckerlösung/Wasser. Um eine evtl. Ortsdressur auszuschalten, wurden die beiden Futtergefäße alle 3—5 min gegeneinander ausgewechselt.

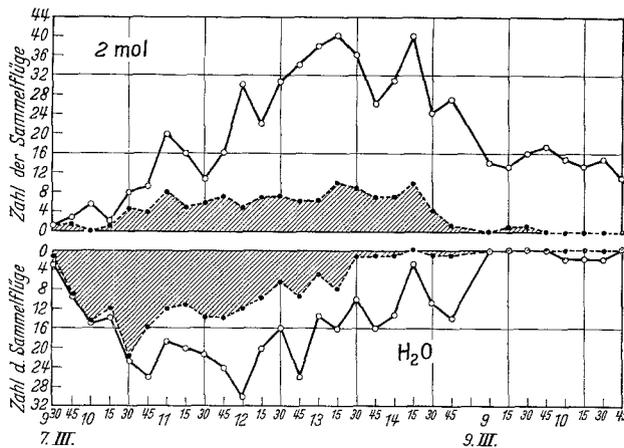


Abb. 18. Nachdem durch 2tägiges Versperren der Tränke im Stock akuter Wassermangel eingetreten war, wurde den Sammlerinnen 2 molares Zuckerwasser und reines Brunnenwasser zur Wahl geboten. Die ausgezogene Kurve gibt die Zahl der Sammelflüge an, die gestrichelte Kurve jene der Tänze im Stock. Zu Beginn des Versuches wurde das Zuckerwassergefäß fast vollkommen ignoriert, während am Wasser starker Verkehr herrschte. Die Wassersammler warben zu Anfang auch durch lebhaftes Tanzen Neulinge an. Nach wenigen Stunden war jedoch der Wassermangel behoben, der Verkehr am Wasser flaute ab und wechselte auf das Zuckerwasser über.

das nicht gerade einladende Wassergefäß zur Wahl; auf der anderen Seite hat man — wenn man sich vom süßen Zuckerwasser verleiten läßt — das abweisende Verhalten der Abnehmerinnen in Kauf zu nehmen; oder man darf nach einem mit sichtlich innerlichem Wider-

streben aufgenommenen Wassertrunk im Stock eine stürmische Abnahme erwarten. Daß die einzelne Biene hier wirklich in Widerstreit stand, welchem der beiden lockenden Ziele sie nachgehen und welchem der beiden abschreckenden Übel sie ausweichen sollte, das zeigte ihr Verhalten: Immer einmal wurde zwischendurch von der 2 molaren Lösung „genascht“, und wenn dann die Abnahme im Stock sich entsprechend verzögerte, kam die Biene zum Wassergefäß zurück, an dem zunächst nur zögernd genippt, dann aber nach mehrmaligem Rüsselputzen doch herzlich gesaugt wurde. Das individuelle „persönliche“ Verlangen wurde zugunsten der sozialen Erfordernisse zurückgestellt.

Eine letzte Frage bleibt noch zu beantworten: Wenn wir die Abnahmezeit als einen Faktor kennengelernt haben, der maßgebend den Sammeleifer und die Tanzfreudigkeit der Sammelbienen mitbestimmt, dann kann dies nur dann Gültigkeit haben, wenn bereits eine oder mehrere Bienen die Sammeltätigkeit aufgenommen haben. Wodurch wird aber der *allererste Sammelflug* ausgelöst? Die erste Wassersammlerin, die zum erstenmal ausfliegt, kann nicht wie üblich durch die Abnehmerinnen verständigt worden sein.

Ich ging von folgender Annahme aus: Wird Wasser zur Brutaufzucht benötigt, dann werden zunächst die Brutammen den Wassermangel zu spüren bekommen (vgl. S. 409); Pollen und Honig holen sie sich selbst aus den Vorratzzellen, Wasser müssen sie sich aber von anderen Bienen *erbetteln*. Nun weiß man, daß sich die Stockbienen ständig gegenseitig anbetteln (NIXON und RIBBANDS 1952, OHNESORGE-HUMPERDINK 1953). Ich konnte selbst an einer Biene, die ihr ganzes Leben hindurch in Dauerbeobachtungen auf ihre Tätigkeit hin kontrolliert wurde (LINDAUER 1952), dieses Anbetteln und Wieder-Abgeben genau verfolgen. Man ersieht aus Tabelle 3, die lediglich einen Tag herausgreift, daß die betreffende Biene Nr. 107 nicht etwa an bestimmten Tagen nur anbettelte und an anderen nur abgab, sondern Abgabe und Aufnahme wechseln sich ständig ab. Wenn dies alle Bienen in gleicher Weise tun,

Tabelle 3. Nektarabnahme („Betteln“) und Nektarabgabe („Anbieten“) von der Biene Nr. 107 (18. Lebenstag).

