

## ÜBER DIE PROTEINE DER HYPOPHARYNXDRÜSE DER BIENENARBEITERIN

II. — ELEKTROPHORETISCHE UNTERSUCHUNG DER SEKRETPROTEINE BEI  
SCHWARMBIENEN UND ARBEITERINNEN AUS BRUTSCHWACHEN VÖLKERN <sup>(1)</sup>

K. HALBERSTADT

*Landesanstalt für Bienenkunde, Stuttgart-Hohenheim (Allemagne)*

### SOMMAIRE

L'auteur étudie par électrophorèse les sécrétions protéiques des glandes hypopharyngiennes d'ouvrières d'abeilles provenant d'essaims ou de colonies pauvres en couvain. Les abeilles d'essaim ont généralement un spectre de protéines qui correspond à celui des abeilles d'hiver. Les abeilles provenant de colonies pauvres en couvain occupent sous ce rapport une situation intermédiaire entre les abeilles d'été et celles d'hiver.

### EINFÜHRUNG

Wie in einer vorausgehenden Veröffentlichung gezeigt wurde, verändert sich das Elektropherogramm der Hypopharynxdrüse der Bienenarbeiterin mit dem Alter. Stock- und Flugbienen besitzen ein bestimmtes Proteinbild. Der Entwicklungsprozess dauert in einem harmonischen, optimal mit Larven versehenen Volk im Durchschnitt 28 Tage. Der Wechsel von der Sekretion ammenbienenspezifischer zu flugbienenspezifischen Proteinen erfolgt am 10-12 Tag. Nach dem 28 Tag sind elektrophoretisch keine Veränderungen mehr nachweisbar (HALBERSTADT, 1966).

Die Lebensdauer einer Bienenarbeiterin ist davon abhängig, ob und in welchem Alter sie Larven mit Futtersaft versorgt (MAURIZIO, 1961). Sie umfasst im Winter mehrere Monate. Der physiologische Alterungsprozess setzt erst im Frühjahr mit dem Erscheinen der Brut ein. Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass die Honigbiene im Winter ein hormonal gesteuertes Diapausestadium durchläuft (NOVAK, 1966). Es ist aber offenkundig, dass erst die Tätigkeit als Brutpflegerin den Anstoß zur weiteren Entwicklung der Bienenarbeiterin gibt (MAURIZIO, 1954; FREE und SPENCER-BOOTH, 1959). Übereinstimmend hiermit entsprechen sich die Elektropherogramme der Hypopharynxdrüsen von Winterbienen und von Arbeiterinnen,

<sup>(1)</sup> La première partie de ce travail a paru dans *Ann. Abeille*, 1966, **9**, p. 153-163.

die ohne Brut aufgezogen wurden (HALBERSTADT, 1966). Die Hypopharynxdrüse selbst bleibt infolge der Anwesenheit des Larvenfutters im Sekretkanal maximal entwickelt und degeneriert nicht. Winterbienen sind demnach in ihrer Entwicklung gehemmt. Sie stellen einen Speicher dar, in dem die verschiedenen Potenzen der Arbeiterinnen für die Entwicklung des Volkes im Frühjahr ruhen (MAURIZIO, 1961).

Ausgehend von diesen Kenntnissen lag eine elektrophoretische Untersuchung von Schwarmbienen besonders nahe. In der Schwarmphase herrscht ein ausgeprägter Mangel an offener Brut. Die Anzahl der Stockbienen nimmt gegenüber den Larven ausserordentlich zu (JEFFREE, 1955; BUTLER, 1957; SIMPSON, 1957; ALLEN, 1965). Es war zu erwarten, dass dies Rückwirkungen auf die Proteinsekretion der Hypopharynxdrüsen der schwärmenden Bienen hat. Da in brutschwachen Völkern ebenfalls ein Überschuss an pflegebereiten Bienen vorliegen kann, wurden diese in die Untersuchung mit einbezogen.

Die Untersuchung der Hypopharynxdrüsenproteine von Schwarmbienen ist auch aus einem weiteren Grund von Interesse. GERSTUNG (1921) hat die Theorie aufgestellt, dass zwischen dem durch das Überhandnehmen der Pflegebienen hervorgerufenen « Stau » des Futtersafts und der Entstehung von Vermehrungsschwärmen ein Zusammenhang besteht. Der von der Brut nicht benötigte Überschuss an Futtersaft und insbesondere der darin enthaltenen Proteine sollte die Bienen zur Aufzucht von jungen Königinnen und damit zum Schwärmen veranlassen. Nach der Theorie von DEMUTH (1922) ist der schwarmauslösende Faktor nicht der Futtersaftüberschuss selbst, wohl aber der fehlende Kontakt der Arbeiterinnen mit der Brut. Beiden Ansichten ist widersprochen worden. Ein Überangebot von Futtersaftspendern gegenüber den Larven scheint nicht in jedem Fall einem Vermehrungsschwarm auszulösen (SIMPSON und RIEDEL, 1963). Auch eine Überfüllung der Beute, die eine Verdrängung der Ammenbienen von den Brutwaben bezweckte, führte nicht notwendig zum Ausschwärmen des Volkes. Ebensowenig liess sich durch Wegnahme der Eier eines Volkes, was zu einem starken Futtersaftüberschuss führt, mit Sicherheit ein Schwarm induzieren (SIMPSON, 1957). Ein Einfluss des Futtersaftes kann dagegen aus der Erfahrungstatsache abgeleitet werden, dass ein Volk, das mit der Anlage von Königinnenzellen begonnen hat, durch Zusetzen von futtersaftverbrauchenden Larven am Schwärmen gehindert wird. Ein direkter Zusammenhang zwischen Futtersaftüberschuss und Schwarmvorbereitungen ist vielleicht auch darin zu sehen, dass die verstärkte Fütterung von Larven die zu Ersatzgeschlechtstieren herangezogen werden sollen, schon vor dem Ausbau ihrer Zellen zu Weiselbechern beginnt (JUNG-HOFFMANN, 1966).

Der Einfluss des Überschusses des Futtersaftes bzw. der Futtersaftproteine auf das Verhalten des Bienenvolks in der Schwarmphase ist somit noch ungeklärt. Dass es in dieser Zeit überhaupt zu einer starken Anreicherung von Proteinen kommt, äussert sich im Wachstum der Ovarien der Arbeiterinnen (TUENIN, 1926), in der Zunahme des Fettkörpers (MAURIZIO, 1954) und auch im Anstieg des Nosema-Infektionsgrades (STECHE, 1961). Die Erscheinungen bei Schwarmbienen gleichen denen bei Bienen aus weisellosten, brutarmen Völkern (MAURIZIO, 1954; DREISCHER, 1956). Insbesondere sind bei den letzteren die Futtersaftdrüsen über einen längeren Zeitraum hypertrophiert. Der experimentelle Nachweis eines Zusammenhangs zwischen der Proteinanreicherung im Bienenvolk und der Unterbrechung des Futtersaftstromes von den Stockbienen zu den Larven fehlte jedoch bis jetzt (BRIAN, 1965).

Die vorliegende Untersuchung basiert daher auf folgender Fragestellung :

1. Ist an Hand der elektrophoretischen Auftrennung der Sekretproteine von Schwarmbienen ein Futtersaftstau im Volk feststellbar?
2. Welche biologische Bedeutung besitzt ein Futtersaftstau für das schwärmende Bienenvolk?