Datum	Zeit	„Betteln“ = Nektar- abnahme sec	„Anbieten“ = Nektar- abgabe sec	Datum	Zeit	„Betteln“ = Nektar- abnahme sec	„Anbieten“ = Nektar- abgabe sec
22. 7.	9.15	25		22. 7.	12.07	3	
	9.21		4		12.12	8	
	9.25		11		12.40	3	
	10.05	6			12.47		4
	10.30		3		12.50	1	
	11.14	17			13.35		3
	11.32	8			14.00		2
	11.43		5		16.03		4

dann wird erreicht, daß tagtäglich alle Bienen im Stock annähernd das gleiche Futter in ihrer Honigblase haben. NIXON und RIBBANDS (1952) haben ja auch gezeigt, daß eingetragener Nektar sehr rasch unter die Stockbienen verteilt wird. Kommt nun bei starkem Bruteinsatz einige Tage lang kein Nektar und kein Wasser von außen in den Stock, dann kann der Honigblaseninhalte nur mit dem hochkonzentrierten Honig aus den Vorratzszellen nachgefüllt werden; keine Biene wird schließlich einer bettelnden Brutamme mehr Wasser oder dünnflüssigen Nektar anbieten können, die Brutammen hingegen werden in dieser Not öfter und heftiger solche Bienen anbetteln, die schon für den Außendienst bestimmt sind und dieses fortwährende Anbetteln mag dann eine von ihnen zum Wassersammeln veranlassen. Vielleicht ist es auch weniger das Anbetteln, als eben der hochkonzentrierte Honigblaseninhalte — der sich ja auch bei den Feldbienen ansammeln muß —, was den ersten Ausflug zur Tränke verursacht.

Dies ist freilich zunächst nur eine Annahme, doch ich denke sie durch folgende Untersuchungen stützen zu können. In bestimmten Zeitabständen (im Sommer alle 1—2, im Winter alle 3—4 Wochen) wurde aus 2 Bienenvölkern je eine Gruppe Stockbienen und eine Gruppe Sammelbienen abgefangen und deren Honigblaseninhalte im Abbé-Refraktometer untersucht. Die Stockbienen wurden oben aus dem Futterloch genommen (es war Vorsorge getroffen, daß sie sich nicht vorher noch schnell mit Honig vollsaugen konnten), die Sammelbienen wurden in dem Moment, wo sie eben vom Flugloch aus zu einem neuen Sammelflug starten wollten, abgefangen; diese letzteren hatten in ihrer Honigblase also nicht Nektar, den sie selbst eingesammelt hatten und dessen Konzentration uns nicht interessierte, sondern wir fanden in ihrer Honigblase den Reiseproviant, den sie kurz vorher von einer Stockbiene erhalten haben mußten.

Das Ergebnis der insgesamt 1695 Honigblasenanalysen, das Abb. 19 zusammenfassend bringt, ist in mehrfacher Hinsicht aufschlußreich:

1. Die Konzentration des Honigblaseninhaltes bei Stockbienen („Futterloch“) läuft mit den Werten der Flugbienen („Flugloch“) auffallend parallel¹. Aber nicht nur bei Bienen aus dem gleichen Volk besteht hierin Übereinstimmung, auch die Kurven von Volk A zusammen verglichen mit denen von Volk B verlaufen untereinander gleichsinnig.

¹ Es sind hier lediglich die Mittelwerte für jeden Tag angegeben. Wie nicht anders zu erwarten war, gab es bei einzelnen Bienen recht erhebliche Streuungen zum Normalwert. Es konnte eben sein, daß unter den abgefangenen Bienen eine dabei war, die vor wenigen Minuten erst an einer Honigzelle gesaugt hatte und noch keine Gelegenheit gehabt hatte, zusätzlich von einer anderen Biene Wasser aufzunehmen; desgleichen wurde gelegentlich eine Biene abgefangen, die soeben von einer Wassersammlerin Wasser abgenommen haben mußte und dieses noch nicht weiter verteilt hatte, weil die Analyse fast reines Wasser im Honigmagen anzeigte. Ich habe diese Extremwerte bei der Berechnung des Mittelwertes nicht

Lediglich bei Volk A gibt es im Juni 1952 Unstimmigkeiten. Ich führe dies darauf zurück, daß das Volk am 11. Juni schwärmte.

2. Die Kurven zeigen einen jahreszeitlich gebundenen Verlauf. Im Winter trifft man einen hochkonzentrierten Honigblaseninhalte an (zwi-

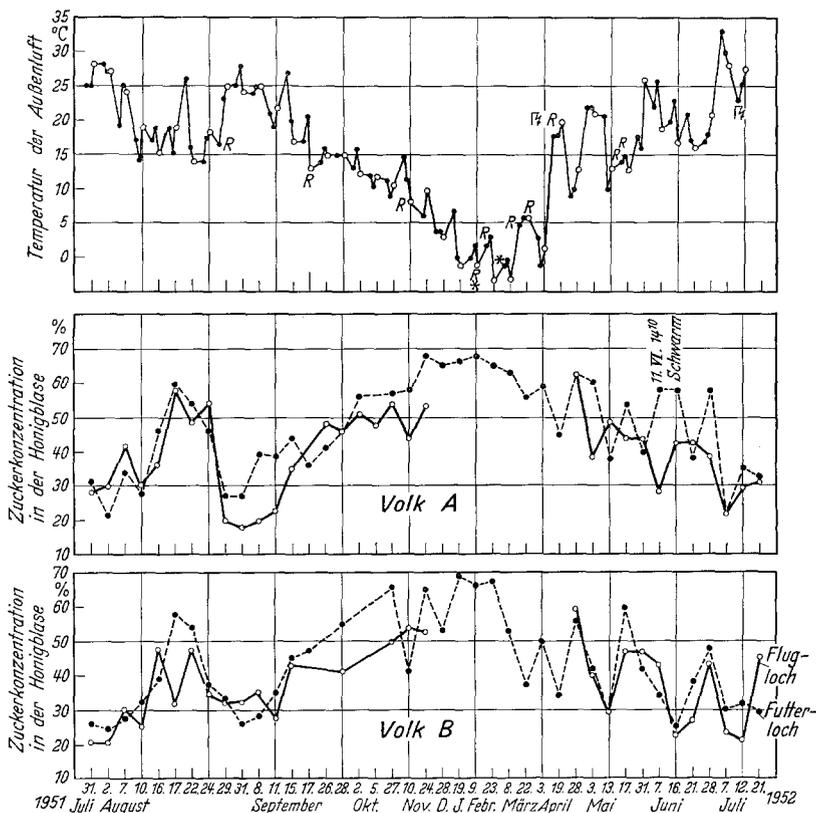


Abb. 19. Abhängigkeit der Konzentration des Honigmageninhaltes von der Jahreszeit und von den Wetterbedingungen im Hinblick darauf, ob den Nektar- und Wassersammlern viel oder wenig Möglichkeit zum Sammeln gegeben war. Gestrichelte Linie: Werte von solchen Bienen, die am Futterloch entnommen worden waren, also zum allergrößten Teil Stockbienen im Innendienst waren; ausgezogene Linie: Bienen, die vor einem Abflug am Flugbrett abgefangen worden waren, also sicherlich in den meisten Fällen Sammeltbienen waren. In den Wintermonaten konnten vom Flugloch keine Bienen abgefangen werden; um die Völker möglichst wenig zu beunruhigen, wurden im Winter die Bienen nur in längeren Zeitabständen abgefangen. In der Temperaturkurve gibt ein Kreis die Mittagstemperatur vom Versuchstag an, die jeweils vor ihm stehenden 2 Punkte zeigen die Mittagstemperatur an den beiden Vortagen an. R = Regen, * = Schnee.

ausgeschieden, sondern eine dadurch bedingte gelegentliche Störung des Kurvenverlaufes in Kauf genommen.