## MATERIAL, UND METHODEN

### 1. Schwarmbienen

Zur Untersuchung von Schwarmbienen wurden fünf Schwärme eingefangen. Vier (15. Mai ; 1. Juni, Vorschwarm ; 24. Juni, Hauptschwarm ; 12. Juli, Hauptschwarm) entstammten Institutsvölkern (*Carnica*-Mischrasse). Ein sehr starker Schwarm (10. Juni) war unbekannter Herkunft (*Carnica-Nigra*-Mischung, Cubitalindex 1,9). Die Bienen wurden mit CO<sub>2</sub> betäubt und in der Tiefkühltruhe bei - 18°C eingefroren. Die Aufbewahrung erfolgte in Schließflaschen mit gefetteten Stopfen. Auf diese Weise konnte Austrocknung in der Kälte verhindert werden. Die elektrophoretische Aufarbeitung nahm das folgende halbe Jahr in Anspruch. Ein Vergleich der Elektropherogramme von frisch getöteten und von 10 Monate tiefgekühlten Bienen ergab keine Unterschiede. Aus jedem Schwarm wurden 200 Bienen untersucht.

### 2. Aufzuchtversuche in Bienenvölkern

Um die Abhängigkeit der Sekretproteinbildung der Pflegebienen von der Brutmenge zu untersuchen wurden 3 Aufzuchtserien angesetzt. Bezüglich der allgemeinen Methodik sei auf HALBERSTADT (1966) verwiesen.

a) Aufzucht in einem brutschwachen Volk. Das Volk besetzte während der Versuchsdauer im Mai 28 Waben. Offene Brut fand sich auf 4 Waben. 500 Jungbienen des Volkes wurden markiert.

b) Aufzucht in einem Volk mit starkem Jungbienenüberschuss. Ein auf 10 Waben eingewintertes Bienenvolk wurde ab November im Flugraum (RENNER, 1955) gehalten. Durch Fütterung mit Eiweisssteig (Nektarpoll mit Fumidil) und Pollen kam die Brutaufzucht gut in Gang. Nach 6 Wochen entnahmen wir 3 Waben mit Brut aller Altersstadien. 2000 im Brutschrank geschlüpfte, markierte Jungbienen wurden in das Volk zurückgebracht. Das Volk selbst besass zu diesem Zeitpunkt noch eine Wabe mit offener Brut.

Bei beiden Versuchen konnte somit mit einem Überschuss an pfllegebereiten Bienen gerechnet werden.

c) Aufzucht in einem harmonischen, brutstarken Volk. Das Volk besetzte während der Versuchsperiode im Mai 10 Waben. 7 Waben enthielten offene Brut. Es wurden 500 Jungbienen des Volkes markiert. Dieser Versuch diente als Kontrolle unter normalen Bedingungen.

Zur elektrophoretischen Untersuchung wurden bei allen Versuchen täglich 10 markierte Arbeiterinnen aus den Völkern herausgefangen. Material, das nicht sofort verarbeitet werden konnte, wurde in gleicher Weise, wie Schwarmbienen eingefroren.

### 3. Aufzuchtversuche in Käfigen. Untersuchung von Winterbienen

Um die verbesserte elektrophoretische Methode (siehe dort) bei Aufzuchtversuchen ohne Brut (HALBERSTADT, 1966) anwenden zu können, wurden diese wiederholt. Als Versuchstiere dienten Jungbienen, die wir in Käfigen hielten. Das Futter bestand aus Honigwasser und Pollen.

Winterbienen wurden im Januar aus der Wintertraube verschiedener Völker gefangen.

Alle zu den Versuchen herangezogenen Bienenvölker gehören überwiegend der *Carnica*-Rasse an.

### 4. Bestimmung des Entwicklungsgrades der Hypopharynxdrüsen von Schwarmbienen

Den Entwicklungsgrad der Hypopharynxdrüsen von Schwarmbienen bestimmten wir in folgender Weise : Pro Schwarm wurden 100 Arbeiterinnen präpariert und der Durchmesser der Acini quer zu den Sekretionskanälen an 5 Stellen der Drüse bestimmt. Die Mittelwerte pro Arbeiterin haben wir in 7 Grössenklassen eingeteilt. Jede Grössenklasse umfasst 0,08 mm.

### 5. Elektrophoresemethode

Zur Auftrennung der Drüsenproteine verwendeten wir die Disc-Elektrophorese (ORNSTEIN und DAVIS, 1962). Einzelheiten hierzu sind bei HALBERSTADT (1966) mitgeteilt. Anstelle der Originalmethode wurde eine Mikromethode ausgearbeitet. Diese erlaubt es die Hypopharynxdrüse einer

einzelnen Bienenarbeiterin unabhängig von ihrem Entwicklungsgrad zu untersuchen. Die Möglichkeit der Einzeluntersuchung war Voraussetzung zum Studium der ihrem Alter nach unbekanntem Schwarmbienem.

Je nach Entwicklungsgrad der Drüse (d.h. Sekretmenge) werden statt der üblichen 5 mm — Glasröhrchen, Röhrchen von 4,1 bzw. 2,5 mm innerer Durchmesser zum Giessen der Acrylamid-säulen verwendet. Die Länge der Röhrchen ist in beiden Fällen 50 mm. Beim Giessen der Gele werden die Röhrchen in der Mitte zwischen 2 mit Schaumstoff beklebten, ausgekehlten Leisten eingeklemmt. Auf diese Weise lässt sich beobachten, ob im unteren Ende Luftblasen hängen bleiben. Das Einbringen der Acrylamidlösungen erfolgt mittels einer Tuberculinspritze. Auf die Spritze ist ein kapillar ausgezogener Polyäthylenschlauch aufgesetzt. Durch Einführen der Kapillare bis zum Boden des Röhrchens lässt sich erreichen, dass die Luft beim Einfüllen entweichen kann. Analysengel (lower gel) und Zwischengel (spacer gel) entsprechen der Originalmethode. Damit das Probengel (upper gel) auch bei höheren Proteinkonzentrationen polymerisiert, wird es nicht wie üblich im Verhältnis 1 : 1, sondern im Verhältnis 2 : 1 mit H<sub>2</sub>O verdünnt. Eine höhere Proteinkonzentration erfordert, dass die UV — Lichtquelle, die die Energie zur Polymerisation des Probengels liefert (Leuchtstoffröhre Osram L 20 W, Universal-Weiss) 3 - 5 mm dicht an das Röhrchen gebracht wird. Bei langen Polymerisationszeiten muss in diesem Fall mit einem Ventilator gekühlt werden. Da hierbei Probengel eintrocknen kann, sollten die Röhrchen oben geschlossen sein. Dies geschieht am besten mit Isolierband. Bei Verwendung von engeren Röhrchen bereitet es Schwierigkeiten, die Übersichtung mit H<sub>2</sub>O der beiden unteren Gele mit der von ORNSTEIN und DAVIS (1962) beschriebenen Pipette vorzunehmen. Wir verwendeten statt dessen eine Polyäthylenkapillare auf einer Injektionsspritze. Die 2,5 mm — Röhrchen sind aus Acrylglasrohr gefertigt. Dies hat den Vorteil, dass sich das Elektropherogramm mit Luftdruck (Injektionsspritze) herausdrücken lässt. Die Beschichtung mit H<sub>2</sub>O ist bei Acrylglas erschwert. Es ist notwendig, dabei die wasser-gefüllte Kanüle mit der Geloberfläche so in Kontakt zu bringen, dass das Gel etwa 0,2 mm kapillar aufgesaugt wird. Bezüglich der Laufstrecke des Bromphenolblaus im Analysengel ist die in Abbildung 1 dargestellte

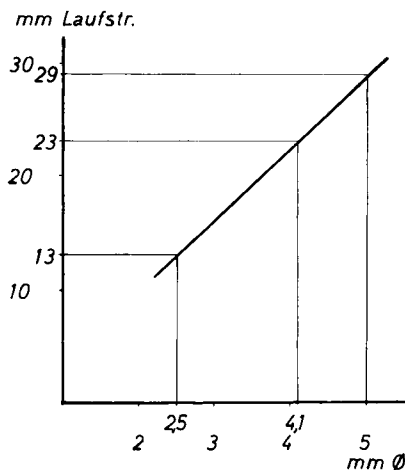


ABB. 1. — Beziehung der optimalen Laufstrecke des Disc-Elektropherogramms zum Gel-Durchmesser

FIG. 1. — Rapport entre l'écoulement optimum de l'électrophorogramme sur disque et le diamètre du gel

Relation zum Säulendurchmesser zu beachten. Bei Überschreitung der optimalen Laufstrecke werden die Fraktionen unscharf. Um bei unterschiedlichen Probenkonzentrationen einen gleichschnellen Lauf aller an einer Elektrophorese beteiligten Analysen zu erreichen, haben wir die Polymerisationszeit der Probengele einheitlich auf 50 mm ausgedehnt. Dadurch wird ein annähernd gleicher Polymerisationsgrad erzielt. Strom und Spannung bei der elektrophoretischen Trennung betragen bei 4,1 mm — Säulen 3,8 mA/100 V, bei 2,5 mm — Säulen 1,9 mA/50 V. Ist ein Faktor stabilisiert, lässt sich der andere durch die Tauchtiefe der Anode im Puffer konstant halten (CHRIST, 1966). Die Versuchstiere wurden, soweit frisch präpariert, mit Essigsäureäthylester abgetötet, die Hypopharynxdrüsen bei Verwendung der 4,1 mm — Säulen in 60 µl und bei Verwendung der 2,5 mm — Säulen in 16,6 µl 0,05 M Tris/HCl - Puffer (pH 6,8) übertragen. Nach Zugabe von 120 µl bzw. 33,2 µl unverdünntes Probengel wurde im Mikrohomogenator homogeniert. Im allgemeinen genügte 1/1 Drüse,

bei gut entwickelten Hypopharynxdrüsen 1/2-1/4 Drüsenast für ein Elektropherogramm. Fixierung und Färbung erfolgte in Essigsäure-Amidoschwarz B. Die Proteinfractionen wurden nach ihrem RF-Wert identifiziert. Der RF-Wert des Bromphenolblaus ist 1,0.

ERGEBNISSE

1. Beobachtung der Futtersaftdrüsen

Bei Sommerbienen besteht während der Aufzucht von Brut eine Übereinstimmung zwischen dem Entwicklungsgrad der Futtersaftdrüsen und der Proteinsekretion (HALBERSTADT, 1966). Daher war es von Interesse zu erfahren, ob auch bei Schwarmbienen ein solcher Zusammenhang zu finden ist. Wie aus Tabelle I ersichtlich

TABELLE I

*Entwicklung der Hypopharynxdrüsen bei den untersuchten Bienenschwärmen.*

Die Tabelle gibt die prozentuale Verteilung auf die Grössenklassen der Drüsenacini an. Der durchschnittliche Entwicklungsgrad der Drüsen ist im Frühjahr niedriger, als im Sommer. I-II : atrophierte Drüsen, III-VII : hypertrophierte Drüsen.

TABLEAU I

*Développement des glandes hypopharyngiennes chez les Abeilles d'essaim étudiées.*

Le tableau donne la répartition en pourcentage des acini des glandes suivant la taille. Le taux moyen de croissance des glandes est plus bas au printemps qu'en été. I-II glandes atrophiées, III-VII glandes hypertrophiées.

Datum des Schwärmens	I	II	III	IV	V	VI	VII
	0,40-0,48 mm	0,48-0,56 mm	0,56-0,64 mm	0,64-0,72 mm	0,72-0,80 mm	0,80-0,88 mm	0,88-0,96 mm
16-5	4	11	53	21	8	2	1
1-6	1	2	13	47	34	3	
10-6	3	11	24	36	22	5	
24-6	3	3	3	11	47	31	2
12-7	1	2	4	7	40	40	5

ist der Anteil der Drüsenentwicklungsstufen bei den untersuchten Schwärmen unterschiedlich. Mit fortschreitender Jahreszeit erreichen die Drüsenacini der Arbeiterinnen ein höheres Volumen. Acini der Klassen I und II können als atrophiert angesehen werden. Mehr oder minder voll entwickelt sind nur Acini der Klassen III-VII. Sie entsprechen etwa dem von MAURIZIO (1954) angegebenen Entwicklungsstadium 3. Demnach besitzen 85-97 p. 100 aller Schwarmbienen hypertrophierte Futtersaftdrüsen. Diese Zahl lässt keine Abhängigkeit von der Jahreszeit erkennen.

Der Vergleich mit den Ergebnissen der elektrophoretischen Untersuchung zeigt, dass das Proteinmuster von voll entwickelten Futtersaftdrüsen von Schwarmbienen nicht mit dem von Ammenbienen übereinstimmt. Wie unter 2) ausgeführt, wurde das ammenbienen-spezifische Proteinspektrum bei Schwarmbienen nicht gefunden. Es besteht keine Korrelation der Elektropherogramme mit dem Hyper-

trophiegrad der Drüsenacini. Es muss daher angenommen werden, dass das Entwicklungsstadium der Acini keinen Rückschluss auf das Alter der schwärmenden Bienen erlaubt. Letzteres ist nur bei dem kleinen Anteil von Arbeiterinnen möglich, die atrophiierte Drüsen haben. Sie besitzen das Sekretelktrophogramm von Flugbienen.

Eine Übereinstimmung zwischen Entwicklungszustand der Futtersaftdrüsen und Proteinsekretion ist somit bei Schwarmbienen nur bei einer groben Unterscheidung zwischen atrophiierten und hypertrophiierten Drüsen festzustellen.