Es sei auch bemerkt, daß viele der abgefangenen Bienen eine leere oder fast leere Honigblase aufwiesen. (Nach SCHREINER 1952 kann nach Aufnahme flüssiger Nahrung die Honigblase bei Flugbienen nach 1—2 Std, bei Jung- und Brutbienen nach 8—18 Std und darüber wieder leer sein.) Sie alle sind hier unberücksichtigt geblieben.

schen 60 und 70% Zuckergehalt), vom Frühjahr bis zum Herbst bewegen sich die Werte mit einzelnen Ausnahmen (s. unten) zwischen 20 und 50%. Am tiefsten fallen die Kurven ab, wenn Hitzeperioden verzeichnet sind, so im Juli 1951 und 1952, sowie Ende August 1951.

3. Was uns besonders interessiert ist die Tatsache, daß an solchen Tagen, wo vorher infolge des kühlen oder regnerischen Wetters keine Möglichkeit zum Nektar- und Wassersammeln gegeben war, die Konzentration des Honigblaseninhaltes sprunghaft ansteigt. Ich greife als Beispiel den 28. April heraus. Von März ab mit der ersten Flugmöglichkeit zeigen die Kurven bereits eine fallende Tendenz, aber am 28. April schnellen alle Werte wieder in die Höhe. Die Wetterkarte verzeichnet vom 22.—29. April einen empfindlichen Kälteeinbruch mit Wind, Regen und Nebel. Es gab nur wenig Flugmöglichkeit; die Folge war: der Honigblaseninhalt der Bienen, die nicht das nötige Wasser beschaffen konnten, wurde mehr und mehr eingedickt. Daß der Wassermangel in diesen Tagen akute Ausmaße angenommen hatte, das zeigte jene Beobachtung am 30. April, die bereits S. 411 erwähnt wurde: beim ersten warmen Sonnenstrahl kamen die Bienen aus allen Völkern unseres Institutsstandes in Massen herausgestürmt, um sich auf das regennasse Gras vor den Stöcken zu stürzen und Wasser einzutragen.

Was nun unsere Frage, wie die *erste* Wassersammlerin zum Ausfliegen veranlaßt wird, betrifft, so ließe sich ein Zusammenhang mit diesen Befunden so herstellen, als natürlich auch diese zukünftige Sammelbiene diesen allgemeinen Wassermangel mit der Zeit zu spüren bekommt; denn auch ihr Honigblaseninhalt wird sich mehr und mehr konzentrieren und wenn dann zusätzlich noch im Stock ein verstärktes gegenseitiges Anbetteln einsetzt — ich glaubte dies in solchen Situationen beobachtet zu haben, aber es lassen sich dazu keine objektiven Zahlenangaben machen —, dann mag die eine oder andere von den erfahrenen Feldbienen dies zum Anlaß eines *spontanen* Ausfluges nehmen.

Auf Grund dieser Vorstellung ließe sich erklären, warum bei über-raschend gesetzten Überhitzungen (S. 395 und Abb. 9a und b) das Wassersammeln immer etwas verspätet einsetzte und noch nachhinkte als die Gefahr wieder vorüber war. Die Wasserspucker und die rüssel-schlagenden Bienen suchen zunächst durch Anbetteln von ihren Genossinnen Wasser zu bekommen. Vorerst müssen sie aber mit dem noch vorhandenen Honigblaseninhalt vorliebnehmen und so kommt es, daß man in solchen Fällen zu Beginn keine Wassertröpfchen in den Zellen abgelagert findet, sondern Nektartröpfchen (Tabelle 1). Es muß auf diese Weise ein rasches allgemeines Eindicken des Honigmageninhaltes erfolgen; bis dann endlich mit der erwähnten Verzögerung die ersten Wassersammler im Stock erscheinen. Ist die Überhitzung vorbei, dann werden die Abnehmerinnen eine Weile weiterhin noch gierig das eingebrachte Wasser abnehmen, denn sämtliche Stockbienen werden nun

noch bestrebt sein, die ursprüngliche Zuckerkonzentration in ihrer Honigblase wieder herzustellen.