## 2. Das Elektrophogramm der Hypopharynxdrüsen von Schwarmbienen.

Die elektrophoretische Auftrennung des Hypopharynxdrüsen-Sekrets von Schwarmbienen liefert 2 Typen von Elektrophogrammen. Typ 1 stammt von voll entwickelten Futtersaftdrüsen. Elektrophogramme dieses Typs zeichnen sich durch stark gefärbte Fraktionen aus. Sie enthalten in der Regel 9 Banden, die mit Ausnahme der Fraktionen 5, 6 und 7 dünne scharfe Zonen bilden. Die Fraktionen 5, 6 und 7 sind meist 1-3 mm breit und weniger scharf begrenzt. Die Proteinbanden 4, 5 und 6 trennen sich häufig, besonders bei geringer Stoffmenge in 2-3 Unterfraktionen auf (Abb. 2). Charakteristisch ist die starke Ausprägung der Fraktion 5 gleich-

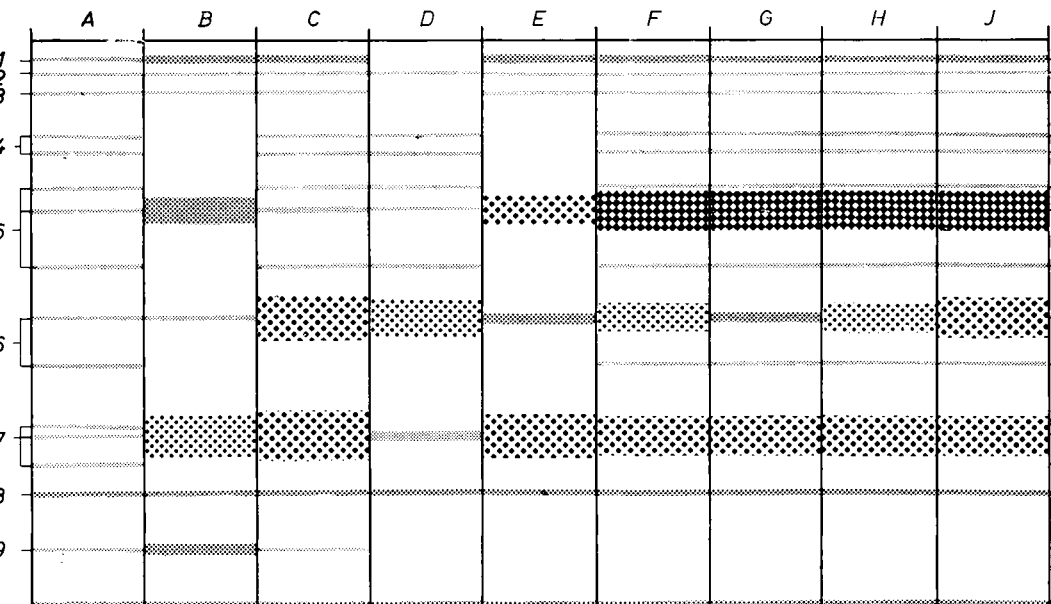


ABB. 2. — Elektrophogramme von A :

Jungbienen, B : Ammenbienen (9 Tage), C : Flugbienen (15 Tage), D : Flugbienen (25 Tage), E : Ammenbienen aus brutschwachen Volk (18 Tage), F : Winterbienen, G : Schwarmbienen (Fraktion 6 : Klasse 1), H : Schwarmbienen (Frakt. 6 : Klasse 3), J : Schwarmbienen (Frakt. 6 : Klasse 5), links : Nr. der Fraktion, rechts : RF-Wert.

FIG. 2. — Électrophorégramme de A :

Abeilles jeunes, B : Nourrices (9 jours); C : Butineuses (15 jours); D : Butineuses (25 jours); E : Nourrices provenant d'une colonie pauvre en couvain (18 jours); F : Abeilles d'hiver; G : Abeilles d'essaim (Fraction 6, classe 1); H : Abeilles d'essaim (Fraction 6, classe 3); J : Abeilles d'essaim (Fraction 6, classe 5), à gauche numéro de la fraction, à droite valeur de RF.

zeitig mit wechselnd stark ausgebildeten Fraktionen 6 und 7. Das Elektropherogramm von Schwarmbienen mit hypertrophierten Futtersaftdrüsen entspricht somit keinem Pherogramm der Entwicklungsreihe einer Biene aus der Sommerphase eines harmonischen Volkes, da hier die Fraktionen 5, 6 und 7 niemals in dieser Stärke zur gleichen Zeit vorkommen. Übereinstimmung besteht dagegen mit den Elektropherogrammen von Bienenarbeiterinnen aus der Wintertraube und aus Aufzuchten ohne Brut (Käfig). Elektropherogrammtyp 1 ist bei allen Arbeiterinnen mit hypertrophierten Futtersaftdrüsen im Schwarm zu finden (Tabelle 2). Elektropherogramm-

TABELLE 2

*Stärke von Elektropherogrammfraktion 6 bei den untersuchten Bienenschwärmen.*

Die Tabelle gibt den prozentualen Anteil der Stärkeklassen pro Schwarm an. 1-5 : Proteinmenge Fraktion 6, Hypertrophierte Futtersaftdrüsen (= Elektropherogrammtyp 1), atr : atrophisierte Futtersaftdrüsen (= Elektropherogrammtyp 2); 4,5 und atr. stammen von Flugbienen.

TABLEAU 2

*Force de la fraction 6 de l'électrophorégramme chez les abeilles d'essaim étudiées.*

Le tableau donne le pourcentage de classes fortes par essaim. 1-5 : Fraction 6 de quantité protéique, glandes nourricières hypertrophiées (= type 1 d'électrophorégramme) atr. : glandes nourricières atrophiées (= type 2 d'électrophorégramme); 4,5 et atr. sont des butineuses.

	Datum des Schwärmens						
	1-6		10-6		24-6		12-7
1 ±	21,2		4,0		10,2		27,0
2 +	41,0		28,0		21,7		14,5
3 ++	11,4		31,5		25,0		27,0
4 +++	14,5	} 26,4	6,3	} 36,5	16,7	} 43,1	23,8
5 ++++	8,4		15,6		20,0		4,2
atr.	3,5		14,6		6,4		3,5
							} 31,5

typ 2 ist gekennzeichnet durch die geringe Proteinquantität. Die Banden sind nur schwach gefärbt. Er findet sich bei den restlichen Schwarmteilnehmern. Hiervon sind 3-6 p. 100 durch ihr Proteinspektrum und ebenfalls durch ihre völlig atrophisierten Futtersaftdrüsen als alte Sammelbienen ausgewiesen. Die übrigen durchschnittlich 7-10 p. 100 haben ein Spektrum, das dem Übergang von der Brutpflegenden Ammenbiene zur etwa 20 Tage alten Flugbiene entspricht. Demzufolge sind auch ihre Hypopharynxdrüsen noch nicht völlig atrophisiert.

Im folgenden seien die Pherogrammfraktionen im einzelnen besprochen : Die bei durchschnittlich 90 p. 100 aller untersuchten Schwarmbienen vertretene Fraktion 5 ist spezifisch für das Ammenalter (5-10 Tag). Abweichend von Sommerbienen lassen sich Elektropherogramme von Schwarmbienen nicht nach dieser Fraktion in eine Entwicklungsreihe einordnen, da die Stärke der Fraktion in allen Fällen mehr oder weniger gleich ist. Geringe Schwankungen lassen keine altersmässige Einstufung zu. Letzteres gilt auch für den Grad der Aufsplitterung in Unterfraktionen. Auffallend ist die im Vergleich zu Sommerbienen um das 5-10-fache erhöhte Proteinmenge.

Bei Elektropherogrammen des Typs 2 fehlt Fraktion 5 in den meisten Fällen, was auf eine normale Entwicklung unter Einschluss der Brutpflege bei diesen Bienen schliessen lässt. Bei Elektropherogrammen, die das Proteinspektrum der Sammelbienen nicht rein ausgeprägt haben, ist die ammenspezifische Fraktion schwach zu beobachten.