Doch hiermit gerate ich schon auf den wankenden Boden der Mutmaßungen. Eine endgültige Antwort auf die Frage, was die erste Wassersammlerin zum ersten Ausflug veranlaßt, kann ich nicht geben und ich sehe augenblicklich auch keine Möglichkeit, da noch weiterzukommen. Warum ist es nur eine oder sind es nur ganz wenige von Hunderten von Sammelbienen, die *spontan* ausfliegen, warum warten die übrigen alle ab, bis sie durch Tänze alarmiert werden? Sie waren am Anfang doch alle der gleichen Situation ausgesetzt! Sind es Bienen mit besonderer Erfahrung oder sind es individuelle Veranlagungen, die jene „Pioniere“ im Bienenstaat auszeichnen?

Zusammenfassung.

1. Auf Überhitzungsgefahr reagieren die Bienen mit folgenden Gegenmaßnahmen: Auseinanderrücken auf den Waben, Fächeln und schließlich Wassereintragen. Das eingebrachte Wasser wird in kleinsten Portionen im Stock innerhalb und außerhalb der Zellen verspuckt, durch gleichzeitiges Fächeln wird die Wasserverdunstung gefördert und damit eine erhebliche Abkühlung geschaffen.

Die Wasserverdunstung wird daneben auch noch durch andere Bienen intensiviert, die unter ständigem Rüsselausschlagen Tröpfchen aus ihrem Munde auswürgen und diese mit dem Rüssel filmartig ausziehen. Es wird der Beweis erbracht, daß dieses „Rüsselschlagen“ nicht nur zum Zweck der Temperaturregulierung, sondern auch zum Nektar-eindicken angewendet wird.

2. Die Arbeitsgänge, die zur Temperaturregulierung bei Überhitzung notwendig sind, werden nach dem bekannten Prinzip der *Arbeitsteilung* ausgeführt. Es bestehen eigene Arbeitsgruppen für das Wassereintragen, das Abnehmen und Verteilen im Stock, für das Wasserspucken und Rüsselschlagen, sowie für das Fächeln. Die einzelnen Gruppen arbeiten harmonisch zusammen; so wird gezeigt, daß ein direkter Zusammenhang besteht zwischen einer Überhitzung und der Tätigkeit der Wassersammler.

3. Es wurde der Wasserbedarf eines isolierten Bienenvolkes vom Frühjahr bis zum Herbst Tag für Tag bestimmt. Dabei ergaben sich folgende Beziehungen:

a) Der Wasserbedarf ist abhängig davon, wieviel *offene Brut* im Stock vorhanden ist. Je mehr Brut, um so höher der Wasserbedarf.

b) Der Wasserbedarf richtet sich ferner nach dem jeweiligen *Nektarangebot*. Er geht bei guter Tracht stark zurück; dies bedeutet, daß in diesem Fall die Bienen ihren Wasserbedarf aus dem eingetragenen — mehr oder weniger wasserhaltigen — Nektar decken.

Sind die Sammelbienen durch Regen oder Kälte mehrere Tage am Nektar- und Wassereinsammeln verhindert, dann gibt es bei der erstbesten Ausflugsmöglichkeit einen verstärkten Ansturm auf die Wassertränke.

c) Steigt die Außentemperatur über 30° C an, dann wird zusätzlich Wasser auch zur Temperaturregulierung benötigt. Von einem Volk, das in Süditalien starker Hitze ausgesetzt war, zählte ich an heißen Tagen durchschnittlich 100 Wassersammlerinnen.

4. Die *Verständigung* der Wassersammlerinnen über den jeweiligen Wasserbedarf erfolgt über jene Bienen, die im Stock das eingebrachte Wasser abnehmen. Erfolgt die Abnahme sehr rasch und gierig, dann wird mit großem Eifer weitergesammelt und es werden auch durch Tänze Neulinge angeworben; wird das Wasser den Sammlerinnen hingegen sehr langsam und widerstrebend abgenommen, dann wird das Sammeln nach und nach eingestellt.

In entsprechendem Sinne angewendet, gilt dieses Prinzip in gleicher Weise auch für die Nektarsammler.