Das Vorhandensein dieser Fraktion im Elektropherogramm der überwiegenden Mehrzahl der Schwarmbienen lässt den Schluss zu, dass die Entwicklung der Arbeiterinnen während der Schwarmphase stagniert. Es findet offensichtlich kein Alterungsprozess statt, wie er normalerweise nach dem Abfüttern der fraglichen Proteine an die Larven zu erwarten ist. Dies geht auch daraus hervor, dass die Hypopharynxdrüsen mehr oder minder einheitlich gut entwickelt sind.

In die gleiche Richtung weisen die Beobachtungen über Fraktion 6. Sie enthält flugbienen-spezifische Proteine und ist ebenfalls für die Beurteilung der sekretorischen Aktivität der Futtersaftdrüsen und damit für das physiologische Alter der Sommerbienen von Bedeutung (HALBERSTADT, 1966). Die Fraktion ist bei Elektropherogrammen von Typ 1 halbquantitativ in mehrere Stärkeklassen einteilbar. Insgesamt lassen sich 5 Stufen unterscheiden (Tabelle 2). Aus dem Vergleich mit Sommerbienen und den im Abschnitt 3 beschriebenen Versuchen kann geschlossen werden, dass die unterschiedliche Proteinquantität durch zunehmendes Alter der Arbeiterinnen bedingt ist. Wie gezeigt werden konnte (Abschnitt 3) ist die Sekretion dieser Proteine unabhängig davon, ob Brut gefüttert wurde. Es besteht auch kein Zusammenhang mit der Degeneration der Futtersaftdrüse. Mangelnde Brutpflege bewirkt jedoch eine starke Anreicherung der Proteine in der Drüse zusätzlich zum ammenbienen-spezifischen Sekret. Aus den unter 3) beschriebenen Versuchen geht ferner hervor, dass die Klassen 1, 2 und 3 der Fraktion 6 den Übergang von der Ammenbiene zur jungen Flugbiene markieren. Erst Klasse 4 und vor allem 5 entsprechen dem eigentlichen Sammelalter. Unter der Voraussetzung, dass sich hierin tatsächlich die Altersstufung des Schwarmes widerspiegelt, würden die untersuchten Bienenschwärme bei Hinzuziehung der Arbeiterinnen mit degenerierten Futtersaftdrüsen durchschnittlich zu etwa 35 p. 100 aus Flugbienen bestehen, während der Rest Ammenbienen sind (Tabelle 2). Dies entspricht ungefähr den von MEYER (1956) und MARTIN (1963) angegebenen Werten. Die auf Grund der Färbbarkeit geschätzte Proteinmenge von Fraktion 6 erreicht den 10-20-fachen Wert von 20 Tage alten Bienen aus nicht schwärmenden Völkern. Es werden also neben den Proteinen der Ammenphase auch die der Sammelphase überproduziert bzw. infolge mangelnder Sammeltätigkeit gespeichert.

Fraktion 7 ist nicht in Stufen einteilbar. Sie ist bei allen Schwarmbienen mit hypertrophierten Futtersaftdrüsen vorhanden. In Elektropherogrammen von degenerierten Futtersaftdrüsen ist sie nicht nachweisbar. Es kann angenommen werden, dass das allgemeine Vorkommen von Fraktion 7 ebenfalls mit Überproduktion bzw. Nichtgebrauch zusammenhängt. Eine Auftrennung in Teilfraktionen ist sowohl bei Fraktion 6, wie bei Fraktion 7 zu beobachten.

Die in Abbildung 2 angegebenen schmalen Banden sind im Elektropherogramm aller untersuchten Futtersaftdrüsen zu finden. Es ist keine mengenmässige Stufung zu erkennen, wie sie bei Arbeiterinnen zu erwarten ist die jünger als 4-5 Tage sind. Jungbienen, die noch nicht das Ammenbienenalter erreicht haben, fehlen daher im Schwarm gänzlich. Fraktion 9 konnte häufig bei Sommerbienen, nicht aber bei



Schwarmbienen gefunden werden. Letzteres ist wahrscheinlich methodisch bedingt, da für die Untersuchung der Sommerbienen noch nicht die abgewandelte Elektrophoresemethode verwendet wurde. Überraschenderweise konnte festgestellt werden, dass bei Versuchen ohne Bromphenolblau bei RF-Wert 1,0 eine gelbe und eine blau-grüne Fraktion erscheinen. Um welche Art von Komponenten es sich handelt wurde nicht verfolgt.

Bei der Beurteilung der dargestellten Ergebnisse ist zu berücksichtigen, dass durch das Verfahren, lediglich Arbeiterinnen aus einem bereits ausgeflogenen Schwarm zur Untersuchung heranzuziehen, nicht der ganze imaginale Lebensablauf erfasst wird, sondern nur ein Ausschnitt. Nicht einbezogen werden frisch geschlüpfte Jungbienen bis zum Alter von etwa 4 Tagen. Ebenso die gesamte Entwicklung der Arbeiterinnen nach dem Einzug in den neuen Stock. Da angenommen wird (Diskussion), dass bis zum Beginn der Legetätigkeit der Königin im neuen Stock der Gebrauch der Futtersaftdrüsen und damit auch der Alterungsprozess der Arbeiterinnen stagniert, dürften weitere Veränderungen im Sekret der Drüse erst mit dem Erscheinen der ersten Larven zu erwarten sein.

### *3. Das Elektropherogramm der Hypopharynxdrüsen von Arbeiterinnen aus Völkern mit verminderter Brutaufzucht*

Das Ergebnis der elektrophoretischen Auftrennung der Sekretproteine von Schwarmbienen legt den Schluss nahe, dass die Veränderungen im Proteinspektrum durch den Brutmangel im schwarmstimmigen Volk verursacht werden. Zur Unterstützung dieser Ansicht wurden die Untersuchungen auf Völker ausgedehnt, deren Brutaufzucht gegenüber den optimalen Verhältnissen bei einem harmonischen Volk eingeschränkt war. Es wurde erwartet, dass die elektrophoretischen Ergebnisse von solchen Völkern eine Mittelstellung einnehmen zwischen den bei Sommerbienen und den bei Schwarm- oder Winterbienen gewonnenen. Es kamen 2 Versuchsserien zum Ansatz. In Serie 1 lag ein, durch verminderte Brutaufzucht bedingtes Übergewicht der Jung- und Ammenbienen gegenüber der offenen Brut vor. Parallel dazu wurde eine Kontrollserie in einem gut mit Brut versehenen Volk aufgezogen. Die elektrophoretischen Ergebnisse der Kontrolle entsprechen den für Sommerbienen veröffentlichten (HALBERSTADT, 1966). Demgegenüber wurde im brutschwachen Volk eine Verzögerung des Entwicklungsablaufs der Drüsenfunktion beobachtet. Das Proteinspektrum der Ammenbienen bleibt statt bis zum 10, bis zum 18 Tag erhalten. Fraktion 5 wird nur langsam abgebaut. Nach dem Rückgang dieser Fraktion am 20. Tag beginnt eine stärkere Zunahme der Fraktionen 6 und 7. Zugleich degenerieren die Hypopharynxdrüsen. Das voll ausgebildete Elektropherogramm der Flugbienen ist am 22 Tag erreicht. Zu beobachten sind die Fraktionen 6 und 7, ebenso wie bei Arbeiterinnen aus brutstarken Sommervölkern schon vom 9. Imaginaltag an. Dieser Zeitpunkt der Entstehung ist offensichtlich fixiert. Ist bis dahin die ammenbienen-spezifische Proteinbande nicht im Rückgang begriffen, ist die Anreicherung der Flugbienenproteine verlangsamt. Auf diese Art entstehen Übergänge zwischen dem Ammenbienen- und dem Flugbienen elektropherogramm. Gleichzeitig wird die Degeneration der Drüse selbst verzögert. Die Umstellung der Sekretion, die im brutstarken Volk 1-2 Tage in Anspruch nimmt, kann demnach im brutschwachen 10-11 Tage dauern. Die Lebensdauer von Fraktion 5 ist augenscheinlich ein Indikator für das Verhältnis

der Anzahl der Pflegebienen zur Anzahl der Larven. Beim brutstarken Volk besteht ein deutlicher Gegensatz zwischen ammen — und flugbienen-spezifischen Proteinen. Brutmangel ruft eine Reihe von Übergangselektrophogrammen hervor.

In der im Flugraum durchgeführten Serie 2 wurden die Veränderungen der Sekret-elektrophogramme in einem Volk verfolgt, dem willkürlich ein Überschuss an Jungbienen zugesetzt worden war. Es wurde angenommen, dass dadurch erheblich mehr Futtersaftproduzenten, als zur Versorgung der Larven nötig sind, vorhanden waren. Auch unter diesen Bedingungen ist die Altersentwicklung der Arbeiterinnen verzögert. Das Proteinspektrum der Flugbienen manifestiert sich am 16-18 Tag. Ab dem 10 Tag ist das gemeinsame Vorkommen von Ammen — und Flugbienenproteinen zu beobachten.

Wie bereits veröffentlicht, haben Winterbienen und ausserhalb des Volkes aufgezogene Bienenarbeiterinnen ein identisches Proteinmuster im Hypopharynxdrüsensekret (HALBERSTADT, 1966). Um eine bessere Vergleichsmöglichkeit zu haben, wurden die entsprechenden Versuche wiederholt unter Anwendung der abgeänderten Elektrophoresemethode. Die methodische Übereinstimmung der Versuche ergab, dass das Proteinspektrum von Winterbienen mit dem von Schwarmbienen mit hypertrophierten Futtersaftdrüsen zusammenfällt. ((Abbildung 2).

Gleiche, wenn auch schwächer färbbare Elektrophogramme liefern brutlos aufgezogene Käfigbienen. Da bei ihnen das Alter bekannt ist, lässt sich eine Entwicklungsreihe der Elektrophogramme aufstellen. Proteinfraction 5 ist am 4. Tag 5-fach so stark ausgeprägt, als das bei einer brutpflegenden Ammenbiene zu erwarten wäre. Fraction 6 reichert sich zwischen dem 7 und 9 Tag an. Offensichtlich durch das völlige Fehlen von Futtersaftabnehmern entsteht innerhalb von 4 Tagen ein Drüsenelektrophogramm, das sich von dem der Ammenbiene nicht in qualitativer, wohl aber in quantitativer Hinsicht stark unterscheidet. Im Elektrophogramm von 9 Tage alten Käfigbienen kommen sowohl ammenbienen- wie flugbienen-spezifische Proteine vor. Somit besteht auch eine Identität mit den Elektrophogrammen von Schwarmbienen mit hypertrophierten Futtersaftdrüsen. Bei Ernährung der gekäfigten Arbeiterinnen mit Saccharose ist der gleiche Vorgang zu beobachten. Allerdings sind die Fraktionen analog der zurückgebliebenen Entwicklung der Hypopharynxdrüsen nur schwach färbbar.

Die anfangs verwendete Elektrophoresemethode (HALBERSTADT, 1966) führte infolge der Notwendigkeit pro Elektrophogramm die Drüsen von mehreren Arbeiterinnen aufzutragen zu Unklarheiten hinsichtlich des RF-Wertes einiger Fraktionen. Die an Mikroelektrophogrammen gemessenen RF-Werte stimmen mit denen von Sommerbienen-drüsen überein. Starke Unterschiede bestehen dagegen in der Quantität, der Lebensdauer und der Kombination der Proteine.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass der Brutmangel bzw. ein Überschuss an Jungbienen im Volk eine verlangsamte Entwicklung der Futtersaftdrüsen verum-sacht. Die ammen-spezifische Proteinfraction bleibt über den normalen Zeitraum hinaus erhalten. Es findet kein kurzzeitiger Wechsel von ammen- zu flugbienen-spezifischen Proteinen statt, sondern beide überlagern sich zeitlich. Hierdurch entstehen Übergangselektrophogramme. Beim Fehlen von Brut wird der Zustand des Über-lagerns der altersspezifischen Fraktionen fixiert. Es kommt zu einer starken An-reicherung der Fraktionen, der kein Abbau gegenübersteht. Hierdurch entsteht eine neue Kombination der Proteine. Analog zu diesen Vorgängen ist der Degenerations-

prozess der Hypopharynxdrüsen beeinflusst und wahrscheinlich auch das Altern der Bienenarbeiterinnen. Die Ergebnisse zeigen, dass die Brut eine Steuerfunktion für die Lebensdauer der Bienenarbeiterin besitzt. Es besteht offensichtlich ein Zusammenhang zwischen der Reproduktionsrate des Volkes und der Lebensdauer der Arbeiterinnen.

Aus der Gleichheit der Proteinmuster bei gekäfigten Bienen und Schwarmbienen kann auf das physiologische Alter der letzteren geschlossen werden. Insbesondere erlaubt Fraktion 6 zu entscheiden, ob eine Schwarbiene noch in der Ammen oder bereits in der Sammelpphase ist. Die bei Schwarmbienen für diese Fraktion aufgestellten Stärkeklassen 1, 2 und 3 gehören der Ammenbiene bzw. dem Übergang zur Flugbiene an. Klasse 4 markiert eine noch nicht ganz, Klasse 5 eine voll ausgebildete Flugbiene.