Es wird auch die Frage diskutiert, wodurch wohl die *erste* Wassersammlerin zum allerersten Ausflug veranlaßt wird. Eine Möglichkeit hierfür wird darin gesehen, daß auch Sammelbienen, bevor sie ihre Tätigkeit aufnehmen, einen auftretenden Wassermangel zu spüren bekommen: die Stockbienen tauschen durch gegenseitiges Anbetteln und Abgeben ihren Honigblaseninhalte ständig untereinander aus und Wassermangel macht sich dann so geltend, daß sämtliche Bienen nur noch hochkonzentrierten Honigmageninhalt besitzen.

Literatur.

ALFONSUS, E. C.: Die Verwertung kleiner Zuckerkrystalle durch die Honigbiene. Arch. Bienenkunde 18 (1937). — ALTMANN, G.: Hormonale Regelung des Wasserhaushaltes der Honigbiene. Z. Bienenforsch. 2 (1953). — ARMBRUSTER, L.: Versuche zum Wasserhaushalt und zur Honigbereitung im Bienenvolk. Arch. Bienenkunde 9 (1928). — BACHMETJEW, P.: Über die Temperatur der Insekten nach Beobachtungen in Bulgarien. Z. Zool. 66 (1899). — BEUTLER, R.: Über den Blutzucker der Bienen. Z. vergl. Physiol. 24 (1936). — Zeit und Raum im Leben der Sammelbiene. Naturwiss. 37 (1950). — BLUNCK, H.: Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago. 2. Teil. Die Metamorphose. Z. wiss. Zool. 121 (1923). — BÜDEL, A.: Der Wasserdampfhaushalt im Bienenstock. Z. vergl. Physiol. 31 (1948). — Die Sommerhitze und die Temperatur in der Beute. Leipz. Bienenztg 1949. — Der Lebenslauf einer Wabe. Imkerfreund 7 (1952). — BUTLER, C. G.: The choice of drinking water by the honeybee. J. of Exper. Biol. 17 (1940). — CHADWICK, C. P.: Ventilation. Amer. Bee J. 62 (1922). — CRANE, E.: The effect of spring feeding on the development of the honeybee colonies. Bee World 31 (1950). — DOOLITTLE, G. M.: Various matters. Gleanings Bee Cult. 4 (1876). — FRISCH, K. v.: Die Werbetänze der Bienen und ihre Auslösung. Naturwiss. 30 (1942). — GALLUP, E.: Evaporating nectar. Amer. Bee J. 3 (1868). — GAUHE, A.: Über ein glukoseoxydierendes Enzym in der Pharynxdrüse der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. 28 (1941). — GEBHARDT, K.: Lokalisatorischer Nachweis von Thermorezeptoren bei *Doreus parallelipedus* und *Pyrhocoris apterus*. Experientia (Basel) 7 (1951). — GENDOT, G.: Eau necessaire aux abeilles. L'Apiculteur 51 (1907). — GÖSSWALD, K.: Über den Einfluß von verschiedener Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäußerungen der Ameisen. Z. wiss. Zool. 154 (1941). — GÖTZE, G.: Bientemperaturen. Arch. Bienenkunde 7 (1926). — HERAN, H.: Untersuchungen über den Temperatursinn der Honigbiene unter besonderer Berücksichtigung

sichtigung der Wahrnehmung strahlender Wärme. Z. vergl. Physiol. **34** (1952). — HERTEB, K.: Temperaturoptimum und rel. Luftfeuchtigkeit bei *Formica rufa* L. Z. vergl. Physiol. **2** (1925). — HERTZ, M.: Eine Bienendressur auf Wasser. Z. vergl. Physiol. **21** (1935). — HESS, W. R.: Temperaturregelung im Bienenvolk. Z. vergl. Physiol. **4** (1926). — HIMMER, A.: Körpertemperaturmessungen an Bienen und anderen Insekten. Erl. Jb. Bienenkde **3** (1925). — Der soziale Wärmehaushalt der Honigbiene. I. Die Wärme im nicht brütenden Wintervolk. Erl. Jb. Bienenkde **4** (1926). — Der soziale Wärmehaushalt der Honigbiene. II. Die Wärme der Bienenbrut. Erl. Jb. Bienenkde **5** (1927). — Ein Beitrag zur Kenntnis des Wärmehaushaltes im Nestbau sozialer Hautflügler. Z. vergl. Physiol. **5** (1927). — HOCHRAINER, H.: Der Wassergehalt bei Insekten und die Faktoren, die denselben bestimmen. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **60** (1942). — JEBSEN, W.: Das Bienenleben in Zahlen. Arch. Bienenkde **29** (1952). — KALABUCHOW, N. J.: Beiträge zur Kenntnis der Kältestarre (Winterschlaf und Anabiose) bei der Biene (*Apis mell.*) Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **53** (1933/34). — KOIDSUMI, K.: Experimentelle Studien über die Transpiration und den Wärmehaushalt bei Insekten. I.—XII. Mitt. Mem. Fac. Sci. Agri. Taihoku Imp. Univ. **12** (1934). — KÜHNELT, W.: Beiträge zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Insekten. 7. Int. Kongr. Ent., Bd. 2. 1939. — LINDAUER, M.: Über die Einwirkung von Duft- und Geschmacksstoffen sowie anderer Faktoren auf die Tänze der Bienen. Z. vergl. Physiol. **31** (1948). — Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. **34** (1952). — LOTHMAR, R.: Gewichtsbestimmungen bei gesunden und nosekrankten Bienen. Ein Beitrag zum Problem des Stoffwechsels und Wasserhaushaltes. Z. vergl. Physiol. **33** (1951). — MORGENTHALER, O.: Was ist der Segelhalter? 2. Bienenforsch. **2** (1953). — NECHELES, H.: Über Wärmeregulation bei wechselwarmen Tieren. Pflügers Arch. **204** (1924). — NIXON, H. L., C. R. RIBBANDS: Food transmission within the honeybee community. Proc. Roy. Soc. B. **140** (1952). — OHNESORGE-HUMPERDINK, J.: Beobachtungen an Kopfdrüsen der Honigbiene. Naturwiss. **40** (1953). — OLSSON, N.: Spezifische Wärme von Honig und von Ersatzfutter für Bienen. Bitidningen **5** (1951). — PARK, O. W.: Behavior of water-carriers. Amer. Bee J. **63** (1923). — Water stored by bees. Amer. Bee J. **63** (1923). — The storing and ripening of honey by the honeybee. Rep. St. Ap. Jowa, 1923. — How bees remove water from nectar. Rep. St. Ap. Jowa, 1927. — Activities of honey-bees. Aus: „The Hive and the Honey-Bee“ by R. A. Grout. Hamilton 1949. — PARKS, H. B.: Water storage by bees. Rep. St. Ap. Jowa, 1928. — PASEDADACH-POEVERLEIN, K.: Über das „Spritzen“ der Bienen und über die Konzentrationsänderung ihres Honigblaseninhaltes. Z. vergl. Physiol. **28** (1941). — PFLUGFELDER, O.: Entwicklungsphysiologie der Insekten. Leipzig 1952. — PLANTA, H. v.: Über den Futtersaft der Bienen. Z. physiol. Chem. **12** u. **13** (1888/89). — RATZ, A.: Die Innenstocktränke im Frühjahr. Dtsch. Bienenztg **37** (1929). — RHEIN, W. v.: Über die Ernährung der Drohnenmaden. Z. Bienenforsch. **1** (1951). — SCHREINER, TH.: Über den Nahrungstransport im Darm der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **34** (1952). — SMALL, A. V.: Water in cells. Amer. Bee J. **62** (1922). — STERNER, A.: Über den sozialen Wärmehaushalt der Waldameise (*Formica rufa* var. *rufoprat. Fov.*) Z. vergl. Physiol. **2** (1924). — Temperaturuntersuchungen in Ameisennestern mit Erdkuppeln, im Nest von *Formica exsecta* Nyl. und in Nestern unter Steinen. Z. vergl. Physiol. **9** (1929). — Die Temperaturregulierung im Nest der Feldwespe (*Polistes gallica* var. *biglumis* L.). Z. vergl. Physiol. **11** (1930). — STRELNIKOW, I. D.: Muscular heat production, solar radiation and the ecology of high mountain diurnal insects. Zool. Z. **19** (1940). — WEYRAUCH, W.: Das Verhalten sozialer Wespen bei Nestüberhitzung. Z. vergl. Physiol. **23** (1936). — WIGGLESWORTH, V. B.: Water relations of insects. Experientia (Basel) **2** (1946).