## DISKUSSION

Die Ergebnisse zeigen, dass bei der Mehrzahl der Arbeiterinnen eines Bienenschwarms die Futtersaftdrüsen hypertrophiert sind. Im Zusammenhang damit speichern die Hypopharynxdrüsen in erhöhter Menge Proteine, die in erster Linie für die Ernährung der Larven bestimmt sind. Da diese Tatsache mit dem schwarmbedingten Rückgang der Brutaufzucht zusammenfällt, kann von einem «Stau» der Futtersaftproteine gesprochen werden. Darüber hinaus werden höchstwahrscheinlich aber auch Proteine gespeichert, die in Form von Enzymen dem sozialen Nahrungshaushalt des ganzen Volkes dienen. Unter diesem Gesichtspunkt ist der Begriff Futtersaftstau zu enggefasst. Es hat den Anschein, als sei ein derartiger Stau eine individuelle Erscheinung der einzelnen Arbeiterin, abhängig davon, wie weit diese mit der Brut Kontakt hat. Ein allgemeiner Proteinanstieg im Volk durch erhöhte Weitergabe des Drüsensekrets an ältere Bienen ist nicht sehr wahrscheinlich. Dies umso weniger, als in weiselosen Völkern, die ebenfalls einen durch Brutmangel bedingten Stau des Larvenfutters aufweisen kein vermehrtes gegenseitiges Füttern festgestellt wurde (DREISCHER, 1956). Aus dem Vergleich mit Winterbienen und ausserhalb des Volkes aufgezogenen Käfigbienen geht hervor, dass die Erscheinungen der Proteinspeicherung in allen Fällen die gleichen sind. Sie sind bedingt durch fehlenden Kontakt mit der Brut. Die Versuche mit brutschwachen Völkern machen überdies glaubhaft, dass die Ausprägung des Proteinüberschusses in linearer Abhängigkeit zur Intensität der Brutaufzucht steht. Letzteres stimmt überein mit den Ergebnissen von MAURIZIO (1954), wonach die Lebensdauer der Arbeiterinnen von der sekretorischen Aktivität der Futtersaftdrüse abhängt und somit indirekt durch die Brut gesteuert ist. Die elektrophoretisch registrierbare Speicherung der Sekretproteine ist folglich keine Erscheinung, die spezifisch für ein schwärmendes Bienenvolk ist. Die Speicherung tritt immer dann auf, wenn bei ausreichender Ernährung keine oder zuwenig Brut vorhanden ist. Sie ist unabhängig vom Jahreszyklus des Bienenvolkes. Der enge Zusammenhang mit der Brutaufzucht und die starke Ausprägung des Staus beim Schwarmvolk zeigen, dass Brutrückgang bzw. Überschuss an pflgebereiten Bienen eine wesentliche Rolle beim Schwärmen spielen.

In enger Beziehung hierzu steht die Frage, wieso die Futtersaftdrüsen von Bienen im Sammelalter im Schwarm ebenfalls hypertrophiert sind und eine vermehrte Sekretmenge speichern. Im Fall eines Verlusts von Ammenbienen können

Flugbienen zur Brutpflege zurückkehren (RÖSCH, 1925). Es ist denkbar, dass auch während der Schwarmvorbereitungen eine regressive Entwicklung des physiologischen Alters eintritt. Auf Grund des Brutmangels und des Überschusses an Ammenbienen dürfte hierfür jedoch keine Veranlassung bestehen. Allgemeiner Proteinüberschuss im Volk ist als Ursache sicher nicht ausreichend, da Flugbienen allein durch erhöhte Proteinernährung nicht rückentwickelbar sind (MAURIZIO, 1954). Es muss vielmehr angenommen werden, dass die Proteinanreicherung eine Folge der fortschreitenden Entwicklung unter den Bedingungen des Brutmangels ist. Es besteht eine Weiterproduktion ohne Sekretabgabe. Ammen- und Flugbienen eines Schwarms gehören in die gleiche aufsteigende Reihe von Altersstadien. Anders wäre auch die Übereinstimmung mit den Aufzuchtversuchen von gekäfigten Bienen nicht zu erklären, aus denen sich ein kontinuierlicher Übergang der altersspezifischen Sekretelektropherogramme ergibt. Bei einer Rückdeterminierung von Flugbienen zu Ammenbienen wäre ferner zu erwarten, dass bei einer Anzahl von Schwarmteilnehmern die Fraktion 7 fehlt bei gleichzeitiger Anreicherung von Fraktion 5. Analog den Verhältnissen bei brutlos aufgezogenen Bienen sind die Proteine des Ammenalters jedoch immer mit solchen des Sammelalters kombiniert.

Die physiologischen Altersgruppen sind bei den untersuchten Schwärmen verschieden stark vertreten (Tab. 2). Wie der Anteil von Arbeiterinnen mit nicht oder nur schlecht entwickelten Hypopharynxdrüsen zeigt, werden nicht alle abschwärmenden Bienen vom Futtersaftstau erfasst.

Aus den Ergebnissen kann geschlossen werden, dass nicht nur Proteine, sondern der Futtersaft insgesamt, soweit er von der Hypopharynxdrüse sezerniert wird, gespeichert wird. Es ist sicher, dass die beobachteten Symptome der Sekretspeicherung ein genereller Effekt des Brutmangels sind. Die Sekretspeicherung könnte allenfalls im Zusammenwirken mit anderen Faktoren die Schwarmbildung beeinflussen. Eine direkte Einflussnahme dürfte über das endokrine System der Honigbiene erfolgen. Die übergeordnete Steuerung des Schwarmgeschehens geht wohl von der Wirksamkeit der Königin — Pheromone aus. Unter Umständen ist diese wiederum von der Individuenzahl in der Beute beeinflusst. Eine klare Aussage hierüber ist jedoch nach dem heutigen Stand der Kenntnisse nicht möglich (BRIAN, 1965; NOVAK, 1966).

Es muss angenommen werden, dass die Sekretspeicherung eine grosse Bedeutung für das schwärmende Volk hat. Durch den Ausfall der Brutpflege sind Schwarmbienen, ebenso wie Winterbienen in ihrer Altersentwicklung gehemmt. Durch die Stagnation des Alterungsprozesses werden alle Potenzen der Bienenarbeiterinnen bewahrt für die Zeit nach dem Einzug in den neuen Stock. Die resultierende Langlebigkeit macht eine Überbrückung der brutlosen Zeit möglich. Die vorliegenden Ergebnisse erlauben demnach die Schlussfolgerung, dass ein Futtersaftstau als besonderes schwarmspezifisches Phänomen nicht existiert. Er ist eine Folge des Brutmangels und als solcher an keine spezielle Phase im Jahreszyklus des Bienenvolks gebunden. Vom Funktionszustand der Hypopharynxdrüsen ausgehend kann nicht davon gesprochen werden, dass Schwarmbienen für ihre Aufgaben im neuen Stock überaltert (MEYER, 1956) sind. Sie sind im Gegenteil physiologisch jung und sicher ebenso wie Winterbienen für alle Aufgaben ausgerüstet, die nach der Wiederaufnahme des Brutgeschäfts auf sie zukommen.

## RÉSUMÉ

SUR LES PROTÉINES DES GLANDES HYPOPHARYNGIENNES DE L'OUVRIÈRE D'ABEILLE.

II. ÉLECTROPHORÈSE DES SÉCRÉTIONS PROTÉIQUES CHEZ LES ABEILLES D'ESSAIM  
ET LES OUVRIÈRES PROVENANT DE COLONIES PAUVRES EN COUVAIN

1<sup>o</sup> L'auteur décrit une variante de la méthode d'électrophorèse sur disque qui permet d'étudier les glandes hypopharyngiennes d'ouvrières isolées.

2<sup>o</sup> Les glandes hypopharyngiennes d'abeilles d'essaim sont pour la plupart hypertrophiées. Le degré d'hypertrophie est variable et dépend de la saison.

3<sup>o</sup> Le spectre des sécrétions protéiques d'abeilles d'essaim dépend de l'état d'hypertrophie ou d'atrophie des glandes hypopharyngiennes. En s'appuyant sur les résultats concernant les ouvrières élevées en cage on peut tirer de l'électrophorégramme des conclusions sur l'âge physiologique des abeilles d'essaim.

4<sup>o</sup> Chez les abeilles d'essaim on trouve dans les glandes hypopharyngiennes une réserve de sécrétions protéiques qui correspond à celle des abeilles d'hiver. Ce phénomène est attribuable au manque de couvain.

5<sup>o</sup> Chez les ouvrières d'abeilles provenant de colonies pauvres en couvain les glandes hypopharyngiennes ont un développement ralenti par comparaison avec les abeilles d'été. D'après leurs électrophorégrammes de sécrétion elles occupent une place intermédiaire entre les abeilles d'essaim ou celles d'hiver et les abeilles d'été.

6<sup>o</sup> La signification de la réserve de sécrétion pour la colonie qui essaime est analysée. Les abeilles d'essaim, bien que leur durée de vie soit probablement prolongée, ne sont pas vieilles du point de vue physiologique. Il y a là également une analogie avec les abeilles d'hiver.

## SUMMARY

PROTEINS OF THE HYPOPHARYNGEAL GLANDS OF WORKER BEES.

II. ELECTROPHORESIS OF THE PROTEINACEOUS SECRETIONS FROM SWARM BEES AND  
WORKERS IN COLONIES WITH A POOR BROOD

1. The author describes a modification of the disc electrophoresis method suited to studying the hypopharyngeal glands of isolated workers.

2. The hypopharyngeal glands of the swarm bees are mostly hypertrophous. The degree of hypertrophy varies and depends on the season.

3. The spectrum of the proteinaceous secretions of swarm bees depends on the state of hypertrophy or atrophy of the hypopharyngeal glands. Using results from workers raised in cages, estimates of the physiological age of swarm bees can be made from the electropherogram.

4. A reserve of proteinaceous secretions is found in the hypopharyngeal glands of swarm bees and this corresponds to that of winter bees. This phenomenon can be attributed to the lack of brood.

5. The hypopharyngeal glands of worker bees from colonies with a poor brood develop slowly in comparison with summer bees. Electropherograms of their secretions suggest that they are intermediate between swarm bees or winter bees, and summer bees.

6. The significance of the secretion reserve for a swarming colony is discussed. Although the length of life of the swarm bees is probably prolonged, they are not older from a physiological point of view. There is probably also an analogy here with winter bees.

## ZUSAMMENFASSUNG

1<sup>o</sup> Es wird eine Variation der Disc-Elektrophoresemethode beschrieben, die es erlaubt, die Hypopharynxdrüsen einzelner Bienenarbeiterinnen zu untersuchen.

2° Hypopharynxdrüsen von Schwarmbienen sind meist hypertrophiert. Der Grad der Hypertrophie ist variabel. Er ist von der Jahreszeit abhängig.

3° Das Sekretproteinspektrum von Schwarmbienen hängt davon ab, ob die Hypopharynxdrüse hypertrophiert oder atrophiert ist. In Anlehnung an die Ergebnisse bei im Käfig aufgezogenen Arbeiterinnen lassen sich aus dem Elektropherogramm Rückschlüsse auf das physiologische Alter der Schwarmbienen ziehen.

4° Bei Schwarmbienen wird eine Speicherung der Sekretproteine in der Hypopharynxdrüse gefunden, die der bei Winterbienen entspricht. Diese Erscheinung wird auf den Brutmangel zurückgeführt.

5° Die Hypopharynxdrüsen von Bienenarbeiterinnen aus brutschwachen Völkern durchlaufen eine im Vergleich zu Sommerbienen verlangsamte Entwicklung. Nach ihren Sekretelktrophogrammen nehmen sie eine intermediäre Stellung zwischen Winter — bzw. Schwarmbienen und Sommerbienen ein.

6° Die Bedeutung der Sekretspeicherung für das schwärmende Bienenvolk wird diskutiert. Schwarmbienen sind trotz ihrer wahrscheinlich verlängerten Lebenszeit nicht in physiologischer Hinsicht überaltert. Auch hierin ergibt sich eine Analogie zu Winterbienen.

## LITERATUR

- ALLEN M. D., 1965. The production of queen cups and queen cells in relation to the general development of honeybee colonies, and its connection with swarming and supersedeure. *J. apic. Res.*, **4**, 121-141.
- BRIAN M. V., 1965. *Social insect populations*. London.
- BUTLER C. G., 1957. The process of queen supersedeure in colonies of honey-bees (*Apis mellifera* L.). *Insectes Soc.*, **4**, 211-223.
- CHRIST W., 1966. Habilitationsschrift Hohenheim. Im Druck.
- DEMUTH G. S., 1922. The cause of swarming. *Glean. Bee Cult.*, **50**, 371-373.
- DREISCHER H., 1956. Untersuchungen über die Arbeitstätigkeit und Drüsenentwicklung altersbestimmter Bienen im weisellosen Volk. (Ein Beitrag zur Frage der Afterweiselentstehung.). *Zool. Jahrb. (Physiologie)*, **66**, 429-472.
- FREE J. B., SPENCER-BOOTH V., 1959. The longevity of worker honey-bees (*Apis mellifera*). *Proc. r. entomol. Soc. London (Ser. A)*, **34**, 141-150.
- GERSTUNG F., 1921. *Der Bienen und seine Zucht*. Berlin.
- HALBERSTADT K., 1966. Über die Proteine der Hypopharynxdrüse der Bienenarbeiterin. 1. Elektrophoretischer Vergleich von Sommer —, Winter — und gekäfigten Bienen. *Ann. Abeille*, **9**, 153-163.
- JEFFREE E. P., 1955. Observations on the decline and growth of honey-bee colonies. *J. econ. Entomol.*, **48**, 723-726.
- JUNG-HOFFMANN J., 1966. Die Determination von Königin und Arbeiterin der Honigbiene. Ein Vergleich der Brutpflegemaßnahmen und der Herkunft der Futterkomponenten. *Z. Bienenforsch.*, **8**, 296-322.
- MARTIN P., 1963. Die Volksteilung beim Schwärmen der Bienen und zugleich ein Beitrag zum Problem der Wanderschwärme. *Insectes Soc.*, **10**, 13-42.
- MAURIZIO A., 1954. Pollenernährung und Lebensvorgänge bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). *Landw. Jhb. Schweiz*, **68**, 115.
- MAURIZIO A., 1961. Lebensdauer und Altern bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). *Gerontologia*, **5**, 110-128.
- MEYER W., 1956. Arbeitsteilung im Bienenschwarm. *Insectes Soc.*, **3**, 303-324.
- NOVAK V. J. A., 1966. *Insect hormones*. London.
- ORNSTEIN L., DAVIS B. J., 1962. *Disc electrophoresis*. Preprinted prior to journal publication for Canalco, Bethesda, Maryland.
- RENNER M., 1955. Über die Haltung von Bienen in geschlossenen, künstlich belüchteten Räumen. *Naturwissenschaften*, **42**, 539-540.
- RÖSCH G. A., 1925. Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. 1. Teil: Die Tätigkeiten im normalen Bienenstaate und ihre Beziehungen zum Alter der Arbeitsbienen. *Z. Physiol.*, **2**, 571-631.
- SIMPSON J., 1957. Observations on colonies of honey-bees subjected to treatments designed to induce swarming. *Proc. r. entomol. Soc. London (Ser. A)*, **32**, 185-192.
- SIMPSON J., RIEDEL J. B. M., 1963. The factor that causes swarming by honey-bee-colonies in small hives. *J. apic. Res.*, **2**, 50-54.
- STECHE W., 1961. Der Eiweißhaushalt des Bienenvolkes und die Nosematose der Honigbiene. *Z. Bienenforsch.*, **5**, 145-176.
- TUENIN T. A., 1926. Concerning laying workers. *Bee World*, **8**, 90.